植物抗旱生理研究与发展半旱地农业

山 仑

(中国科学院水利部水土保持研究所, 西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100)

摘 要: 论述了植物抗旱性与节水生理研究趋向, 介绍了发展半旱地农业的背景、意义与目标。根据近期植物水分关系方面的研究与实践结果, 讨论了半旱地农业的生理生态基础及发展前景。

关键词: 植物抗旱性; 节水生理; 半旱地农业; 整体抗旱性; 水分利用效率; 补偿效应; 多变低水环境

中图分类号: Q945.78; S-0 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2007)01-0001-05

1 植物抗旱节水生理研究趋向

在植物生理学发展史上, 植物水分与抗旱性当属最早开展的研究领域之一, 一直备受关注。特别是近年来由于世界范围的干旱缺水日趋严重, 加之分子生物学思想和方法的不断渗入, 致使该领域的研究工作进入一个充满活力的新时期, 但从旱区农业发展和改善环境的需求看, 植物水分与抗旱生理研究的实际进展并不令人感到特别振奋, 总体看, 已发挥的作用低于应发挥的作用。为此, 需要对该研究领域的发展趋向作进一步的探讨。

1.1 分子水平研究与整体性研究的关系

从分子水平上阐明植物抗旱性的物质基础及其生理功能, 从而通过基因工程方法进行抗旱基因重组, 以创造抗旱新类型是植物抗旱性研究的一个前沿领域。据报道, 已有上百个与植物耐旱性有关的基因被克隆^[1], 并获得了不少与不同机制相联系的耐旱转基因植株, 但目前尚未被大田生产应用^[2,3]。这主要是由于植物抗旱性是一个十分复杂的性状, 不同于其它某些抗性, 不但是受多个基因控制的, 而且是通过多个途径实现的。特别是耐旱性与丰产性之间往往存在矛盾, 常规育种条件下, 在现有重要的粮食和经济作物中耐旱性很少成为适应干旱的决定因子, 而目前植物抗旱基因的克隆又多限于耐旱性的范畴^[4~6], 实际效果如何尚有待进一步证实。为此必须同时从整体抗旱性上去考虑, 即重视“多吸水、少失水、耐脱水”的综合性状。就耐旱性本身而言, 也是通过不同机制、不同途径去实现的, 如包括增强细胞渗透调节能力, 增强膜质抗氧化能力, 增强蛋白质抗脱水、抗干化能力等。另外, 这些不同耐旱

机制还包括了多个具体途径, 如多种渗透调节物质, 多种清除自由基酶类(也含非酶类), 多种抗脱水蛋白等, 它们的功能还不完全清晰, 而分别能在多大程度上提高耐旱力也是一个未知数。鉴于这种情况, 一方面应进一步深入研究耐旱性的分子与生理机理, 以明确起关键作用的主效基因, 另一方面应重视开展一定目标的抗旱基因组、蛋白组及代谢组研究, 技术和机理研究并进, 用整体性思路推动植物耐旱分子机理及基因工程的研究, 力求近期内有所突破。

强调加强整体抗旱性研究也是为了解决植物抗旱节水生理研究如何为旱区或缺水区农业作出更多直接贡献的问题。目前植物抗旱性的微观分子机理的研究尚未与产量形成过程有机联系起来, 而试图利用单一基因提高植物抗旱性也被证明效果有限^[7,8]。这里所说的整体抗旱性, 主要指植物在其不同生育阶段, 各个器官的生理代谢过程对变动着的水环境所作出的协同反应及其之间的量化关系。将提高植物水分吸收能力, 降低失水能力, 增强抗脱水能力, 以及与改善水分利用效率结合起来, 显然是一个十分复杂的系统研究过程。但可以先从若干具体问题入手开展研究, 如植物对干旱的阶段性反应, 不同植物种在抗旱机理和适应途径上的差异, 以及干旱逆境下的根冠关系、库源关系、营养体与生殖器官关系等。

1.2 抗旱性与水分利用效率(WUE)的关系

关于植物抗旱性与 WUE 的关系, 历史上曾有争议, 现在一般认为, 两者相互联系, 但非同一性状。J. Passioura 则提出^[9], 在农业生产中, 抗旱性(Drought resistance)和耐旱性(Drought tolerance)概念类同于水分生产力(Water productivity)概念, 并

收稿日期: 2005-04-20

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-444)

作者简介: 山仑, 1933 年生于山东龙口人, 工程院院士, 研究员, 主要从事植物抗旱生理和旱地农业研究。

认为,“耐旱性”向“水分生产力”转变是一个进步,因后者能够量化。其实,不仅是量化问题,同时直接表述了产出与耗水之间的关系,向田间应用靠近了一步。近年来,国内外研究者也强调加强 WUE 研究的重要意义,有的则提出发展高水效农业的主张^[10]。WUE 可在单叶、植株、群体层次上分别表述。2004 年出版的“Water Use Efficiency in Plant Biology”^[11]一书持有更全面的观点,该书序言中强调,这是一本在分子、细胞、整体和群体水平上阐述 WUE 生物学的专著,其中有些章节还涉及到流域及生态系统。可以看出,WUE 在不同层次上的表达有其共性〔干物质量(同化量)/耗水量(蒸腾量)],可以量化,但涉及范围广泛,与 WUE 有关的性状也十分复杂,有直接的,也有间接的,WUE 与抗旱性有时呈现正相关,有时则是负相关;WUE 与产量多为正相关,但也出现负相关,未来的任务则是实现三者的有效结合。一般认为,提高 WUE 存在两个研究方向:一是在不降低产量的情况下大幅度减少蒸腾量,二是在不相应增加蒸腾量的情况下显著增加产量。显然,实现后一个方向在实践中更为可行。当前在应用方面已将提高 WUE 的概念扩展为“生物节水”,生物节水是一个有明确应用目标的科学命题,系指利用和开发生物体自身的生理和基因潜力^[12],在同等水量供应条件下能够获得更多的农业产出,或在减少水量供应条件下获得等量的农业产出。为实现这一节水增产目标技术形式,既包含直接技术(如通过调节气孔控制蒸腾),也包含间接技术(如促进幼苗早发增加蒸腾与蒸发比例,促进物质运转提高经济系数)。在国家中长期科技规划中,已将“生物节水”列为农业综合节水技术中的一项重要内容^[13]。

1.3 学科交叉——成功应用的关键

植物抗旱节水生理研究结果要在实践中得到成功应用,能否与有关学科实行有效结合是一个关键问题。如为实行精量灌溉就必须掌握详细的作物需水规律和对不同程度水分亏缺反应的详细资料,同时要运用先进的信息技术,并通过有效的灌水方法加以实施。为建立节水型的农业结构则需要农学家、植物生理生态学家和农业经济学家的共同努力。同样,要培育出生产中能得到广泛应用的作物耐旱节水新品种则需要耐旱及高 WUE 转基因技术与常规育种技术的密切结合,等等。过去,植物水分与抗旱生理研究积累的大量资料未得到有效应用或应用后未取得预期效果,重要原因之一就是缺少现代数学方法的运用和相关工程技术的有力支撑,这三者

的密切结合将给植物抗旱节水生理研究展现出另一条新路。

2 发展半旱地农业节约灌溉用水

2.1 关于我国节水农业的发展速度

为了应对我国北方地区日趋严重的缺水形势,建立节水型社会,发展节水农业是一种必然选择。我国推行节水农业取得了较大进展,但已采取的措施对缓解我国北方水资源紧缺状况的总体效果还不够显著,当前面临的一个主要问题是如何加快速度^[14]。我们通过借鉴北方先进节水县市成功经验,总结已有科研成果,听取有关专家意见,并参考国外农业用水状况后认为,在保持农业生产以正常速度增长的同时,利用 15 年时间,即到 2020 年前后,形成节约 1 000 亿 m^3 灌溉用水能力是必要的,也是有可能做到的。这一估算结果较现有规划高出 1/4~1/3,约相当于当前农业用水量的四分之一,如能实现不仅可明显缓解工业和城市用水紧缺的局面,支持生态用水,其中一部分还可以继续高效率地用于农业,但仅靠现行的节水灌溉技术和投入力度,近期内实现这一目标还是有困难的,为此必须采取新的举措^[14~16]。

2.2 关于灌溉农业和旱地农业的关系

发展节水农业的一个主要目标是大量节约灌溉用水。灌溉农业和旱地农业是互通的,同属节水农业的范畴。首先,两者都是以提高水的利用率和利用效率,即提高单位水量的生产效益为追求目标;其次,两者都强调要充分利用当地降水,降水是旱地农业的惟一水源,而灌溉农业也应有效利用降水作为基础;最后,一个地区旱地农业增产了,可以减少对灌溉的依赖,从而减少灌溉用水。

我国灌溉农田面积约占到耕地面积的 45%,高于 16%的世界平均值。根据我国水资源状况,今后北方地区大量扩大常规灌溉面积已不可能,在这种情况下,加强半干旱和半湿润地区的旱地农业建设就显得十分重要。我国北方旱地农业基本上可划分为两种类型,一种是半干旱类型,年均降水量为 400~500 mm,以黄土高原为代表;另一种属半湿润类型,年均降水量为 600~700 mm,以黄淮海平原为代表。旱地农业并非注定低产,半干旱地区的旱地农业属从低产向中产发展的类型,经过努力近期有望将平均产量提高到 200 $\text{kg}/667\text{m}^2$ 以上,区域目标为实现粮食稳定自给;半湿润地区的旱地农业属于从中产向高产发展的类型,近期内争取达到 350~400 $\text{kg}/667\text{m}^2$ 是可能的,区域目标是建成粮食生产

基地。特别是半湿润地区,应提倡实行“水地旱地并重,以丰年补欠年”的农业用水方针^[17]。在这一地区,约有 1/3 年份降水对农业生产基本是适宜的,1/3 年份降水不足造成一定减产,1/3 年份干旱导致严重减产^[16]。实践和研究表明,在其它条件大体一致的情况,典型半湿润地区,现阶段旱作产量约相当于灌溉农田的 70%~80%,随着科技的全面进步,水旱地产量差距可能趋于减小。2005 年,山东省灌溉小麦高产记录为 735 kg/667m²,旱作小麦高产记录为 605 kg/667m²,两者相差 21%,但全省小麦平均产量仅约为 350 kg/667m²,说明旱地农业存在较大增产潜力,水地与旱作技术都有待深入挖掘。

2.3 发展半旱地农业的必要性

长期以来,农业用水不外采取两种做法,要不就是旱作农业,要不就是灌溉农业。“水旱互通”给我们的启示是:把水地与旱地看作是一个连续系统,在两者之间可以有更多的选择,这就为发展节水农业扩展了更大空间,据此,至少可将我国节水农业划分为三种类型:节水灌溉农业,半旱作(类似某种有限灌溉)农业和旱作农业。今后,随着科学技术的不断进步和水资源的日趋紧缺,半旱地农业将成为缺水地区发展节水农业的主要选择之一,现在起就应当加强这方面的研究与实践,如能取得成功,将成为 2020 年时节约 1 000 亿 m³ 灌溉水的一项新举措,具有战略上的意义。

关于半旱地农业的含义与目标,可初步概括为:在缺水灌区保持现有灌溉农田高产的同时,做到大量减少灌溉用水;在旱作地区通过雨水集流等措施对部分农田实施补充供水,以达到显著增产。灌溉或补充供水的数量可因地制宜,前者的低限可考虑在 100 m³/667m² 左右,后者的低限可考虑在 40 m³/667m² 左右。从有效节约灌溉用水出发,显然应以前者为主。

3 半旱地农业的生理生态基础及发展前景

水分亏缺在植物生育期间是不可避免的,问题在于在田间要获得一定高产,允许作物缺水到什么程度。在水分条件与作物产量的关系上,长期以来存在着两种观点:一些研究者主张,任何时期,任何程度的水分不足都将造成减产,为了获得高产,整个生育时期都必须保持充足供水,这就构成了目前在实践中仍占主导地位的充分灌溉的理论依据;另一种观点则认为,充足供水与适度控水交替对节水与增产更为有利。自 20 世纪 70 年代以来后一种认识

已不断为专门研究和生产实践所证实^[18~40]。其主要生理生态依据可归结为以下几点:

1) 作物不同生理过程对水分亏缺有不同的反应。水分亏缺对与产量形成密切相关的各个生理过程影响的先后顺序为:细胞扩张(生长)一气孔运动一蒸腾作用(水分散失)一光合作用(CO₂ 同化累积)一物质运输(产物分配),其中生长对干旱反应最为敏感,物质运输最为迟钝,这一结果为主动调节水分供应提供了可能。

2) 作物不同生育阶段对水分亏缺的敏感性不同。对于多数禾谷类作物而言,花粉母细胞形成到开花授粉期对缺水最为敏感,其它时期、特别是生育前期和后期适当控水反而有利,但非敏感期形成机制与条件,以及需水临界期和供水临界期关系等问题尚需作深入研究。

3) 不同作物和品种的抗旱性和 WUE 存在显著差异。研究证明种间 WUE 的差异可达 2~6 倍,品种间 WUE 的差异也很显著。近年研究还表明,在小麦进化过程中 WUE 有递增趋势,培育高 WUE 品种符合进化规律,是可能实现的。

4) 同一作物不同栽培条件下 WUE 差异十分明显。作物 WUE 高值往往是在中等供水条件下,而不是在充分供水条件下获得的,说明限量供水的可行性。但最大产量和最高 WUE 对耗水量反应存在不吻合现象,值得进一步深入研究。

5) 气候变化对植物 WUE 的影响值得重视。许多情况下,在变水环境中生长的作物较在恒水条件下生长的作物对干旱的来临具有更强的适应能力。试验表明,在田间灌水量仅为标准恒量供水一半——干湿交替条件下,一些作物的产量与充足供水处理比较无明显差异,显示了较大的节水潜力。

从已有研究结果可以看出,通常意义上的干旱缺水并不是必定降低产量,许多作物在一定生育阶段或某种栽培条件下经受适度水分亏缺可能对节水和增产都有利,这为推行农业节水提供了生物学依据。其机理可初步解释为:干旱缺水对作物的影响有一个从“适应”到“伤害”的过程,不超过适应范围的缺水,往往在复水后可以产生生理、生长和产量形成上的补偿效应,在节约大量用水的同时,最终产量基本不受影响。为进一步阐明补偿效应的生理与分子机制还需要做许多深入系统的研究,特别需要加强植物对干旱缺水适应机制的整体性研究,以寻求特定条件下起关键作用的耐旱机制;同时应更多在多变低水条件下开展有关试验,以使机理研究与旱区实际生长环境相衔接。

4 问题与建议

以上论述仅具有一般意义,而所说的半旱地农业建设作为农业用水制度上的一大变革,具有很强的综合性,并带有风险性。首先,它的区域针对性很强,主要指在半湿润地区(也含半干旱地区)实行,因半湿润旱作条件下可以达到高产,但很不稳定,如果给以适量补充灌水则有可能达到预期产量目标;其次,必须具备适宜的栽培条件(如深厚的土层等)和综合运用旱作栽培技术,做到在充分利用当地自然降水的前提下实行补充供水。(至于旱作农田的少量水补充灌溉从理论上和实践上都已证明效果是好的,今后主要解决如何在大面积上应用的问题)。

上面论述的建设半旱地农业生理生态基础提供了实行农业用水制度变革的初步依据及可能性。建议近期内就这一问题做好以下两方面的工作:

1) 深化生物节水研究,从系统阐明植物节水机制、挖掘节水遗传和生理潜势入手,通过群体适应、生理调控和遗传改良等方法,为建立适应阶段性干旱的种植业结构——半旱地农业技术体系提供科学依据和新的技术途径。

2) 植物抗旱生理与信息技术和工程技术紧密结合,深入开展应用少量灌溉水的基础与应用研究,为缺水地区建立实用供水模型、实施精确控制灌溉提供基础资料与可行方法。上面已经强调,实行学科交叉是使基础性研究更好走向应用的一个关键性步骤,对于植物水分与抗旱生理而言更是如此。

参考文献:

[1] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding Plant responses to drought from genes to the whole plant [J]. *Functional Plant Biology*, 2003, 30: 239—264.

[2] Zhu J K. Salt and drought stress signal transduction in plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53: 247—273.

[3] Masle J, Gilmore S R, Farquhar G D. The ERECTA gene regulates plant transpiration efficiency in Arabidopsis [J]. *Nature*, 2005, 436: 866—870.

[4] Blum A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation [J]. *Plant Growth Regulation*, 1996, 20: 135—148.

[5] Shan Lun. Developmental tendency of dry land farming technologies [J]. *Agricultural Sciences in China*, 2002, 1(8): 934—944.

[6] 曾华宗, 罗利军. 植物抗旱、耐盐基因概述 [J]. *植物遗传资源学报*, 2003, 4(3): 270—273.

[7] Bartels D, Nelson D E. Approaches to improve stress tolerance using genetics [J]. *Plant Cell Environ*, 1994, 17: 659—667.

[8] 娄成后, 王学臣. 作物产量形成的生理学基础 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 87, 94, 155, 162, 290—300.

[9] Passioura J. Increasing crop productivity when water is scarce—

from breeding to field management [R]. *Australian 4th International Crop Science Congress*. Brisbane, 2004.

[10] 张正斌, 徐萍, 董宝娣, 等. 水分利用效率——未来农业研究的关键问题 [J]. *世界科技研究与发展*, 2005, 27: 52—61.

[11] Bacon M. *Water use efficiency in plant biology* [M]. Oxford: Blackwell Publishing, 2004.

[12] 石元春. 开拓中的蹊径: 生物性节水 [J]. *科技导报*, 1999, 10: 3—5.

[13] 国家中长期科学和技术发展规划纲要(2006—2020年) [N]. *科学时报*, 2006. 2—10.

[14] 山仓. 加速发展我国节水农业 [J]. *求是*, 2005, 22: 42—43.

[15] 石玉林, 卢良恕. *中国农业需水与节水高效农业* [M]. 北京: 中国水利水电出版社, 2001.

[16] 张启舜. 从国际水问题看我国节水灌溉革命 [J]. *科技导报*, 2000, 8: 51—54.

[17] 山仓, 张岁岐. 能否实现大量节约灌溉用水 [J]. *自然杂志*, 2005, 28(2): 71—74.

[18] 山仓, 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.

[19] 山仓, 邓西平, 苏珮, 等. 挖掘作物抗旱节水潜力——作物对多变低水环境的适应与调节 [J]. *中国农业科技导报*, 2000, 2(2): 66—70.

[20] 山仓, 苏珮, 郭礼坤, 等. 不同类型作物对干湿交替环境的反应 [J]. *西北植物学报*, 2000, 20(2): 164—170.

[21] 郭贤仕, 山仓. 前期干旱锻炼对谷子水分利用效率的影响 [J]. *作物学报*, 1994, 20(3): 352—356.

[22] 邓西平, 山仓. 旱地春小麦有限灌水高效利用研究 [J]. *干旱地区农业研究*, 1995, 13(3): 43—46.

[23] 苏珮, 山仓. 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.

[24] 康绍忠, 蔡焕杰. *作物根系分区交替灌溉和调亏灌溉的理论与实践* [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.

[25] 李凤民, 王静. 半干旱黄土高原集水高效农业的发展 [J]. *生态学报*, 19(2): 152—157.

[26] 吕金印, 山仓, 高俊凤. 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.

[27] 梁宗锁, 康绍忠, 邵明安, 等. 土壤干湿交替对玉米耗水特性及水分利用的影响 [J]. *土壤学报*, 2001, 38(3): 390—394.

[28] 陈晓远, 罗元培. 土壤水分变动对冬小麦生长动态的影响 [J]. *中国农业科学*, 2001, 34(4): 403—409.

[29] 张正斌, 山仓. 小麦旗叶水分利用效率比较研究 [J]. *科学通报*, 1997, 42(17): 1876—1881.

[30] 张岁岐, 山仓, 邓西平. 小麦进化中水分利用效率的变化与根系生长关系 [J]. *科学通报*, 2002, 47(17): 1327—1331.

[31] 黄占斌, 山仓. 春小麦水分日变化及其生理生态基础研究 [J]. *应用生态学报*, 1997, 3: 263—269.

[32] Wardlaw I F. The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth [J]. *Aus. J. Biol. Sci*, 1969, 22: 1—16.

[33] Boyer J S. Leaf enlargement and metabolic rate in corn, soybean, and sunflower at various leaf potentials [J]. *Plant physiol*, 1970, 46: 233—235.

[34] Hsiao T C. Plant responses to water stress [J]. *Ann Rew Plant*

- Physiol. 1973, 24, 519—570.
- [35] Turner N C. The benefits of limited water deficits[R]. New Delhi; Proceedings of the International Congress of Plant Physiology, 1988.
- [36] Turner N C. Further progress in crop water relations[J]. Advances in Agronomy, 1990, 58, 293—338.
- [37] Passioura J B. Drought and drought tolerance[J]. Plant Growth Regulation, 1996, 20, 79—83.
- [38] Condon A G, Richards R A, Rebetzke G J, et al. Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield[J]. Crop Science, 2002, 42, 122—131.
- [39] Chaves M M, Oliveira M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water saving agriculture[J]. J. of Experimental Botany, 2004, 55(407), 2365—2384.
- [40] Loves B R, Stoll M, Davies W J. Physiological approaches to enhance water use efficiency in agriculture; exploiting plant signaling in novel irrigation practice[A]. Bacon Mark A. Water Use Efficiency in Plant Biology [C]. Blackwell Publishing, 2004. 113—139.

Plant drought resistance and semi-dryland farming

SHAN Lun

(*Institute of Soil and Water Conservation, CAS, Northwest Sci-Tech
university of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China*)

Abstract: This review summarized the researches of the plant drought resistance and the water-saving physiology. The background and concept of the semi-dryland farming, as well as its objective have been proposed. Based on the recent results of researches and applications on plant-water relationship, the physio-ecological basis and the prospect of the semi-dryland farming have been discussed.

Keywords: plant drought resistance; water-saving physiology; semi-dryland farming; drought resistance in whole plant; water use efficiency; compensatory effect; variable and low water condition