

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2024.02.002

李涛涛, 刘溢健, 叶佳丽, 等. 作物旱后复水补偿效应产生的源—库—流的响应及机制[J]. 水土保持学报, 2024, 38(2): 1-12.

LI Taotao, LIU Yijian, YE Jiali, et al. Response and mechanism of source-sink-flow caused by the compensation effect of crop rehydration after drought[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024, 38(2): 1-12.

作物旱后复水补偿效应产生的源—库—流的响应及机制

李涛涛^{1,3,4}, 刘溢健^{1,3,4}, 叶佳丽^{2,3,4}, 王仕稳^{1,3,4},

殷俐娜^{1,3,4}, 邓西平^{2,3,4}, 山 仑^{3,4}

(1.西北农林科技大学资源与环境学院, 陕西 杨凌 712100; 2.西北农林科技大学生命科学院, 陕西 杨凌 712100;

3.西北农林科技大学水土保持科学与工程学院, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;

4.中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: [目的] 作物在生长过程, 尤其在干旱半干旱地区, 时常经受干旱和复水(降雨或灌溉)过程。干旱胁迫下作物的生长发育受到抑制, 产量降低; 同时, 经过干旱胁迫后作物对干旱胁迫的耐受性有所提高; 而干旱胁迫后复水, 为了弥补作物干旱期间的损失, 作物往往表现出补偿性生长, 在产量上产生补偿甚至超补偿效应。作物旱后复水补偿效应是作物对干旱胁迫的积极响应与复水后补偿性生长的共同结果, 在旱区作物生产中合理利用旱后复水补偿效应可以有效提升作物产量和水分利用效率。[方法] “源库”关系被广泛用来解释作物产量的形成过程, 调控源库关系也是提高作物产量的重要途径。旱后复水补偿效应的产生与作物“源—库—流”响应关系密切。[结果] 基于当前的研究进展, 从“源库”关系总结作物旱后复水补偿作用产生的机制。在干旱胁迫过程中, 源端表现为气孔关闭、光合降低、可溶性碳水化合物累积增加, 而库端表现为库活性增加。复水后补偿效应产生过程中, 在源端气孔打开、光合恢复、短时间内甚至高于干旱胁迫前, 同时源端(叶片)可溶性碳水化合物代谢增强, 促进作物光合作用, 碳水化合物合成能力提高; 在库端(籽粒)库活性维持较高水平, 同化物卸载和累积速度加快; 同时流中同化物转运维持较高水平。在补偿效应产生的源—库响应中同化物的转运积累起着重要的作用, 其中蔗糖转化酶(INV)、细胞壁转化酶(CW—INV)和聚糖代谢酶(1—FEH w3)活性在作物旱后复水补偿效应的源库响应过程中起着至关重要的作用。[结论] 从源库关系角度对旱后复水补偿效应产生的机制进行较为深入的总结和分析, 为理解作物旱后复水补偿效应产生的机制及旱区作物水分高效利用提供理论依据。

关键词: 旱后复水补偿效应; 源库关系; 干旱; 复水

中图分类号: Q946

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242-(2024)02-0001-12

Response and Mechanism of Source-Sink-Flow Caused by the Compensation Effect of Crop Rehydration After Drought

LI Taotao^{1,3,4}, LIU Yijian^{1,3,4}, YE Jiali^{2,3,4}, WANG Shiwen^{1,3,4},

YIN Lina^{1,3,4}, DENG Xiping^{2,3,4}, SHAN Lun^{3,4}

(1. College of Natural Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. State Key Laboratory

of Soil Erosion and Dryland Agriculture on the Loess Plateau, College of Soil and Water Conservation Science and

Engineering, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 4. Institute of Soil and Water

Conservation, Chinese Academy of Sciences & Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: [Objective] Crops often suffer from interval drought and rehydration (rainfall or irrigation) during the whole growth period, especially in arid and semi-arid areas. Under drought stress, the growth and development of crops are inhibited, and the yield is reduced; meanwhile, the plants drought tolerance will be

收稿日期: 2023-04-12

修回日期: 2023-05-22

录用日期: 2023-06-15

网络首发日期 (www.cnki.net): 2024-02-01

资助项目: 国家自然科学基金项目 (32071974)

第一作者: 李涛涛 (1998—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事旱地农业研究。E-mail: 2942481287@qq.com

通信作者: 王仕稳 (1978—), 男, 研究员, 博士研究生导师, 主要从事旱地农业研究。E-mail: shiwenwang@nwsuaf.edu.cn

http://stbxb.alljournal.com.cn

induced. In order to compensate loss of yield or growth induced by drought stress, crop often shows compensatory after rehydration, which produces compensation or even over compensation effect on yield. The compensation effect of post drought is the result of crop's positive response to drought stress and compensatory growth after rehydration. It can effectively improve crop yield and water use efficiency in crop production in arid areas. [Methods] Source sink relationship is widely used to explain the crop yield formation, and regulating the source sink relationship is one of key way to improve crop yield. The compensation effect of post drought is highly related to the source sink response of crops. Based on the current research progress, this paper tries to explain the compensation effect of post drought in source and sink way. [Results] Under the drought stress, in the source, the stomata were closed, photosynthesis was decreased and soluble carbohydrate accumulation was increased, while sink activity was often increased. After rehydration, the metabolism of soluble carbohydrate in the source (leaf) was enhanced, which enhanced the photosynthesis and the ability of carbohydrate synthesis; meanwhile, the sink activity (grain) was maintained at a high level, and the rate of assimilate unloading and accumulation was accelerated; the assimilate in the flow remained at a high level. During this process, the activities of sucrose invertase (INV), cell wall invertase (CW-INV) and fructan exohydrolases (1-FEH w3) play important roles in the source sink response to the compensation effect of post-drought. [Conclusion] This paper integrated the mechanism of compensation effect of post drought in the perspective of source sink relationship, which provides a theoretical basis for understanding the mechanism of compensation effect of post drought and improving crop water efficient in arid areas.

Keywords: compensation effect of rehydration after drought; source-sink relationship; drought stress; rehydration

Received: 2023-04-12

Revised: 2023-05-22

Accepted: 2023-06-15

Online(www.cnki.net): 2024-02-01

干旱胁迫是导致作物减产的最重要非生物胁迫。随着气候变化、人口增长和水资源短缺的加剧,干旱缺水在今后很长时间内仍是造成作物减产的最主要因素之一^[1-2]。干旱胁迫往往抑制植物生长,使其生长速率降低,减少水分消耗,并降低作物产量^[3-4]。然而旱区作物在整个生育期中往往处于不断的干旱—复水交替的循环中,即旱区作物生产始终处于“多变低水环境中”^[5-6]。越来越多研究^[5,7-12]表明,并不是每种作物、每个生育时期、任何程度的干旱胁迫都会使得作物减产,往往某一生育阶段适度的干旱胁迫后复水反而对作物生长有利,复水后光合作用提高和同化物在作物体内的重新分配可提高作物产量,即适度的干旱胁迫后可能对提高作物产量和水分利用效率具有积极促进效应。WINKERT 等^[13]首次把旱后复水引起的生长称为补偿生长,之后 MASCHISKI 等^[14]将补偿分为“超补偿、等量补偿和不足补偿”。补偿效应已经证实广泛存在于小麦^[15]、玉米^[16]、花生、大豆^[17]、高粱^[18]、水稻^[19]等多种作物上,是作物对其生长环境变化的适应性表现^[20]。

基于作物旱后复水的补偿效应,在旱地节水农业生产中,国内外很多学者提出调亏灌溉的理论,开发

干湿交替灌溉、分根区灌溉、补充灌溉等方法,这些灌溉栽培措施有效地提高旱区作物的水分利用效率和生产能力^[5,21]。近年来,不同作物的品种比较研究^[22-23]表明,不同品种的旱后复水恢复和补偿效应差异显著,意味着在旱区作物品种选育中应该充分考虑旱后复水补偿效应,选择补偿能力强的品种。旱后复水补偿效应已经成为旱区作物生产提高产量和水分利用效率的重要理论基础。

对于旱后复水补偿效应产生的机制,作物生理学者^[24-25]认为,补偿效应的产生是由于作物在水分亏缺时,在渗透调节、蒸腾作用、光合作用、同化物的转运等方面都有一些适应性调节变化,而这些变化并不会随着复水而立即消失,会持续一段时间,从而对生长和最终的经济产量作出补偿。基于此观点,当前关于旱后复水补偿机制从渗透调节作用、光合补偿效应、激素变化、抗氧化系统等方面开展大量的研究^[11,25-28]。进一步的研究^[29-31]表明,旱后复水补偿效应的产生可能是作物主动调节的结果,即干旱胁迫时可能激发植株对干旱的记忆,在复水后作出主动响应。

作物的“源库”关系在作物的产量形成中扮演着重要角色,源库关系受基因、环境因子和栽培措施共

同调节,进而决定作物产量。MASON 等^[32]提出作物“源库理论”后,从源库关系角度来探索作物高产途径在理论和实践中都取得重要进展^[33-36]。近年来在源库关系调节的生理和分子机制上也取得了系列重要进展,包括库活力调节机制、库反馈调节机制、同化物的装载转运机制、源库调节信号途径等^[33,35-37]。从产量形成的角度看,干旱复水后产生产量补偿效应或超补偿效应,首先源在复水后须表现出补偿效应,以弥补干旱过程中碳同化因光合下降引起的损失;同时库活性须增强,以增加同化物的转化能力^[25,38-39],即旱后复水产量补偿效应可以理解为作物通过源库调节来响应干旱复水。虽然旱后复水产量补偿效应可以理解为作物通过源库调节来响应外界对环境变化的结果,然而从“源库”关系角度理解补偿效应产生机制缺乏系统的总结。基于此,本文综合近几年相关研究的进展,从“源库”关系角度对旱后复水补偿效应产生机制进行总结和分析,为理解作物对干旱复水的响应机制及为旱区作物水分高效利用提供理论依据。

1 作物旱后复水补偿效应

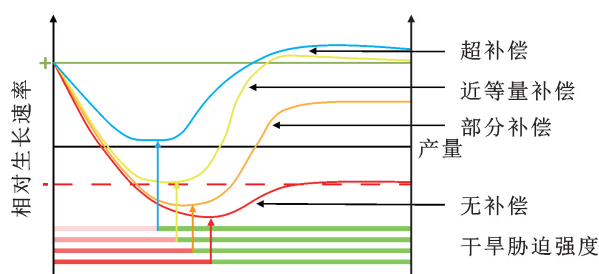
1.1 作物旱后复水补偿效应产生的条件

补偿效应的产生需要一定条件,影响作物补偿效应包括干旱胁迫时间、胁迫程度、胁迫时期、作物的营养等外界环境因素,也包括作物品种、作物生育期、基因型、耐旱性等自身因素^[40]。一般来说,干旱胁迫程度低、胁迫历时短、非水分亏缺敏感期干旱,往往表现出更明显的补偿效应。譬如高粱在苗期受到干旱胁迫后复水有利于产生产量补偿效应,而拔节期胁迫后复水则不利于产生产量补偿效应^[41];小麦在轻度干旱胁迫时,光合速率显著降低,复水光合速率又显著提高,表现出显著的补偿效应,而在重度干旱胁迫时,小麦生长受到严重抑制,复水后,植株恢复至正常生长状态所需的时间较长,恢复缓慢,且很难恢复至正常水平,不能产生补偿效应^[42-43]。而从品种比较来看,不同品种在干旱胁迫的过程中反应差异大,在旱后复水恢复能力差异亦十分显著^[44]。因此,作物旱后复水补偿效应的产生是内在因素和外在环境相互作用的结果,尤其是品种旱后复水恢复能力是补偿效应产生的生物学基础,这意味着可以从品种选择的角度加强不同品种旱后复水补偿效应的比较研究。

1.2 旱后复水补偿效应的类型

MASCHISKI 等^[14]将补偿效应分为“超补偿、等量补偿和不足补偿”。此后,周磊等^[35]将补偿效应类型划分为超补偿、近等量补偿、部分补偿和无补偿(图1)。超补偿效应是指作物在多个方面表现出显著的补偿效应;近等量补偿是指作物的补偿效应很小;部

分补偿是指作物在某些方面表现出补偿效应;无补偿是指作物不表现出补偿效应。由于水分胁迫程度的不同导致出现补偿效应的大小不同,作物在中轻度水分胁迫下,其光合作用、生物量积累等生理过程所受影响较小,对植株的生长发育抑制较小,复水后迅速恢复生长,在生长和产量上能很快表现出近等量补偿甚至超补偿效应;而重度或长时间水分胁迫严重抑制作物生长,影响根系、茎叶的生理活性,破坏光合、碳氮代谢等生理系统,复水后这种损害很难修复,在生长和产量上表现为部分补偿和无补偿。



注:图片参考文献[35]。

图1 作物干旱胁迫阈值与补偿效应类型

Fig. 1 Threshold of drought stress and compensation effect in crop

1.3 旱后复水补偿效应产生的生理机制

作物旱后复水的补偿效应从形态、生理到分子水平都有表现。目前关于补偿效应产生的生理机制主要包括有(图2):(1)渗透调节作用。即作物在干旱胁迫时降低渗透势,而在复水后渗透势的恢复滞后于叶水势的恢复,使得作物在复水后较长时间内维持较高的渗透调节能力,有利于复水后叶片快速生长,弥补受旱期间带来的损失^[26]。(2)光合补偿机制。即经过胁迫处理的叶片复水后叶绿素在一定时期内均高于充分供水对照,且新生叶片受胁迫延续的影响,叶绿素含量和光合速率高于充分供水对照,以补偿胁迫期间所受损失^[10,28]。(3)气孔及光合调节机制。干旱胁迫下气孔开度变小,蒸腾速率下降,光合水分利用效率显著提高,复水后气孔开度维持在较低开放水平,光合速率恢复,光合水分利用效率显著提高^[45]。(4)同化物分配调节机制。作物在苗期水分胁迫促进同化物向根系运输,促进根系发育、提高根系活力和提高根冠比,从而在复水后提高根系对水分和养分的获取能力^[46];在灌浆期适度的水分胁迫促进同化物合成酶活性增加,从而促进同化物向收获器官的转运和分配,提高收获指数^[12,47]。(5)活性氧清除机制。作物体内由于干旱胁迫产生大量活性氧,即超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等酶活性上升,清除植株体内活性氧(ROS),复水后这些酶活性需要在一段时间内维持在较高水平,增强活性氧的清除能力^[48]。(6)激

素调节机制。作物感知干旱胁迫后,调节气孔导度,抑制水分蒸散,提高水分利用效率;复水后气孔打开,光合恢复,同时,较高的水分利用效率维持一段时间,减少水分消耗^[49]。

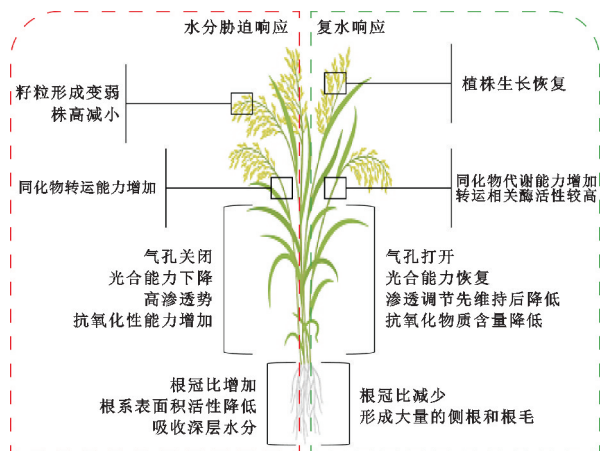


图 2 旱后复水补偿效应产生的生理机制

Fig. 2 Physiological mechanism of compensation effects of post-drought

2 旱后复水补偿效应产生的“源—库—流”响应

作物干旱胁迫后复水产生的补偿效应即是作为对于干旱胁迫积极响应的结果,也是复水后补偿性生长的结果,补偿效应产生也是源—库—流对旱后复水协同响应的结果。

2.1 作物旱后复水补偿效应产生的源响应

源是指能产生和运输同化物的器官或组织。一般来说,禾谷类作物产量的 90%~95% 来自光合作用,而功能叶片的光合产物对籽粒产量的贡献可达 80%,是最主要的源器官^[50]。衡量作物源大小和强度的指标包括光合叶面积、净光合速率和持续时间。此外,叶片叶绿素含量、光合酶活性(1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶等)、气孔导度、叶片中糖类含量(葡萄糖、蔗糖、果糖等)、糖代谢酶活性(蔗糖合成酶、细胞壁蔗糖转化酶、蔗糖分解酶、蔗糖磷酸合酶、细胞质蔗糖转化酶等)、叶片衰老情况等影响源活性及持续时间^[51-52]。旱后复水源端的响应主要包括气孔调节、渗透调节、ROS 清除和同化物转运。

(1)气孔和光合调节机制。气孔调节是旱后复水补偿效应,应用于农业节水的主要理论基础,而光合调节是旱后复水补偿效应的重要物质基础。作物在遭受干旱胁迫时,根系感知缺水信号并传递至叶片后气孔开度减小,降低气孔导度,以减少蒸腾失水,提高光合水分利用效率。复水后根系感知干旱胁迫解除,叶片气孔打开的同时,使叶片的光合速率快速恢复,

甚至在一定的时间内高于对照,产生光合超补偿效应^[49]。同时复水后的光合水分利用效率显著高于干旱前,且植株具有干旱记忆能力,当再次遭受干旱胁迫时,使叶片气孔的调节能力增加,显著提高水分利用效率^[30,53]。

(2)渗透调节机制。当作物在遭受干旱胁迫时渗透调节物质的累积可使植株在一定程度上维持细胞膨压、气孔开度和一定的光合及蒸腾作用,从而保持一定的叶片生长速率;干旱胁迫后复水,叶片气孔打开,光合性能提高,体内渗透调节物质含量有所降低,但仍高于正常水平,使作物在复水后的较长时间内维持较高的渗透调节能力,有利于复水后叶片的补偿性生长^[7,10]。此外,渗透调节还可通过气孔因素和与膜有关的电子传递过程即非气孔因素的影响达到对光合作用的维持^[54]。

(3)ROS 清除机制。作物在遭受干旱等逆境胁迫时植物体内产生并累积大量 ROS,这些产生的 ROS 会引起细胞膜脂质过氧化,使代谢过程中重要的酶类失活,核酸损伤,最终导致细胞死亡^[55-56]。植物通过酶和非酶抗氧化系统来清除 ROS。在干旱胁迫下,植物通过增强抗氧化酶活性和非酶抗氧化物质抗坏血酸、谷胱甘肽等含量,以此清除植物体内的 ROS^[57-58]。而干旱胁迫后复水,作物体内的 ROS 相关清除酶活性仍具有较高活性,有助于提高复水后植物的抗逆能力^[25,59]。

(4)同化物转运响应机制。禾谷类作物叶片产生的光合同化物和花前储存在茎鞘(源)中的同化物通过质外体和共质体途径运输至籽粒,形成产量。作物在遭受中轻度干旱胁迫时,叶片同化物合成能力降低,而同化物的转运能力增强^[60-62];复水后,植株叶片同化物合成能力恢复,但是干旱导致的同化物代谢及转运相关酶活性维持在较高水平,提高同化物的转运,有益于产量补偿效应的发挥^[28,63]。同时,同化物在源端的积累转运对于流和库端具有一定的反馈调节作用。此外,禾谷类作物的叶鞘和茎秆即是同化物合成的源,也是同化物临时储存的库,其在干旱及复水过程对产量的补偿效应具有重要意义;在产量形成过程中,作为籽粒形成的源的一部分,其对产量的贡献在干旱环境下可以达到 40% 以上。

综上,作物旱后复水源端表现出补偿效应,是作物在光合响应、渗透调节、ROS 清除系统和同化物转运的生理—分子综合响应的结果。其根本在于叶片光合作用和光合同化物转运的提高,也是源端的补偿效应可以反映在光合作用的补偿和同化物转运增加上,叶片(源)通过调节光合作用、渗透势、活性氧等

来增强叶片光合作用的强度,增加对茎鞘的同化物动员能力,进而在源端表现出补偿效应。

2.2 作物旱后复水补偿效应产生的库响应

库是指能利用和储存同化物的器官或组织。对于禾谷类作物而言,衡量库的大小和强度的指标有穗粒数、千粒重、籽粒中淀粉相关酶和转化酶的活性等。作物产量的高低是库的大小和库容的最直接反映。如小麦在拔节期水分亏缺,穗数和穗粒数降低,减产18.23%~30.61%^[64];水稻遭受中度干旱胁迫,千粒重显著降低,产量下降20.00%^[65]。水稻在灌浆期重度和长时期干旱胁迫,籽粒中蔗糖合酶(SS)、淀粉分支酶(SBE)、可溶性淀粉合酶(SSS)和结合态淀粉合酶(GBSS)等的活性降低,最终造成产量的降低,但适度(中度)干旱胁迫能够促进水稻籽粒灌浆,反而有利于产量的形成^[47,66-67]。干旱胁迫后复水,产量补偿效应的产生本质上来讲是对库(籽粒)的储存、积累的补偿。旱后复水产量产生补偿效应的原因之一是花后茎叶中同化物向籽粒转运率和籽粒碳水化合物代谢加快,从而提高籽粒灌浆速率和最终产量(库),对产量产生补偿效应^[11,38,68]。因此,旱后复水能够促进作物库(籽粒)产量的建成,通过对库的储存和积累进行补偿。

源库关系是动态的,随作物的生长发育过程不断变化,并且对不同的生物和非生物胁迫产生响应,例如,转化酶(INV)在源—库的响应过程中起着至关重要的作用^[69]。其中细胞壁转化酶(CW—INV)在决定库强度和调节源库平衡方面发挥着重要作用^[69-72]。研究^[73-74]发现,其在质外体卸载中发挥重要作用,可以降低库组织中的蔗糖浓度以提高库强度。在干旱胁迫下,库强度的增加通常与CW—INV活性增加有关,CW—INV活性被认为是新陈代谢、激素和压力信号整合点的关键酶^[75]。

2.3 作物旱后复水补偿效应产生的流响应

流反映植株体内维管系统的发育状况及其运输能力。作物流端的调节是指物质(水、养分和矿物质)在输导组织中的流动,包括在韧皮部的装载和在筛管中的卸载,流是连接源和库的中间枢纽。作物上的流器官主要位于茎秆和叶柄中,对其研究可以明确植株对同化物转运能力的能力。流的调节包括运输速率和方向的调节。干旱胁迫条件下,植物为了获取更多水分,往往会加大向根部的物质转运,使得根冠比增加,这为作物水分养分的获得奠定形态基础。在水稻上,不同生育期短期的干旱胁迫后,水稻植株叶、根、穗的同化物分配指数均降低,而茎、鞘的同化物分配指数则升高^[76]。在玉米上,干旱胁迫增加花前营养

器官贮藏同化物转运量及贮藏同化物对籽粒转运的贡献^[77]。在小麦上,运用¹⁴C同位素标记,表明干旱胁迫小麦籽粒对花前同化物动员比例增加,高出对照9.33%,当到达灌浆中后期时,水分胁迫程度越大同化物调运比例越高^[60]。这些研究表明,作物在适度的干旱胁迫下,流的同化物转运能力提高。干旱胁迫后复水,作物体内的代谢随着复水时间的延长,逐渐恢复到正常水平。同化物的转运往往与植物运集中心的改变相关。就小麦而言,复水使得同化物在植株体内的分配格局再次发生改变,之前储存在小麦叶、茎、鞘和根中的同化物加速向穗部转运,有助于产量提高,产生部分补偿作用^[39,60,78-79]。这些研究表明在干旱胁迫后复水,作物通过流端对贮藏性同化物的转运和再分配,使同化物更多地向穗部移动,表现出补偿效应^[78],即植物产生补偿效应是通过调节植物体内同化产物的合理运转实现的^[37]。

在干旱胁迫及复水过程中,碳以蔗糖形式和氮以谷氨酸和谷氨酰胺形式为韧皮部中的主要转运途径(图3)。作物在遭受干旱胁迫时,韧皮部水分含量多,蔗糖含量少,韧皮部细胞内胞压低,导致从叶肉细胞合成的蔗糖经过薄壁细胞、伴生细胞到达韧皮部以增加细胞内压力。而在复水后,韧皮部细胞水分含量低,蔗糖浓度高,诱导韧皮部蔗糖横向运输,流向叶肉细胞,在液泡中进行存储。类似地,韧皮部氮素转运也遵从此规律。ZHANG等^[80]研究发现,1—FEHw3基因的表达可介导的酶活性有利于流端将茎鞘中可溶性碳水化合物再动员及同化物在籽粒的再分配。其他研究^[81-83]也发现,蔗糖转运蛋白(SUT)能够将蔗糖从韧皮部运输至木质部,促进体内糖代谢,调节流的转运能力,从而提高谷类作物籽粒灌浆速率。

2.4 作物旱后复水补偿效应产生的源—库—流协同机制

作物产量形成实质上是源—库—流三者相互作用的结果。源是库的供应者,而库对源具有调节作用,流则是源库之间的桥梁,三者相互依赖,又相互制约。源强能为库提供更多的光合同化物,库强能调节源中蔗糖的输出速率和输出方向,而流强则能增强源的同化物向库的转运。一般来说,源强有利于库强潜力的发挥和流的转运能力的动员,库强则有利于源的同化和流强的维持,而流强则有利于源强的合成和库强的储存。叶片光合强度的增加,或者库对同化产物需求的增加,都能导致流将同化物从源到库转运率提高,即源、库的增加都在一定程度上改善流的情况^[84-85]。

在干旱和半干旱地区,作物处在一个多变低水、

干湿交替的环境中。想要获得稳产和高产,不仅源—库要协调,还要考虑到流的平衡,即源足、库大和流畅^[86-87]。作物在适度干旱胁迫后复水补偿效应的产生,是源—库—流三者形态、生理、分子 3 个层面的共同作用的结果。干旱胁迫条件下,植株叶片气孔关闭、光合能力下降,源端的合成能力抑制,进而影响流的运转,虽然库的活性升高,但是由于源的减少使库的积累减少;复水后,源端叶片的光合性能提高,叶片

气孔打开,光合作用迅速恢复,作物在复水后的较长时间内维持较高的渗透调节能力,有利于复水后叶片的补偿性生长,弥补受旱期间带来的损失;同时,干旱胁迫导致库活性的升高会持续一段时间,进而促进同化物在库中的积累。因此,作物在旱后复水表现出补偿效应与源—库—流三者均有密切的联系,是植株源—库—流对于旱阶段的积极响应和复水后植株在源—库—流的补偿性生长的共同作用结果。

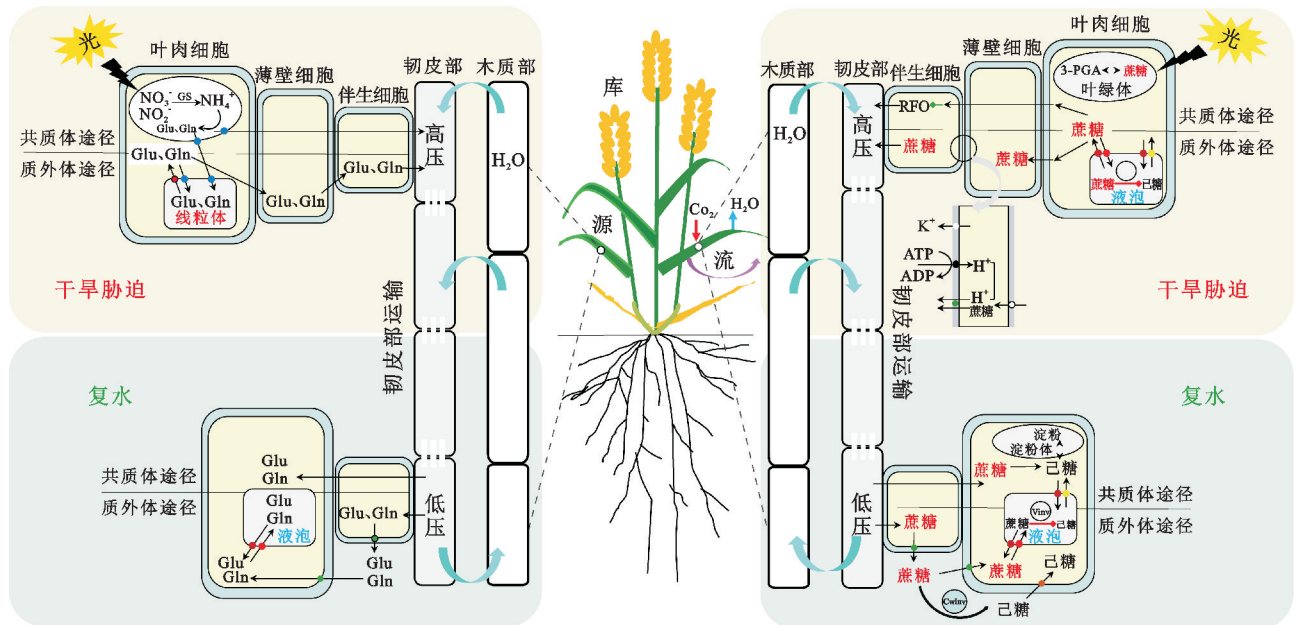


图 3 干旱胁迫及复水同化物在韧皮部的转运

Fig. 3 Transport of assimilates in the phloem under drought stress and rehydration

由于源—库—流之间的相互作用的复杂性,涉及到诸多生理—分子调节机制,目前源—库—流在干旱复水过程的协同机制还不明确,大多集中在源、库或流的某些环节。如在小麦胚乳中^[88]发现,籽粒灌浆速率和产量的提高与 ADP—葡萄糖焦磷酸化酶 (AGP) 活性增强呈正比。

在禾谷类作物茎中 1—FEH w3 调控的酶活性的提高,有利于可溶性糖转运至谷物籽粒^[80]。蔗糖是流运输的主要糖类形式,有研究^[81-83]表明, SUT1、SUT2 和 SUT4 转运蛋白,能够将蔗糖分子装载从韧皮部运输至木质部,促进体内糖代谢,提高籽粒灌浆速率。STURM 等^[89]研究发现,蔗糖裂解酶驱动蔗糖的远距离运输(特别是在库中)对于植物生长发育和碳分配特别重要。在胁迫逆境下,库强度的增加通常与 CW—INV 活性增加有关^[75]。因此, AGP、CW—INV、1—FEH w3 和 SUT 可能是调节源—库关系的关键因子,与流端的转运有着密切的联系。梁建生等^[90]研究发现,焦磷酸化酶 (ADPG) 和淀粉合成酶 (SSS) 参与水稻籽粒淀粉的合成;而蔗糖合酶

(SS) 和蔗糖焦磷酸合酶 (SPS) 参与合成有机蔗糖,这些酶参与植株体的糖代谢,对源—库—流的关系也具有一定的调节作用。

长期以来,人们一直认为可以通过调节叶片非结构性碳水化合物 (NSC) 的水平,从而对光合作用产生反馈作用^[91]。叶片碳水化合物积累和光合作用下降与叶片 1,5—二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶的含量降低有关^[92],这表明库端的积累会反馈抑制源端的合成能力,产生抑制的原因可能是与体内流的转运不畅通导致糖类积累有关。更深入的研究^[93]表明, SPS 可以与植物中的蔗糖磷酸酶 (SPP) 相互作用,其转基因拟南芥和杂交杨树中都增强源活性,从而促进植物的生长。另外,源—库关系对优化植物在胁迫下的生长也具有重要意义。源与库的关系在植株发育过程中是动态的,针对不同的生物和非生物胁迫产生不同的响应,但发现 INV 在不同胁迫响应过程中均起着至关重要的作用^[69](图 4)。因此,作物响应干旱胁迫后复水源—库—流的调节因子对补偿作用的产生起着至关重要的作用,是补偿效应产生的最根本的原因。

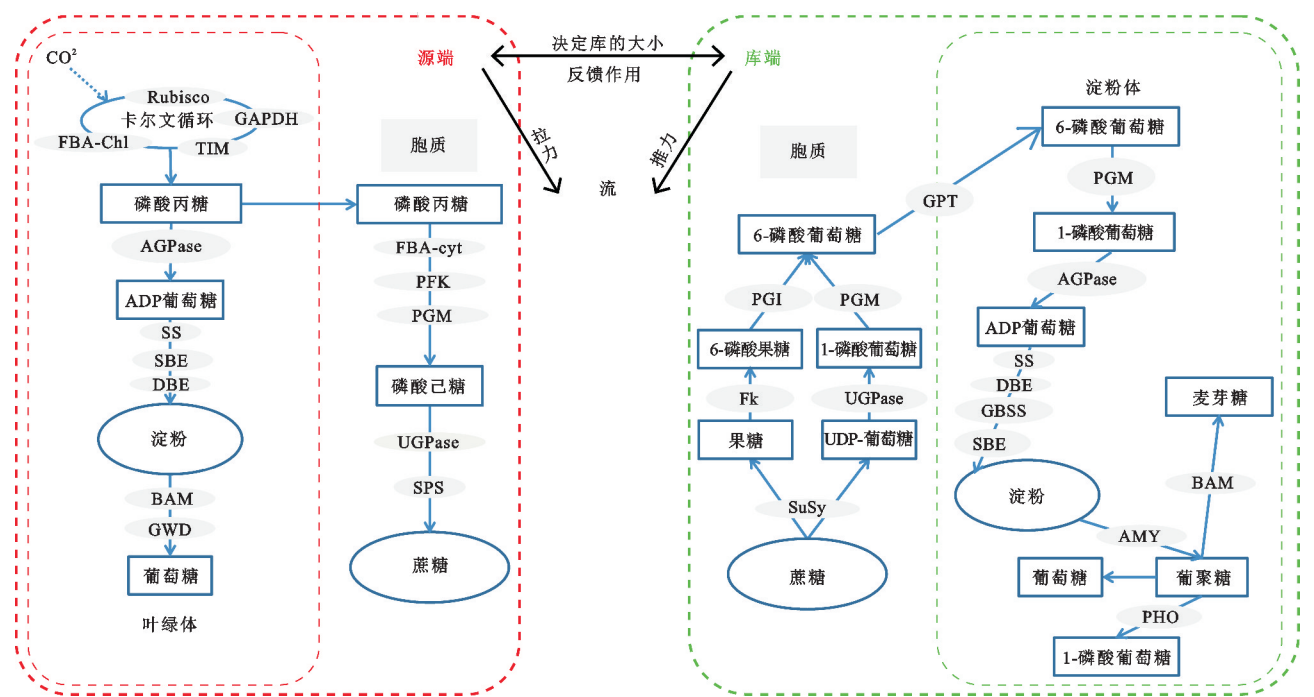


图 4 作物旱后复水补偿效应产生的源—库—流响应机制

Fig. 4 Source-sink-flow response mechanism of crop rewatering compensation effect after drought

3 问题与展望

旱后复水产生最大补偿效应存在一个最佳的时段阈值^[39]。在实际生产中,土壤中的水分处于变动之中,水分亏缺可能发生在作物生育期的任何一个时期,水分亏缺程度可能是轻度、中度、重度、深重度的任何一种,找出作物整个生育期的时段阈值、每一个生育期的胁迫程度阈值,应用到实际生产中,可以有效减少干旱对作物造成的伤害和产量损失,也是精细化农业和现代化农业发展中的重要一步。不同作物和作物品种间补偿效应产生的阈值和大小差异显著,所以应该加强旱后复水补偿效应机制研究,把补偿效应的分子调控机制与现代转基因工程等相结合,有望达到培育干旱适应性更强的作物品种。植物是一个复杂、独立的生物个体,如果把植物的整体抗旱能力作为一个系统,这个系统包括表型适应、生理层面抗旱、代谢层面抗旱,以及基因层面的调控,且目前的研究集中在生理、代谢层面,基因调控也有涉及,但不够全面。

虽然目前越来越多研究表明,作物旱后复水的补偿效应产生主要为通过调整源—库关系来调节同化物分配来实现的,但准确来说,目前关于旱后复水的补偿效应研究大部分籽粒形成对于干旱胁迫的反应,并且大部分研究并不涉及复水过程,从源—库—流角度分析作物旱后复水补偿效应的研究未见报道(表 1)。基于此,本研究认为应从几个方面对作物旱后复水产生补偿效应的源—库—流机制进行更深入的研究。

表 1 文献检索结果

Table 1 Essay search results 篇

关键词	中国知网文章数	Web of Science 文章数
水稻+补偿效应	56	181
小麦+补偿效应	80	158
玉米+补偿效应	102	111/66
大豆+补偿效应	36	52
马铃薯+补偿效应	4	42

注:表中数据来自于中国知网和 Web of Science。

3.1 源、库端深入研究的方向

作物旱后复水源端产生补偿效应的根本原因是通过对光合的提高最终使得光合作用产生补偿效应。因此,针对作物源端的研究应集中于光合特性方面,结合形态—生理—分子 3 个层面,进一步挖掘旱后复水与光合作用相关的生理等源端的补偿机制,进而对旱后复水源端产生补偿效应的机理进行系统分析,尤其是旱后复水光合超补偿产生的分子机制并不清楚。库的补偿效应意味着高产,当前对库大小和活性从生理层面对于干旱复水做了大量研究,但是其分子机制并不清楚,应该加强源库产生补偿效应的分子机制研究。

3.2 流端深入研究的方向

作物旱后复水流端的调节主要是同化物在韧皮部的运输。为了更好地研究养分在植株体内的转运和分配,利用同位素标记法对养分的转运和分配方面做了大量相关工作。但目前由于技术条件的限制,在干旱条件下,利用同位素标记探究作物流端的物质转运的研究较少。因此,今后研究干旱胁迫后补偿效

应,可通过同位素标记法结合形态—生理—分子机制明确作物流端对旱后复水补偿效应的响应。

3.3 源—库—流的协同响应机制

由于源、库具有相对性,流具有复杂性,在研究的过程中不可避免地产生一定的不可控因素。因此,在未来的研究中,可设置限源、限库和正常源—库的试验来研究源—库—流三者的协同响应机制,消除试验中产生的误差。此外,源—库—流协同调节的分子机制尚不明确,未来研究应致力于源和流、流和库调控的分子机制,并明确其信号转导机制。

3.4 品种间补偿效应差异及品种选育

不同作物和品种间旱后复水补偿效应差异显著,对于不同品种间旱后复水补偿效应产生的差异做深入的研究,并指导品种选育,有望除了在灌溉中利用旱后复水补偿效应机制外,可以筛选对干旱适应性更好的作物品种,主动应用旱后复水补偿效应。

参考文献:

- [1] GUPTA A, RICO-MEDINA A, CAÑO-DELGADO A I. The physiology of plant responses to drought[J]. *Science*, 2020, 368(6488): 266-269.
- [2] 杨阳,申双和,马绎皓,等.干旱对作物生长的影响机制及抗旱技术的研究进展[J]. *科技通报*, 2020, 36(1): 8-15.
YANG Y, SHEN S H, MA Y H, et al. Advances in the effects of drought on crop growth and research on droughtresistance techniques[J]. *Bulletin of Science and Technology*, 2020, 36(1): 8-15.
- [3] 王成媛,王伯伦,张文香,等.土壤水分胁迫对水稻产量和品质的影响[J]. *作物学报*, 2006, 32(1): 131-137.
WANG C A, WANG B L, ZHANG W X, et al. Effects of water stress of soil on rice yield and quality[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(1): 131-137.
- [4] BAILEY-SERRES J, PARKER J E, AINSWORTH E A, et al. Genetic strategies for improving crop yields[J]. *Nature*, 2019, 575: 109-118.
- [5] 山仑,徐萌.节水农业及其生理生态基础[J]. *应用生态学报*, 1991, 2(1): 70-76.
SHAN L, XU M. Water-saving agriculture and its physio-ecological bases[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1991, 2(1): 70-76.
- [6] 山仑,苏佩,郭礼坤,等.不同类型作物对于干湿交替环境的反应[J]. *西北植物学报*, 2000, 20(2): 164-170.
SHAN L, SU P, GUO L K, et al. The response of different crops to drying wetting cycle in field[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2000, 20(2): 164-170.
- [7] 赵丽英,邓西平,山仑.水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(3): 523-526.
ZHAO L Y, DENG X P, SHAN L. A review on types and mechanisms of compensation effect of crops under water deficit[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3): 523-526.
- [8] 袁永慧,邓西平.干旱与复水对小麦光合和产量的影响[J]. *西北植物学报*, 2004, 24(7): 1250-1254.
YUAN Y H, DENG X P. Effect of deficit and rewatering on wheat photosynthesis and yield[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2004, 24(7): 1250-1254.
- [9] 郭相平,张烈君,王琴,等.作物水分胁迫补偿效应研究进展[J]. *河海大学学报(自然科学版)*, 2005, 33(6): 634-637.
GUO X P, ZHANG L J, WANG Q, et al. Advances in compensatory effects response to water stress[J]. *Journal of Hehai University (Natural Sciences)*, 2005, 33(6): 634-637.
- [10] 郭相平,王琴,刘展鹏,等.旱后复水对玉米后继新生叶片生理特性的影响[J]. *农业科学研究*, 2006, 27(2): 20-22, 29.
GUO X P, WANG Q, LIU Z P, et al. Effect of water recovery on physiological characteristics of newly-growing leaves of maize during and after stress period[J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2006, 27(2): 20-22, 29.
- [11] 刘丽平,欧阳竹,武兰芳,等.阶段性干旱及复水对小麦光合特性和产量的影响[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(11): 2797-2803.
LIU L P, OUYANG Z, WU L F, et al. Effects of phased drought and re-watering on the photosynthetic characteristics and grain yield of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(11): 2797-2803.
- [12] 刘立军,王康君,卞金龙,等.结实期干湿交替灌溉对籽粒蛋白质含量不同的转基因水稻的生理特性及产量的影响[J]. *中国水稻科学*, 2014, 28(4): 384-390.
LIU L J, WANG K J, BIAN J L, et al. Effect of alternate wetting and soil drying irrigation during grain filling on the physiological traits and yield of transgenic rice with different protein content in grains[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2014, 28(4): 384-390.
- [13] WENKERT W, LEMON E R, SINCLAIR T R. Leaf elongation and turgor pressure in field-grown soybean[J]. *Agronomy Journal*, 1978, 70(5): 761-764.
- [14] MASCHINSKI J, WHITHAM T G. The continuum of plant responses to herbivory: The influence of plant association, nutrient availability, and timing[J]. *The American Naturalist*, 1989, 134(1): 1-19.
- [15] 马绍英,李胜,马蕾,等.春小麦对生殖生长期阶段性干旱与复水的光合生理响应[J]. *甘肃农业大学学报*, 2018, 53(4): 34-40, 48.
MA S Y, LI S, MA L, et al. Photosynthetic response to stage drought and rehydration in spring wheat at flowering stage[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2018, 53(4): 34-40, 48.
- [16] YAN S Y, WENG B S, JING L S, et al. Effects of drought stress on water content and biomass distribu-

- tion in summer maize (*Zea mays* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: e1118131.
- [17] DONG S K, JIANG Y Z, DONG Y C, et al. A study on soybean responses to drought stress and rehydration [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2019, 26 (8): 2006-2017.
- [18] WANG N, GAO J, ZHANG S Q. Overcompensation or limitation to photosynthesis and root hydraulic conductance altered by rehydration in seedlings of sorghum and maize [J]. *The Crop Journal*, 2017, 5 (4): 337-344.
- [19] YANG J C, ZHOU Q, ZHANG J H. Moderate wetting and drying increases rice yield and reduces water use, grain arsenic level, and methane emission [J]. *The Crop Journal*, 2017, 5 (2): 151-158.
- [20] 盛承发. 作物对虫害补偿作用本质的探讨 [J]. *生态学报*, 1989, 9 (3): 207-212.
- SHENG C F. An approach to the nature of compensation of crops for insect feedings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1989, 9 (3): 207-212.
- [21] 康绍忠, 张建华, 梁宗锁, 等. 控制性交替灌溉: 一种新的农田节水调控思路 [J]. *干旱地区农业研究*, 1997, 15 (1): 1-6.
- KANG S Z, ZHANG J H, LIANG Z S, et al. The controlled alternative irrigation: A new approach for water saving regulation in farmland [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997, 15 (1): 1-6.
- [22] 曹丹, 陈道钊, 吴茜, 等. 复水对旱后不同玉米品种植株生长恢复能力及其生理响应特性的影响 [J]. *西北植物学报*, 2015, 35 (6): 1222-1228.
- CAO D, CHEN D Q, WU X, et al. Research on rewatering post-drought growth recovery capacity and physiological characteristics of different maize varieties [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35 (6): 1222-1228.
- [23] CHEN D Q, WANG S W, CAO B B, et al. Genotypic variation in growth and physiological response to drought stress and re-watering reveals the critical role of recovery in drought adaptation in maize seedlings [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 6: e1241.
- [24] QURESHI M I, QADIR S, ZOLLA L. Proteomics-based dissection of stress-responsive pathways in plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164 (10): 1239-1260.
- [25] 周雪英, 邓西平. 旱后复水对不同倍性小麦光合及抗氧化特性的影响 [J]. *西北植物学报*, 2007, 27 (2): 278-285.
- ZHOU X Y, DENG X P. Effect of post-drought rewatering on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant in different wheat genotypes [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27 (2): 278-285.
- [26] 苏珮, 山仑. 拔节期复水对玉米苗期受旱胁迫的补偿效应 [J]. *植物生理学通讯*, 1995, 31 (5): 341-344.
- SU P, SHAN L. Compensation effect of rehydration at jointing stage on drought stress in maize seedling stage [J]. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31 (5): 341-344.
- [27] 王利彬, 祖伟, 董守坤, 等. 干旱程度及时期对复水后大豆生长和代谢补偿效应的影响 [J]. *农业工程学报*, 2015, 31 (11): 150-156.
- WANG L B, ZU W, DONG S K, et al. Effects of drought stresses and times on compensation effect after re-watering in soybean [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2015, 31 (11): 150-156.
- [28] 刘溢健, 任建宏, 殷俐娜, 等. 马铃薯块茎膨大期不同程度干旱后复水的源库补偿效应 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30 (11): 3777-3786.
- LIU Y J, REN J H, YIN L N, et al. Compensation effect of re-watering after different drought stresses on source-sink metabolism during tuber expansion period of potato [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30 (11): 3777-3786.
- [29] 郭相平, 刘展鹏, 王青梅, 等. 采用 PEG 模拟干旱胁迫及复水玉米光合补偿效应 [J]. *河海大学学报 (自然科学版)*, 2007, 35 (3): 286-290.
- GUO X P, LIU Z P, WANG Q M, et al. Study on photosynthetic compensatory effects of PEG osmotic stress and rewatering on maize [J]. *Journal of Hohai University (Natural Sciences)*, 2007, 35 (3): 286-290.
- [30] WALTER J, NAGY L, HEIN R, et al. Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 71 (1): 34-40.
- [31] CRISP P A, GANGULY D, EICHTEN S R, et al. Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics [J]. *Science Advances*, 2016, 2 (2): e1501340.
- [32] MASON T G, MASKELL E J. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant [J]. *Annals of Botany*, 1928, 42 (1): 189-253.
- [33] 赵世伟, 管秀娟, 吴金水. 不同生育期干旱对冬小麦产量及水分利用效率的影响 [J]. *灌溉排水*, 2001, 20 (4): 56-59.
- ZHAO S W, GUAN X J, WU J S. Effects of water deficits on yield and WUE in winter wheat [J]. *Irrigation and Drainage*, 2001, 20 (4): 56-59.
- [34] 孙宪芝, 郑成淑, 王秀峰. 木本植物抗旱机理研究进展 [J]. *西北植物学报*, 2007, 27 (3): 629-634.
- SUN X Z, ZHENG C S, WANG X F. Advances of drought tolerant mechanism in woody plant [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27 (3): 629-634.
- [35] 周磊, 甘毅, 欧晓彬, 等. 作物缺水补偿节水的分子生理机制研究进展 [J]. *中国生态农业学报*, 2011, 19 (1): 217-225.
- ZHOU L, GAN Y, OU X B, et al. Progress in molecular and physiological mechanisms of water-saving by

- compensation for water deficit of crop and how they relate to crop production[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2011, 19(1): 217-225.
- [36] CHENG L X, WANG Y P, HE Q, et al. Comparative proteomics illustrates the complexity of drought resistance mechanisms in two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars under dehydration and rehydration[J]. BMC Plant Biology, 2016, 16(1): e188.
- [37] 李跃强, 盛承发. 植物的超越补偿反应[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(6): 457-464.
- LI Y Q, SHENG C F. Plant's transcendental compensation response[J]. Plant Physiology Communications, 1996, 32(6): 457-464.
- [38] 陈晓远, 罗远培. 不同生育期复水对受旱冬小麦的补偿效应研究[J]. 中国生态农业学报, 2002, 10(1): 35-37.
- CHEN X Y, LUO Y P. Compensatory effects of water-recovery during different growth durations on winter wheat under water stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2002, 10(1): 35-37.
- [39] 吕金印, 山仑, 高俊凤. 土壤干湿交替对小麦花前碳同化物分配的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(9): 1565-1569.
- LV J Y, SHAN L, GAO J F. Effects of distribution of fore-anthesis carbon assimilates of wheat under soil dry-wet alternation[J]. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica, 2004, 24(9): 1565-1569.
- [40] MILNES K J, DAVIES W J, RODWELL J S, et al. The responses of *Briza media* and *Koeleria macrantha* to drought and re-watering[J]. Functional Ecology, 1998, 12(4): 665-672.
- [41] 曹昌林, 白文斌, 张建华, 等. 高粱应答水分胁迫的生理响应及产量性状表达[J]. 农学报, 2016, 6(8): 4-11.
- CAO C L, BAI W B, ZHANG J H, et al. Physiological response to water stress and yield traits expression of sorghum[J]. Journal of Agriculture, 2016, 6(8): 4-11.
- [42] 裴冬, 孙振山, 陈四龙, 等. 水分调亏对冬小麦生理生态的影响[J]. 农业工程学报, 2006, 22(8): 68-72.
- PEI D, SUN Z S, CHEN S L, et al. Effects of water stress on physiological and agronomic features of winter wheat[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2006, 22(8): 68-72.
- [43] 李彦彬, 朱亚南, 李道西, 等. 阶段干旱及复水对小麦生长发育、光合和产量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2018, 37(8): 76-82.
- LI Y B, ZHU Y N, LI D X, et al. Effects of alternating drought and watering on growth, photosynthesis and yield of winter wheat[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2018, 37(8): 76-82.
- [44] 刘婷婷, 陈道钊, 王仕稳, 等. 不同品种高粱幼苗在干旱复水过程中的生理生态响应[J]. 草业学报, 2018, 27(6): 100-110.
- LIU T T, CHEN D Q, WANG S W, et al. Physio-ecological responses to drought and subsequent re-watering in sorghum seedlings[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2018, 27(6): 100-110.
- [45] XU Z Z, ZHOU G S, SHIMIZU H. Plant responses to drought and rewatering[J]. Plant Signaling and Behavior, 2010, 5(6): 649-654.
- [46] 王密侠, 康绍忠, 蔡焕杰, 等. 玉米调亏灌溉节水调控机理研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2004, 32(12): 87-90.
- WANG M X, KANG S Z, CAI H J, et al. Study on the mechanism of saving water of regulated deficit irrigation in maize[J]. Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, 2004, 32(12): 87-90.
- [47] 杨建昌, 张建华. 促进稻麦同化物转运和籽粒灌浆的途径与机制[J]. 科学通报, 2018, 63(增刊 2): 2932-2943.
- YANG J C, ZHANG J H. Ways and mechanisms to promote assimilate transport and grain filling in rice and wheat[J]. Chinese Science Bulletin, 2018, 63(S2): 2932-2943.
- [48] 汪月霞, 索标, 赵鹏飞, 等. 外源 ABA 对干旱胁迫下不同品种灌浆期小麦 psbA 基因表达的影响[J]. 作物学报, 2011, 37(8): 1372-1377.
- WANG Y X, SUO B, ZHAO P F, et al. Effect of abscisic acid treatment on psbA gene expression in two wheat cultivars during grain filling stage under drought stress[J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(8): 1372-1377.
- [49] SCHACHTMAN D P, GOODGER J Q D. Chemical root to shoot signaling under drought[J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(6): 281-287.
- [50] 冯波, 李华伟, 王法宏, 等. 小麦非叶器官的光合特性及其对籽粒产量的贡献[J]. 植物生理学报, 2019, 55(1): 32-40.
- FENG B, LI H W, WANG F H, et al. Photosynthetic characteristic and contribution of non-foliar photosynthetic organs to grain yield in wheat[J]. Plant Physiology Journal, 2019, 55(1): 32-40.
- [51] 王永宏, 王克如, 赵如浪, 等. 高产春玉米源库特征及其关系[J]. 中国农业科学, 2013, 46(2): 257-269.
- WANG Y H, WANG K R, ZHAO R L, et al. Relationship between the source and sink of spring maize with high yield[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2013, 46(2): 257-269.
- [52] 朱晔荣, 刘苗苗, 李亚辉, 等. 植物淀粉生物合成调节机制的研究进展[J]. 植物生理学报, 2013, 49(12): 1319-1325.
- ZHU Y R, LIU M M, LI Y H, et al. Research advance in regulation mechanism of starch synthesis in plants[J]. Plant Physiology Journal, 2013, 49(12): 1319-1325.
- [53] 王磊, 张彤, 丁圣彦. 干旱和复水对不同倍性小麦光合生理生态的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(4): 1593-1600.
- WANG L, ZHANG T, DING S Y. Effect of drought

- and rewatering on photosynthetic physioecology of wheat of differing ploidy [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4):1593-1600.
- [54] 宋凤斌,许世昌,戴俊英.水分胁迫对玉米光合作用的影响[J].玉米科学,1994,2(3):66-70.
SONG F B, XU S C, DAI J Y. Effect of water stress on maize photosynthesis [J]. *Maize Sciences*, 1994, 2(3):66-70.
- [55] ASADA K. THE WATER-WATER CYCLE IN CHLOROPLASTS: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50:601-639.
- [56] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9):405-410.
- [57] HASANUZZAMAN M, PARVIN K, BARDHAN K, et al. Biostimulants for the regulation of reactive oxygen species metabolism in plants under abiotic stress [J]. *Cells*, 2021, 10(10):e2537.
- [58] 尹永强,胡建斌,邓明军.植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展[J].中国农学通报,2007,23(1):105-110.
YIN Y Q, HU J B, DENG M J. Latest development of antioxidant system and responses to stress in plant leaves[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(1):105-110.
- [59] BAILEY-SERRES J, MITTLER R. The roles of reactive oxygen species in plant cells[J]. *Plant Physiology*, 2006, 141(2):e311.
- [60] 吕金印,高俊凤,山仑.水分亏缺对小麦碳同化物的动员与分配[J].核农学报,2002,16(4):228-231.
LU J Y, GAO J F, SHAN L. Mobilization and distribution of carbon assimilates of wheat under water deficits[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2002, 16(4):228-231.
- [61] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2009, 29(1):185-212.
- [62] 王硕,贾潇倩,何璐,等.作物对于干旱胁迫的响应机制及提高作物抗旱能力的调控措施研究进展[J].中国农学通报,2022,38(29):31-44.
WANG S, JIA X Q, HE L, et al. Response mechanism of crops to drought stress and measures for improving drought resistance of crops: Research progress [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(29):31-44.
- [63] 杨宏羽,平海涛,王蒂,等.不同倍性马铃薯品种的抗旱性[J].中国沙漠,2016,36(4):1041-1049.
YANG H Y, PING H T, WANG D, et al. Drought resistance of different ploidy potato varieties[J]. *Journal of Desert Research*, 2016, 36(4):1041-1049.
- [64] 贾树龙,孟春香,唐玉霞,等.水分胁迫条件下小麦的产量反应及对养分的吸收特征[J].土壤通报,1995,26(1):6-8.
JIA S L, MENG C X, TANG Y X, et al. Yield response and nutrient absorption characteristics of wheat under water stress[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 1995, 26(1):6-8.
- [65] 张卫星,朱德峰,林贤青,等.干旱胁迫对不同穗型超级稻品种产量及穗部性状的影响[J].干旱地区农业研究,2010,28(1):255-260.
ZHANG W X, ZHU D F, LIN X Q, et al. The effect of drought stress on yield and panicle traits of different type super rice varieties during panicle initiation to grain filling stage[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2010, 28(1):255-260.
- [66] 赵晶晶,姚珊,李昱,等.花后干旱对春小麦籽粒淀粉含量及淀粉形成关键酶活性的影响[J].干旱地区农业研究,2015,33(3):104-110.
ZHAO J J, YAO S, LI Y, et al. Effects of drought on the starch contents and activities of key enzymes after anthesis in spring wheat grains [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2015, 33(3):104-110.
- [67] 李亚婷,康建宏,吴宏亮,等.花后水分胁迫对春小麦淀粉形成及相关酶活性的影响[J].草业科学,2016,33(5):917-925.
LI Y T, KANG J H, WU H L, et al. Effects of water stress after anthesis on starch formation and the activity of associated enzyme in spring wheat [J]. *Pratacultural Science*, 2016, 33(5):917-925.
- [68] 徐云姬,许阳东,李银银,等.干湿交替灌溉对水稻花后同化物转运和籽粒灌浆的影响[J].作物学报,2018,44(4):554-568.
XU Y J, XU Y D, LI Y Y, et al. Effect of alternate wetting and drying irrigation on post-anthesis remobilization of assimilates and grain filling of rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(4):554-568.
- [69] RUAN Y L. Sucrose metabolism: Gateway to diverse carbon use and sugar signaling[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2014, 65:33-67.
- [70] JIN Y, NI D, RUAN Y L. Posttranslational elevation of cell wall invertase activity by silencing its inhibitor in tomato delays leaf senescence and increases seed weight and fruit hexose level[J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(7):2072-2089.
- [71] NGUYEN-QUOC B, FOYER C H. A role for 'futile cycles' involving invertase and sucrose synthase in sucrose metabolism of tomato fruit[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52(358):881-889.
- [72] WANG L, RUAN Y L. New insights into roles of cell wall invertase in early seed development revealed by comprehensive spatial and temporal expression patterns

- of GhCWIN1 in cotton[J]. *Plant Physiology*, 2012, 160(2): 777-787.
- [73] RUAN Y L, JIN Y, YANG Y J, et al. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: Roles in development, yield potential, and response to drought and heat[J]. *Molecular Plant*, 2010, 3(6): 942-955.
- [74] RUAN Y L, CHOUREY P S, DELMER D P, et al. The differential expression of sucrose synthase in relation to diverse patterns of carbon partitioning in developing cotton seed[J]. *Plant Physiology*, 1997, 115(2): 375-385.
- [75] PROELS R K, ROITSCH T. Extracellular invertase LIN6 of tomato: A pivotal enzyme for integration of metabolic, hormonal, and stress signals is regulated by a diurnal rhythm[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(6): 1555-1567.
- [76] 胡继超, 姜东, 曹卫星, 等. 短期干旱对水稻叶水势、光合作用及干物质分配的影响[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(1): 63-67.
- HU J C, JIANG D, CAO W X, et al. Effect of short-term drought on leaf water potential, photosynthesis and dry matter partitioning in paddy rice[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(1): 63-67.
- [77] 张仁和, 郭东伟, 张兴华, 等. 吐丝期干旱胁迫对玉米生理特性和物质生产的影响[J]. *作物学报*, 2012, 38(10): 1884-1890.
- ZHANG R H, GUO D W, ZHANG X H, et al. Effects of drought stress on physiological characteristics and dry matter production in maize silking stage[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(10): 1884-1890.
- [78] 刘琳, 郝卫平, 白清俊, 等. 华北冬小麦拔节期水分胁迫-复水补偿效应研究[J]. *灌溉排水学报*, 2011, 30(2): 37-40.
- LIU L, HAO W P, BAI Q J, et al. Differential compensatory effects of winter wheat in water stress and re-watering during jointing stage in North China[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2011, 30(2): 37-40.
- [79] 谷艳芳, 丁圣彦, 高志英, 等. 干旱和复水对冬小麦光合产物分配格局的影响[J]. *中国工程科学*, 2012, 14(3): 59-64.
- GU Y F, DING S Y, GAO Z Y, et al. Influence of drought and rewatering on the pattern of photosynthate partitioning of winter wheat[J]. *Engineering Sciences*, 2012, 14(3): 59-64.
- [80] ZHANG J J, XU Y J, CHEN W, et al. A wheat 1-FEH w3 variant underlies enzyme activity for stem WSC remobilization to grain under drought[J]. *The New Phytologist*, 2015, 205(1): 293-305.
- [81] HEINEKE D, KRUSE A, FLÜGGE U I, et al. Effect of antisense repression of the chloroplast triose-phosphate translocator on photosynthetic metabolism in transgenic potato plants[J]. *Planta*, 1994, 193(2): 174-180.
- [82] KÜHN C, QUICK W P, SCHULZ A, et al. Companion cell-specific inhibition of the potato sucrose transporter SUT1[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(10): 1115-1123.
- [83] WEISE A, BARKER L, KÜHN C, et al. A new subfamily of sucrose transporters, SUT4, with low affinity/high capacity localized in enucleate sieve elements of plants[J]. *The Plant Cell*, 2000, 12(8): 1345-1355.
- [84] 黄璜. 水稻穗颈节间组织与颖花数的关系[J]. *作物学报*, 1998, 24(2): 193-200.
- HUANG H. Relation between the tissue of the highest internode and the number of spikelets[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(2): 193-200.
- [85] 徐正进, 陈温福, 曹洪任, 等. 水稻穗颈维管束数与穗部性状关系的研究[J]. *作物学报*, 1998, 24(1): 47-54.
- XU Z J, CHEN W F, CAO H R, et al. Relation between the characters of panicle and vascular bundle in neck-panicle of rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(1): 47-54.
- [86] 张俊国. 不同梗稻品种源库关系的研究 I. 不同梗稻品种的源库特征及类型划分[J]. *吉林农业科学*, 1990, 15(2): 35-41.
- ZHANG J G. Study on the relationship between source and sink in different japonica rice varieties: i. The characteristics of sink-source and division of classification in different japonica rice varieties[J]. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 1990, 15(2): 35-41.
- [87] 王丰, 张国平, 白朴. 水稻源库关系评价体系研究进展与展望[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(6): 556-560.
- WANG F, ZHANG G P, BAI P. Achievement and prospects of research on evaluation of the relationship between source and sink in rice[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2005, 19(6): 556-560.
- [88] SMIDANSKY E D, CLANCY M, MEYER F D, et al. Enhanced ADP-glucose pyrophosphorylase activity in wheat endosperm increases seed yield[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(3): 1724-1729.
- [89] STURM A, TANG G Q. The sucrose-cleaving enzymes of plants are crucial for development, growth and carbon partitioning[J]. *Trends in Plant Science*, 1999, 4(10): 401-407.

(下转第 338 页)

- Journal of Central South University of Forestry and Technology, 2022, 42(10): 83-92.
- [34] LI Y, SONG D P, LIANG S H, et al. Effect of no-tillage on soil bacterial and fungal community diversity: A meta-analysis [J]. Soil and Tillage Research, 2020, 204: e104721.
- [35] TREXLER R, SOLOMON C, BRISLAWN C J, et al. Assessing impacts of unconventional natural gas extraction on microbial communities in headwater stream ecosystems in Northwestern Pennsylvania [J]. Frontiers in Microbiology, 2014, 5: e522.
- [36] GRASBY S E, RICHARDS B C, SHARP C E, et al. The Paint Pots, Kootenay National Park, Canada: A natural acid spring analogue for Mars [J]. Canadian Journal of Earth Sciences, 2013, 50(1): 94-108.
- [37] HOLLAND-MORITZ H, STUART J, LEWIS L R, et al. Novel bacterial lineages associated with boreal moss species [J]. Environmental Microbiology, 2018, 20(7): 2625-2638.
- [38] LIU H, JIANG S, OU J T, et al. Investigation of soil microbiota reveals variable dominant species at different land areas in China [J]. Biotechnology and Biotechnological Equipment, 2022, 36(1): 245-255.
- [39] SHIH P M, WARD L M, FISCHER W W. Evolution of the 3-hydroxypropionate bicycle and recent transfer of anoxygenic photosynthesis into the *Chloroflexi* [J]. Proceedings of the National Academy of Science, 2017, 114(40): 10749-10754.
- [40] 鲜文东, 张潇橦, 李文均. 绿弯菌的研究现状及展望 [J]. 微生物学报, 2020, 60(9): 1801-1820.
- XIAN W D, ZHANG X T, LI W J. Research status and prospect on bacterial *Phylum Chloroflexi* [J]. Acta Microbiologica Sinica, 2020, 60(9): 1801-1820.
- [41] SHI Y, DELGADO-BAQUERIZO M, LI Y T, et al. Abundance of kinless hubs within soil microbial networks are associated with high functional potential in agricultural ecosystems [J]. Environment International, 2020, 142: e105869.
- (上接第 12 页)
- [90] 梁建生, 曹显祖, 徐生, 等. 水稻籽粒库强与其淀粉积累之间关系的研究 [J]. 作物学报, 1994, 20(6): 685-691.
- LIANG J S, CAO X Z, XU S, et al. Studies on the relationship between the grain sink strength and its starch accumulation in rice (*O. sativa*) [J]. Acta Agronomica Sinica, 1994, 20(6): 685-691.
- [91] NEALES T F, INCOLL L D. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: A review of the hypothesis [J]. The Botanical Review, 1968, 34(2): 107-125.
- [92] 陈候鸣, 陈跃, 王盾, 等. 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶活化酶在植物抗逆性中的作用 [J]. 植物生理学报, 2016, 52(11): 1637-1648.
- CHEN H M, CHEN Y, WANG D, et al. The role of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase in resistance of plant to abiotic stresses [J]. Plant Physiology Journal, 2016, 52(11): 1637-1648.
- [93] MALONEY V J, PARK J Y, UNDA F, et al. Sucrose phosphate synthase and sucrose phosphate phosphatase interact in planta and promote plant growth and biomass accumulation [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(14): 4383-4394.
- [42] 蔡莹, 于晓菲. 植物根系分泌物的生态效应研究 [J]. 环境生态学, 2022, 4(9): 9-16.
- CAI Y, YU X F. Study on the ecological effects of plant root exudates [J]. Environmental Ecology, 2022, 4(9): 9-16.
- [43] ZHALNINA K, LOUIE K B, HAO Z, et al. Dynamic root exudate chemistry and microbial substrate preferences drive patterns in rhizosphere microbial community assembly [J]. Nature Microbiology, 2018, 3: 470-480.
- [44] BEZUGLOVA O S, GOROVTSOV A V, POLIENKO E A, et al. Effect of humic preparation on winter wheat productivity and rhizosphere microbial community under herbicide-induced stress [J]. Journal of Soils and Sediments, 2019, 19(6): 2665-2675.
- [45] MOMMER L, KIRKEGAARD J, VAN RUIJVEN J. Root-root interactions: Towards a rhizosphere framework [J]. Trends in Plant Science, 2016, 21(3): 209-217.
- [46] KARST J, WASYLIW J, BIRCH J D, et al. Long-term nitrogen addition does not sustain host tree stem radial growth but doubles the abundance of high-biomass ectomycorrhizal fungi [J]. Global Change Biology, 2021, 27(17): 4125-4138.
- [47] 谢奎忠. 连作马铃薯根系分泌物介导的枯萎病发生机制及根际互作 [D]. 甘肃: 甘肃农业大学, 2021.
- XIE K Z. Mechanism of fusarium wilt and rhizosphere interaction mediated by root exudates in continuous cropping potato [D]. Gansu: Gansu Agricultural University, 2021.
- [48] YAO J, WU C Y, FAN L J, et al. Effects of the long-term continuous cropping of Yongfeng yam on the bacterial community and function in the rhizospheric soil [J]. Microorganisms, 2023, 11(2): e274.
- [49] 于崧, 杨贺麟, 朱雪天, 等. 盐碱胁迫对芸豆根系分泌物组分及含量的影响 [J]. 北方园艺, 2021(17): 90-96.
- YU S, YANG H L, ZHU X T, et al. Effects of saline-alkali stress on components and contents of root exudates of *Phaseolus vulgaris* L. [J]. Northern Horticulture, 2021(17): 90-96.