

植物抗旱性中的补偿效应及其在农业节水中的应用

胡田田¹, 康绍忠^{1,2}

(1. 西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室, 陕西杨凌, 712100; 2. 中国农业大学中国农业水问题研究中心, 北京, 100083)

摘要:在论述植物补偿效应存在类型和研究范畴的基础上, 详细评述了植物抗旱性中根系形态结构功能及地上部干物质积累、产量和水分利用效率方面的补偿效应及其影响因素, 并对植物抗旱作用中补偿生长的可能生理学机制作了探讨。同时, 对补偿效应在提高农业水分利用效率中的应用进行了讨论。

关键词:补偿效应; 抗旱性; 延伸生长; 生理学机制; 农业应用

The compensatory effect in drought resistance of plants and its application in water-saving agriculture

HU Tian-Tian¹, KANG Shao-Zhong^{1,2} (1. Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Ministry of Education, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling, Shaanxi, 71210, China; 2. The Center for Agricultural Water Research in China, China Agricultural University, Beijing, 100083, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4): 885~891.

Abstract: In biology, compensation is a common phenomenon following environmental stresses such as drought, anoxia, salinity, and nutrient stresses. In some cases, stress is steady or unchanging. This may result in some adaptive responses by the plant. But in other cases, the plant may be exposed to fluctuating stress conditions. The compensatory effect may develop when there is an uneven supply of resources or when the plant's environment fluctuates between stressful and nonstressful conditions. We propose that the compensatory effect develops when plants are grown under conditions of fluctuating stress. As a result of the compensatory effect, plant morphology or function may equal or even surpass that of plants grown under nonstressed conditions. In contrast, plants grown under steady stress conditions exhibit other kinds of adaptive responses. These responses often offset each other. For example, under steady stress conditions, enzyme concentrations in a plant may go down, but the enzyme activity may go up. This should not be considered to be a compensatory effect. In this paper, we also distinguish among different types of compensatory effects based on the level and effect of compensation, as well as the number and fluctuation pattern of the environmental stresses.

This review describes the compensatory effect on plant attributes such as biomass accumulation, water use efficiency, and the morphology and function of root systems. Compared to treatments that have sufficient and steady soil water contents, crop production and water use efficiency increase significantly when plants are exposed to drying and rewetting cycles. Roots tend to grow and proliferate in regions of high water availability. The hydraulic conductivity of roots increases noticeably under a locally restricted water supply. This also occurs after drying and rewetting cycles. The compensatory effect in these plants can be attributed to five physiological processes: (a) the maintenance of root growth during periods of mild water deficit; (b) the improvement of the morphology and function of the root system after the drying-wetting cycle; (c) the improvement of osmotic adjustment in the extension zone of both roots and leaves during the drying-wetting cycles; (d) the rapid recovery of photosynthesis during rewetting after a period of mild water deficit; and (e) changes in the allocation and reserve of assimilates

基金项目:国家自然科学基金重点资助项目(50339030); 国家自然科学基金资助项目(50279043)

收稿日期:2004-03-06; **修订日期:**2004-12-28

作者简介:胡田田(1966~), 女, 陕西礼泉人, 博士生, 副教授, 主要从事植物对水分养分局部供应的适应性及其机理研究。E-mail: hutiantian@tom.com

Foundation item: National Natural Science Foundation of China(No. 50339030, 50279043)

Received date: 2004-03-06; **Accepted date:** 2004-12-28

Biography: HU Tian-Tian, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in plant ecophysiology and nutrition science. E-mail: hutiantian@tom.com

during periods of water deficit. The plant hormone abscisic acid (ABA) plays an important role in the first three processes by regulating hydraulic conductivity, the extensibility of the cell wall, and osmotic adjustment for the maintenance of turgor pressure. The factors influencing the compensatory effect in the drought resistance of plants include the species, variety, plant development stage, and the intensity and duration of the water deficit.

This paper also provides some examples for the application of the compensatory effect in water-saving agriculture. In the case of regulated deficit irrigation, a mild water deficit is maintained during the early stages of plant growth. This irrigation pattern induces the compensatory effect and results in an improvement in crop quality and/or yield. Controlled alternate partial root-zone irrigation is an alternative water-saving method that takes advantage of the compensatory effect and increases water absorption from localized areas. Unique irrigation regimes are required for different crop species in order to realize optimum compensatory effects.

Key words: compensatory effect; drought resistance of plants; extension growth; physiological mechanism; agricultural application

文章编号:1000-0933(2005)04-0885-07 中图分类号:Q948.112⁺.3; Q945.78 文献标识码:A

植物在长期的适应和进化过程中,不仅逐渐形成了对干旱、缺氧、盐渍、冷、热等各种逆境的抵抗能力,而且在逆境得以改善时其生理生化功能和生长发育还可得到一定的恢复,这种恢复有时甚至可以达到或超过未经胁迫或伤害下的情形,从而弥补逆境造成的伤害,表现出明显的补偿或超补偿效应^[1~5]。关于植物抗逆性中的适应性反应及其作用机制,目前已深入到分子水平,并有许多评论性文章^[6~8]。但关于补偿作用的研究,近年来逐渐有所发展,且主要集中在植物抗旱性方面^[4,5,9,10]。这对于深刻认识植物抗逆性的内在机理,充分挖掘植物自身潜力,高效利用农业水资源非常重要。然而,国内外有关补偿效应的评论性文章还很少^[12]。本文综述这方面的研究结果,以期为进一步研究提供一些依据。

1 植物的补偿效应

1.1 补偿现象的类型

补偿现象在生物界中普遍存在,一般由胁迫和伤害所引起,是生物对不良环境的一种适应。从层次来分,其类型有分子、细胞、组织器官以及个体和群体水平上的补偿。如 CO₂ 增高引起植物 Rubisco 含量的降低可通过其活性增大加以补偿,而不致影响光合作用对细胞间隙 CO₂ 浓度的反应^[13]。在干旱、低氧、盐分、重金属和养分胁迫时,根系通过调节质外体障碍(Apoplastic barrier)的化学组成、形成范围和作用模式,从调节根系吸收或体内到体外的流失方面补偿胁迫的直接危害^[14]。Jeschke 等通过对具有正常根系与仅有种子根(称单根)玉米的比较研究发现,由于不定根发育被阻止,单根处理的种子根显示出补偿生长^[15]。禾谷类植物产量构成因子穗数、粒数和粒重之间,前期不利条件对单位面积穗数造成的不利影响,可在后期的每穗粒数或粒重上加以补偿^[16,17]。前期遭受动物牧食的草类后期可表现出明显的补偿或超补偿效应^[1]。就环境条件的变化类型,补偿效应可分为时间上的补偿和空间上的补偿两类。Mackey & Barber 在对不同土质中的玉米整个根区土壤在时间尺度上进行反复干湿交替灌水处理后,新生根根毛数量成倍增加,根系表面积显著增大,从而补偿了因水分亏缺引起的水分、养分吸收不足问题^[2]。关义新等对玉米开花期进行干旱与复水处理,穗长、穗粗及穗干物质重均存在明显的补偿生长,复水后对产量的补偿表现为百粒重的增加^[18]。局部施肥的研究表明,施肥侧的根系比未施肥侧的根系发达和密集,根吸收面积增大,吸收能力增强^[3]。当玉米幼苗根系一部分生长在无磷溶液,另一部分生长在供磷溶液中时,供磷侧根系生长加快,根半径变小,最大吸磷速率增大^[19]。植物不仅对同一生长因子的变化存在补偿作用,而且在不同因子之间也存在补偿作用。李世清等研究表明,水分胁迫后,气孔阻力增加,叶绿素含量和净光合速率显著下降。但在水分胁迫时施用氮肥,蒸腾速率减弱,叶绿素含量、叶片吸光强度和净光合速率增加,致使短时水分利用效率显著提高。因而认为,因水分胁迫导致净光合速率和短时水分利用效率的减少通过增施氮肥可得到部分补偿^[20]。从效果来分,有有益补偿和有害补偿,并不是所有的补偿都是有益的。如棉花、水稻、小麦等植物感染某些病虫害或病毒后,造成代谢紊乱,发生茎叶疯长现象。

1.2 补偿效应的研究范畴

尽管早在 20 世纪 40 年代初植物界就有补偿现象的报道,但一直未受到重视。近二、三十年,随着植物抗逆性研究的快速发展,这方面的研究才逐渐多起来。然而,有关这方面的研究仍是零散的,缺乏系统性。概括起来,目前植物逆境生理中涉及“补偿”一词的研究,既包括逆境改善时同一形态结构功能的足量或超额恢复,也包括根系局部供应水分、养分、氧气等生长因子条件下根系形态及吸收功能上的补偿作用,还包括胁迫条件下植物各组织、器官不同形态结构或功能途径之间的相互弥补。对于后一种情况,例如水分亏缺条件下,根通过调节细胞扩张最小压力和延伸区溶质运输两个过程“补偿”水分亏缺对根系生长的影响^[21]。吕金印等根据水分亏缺下小麦籽粒对花前¹⁴C 同化物调运比例增加,认为同化物运输也存在“补偿作用”^[22],等等。这实质

是植物对不良环境的一般适应性反应,其研究条件仅维持不变的逆境,尚未涉及逆境消失后的植物性状变化;研究的内容是不同性状间的相互弥补或单一性状的有益变化,如果称之为“补偿”,则属于广义上的补偿作用。补偿效应是植物抵御外界逆境危害的一种自我体内调节机制,但与一般的适应性反应有所不同,更强调环境条件变化后植物某一性状的足量恢复,着重从环境变化的动态角度考虑植物的适应性。补偿效应应研究环境条件变化时植物同一形态结构或功能的足量甚至超额恢复及其作用机制。

2 植物抗旱性中的补偿效应及机制

2.1 抗旱性中的补偿效应

目前,关于水分胁迫下补偿效应的研究主要包括,前期干旱锻炼后植物在良好供水条件下的生理变化和生长表现,以及局部根系供水条件下植物根系的生理生长状况两方面。总体上,植物的补偿效应可表现出形态结构、生理生化功能和产量及水分利用效率补偿 3 种方式。这些研究大多集中在根系的形态结构功能及地上部干物质积累和产量上,对地上部生理生化功能研究很少。

许多研究表明,禾谷类植物由种子形成的根数目基本上固定,但侧生根数量不受限制,可通过各级侧根加速生长而形成补偿生长。也有研究表明,不定根发育受到限制时,种子根也存在补偿生长。另外,当一部分根生长受限制时,其它部分根具有补偿生长。余叔文等^[23]研究小麦苗期控水后期补灌(蹲苗)的结果表明,锻炼植株的根系能更新、长出大量新根,自由水/束缚水的比值提高;在孕穗期再次受旱时,可保持比对照高的水分代谢水平——耗水量较大,结实器官受损害程度减小,在忍耐脱水能力提高的同时,还以更积极的方法来抵抗干旱。Gullo 等^[4]发现,旱后复水 48~72h,木犀(*Oleaaleaster*)的根尖恢复生长,并产生侧根和根毛。梁宗锁等^[24]在玉米根系分区的交替灌溉试验中观察到,分根区干湿交替下,根冠比增大,根系分枝的数目增加,活性根生成。

昌小平等对小麦根系 0~10cm 进行亏水处理,10~20cm 给予正常供水,在一定时间内,下层根系活力增加且高于对照,局部根系供水对植物生长未产生不良影响,说明虽然上层根系受旱,由于下层根系活性的补偿作用仍能维持植物的正常生长^[25]。对玉米根系分区交替渗透胁迫的研究结果表明,非胁迫边根系活力是胁迫边和对照的 130.13%,134.02%。说明分根区交替供水条件下,植物供应边根系的吸收作用存在显著的补偿效应^[26]。植物根系经过一定程度的水分胁迫锻炼重新复水后,其水分传导还会高于未经受水分胁迫锻炼的对照^[27,28]。North 等^[27]研究干旱和复水后龙舌兰根系水导变化的结果表明,30d 干旱(土壤水势-3.2MPa)对不同根龄根水导的影响不同,老节根的水导降低约 2 倍,幼嫩节根降低约 10 倍,侧生根(节根的分枝)约降低 20 倍。复水后不同根的恢复程度也不同,复水 7d 后幼嫩节根的水导完全恢复,侧根仅恢复 20%,老根仅稍有恢复。根系能从局部的水分有效区域吸水,而且其吸水速率大大超过全部根区湿润时的速率^[28,29]。

许多研究表明,植物地上部对干旱后的复水也有明显的补偿效应。这些研究涉及到的植物有冬小麦、春小麦、玉米、马铃薯、大豆、辣椒等,测定的指标有形态指标如株高、茎粗、叶面积、干物质积累、产量及其构成因子如穗数、粒重和水分利用效率等。陈晓远等研究表明,拔节期和抽穗期恢复供水可使苗期和孕穗期遭受不同程度干旱冬小麦株高、叶片数、叶面积以及干物质等超过其相应对照,表现出明显的补偿生长效应^[9]。李凤英和黄占斌的实验表明,中水分处理后复水,辣椒的青椒产量较高水分处理增加 6%,玉米干重增加 75%,玉米和大豆的 WUE 分别比对照高 59.1%和 29.7%^[30]。研究表明,旱后复水,植物的光合作用也有明显的补偿效应。如谷子生长前期受旱的植株,后期复水后,其光合作用速率经过干、湿交替的促控,会高于一直充分供水的植株^[31]。苗期干旱拔节期复水可在一定程度上降低玉米叶片的气孔阻力和蒸腾速率,提高叶片水分利用效率,表现出一定的补偿效应。

2.2 抗旱性中补偿生长的可能机制

20 世纪 70 年代初,Boyer 等^[10,32]对旱后复水下谷物、大豆和向日葵叶片的延伸生长、细胞分裂和光合速率的变化作了系统的研究,发现植物在对干旱的敏感性方面,生长作用要远远大于光合和细胞分裂,适度缺水时作为生长驱动力的膨压下降引起生长停止,而此时光合作用并未受到明显影响,细胞分裂也没有受到抑制。复水时植物的膨压迅速恢复,又有足够的细胞数量,加之以前累积的光合产物为生长提供了多于不给予复水植物的物质基础,地上部表现出明显的补偿生长。这是对补偿生长的最初解释。近年来随着植物抗旱性研究的迅速发展,对补偿生长的可能机制有了深一层的认识。概括起来,大体包括以下几方面:

2.2.1 适度水分胁迫下根系生长的维持 研究表明,一方面,适度水分亏缺条件下,胁迫激素 ABA 在单个细胞和整个根水平上都增加作物根系的水分传导,ABA 主要是通过调节水通道蛋白的活性调节植物的吸水^[33]。Steudle^[34]认为,水通道蛋白可能是充当阀门而可逆地提高水导,在不利的条件下促使植物吸水。根系由于优先得到水分,此时整个植株的生长中心转移到根部,地上部生产的有限光合产物也优先分配给地下部。另一方面,在低水势下,胁迫激素 ABA 由于对根系和叶片延伸区细胞壁动态结构的影响不同,使叶片细胞壁塑变系数(伸展性)减小;相反,根末梢伸长区(2~3mm)细胞壁伸展性则增加^[35]。因而,在冠部生长已经明显受到影响的情况下,根系仍然能够继续向下生长,吸收深层土壤中的水分。

2.2.2 干湿交替下根系形态结构和功能增强 不少研究表明,干湿交替后,一方面根尖恢复生长,长出大量新根,并产生根毛,根系纵向生长加强而深扎,有利于吸水;另一方面,由于大量新根的出现和胁迫激素 ABA 的作用,干旱复水后根系的水分传导增大。此外,根从湿润土壤吸水可通过水分倒流维持干土中根系的功能^[36],避免干土中根系的衰老,为复水后这部分根的超补偿吸水奠定了基础。这些保证了根和叶延伸生长区膨压在一定程度上上的维持,也就保证了复水后各种生理功能的快速恢复和地上部的补偿生长。

2.2.3 干湿交替下延伸生长区细胞的渗透调节能力增强 研究表明,水分胁迫下根系或叶片延伸生长区长度的缩短,均是由于溶质积累减少不能维持膨压所引起^[37,38]。而目前已经证明,土壤水分胁迫下根源 ABA 有促进根系吸水 and 吸收无机离子向木质部转运的双重功能。同时,在适度干旱下,植物体内还诱导产生一些有机小分子渗透调节物质,如脯氨酸、甜菜碱、甘露(糖)醇等,运输到生长区,从而提高其渗透调节能力,维持生长所需的膨压。幼嫩部分渗透调节能力比衰老部分强的事实也说明了这一点。此外,水分胁迫下水通道蛋白在液泡膜上的大量存在表明液泡在维持膨压中有重要作用。当细胞质处于急剧的渗透变化中时,细胞可利用液泡的空间迅速缓冲胞外水分胁迫的危害^[39]。苏佩和山仑^[40]报道,玉米前期干旱拔节期复水,在较短时间(9d)植株叶水势即可接近对照的水平,而叶片渗透势则在较长时间(23d)才逐渐恢复到充分供水处理的水平。即相对于叶水势来说,渗透势的恢复具有相对的滞后性,经历干湿交替的植物能在较长时间内维持高的渗透调节能力,保持膨压,从而对细胞内多种决定于膨压的过程和对膨压敏感的机制具有保护作用,如维持部分气孔开放和一定的光合速率,避免或减轻水分胁迫下光合器官受到的光抑制作用,并且能在一定程度上维持细胞的延伸生长^[41]。

2.2.4 有限水分亏缺复水后光合作用快速恢复 郭贤仕和山仑^[31]报道,前期干旱锻炼使复水后谷子叶片的净光合速率超过一直充分供水的对照,并认为这与叶片的叶绿素含量增加和渗透调节能力增强有关。关于脱水对光合系统本身影响的结果表明,尽管叶片中 PS II 水裂解系统、PS II 潜在活性(F_v/F_o)及 PS II 原初光能转换效率(F_v/F_m)对水分胁迫非常敏感,并随着植物的脱水而下降很快,但在有限水分亏缺复水后能迅速恢复。另外,某种保护机制如胡萝卜素对光合中心保护作用的存在,使色素蛋白复合体的正常结构得到了保护^[42],也对复水后植物光合作用的快速恢复有重要作用。

此外,Karsten & MacAdam 对抗旱性不同的多年生黑麦草,白三叶和羊茅干旱-复水前后储藏器官单糖和储藏碳水化合物的研究表明,更多的碳水化合物储存有利于耐旱和复水后的恢复,说明补偿作用与同化物分配有关^[43]。

可以看出,以上这些机制可以使植物很好地度过适度的水分亏缺,并为复水后生长恢复奠定了良好基础。恢复供水后,沿木质部的水势梯度和延伸区生长细胞与木质部汁液间的水势梯度、叶肉细胞膨压相继得到恢复;胁迫激素 ABA 浓度下降,内源 ABA 对细胞壁扩展性的抑制解除,叶肉细胞壁弹性恢复,因而延伸生长得以恢复;恢复了的光合作用可为进一步的生长发育提供物质和能量保证。植物的生长发育是一个相当庞大而又复杂的网络系统工程,因此单凭以上这些并不能清楚回答干湿交替条件下生长发育是如何恢复的,哪些因子参与其调控过程,如何调控等问题。要彻底阐明补偿效应的作用机制,还需从植物对环境变化的感知、信号的产生和传递以及胞内信号转导、基因调控表达等方面进行深入研究。

2.3 抗旱性中补偿效应的影响因素

研究表明,不同植物补偿能力不同,有些植物的这种效应甚至超过一直处在适宜水分供应下的状况,从而出现节水增产或节水少减产的现象^[5],而有的植物还会出现有害补偿。山仑等对春小麦、马铃薯、大豆和玉米的研究表明,浇水后各植物的光合、蒸腾速率和气孔导度都有所增加,但不同植物增加幅度不同,同一植物各指标的增幅也不同;春小麦和马铃薯在干湿交替环境下可获得与充分供水相当的产量而其水分利用效率显著提高,大豆减产幅度较大,玉米减产严重,水分利用效率显著低于全湿处理^[5]。同一作物不同品种,补偿效应的大小也不相同。小麦中一些野生种和农家种受旱复水后,茎叶生长繁茂,株高明显增高,无效分蘖也增多,但经济产量却没有提高,出现有害补偿;而一些现代品种干旱复水后,能促进大穗大粒的形成,减少无效分蘖对营养的消耗,对产量形成和 WUE 有利。

同一植物在不同条件下的补偿效应不同。Holshouser & Whittaker^[44]用成熟期不同的大豆品种研究表明,当干旱胁迫发生在生长发育的早期阶段时,MG IV 的栽培种比 MG III 更能补偿干旱的影响,而干旱发生在其他阶段时则不然。说明补偿作用与干旱发生时期有关。张喜英等对不同生育期冬小麦调亏灌溉研究指出,返青-起身期和灌浆后期控水可增产 8.5% 和 1.1%,其它生育期调亏处理产量则略降^[45]。同是玉米,有的报道旱后复水产量和 WUE 有明显的补偿效应,有的则报道显著降低。这可能与不同研究者所控制的水分亏缺时期和程度不同有关。

3 补偿效应在农业节水中的应用

干旱缺水对植物的影响,从适应到伤害有一个过程。只要不超过适应范围的缺水,往往在复水后,可产生水分利用和生长上的补偿效应,对形成终产量有利或无害,这就是植物的有限缺水效应。虽然植物有限缺水效应的概念提出较晚,但实践中早已有应用。如我国熟知的棉花、玉米“蹲苗”控水,促进根系下扎;水稻无效分蘖期的“烤田”使土壤水分适当亏缺,两次轻烤、先轻后重,能有效地控制无效分蘖的增长速度,对增产有显著作用。研究表明,早期适度水分亏缺,对玉米、小麦、向日葵、花生、豆科牧

草等有利于增产;冬小麦要获取4 500~4 950kg/hm² 以上的产量,并非要求全生育期土壤水分均应保持充足,其中一段时间的水分胁迫可能对增产有益。当然这与 SPAC 系统中大气条件适宜,植株吸水和失水接近平衡,或植物体自身贮水能力调节释放后,不过度亏缺有关^[46]。有限缺水可能引起植物增产的机理,只有一些初步认识尚不能很好定量,并具有一定风险。因此,使用这种有限缺水效应时要防止不致发展成为非适度水分亏缺的有害影响,其关键在于根据植物种类与品种、各生育时期对水分亏缺的敏感性及前期土壤水分状况等,控制水分亏缺的时间及允许程度。这就要求研究出一套植物与土壤的灌溉指标,并针对不同的植物,确定其最优灌溉制度与模式,实现补偿效应最大。这正是农业节水中调亏灌溉的理论基础。

控制性作物根系分区交替灌溉(Controlled Alternate Partial Root-zone Irrigation, APRI)是康绍忠等根据根系干旱信号传递与气孔最优调节、部分根区湿润刺激根系补偿效应等理论提出的一种新的节水技术体系^[47]。其基本概念与传统概念不同:传统的灌水方法,追求田间植物根系活动层的充分和均匀湿润;而 APRI 则强调植物根区土壤垂直剖面或水平面的某个区域保持干燥,另一部分根系区域灌水湿润,交替控制部分根系干燥、部分根系湿润,以利于交替使不同区域根系经受一定程度的水分胁迫锻炼,刺激根系生长及吸收功能的补偿效应,及植物部分根系处于水分胁迫时产生干旱信号脱落酸(ABA)传输至地上部叶片,调节气孔保持最适开度,达到以不牺牲植物光合产物积累而大量减少其奢侈的蒸腾耗水而节水的目的。同时还可减少再次灌水间隙期间棵间土壤湿润面积,从而减少棵间蒸发损失;因湿润区向干燥区的侧向水分运动而减小深层渗漏,从而明显提高水分利用效率。控制性根系分区交替灌溉(APRI)自 1996 年提出以来,在室内盆栽及大田试验中均取得了明显的节水增产效果,如收获等产量的玉米,交替隔沟灌溉比常规沟灌省水 33.3%^[48]。控制性根系分区交替灌溉已在生产中获得了大面积推广。

植物补偿效应的存在,对其适应干旱逆境有重要意义。无论是旱作农业还是灌溉农业,植物一生中经常会遇到各种不同程度的干旱危害,其田间实际生境可用“干湿交替”或“低水多变”来描述。旱后复水下植物生理生态功能的恢复,可以在一定程度上弥补干旱所造成的危害,甚至达到不减产或增产的效果。然而,如果控制不好也会出现有害补偿。因此,深入研究植物补偿效应的作用机制、影响因素及其调控措施,不仅有利于对植物抗逆性的深刻了解,而且还能够提供对农业节水管理有用的理论和技术。

References:

- [1] Messina F J, Durham S L. Trade-off between plant growth and defense? A comparison of sagebrush populations. *Oecologia*, 2002, **131** (1): 43~51.
- [2] Mackay A D, Barber S A. Effect of cyclic wetting and drying of a soil in root hair growth of maize roots. *Plant and Soil*, 1987, **104**(2): 291~293.
- [3] Sattelmacher B, Lambers H. Morphology and physiology of the seminal root system of young maize (*Zea mays* L.) plants as influenced by a locally restricted nitrate supply. *Z. Pflanzen. Bodenk*, 1995, **158**(4): 493~497.
- [4] Gullo M L, Nardini A, Salleo S, *et al.* Changes in root hydraulic conductance [KR] of *Olea oleaster* seedlings following drought stress and irrigation. *New Phytol.* 1998, **140**(1): 25~31.
- [5] Shan L, Su P, Guo L K, *et al.* The response of different crops to drying-wetting cycle in field. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2000, **20**(2): 164~170.
- [6] Zou Q. Response of plant to water deficit and its application in dryland farming and breeding varieties of drought resistance. In: Wu P, Chen K S eds. *Proceedings of plant molecular physiology*. Hangzhou: Zhejiang University Press, 2000. 207~215.
- [7] Zhang J S, Chen S Y. Molecular mechanism of plant salt and drought tolerance and its gene engineering. In: Wu P, Chen K S eds. *Proceedings of plant molecular physiology*. Hangzhou: Zhejiang University Press, 2000. 223~244.
- [8] Dennis E S, Dolferus R, Ellis M, *et al.* Molecular strategies for improving flooding tolerance in plants. *J. Exp. Bot.*, 2000. **51**(342): 89~97.
- [9] Chen X Y, Luo Y P. Study on compensatory effect of wheat under drying-wetting cycle. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2001, **22**(2): 62~68.
- [10] Boyer J S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiol.*, 1970, **46** (1): 233~235.
- [11] Horwitz R. Cell biology as the centuries change - about as good as it gets. *Journal of Cell Science*, 2000, **113**(6): 906~908.
- [12] Tezara W, Mitchell V, *et al.* Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *Journal of Experimental Botany*, 2002, **53**(375): 1781~1791.
- [13] Mu Z X, Liang Z S, Zhang S Q. Physiological basis of compensation growth of crops under soil alternate drying-wetting and its application in agricultural production. *Plant physiology Communications*, 2002, **38**(5): 511~516.
- [14] Hose E, Clarkson D T, Steudle E, *et al.* Review Article The exodermis: a variable apoplastic barrier. *Journal of Experimental Botany*,

- 2001, **52**(365):2245~2264.
- [15] Jeschke W, Holobrada M, Hartung W. Growth of *Zea mays* L. plants with their seminal roots only. Effects on plant development, xylem transport, mineral nutrition and the flow and distribution of abscisic acid (ABA) as a possible shoot to root signal. *Journal of Experimental Botany*, 1997, **48**(311):1229~1239.
- [16] García L F, Rharrabti Y, *et al.* Evaluation of grain yield and its components in Durum Wheat under Mediterranean conditions. *Agronomy Journal*, 2003, **95**(2):266~274.
- [17] Linghe Z, Michael C S. Salinity effects on seedling growth and yield components of rice. *Crop Science*, 2000, **40**(4):996~1003.
- [18] Guan Y X, Dai J Y, Xu S C, *et al.* Influence of drying-rewetting during flowering period on compensatory growth and yield of maize. *Acta Botanica Sinica*, 1997, **23**(6): 740~745.
- [19] Anghinoni I, Barber S A. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. *Agronomy Journal*, 1980, **72**(3):658~688.
- [20] Li S Q, Tian X H, Li S X. Physiological compensatory effects of nutrient on winter wheat in dryland. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2000, **20**(1): 22~28.
- [21] Frensch J. Opinion paper. Primary responses of root and leaf elongation to water deficits in the atmosphere and soil solution. *Journal of Experimental Botany*, 1997, **48**(310):985~999.
- [22] Lu J Y, Shan L, Gao J F. Mobilization and allocation of assimilate in wheat under water deficit. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*. 2002, **16**(4):228~231.
- [23] Yu S W, Chen J Z, Liu C D, *et al.* Effect of drought pre-treatment during wheat seedling stage and its physiological basis. *Acta Agronomica Sinica*, 1964, **3**(2): 169~179.
- [24] Liang Z S, Kang S Z, Gao J F, *et al.* Effect of abscisic acid (ABA) and alternative split-root osmotic stress on root growth and transpiration efficiency in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, **26**(2): 250~255.
- [25] Chang X P, Wang H, Yang L. Changes of root vitality and water status of wheat seedlings of different varieties under changing water supply. *Plant Physiology Communications*, 1996, **32**(3): 178~182.
- [26] Hu T T, Kang S Z, *et al.* Effects of alternate water and nitrogen supply to partial root zones of maize. In: Kang S Z, *et al.* eds. *Water-saving Agriculture and Sustainable Use of Water and Land Resources*. Xi'an: Shaanxi Science and Technology Press, 2003. 103~110.
- [27] North G B, Nobel P S. Changes in hydraulic conductivity and anatomy caused by drying and rewetting roots of *Agave deserti* (Agavaceae). *Am. J. Bot.*, 1991, **78**(3):906~915.
- [28] Kang S, Zhang J, Liang J. Combined effects of soil water content and temperature on plant root hydraulic conductivity. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, **23**(2): 211~219.
- [29] Poni S, Tagliavini M, Neri D, *et al.* Influence of root pruning and water stress on growth and physiological factors of potted apple, grape, peach and pear trees. *Sci. Hort.*, 1992, **52**(3):223~226.
- [30] Li F Y, Huang Z B. Study on compensatory effect of summer maize during different development stages under drying-wetting cycle. *Journal of Eco-Agriculture*, 2001, **9**(3):61~63.
- [31] Guo X S, Shan L. Effect of drought hardening in earlier growing stage on water utilization efficiency of millet. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, **20**(3):352~356.
- [32] Meyer R F, Boyer J S. Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls. *Planta*, 1972, **108**(1):77~87.
- [33] Hose E, Hartung W. The effect of abscisic acid on water transport through maize roots. *J. Exp. Bot.*, 1999, **50**(Supp.):40~51.
- [34] Steudle E. Water uptake by roots: effects of water deficit. *J. Exp. Bot.*, 2000, **51**(350):1531~1542.
- [35] Wu Y, Cosgrove D J. Adaptation of roots to low water potential by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *J. Exp. Bot.*, 2000, **51**(350):1543~1554.
- [36] Xu X, Bland W L. Reverse water-flow in sorghum roots. *Agr. J.*, 1993, **85**(3):697~702.
- [37] Spollen W G, Sharp R E, Saab I N. Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials. In: Smith J A C, Griffiths H eds. *Water Deficits, Plant Responses from Cell to Community*. Oxford: Bios. Sci. Pub., 1993. 37~52.
- [38] Tardieu F, Reymond M, Hamard P, *et al.* Spatial distributions of expansion rate, cell division rate and cell size in maize leaves: a synthesis of the effects of soil water status, evaporative demand and temperature. *J. Exp. Bot.*, 2000, **51**(350):1505~1514.
- [39] Hou C X, Huang H, Tang Z C. The aquaporins in plant cell. *Plant Physiology Communications*, 1997, **33**(3): 151~156.
- [40] Su P, Shan L. Study on maize yield and water use efficiency under changing water deficiency conditions. *Plant Physiology Communications*, 1997, **33**(4):245~249.

- [41] Shangguan Z P, Shao M A, Jens Dyckmans. Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought. *J. Plant Physiol.*, 1999, **154**(6):753~758.
- [42] Deng X, Hu Z A, Wang H X, *et al.* Effects of Dehydration and Rehydration on Photosynthesis of Detached Leaves of the Resurrective Plant *Boea hygrometrica*. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **42**(3):321~323.
- [43] Karsten H D, MacAdam J W. Effect of drought on growth, carbohydrates, and soil water use by perennial ryegrass, tall fescue, and white clover. *Crop Science*, 2001, **41**(1):156~166.
- [44] David L, Holshouser, Joshua P. Plant population and row-spacing effects on early soybean production systems in the Mid-Atlantic USA. *Agronomy Journal*, 2002, **94**(3):603~611.
- [45] Zhang X Y, You M Z, Wang X Y. Field experiment on the system of regulated deficit irrigation for winter wheat. *Eco-agriculture Research*, 1998, **6**(3):33~36.
- [46] Kang S Z, Liang Y L, Cai H J, *et al.* The relationship among water-soi-crops and theory of optimization regulation. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1998.
- [47] Kang S, Zhang J, Liang Z, *et al.* The Controlled Alternative Irrigation——A New Approach for Water Saving Regulation in Farmland. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997, **15**(1):1~6.
- [48] Shi P Z, Yang X Y, Kang S Z, *et al.* Research on the amount of water requirement and irrigation system of alternate furrow irrigation for maize in dryland and its generalization. In: Kang S Z, Cai H J, eds. *The Theory and Generalization of Controlled Alternate Partial Root-zone Irrigation and Regulated Deficit Irrigation*. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2002. 82~90.

参考文献:

- [5] 山仑, 苏佩, 郭礼坤, 等. 不同类型植物对干湿交替环境的反应. 西北植物学报, 2000, **20**(2):164~170
- [6] 邹琦. 植物对水分胁迫的响应及其在旱作农业和抗旱育种中的应用. 见: 吴平, 陈昆松主编. 植物分子生理学进展. 杭州: 浙江大学出版社, 2000. 207~215.
- [7] 张劲松, 陈受宜. 植物耐盐耐旱分子机制及其基因工程. 见: 吴平, 陈昆松主编. 植物分子生理学进展. 杭州: 浙江大学出版社, 2000. 223~244.
- [9] 陈晓远, 罗远培. 干湿变化条件下小麦的补偿效应研究. 内蒙古农业大学学报(自然版), 2001, **22**(2):62~68.
- [13] 慕自新, 梁宗锁, 张岁歧. 土壤干湿交替下作物补偿生长的生理基础及其在农业中的应用. 植物生理学通讯, 2002, **38**(5):511~516.
- [18] 关义新, 戴俊英, 徐世昌, 等. 玉米花期干旱及复水对植株补偿生长及产量的影响. 植物学报, 1997, **23**(6): 740~745.
- [20] 李世清, 田霄鸿, 李生秀. 养分对旱地小麦水分胁迫的生理补偿效应. 西北植物学报, 2000, **20**(1): 22~28.
- [22] 吕金印, 山仑, 高俊凤. 水分亏缺对小麦碳同化物的动员与分配. 核农学报, 2002, **16**(4):228~231.
- [23] 余叔文, 陈景治, 刘存德, 等. 小麦苗期干旱锻炼的效果问题及其生理基础. 作物学报, 1964, **3**(2):169~179.
- [24] 梁宗锁, 康绍忠, 高俊凤, 等. 分根交替渗透胁迫与脱落酸对玉米根系生长和蒸腾效率的影响. 作物学报, 2000, **26**(2):250~255.
- [25] 昌小平, 王纘, 杨莉. 变水条件下不同抗旱性的冬小麦品种苗期根系活力及其水分状况的变化. 植物生理学通讯, 1996, **32**(3): 178~182.
- [28] 康绍忠, 张建华, 梁建生. 土壤水分与温度共同作用对植物根系水分传导的效应. 植物生态学报, 1999, **23**(3): 211~219.
- [30] 李凤英, 黄占斌. 夏玉米不同生育阶段干湿变化的补偿效应研究. 生态农业学报, 2001, **9**(3):61~63.
- [31] 郭贤仕, 山仑. 前期干旱锻炼对谷子水分利用效率的影响. 作物学报, 1994, **20**(3):352~356.
- [39] 侯彩霞, 黄昊, 汤章城. 植物细胞的水孔蛋白. 植物生理学通讯, 1997, **33**:151~156.
- [40] 苏佩, 山仑. 多变低水环境下玉米子粒产量及水分利用效率的研究. 植物生理学通讯, 1997, **33**(4):245~249.
- [42] 邓馨, 胡志昂, 王洪新, 等. 脱水和复水对复苏植物牛耳草离体叶片光合作用的影响. 植物学报, 2000, **42**: 321~323.
- [45] 张喜英, 由懋正, 王新元. 冬小麦调亏灌溉制度田间试验研究初报. 生态农业研究, 1998, **6**(3):33~36.
- [46] 康绍忠, 梁银丽, 蔡焕杰, 等. 旱区水-土-作物关系及其最优调控原理. 北京: 中国农业出版社, 1998.
- [47] 康绍忠, 张建华, 梁宗锁, 等. 控制性交替灌水——一种新的农田节水调控思路. 干旱地区农业研究, 1997, **15**(1):1~6.
- [48] 石培泽, 杨秀英, 康绍忠. 干旱区大田隔沟交替灌溉玉米需水量与灌溉制度研究及其推广. 见: 康绍忠, 蔡焕杰主编. 作物根系分区交替灌溉和调亏灌溉的理论与实践. 北京: 中国农业出版社, 2002. 82~90.