

张文龙,时红,才硕,等. 水稻干旱时空演变规律及其补偿效应研究进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(12):8-17.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.12.002

水稻干旱时空演变规律及其补偿效应研究进展

张文龙¹, 时红^{1,2}, 才硕², 郭巧玲¹, 许小华³, 王海媛², 唐晓晓¹, 万绍媛²

(1. 东华理工大学,江西南昌 330013; 2. 江西省灌溉试验中心站,江西南昌 330201; 3. 江西省水利科学院,江西南昌 330029)

摘要:受极端天气和全球气候变暖的影响,干旱已经成为影响水稻生产可持续发展的首要非生物胁迫因素之一。干旱灾害受气象、水文、农业种植等综合因素影响,其演变规律相对复杂,目前针对不同干旱影响因子对水稻生长发育和需耗水的影响还主要集中在单个因子上,尚缺乏水稻干旱灾害发生发展过程以及水稻对干旱传递过程的响应机制研究。鉴于此,本文在综合前人研究的基础上,系统阐述了干旱类型及传播特征、水稻干旱成因及演变过程,归纳干旱胁迫对水稻需耗水规律及水分利用效率的影响,并从水稻生长、生理特性、产量形成等多个方面分析水稻干旱胁迫的生理机制,总结探讨了水稻干旱后复水的补偿效应,并围绕如何有效应对水稻干旱灾害进行展望。未来可从复合干旱事件对水稻的影响、合理利用水稻补偿效应、构建干旱预警体系等方面进行深入研究,进而摸清水稻干旱的时空演变规律,以期为抵御旱灾、保障粮食生产提供关键理论与方法支撑。

关键词:水稻;干旱;演变过程;需耗水规律;生理特性;补偿效应

中图分类号:S511.07;S423 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)12-0008-10

干旱是农业生产中最严重的自然灾害之一,近些年受全球气候变暖的影响,干旱趋势陡增,农业生产的不稳定性和风险进一步增大,因干旱造成粮食减产与经济损失的现象逐年加剧^[1]。我国水资源和降雨时空分布极不均匀,使得干旱问题更加严重^[2]。水稻是我国第一大粮食作物,其种植与生产均需大量淡水资源,极易受到干旱侵扰,因此干旱已经成为影响水稻生长发育及产量的主要非生物胁迫因素之一。据报道,2022 年,我国西南、北方、长江中下游等多地区先后出现大范围、不同程度的干旱,受灾范围为 1961 年以来同期最大,干旱高温导致水稻结实率仅有 50%~60%,部分地区仅有 30% 左右,产量大幅降低,严重威胁了我国粮食安全^[3]。

目前基本的干旱传播过程已有定论,但关于水稻干旱演变过程的研究尚不清晰,气象水文因素和人类活动对水稻影响的相关研究较少,其中大多是讨论气象干旱到农业干旱、水文干旱导致土壤干旱等单一的演变过程,对水稻干旱前后的演变全过程

缺乏具体的研究^[4-5]。而关于不同干旱程度对水稻的影响,前人研究多集中于产量形成方面,且现有大多数研究结果各有侧重,比较分散^[6-7]。另外,对于干旱后复水所表现出的补偿效应^[8],主要针对于玉米、大豆等农作物,对于水稻的研究不足^[9]。

鉴于此,本文在前人研究的基础上,综合考虑多种因素系统梳理出水稻干旱成因及其传播特征;凝练了从气象降雨亏缺演变到水稻受灾减产的过程;分析干旱胁迫下稻田的需耗水规律及水稻(生长、生理特性,产量)响应机制等重要成果;总结归纳水稻(生长、生理特性,产量)干旱后复水的补偿效应;并以此为基础提出缓解水稻干旱的途径和未来的研究方向,以期为保障国家粮食安全提供理论基础,促进农业经济发展有效适应气候变化^[10]。

1 水稻干旱时空演变特征

1.1 干旱的类型及水稻干旱成因

通常而言,干旱是指由于水分收支不平衡或供需失衡导致的水分持续短缺现象^[11],根据干旱事件的不同发展阶段,国际上普遍将干旱分为四大类:气象干旱、水文干旱、农业干旱和社会经济干旱^[12]。气象干旱主要由于长时间降水缺乏,导致蒸发量和降水量收支不平衡,通常伴有异常的高温、低湿度和高太阳辐射。水文干旱指降水的长时间短缺而造成某段时间内地表水或地下水收支不平衡,表现

收稿日期:2023-11-14

基金项目:江西水利科技项目(编号:202325ZDKT01、202425TGKT04、202124ZDKT29);江西省重点研发计划(编号:20232BBG70029)。

作者简介:张文龙(2000—),男,山西忻州人,硕士研究生,主要从事农田水利与农业生态技术研究。E-mail:1398676268@qq.com。

通信作者:才硕,博士,研究员,主要从事农田水利与农业生态技术研究。E-mail:caishuo0911@163.com。

为地表径流或水库水资源减少,地下水位下降,整体供水短缺。农业干旱是由于长期缺乏降水以及蒸散作用的结果,通常表现为作物生长关键期由于土壤水分持续不足而造成的作物体内水分亏缺,影响作物正常生长发育,进而导致减产^[13]。

水稻不同于其他农作物(旱作物),水稻吸收的土壤水分主要来自降水和人工灌溉,因此降水是水稻生长发育过程中不可或缺的水源,降水不足就可能引发水稻干旱。当遭遇极端气象干旱时,由于降水显著偏少,导致地表径流和水库蓄水容量减小、河道断流和地下水位降低,进而引发水文干旱,灌溉用水无法满足抗旱要求,土壤水分降低导致农业干旱,最终影响到水稻干旱的发生。高温也会诱发干旱,气温升高会增加土壤水分的蒸发,加速作物蒸腾,使流域或水库等补给灌溉量减少,进一步增加水稻干旱的风险。如果干旱持续时间内降水量无明显增加或者人工灌溉水量无法满足抗旱要求,将会面临水稻大面积受旱的状况,造成旱灾损失^[14-15]。农田水利工程能直接为灌溉提供基础,影响农业灌溉用水,增加区域有效灌溉面积进而缓解

水稻干旱;渠道、水库等蓄水工程通过采取有效的库容调蓄措施,在枯水年份对下游河道进行补水;引水工程可进行跨流域调水,增加地表水量,回补地下水,为农业灌溉用水提供保证,避免水稻干旱灾害的发生^[16]。

1.2 水稻干旱的传播

干旱传播过程与其他干旱特征(历时、面积、严重程度、烈度、频率等)一样,属于干旱特征的一种。通常把一种类型干旱转移或传递到其他类型干旱的现象称为干旱传播,也有学者把干旱传播定义为从干旱发生到产生影响的链状传递过程^[17-18]。一般来说,以降水不足为特征的气象干旱往往是其他类型干旱(水文、农业干旱)的起源,干旱可以在多时间尺度(几周、几个月或几年)内发生并通过水文系统的传播而导致其他类型干旱发生,并随之造成一系列更严重的损失。干旱传播过程主要呈现聚集、衰减、滞后、延长、解除等特征^[19-20](表1),聚集和延长往往受到气候因素和地表因素的共同控制,而滞后和衰减主要受地表及流域因素,如水文调节作用等的控制^[21-22],解除则受大气降水的控制(图1)。

表 1 干旱传播特征

特征	具体描述
聚集	多次气象干旱累积演变成持续时间更长的水文和农业干旱
衰减	气象干旱早期,流域水资源充足会对水文和农业干旱发展有抑制作用
滞后	不同类型干旱之间的传播存在时间上的延迟
延长	气象干旱传播为持续时间更长的农业、水文干旱
解除	有降水发生,流域得到补给,土壤水分得到补充,干旱结束

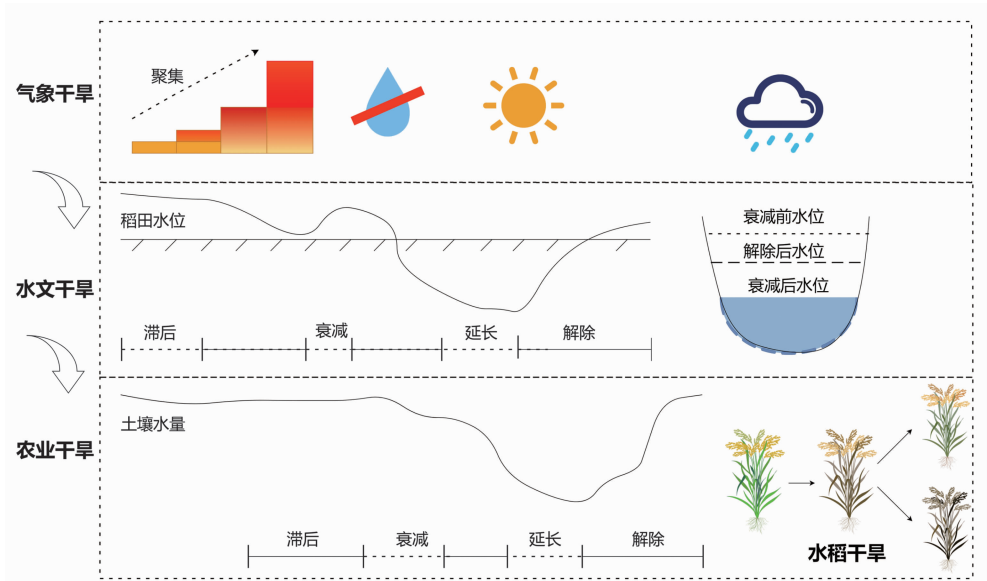


图1 干旱传播特征示意

1.3 水稻干旱演变过程及其现象

水稻干旱的形成是多种因素复杂作用的结果,其形成过程也可分为孕育、缓冲、开始、发展和解除 5 个阶段^[23](图 2)。气象干旱的开始不仅意味着降水减少,还常伴随着高温天气,降水亏缺导致土壤水分收入减少,温度过高使得土壤水分支出增加,水稻蒸腾增强,流域水库水量减少。随着时间延长演变为水文干旱,地下水水位下降、水库蓄水量和径流量进一步减少,直接影响灌溉量,土壤的水分收入减少,这个时期为水稻干旱的孕育阶段^[16]。当土壤无法获得充足的水分,土壤形态和湿度发生变化,此时农业干旱开始,但由于土壤水分与前期土壤湿度有关,在一定时期内,土壤水分发生变化但依然能满足该时期水稻生长需求,这一时期为缓冲期。在土壤水分开始减少时,水稻在自身调节作用下,适当减小蒸腾消耗,使体内水分保持相对均衡,此时水稻干旱尚未开始,这一时期也可认为是缓冲期。当土壤水分持续减少,超过水稻自身的调节能力,则水稻干旱开始,此时水稻生长受到影响,植株形态发生变化;若土壤水分继续减少,干旱胁迫进一步加剧,水稻生理机制发生变化,生殖器官受到影响,此时期为干旱的发展阶段,如果不及时采取措施减轻干旱,将导致水稻减产。当气象干旱或水文干旱解除以后,农业干旱开始衰减,土壤水分得到有效补给,满足了水稻正常需水要求,水稻干旱得以解除。

在空间尺度视角上经历了气象干旱→水文干旱→农业干旱→水稻干旱这样一个链条式传播过程,有条件地向下传递,水稻干旱前如能及时补充灌溉,水稻需水就可以得到有效保障,干旱很可能就不会发生,这也是许多地区出现严重气象干旱,而不会发生大面积水稻干旱的根本原因。由此可

见,与水稻干旱密切相关的是农业干旱及土壤水分,水文干旱直接影响的是稻田灌溉量,气象干旱影响的是降水以及灌溉水源。

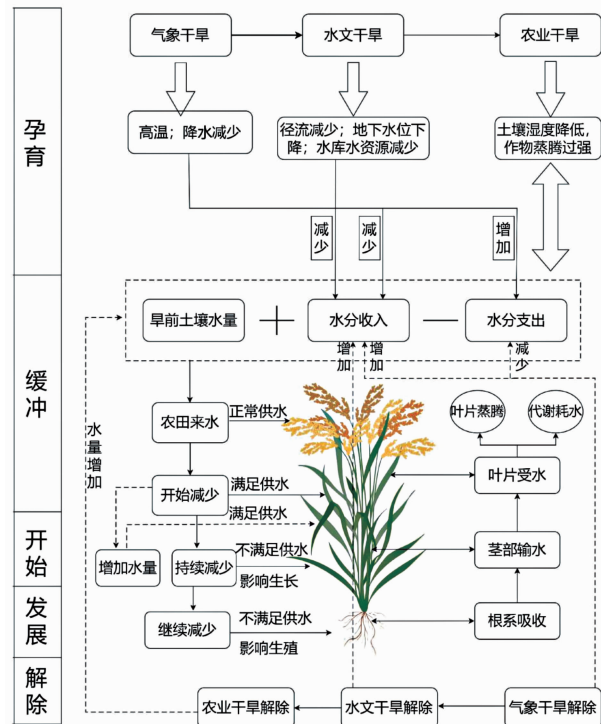


图2 水稻干旱演变过程

目前,很多研究结果均表明,干旱灾害会导致水稻大幅减产。有学者指出,干旱和酷热情况下,平均温度每升高 1 ℃ 就会导致水稻产量下降 10% 左右^[24]。然而,干旱对水稻的影响从微观到宏观表现在生长、生理和细胞等不同层次水平上,其影响程度取决于干旱发展、严重程度、持续时间及水稻所处生育期等许多因素^[25-26],因此干旱对水稻的影响还需要进一步探讨。根据水稻干旱的形成过程与 GB/T 32136—2015《农业干旱等级》,不同等级干旱下,对水稻不同时期生长及生产的影响及现象见表 2。

表 2 稻田与水稻不同农业干旱等级现象

等级	类型	稻田与水稻干旱等级现象				
		稻田	水稻出苗期	水稻移栽期	生长发育期	产量
1	正常	水分充足,地表湿润	出苗率高于 80%	能正常插秧,秧苗成活率为 90% ~ 100%	植株生长正常	不受影响
2	轻旱	不能及时按需供水	因旱出苗率为 >60% ~ 80%	插秧用水不足,秧苗成活率为 80% ~ <90%	因旱叶片卷曲,影响轻微	减产 8% ~ 16%
3	中旱	因旱稻田断水,田面开始出现裂缝	因旱出苗率为 >40% ~ 60%	因旱不能插秧;秧苗成活率为 60% ~ <80%	因旱叶片发黄,植株出现萎蔫	减产 >16% ~ 24%
4	重旱	因旱稻田大面积干裂	因旱出苗率为 30% ~ 40%	因旱不能插秧;秧苗成活率为 50% ~ <60%	因旱有叶片枯萎,枯萎死苗出现	减产 >24% ~ 32%
5	特旱	因旱稻田开裂严重	因旱出苗率低于 30%	因旱不能插秧;秧苗成活率小于 50%	因旱植株干枯死亡	减产 >32%

2 干旱胁迫下稻田的需耗水规律

在干旱演变过程中,气象因子的变化过程和水稻蒸腾蒸发量之间有密切关系,有研究表明太阳辐射是稻田蒸散量的主要影响因素^[27],在高温少雨的干旱情况下,强太阳辐射会使稻田蒸发蒸腾量加大,也会导致灌溉水源的进一步减少。在河流水库等水文系统遭遇干旱的情况下,导致没有充足的水量灌溉稻田,稻田的耗水量会降低,此过程可能有利于水分利用效率的提高^[28]。当土壤和水稻自身受到干旱时,土壤水分缺失,水稻叶面积降低,植株萎蔫,稻田蒸腾蒸发和渗漏量进一步减少^[29],此时的水分利用效率也会降低。稻田的需水、耗水规律和水分利用效率也会随着干旱程度的变化而发生改变。

2.1 干旱胁迫下稻田需水量变化

需水规律是指稻田一年内生长的作物在其生育过程中对水分的动态需求特征。明确水稻需水临界期和需水高峰期,探究干旱胁迫下稻田需水量变化,对减少水分消耗,增强水稻的耐旱潜能,实现水稻稳产高产具有重要意义。研究发现水稻在幼苗期,由于植株矮小且阴蔽度低,所以用水量相对较少,稻田的水分消耗主要表现为棵间蒸发;而随着植株不断生长发育,其植株体积和叶面积逐渐增大,进入旺盛生长阶段,需要大量水分,同时外界的蒸发能力也在增强,因此需水量逐渐增加,到抽穗灌浆期达到峰值;在抽穗后,下部叶片逐渐萎蔫,绿色功能叶面积减小,外界蒸发能力逐渐下降,自身需水量也在减少,需水量呈现下降趋势^[30]。李荣超等研究指出,旱作水稻各处理全生育期需水量比浅湿晒处理(CK,下同)减少 25.15%~39.24%,其中分蘖期旱作水稻需水量与 CK 差异最明显,其次为抽穗开花期^[31];于靖研究发现,随着干旱程度的增加,水稻的蒸腾作用受到抑制,水稻的需水量会逐渐减少,轻旱处理所需水量略低于常规灌溉,中旱处理所需水量又低于轻旱处理,重旱处理过度抑制水稻分蘖,从群体上限制叶面积指数,其需水量减少最多^[32]。综上,干旱胁迫抑制水稻蒸腾作用,且受旱程度越大,水稻需水量越低。

2.2 干旱胁迫下稻田耗水量变化

蒸发蒸腾量与深层渗漏量之和称为田间耗水量,比较干旱胁迫下各生育阶段水稻的耗水量可以明确其内在耗水机制及节水潜力,对水稻耗水规律

的探究能够明确水稻对干旱的响应机制。何园球等研究发现,旱作处理下水稻生长前期耗水量占全生育期的 12.5%~18.4%;生长盛期占 53.3%~68.9%;生长后期占 16.4%~33.3%,即旱作水稻耗水量大小表现为生长盛期>生长后期>生长前期^[33];路兴花等也得出水稻生育期内耗水量呈现出“低—高一低”的变化趋势^[34]。随着深入研究,发现干旱处理会降低棵间蒸发、深层渗漏及蒸腾量。彭世彰等研究发现,控水处理可以有效控制水稻大部分生育阶段的蒸腾和棵间蒸发,使田间渗漏量大幅减少,尤其在返青和分蘖期,控水处理的渗漏强度远小于浅灌处理^[35];钱银飞等通过试验发现所有干旱处理的蒸腾蒸发量均低于浅水充分灌溉(CK),且水稻各生育阶段的蒸腾蒸发量均表现为随着干旱加剧而减少,其中拔节孕穗期蒸腾蒸发量最大^[36]。有学者研究发现旱作水稻的耗水量随着土壤含水量降低而下降,土壤含水率最低的处理减少幅度最大^[33];程建平的研究表明,与淹水灌溉方式相比,间歇灌溉、半旱栽培和干旱栽培方式下,大田试验中全生育期耗水量分别减少 7.90%、19.96%和 41.72%,各处理间耗水量差异显著^[37]。综上,干旱胁迫会减少水稻耗水量,使田间渗漏量大幅降低,且受旱程度越大,水稻耗水量就越低。

2.3 干旱胁迫对水分利用效率(WUE)的影响

水分利用效率(WUE)是指植物生长发育过程中消耗每单位水量生产的干物重^[38]。通过对干旱胁迫下水分利用效率的研究,可以了解水稻对水分的利用情况,揭示水稻内在耗水机制,为水稻合理供水提供科学依据。作为目前农业干旱研究的热点问题,已有许多研究针对提高水稻 WUE 进行探讨,有学者通过干旱胁迫试验研究发现,水分利用效率随不同时间尺度干旱胁迫程度的加重而整体明显上升^[39]。然而,钱银飞等通过研究发现,除无效分蘖期外,早晚稻的 WUE 基本表现为随着干旱的加剧而减小,即随着干旱胁迫加剧会降低水分利用效率^[36];杨晓龙研究发现,在土壤水势为 -30 kPa 左右时,与对照相比,水稻叶片的 IWUE 在孕穗期、抽穗扬花期显著增加,且增加的幅度展现出孕穗期>抽穗扬花期,而灌浆乳熟期水稻叶片 IWUE 显著降低^[40]。目前常用的节水灌溉技术可以在一定程度上提高水分利用效率,如湿润灌溉、覆膜栽培和旱作栽培等,但这种 WUE 提高会使产量有所下降^[41]。综上,稻田在缺乏降雨和灌溉的条

件下,随着农田来水减少,WUE 会上升,但在水稻受干旱胁迫严重的情况下,WUE 相对较低。

3 干旱胁迫对水稻生长、生理特性及产量的影响

干旱不仅会改变水稻需耗水规律,而且会影响水稻生长发育。干旱演变过程中,许多气象要素会对水稻生长发育产生影响,气象干旱的情况下,长时间高温可引起水稻不同类型的热伤害,有研究表明,高温对水稻的影响与水稻叶片光合速率下降密切相关,高温干旱会使叶片气孔导度和蒸腾速率下降, O_2 和 H_2O_2 产生速度加快,其保护酶活性降低,水稻抗氧化能力显著下降^[42],如果长时间降雨亏缺,水稻生长和产量将受到限制,水稻植株萎蔫,光合能力减弱,结实率和产量降低^[43]。若发生水文干旱,灌溉量会随之减少,使得水稻耗水量降低,株高、分蘖、叶面积呈下降趋势,进一步引起叶片气孔导度降低最终影响光合作用^[44]。稻田得不到降雨和灌溉补给,土壤湿度不断降低,光合作用下降因素转变为非气孔因素,抗氧化系统失衡,最终影响到产量形成。具体而言,水稻生长发育受干旱影响程度的不同,其影响效果亦呈现差异。

3.1 干旱胁迫对水稻生长的影响

分蘖是水稻重要的农艺性状,会影响水稻有效穗数,是水稻产量形成的重要因子,但分蘖越多水稻产量不一定越高,有些小的分蘖在遭受干旱胁迫后,因营养物质供应不足,无法实现抽穗过程。王抄抄等研究发现,分蘖期适度控水(土壤相对含水率为 60% 左右)能减少无效分蘖,有利于成穗率、穗粒数和结实率等产量因素的形成^[45];江学海等的研究表明,有效分蘖期干旱胁迫会显著降低水稻分蘖,进而影响水稻穗数和穗粒的形成,其他时期干旱处理有加快无效分蘖消亡的趋势,但不明显^[46]。然而,有学者研究发现,当分蘖期处于严重干旱胁迫时,分蘖过程会延缓、达到最大分蘖数的时期推迟,最终导致分蘖数不足、有效穗数过低而减产^[47-48]。由此可见,不同程度的干旱处理有利于无效分蘖消亡,但不一定会使成穗率提高,其中有效分蘖期干旱对分蘖数影响较大。

株高作为水稻主要的生长特征之一,和生物量在一定范围内呈线性正相关,是影响水稻产量的重要因素。干旱胁迫对株高影响作用显著,可抑制水稻生长、降低株高,但因水稻所处生育期、干旱持续时间、干旱程度而存在差异^[49]。杨晓龙研究发现,

在分蘖期和拔节孕穗期内遭受干旱胁迫株高显著降低,而在抽穗后遭受干旱胁迫对株高的影响不显著^[40];段素梅等研究发现,干旱处理使水稻株高呈下降趋势,孕穗期遭受干旱胁迫对株高有更加明显的抑制作用^[50];杨桦分析得出,分蘖期不同程度干旱处理和其他生育期重旱处理对水稻株高影响较大,生育期内连续干旱胁迫对水稻株高影响较大^[51]。也有研究表明,适度(轻度)干旱胁迫的株高比正常灌溉还高,说明轻度干旱胁迫对水稻生长发育有一定积极作用^[32]。由此可以看出,不同程度干旱处理对株高的影响不尽相同,其中连旱对株高影响最大。

叶面积是与产量密切相关且比较容易控制的因 素,适当扩大叶面积能显著提高产量,但干旱会导致叶面积变小,影响光合作用和产量。有研究表明,水稻生育期严重干旱会引起水稻叶片卷曲,随着干旱持续时间的延长,卷曲加剧,抑制叶片生长,叶面积下降,主要原因是水分亏缺,抑制叶肉细胞扩展和分裂,导致光合作用下降,物质积累减少^[9];也有学者认为干旱胁迫会抑制水稻细胞的增大,为减少水分散失会关闭气孔,水稻叶片伸长和生长受到抑制,叶片变小、变窄,严重干旱胁迫时会出现卷叶、枯死的现象。另外,干旱胁迫还会导致叶片叶绿素含量降低,群体绿叶面积减小^[47]。综上所述,干旱胁迫会使叶面积降低,导致光合作用过程受限,影响产量形成。

3.2 干旱胁迫对水稻叶片光合作用的影响

光合作用是水稻等农作物生长发育的生理基础,同时也是水稻将光能转化形成干物质及产量的重要途径。许多研究表明,干旱胁迫下由于气孔或非气孔因素对水稻叶片光合作用的抑制使得作物生长受阻、叶绿素含量和净光合速率降低^[52]。在干旱初期或发生轻度干旱胁迫时,光合速率下降,气孔导度和胞间二氧化碳浓度没有明显下降,甚至有略微升高的趋势,叶绿素荧光各项指标均无明显下降,气孔正常,此时光合速率降低的原因很可能是羧化阻力升高、Rubisco 活性降低^[53-54];随着干旱程度加剧,达到中度胁迫时,光合速率继续下降,此时叶面积降低,植株水分亏缺,叶片会自动关闭气孔以减少水分散失,叶片气孔导度和胞间二氧化碳浓度随之降低,此时叶片光合速率降低主要是由于气孔关闭导致胞间二氧化碳浓度下降而引起的,称之为气孔因素^[9,55];当达到重度或严重干旱胁迫时,植

株体内叶肉细胞失活甚至死亡, RuBP 羧化酶活性降低, Rubisco 羧化效率下降, 光合作用代谢过程发生损伤, 叶绿体遭到严重破坏, 最终导致光合作用显著降低。严重干旱使得叶绿体内部生理生化机制受影响, 从而引起光合作用下降, 称之为非气孔因素^[56-57]。

有研究发现, 水稻遭受轻度干旱后, 随着时间推移光合作用下降速率逐渐加快, 而受重度干旱(相对含水量低于 50%)后, 光合作用速率则减弱 30% 左右, 光合速率下降幅度远大于轻度干旱胁迫^[58]。也有试验证实, 短期轻度干旱胁迫下, 胞间二氧化碳浓度并没有明显降低, 仍然能够维持正常光合作用需要, 意味着光合作用的减少并非源于气孔关闭, 可能是 Rubisco 活性降低导致^[59]。还有学者认为重度或严重干旱胁迫会使得光合速率的下降不可逆^[60-61]。综上所述, 水稻叶片光合作用最初主要受到气孔因素的影响, 随着时间的推移干旱胁迫程度增加, 光合下降的因素逐渐转变为非气孔因素, 光合速率亦大幅度降低。此过程中 RuBP 羧化酶作为主要非气孔因素, 其对水稻光合速率起决定作用。

3.3 干旱胁迫对水稻抗氧化系统的影响

适宜的生存条件中, 植物通过一系列生理活动会产生活性氧自由基(ROS), 同时也会激发 ROS 清除系统, 使其处于动态平衡, 以保护植物免受活性氧的伤害^[62]。目前研究比较多的 ROS 包括 $O_2^{\cdot -}$ 、 $\cdot OH$ 、 1O_2 、 H_2O_2 、过氧化物自由基等。在干旱胁迫下, 原本 ROS 产生和清除的动态平衡会被打破, ROS 大量积累并对植物产生危害, 与此同时, 植物体内会激发 ROS 清除系统来抵御干旱胁迫。研究表明, 干旱胁迫下水稻叶片 SOD、CAT 和 POD 活性随着干旱时间延长或程度加剧而升高, 与常规处理相比, 差异均达到显著水平^[63]。然而, 也有研究认为在长时间或严重干旱胁迫下, 酶活性可能会显著降低而非升高, SOD、CAT、POD 活性会随着干旱程度增加达到峰值后迅速下降^[64]; 王贺正等在对水稻结实期受旱处理研究中发现, SOD、CAT 和 POD 这 3 种酶的活性在抽穗后 14 d 内逐渐升高, 但随着时间延长和胁迫程度增加, 3 种酶活性均下降^[65]。在抗氧化酶系统失衡的情况下, 会发生膜脂过氧化反应产生 MDA, 其浓度越高细胞膜被破坏程度越大。MDA 一方面会抑制抗氧化物酶活性, 另一方面与蛋白质和遗传物质核酸相互作用使其变性失活, 进而

影响光合、呼吸等生理过程, 最终影响产量和品质。已有相关试验证明, MDA 的积累速度与干旱时间和程度成正比^[66-68]。上述结果表明, 在轻度干旱或者干旱胁迫初期, 水稻抗氧化酶保护系统能清除活性氧和保护细胞膜系统, 而当达到长时间或者严重干旱胁迫, 保护系统会崩溃, 发生膜脂过氧化反应产生 MDA, 引起细胞代谢紊乱, 阻碍水稻生长。

3.4 干旱胁迫对水稻产量的影响

干旱胁迫对水稻的影响最终会通过产量体现出来, 而水稻产量直接关系到粮食安全。已有诸多学者在各种条件下, 运用多种手段开展了广泛研究。钱娜通过试验发现, 在无降雨条件下, 随着干旱天数增加, 水稻产量下降, 其中分蘖期受影响最小, 受旱每增加 1 d, 产量减少 0.72%^[69]; 抽穗扬花期受影响最大, 受旱每增加 1 d, 产量减少 2.46%, 即在无法获得充足灌溉的前提下, 发生在水稻生长关键期的气象干旱对产量影响较大。钱银飞等通过盆栽试验得出不同生育期干旱处理的产量均低于浅水充分灌溉, 产量下降幅度均随土壤干旱加剧增大, 拔节孕穗期受影响最大, 无效分蘖期受影响最小^[36]; 王成瑗等通过盆栽方式人工控制土壤水分, 得出各阶段干旱胁迫均导致产量下降, 其中减产幅度最大的时期为孕穗中、后期, 其次是分蘖前、中期, 灌浆期到蜡熟期减产幅度最小^[70]; 杨晓龙研究发现, 孕穗期、抽穗扬花期、灌浆乳熟期干旱胁迫相较对照, 水稻减产显著^[40]。但也有研究表明, 在无效分蘖期和乳熟期进行轻度甚至中度干旱胁迫, 对产量影响较小, 且还能提高水分利用效率^[48]。

不同时期干旱胁迫均可能造成产量下降, 但原因各异。在分蘖期, 产量减少归因于有效分蘖和有效穗减少; 拔节孕穗期是水稻生育的关键时期, 遭受干旱会降低水稻叶面积, 减少干物质积累, 导致有效穗数、每穗实粒数降低, 产量下降; 抽穗开花期干旱会影响后期干物质分配和灌浆, 降低结实率和千粒重, 导致产量下降^[9, 46]。尽管干旱胁迫可能使灌浆结实期的结实率略微上升, 但千粒重显著下降, 这是产量流失的主要原因, 使得产量最终降低^[46, 71]。综上所述, 在水稻产量方面, 由于干旱胁迫程度和生育期特点存在差异, 因此减产幅度、原因不太一致。

4 水稻干旱复水补偿效应

4.1 水稻补偿效应的产生

水稻生长需要消耗大量的水分, 干旱缺水不利

于水稻生产。但原始野生稻生活在湿地沼泽中,既适合水生,也适合陆生,这种特性被称为水稻的半水生性^[9]。经历一定程度或一定时期干旱胁迫后复水,作物在生长发育和生理生化等方面产生补偿的正面效应,即被称为“补偿效应”^[72]。许多学者给出了补偿效应的定义,虽然对补偿概念的界定有所不同,但都是以作物对逆境伤害反应为出发点^[73]。对于作物干旱胁迫补偿效应的本质,盛承发提出的“冗余理论”受到大多学者认可,所谓冗余就是植物在长期进化过程中抵抗和适应环境变化以应对自身生长的一种生态对策^[74]。在水稻生长过程中经常会出现株高过高,分蘖效率过低,叶面积指数过高等冗余现象,过量消耗营养资源,成为限制产量的因素。已有试验表明,适度干旱胁迫可以抑制冗余现象出现^[75-76]。最先受到影响的是形态和生长,然后是气孔活动,其次是蒸腾和光合作用,最后才是有机物质向籽粒的运输,即干旱对水稻的影响呈现链式传递特征^[51,77]。综上,在特定发育阶段,有限的干旱胁迫后复水可以在抑制生长的同时不造成产量损失,从而引导光合产物流向生殖器官,提高水稻产量,这也为补偿效应的合理性提供理论依据。

4.2 水稻生长补偿效应

旱后复水条件下,水稻生长指标如株高、分蘖、叶面积等均能产生补偿效应。段素梅等发现,分蘖期短时间干旱可以激发分蘖潜力,及时复水,功能叶面积与对照相比有所增加,水稻生长很快恢复到正常水平,并且株高略有增加^[48,50]。蔡昆争等发现水稻分蘖在其他时期干旱后复水基本可以恢复正常,但分蘖期始终显著低于正常水平,而水稻株高,在分蘖期干旱后复水可以迅速达到正常处理水平,但拔节孕穗期株高始终显著低于正常处理^[78]。郝树荣等研究发现,复水对株高的补偿不仅体现在复水后短期内株高生长速率显著提高,还会促进后期穗节的再增长,使产量补偿成为可能,除连续干旱和拔节期重旱,其他处理穗长均大于对照组;同时还发现分蘖末期干旱后复水其生长到抽穗开花和乳熟期时保持了更大叶面积,说明分蘖末期旱后复水延缓叶片衰老,有利于穗生长和灌浆^[79]。综上,对于不同生长特征,各生育期旱后复水所表现出来的补偿效应不尽相同,其中分蘖期短时间干旱更容易出现正向且显著的补偿效应。

4.3 水稻生理补偿效应

旱后复水会影响水稻植株一系列的生理生化

反应,包括光合作用、抗氧化酶活性等方面。很多学者对于旱后复水的光合作用变化进行了研究,郭慧等研究发现旱后复水对水稻生长具有一定促进作用,叶绿素含量、净光合速率均高于对照,且轻度干旱胁迫补偿效应高于重度干旱胁迫^[80];Bahuguna等通过对水稻抽穗开花前做短期轻度干旱处理,随后经历抽穗开花和灌浆结实期连续重度干旱胁迫处理,预处理过的水稻相比对照组,CO₂ 同化率、气孔导度、光合酶活性和光合效率显著增加^[81]。在抗氧化系统酶活性方面,李树杏等研究发现水稻在幼穗形成期经过干旱胁迫后复水,短期轻度干旱处理 SOD、POD、CAT 活性恢复后超过对照水平且 MDA 浓度下降幅度最大,有利于水稻后期生长,达到补偿效果^[82];陈小荣等的研究表明,干旱处理使抗氧化酶活性显著高于对照组,复水后明显下降,但一段时间内仍然保持高于对照组^[83];胡国霞研究发现,通过提前进行干旱锻炼,预处理可以提高水稻后期的抗旱性^[84]。综上所述,当遭遇干旱胁迫时,经过预处理(适度干旱胁迫)的水稻光合作用和抗氧化酶活性要优于对照组,这表明预处理使水稻获得一定的抗性,使其能够更好地应对干旱胁迫。

4.4 水稻产量补偿效应

水稻植株在干旱后复水,正常的生殖发育也会受到影响,体内原本的水分和养分分配规律会发生改变,同化物的转移从营养器官(根、茎、叶)转向生殖器官(花、种子),降低营养器官生物量的同时提高了产量。有研究表明,当水稻幼穗形成期受到不同时长与程度的干旱胁迫后复水,短期干旱轻度胁迫处理的结实率、有效穗数、实粒数、千粒重与灌浆率都超过对照水平,重度干旱胁迫后复水产量构成因素均下降^[85];张烈君研究发现,分蘖期和拔节孕穗期短期干旱胁迫在产量上均表现出补偿效应,其中分蘖期和拔节孕穗初期短时间重旱能起到“晒田”作用,但长时间轻度或重度干旱胁迫后复水均会导致显著减产^[86];陈小荣等研究发现,水稻生育后期重度干旱胁迫后复水,水稻千粒重、结实率及产量均表现出不同程度的下降趋势,其中,结实率下降显著,并没有出现明显的产量补偿效应^[83]。综上,适度干旱后复水,会促使有机物质向籽粒运输,光合产物流向生殖器官,在产量方面表现出补偿效应,重度干旱后复水,没有出现明显的产量补偿效应,不同生育期旱后复水补偿效应也不尽相同。

5 结论

诱发水稻干旱的主要影响因素有降雨、温度和光照等气象因子,而人类活动建设的水利工程等一定程度上可以缓解水稻干旱;干旱传播在空间尺度视角上经历了气象干旱→水文干旱→农业干旱→水稻干旱这样一个链式传播过程,水稻干旱前如能及时补充灌溉,水稻需水就可以得到有效保障,可以避免水稻旱灾大面积发生。

在干旱演变过程中,气象因素与水稻蒸腾蒸发量之间有密切关系,强太阳辐射使得稻田蒸发蒸腾量加大,也会导致灌溉水源进一步减少;在河流水库等水文系统遭遇干旱时,灌溉量得不到补给,稻田耗水量会降低,进而影响稻田需耗水规律和水分利用效率。水稻生育期内需耗水量均呈现出“低—高一低”的变化趋势;干旱胁迫下稻田蒸腾蒸发量、渗漏量均表现为随着土壤干旱加剧而减少,且受旱程度越严重,水稻需耗水量就越低;随着干旱加重,WUE 呈现出先增大后减小的趋势。

干旱演变过程中,气象干旱会对水稻生长发育产生影响,长时间高温和降雨亏缺导致水稻生长和产量受到限制,水稻植株萎蔫,光合能力减弱,结实率和产量降低;水文干旱会使灌溉量减少,水稻耗水量降低,引起叶片气孔导度降低进而影响光合作用。干旱胁迫程度增加会使株高、分蘖、叶面积均呈下降趋势,光合作用下降由气孔因素转变为非气孔因素;抗氧化系统会抵御干旱胁迫诱导的氧化损伤,但长时间或严重干旱会使保护系统崩溃,并产生 MDA;短期轻度甚至中度干旱胁迫,对产量影响较小,长时间或者严重干旱胁迫使水稻减产显著,不同时期干旱胁迫引起产量下降的原因各异。

补偿效应在植物界中普遍存在,短暂轻度干旱后复水,水稻生长指标如株高、分蘖数和叶面积等出现短暂的快速增长,叶绿素含量、净光合速率、抗氧化系统酶活性等生理特性均高于对照,且提前进行干旱锻炼能使水稻获得一定抗性,从而更好地应对干旱胁迫。相同地,旱后复水使水稻体内原本的水分和养分分配规律发生改变,光合产物流向生殖器官,在产量方面表现出补偿效应。

6 展望

水稻干旱的形成是多种因素复杂作用的结果。考虑多因素(气候变化、流域特征、人类活动等)相

互作用或复合干旱事件对水稻干旱形成的影响,阐明不同影响因素与干旱传播的关联性,构建更加完整的干旱传播链,揭示水稻干旱过程和内在机制,这对于全面掌握水稻干旱演变规律并制定防旱抗旱措施、合理利用水资源提高产量具有十分重要的实践意义。

目前对于水稻干旱后复水的补偿效应研究较少,且研究多集中在旱后复水的生长发育、生理生化指标变化上,对于促使发生补偿效应的内在生理机制鲜有研究,其中水分和养分的吸收利用效率尚不明确,加强此类研究有助于调整灌溉结构。由于水稻干旱后复水的补偿效应受到多种因素影响,不能很好地控制其他变量,对于补偿效应的发生条件还尚未明确。因此有必要通过探究水稻补偿效应的作用原理和调节方法,充分利用其补偿效应,为水稻种植和节水灌溉提供新的思路。

单一的影响因素和干旱传播不能说明干旱演变的全部情况,应利用遥感诊断工具,观察水稻干旱演变过程:从大气降雨亏缺到蒸发损失加强,从流域水位下降到土壤含水量亏损,从稻田缺水到水稻受灾,最后导致产量降低、效益损失。及早发现干旱迹象,发出干旱预警,可避免干旱传播引发的严重后果。在此基础上,结合水稻生长发育特点及水稻种植区空间分布,利用水量平衡方程将降水量、灌溉量、田间土壤含水量、水稻需水量等参数组合,建立干旱动态监测与评估模型。另通过推进农田水利设施建设,优化管理体系,合理调度农业灌溉用水,以提升抵御干旱的能力,确保农业生产和粮食安全。

参考文献:

- [1] 张 强,姚玉璧,李耀辉,等. 中国干旱事件成因和变化规律的研究进展与展望[J]. 气象学报,2020,78(3):500-521.
- [2] 常媛媛,刘俊娜,马 静,等. 干旱半干旱区耕地非粮化空间格局及驱动因素[J]. 农业资源与环境学报,2023,40(2):333-344.
- [3] 张 强. 科学解读“2022 年长江流域重大干旱”[J]. 干旱气象,2022,40(4):545-548.
- [4] 姜田亮. 西北地区生态干旱时空演变特征及其对气象干旱和地下水干旱的响应[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2022:1-2.
- [5] 毛文静,牛 俊. 渭河流域气象干旱向农业干旱的传播研究[J]. 中国农业大学学报,2023,28(8):233-244.
- [6] 朱 旺,张徐彬,耿孝宇,等. 盐害和干旱影响水稻根系形态生理和产量形成及其机制研究进展[J]. 中国稻米,2023,29(3):34-40,45.
- [7] 饶玉春,戴志俊,朱怡彤,等. 水稻抗干旱胁迫的研究进展[J].

- 浙江师范大学学报(自然科学版),2020,43(4):417-429.
- [8]刘展鹏,褚琳琳.作物干旱胁迫补偿效应研究进展[J].排灌机械工程学报,2016,34(9):804-808.
- [9]易子豪,朱德峰,王亚梁,等.水稻生长对干旱的响应及其补偿效应研究进展[J].中国稻米,2020,26(4):1-6,9.
- [10]陈自瑞.南方红壤区季节性干旱时空特征及其对作物生产的影响:以江西省为例[D].武汉:华中农业大学,2020:1-4.
- [11]中国气象局.小麦干旱灾害等级:QX/T 81—2007[S].北京:中国标准出版社,2007.
- [12]顾磊.气候变化对干旱的影响及风险传播[D].武汉:武汉大学,2020:2-4.
- [13]韩知明.中国多类型干旱时空演变特征及其传播过程研究[D].西安:西安理工大学,2022:1-4.
- [14]彭少明,王煜,蔺桂芹.黄河流域主要灌区灌溉需水与干旱的关系研究[J].人民黄河,2017,39(11):5-10.
- [15]王莺,张强,王劲松,等.21世纪以来干旱研究的若干新进展与展望[J].干旱气象,2022,40(4):549-566.
- [16]王雷.河南省农业干旱时空演变特征及驱动机制分析[D].郑州:华北水利水电大学,2016:45-48.
- [17]Apurv T, Sivapalan M, Cai X M. Understanding the role of climate characteristics in drought propagation [J]. Water Resources Research, 2017, 53(11): 9304-9329.
- [18]张翔,黄舒哲,管宇航.干旱传播的研究进展、挑战与展望[J].地球科学进展,2023,38(6):563-579.
- [19]Ma F, Luo L F, Ye A Z, et al. Drought characteristics and propagation in the semiarid Heihe River Basin in northwestern China [J]. Journal of Hydrometeorology, 2019, 20(1): 59-77.
- [20]冯凯,李彦彬,许桂平,等.西北地区农业干旱对气象干旱的时空多角度响应[J].水资源保护,2023,39(2):59-69.
- [21]智协飞,田云涛,陈昌春,等.干旱传播研究进展与展望Ⅱ:影响因素与干旱传播研究展望[J].南水北调与水利科技(中英文),2023,21(4):654-668.
- [22]袁星,马凤,李华,等.全球变化背景下多尺度干旱过程及预测研究进展[J].大气科学学报,2020,43(1):225-237.
- [23]蔺桂芹,裴源生,翟家齐.农业干旱形成机制分析[J].灌溉排水学报,2012,31(6):84-88.
- [24]Rizwanullah M, Mao J B, Jia T T, et al. Are climate change and technology posing a challenge to food security in South Korea? [J]. South African Journal of Botany, 2023, 157: 167-173.
- [25]Gupta A, Rico-Medina A, Caño-Delgado A I. The physiology of plant responses to drought [J]. Science, 2020, 368(6488): 266-269.
- [26]赵鸿,蔡迪花,王鹤龄,等.干旱灾害对粮食安全的影响及其应对技术研究进展与展望[J].干旱气象,2023,41(2):187-206.
- [27]刘笑吟,王冠依,杨士红,等.不同时间尺度节水灌溉水稻腾发量特征与影响因素分析[J].农业机械学报,2016,47(8):91-100,170.
- [28]陈凯文,俞双恩,李倩倩,等.不同水文年型下水稻节水灌溉技术方案模拟与评价[J].农业机械学报,2019,50(12):268-277.
- [29]汝晨.黑土区水稻耗水过程与产量形成的响应机制[D].哈尔滨:东北农业大学,2019:1-4.
- [30]汤广民.水稻旱作的需水规律与土壤水分调控[J].中国农村水利水电,2001(9):18-20,23.
- [31]李荣超,彭世彰,王永乐,等.覆膜旱作水稻需水规律试验研究[J].灌溉排水,2000,19(3):24-28.
- [32]于靖.寒区水稻需水规律及水分胁迫影响研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2013:56-58.
- [33]何园球,沈其荣,王兴祥,等.不同水分和施磷量对旱作水稻耗水量和水分利用率的影响[J].土壤学报,2003,40(6):901-907.
- [34]路兴花,吴良欢,庞林江.不同土壤水分含量对水稻水分利用特征的影响[J].中国水稻科学,2009,23(2):186-190.
- [35]彭世彰,朱成立.作物节水灌溉需水规律研究[J].节水灌溉,2003(2):5-8,46.
- [36]钱银飞,关贤交,邵彩虹,等.不同生育期干旱胁迫对双季稻产量及水分利用效率的影响[J].江西农业学报,2016,28(6):6-9,14.
- [37]程建平.水稻节水栽培生理生态基础及节水灌溉技术研究[D].武汉:华中农业大学,2007:121-124.
- [38]胡中民,于贵瑞,王秋凤,等.生态系统水分利用效率研究进展[J].生态学报,2009,29(3):1498-1507.
- [39]沙依然·外力,李晨,葛道阔,等.干旱胁迫下水稻光合特性、冠层-空气温差及水分利用效率的变化[J].江苏农业科学,2016,44(1):86-89.
- [40]杨晓龙.不同生育期干旱胁迫对水稻产量品质影响的生理机制研究[D].武汉:华中农业大学,2019:96-100.
- [41]何海兵,武立权,杨茹,等.干旱区控制灌溉下水稻光合特性与蒸腾效率研究[J].农业机械学报,2016,47(9):186-193.
- [42]林国强.高温胁迫下水稻幼穗及颖果发育的研究[D].扬州:扬州大学,2020:1-2.
- [43]李建.高温热害下不同灌排方式对稻田能量平衡及水稻产量的影响[D].南京:南京信息工程大学,2020:1-4.
- [44]王露霞,索常凯,褚璇,等.早稻和晚稻生长发育及产量对灌溉水量的响应[J].新疆农业科学,2022,59(12):2979-2987.
- [45]王抄抄,孔雷蕾,李妹娟,等.分蘖期控水处理对超级稻产量和生理特性的影响[J].华北农学报,2015,30(5):146-152.
- [46]江学海,李刚华,王绍华,等.不同生育阶段干旱胁迫对杂交稻产量的影响[J].南京农业大学学报,2015,38(2):173-181.
- [47]杨晓龙,汪本福,李阳,等.干旱胁迫对水稻农艺特性和产量的影响综述[J].湖北农业科学,2020,59(增刊1):39-43.
- [48]段素梅,杨安中,黄义德.分蘖期干旱处理时间对水稻产量和生理指标的影响[J].中国稻米,2017,23(1):36-42.
- [49]Pandey V, Shukla A. Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress [J]. Rice Science, 2015, 22(4): 147-161.
- [50]段素梅,杨安中,黄义德,等.干旱胁迫对水稻生长、生理特性和产量的影响[J].核农学报,2014,28(6):1124-1132.
- [51]杨桦.寒地黑土稻作水分亏缺及复水补偿效应试验研究[D].哈尔滨:东北农业大学,2019:31-32.
- [52]Zhang Y J, Xie Z K, Wang Y J, et al. Effect of water stress on leaf photosynthesis, chlorophyll content, and growth of oriental lily [J].

- Russian Journal of Plant Physiology, 2011, 58(5): 844–850.
- [53] 孙骏威, 杨 勇, 蒋德安. 水分亏缺下水稻的光化学和抗氧化应答[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2004, 30(3): 278–284.
- [54] 姜振升, 孙晓琦, 艾希珍, 等. 低温弱光对黄瓜幼苗 Rubisco 与 Rubisco 活化酶的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(8): 2045–2050.
- [55] 戴高兴, 邓国富, 周 萌. 干旱胁迫对水稻生理生化的影响[J]. 广西农业科学, 2006, 37(1): 4–6.
- [56] Yang X L, Wang B F, Chen L, et al. The different influences of drought stress at the flowering stage on rice physiological traits, grain yield, and quality[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 3742.
- [57] Ji K X, Wang Y Y, Sun W N, et al. Drought – responsive mechanisms in rice genotypes with contrasting drought tolerance during reproductive stage[J]. Journal of Plant Physiology, 2012, 169(4): 336–344.
- [58] 王泽杰, 陈永军, 谢崇华, 等. 不同生育期水分胁迫对杂交水稻光合及产量性状的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(6): 138–142, 158.
- [59] 江元元. 节水抗旱稻早优 113 的产量与生理特性研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016: 10–11.
- [60] 郭文霞, 赵志江, 郑 娇, 等. 土壤水分和氮素的交互作用对油松幼苗光合和生长的影响[J]. 林业科学, 2017, 53(4): 37–48.
- [61] 高冠龙, 冯 起, 张小由, 等. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述[J]. 干旱区研究, 2018, 35(4): 929–937.
- [62] 汪本福, 王晴芳, 李 阳, 等. 干旱胁迫对水稻叶片生理生化特性的影响综述[J]. 湖北农业科学, 2019, 58(23): 5–9, 30.
- [63] 赵宏伟, 王新鹏, 于美芳, 等. 分蘖期干旱胁迫及复水对水稻抗氧化系统及脯氨酸影响[J]. 东北农业大学学报, 2016, 47(2): 1–7.
- [64] 肖 新, 邓艳萍, 李英峰, 等. 水分胁迫对水稻生理特性和产量的影响[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(8): 3395–3398.
- [65] 王贺正, 马 均, 李旭毅, 等. 水分胁迫对水稻结实期活性氧产生和保护系统的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(7): 1379–1387.
- [66] 陈 亮. 干旱胁迫对水稻叶片光合作用和产量及稻米品质的影响研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2015: 2–5.
- [67] 陈永军, 王泽杰, 谢崇华, 等. 水稻苗期不同水分胁迫下抗氧化指标的变化[J]. 西南农业学报, 2009, 22(2): 286–289.
- [68] 王贺正, 马 均, 李旭毅, 等. 水稻开花期一些生理生化特性与品种抗旱性的关系[J]. 中国农业科学, 2007, 40(2): 399–404.
- [69] 钱 娜. 不同生育期受旱天数对直播水稻生产的影响[J]. 现代农业科技, 2022(24): 16–19.
- [70] 王成瑗, 王伯伦, 张文香, 等. 不同生育时期干旱胁迫对水稻产量与碾米品质的影响[J]. 中国水稻科学, 2007, 21(6): 643–649.
- [71] Zhang W Y, Chen Y J, Wang Z Q, et al. Polyamines and ethylene in rice young panicles in response to soil drought during panicle differentiation[J]. Plant Growth Regulation, 2017, 82(3): 491–503.
- [72] 唐 建, 冯 娟, 刘云飞. 作物干旱复水补偿效应研究[J]. 湖北农业科学, 2021, 60(1): 10–13, 16.
- [73] 胡田田, 康绍忠. 植物抗旱性中的补偿效应及其在农业节水中的应用[J]. 生态学报, 2005, 25(4): 885–891.
- [74] 盛承发. 生长的冗余: 作物对于虫害超越补偿作用的一种解释[J]. 应用生态学报, 1990, 1(1): 26–30.
- [75] 韩明春, 吴建军, 王 芬. 冗余理论及其在农业生态系统管理中的应用[J]. 应用生态学报, 2005, 16(2): 375–378.
- [76] 王健水, 李朴芳, 程正国, 等. 旱地小麦理想株型与生长冗余[J]. 生态学报, 2015, 35(8): 2428–2437.
- [77] 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.
- [78] 蔡昆争, 吴学祝, 骆世明. 不同生育时期土壤干旱后复水对水稻生长发育的补偿效应[J]. 灌溉排水学报, 2008, 27(5): 34–36.
- [79] 郝树荣, 郭相平, 张展羽. 水分胁迫及复水对水稻冠层结构的补偿效应[J]. 农业机械学报, 2010, 41(3): 52–55, 61.
- [80] 郭 慧, 马 均, 李树杏, 等. 孕穗期水分胁迫对水稻部分生理特性与产量补偿效应的研究[J]. 南方农业学报, 2013, 44(9): 1448–1454.
- [81] Bahuguna R N, Tamilselvan A, Muthurajan R, et al. Mild preflowering drought priming improves stress defences, assimilation and sink strength in rice under severe terminal drought[J]. Functional Plant Biology, 2018, 45(8): 827–839.
- [82] 李树杏, 郭 慧, 李 敏, 等. 水稻对幼穗形成期水分胁迫后复水的响应[J]. 华北农学报, 2014, 29(增刊1): 206–212.
- [83] 陈小荣, 刘灵燕, 严崇虎, 等. 抽穗期干旱复水对不同产量早稻品种结实及一些生理指标的影响[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(1): 77–83.
- [84] 胡国霞. PEG 预处理对水分胁迫下水稻抗氧化系统的影响[D]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2011: 32–34.
- [85] 李树杏. 水稻幼穗形成期和孕穗期水分胁迫复水后的补偿效应研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2009: 34–37.
- [86] 张烈君. 水稻水分胁迫补偿效应研究[D]. 南京: 河海大学, 2006: 44.