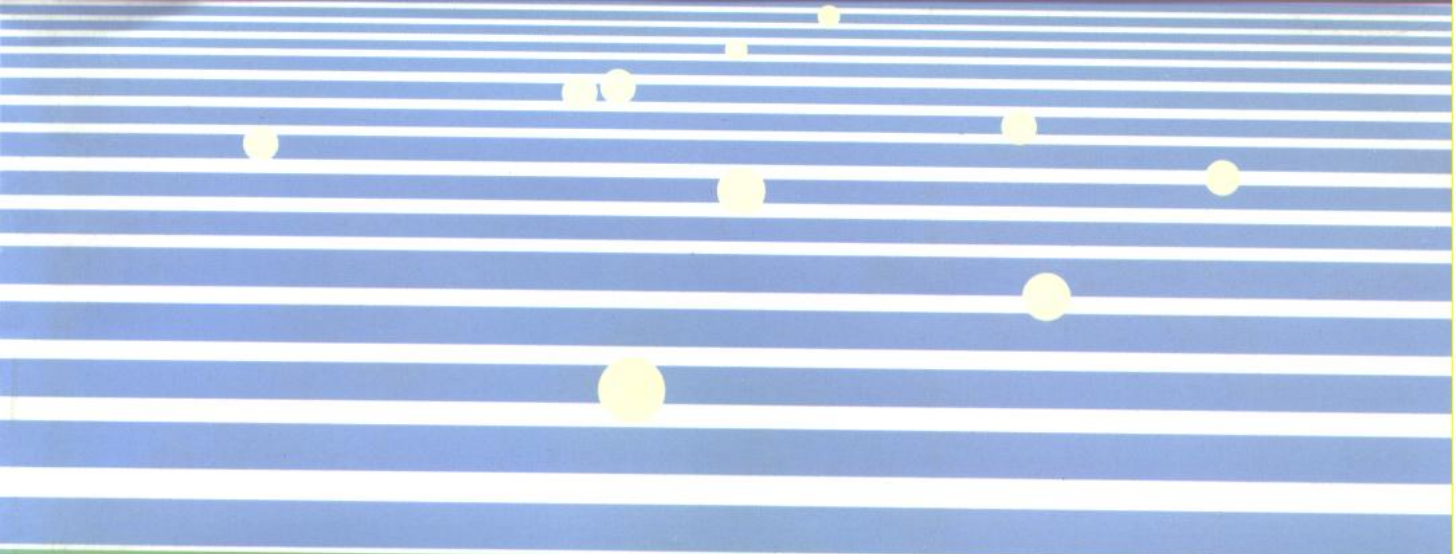




旱地农业生理生态基础

山仑 陈培元 主编

科学出版社

内 容 简 介

本书是一部作物抗旱生理生态基础研究与旱地农业生产实践紧密结合的系统专著,包括两个部分,第一部分主要介绍旱地农业生理生态概念与发展方向,干旱逆境下作物水分关系、光合作用、物质代谢、生长模型等方面的新近研究进展;第二部分以作者长期积累的实验资料为基础,结合国内外研究成就,论述旱地农业中的生理生态问题,包括旱地作物水分-养分关系及调节,旱地作物品种与成苗生理生态,提高旱地作物生产力的综合技术途径及其生理生态基础等。本书在作物抗旱生理生态研究与旱农生产相衔接方面具有特色,为开拓旱地农业研究的生理生态领域作了有益尝试。

本书可供农业、生态、作物生理等方面的科技与教学人员阅读,也可供在农业、环境部门工作的管理与技术人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

旱地农业生理生态基础/山 仑 陈培元主编.-北京:科学出版社,1998
ISBN 7-03-006002-4

1. 旱… I. ①山… ②陈… III. ①干旱地-农业科学:生理群落生态学
②干旱地-农业-生态系 N. S181

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (97) 第 05346 号

科学出版社出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1998 年 1 月第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1998 年 1 月第一次印刷 印张: 25 1/2

印数: 1—800 字数: 594 000

定价: 39.00 元

前 言

旱地农业(Dryland agriculture)与雨养农业(Rainfed agriculture)的概念不同,雨养农业无地区性,而旱地农业主要指在半干旱和半湿润易旱地区无常规灌溉条件下所从事的农业生产活动。在这类地区,由于降水量低,特别是降水分布不均,使农作物经常处于干旱与短期湿润交替的水逆境下,因而旱地农业是一种风险性大的农业。

旱地农业是一种以水为中心的复杂生产体系,其理论与实践的发展取决于综合技术的运用和多学科的支撑,在不同阶段有不同的发展重点。国内外经验表明,提高旱农生产力的手段一般均经历了从土地、土壤改良为主到综合运用各种农业技术提高农田水分利用率为主的阶段,然而,旱地农业进一步发展则将主要取决于农作物本身抗旱性的明显改善和用水效率的大幅度提高。因此,充分应用现代植物生理学、农田生态学等有关学科的理论与方法,深入探讨提高旱地作物抗旱性、水分利用效率和生产力的有效途径,对旱地农业生产力的提高和旱农学科的发展既具有重要的现实作用,也具有长远意义。

在经历了长期实验资料积累和深入探讨生理机制的基础上,植物抗旱生理学面临着两个研究方向:一是从分子水平上阐明植物抗旱性的物质基础及其生理功能,其实际目标是通过基因遗传工程手段创造新的抗旱品种类型;二是从整体水平上阐明植物与干旱逆境之间的关系,为通过改进栽培技术来提高农田生产力提供新的根据与途径。后一个研究方向也就是本书所要阐述的旱地农业研究的生理生态方向。

本书包括两大部分,第一部分“干旱条件下的作物生理生态”,包括作物抗旱生理机制、光合作用、水分关系、物质代谢、植物激素、生长模型等方面的内容,以综述为主,力图反映作物抗旱生理生态研究的新近进展;第二部分“旱地农业的生理生态问题”,包括旱地水分和养分的相互关系、有限灌水的生理意义、根系在抗旱增产中的作用,逆境成苗的生理机制及其化学控制、作物群体生理、提高水分利用效率的原理与方法、作物高产的综合技术体系等问题,这一部分内容是以中国科学院、水利部水土保持研究所近年来在典型半干旱地区——黄土高原所取得的资料和成果为基础,结合国内外研究成就编著而成的。本书是以作物抗旱生理生态基础研究与旱地农业生产实践紧密衔接为主要特色的专著,可在一定程度上推动植物生理学研究 with 当前农业生产的结合,对促进我国旱地农业生产和提高旱农学术水平也具有积极意义。

本书出版得到了“黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室”的支持与部分资助。汪沛洪先生审阅了本书的有关章节。李银锄和上官周平两位同志协助完成了全书的统稿,有了他们的努力,才使本书编写工作得以顺利完成,在此一并表示衷心地感谢。

有关旱地农业或作物生理生态的专著国内已有多部出版,但将两者结合起来论述还是一种新的尝试,因而本书的不当之处实为难免,恳请读者不吝给予批评指正。

编著者

1996年5月

目 录

第一部分 干旱条件下的作物生理生态

作物抗旱生理生态与旱地农业	山 仑 (1)
作物对水分胁迫的生理反应	陈培元 (18)
整体植物的水分利用和适应干旱逆境的机制	陈培元 (35)
作物水分关系	张岁岐 (50)
干旱逆境对作物光合作用的影响	上官周平 (68)
干旱条件下作物的物质代谢反应	薛青武 (78)
水分胁迫下作物体内的激素代谢	李秧秧 (96)
植物根系的生长和吸水过程及其影响因素	陈培元 (110)
SPAC 水分运转的理论及其应用	黄占斌 (127)
旱地作物生长模型	徐 萌 (142)

第二部分 旱地农业的生理生态问题

I. 旱地作物水分-养分关系及调节

有限灌溉及其生理生态基础	山 仑 (159)
有限供水条件下冬小麦产量和水分利用关系的研究	徐 萌 薛青武 J. T. Musick (174)
有效灌溉条件下谷子的水分利用效率	张岁岐 郭贤仕 (189)
小麦根系生长及对土壤水分的反应	梁银丽 (203)
旱地春小麦不同生育期叶片光合特性	邓西平 (214)
无机营养提高作物抗旱性的生理基础	李秧秧 (222)
干旱条件下无机营养对作物生长发育和水分利用效率的影响	张岁岐 (233)
旱地作物对养分的需求与平衡施肥	辛业全 万惠娥 (247)

II. 旱地作物品种与成苗生理生态

旱地小麦品种的特征特性	梁银丽 陈培元 (259)
旱地小麦育种的生态学基础	张正斌 (267)
我国北方主要秋粮作物的抗旱特性	山 仑 苏 佩 (280)
干旱逆境下种子成苗的生理机制	苏 佩 (299)
种子萌发和出土模拟模型的初步研究	徐 萌 A. Weiss 山 仑 J. T. Musick (308)
干旱逆境成苗及化学调控	山 仑 (321)

Ⅲ. 提高旱地作物生产力的综合技术及其生理生态基础

专家系统及其在旱作农业生产管理中的应用	上官周平(337)
旱地作物群体生理与高产栽培	上官周平(357)
不同生态条件下旱地作物增产问题	黄占斌(370)
提高旱地作物产量与水分利用的综合技术原理	刘忠民(381)

第一部分 干旱条件下的作物生理生态

作物抗旱生理生态与旱地农业

山 仑

一、旱地农业发展概况及研究方向

(一) 旱地农业发展概况

1. 旱地农业的意义

干旱是一个世界性的问题,干旱不仅限于在干旱和半干旱地区发生,在世界任何地方,包括湿润地区也有干旱的出现。但是,旱地农业主要是指半干旱地区在没有灌溉条件下的农田生产,这主要是因为,世界半干旱地区耕地面积占到世界总耕地面积的 1/3,是一个生态环境日趋恶化的地区,也是解决当前全球粮食供应的一个关键地区,故应视为一个特定的农业类型。这一地区的自然特点和农业生产状况可归结为:

(1) 有效水的限制供应和严重的土壤侵蚀是所有半干旱地区存在的两个共同问题。这一地区年降水量约为 300~550mm,干燥度在 1.5 以上,水分条件已近于作物需水极限,而年内和年际降水不均更加剧了干旱和水土流失,使这一地区的农业生产处于风险之中。

(2) 天然植被、人工改良草地和旱作农业并存是半干旱地区土地利用的特征。这一地区相当一部分土地粮食生产低下,适宜种植牧草,因而其成功的农业生产模式,一般都是农牧结合型的;但是,由于人口压力等原因,往往因盲目开垦,增种粮食作物,造成土地利用不合理,自然灾害增多,致使整个农业生态系统处于恶性循环之中,这是半干旱地区旱地农业所面临的特殊问题。

近年来,在实践中旱地农业的概念有了进一步的延伸与扩展,如提出:半湿润易旱地区的农业亦应属于旱地农业中的一个重要类型;除种植业外,旱区的林业、畜牧业以及对生态环境的整治等统归于旱地农业的范畴。对旱地农业概念的这一延伸与扩展是积极的,有利于对旱区农业活动的整体指导与农业生产的综合发展,但是仍应明确旱地农

业的重点是在半干旱地区的农田。

另外,在半干旱地区,旱地农业与灌溉农业需作统筹考虑,不能截然分开。在灌溉农业中如何做到节约大量用水的同时取得高产,在旱地农业中如何做到增加少量供水达到显著增产,即发展充分利用降水和高效利用有限灌溉水相结合的农业,已是半干旱地区农业增产的一条新途径,也是旱地农业科研的一个新趋向。

由于水资源日趋缺乏,能用于灌溉的用水有限,近期内灌溉面积难以显著扩大,加之扩大灌溉面积还存在效益与环境等方面的问题,因此,发展半干旱地区的旱地农业并不是一种不得已的被动做法,而是面向未来的积极对策,在最大限度减少用水的情况下提高农田产量并降低经济成本,即做到高产高效,也是现代农业科学技术所力求实现的目标。

2. 发展旱地农业的主要经验和问题

从科学技术角度上讲,发展旱地农业的国际经验可归结为:

(1) 重视生产发展与环境整治的结合。地处半干旱气候带的国家或地区,尽管历史状况、自然条件和经济发展阶段有很大不同,但他们共同的成功经验是:重视研究改善生态环境和提高粮食生产的结合点,采取使两者同时受益的关键技术。例如,在美国,这种关键技术可概括为“少耕覆盖”,在澳大利亚则为“粮草轮作”。

美国中西部大平原基本上属于半干旱农业区,风蚀严重。近70余年来,该地区耕作技术的发展趋势是:从多耕到少耕,由表层松土→残茬覆盖→秸秆(含残茬)覆盖,由机械除草到化学除草,使保水效果不断增加,旱作产量逐渐提高。根据其长期研究结果:耕作次数已由1930年前的7~10次减少到1次或免耕,休闲地蓄水量由102mm增加到183mm,蓄水量从占休闲期降水量的19%提高到40%,小麦产量从1.07t/hm²增加到2.69t/hm²。“少耕覆盖”耕作制度的成功实施同时解决了大平原的风蚀、土壤培肥与增产问题,使这一地区的农业得以持续发展,现已成为美国农畜产品的主要产区之一。

澳大利亚南部半干旱地区的主要传统作物为小麦。1870年时小麦平均产量860t/hm²,因实行连作制,1890年后下降为490t/hm²,后采用小麦—休闲耕作制,并开始施用磷肥,产量得以回升,但由于土壤有机质的过度消耗,土壤结构破坏,侵蚀加剧,到了20世纪40年代中期,资料表明:土壤肥力下降较干旱更为限制作物产量。南澳农业发展的第三个阶段是采用了豆科牧草与作物轮作制,1960年开始得以广泛推行,其主要技术关键是采用小麦与一年生可隔年自繁的豆科牧草(苜蓿与三叶草)轮作,及对苜蓿施用少量磷肥来代替休闲,正是这两项技术措施“挽救了南澳的农业”。作物—豆科牧草两年轮作制实行的结果使南澳的小麦/养羊旱农制得以建立,并趋于稳定发展。南澳的经验可以归结为:将土壤肥力的维持作为旱农制的核心问题来解决,他们发现:土壤有机质衰竭—土壤结构破坏—降低水分的入渗和贮存—风蚀水蚀加剧—生态环境恶化—生产力下降是相互联系着的,尽管这一恶化过程是缓慢的(30~50年),但其后果却是致命的,而正确实行豆科牧草与作物轮作则可避免有机质下降,从而维持并提高土壤基础肥力。但是这一制度在不增加化肥投入的条件下却只能维持较低的生产水平(每公顷1.5t左右)。近年来澳学者认为,粮草轮作制在澳旱农区是不可被代替的,但结合实行保护耕作技术和合理增施化肥才可使农田产量得以进一步提高。

我国旱农地区的情况与上述国家不同。在我国,如何选择改善生态环境与提高土地

生产力的结合点?其关键措施又是什么?笔者认为,采取对有限降水充分保持和高效利用的技术原则,对于我国北方旱农地区,特别对于黄土高原水土流失区是适宜的。以建设水平梯田为主要内容的旱地农田基本建设可以作为同步解决水土流失和提高产量的关键措施之一,但这还不够,因为这主要解决了一个基本生产条件的改善,达到了基本保水保土的目的,为实现稳定增产还必须采取充分利用降水 and 提高水分利用效率的技术措施,这是今后应当加以研究解决的。

(2) 实行农业与牧业的结合。建立农牧业结合的农业经营制度,被认为是发展半干旱地区农业生产的又一成功经验。美、澳、前苏联等国在这方面都取得了成就,但所采取的模式各异,就连日本北海道的一些地方(如十胜、网走、根室),主要由于冷冻害,也成功地实行了这种制度。根据我国人多地少、粮食问题尚未根本解决的实际,既不能像有的国家那样采取广种、低投入、单位生产水平低、总体收益大的办法,又不宜在农田大量退耕种草。不少研究者提出宜走在保证粮食自给前提下发展畜牧业的路子,即:适合种植粮食的土地,一律种植粮食和经济作物;水土流失严重、不宜种粮的土地,实行退耕种草,以促进草一畜一肥一粮的良性循环。高产稳定人工草地的建立是实施农牧结合的一个重要环节,也是一个尚未解决的技术“难点”,需要从社会经济角度改革现行种植制度入手加以解决。

(二) 旱地农业研究的生理生态方向

1. 旱地农业的学科基础

旱地农业是一种复杂的生产体系,也是一种与环境密切相关的有风险的经营活 动,其发展状况与社会、经济、技术等多种因素有关。就技术因素而言,旱地农业的发展也非单一学科的作用,而取决于多个学科的共同支撑,但是,正由于旱地农业本身的综合性很强,其持续发展又在很大程度上决定于对逆境条件的控制与适应,加之目前我国旱农地区的自然资源尚未得到充分合理利用,已有的有效农业技术也还没有全面切实贯彻的现实情况,因此,推动我国北方旱地农业发展的主要学科基础应当是生态学以及个体和群体层次上的植物生理学。通过农田生态学的研究可促进作物与环境的相互适应,并将土壤—植物—大气联结成统一体,从宏观上为建立一个具有抗逆能力的农田生态系统和耕作体制提供依据;另一方面,由于控制产量的生理过程主要受环境的影响,所以通过环境生理学的研究可望应用若干技术从微观上调节和改变某些生理过程与代谢环节,直接为提高作物产量作出贡献。一些著名植物生理学家早就指出:“植物生理学应该成为合理农业的基础”,“植物生理学在研究作物增产方面应占有中心地位”。在历史上,植物生理学对农业生产的发展起过很大的促进作用,如化学肥料及生长调节剂与除草剂的大规模应用,细胞全能性的发现及组织培养的利用等,但与当代生产发展的需要相比还存在较大距离。美国学者 P. J. Kramer 认为,植物生理学对农业的作用之所以小于应有的贡献,主要由于:①植物生理学家往往偏重于获得生理过程的资料及作用机制,而对于解决植物生产问题却不够关心;②由于实验室与田间科学家之间的隔阂,实验室科学工作者时常不能理解田间研究的重要性,而田间研究者又认为实验室的研究是脱离实际,致使许多可能有用的生理学知识未能用于农业。在旱地农业研究中同样存在这种情况,而

且在水分逆境与农业生产关系的研究中更需要植物生理学、生态学与农业科学工作者之间的密切协同。

据上所述,植物生理学从个体到群体这一层次的研究十分重要,它与农田生态学同是旱地农业的重要研究基础,并相互交叉,构成旱地农业生理生态这一个研究方向。笔者认为这一研究方向可简单地概括为:依据生态学原则,应用生理学方法,总结旱地农业的已有经验,找出规律性,使之系统化、规范化;探讨旱地农业进一步高产的生理学途径,提出新技术,增强可控性。另外,深入研究旱地农业持续发展的生理生态基础,也是促进环境与农业、当前与长远同步发展所必需的。

2. 旱地农业生产中的生理生态问题

纵观世界和我国旱地农业生产发展过程及其主要学科背景,大体上可分为三个阶段:首先是以防止土壤侵蚀、改良土壤和培肥地力为主改造自然的阶段。各国成功的经验表明,这一时期十分重要,如上节所述,搞好了便可以使旱农业生产走上稳定发展的道路。所谓“搞好了”主要是指土壤侵蚀得到基本控制,土壤肥力得以维持并逐步提高。而要做到这一点,一般要经历30年左右的时间,主要是通过运用生态学原理和土壤改良的方法来实现的。但是,这一阶段所取得的产量水平不是很高,如美国克罗拉多等地区小麦一般折合150kg/亩^①左右,澳大利亚南部地区则折合100kg/亩左右。在这一基础上,进一步提高生产水平则必须采取提高农田降水利用率的综合技术,其基本做法是实行充分利用环境水和最大限度节约作物本身用水相结合的技术策略,具体包括:防止水土流失促进降水就地入渗,合理耕作,增加覆盖、降低土面蒸发,调整作物布局,扩展根系、有效利用土壤贮水,拦蓄非耕地径流用于补充灌溉,以及增施化肥、改良品种、提高作物本身水分利用效率。当然,第一和第二发展阶段是相互交叉的。当前一些发达国家的旱地农业已经处于第二阶段为主的时期,我国部分地区的旱农业生产也开始进入这一时期,但广大黄土丘陵区的农业生产目前仍被水土流失和土壤贫瘠所困扰,不过进一步发展的出路仍在于综合提高水的利用率,包括对自然降水和有限灌溉水的利用率,近年来已经在这方面进行了大量的研究和实践,积累了丰富的资料。根据我们近年来的试验结果,在土壤营养不成为限制因素的条件下,在年降水量400mm,年均气温6.5℃的宁南山区,采用现行的综合提高降水利用率的技术措施,春小麦亩产达到185kg,一般年份突破200kg似有困难,但在需水临界期补充供水60mm条件下,亩产可提高到260kg,灌溉水利用效率达到1.93kg/(mm·亩),效果十分显著。因此,面向未来,在水的径流、渗漏、蒸发接近于得到最大限度地控制,土壤深层贮水得以被作物充分利用的情况下,提高植物本身的抗旱性和水分利用效率(WUE)就成为进一步发展旱地农业和节水农业的一个中心问题。例如,如何增加光合速率与蒸腾速率比值,如何调节源库关系以提高经济系数,如何增强作物耐脱水能力,以及如何选择高WUE基因型、培育节水高产品种等,这方面的未知数最多,潜力最大,是一个需要深入探索的重大旱地农业基础问题,目前,只有少数国家开始有实际针对性地进入这一研究阶段。

结合我国北方旱地农业的发展现状,为推动生产的进一步提高,在实践中有许多生

^① 1亩=1/15公顷。(下同)

理生态问题，需要加以研究解决，现仅举数例加以说明：

(1) 土地合理利用中不同植物种对干旱的适应。在保证粮食生产的前提下，如何实现农、林、牧土地合理利用，是以黄土高原为中心的我国北方半干旱地区长期以来力求实现的目标。为实现这一目标，了解植物种与环境的相互关系是十分重要的，为此，从比较生理生态角度研究不同植物种抗逆性差别，以及在不同地区、不同土地类型下生产力随植物种而异的原因是一个重要问题。这一问题的研究不仅关系到对已有农作物、树草种的选择，外来种的引进和野生种的驯化，而且与农业区划和发展方向有关，有助于使一个地区的农、林、牧合理配置和作物布局从以经验为基础转变为以生态适应性为主要依据。

(2) 旱地栽培中提高降水利用率的原理和技术。主要由于水土流失，不合理的耕作制度以及对农田投入不足，我国北方半干旱地区的有限降水并未得到充分利用，致使当前农田的实际产量显著低于按降水量应获得的理论产量。因此，通过多种途径提高自然降水利用率是当前挖掘这一地区增产潜力的中心环节。为此，在理论上需要探讨自然降水的生产潜力以及耗水量—水分利用效率—产量之间的关系，在实际中则需要研究提高水分利用率的优化技术。

(3) 建立粮、草轮作制中的水分平衡问题。实行粮、草轮作，建立农、牧结合的种植制度，已在黄土高原倡导多年，至今成效不大。除去诸多的社会经济原因外，科学技术上也正存在许多问题，特别是粮草轮作中的水、肥关系尚不十分明确。例如，豆科牧草耗水量甚大，在大面积发展人工豆科草地并在农田实行粮、草轮作的条件下，土壤水分变化和恢复程度是怎样的？会造成怎样的生态后果？为此需要进行粮、草轮作农田中土壤—植物—大气水分平衡的研究，特别是牧草需水培肥规律的研究，为大面积发展人工草地的可行性提供基础依据。

(4) 耕作技术与根系生长关系。至今，正确的土壤耕作仍是旱地农田抗旱增产的基础。耕作的目的是多方面的，但归根结底是要造成一个有利于根系生长的土壤环境，从而供给作物以充分的水分、营养和空气。据研究，当前黄土丘陵区作物生长不良，产量很低，往往不是由于土壤水分过缺，而是由于根系不能下扎，利用土壤深层贮水能力太差所造成的。由此可见，在旱农业生产中根系起了关键作用，但至今对它的研究仍十分薄弱，在研究耕作栽培技术时多考虑对地上部分的影响如何，而对根系的直接观测很不够，且结果不一。今后应从创新根系田间研究的技术方法入手，进行增强吸水机能和吸水范围研究，包括不同作物根系在黄土中的生长发育特点，能够促使根系扩展的耕作栽培技术，以及增强根系活力，减少输导组织中水流阻力和促进根冠协调生长的原理和方法。

(5) 旱地施肥增产的条件和机制。国内外经验已经肯定，在合理耕作的基础上，增施肥料是一项重要的抗旱增产措施，但是旱地施肥增产条件及抗旱机制尚不十分清楚。在施肥条件方面，今后应研究不同干旱程度下的施肥增产效果，有机肥的抗旱增产作用，化肥中的不同营养元素关系及科学施肥方法，以及基本农田建设中的培肥原理和技术等。在机制方面，需要进行“以肥调水”原理、不同营养元素提高作物生理抗旱性的作用，以及干旱条件肥料的营养作用和抗旱作用的关系等的研究。

(6) 节水农业中土壤水有效性界限和作物水分亏缺允许程度的研究。这是一个需要有关学科配合长期进行的研究课题，理论性和实践性都很强，其研究结果将为节水与增

产双重目标的实现,为改变植物用水方式,大幅度减少对栽培植物供水的可行性提供可靠依据。

以上就旱地农业研究的生理生态方向及一些实际问题作了一般说明,下面,将就改善作物抗旱生理生态基础研究的进展加以简要介绍。

二、改善作物抗旱性生理生态基础研究的若干进展

一般认为,提高干旱逆境下作物产量不外通过两个途径,一是改变外部环境(包括气候、土地环境),使之适应于作物需要;二是改造作物本身(包括挖掘作物的遗传潜势和生理潜势),使之适应于外部环境。目前旱地农业实践中已成功推行的原则与技术主要属于前者,后者则是一个应用前景广阔但研究比较薄弱的环节,特别是通过阐明抗旱机理改善作物抗旱性状方面,目前尚处于探索阶段。植物抗旱生理研究近年来已取得了一系列进展,如植物耐旱与御旱类型的划分,抗旱种质资源的分类,不同光合途径植物的水分代谢,以及渗透调节作用,活性氧清除能力,脯氨酸、甜菜碱积累与抗旱性关系等都积累了丰富资料;水分胁迫下 ABA 的合成部位与传递,逆境蛋白产生与形成机制,以及它们在植物抗旱性中的作用等方面已愈来愈引起人们深入研究的兴趣。但是,上述研究多未达到可直接指导应用的阶段。另外,植物抗旱性是一个十分复杂的问题,这些单项机制研究固然重要,但都有一定的局限性,需要从植物抗旱性的整体上作进一步阐明。新近这方面研究的一个重要变化是由孤立研究地上部生理机能对水分胁迫的反应转向结合根系活动对地上部的影响和通讯;由各自研究土壤、植物和大气的水分状况转向研究土壤—植物—大气连续体 (SPAC),这一发展趋势必将对未来的研究产生深远影响。

关于植物抗旱性机制研究的应用目标,也是一个值得探讨的问题。毫无疑问,从分子水平上阐明植物抗旱性的物质基础及其生理功能,从而通过基因遗传工程手段进行抗旱基因重组以创造抗旱新类型应当是我们追求的一个十分重要的目标,这也是当前研究的一个热点,但这是一个长期的目标,其前景如何尚存在不同看法。如 *Kramer* (1980) 认为,由于产量通常是被几种生理过程所控制的,在整体植物水平上有可能被了解,大多数胁迫逆境对作物产量影响的评价,不一定需要了解它们在分子水平上如何作用。这一看法也许并不全面,但至少可以认为,在承认上述目标具有重要意义的同时,还必须致力于抗旱机理研究的另一个应用目标,即生理生态目标。这一目标可以理解为:从植物整体水平上,通过揭示环境条件—生理过程—产量因素之间的关系,建立不同水分条件的生长模型;在此基础上运用栽培和育种方法直接调节某些生理功能和代谢环节来影响产量性状,从而实现抗旱增产。下面,从实现第二个目标出发,着重从机制与应用结合的角度,以个体和群体层次为主,简要介绍关于改善作物抗旱性与提高水分利用效率的若干研究进展。

(一) 不同作物的抗旱性及对干旱的适应

植物的抗旱性由多基因控制,也是多途径的,因此,不同作物和品种适应干旱的方式是多种多样的,一些作物和品种具有综合的几种机制共同起作用的抗旱特性,因而不

存在统一的评价作物抗旱性的指标。根据 Levitt (1972) 的意见, 整体植物适应干旱的机理可以分为三类, 即: 避旱 (drought escape)、御旱 (avoidance) 与耐旱 (tolerance)。栽培作物均属中生植物, 但其适应干旱的能力仍有明显差别。Turner (1979) 曾就栽培作物对干旱的适应性作了以下更为清楚的划分:

机制	产量是否下降
避旱 1. 迅速的生长发育	否
2. 发育的可逆性	否
高水势下耐旱*	
1. 减少水分丢失	
(1) 增加气孔和角质层阻力	是
(2) 减少辐射吸收	是
(3) 减少叶面积	是
2. 维持水分吸收	
(1) 增加根系密度和深度	否
(2) 增强水分的传导	否
低水势下耐旱	
1. 维持膨压	
(1) 渗透调节	否
(2) 增加弹性	否
(3) 减少细胞体积	否
2. 耐干化	
(1) 原生质耐脱水性	是

蒸腾系数 (需水量) 与抗旱性的关系问题长期以来存在着不同见解。Hall (1990) 最近认为, 作物对干旱的适应包括了三种机制: 御旱、耐旱和高水分利用效率 (WUE)。御旱主要通过扩展根系和调节气孔来适应干旱; 耐旱的主要机制是渗透调节; 高 WUE 作物和品种则有利于在缺水条件下形成较高产量。已知不同植物类型 (C3, C4, CAM) 和不同种的 WUE 存在很大差异。据近期计算结果 (邱国雄, 1992), C3 植物的蒸腾比 (H_2O 蒸腾/ CO_2 同化) 平均为 1052 ± 225 , 而 C4 植物则为 494 ± 45 , 两者需水相差一倍, 因此在降雨量低且分布不均的半干旱地区, 主要增产途径之一是选用蒸腾比低, 即 WUE 高的 C4 作物, 如玉米、高粱、粟黍等。

国内外对不同作物种的抗旱性进行了大量比较生理研究, 积累了丰富的实验资料, 但尚未搞清干旱条件下生产力随种而异的根本原因 (Kramer, 1983)。我们曾比较研究了黄土丘陵区主要作物的水分关系及对干旱的适应, 证明高粱和糜子是该地区不同温度类型下抗旱性最强的两种作物。研究中还发现, 不同作物对干旱的适应是多途径的, 或借助扩展的根系深入土层利用深层贮水, 或进行有效的蒸腾调节以提高 WUE, 或具有较强的生理耐旱性。高粱兼备了上述抗旱特性; 糜子则以耐旱为主, 同时具备一定的避旱特点; 苜蓿具有发达的根系, 需水量很大, 能利用土壤深层贮水, 属典型的耗水型御旱饲料作物。研究取得的结果已作为当地作物合理布局和配置的一种依据, 但对于不同作物抗旱

* 即御旱 (本文作者注)。

性与其生产力的关系尚需作深入探讨。

(二) 作物不同发育阶段对水分亏缺的敏感性

不同生育期对水分亏缺的敏感性至今仍是作物抗旱性与产量关系研究中一个重要问题 (Hall, 1990)。不同作物对水分的敏感期不同, 一般认为, 对于多数禾谷类作物, 花粉母细胞形成到开花受精阶段对缺水最为敏感, 而对于豆类作物, 结荚鼓粒期受旱对籽粒产量影响最大。人们常把作物对水分亏缺的敏感期称为“临界期”(critical stage), 并据此作出何时供水为最佳的判断。我们在进行春小麦对有限供水生理生态反应的研究中, 采用盆栽、田间模拟和大田相结合的试验方法, 在某一生育阶段给以限量补充供水, 3 年研究结果表明, 在缺水条件下, 拔节期少量供水 (30~60mm) 可显著提高春小麦产量, 增产幅度为 20%~45%, 是各生育期同样灌水量增产幅度最高的, 生理测定也表明了此期补充供水的良好效果, 因此我们认为, 拔节期是春小麦限量供水的最佳时期。但多数已有报道认为, 小麦孕穗期对干旱最为敏感, 此期缺水产量下降最大 (Kirkham, 1983)。这与所应用的研究方法不同有关。在研究中有必要将缺水减产和供水增产的概念加以区分, 两者之间可能存在着错位现象。这一认识对于生产实践是有意义的。

一般认为, 作物苗期对缺水干旱具有较强的抵御能力。Turner (1989)^① 在“有限水分亏缺效应”一文中还提出了“水分亏缺不总是降低产量, 早期适度水分亏缺在某些作物上有利于增产”的论点, 并列举了若干实例, 包括向日葵、羽扇豆、花生、豆科牧草、小麦、大麦等作物来证实有效亏缺的反应。其实, 我国农民在长期实践中早就积累了某些作物“蹲苗”的宝贵栽培经验, 但未能充分阐明其理论依据。我们的研究则证明, 一定生育阶段, 一定程度的水分亏缺可使禾谷类作物在节约大量用水的同时获得较高产量, 其主要根据是旱后复水对若干生理过程的改善程度超过一直充足供水处理, 如苗期—拔节期干旱锻炼使谷子生育后期同化能力的增长显著超过了蒸腾的增加, 因而提高了 *WUE* (郭贤仕、山仑, 1994)。又如在盆栽条件下, 应用 27 种变水条件对玉米、高粱的研究中发现, 抽穗前处于轻度至中等水分亏缺随后复水的处理与一直处于充足供水的对照相比, 高粱产量提高 15.5%, 水分利用效率提高了 25.8%; 而在同等条件下, 玉米产量和水分利用效率则分别下降了 16.8% 和 5.9%。前苏联学者 Пусмовинова 等 (1992) 综合长期研究结果提出了中生植物生长初期对干旱反应表现为两阶段特征的论点, 即第一阶段表现为适应性; 第二阶段则处于恶化过程:

第一阶段	第二阶段
生长受抑制	生理过程中能量代谢遭破坏
为适应逆境下生存, 结构性代谢改组	原生质环流中止
强化能量代谢	生物合成下降, 全部物质代谢趋向分解和氧化
增强磷酸化氧化作用	细胞持水能力下降
强化一系列生物合成, 包括蛋白质和光合作用	呼吸作用的能量有效性下降
增加细胞持水能力	

^① 引自在新德里召开的国际植物生理学会论文集。

上述论点的提出对于加深苗期适度干旱锻炼效果的认识和进一步进行作物对于旱适应性的研究是有益的。

另外,不同生育期对水分敏感性问题,应进行更为细微的研究,包括同一生育期分阶段的研究。我们近年进行了作物不同成苗阶段抗旱性和对水分需求的量化研究(徐萌等,1991a),结果表明,春小麦种子萌动、发芽、出土不同阶段的水分需求阈值(MPa)分别为-1.79, -0.79, -0.67,说明从种子吸水至出土过程中,随着幼芽伸长,对水分的需求增强。

(三) 干旱对不同生理过程的影响程度

已有大量资料说明,植物各个生理过程对水分亏缺的反应是不相同的。Hsiao (1973)认为,必须参照胁迫程度和时间进程来检查水分胁迫的影响,才能解决植物对于旱响应这样复杂因果关系的顺序,为此,他综合当时的研究结果,汇编了不同生理过程对水分胁迫敏感性的表格,至少仍有参考价值。

针对农业生产的需要,必须着重考虑与产量形成直接有关的各个生理过程对于旱的反应,这主要包括:生长、发育(授粉、受精)、光合、呼吸、蒸腾、物质运输、根系分布和密度,以及根冠比、经济系数等生理过程或指标。Максимов (1939)就曾明确指出,生长对缺水最为敏感,抑制生长过程是干旱时期作物产量降低的主要原因。随后,许多工作证实,水分不足的第一个可测得的生理反应就是生长减慢,这是由于降低了细胞扩张生长所造成的,细胞扩张过程则因膨压降低而受到抑制。

轻度水分亏缺影响叶片生长,但并不影响气孔开放和叶绿体光合酶活性,因而对光合作用速率不造成明显影响。只有当水分亏缺加剧时,光合速率才明显下降(Boyer, 1970)。水分不足使植物蒸腾量显著下降,但对蒸腾影响的程度小于对细胞扩张和生长影响的程度(Rosenthal, 1987)。虽然水分亏缺对蒸腾的影响迟于生长,但在亏缺过程中,蒸腾作用却超前于光合作用下降,这主要因为水分散失对气孔开度的依赖大于光合对气孔的依赖。因此,在一定程度水分亏缺范围内,植株干物质下降比率往往低于水分消耗下降的比率,从而使植物WUE提高。据我们试验结果,在干旱进程中,轻、中度干旱(55%~45%土壤毛管持水量)时,春小麦单叶WUE增大,到严重干旱(35%以下)时单叶WUE才较正常供水植株为低;抗旱性强的谷子,甚而在30%供水条件下WUE仍未明显下降。已有文献资料表明,物质运输对水分亏缺较不敏感。对于禾谷类作物,水分亏缺对运输的影响比对光合作用影响为小,故一定程度的土壤干旱往往提高了其经济系数。有研究认为(Kramer, 1983),禾谷类作物运输系统似乎对脱水有惊人的抵抗力,小麦在水势低于-2~-3MPa时运输速率仍不下降。我们的试验表明(山仑等,1980),在小麦灌浆阶段,不同程度干旱的初期阶段,物质运输速率都加强了,持续干旱才对小麦灌浆起抑制作用,这方面的结论也在大田试验中得到证实(李玉山等,1985)。

对以上引证资料综合分析后可以看出,水分亏缺对几个与作物产量密切相关生理过程影响的先后顺序是:生长—蒸腾—光合—运输,这从轻度到严重亏缺的进程中是成立的,但其内在联系和定量关系有待于在同一试验中作平行的深入研究。

(四) 无机营养对提高作物抗旱性和水分利用的作用

旱地施用无机肥料有明显的促进水分利用和增产效果已有许多报道 (Power, 1983), 但施肥能否增强作物的生理抗旱性则存在不同意见 (徐萌、山仑, 1991b)。

已经证实, 干旱条件下增施氮、磷、钾无机肥料能显著提高作物水分利用效率 (WUE), 其原因可归结为: ①无机营养对光合作用的促进大于对蒸腾的促进, 因而提高了单叶 WUE ; ②扩大了叶面积, 在田间条件下减少了土面蒸发量, 因而提高了蒸腾/蒸发比率。我们研究表明, 旱地增施肥料后, 单叶 WUE 可增大 20%~40%; 另外在宁夏南部山区进行的 6 个田间试验, 共 20 年次的试验结果表明, 高肥处理与低肥处理相比, WUE 提高了 35%~75%, 耗水量 (ET) 仅增加了 0~17%。一些研究者认为, 增加施肥量是一种提高用水效率既便宜又有效的方法, 是很正确的。

关于无机营养与作物生理抗旱性的关系, 中国科学院西北水土保持研究所作物生态室应用氮、磷、钾及其合理配比进行的多次试验表明: 旱地施用无机肥料对小麦不同器官与不同生理功能并不具有一致的作用。其中, 干旱条件下增加磷素营养提高了根、叶水势, 增大了气孔导度及光合速率与蒸腾速率, 增强了渗透调节能力, 改善了根、茎水分的传导, 同时增大了根冠比与根系活性吸收面积, 增强了植株的耐脱水性和保水力, 提高了 WUE , 较好地维持了吸水能力和吸水、失水间的平衡, 因而, 增加磷素营养能同时增强小麦的御旱和耐旱特性, 即使其具备了高水势下的耐旱能力。旱地增加氮素营养有利于利用土壤贮水和减少田间蒸发耗水, 同时显著提高了水分利用效率, 但氮素营养导致叶水势, 气孔导度和根冠比下降, 造成植株水分状况恶化, 因而未明显改善其抗旱性, 相反使植株对水分亏缺更为敏感。今后旱地水肥关系的研究应注重于两个方面: 一是深入探讨不同无机营养元素影响作物抗旱性与 WUE 的生理机制; 二是进行不同程度干旱条件下水肥关系的量化研究。

(五) 改善作物抗旱性的化学调控

长期以来, 寻求促进根系吸水和减少蒸腾强度的化学物质从未间断。迄今为止, 已发现有百余种之多, 按其化学组成和生物活性可分为四类: ①植物生长调节剂; ②无机化合物; ③有机小分子; ④有机大分子。但是, 这方面的研究结果一直未在实际生产中得到大范围的应用, 这除去价格、毒害等因素外, 在复杂的田间条件下往往没有起到稳定提高抗逆性和产量的作用也是一个重要原因。

近年来研究发现, 有一些能与 K^+ 相螯合的离子载体进行叶面喷施, 能有效地引起气孔关闭和蒸腾降低。研究过的这类药物主要有双环己基-18-冠-6、水杨嗉酸、腐植酸、藻酸、多聚丙烯酸等。据许旭旦等 (1983) 的报道, 小麦临界期受旱时, 叶面喷施黄腐酸 (FA), 气孔开度减小, 蒸腾降低, 9 天内耗水量减少 6.3%~13.7%, 与此同时促进了光合速率的提高和根系活力的增强, 增产效果明显。目前, 这一方法已在我国北方近百万亩大田中得到应用, 这是抗蒸腾类物质在农业生产中得到大面积应用的一个成功例子。另外, 据报道, 脱落酸、矮壮素等生长延缓剂, 以及 $CaCl_2$, 三唑酮 (Tria) 等化学

药物也具有增强作物抗旱性的作用。

我们在进行化学药物对逆境成苗作用的研究中曾发现，用 CaCl_2 和赤霉素浸种对于干旱条件成苗均有促进作用，但作用机制有所不同。据此，1987 年开始，采用两者混合液处理小麦等作物种子，证明其效果优于两者单独处理（郭礼坤、山仑，1991）。研究发现，在供水充足条件下， Ca^{2+} 对出苗和生长的抑制作用可因赤霉素（GA）的调节而消除；干旱时， Ca^{2+} 对细胞质膜的保护作用则有利于 GA 发挥其促进生长和代谢的功能，并增大了 GA 诱导淀粉酶活力的效果。因而， Ca^{2+} 与 GA 混合后可在较大水分变动范围内起作用，适合于在多变水环境下的半干旱地区应用。

随着现代科学技术与农业生产的进一步结合，化学调控技术必将在旱地农业生产中得到更大范围的应用，但应加强对其作用机制与应用条件的更为精密的研究。

（六）抗旱品种选育的生理学基础

半干旱地区旱地作物引种已有许多成功事例，但抗旱育种工作进展缓慢。作物抗旱性是一个复杂问题，生产上应用的品种要求有综合优良性状，抗旱育种往往解决不好丰产性与抗旱性之间的关系。因此，是否需要专门进行“抗旱育种”存有不同看法（Blum，1979）。一些育种者认为，提高抗旱性和增产两者不可兼得；另一些研究者则认为，产量与抗旱性可看作是互不相干的遗传特性，一般是由不同的基因或基因组合控制的，通过育种将不同亲本的抗旱性和丰产性结合于同一品种之中是可能的。

近年来，将作物对水分亏缺适应的知识用于抗旱育种的步伐加快了（Turner，1989）。现在提出的培育抗旱品种的途径基本上有四个：

（1）在正常条件下培育高产品种。遭受干旱后这类品种产量虽然明显下降，但其绝对产量仍可高于一般品种。

（2）在特定干旱环境下培育抗旱品种。这一途径存在的问题是，缺水环境每年都有很大变化，致使每代变量增大，从而减缓了育种进程，增加了经济代价。

（3）运用抗旱生理和形态特征，确定迅速筛选抗旱品种的指标和方法，而后进入传统育种程序，以加速培育进程。

（4）引变途径。结合具体地区条件，提出增强作物抗旱性的具体性状，而后进行有目的的系统选育。

近期研究认为，植物 WUE 是一个可遗传性状，通过引种和育种以提高栽培作物的 WUE 存在着很大潜力，因而提出了选育抗旱品种以提高 WUE 为基本依据的途径，即：选育能在蒸发率较低的凉爽季节正常生长的品种；蒸发、蒸腾耗水时间短的速生品种；不需大量供水能显著增产的品种。但是，确定控制作物 WUE 的主要形态和生理性状比较困难，常常为人们注意的是根系和叶片气孔特性。澳大利亚学者在春小麦育种中，采用回交方法，试图以减少根系木质部导管的直径为依据，增加种子根的水分传导阻力，使小麦花前用水较少，增加土壤贮水为花后小麦的供应，他们在这方面的研究已取得了进展（Passioura，1983）。

近代科学展示了通过遗传工程途径培育抗旱新品种的前景。例如，与水分胁迫有关的渗透调节基因的研究已取得进展，目前已在微生物中获得了高产脯氨酸突变体，现正

试图用共生菌株作为桥梁,完成渗透调节基因向高等植物转移,从而实现提高作物抗旱性和抗盐性的目标(汤章城,1986)。但是,由于植物抗旱性状十分复杂,应用基因工程方法培育抗旱品种效果究竟如何有待更多的试验来澄清。

目前,在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,因此有作者认为,选育具有增加吸水或减少失水特征的品种比培育耐脱水的品种对生产更有效。在我国北方旱农地区,当前在生产上大面积推广应用品种的抗旱性状主要是御旱,而不是耐旱。因此,在未来,通过常规育种与遗传工程相结合的方法培育耐脱水与高水分利用效率相结合的品种可能是有前途的,但这需要继续做大量深入的研究工作。

(七) 通过渗透调节改善作物抗旱性的可能性

在旱地农业生产中,为了获得至少中等程度的产量,以生理学研究为基础的两个途径被认为是重要的,一是渗透调节能力;二是根系吸收能力。前者是植物耐旱性的主要机制;后者则是决定植物御旱能力的一个重要方面。渗透调节系指在不利条件(如盐渍、干旱)影响下,细胞溶质净增加导致渗透势下降,从而可维持膨压以及与膨压有关过程:细胞扩张、气孔开放、光合作用的进行。较低的渗透势可降低气孔关闭时的水势,并可吸取较低水势条件下的外界水分。自70年代中期渗透调节的概念被提出后,导致了随后10余年的研究渗透调节的热潮,并出现对其作用及机制的不同评价(赵可夫、王韶唐,1990)。目前一般认为,渗透调节仅是适应胁迫的一种机制,其作用是有限的。我们的看法是,通过水势升高或渗透势下降这两个途径均可维持较高的细胞膨压,但其作用有别。高水势下使细胞具有较高的水分饱和度和维持较高的膨压,这对于生长是有利的——细胞扩张与膨压密切相关主要是指这种情况;由于渗透物质积累而使渗透势下降得以维持膨压——即渗透调节作用,这虽然可使植物保持某些生理活动的正常进行,但对于生长却产生了明显抑制,并最终造成产量的下降。

关于膨压与生长及水分的关系,曾提出膨压是细胞水分亏缺传感器的论点,随后一些研究证明,小麦、向日葵等作物叶片膨压变化与气孔之间缺乏相关关系,而生长与膨压之间的直线关系也未得到证明,因此认为,膨压不总是生长的决定因素(Turner, 1989)。在研究中还发现了土壤干旱初期叶片生长与气孔导性、叶片水分状况无关,而与土壤中有效水含量直接有关的现象,因而提出根冠间通讯除水信号外还存在化学信号的假说。综合新近研究结果归结出这样的见解:土壤干旱时,根可以通过合成ABA来感知土壤干旱程度并作为植物根部与地上部通讯的化学信号(王学臣等,1992)。也许,这可以作为膨压变化与生长之间存在复杂关系的一种解释;另外一种解释则是:膨压的测定方法有待改进。综上所述,渗透调节与作物抗旱之间的关系问题上,在理论上和实践上都遇到了挑战,有待于深入研究。

(八) 作物抗旱性与水分利用效率

研究植物耗水与干物质积累之间的关系,本是植物生理学上的一个老问题,最早对植物抗旱性的评定就是把对水的保持作为基础。近年来,以“水分利用效率(WUE)”的