

反复干旱法的生理基础及其应用

胡荣海 昌小平 王

(中国农业科学院品种资源研究所, 北京 100081)

摘 要 研究了抗旱能力不同的品种对反复干旱的生理反应及土壤、植株水分的供需关系, 结果表明反复干旱法能够鉴定作物或品种的抗旱性, 反复干旱后的存活率是作物或品种对干旱反应的综合结果, 可以代表该品种的抗旱能力。还研究了反复干旱法用于小麦后期的抗旱性鉴定, 结果与大田鉴定基本一致。

关键词 农作物 反复干旱 生理反应 土壤水分 存活率

Todd 和 Welster 等人在 1977 年报道了用反复干旱法评价高粱苗期的抗旱性, 并阐明第一次干旱后对高粱的光合速率和存活率没有明显的影响, 连续周期性的干旱后, 植株存活率显著下降, 但至今还没有人系统地研究该法的生理基础和应用范围。本文试图对该法的生理依据和关键技术作进一步探讨, 使之趋于完善。并通过田间验证, 使该法成为作物品种资源抗旱性鉴定和育种材料的抗旱性筛选的主要方法之一。

1 材料和方法

1.1 材料

参试品种由中国农科院作物品种资源研究所和协作单位提供。

1.2 试验方法

1.2.1 不同抗旱程度的品种在各萎蔫阶段上的生理反应试验 用塑料盆育苗, 重复五次。当苗长到三叶一心时, 使其自然干旱, 在不同萎蔫阶段, 分别测定叶片含水量、电导率和根呼吸强度。

1.2.2 反复干旱过程中幼苗土壤水分供需试验 用花盆育苗。当幼苗长到三叶一心时, 将盆内的土壤水分调至田间持水量, 以后使其自然干旱, 每两天测一次土壤水势、叶水势和叶片相对含水量。

1.2.3 不同抗旱程度品种的水分生理常数与存活率关系试验 用装有定量土壤的塑料杯育苗, 每杯播五粒发芽种子, 重复五次, 待苗出齐后, 将土壤水分调至田间持水量, 以后使其自然干旱, 每天称重, 量株高, 直至永久萎蔫为止, 计算停止生长、开始萎蔫及永久萎蔫时的土壤水

分和存活率。

1. 2. 4 不同抗旱程度的小麦品种反复干旱后细胞膜恢复功能试验 用塑料盆育苗重复五次, 当苗长到三叶一心时, 使其自然干旱, 测萎蔫前、永久萎蔫后及复水后 2, 4, 8, 16, 32h 的叶片电导率。

1. 2. 5 不同抗旱程度的品种苗期、孕穗-抽穗期的反复干旱试验 将 36 个品种播种在 0. 64m × 0. 45m × 0. 15m 的塑料周转箱内, 分为三组, 五次重复, 每个品种留苗 10 株。当苗长到三叶一心时进行苗期干旱处理; 当小麦进入孕穗期, 第二组进行干旱处理, 第三组为对照。

1. 2. 6 田间试验 将 36 个抗旱性不同的小麦品种在新疆哈密地区大田鉴定, 以比较后期反复干旱鉴定的结果与大田鉴定结果是否一致。

2 结果与分析

2. 1 反复干旱过程中供试品种的生理变化

2. 1. 1 供试品种的生理反应 试验结果(表 1)显示, 不同抗旱程度的品种随着干旱胁迫时间的延长, 不论在形态上还是生理反应上都发生了明显变化。植株由正常生长到永久萎蔫, 分为五个阶段, 即正常生长阶段, 萎蔫第一阶段(个别叶片开始萎蔫), 萎蔫第二阶段(第一、二叶片萎蔫, 心叶直立), 萎蔫第三阶段(心叶萎蔫, 老叶呈钝角下垂), 萎蔫第四阶段(整株萎蔫, 叶片下垂, 叶色发黄)。各萎蔫阶段的生理指标随干旱延长而变化, 到萎蔫第三阶段生理指标发生了显著变化。但不同品种生理指标的增减程度是不一样的, 如抗旱品种的叶片电导率比不抗旱品种增加缓慢, 叶片相对含水量, 根呼吸强度比不抗品种下降少, 说明抗旱品种叶片细胞膜受损伤较轻且进程较慢, 植株保水力和根系耐旱能力强。

表 1 不同萎蔫阶段叶片、根的生理变化

阶 段	测定项目*	抗旱品种			不抗旱品种		
未萎蔫	1	9. 8	8. 5	9. 5	8. 6	8. 4	9. 0E
	2	86. 5	87. 0	86. 0	87. 0	87. 5	86. 0E
	3	2. 80	2. 85	2. 90	2. 90	2. 85	2. 80E
萎蔫第一阶段	1	16. 0	15. 0	18. 0	26. 8	28. 0	27. 0D
	2	80. 7	81. 3	82. 0	72. 0	75. 0	76. 0D
	3	2. 30	2. 45	2. 25	1. 80	1. 82	1. 73D
萎蔫第二阶段	1	26. 8	27. 5	28. 0	34. 6	35. 0	32. 0C
	2	78. 0	76. 0	78. 5	68. 8	67. 2	66. 5C
	3	1. 80	1. 90	1. 95	1. 30	1. 25	1. 40C
萎蔫第三阶段	1	44. 0	42. 0	41. 0	66. 0	65. 2	67. 0B
	2	65. 5	68. 0	66. 1	56. 0	54. 2	53. 0B
	3	1. 30	1. 35	1. 20	0. 75	0. 80	0. 79B
萎蔫第四阶段	1	48. 7	50. 1	51. 0	75. 2	70. 2	76. 5A
	2	57. 0	55. 0	57. 5	42. 0	41. 0	40. 5A
	3	1. 05	1. 04	0. 98	0. 51	0. 62	0. 65A

* 每个数据为 5 次测定结果的平均值。

1 为相对电导率(%); 2 为相对含水量(%); 3 为根呼吸强度(O₂μl. g⁻¹. h⁻¹)

2. 1. 2 干旱过程中土壤水势、叶水势、叶片相对含水量和第三叶片生长量的变化 随着出苗, 生长, 土壤水分逐渐减少, 可将其分为三个阶段(表 2)。第一阶段土壤含水量在田间持水量至毛管破裂点之间, 每天平均下降 1%, 该阶段的土壤含水量低限为 14. 4%, 能满足植株的需水要求, 叶片生长迅速, 第 3 叶长度由 14. 7cm 增加到 23. 8cm, 土壤水势变化不大($- 0. 3 \sim - 1. 9 \times 10^5 \text{Pa}$), 叶水势平稳($- 10 \times 10^5 \text{Pa}$ 左右), 叶片相对含水量稳定(85. 6% \sim 85. 2%)。第二阶段土壤含水量在毛管破裂至萎蔫系数之间, 每天平均下降 0. 6%, 该阶段的土壤水分下限为 9%, 土壤水势下降到 $- 11. 5 \times 10^5 \text{Pa}$, 叶水势下降到 $- 21. 8 \times 10^5 \text{Pa}$, 根系吸水由于土壤水势下降而减缓, 满足不了叶片的蒸腾耗水, 因而叶片相对含水量迅速下降(78. 6%), 植株发生萎蔫。第三阶段的土壤含水量在萎蔫系数至最大吸湿水的两倍之间, 每天平均下降 0. 3%, 该阶段的土壤水分下限为 4% 左右, 植株处于严重缺水, 土壤水势和叶水势都急剧下降, 植株发生永久萎蔫。不同品种忍受干旱的能力差异很大。该阶段是决定品种存活率大小的关键。

表 2 土壤含水量、土壤水势、叶水势、叶片相对含水量和第三叶长的变化

日期 (日/ 月)	土壤含水量 (%)	土壤水势 (10^5Pa)	叶水势 (10^5Pa)	叶片相对含水量 (%)	三叶长 (cm)
16/ 2	20. 5	$- 0. 3$	$- 8. 1$	85. 6	14. 7
18/ 2	18. 6	$- 0. 9$	$- 8. 5$	85. 6	17. 4
20/ 2	15. 7	$- 1. 2$	$- 9. 5$	84. 8	22. 6
22/ 2	14. 4	$- 1. 9$	$- 9. 6$	85. 2	23. 8
24/ 2	12. 8	$- 3. 3$	$- 17. 5$	83. 6	24. 2
26/ 2	11. 6	$- 5. 2$	$- 18. 0$	83. 5	24. 3
28/ 2	10. 7	$- 8$	$- 17. 5$	82. 2	24. 5
2/ 3	9. 0	$- 11. 5$	$- 21. 8$	78. 6	24. 6
4/ 3	7. 9	$- 17. 3$	$- 28. 3$	77. 3	24. 6
6/ 3	7. 3	$- 25. 2$	$- 32. 6$	71. 0	24. 6
8/ 3	6. 6	$- 30$	$- 38. 0$	66. 3	24. 6
10/ 3	5. 7	$- 36$	$- 40$	62. 0	24. 6
12/ 3	5. 1	$- 40$	$> - 40$	60. 0	24. 6
14/ 3	4. 8	$- 45$	$-$	58. 2	24. 6
16/ 3	4. 5	$-$	$-$	54. 0	$-$
18/ 3	4. 1	$-$	$-$	$-$	$-$
20/ 3	4. 0	$-$	$-$	$-$	$-$
22/ 3	3. 9	$-$	$-$	$-$	$-$

2. 1. 3 干旱胁迫下不同品种间的水分生理常数与存活率的关系 不同品种停止生长、开始萎蔫、永久萎蔫时的水分生理常数是不一样的。如表 3 所示, D156 品种停止生长时的水分为 16. 4%, 而 D303、D112、D28 品种为 11%, 品种间相差 5. 4%, 开始萎蔫时的土壤含水量相差 6%, 永久萎蔫时的土壤含水量相差 3. 7%。这些水分生理常数之间的差异是由品种本身的遗传特性差异决定的, 因而对水分胁迫的反应不一样, 这是反复干旱后造成品种间存活率差异的主要原因。存活率与永久萎蔫时的土壤含水量呈显著负相关, ($r = - 0. 7696^*$), 表明在干旱胁迫

迫下品种发生永久萎蔫时的土壤水分越低,存活率越高。

2.1.4 解除干旱后细胞膜透性功能的恢复 由表4结果可以看出,不同抗旱程度的品种在受旱前细胞膜的透性大小基本一致,永久萎蔫后5天,抗旱品种和中抗品种细胞膜相对伤害率在40%左右,不抗旱品种达到55%以上。复水后不同品种细胞膜相对伤害率恢复情况显示,抗旱品种复水后16h细胞膜相对伤害率就恢复到对照水平,植株存活率在85%以上;中抗品种复水后8h基本停止恢复,复水后32h仍与对照的细胞膜相对伤害率差异达极显著水平(表5),说明有部分细胞膜受伤后不能恢复,存活率为64%。不抗旱品种复水32h后细胞膜伤害率几乎不变,说明细胞膜受伤严重,绝大部分不能修复,存活率很低(10%以下)。从复水后细胞膜功能恢复上看,抗旱品种细胞膜受伤害较轻,其功能在复水8h后就完全恢复。这可作为复水后存活率调查的时间依据。综上所述,反复干旱的过程实际上是作物或品种忍受干旱的持续时间和快速恢复的过程。

表3 小麦水分生理常数

品 种	存活率(%)	停止生长时土壤含水量(%)	临时萎蔫时的土壤含水量(%)	永久萎蔫时的土壤含水量(%)
D28	71	11.0	8.2	6.5
D67	76	12.8	10.8	6.7
D107	51	12.6	9.2	8.0
D112	54	11.0	8.2	7.5
D156	50	16.4	14.2	10.2
D303	85	11.0	10.0	6.5
D317	65	11.4	10.6	7.0
存活率与水分常数的相关系数		- 0.5010	- 0.1999	- 0.7696*

表4 复水后质膜透性的恢复

项 目	处 理	抗旱品种				中抗旱品种				不抗旱品种			
		均值				均值				均值			
质膜伤害率 (%)	对照	15.5	16.0	16.0	15.83Dd	17.0	16.5	15.5	16.33Ef	17.5	16.0	17.5	17.00Cd
	永久萎蔫第5天	41.5	39.0	41.0	40.50Aa	42.0	43.5	41.0	42.17Aa	56.0	57.0	57.5	56.83Aa
	复水后2h	40.0	38.0	39.5	39.17Aa	32.6	34.0	35.5	34.03Bb	56.0	55.0	54.0	55.00Aa
	复水后4h	37.0	36.0	34.5	35.83Bb	30.5	30.0	29.5	30.00Cc	55.5	56.0	54.0	55.17Aa
	复水后8h	29.5	30.0	30.5	30.00Cc	26.5	25.0	24.5	25.33Dd	50.5	49.5	49.5	49.83Bc
	复水后16h	19.0	18.5	17.0	18.17Dd	23.0	23.5	24.0	23.50Dd	50.0	49.0	51.0	50.00Bc
	复水后32h	16.0	16.6	17.5	16.67Dd	22.0	21.0	23.5	22.17De	55.0	54.0	52.0	53.67AbBb
存活率(%)		89	85	82	84.7	61	65	66	64	12	8	4	8

注:大写字母示1%差异水平,小写字母示5%差异水平。

2.2 反复干旱对不同生育期存活率的影响

2.2.1 不同生育期存活率的比较 对36个不同抗旱程度的小麦品种在不同生育期进行反复干旱处理,结果表明,苗期和孕穗-抽穗期处理的存活率分别为80.2%和32.2%,与对照组(存

活率 94.5%) 相比, 差异均达极显著水平。从试验结果还可以看出, 孕穗—抽穗期处理的成活率明显低于苗期处理, 说明小麦在这个时期对水分反应更为敏感, 一部分苗期表现抗旱的品种在孕穗—抽穗期却因不耐干旱而死亡, 抗旱性明显下降。因此, 苗期干旱处理的成活率只能表达苗期的抗旱性, 不能代表生育后期的抗旱性。在应用反复干旱法进行抗旱性鉴定时, 必须将苗期鉴定和后期鉴定结合起来, 才能保证鉴定结果的准确性。

2.2.2 后期反复干旱结果与大田鉴定结果比较 36 个不同抗旱程度的小麦品种在孕穗—抽穗期进行反复干旱的结果显示, 在抗旱品种中有 86.7% 与田间鉴定结果一致, 13.3% 的比田间鉴定结果低一级, 即由抗旱品种降到中抗品种; 中抗品种有 66.6% 的与田间鉴定结果一致, 20.1% 的比田间鉴定结果高一级; 13.3% 的比田间鉴定结果低一级; 不抗品种中有 71.4% 的与田间鉴定结果一致, 28.6% 的比田间鉴定结果高一级。由此看来, 后期反复干旱鉴定的结果与大田鉴定结果基本一致, 未出现将抗旱品种划到不抗旱品种的行列, 或者相反。因此, 反复干旱法作为后期粗筛抗旱品种的方法也是可取的。

3 讨论

用反复干旱法鉴定作物或品种的抗旱性, 能否真实反应其抗旱的能力? 根据国内外有关报道是可以的。前苏联利用反复干旱法鉴定了上万份小麦资源, 弄清了生态地理环境与品种的抗旱性关系, 建立了抗旱、抗热基因库。印度利用反复干旱法从 6000 份高粱资源中筛选出 40 份抗旱性强的品种, 并利用这些品种作为抗旱亲本, 培育出抗旱性好的品种。作者在小麦后期用该法鉴定的结果与大田鉴定结果基本一致, 说明该法具有实用价值。反复干旱法鉴定作物或品种的抗旱性理论根据也是充分的。因为随着干旱时间的延长和干旱强度的增加参试品种的细胞膜相对透性增大, 呼吸强度减弱, 叶片水势降低, 相对含水量减少, pH 值改变, 破坏了离子平衡, 酶失活, 代谢失调, 最终导致植株伤害甚至死亡。但不同抗旱程度的品种这些生理反应是不一样的, 差异是明显的。这反应了品种之间对水分胁迫的反应是不一样的, 最终反映在存活率的大小上, 抗旱品种忍耐干旱的能力强, 存活率高; 反之亦然。反复干旱过程与田间干旱过程是一致的, 都是逐渐的自然干旱的过程, 其间土壤水分逐渐减少, 土壤水势、叶水势逐渐下降, 叶片由快速生长到停止生长, 直至永久萎蔫。这一过程的时间长短, 不同品种是不一样的。在同样低的土壤含水量下萎蔫系数高的品种先进入萎蔫阶段, 受干旱的时间长, 受害就重。萎蔫系数低的品种进入萎蔫阶段的时间晚些, 受旱的时间就短些, 受害程度相对减轻。萎蔫系数的高低是由品种本身遗传特性所决定的, 但环境因素也有一定的影响。因此, 利用反复干旱法进行抗旱性鉴定时要苗期与后期结合起来鉴定才能分开苗期抗旱而后期不抗旱的品种。

参 考 文 献

- 1 王韶唐. 植物抗旱的生理机理. 植物生理生化进展, 1983 (2): 120 ~ 133
- 2 高吉寅等. 水稻等品种苗期抗旱生理指标. 中国农业科学, 1984 (4): 41 ~ 45
- 3 胡荣海. 用反复干旱法评价春小麦的抗旱性. 作物品种资源, 1985 (2): 31 ~ 33
- 4 胡荣海. 农作物抗旱鉴定方法和指标. 作物品种资源, 1986 (4): 36 ~ 39

- 5 Abd Eilat M Noar. Effect of repeated drought periods on the survival of sorghum seedling. *Agronomy Journal*, 1978, 70: 509—510
- 6 Jensen HE. Drought matter production of spring wheat subjected to water stress at various growth stage. *Cereal Research Communication*, 1984, 12(1): 19—25

The Physiological Base and Utilization of Repeated Drought Method

Hu Ronghai Chang Xiaoping Wang Huan

(Institute of Crop Germplasm Resources, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract The presented work studied the physiological base of repeated drought method. The paper illustrated that the repeated drought method can fully reflect the drought resistance of crops or varieties by physiological responses of drought resistant varieties in different degree, and the relationship between water supply and demand in soil and plant. The survival rate after undergoing the repeated drought is a comprehensive result of the drought reaction of crops or varieties. It can represent the drought resistance of the tested varieties. This paper also studied the appraisal of drought resistance of wheat varieties in later growing stages. The result of repeated drought method shows the same as that in the field.

Key words: Crop; Drought physiological response; Soil water; Survival rate

欢迎订阅《华中农业大学学报》，欢迎投稿

《华中农业大学学报》是农业部主管的综合性农业学术刊物, 国内外公开发行, 面向全国组稿。本刊是国家科技论文统计分析用刊, CSTA 首批入选期刊; 国际著名的 SCL、ISR、CA、P、联合国粮农组织的 Agrindex 均将本刊列为一次文献信息源。美国国家农业图书馆等 40 多家国外农业文献或研究机构均收藏本刊。国内所有的农业文摘及《中国生物学文摘》等 20 余种检索期刊均收入本刊。1995 年国家教委、农业部和湖北省组织的学术期刊评比中, 本刊荣获 3 个一等奖。本刊为双月刊, 每期 100 页, 国内定价 2.00 元。本刊适合农林牧渔以及生物科学、环境科学的研究和生产开发部门的科技工作者、大专院校师生阅读。欢迎投稿、欢迎订阅。邮发代号: 38—120, 全年定价 12.00 元。亦可直接向本刊编辑部(武汉 430070) 订阅, 全年(免收邮挂费) 定价 12.00 元。