

作物的缺水反应及其抗旱生理适应性的调节

王小彬 蔡典雄 高绪科

(中国农业科学院土肥所 北京 100081)

摘 要

近10年来,旱地农业生产的研究在我国受到充分的重视。人们通过对我国旱地土壤焦点问题“旱”与“薄”的认识,提出以水、肥调控作为改善和提高旱作水分利用效率的措施之一。由于缺水的作物具有抗旱生理适应性的自身调节机能,并且可能会对外界不利或有利因素(如气象因素、水、肥措施)的影响作出各种响应和调整,因此了解缺水条件以及改变水肥条件时作物的反应及其适应能力,对于认识和协调旱农业生产中的水肥关系具有参考意义。

关键词 旱地农业; 水分胁迫; 叶水势; 气孔

水分胁迫下的植物具有避旱和耐旱的本能。如在干旱的条件下,植物是以增加气孔和角质层阻抗、减少光的吸收或减少叶面积等方式来降低植株体水分的损失;或者通过增加根系的下扎和扩大根密度,增加水力传导等方式来维持其水分的吸收,使植株体水分保持在较高的状态。此外,当植株叶水分亏缺时,植物具有降低渗透势以维持膨压的能力,即所谓渗透调节,或者以增加弹性减小细胞大小来维持膨压⁽¹⁾。

1 受旱植物的气孔调节机制

气孔是控制叶片内外水蒸汽和CO₂扩散的门户,影响着蒸腾与光合过程⁽²⁾。研究发现,气孔的调节可分为前反馈式调节和反馈调节⁽³⁾,前者是指气孔受外界因子的影响而开放或关闭的能力;后者是指气孔的开关受植物叶水势变化的控制,即叶水势下降到一定的阈值后,气孔关闭。

资料表明,气孔的开关与气象因素的日变化有着直接的关系,日间气孔阻力随着光合有效辐射量的增加、大气相对湿度的下降及叶温上升,至午间降至最小,即气孔开度最大;蒸腾也随叶温的上升和气孔阻力减小至午间或稍后达到高峰;当蒸腾达到高峰,气孔便开始关闭,蒸腾也随之减少⁽⁴⁾(图1、2)。叶水势的低峰值出现在蒸腾高峰之后(图3),表明叶水势的下降是由于蒸腾速率的提高所引起,而且发现遮雨干旱条件下,蒸腾速率较低,因而导致叶水势下降缓慢⁽⁵⁾。许多资料表明,气孔阻力因叶水势下降而变化较小,只有当叶水势降低至某一临界值以下时,气孔阻力才明显增加⁽⁶⁾。如Morgan⁽⁷⁾发现,小麦叶水势对气孔阻力的影响只是当叶水势降低到-1.8MPa时才开始发生。还有研究发现,当叶水势受干旱的影响降至-1.1—-2.5MPa时,气孔才开始关闭⁽⁸⁾。这种适应机制与叶的渗透势的变化有关,尽管小麦茎叶所有部位上叶片内的膨压势是相同的,但是由于叶片渗透势随着叶位由下至上的变化而逐渐降低,导致了不同部位叶片膨压势与渗透势之间关系的变化,因此叶

水势临界值由茎基部的-0.7MPa, 较上部的-1.4MPa, 变化至顶部叶的-1.9MPa⁽⁹⁾。Denmead 和 Millar⁽¹⁰⁾ 认为, 在临界水势以下, 气孔的变化是受叶水势而非辐射所影响, 在此值以上, 气孔导度与辐射呈线性相关。这可能即所谓的气孔反馈调节与前反馈式调节。

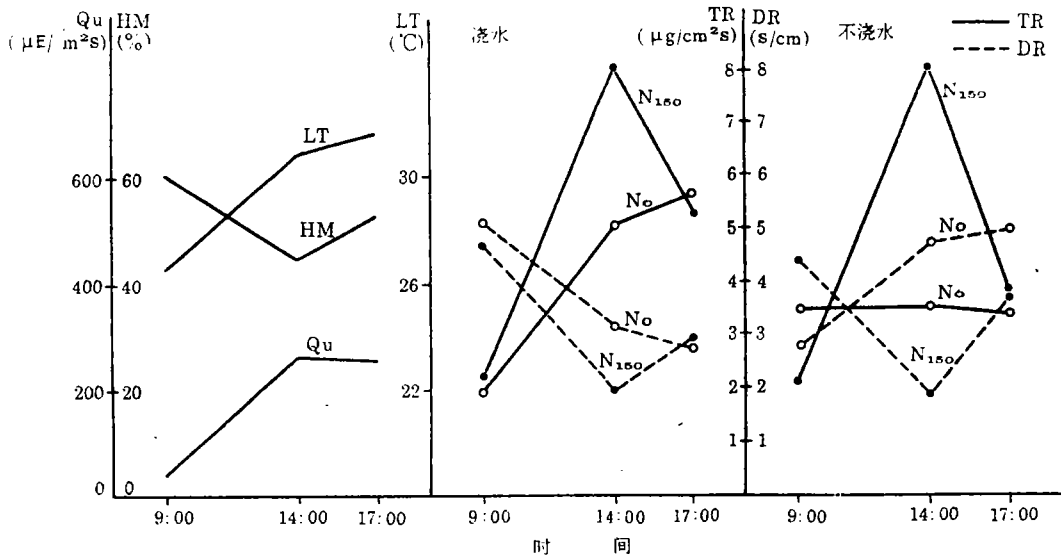


图1 玉米苗期Qu(光合有效辐射), HM(相对湿度)与LT(叶温)、TR(蒸腾速率)和DR(气孔扩散阻力)日变化曲线(1987年7月13日, LI-1600 稳压气孔计测)

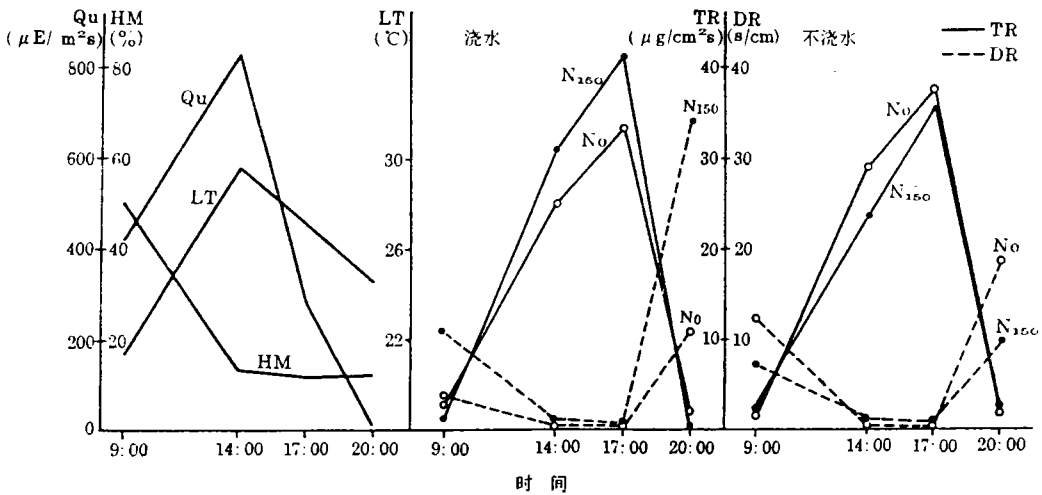


图2 小麦扬花期Qu(光合有效辐射)、HM(相对湿度)与LT(叶温)、TR(蒸腾速率)和DR(气孔扩散阻力)日变化曲线(1988年5月10日, LI-1600 稳压气孔计测)

据报道, 辐射对气孔开启的影响在晴天和阴天下不同。阴天辐射较低, 气孔开度也减小, 但气孔的开启不受水分亏缺的影响; 在晴天, 当土壤供水充分时, 气孔的开度强烈地受辐射影响, 当土壤供水不足时, 气孔导度随辐射变化较为平缓(图4、5), 蒸腾与光合作用亦随辐射对气孔开度的影响而变化, 如晴天供水受限时, 随着辐射的增高, 作物无更多的水分

用于蒸腾, 可能通过关闭气孔来减少蒸腾, 气孔的关闭, 也导致光合速率的下降⁽¹¹⁾。Turner⁽¹⁾ 等认为, 在低叶水势下气孔的关闭还与光合速率有关, 如2个大豆品种的叶水势在-1.2MPa和-2.4MPa之间时, 气孔导度与光合作用下降呈线性关系。孙广玉⁽²⁾ 等的研究也得出, 在充分供水的情况下, 气孔导度因轻度水分胁迫而略有减小时, 对光合作用没有影响, 或者说, CO₂ 的供应不是主要的限制因子, 但当水分胁迫严重时, 光合作用和气孔导度间的关系即为直线下下降关系。他认为光合作用下降的原因是由于气孔导度的减小限制了 CO₂ 的供应, 另一种解释是水分胁迫使叶肉光合能力下降, 从而对气孔导度产生反馈调节。薛崧⁽¹²⁾ 等认为, 随着胁迫强度的增加到-1MPa时, 非气孔因素, 如叶肉细胞的 CO₂ 消耗能力降低, 是光合速率降低的主要原因; 而轻度胁迫处理(-0.5MPa)后光合作用降低是由于气孔关闭, CO₂ 由外界向细胞内扩散的阻力增加, 光合碳固定的底物减少所致。

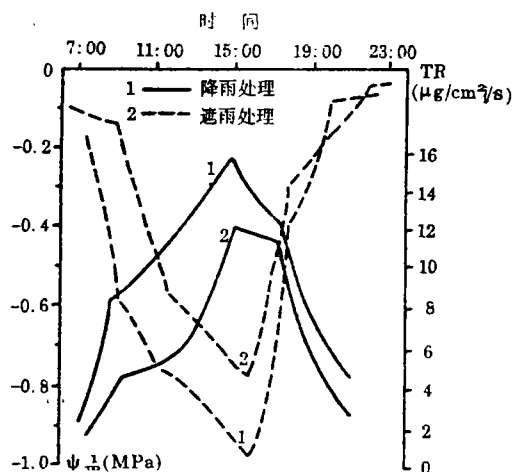


图3 蒸腾速率(TR—)与叶水势(ψ_L—)日变化曲线(玉米)⁽⁵⁾

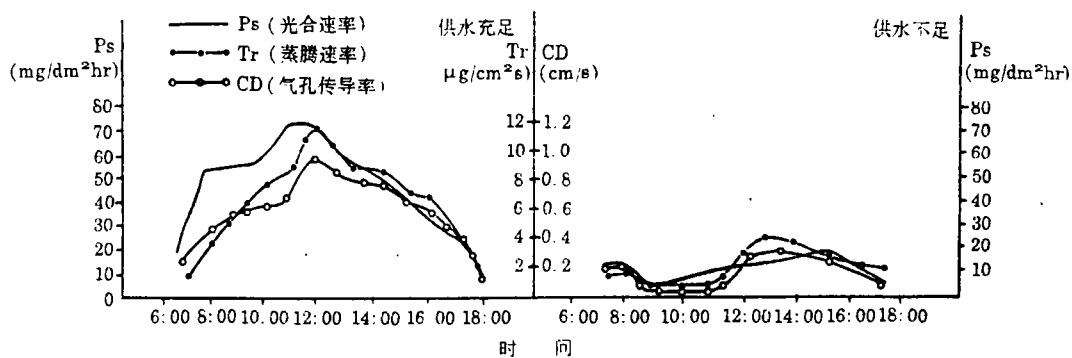


图4 典型晴天 Ps、Tr、CD 日变化曲线(玉米)⁽¹¹⁾

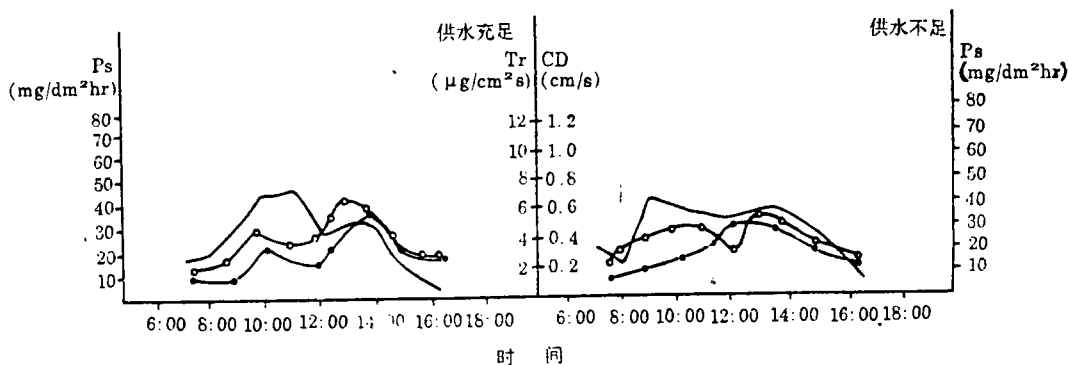


图5 典型阴天 Ps、Tr、CD 日变化曲线(玉米)⁽¹¹⁾

Shimshi⁽¹³⁾等研究发现,施肥对于不同水分状况下的气孔开度有一定影响,如灌溉处理下,N供给的小麦气孔开度明显大于N亏缺的,尽管这2种情况下的叶水分状况相似;未灌溉处理下,N供给的植株气孔开度较N亏缺的小且水分含量较低。从我们的玉米试验来看⁽⁴⁾,当水分不是主要限制因素时,施N与否对气孔的开放和蒸腾强弱有很大影响,与不施N处理比较,施N玉米的气孔阻力减小,蒸腾作用增强(图1)。而小麦生长在旱季,浇水与否情况不同,尽管扬花期小麦气孔在14-17时开度最大,并不受水或N的影响,然而浇水情况下,施N处理加速了小麦气孔的开放(气孔阻力迅速减小),导致蒸腾作用加强,而后气孔迅速关闭(气孔阻力增大);不浇水与浇水情况恰好相反,干旱处理下,施N小麦的气孔开放较缓慢,因而施N小麦的蒸腾峰值并不高于不施N处理,且略有偏低(图2),而此间施N小麦旗叶水势较不施N的要高(图6),这与受旱小麦施用N后,前期耗水过多,以致后期,尤其需水关键时水分亏缺严重,不得不以降低蒸腾来维持体内水分平衡,

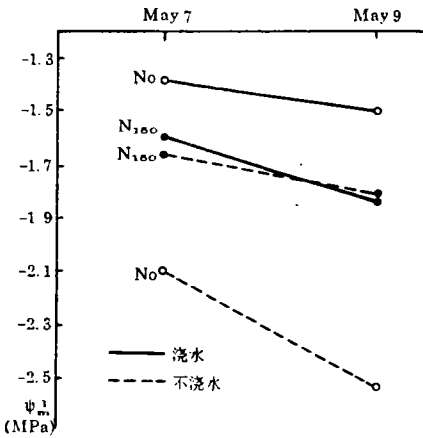


图6 不同水、肥处理对小麦扬花期叶水势(ψ_m^1)的影响(1988年 压力室法)

气孔的反应也变得迟钝。可见,N肥的影响与水分的胁迫程度和时期有关,苗期或水分不受限制时,N的施用决定了蒸腾的提高和叶水势的下降;后期或水分胁迫严重时,N的施用导致了蒸腾的降低而叶水势相对较高。据Jones⁽¹⁴⁾报道,气孔在花期前大多是张开的,开花前7-14天气孔导度与产量之间呈明显的负相关。Fischer⁽¹⁵⁾认为开花前15天是作物对水分胁迫反应最敏感的时期。另有研究报道,作物成熟时期与气孔的多少有关,如具较少气孔的大麦品系比具较多气孔的品系趋于早熟⁽¹⁶⁾,表明早熟的品系具有较强的抗旱性能。

2 干旱条件下根系生长调节功能

在土壤水分条件较好的情况下,作物的根系多分布在有效养分集中的土壤表层,然而,随着表层土壤干旱的持续,根量则会增加并向深层扩展以维持其水分的吸收,如受水分胁迫的作物根苗比增加这一事实可能与其根重和根长的绝对量的增加有关^(17,18)。Mayaki⁽¹⁹⁾观察到,灌溉玉米的根系干物重的64%集于30cm以上土层,92%是在90cm以上;而干旱地玉米,30cm以上土层中的根干重仅占总根干重的39%,90cm以上土层中占70%,这表明当水分供应不足时,作物具有通过根系的纵向扩展来维持水分吸收的抗旱机能。施肥常能增强根系这种深层吸水的机能,如Brown⁽²⁰⁾发现,不施N的小麦根系吸水深度仅局限于91cm以上土层;而施N的吸水深度增加1倍。

3 水分胁迫下细胞的渗透调节作用

受盐分胁迫的植物具有降低渗透势的能力已被公认多年⁽²¹⁾,然而,对于植物在水分胁迫下的降低渗透势的所谓“渗透调节”作用却认识较晚⁽²²⁾。渗透调节是植物的一种抗旱本

能，即处于低叶水势的植物可通过降低渗透来维持正的膨压⁽²³⁾。作物的渗透调节能力，由RWC(相对含水量)与 ψ_s (渗透势)的变化趋势可以看得比较清楚。如图7所示，植物受水分胁迫时，渗透势的降低分为2个阶段：第一阶段，随 ψ_s 下降，RWC变化较小，这主要归结于细胞内容质积累引起的 ψ_s 降低，即渗透调节的结果；第二阶段，从拐点处开始，主要是由于RWC下降，即细胞失水浓缩引起渗透势的下降。因此可以用相对含水量开始下降时的渗透势表示渗透调节能力^(24,25)，而且发现抗旱能力强的作物品种在相对含水量开始下降时，渗透势值较低。说明抗旱能力较强的品种当遭受干旱胁迫时，具有通过降低渗透势阻止含水量下降的能力。有研究表明，在中度和严重干旱时，施肥春小麦叶片较不施肥的显示出较强的渗透调节，因此在一定的干旱范围内，施肥春小麦较强的渗透调节，对于缓解其较低的叶片水势造成的危害有积极作用⁽²⁶⁾。薛青武⁽²⁷⁾等认为，低N与高N小麦叶片对干旱的敏感性和渗透调节能力不同，可能与不同N水平的小麦对干旱的适应方式有关。如低N小麦叶片对干旱的敏感性较小，渗透调节能力差，主要通过旱生结构(如细胞体积小、细胞壁厚、气孔反应迟钝等)来适应干旱，而高N小麦叶片对干旱的敏感性较大和渗透调节能力较强，主要通过渗透调节适应干旱。植物的这种渗透调节能力还与光合作用有关，如上官周平等⁽²⁸⁾研究发现，小麦叶片通过渗透调节使光合速率和气孔导度对水分胁迫的敏感性降低，并推迟了小麦叶片光合速率受气孔因素限制向叶肉细胞光合活性限制转变的时间。渗透调节作用取决于植物种类，胁迫速度和强度，如在缓慢干旱条件下，小麦叶片渗透调节能力在一定范围内随胁迫程度的加剧而增加；当迅速胁迫或轻度胁迫时都会减小渗透调节的程度，甚至渗透调节能力丧失^(22,28)；若对生长在干旱土壤上的植物进行灌水，也会使植物的渗透调节能力丧失⁽²⁹⁾。

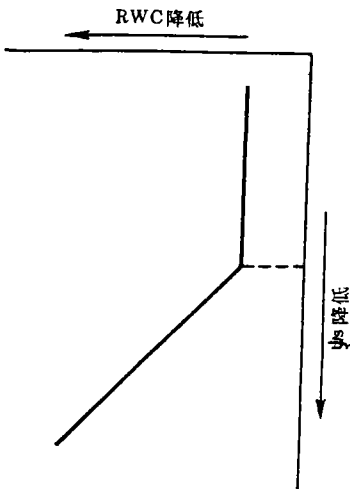


图7 RWC(相对含水量)与 ψ_s (I渗透势)的关系示意图

据研究，渗透调节作用主要与植物体内可溶性糖、羧酸、K离子、氯化物、氨基酸等，尤其是脯氨酸的含量有关，如糖、K离子和氨基酸在小麦顶端组织和扩张叶片的渗透调节中的作用占60—100%；高粱、向日葵叶片中，糖、K离子、Ca、Mg、氨基酸、氯化物、硝酸盐和羧酸在渗透调节中的作用占50—100%^(30,31)。山仑⁽²⁹⁾发现，从分蘖至腊熟整个生育期，小麦叶片都具有一定的渗透调节能力，其表现是受旱条件下渗透势下降的比例超过水势下降的比例，并且糖含量增高、细胞汁液浓度增加，因而能维持细胞膨压不下降，如正常供水下膨压为0.37—0.64MPa，受旱者为0.38—0.77MPa，渗透调节幅度可达0.2—0.8MPa。关于脯氨酸在渗透调节中的作用，石大伟⁽³²⁾指出，几乎所有植物在各种逆境条件下都积累脯氨酸，如干旱及其他各种形式的水分胁迫、施肥过量、高低温等，值得注意的现象是植物体中积累脯氨酸量常与受到胁迫程度一致，即受胁迫程度越重，脯氨酸积累量越

高, 如在水分胁迫条件下植物的正常生理生化活动受到干扰, 其中 N 素代谢反应尤为敏感, 至叶部出现脯氨酸积累。Bharambe^[33] 发现, 脯氨酸在充分供水的植株中含量很少, 但随灌溉水的减少而增加, 脯氨酸水平的提高往往与植物水分胁迫期间脯氨酸的水解作用有关。根据李玲^[34] 的综述, 干旱条件下脯氨酸水平的提高还与植物 ABA(脱落酸)的积累有关。王邦锡^[35] 等对于以脯氨酸的数量作为植物抗旱性生理指标提出了疑议, 他发现水分胁迫下植物累积脯氨酸并不是各类作物的普遍现象, 品种之间的抗旱性与脯氨酸积累并无相关关系, 脯氨酸虽有降低细胞渗透势维持膨压、保护和稳定大分子物质等多种功能, 但植物对干旱的适应性可能还受到其他因素的影响, 如体内具有相似功能的物质还包括甜菜碱、多胺、糖类、有机酸和盐类等, 因此作物的抗旱性难以用一种物质数量变化所概括。据山仓^[29] 报道, 在水分亏缺的条件下游离脯氨酸的显著增加对总渗透势变化的影响较小, 这是因为脯氨酸的绝对含量对渗透调节的作用仅局限于细胞质内, 无机离子和糖类的作用则在渗透势影响大的叶胞内。

4 干旱对作物生理过程的影响

由前分析可知, 当植物遭受干旱胁迫时, 不管是气孔因素还是非气孔因素的影响, 都会导致光合作用下降和蒸腾作用降低。水分的亏缺加速了叶的衰老和死亡, 减少了绿叶面积, 如当水势低至 -1.5MPa 时, 死叶的百分数增加, 当水势降低至 -10.0MPa 时, 全部叶片死亡^[36]。水分亏缺减少了分蘖数、增加了分蘖的死亡速率, 因而减少了植冠的叶面积^[37]。水分胁迫还会推迟和减少糖分从同化组织向输导组织转移, 尽管植物输导系统对于缺水并不敏感, 如小麦水势降至 -3.0MPa 时, 同化物的运输并未受水分胁迫的影响, 然而, 由于水分亏缺影响到光合速率, 光合产物的利用速率减少了韧皮部同化物的进出, 因而影响到同化物的转移^[38-40]。Gallagher 等^[41] 发现, 在极度水分胁迫影响下, 大麦和小麦籽粒中碳水化合物约 $2/3$ 是来自于籽粒灌浆前所累积的同化物, 这可能与干旱减少了光合产物的形成和输出, 而加速了营养器官中贮藏物质的分解和输出有关。

干旱对于作物生理阶段有着不等程度的抑制作用。如营养生长阶段, 叶扩张对水分亏缺的反应比起光合速率和光合产物向幼嫩叶、鞘和根的转移对水分亏缺的反应更为敏感。然而, 在小麦籽粒灌浆阶段, 叶片的光合作用对水分亏缺的反应比籽粒生长和同化物自下部的叶、茎、根及冠向穗部的转移对水分的反应更为敏感^[39]。不同时期干旱对产量形成影响也不同, 如营养生长阶段干旱使潜在穗数(分蘖数)减少; 开花时期干旱导致穗粒数减少; 生长后期干旱则造成籽粒重量降低^[42-44]。

5 小 结

水分亏缺会影响叶的扩张、光合和蒸腾进程、同化物的分配, 进而导致生物产量的降低。受旱作物本身具有抗旱生理适应的机能, 如通过气孔的调节来减少蒸腾失水; 通过根系扩展增加吸水; 或通过降低细胞渗透势来维持膨压, 从而缓解干旱胁迫的危害。这种自身的调节机能可以使受轻度胁迫的作物减轻受害程度、维持其生理过程。N 肥的施用对于增大气孔的开度, 提高光合和蒸腾速率, 促进根系的生长和叶片的扩张, 降低细胞渗透势和提高渗透调节能力有着积极的作用, 然而这种作用与水分的胁迫程度和时期有关。N 的负作用随后期缺水或胁迫加重时而增加, 如气孔反应变得迟钝, 蒸腾速率下降, 这对干物质累积会

造成不利的影响;此外,当土壤过干时,施入过多的N会导致体内N素的累积,由此造成细胞大量失水,植株水势和相对含水量大幅度降低,致使正常的生理过程难以维持。

参 考 文 献

- [1] Truner, N. C. and Burch, G. J., The role of water in plants, In: Teare, I. D. and Peet, M. M. (eds.), Crop-water relations, 13-126, John Wiley & Sons, New York, 1983.
- [2] 孙广玉, 王滔, 植物学报, 1991, 33(1): 43-49.
- [3] Jones, H. G. et al., Hort. Rev., 1985, 7: 301-344.
- [4] 王小彬, 高绪科, 蔡典雄, 干旱地区农业研究, 1993, 3: 6-12.
- [5] 张锡梅, 徐勇, 干旱地区农业研究, 1987, 3: 80-85.
- [6] Turner, N. C., Plant Physiol., 1974, 53: 360.
- [7] Morgan J. M., Aust. J. Plant Physiol., 1977, 4: 75.
- [8] Seaton, K. A., Landsberg, J. K. and Sedgley, R. H., Aust. J. Agric. Res., 1977, 28, 355.
- [9] Millar, B. D. and Denmead, O. T., Agron. J., 1976, 68: 303.
- [10] Millar, O. T. and Millar, B. D., Agron. J., 1976, 68: 307.
- [11] 王恩利, 韩湘玲, 水分亏缺对玉米气孔状况、光合蒸腾过程和生长发育的影响, 见: 国际旱地农业学术讨论会论文集, 陕西, 杨陵, 1987.
- [12] 薛崧, 汪沛洪等, 植物生理学报, 1992, 18(1): 1-7.
- [13] Shimshi, D. and Kafka, U., Irrigation Sci., 1978, 1: 27-38.
- [14] Jones, H. G., J. Agric. Plant Physiol., 1977, 4: 75.
- [15] Fisher, R. A., The effect of water stress at various stages of development on yield processes in wheat, In: Slatyer, R. O. (ed.), Plant response to climatic factors, 233-241, United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization, Paris, 1973.
- [16] Miskin, K. E., Rasmusson, D. C. and Moss, D. N., Crop Sci. 1972, 12: 780.
- [17] Hsiao, T. C. and Acevedo, E., Agric. Meteorol., 1974, 14: 59.
- [18] Malik, R. S., Dhankar, J. S. and Turner, N. C., Plant Soil, 1979, 53: 109.
- [19] Mayaki, W. C., Stone, L. R. and Teare, I. D., Agron. J., 1976, 68: 532.
- [20] Brown, P. L., Ibid, 1972, 63: 43-46.
- [21] Slatyer, R. O., Aust. J. Biol. Sci. 1961, 14: 519.
- [22] Turner, N. C. and Jones, M. M., Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation, In: Turner N. C. and Kramer, P. J. (eds.), Adaptation of plants to water and high temperature stress, 87-103, Wiley-Interscience, New York, 1980.
- [23] Jones, M. M. and Turner, N. C., Plant Physiol., 1978, 61: 122.
- [24] 李德金, 邹琦, 程炳嵩, 植物学通报, 1990, 7(4): 43-48.
- [25] 王玉国, 荆家海, 王韶唐, 植物生理学报, 1991, 17(1): 37-43.
- [26] 徐萌, 山仑, 植物学报, 1992, 34(8): 596-602.
- [27] 薛青武, 陈培元, 植物生理学报, 1990, 16(1): 49-56.

Ca₈-P 和 Al-P、Fe-p 转化, 这部分形态的无机磷相对稳定, 是作物的缓效磷源。

3、合理的氮磷配比是施肥的重要原则。由于潮土速效磷含量普遍较低, 因此在当前施肥中可适当增加磷肥的比重。

4、磷肥的实际表观利用率比单季试验的结果要高, 五年试验所获得的小麦和玉米 10 季作物总利用率为 43.8%。

参 考 文 献

[1] 蒋柏藩, 石灰性土壤无机磷有效性的研究, 土壤, 1992, 24(2): 61-64.
 [2] 中国土壤学会农业化学专业委员会, 土壤农业化学常规分析法, 科学出版社, 1983.
 [3] 顾益初, 蒋柏藩, 石灰性土壤无机磷分级的测定方法, 土壤, 1990, 22(2): 101-102.
 [4] Jiang Baifan, Gu Yichu and Li Aron, Transformation of phosphate fertilizers with different solubilities in calcareous soils, Pedosphere, 1993, 3(2): 145-152.



(上接第 12 页)

[28] 上官周平, 陈培元, 植物生理学报, 1990, 16(4): 347-354.
 [29] 山仑, 干旱地区农业研究, 1985, 4: 71-81.
 [30] Munns, R., Brady, C. J. and Barlow, E. W. R., Aust. J. Plant Physiol., 1979, 6: 379.
 [31] Jones, M. M, Osmons, C. B. and Turner, N. C., Aust. J. Plant Physiol., 1980, 7: 193.
 [32] 石大伟, 干旱地区农业研究, 1985, 3: 78-83.
 [33] Bharambe, P. R. and Joshi, P. S., J. Indian Soil. Sci., 1985, 33: 400-402.
 [34] 李玲, 植物学通报, 1991, 8(2): 21-42.
 [35] 王邦锡, 黄久常, 王辉等, 植物生理学报, 1989, 15(1): 46-51.
 [36] Ludlow, M. M., Effect of water stress on the decline of leaf net photosynthesis with age, In: Marcelle, R. (ed.), Environmental and biological control of photosynthesis, 123-134, Junk, Hagne, 1975.
 [37] Begg, J. E. and Turner, N. C., Adv. Agron., 1976, 28: 161.
 [38] Wardlaw, I. F., Aus. J. Biol. Sci., 1967, 20: 25.
 [39] Wardlaw, I. F., Aust. J. Biol. Sci., 1969, 22: 1.
 [40] Wardlaw, I. F., Aust. J. Biol. Sci., 1971, 24: 1047.
 [41] Gallagher, J. N., Biscoe, P. V. and Scott, R. K., J. Appl. Ecol., 1975, 12: 319.
 [42] Asana, R. D. and Mani, V. S., Ind. J. Plant Breeding, 1958, 18: 187.
 [43] Asana, R. D. and Saini, A. D., Physiol. Plant, 1958, 11: 666.
 [44] Asana, R. D., Saini, A. D. and Ray, D., Physiol. Plant, 1958, 11: 655.