

提高农田水分利用效率的调控机制*

张喜英

(中国科学院遗传与发育生物学研究所农业资源研究中心 石家庄 050022)

摘 要 提高作物水分利用效率是解决农业淡水资源匮乏的重要途径。本文从水氮调控作物叶片和群体耗水过程、根系调控提高土壤水分的有效性和遗传改良提升作物水分利用效率 3 个方面论述了国内外研究进展, 并提出华北粮食作物生产中通过上述 3 个方面提升农田水分利用效率存在的问题及对策, 为提升华北严重缺水地区主要作物农田水分利用效率提供参考。主要包括: 1) 通过调控有限灌溉农田水分的时空分布, 优化地上、地下干物质形成、分配, 提高单位农田耗水的生产效率, 是充分发挥农田节水潜力的一个重要途径; 2) 在华北对于压实严重且影响作物生长的土壤上, 研究深耕深松结合轮作制度改良上层和下层土壤压实, 促进根系生长, 对改善长期大型机械耕种可能对作物产生的不利影响有重要意义; 3) 华北主要作物冬小麦和夏玉米通过品种更新来实现水分利用效率提高的幅度在减小, 急需通过高水效品种选育突破, 降低品种的生理需水量, 实现进一步增产节水目标。

关键词 水分利用效率 研究进展 作物耗水过程 遗传改良 根系调控

中图分类号: S365 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2013)01-0080-08

Regulating mechanisms for improving farmland water use efficiency

ZHANG Xi-Ying

(Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Development Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050022, China)

Abstract The North China Plain (NCP) is one of the most important grain production areas in China. With decreasing supply of the limited water resources, the challenge for more grain production on less water via high water use efficiency (WUE) has never been so great in the NCP. A large gap has remained between actual WUE in the NCP and that under optimized agronomic practices. This has called strategies to either maintain or increase agricultural production with less water use. This paper examined the problems that have restricted improvements in WUE in the NCP. It further reviewed three aspects to improve WUE via regulating crop water use in the plain. One aspect was using water-nitrogen interactions to regulate instantaneous and time-integrated WUE at the leaf-canopy level. This also regulated carbon assimilation and allocation in leaf-plant-canopy system and above/below-ground systems. It in turn optimized the processes of biomass accumulation and allocation in grain production and led to the development of field management strategies for optimizing WUE. The second aspect was the management of root system for efficient utilization of soil water. Long-term mechanical tillage practices in the NCP had altered soil physical properties in the top soil layer, which had restricted deep root growth. It was necessary to adopt changes in tillage practices suitable for more efficient utilization of soil moisture by crops. The third aspect was using cultivars with traits for more efficient water use. WUE increased substantially with recent use of early-release cultivars in the NCP. There had also been larger variations in yield and WUE among modern cultivars. Positive correlations between grain yield and WUE indicated that high-yield cultivar had the potential to improve WUE, thereby saving more of the limited water resource in the plain for environment/other uses.

Key words Water use efficiency, Research progress, Crop water use, Genetic improvement, Root regulation

(Received Oct. 15, 2012; accepted Oct. 30, 2012)

水资源危机是人类面临的最严重挑战之一。目前全球水资源的 70% 用于农业生产, 未来随着工业发展和城市化, 农业可供水量逐渐减少; 而另一方面, 人口的增加需要更多的粮食。如何解决水资源

* 国家自然科学基金项目(31071369, 31171511)资助

张喜英(1965—), 女, 教授, 主要研究方向为农田节水机理和技术。E-mail: xyzhang@sjziam.ac.cn

收稿日期: 2012-10-15 接受日期: 2012-10-30

不足和食品生产的矛盾, 成为世界范围关注的焦点。“让每一滴水生产出更多的粮食”, 也就是提高农业水资源利用效率解决全球缺水问题在各国科学家中形成共识。根据研究目前世界范围平均三大主要作物稻谷、小麦、玉米的水分生产效率分别为 $1.09 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ 、 $1.09 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ 和 $1.80 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$, 而目前 3 种作物水分利用效率最高水平可达 $1.6 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ 、 $1.7 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ 和 $2.7 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ ^[1], 存在着巨大的提升潜力, 也可以看出通过提高水分利用效率、发展高效用水农业对解决全球缺水问题的重要性。

农业用水最终消耗在田间, 通过各种农艺节水措施提高田间水分利用效率是节水农业的重要方面, 围绕这些内容, 国内外已经开展了大量的研究工作, 并取得了显著效果^[2-3]。在缺水条件下, 提高水分对作物有效性的主要途径有: (1)减少水分消耗: 是指在大气蒸散力强的条件下, 作物通过自身调控, 降低蒸腾, 保留水分用于以后的作物生长; 或者通过调控作物生长过程, 使其形成优化的冠层结构, 控制冗余生长, 减少耗水量。(2)使作物接触更多的水分: 扩大作物根系在空间所占体积, 使根系接触更多的土壤水分, 提高土壤水分对作物的有效性。(3)减轻作物对水分亏缺的敏感性: 通过环境调控或遗传改良, 降低作物对水分亏缺敏感的因素, 在发生水分亏缺时, 减少对作物产生的影响^[4]。下面就上述提高水分对作物有效性的 3 个方面国内外研究进展以及在华北农田作物水分利用过程中存在的限制水分利用效率提升因素进行总结分析, 以期为提高华北严重缺水区主要作物农田水分利用效率提供参考。

1 调控作物耗水过程, 提高水分利用效率

1.1 水氮调控提高叶片水平水分利用效率

土壤蒸发和作物蒸腾构成了农田耗水, 单位耗水形成的干物质或经济产量定义为水分利用效率或水分生产率, 可在 3 个层次上描述: 叶片、植株和群体水平。叶片水平水分利用效率(WUE_L)定义为叶片光合速率与蒸腾速率的比值, 与植物生理功能有最直接的关系, 可反映植物气体代谢功能及植物生长与水分利用之间的数量关系, 是提高大田水分利用效率的生理基础。叶片光合作用与蒸腾作用是两个同时进行的气体交换过程, 气孔作为气体交换的门户, 其行为调节和控制光合与蒸腾, 光合与蒸腾两者一起决定着叶片水平上的水分利用效率, 如何协调两者间的关系, 以最少的水分消耗获得最多的光合产物, 是农田节水高效研究中的热点和难点^[5-6]。

很多研究显示, 叶片蒸腾速率与气孔导度呈直线关系, 但光合速率与气孔导度的关系由于受气孔

和内部传导的双重影响表现为抛物线。很多节水技术的产生就是依赖于这种植物蒸腾和光合作用对气孔导度依赖性的差异, 减少叶片奢侈蒸腾耗水, 实现节水目标, 如分根交替灌溉技术, 通过交替控制部分根系干燥、部分根系湿润, 以利用作物部分根系处于水分胁迫时产生的根源信号供给地上部叶片, 以调节气孔保持最适开度, 提高蒸腾效率^[7-9]。

由于光合和蒸腾是两个复杂的生理过程, 很难确定叶片水平怎样的 WUE_L 是最佳状态。Wright 等^[10]对 430 种 C₃ 植物研究发现, WUE_L 变化范围为 $0.022 \sim 0.084 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 很多因素决定了为何有些植物的 WUE 高, 而有些很低。Hetherington 和 Woodward^[11]发现影响 WUE_L 高低的决定因素之一是蒸腾速率, 蒸腾速率超过 $0.4 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的植物 WUE_L 都较低。已经形成共识的蒸腾降低叶片温度和通过蒸腾的水分传输吸收土壤矿物质的作用对植物都非常重要, 但却不能完全解释作物蒸腾的一些行为, 如午休现象、夜间存在的蒸腾现象、蒸腾速率经常超过作物正常生理需求^[12]。据此, Cramer 等^[6]提出了另外一个假设, 作物蒸腾失水带来根系吸水, 根系吸水带来土壤中的水分流动, 使土壤中的养分通过水分流动扩散到根际, 否则土壤中根系与土壤养分的直接接触很少, 这些养分很难满足作物的养分需求, 必须通过土壤中的质流或扩散把养分带到根系表面, 进而认为通过蒸腾速率调控也是满足作物养分需求的重要手段。

如果作物通过蒸腾调控养分获取, 那么土壤养分含量必然会在一定程度上调控蒸腾速率。养分调控蒸腾速率的可能性就会引起作物为了增加养分吸收而增加蒸腾速率, 这样会导致 WUE_L 的降低, 从而形成养分利用率和 WUE_L 互为制约的局面^[10,13], 并进一步明确了养分调控植物水分传输可能是通过与养分吸收相关的信号调控机制来进行的^[14-15], 其中作物通过水通道蛋白活性调控根系水流对养分的反应已得到证实, 养分亏缺会导致根系水力传导度的提高^[16], 也就是养分亏缺条件下更利于根系吸水, 而养分充足情况下则相反^[17]。但不同养分对气孔导度的影响存在着一定的差异, 如土壤中 NH_4^+ 浓度对水分传导度影响不显著, 而土壤中 NO_3^- 浓度与气孔导度呈双曲线关系, 在养分亏缺状态下, 随着 NO_3^- 浓度的增加而增加, 达到最大; 再随着 NO_3^- 浓度的进一步增加而下降; 当 NO_3^- 在一定水平之上时, 会引起由养分浓度增加导致的气孔导度的减少, 而提高蒸腾效率。 NO_3^- 浓度变化对根系水力传导度的影响可影响土壤中因为根系吸水引起的质流, 从而影响其他养分对作物的有效性^[6]。

提高叶片水平蒸腾效率对提高农田水分利用效率有重要作用。蒸腾导致的土壤质流(mass flow)使土壤养分和水分对作物蒸腾效率产生相互影响。有效管理土壤水分养分,提高蒸腾效率对节水农业有重要意义。目前,国内外关于根层水分调控减少作物奢侈蒸腾的机理和技术研究较多^[9,18],而关于水分与养分如何交互作用影响根系吸水的传输导度和叶片水平上的 WUE_L 开展的研究还较少^[19-20],而这一方面的深入研究对未来进一步提高农田水分利用效率有极大促进作用。

对于华北平原的冬小麦,由于其生长期降水少,冬小麦耗水的主要来源除降水和灌溉外,播前土壤储水的有效利用对冬小麦高产非常关键,但农田中经常存在根系分布、养分分布和水分分布不协调的状况,例如冬小麦灌浆期间主要利用下层土壤水分,而根系主要分布在土壤上层,养分也主要集中在耕层土壤中,这时出现的水分、养分和根系的错位现象是否存在对作物不利的影响?根系在不同位置吸收同样水分对作物的影响是否相同?在作物不同生育期根系主要吸水层养分浓度维持怎样的状态对提高作物蒸腾效率更有利?回答这些问题将对华北农田有效养分水分管理提供重要依据。

1.2 作物耗水过程调控,提高产量水平水分利用效率

国内外很多研究显示,作物水分利用效率的提高是与作物生长发育过程密切相关的^[21-23],通过外部环境调控实现作物生长过程中最经济和最优化的干物质形成和分配是提高作物水分利用效率的一个重要途径。对于地上部分,国内外很多研究显示通过农田水分调控可提高干物质向籽粒方面的转化效率,特别是研究发现开花后适度水分亏缺利于茎秆中储存的干物质向籽粒形成的转移,而提高收获指数^[18,24],并可通过优化农田管理取得最大生物量和最优的收获指数^[25]。但对于生育期受到限制的作物,生物量和产量并非直线关系,在水分亏缺条件下怎样优化农田管理,取得最佳生物量和收获指数,并与地下部分根系取得优化平衡,也是实现农田节水潜力的一个重要调控手段。

优化的灌溉制度既不会供水太多造成深层渗漏,也不会供水太少而使植物产生严重的水分亏缺。优化灌溉制度制定的目标是在提高农田收益的同时,减少灌溉用水量和灌溉的能耗,增加产量和产出。一般情况下作物产量与总蒸散量之间存在一个直线或类似于直线的关系,也就是说随着植物蒸腾量的增加,产出也增加,当达到最大蒸腾量时,产量也达到最大。特别是对于以收获整个植物体为经济产出的作物或植物,这个直线关系更明显,如苜蓿,

其茎叶均是产出的一部分^[26]。而对于粮食作物如小麦,产出主要看其籽粒产量,总蒸散与籽粒产量的关系是一种曲线形式,开始当总蒸散量小时,随着蒸散量的增加,产量明显增加,而当蒸散量增加到一定程度,产量随蒸散量增加的幅度放缓,进而产量达到最高水平,而这时的蒸散量并不是最高,最高蒸散量并不对应最高产量。因此针对一些植物或作物,为了达到最优产出,供水不一定完全满足其蒸散需要。

20 世纪 80 年代初,许多国家研究工作者放弃了传统丰产灌溉研究,转向节水型劣态或亚劣态试验研究,结果表明与丰产灌溉模式相比,节水灌溉下作物产量降低并不严重。近年来调亏灌溉(regulated deficit irrigation)研究进展很快,根据灌溉对象生长发育规律及生产的实际需要,有目的地不充分供给水分,使作物经受水分胁迫,在特定时期限制作物某些方面的生长发育,达到既节水又增产的目的^[27]。许多研究也表明了水分亏缺并不总是降低产量,适度水分亏缺反而会提高作物产量和水分利用效率,这是因为作物对适度水分亏缺产生了补偿或超补偿效应,这种补偿效应经常表现在作物受旱后复水,若干生理功能超过一直充足供水的生理功能,另外在作物受旱期间,虽然生长受到一定抑制,但可能强化了能量代谢和一些生物合成,增加了光合产物向经济产量的转化,提高了经济系数。

调亏灌溉不仅减少了生育期的总灌水量,对产量没有或有很小的影响,产品品质有一定的改善和提高。调亏灌溉更适合于生长期长的果树。对于一些果树调亏灌溉可以有效地控制果树的营养生长,减少修剪量,增加可溶性固体浓度和果实生长前期的淀粉量,增加果实硬度,改善果实品质。对于大多数的果树,均存在一个或一些时期,当灌溉水量减少到正常灌溉水量的一半时也不会对产量产生影响;而在另一些时期,微小的水分亏缺就会产生很大的影响,这时需要最大可能地减少水分亏缺的发生。这些时间与果树的生长发育期密切相关,比如梨、油桃、杏和桃的果实缓慢膨大期均对水分亏缺不敏感,这个时期在开花后的 4 周到收获前的 3~5 周之间,叫做调亏灌溉时期。在收获前的 3~5 周,是果实的急剧膨大时期,对水分亏缺非常敏感。在调亏灌溉时期,灌溉量可以很少,果园的蒸散量可能只有水分供应充足时蒸散量的 30%~40%。减少的蒸散量就是一种节水措施。何时实施调亏和调亏期间的土壤湿度要根据不同作物种类、区域气候特点和土壤情况决定。

除调亏灌溉外,限水灌溉、非充分灌溉、局部

灌溉等都有别于传统的灌溉概念,使以往丰水高产型的田间管理向节水优质高产的田间管理转变。控制性分根交替灌溉,有别于传统的灌水方法,不追求田间作物根系活动层的充分和均匀湿润,强调在土壤垂直剖面或水平面的某个区域保持干燥,而只让一部分区域湿润,交替控制部分根系区域干燥、部分根系区域湿润,以利于通过交替使不同区域的根系经受一定程度的水分胁迫锻炼,刺激根系吸收补偿功能,即作物部分根系处于水分胁迫产生的根源信号脱落酸传输到地上部分叶片,以调节气孔保持最佳开度,达到不牺牲作物光合产物积累而大量减少奢侈蒸腾耗水而节水的目的。同时还可以减少再次灌水间隙期间棵间土壤湿润面积,减少棵间蒸发损失,因湿润区向干燥区的侧向水分运动而减少深层渗漏^[8]。

华北地区中国科学院栾城农业生态系统试验站多年的试验结果显示,随着耗水量增加,冬小麦抽穗前、收获期和抽穗后的干物质积累随蒸散量增加而增加,当增加到一定程度,生物量达到最高后,不再随耗水量增加而增加。这说明在北方冬小麦生育期比较短的条件下,最优生物量的取得不需要充分水分供应。而冬小麦最终产量与收获期的生物量关系呈二次曲线关系,在总生物量低时,冬小麦产量随生物量增加直线递增;当冬小麦生物量达到一定水平后,产量不再增加,反而下降,说明冬小麦最高产量的取得不需要达到最大生物量。同时作物经济产量与收获指数关系密切。研究显示,在现在产量水平下,冬小麦最高产量可在最大耗水量的 84% 左右,据此制定的冬小麦实施调亏灌溉比当地普遍使用的灌溉制度可减少生育期灌溉次数 1~2 水,水分利用效率提高 8%~10%^[28-29]。

因此,在华北粮食生产过程中,通过调控有限灌溉农田水分的时空分布,优化地上、地下干物质形成、分配,提高单位农田耗水的生产效率,是充分发挥农田节水潜力的一个重要途径。

2 根系调控与提高土壤水分利用效率

根系调控提高土壤水分利用效率研究方面国内外已进行了很多研究,集中在调控土壤环境促进根系生长、利用上下茬作物的搭配促进根系深扎、提高单位根长的吸水速率、降低根系吸水阻力、增强根系吸水与表层土壤蒸发的竞争力等方面,也就是通过调控根系增加土壤储水的可利用量,这对于旱作或灌溉水源不足区域的农业生产有积极意义。

作物的根系类型如种子根、次生根等发挥的作用各不相同。根系的发育和功能是一个不断对外界

响应的过程,根系通过生长和分布的调整适应土壤环境和水分养分的空间差异,来影响作物对土壤资源的吸收利用。作物对土壤水分吸收利用,不仅受根系吸水水力特性影响,根系大小和所占的空间对土壤水对作物的有效性起决定性作用^[30-31]。特别是随着水资源短缺的加剧,提高作物根系获得土壤水分能力以提高作物抗旱性显得尤为重要^[32]。Kirkegaard 等^[33]发现在澳大利亚旱作条件下冬小麦 1.35~1.85 m 土层中多吸收 10.5 mm 的水分,就能增产 0.62 t·hm⁻²。Hund 等^[34]提出了 3 个与作物抗旱能力相联系的根系特征:总根长、95%根系所占的土层深度和深层根系所占的比例,明确了深层根系对作物抗旱能力提升的重要性。

Liao 等^[35]的研究显示:作物地上部分与地下部分是密切相关的。Siddique 等^[36]发现过去的小麦品种比现代小麦品种的根重和根冠比大,是选育矮秆品种和高收获指数品种的必然结果。Bertholdsson 和 Brantestam^[37]通过研究北欧 100 年来大麦育种对根系和地上部分的影响结果显示,20 世纪 50 年代前的品种种子根的长度没有差异,之后随着新品种的培育,种子根长度降低,这与开始大量使用化肥有关,化肥的使用可能导致作物根长的降低。当土壤氮、磷充足,特别是后者,根系的大小对作物的影响很小。Bertholdsson 和 Brantestam^[37]同时也发现随着新品种的更替,根重降低,但根长的降低与根重相比要小的多,主要是毛根长度增加,这样作物就能把更多的光合产物用于地上部分,而毛根长度的增加使根系与土壤接触面积增大,加强其吸收水分和养分的能力。这样虽然根重降低了,但根系吸收水分和养分的能力并未受到影响^[36]。

虽然作物根系生长特点是由其遗传特点决定的,但根系是活的可塑性器官,随着生境变化,根系生长发育和在土壤中分布会发生显著改变。对作物根系有影响的主要土壤因素包括土壤湿度、机械力度、土壤肥力等^[38-40]。一般来说灌溉良好的作物或群体比干旱条件下生长的作物根系要大的多,经常降水但次降水量少、经常灌溉等使作物根系生长的较浅。作物根系如作物地上部分一样,在土壤肥力高的条件下,根系更发达,施肥位置的根系比没有施肥位置的根系多和密集。很多研究显示,当根系生长遇到一个紧实土层时,在紧实土层上根系生长增多,在其以下土层根系生长明显减少,影响根系充分利用土壤水分和养分^[41-42],进而导致作物生长和产量降低^[43-45]。Gregorich 等^[46]发现土壤压实经常导致作物产量降低,通过增加养分来弥补压实的影响,虽然可带来产量提高,但也存在着养分淋失的风险。

McLaughlin 等^[47]发现增加氮供应并不能完全消减压实土壤对作物氮吸收的影响。

良好的作物根系系统是维持作物产量的根本,特别是在土壤水分或养分条件不能满足作物生长要求时^[30-31]。作物根系生长发育及其在土壤中分布受到土壤物理、化学和生物特性的影响。在土壤物理性质方面,土壤水分、土壤通气状况和土壤机械阻力是影响根系生长的主要因素,而这些因素存在着明显的交互作用,当土壤变干、水势降低时,土壤机械阻力显著增加^[39-40]。Bengough 等^[31]报道,在没有水分亏缺条件下,土壤阻力大于 0.8~2 MPa 时,根系生长降低一半;在没有机械阻力条件下,土壤基质势降低到 -0.5 MPa 时,根系生长也降低一半。通过对 19 种不同质地土壤分析,在土壤基质势为 -10 kPa 时,只有 10% 的土壤穿透阻力大于 2 MPa,而当土壤基质势降低到 -200 kPa 时,有 50% 土壤穿透阻力大于 2 MPa,表明即使是在较好土壤水分条件下,对于大多数土壤,机械阻力也是限制根系生长的主要因素。而耕作压实对土壤结构和物理性质产生明显影响,特别是增加了土壤机械阻力,从而影响根系生长和分布。很多研究显示,当根系生长遇到一个紧实土层时,在紧实土层上根系生长增多,在其以下土层根系生长明显减少,影响根系充分利用土壤水分和养分^[41-42],进而导致作物生长和产量降低^[43-45]。

近 20~30 年来华北农业耕作措施发生了极大变化,大型拖拉机和配套机具不断涌现,在农田机械化程度提高的同时,由于耕作机械质量大、农田土壤常年被积累碾压,超出土壤自身承载力,结构发生变化,导致硬度和容重增加,破坏了水、气、热传输条件,阻碍了作物生长,影响产量,还会加剧土壤侵蚀^[48-52]。土壤压实已成为威胁作物产量和环境质量的普遍问题,特别是耕层以下土壤,积累压实作用长期存在,很难靠自然力恢复^[53-54]。随着农用拖拉机功率和车载质量愈来愈大,在作物生长期多次进地,轮胎对土壤碾压,特别是当土壤湿度较大时,更易造成土壤下沉、密度增加、孔隙率降低、机械阻力增加等,使自然对土壤的调节能力如冻融和干湿交替难以使土壤环境恢复到适于作物生长的程度。土壤机械压实程度主要受轮胎内压、轴承和土壤含水量影响,对于华北冬小麦-夏玉米一年两作种植制度,冬小麦强调播种时底墒充足,这样夏玉米收获、秸秆粉碎、旋耕或深耕等机械作业大多在土壤墒情好的条件下进行,更加重了机械作业对土壤的压实程度。

很多研究报道,通过不同耕作措施如少耕、变换耕作深度、深耕深松、固定机械作业通道等,可

减少土壤压实,对作物产生有利影响^[48]。但耕作措施影响深度有限,对下层土壤的压实很难破除。通过适当上下茬作物搭配创造利于根系在土壤中生长的环境是调控作物根系生长的一个途径^[55-56]。不同作物之间不仅根系形态和结构差异很大,而且受环境影响的程度不同,例如单子叶和双子叶植物根系对土壤穿透能力存在差异,这与根系表皮下是否存在纤维鞘有关,也与植物内部生长调节因子有关^[56]。这样利用上茬作物根系的“生物钻孔”(bio-drilling)功能,使下茬作物的根系能够在上茬作物根系形成的孔隙中生长,使其能够穿过不良土层,为下茬作物充分利用土壤水分提供有利条件。很多试验表明好的上下茬作物搭配能够提高水分利用效率^[30,57-58]。

因此,在华北对于压实严重且影响作物生长的土壤上,研究深耕深松结合轮作制度改良上层和下层土壤压实,促进根系生长,对改善长期大型机械耕种可能对作物产生的不利影响有重要意义。

3 遗传改良提升作物水分利用效率

作物本身的 WUE 高低是由其遗传特性、环境因素和管理水平交互影响的结果,而作物的遗传特性对 WUE 有明显影响。Zhang 等^[59]的试验结果显示,河北平原 20 世纪 70 年代到现在大面积应用的冀麦系列品种种植在现在同样条件下,现在的新品种产量比过去的品种平均每年提高 1%、WUE 平均每年提升 0.5%,产量和 WUE 的提高与冬小麦收获指数提高、根冠比减少和生育进程提前密切相关。现代品种间也存在着明显水分利用效率的差异,选择节水高产品种是提升农田水分利用效率的一个重要途径。

人们从很早以前就发现不同作物如 C3、C4、CAM 之间蒸腾效率存在着显著差异,而认为同一作物之间蒸腾效率相近,但近年来的试验不仅从理论上而且在田间均证实了不同品种之间具有遗传特征决定的 WUE 差异。Farquhar 和 Richards 等^[60-61]研究表明,光合过程中 ^{13}C 比值的相对变量(Δ)与 WUE 有显著负相关关系,据此选择高水分利用率的品种。但是由于测定 Δ 需要昂贵的同位素比值质谱仪,测定费用较高,一些科学家试图寻找 Δ 与农艺性状的关系,把作物的农艺性状与 WUE 相联系,如花生的比叶重与 Δ 呈显著负相关关系;另外一些研究报道作物幼苗活力、麦类作物开花日期、作物收获指数等均与 Δ 呈负相关关系,因而与 WUE 呈正相关关系。因此可根据作物的农艺性状与 WUE 的关系,确定哪些农艺性状与 WUE 存在正相关,哪些存在负相关,进而确定这些性状的控制基因,为选育高水分利用效率品种提供依据。如澳大利亚 CSIRO

的科学家正在选育适合澳大利亚干旱气候的高 WUE 的小麦品种, 印度科学家正在进行高 WUE 花生品种的筛选等。

通过品种改良提升作物产量一直是遗传育种学家努力的方向^[23], 通过遗传育种改良作物品种不仅提升了作物产量潜力, 也提高了作物水分利用效率。随着全球缺水危机的加剧, 培育在干旱条件下能取得较高产量的品种显得尤为重要^[62]。因此需要进一步加深作物抗旱特性的遗传背景研究。一些生理形态特征用于判断作物抗旱能力, 例如比叶面积、可溶性碳水化合物、开花日期、叶片水势、渗透调节、冠层温度、根系分布等^[62-67]。Foulkes 等^[68]发现, 在英国冬小麦在干旱条件下维持一定产量的特性与干旱条件下冬小麦旗叶持绿时间关系密切。

现代品种比过去品种水分利用效率高的一个重要原因是现代品种具有高收获指数^[36]或者高的地上部分生物量和高的收获指数^[21]。开花前作物维持高生长速率有利于增加单位面积上的粒数和增加碳水化合物的积累用于籽粒灌浆^[21]。Zhou 等^[69]研究发现华北冬小麦通过育种产量提高的主要原因是穗重增加、株高降低和收获指数提高。Siddique 等^[36]发现地中海气候下现代小麦品种水分利用效率优于过去品种的原因与现代品种较快的发育速度、开花日期提前、冠层结构改善和较高的收获指数密切相关。作物生理生态特征与作物水分利用效率的相关关系可以用于品种培育。例如在华北开花日期提前的冬小麦品种水分利用效率较高, 与华北冬小麦生育期特点有关, 华北冬小麦一般灌浆期间只有 1 个月, 生长发育速度快、开花日期提前的品种灌浆期长, 花后干物质积累多, 有更多的干物质可以转化为籽粒产量, 提高收获指数^[29]。

现代生物技术的发展有助于从分子水平上阐明作物抗旱性和高 WUE 的物质基础及其生理功能。利用现代生物技术, 已在植物水分利用效率基因分子标记、基因克隆和转基因、定向培育高水效品种等方面取得了可喜进展, 成为生物节水研究的前沿热点。同时, 利用外界环境, 如水、肥等调控作物的生理机能, 充分发挥作物本身的节水潜力也成为生物节水技术的重要组成部分。

近年来华北主要作物冬小麦和夏玉米通过品种更新来实现水分利用效率提高的幅度在减小, 节水品种高水分利用效率主要来源于产量水平的不断提高, 而作物生理耗水量的减少幅度较小。因此, 急需通过高水效品种选育突破, 降低品种的生理需水量, 实现进一步增产节水目标。

4 小结

上述国内外研究进展显示, 农田水分、养分和耕作栽培管理措施的优化应用对于提高农田水分利用效率有重要意义。华北是我国重要粮食产区, 水资源严重亏缺, 很多区域粮食生产是靠超采地下水为代价, 导致部分区域浅层地下水面临枯竭, 是区域农业持续发展的最大威胁。华北粮食生产中一方面存在着水资源短缺, 而另一方面, 还存在着水的浪费, 作物水分利用效率较低, 平均小麦水分利用效率为 $1.01 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$, 玉米为 $1.51 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ ^[70]。Zwart 和 Bastiaanssen^[1]的研究显示世界先进水平小麦水分利用效率为 $1.7 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$, 玉米为 $2.7 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$, 与先进水平相比, 还存在着巨大的节水潜力。在肥料使用方面, 本区域小麦-玉米轮作体系, 每年平均施氮量已超过 $400 \text{ kg}(\text{N}) \cdot \text{hm}^{-2}$, 个别田块已高达 $500 \text{ kg}(\text{N}) \cdot \text{hm}^{-2}$ 。肥料消费日益增长、而粮食产量却徘徊不前, 致使资源浪费和环境问题日益突出。20 年来机械化发展带来的大中型机械作业和长期秸秆还田导致土壤养分表聚、犁底层上移及紧实度增加, 这些因素对作物根系生长产生不利影响, 同时也影响着农田水肥的高效利用。因此, 通过水氮调控作物叶片和群体耗水过程、根系调控提高土壤水分的有效性和遗传改良提升作物水分利用效率, 对华北农田节水研究有重要意义。

参考文献

- [1] Zwart S J, Bastiaanssen W G M. Review of measured crop water productivity values for irrigated wheat, rice, cotton and maize[J]. *Agric Water Manage*, 2004, 69(2): 115-133
- [2] Wallace J S. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, 82(1/3): 105-119
- [3] Fereres E, Soriano M A. Deficit irrigation for reducing agricultural water use[J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(2): 147-159
- [4] Sadok W, Sinclair T R, Sparks D L. Crops yield increase under water-limited conditions: Review of recent physiological advances for soybean genetic improvement[J]. *Adv Agron*, 2011, 113: 325-349
- [5] 王会肖, 刘昌明. 作物光合、蒸腾与水分高效利用的试验研究[J]. *生态农业学报*, 2003, 14(10): 1632-1636
Wang H X, Liu C M. Experimental study on crop photosynthesis, transpiration and high efficient water use[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(10): 1632-1636
- [6] Cramer M D, Hawkins H J, Verboom G A. The importance of nutritional regulation of plant water flux[J]. *Oecologia*, 2009, 161(1): 15-24
- [7] 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
- [8] Kang S Z, Zhang J H. Controlled alternate partial root-zone irrigation: Its physiological consequences and impact on water use efficiency[J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(407): 2437–2446
- [9] Dodd I C. Rhizosphere manipulations to maximize ‘crop per drop’ during deficit irrigation[J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(9): 2454–2459
- [10] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Least-cost input mixtures of water and nitrogen for photosynthesis[J]. *Am Nat*, 2009, 161(1): 98–111
- [11] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change[J]. *Nature*, 2003, 424(6941): 901–908
- [12] Howard A R, Donovan L A. Helianthus nighttime conductance and transpiration respond to soil water but not nutrient availability[J]. *Plant Physiol*, 2007, 143(1): 145–155
- [13] Lambers H, Chapin F S III, Pons T L. *Plant physiological ecology*[M]. New York: Springer, 2008
- [14] Gloser V, Zwieniecki M A, Orians C M, et al. Dynamic changes in root hydraulic properties in response to nitrate availability[J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(10): 2409–2415
- [15] Wilkinson S, Bacon M A Z, Davies W J. Nitrate signalling to stomata and growing leaves: Interactions with soil drying, ABA, and xylem sap pH in maize[J]. *J Exp Bot*, 2007, 58(7): 1705–1716
- [16] Maurel C, Verdoucq L, Luu D T, et al. Plant aquaporins: membrane channels with multiple integrated functions[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59(1): 595–624
- [17] Neill S, Barros R, Bright J, et al. Nitric oxide, stomatal closure and abiotic stress[J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(2): 165–176
- [18] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Postanthesis water deficits enhance grain filling in two-line hybrid rice[J]. *Crop Sci*, 2003, 43(6): 2099–2108
- [19] 张志亮, 张富仓, 郑彩霞, 等. 土壤水分与氮营养对果树幼苗生长和水分传导的影响[J]. *农业工程学报*, 2009, 25(6): 46–51
- Zhang Z L, Zhang F C, Zheng C X, et al. Effects of soil water and nitrogen nutrition on growth and hydraulic conductivity of fruit tree seedling[J]. *Transactions of the CSAE*, 2009, 25(6): 46–51
- [20] Pandey R K, Maranville J W, Admou A. Deficit irrigation and nitrogen effects on maize in a Sahelian environment. I. Grain yield and yield components[J]. *Agric Water Manage*, 2000, 46(1): 1–13
- [21] Shearman V J, Sylvester-Bradley R, Scott P K, et al. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK[J]. *Crop Sci*, 2005, 45(1): 175–185
- [22] Zhang X Y, Chen S Y, Liu M Y, et al. Improved water use efficiency associated with cultivars and agronomic management in the North China Plain[J]. *Agron J*, 2005, 97(3): 783–790
- [23] Cattivelli L, Rizza F, Badeck F, et al. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics[J]. *Field Crops Res*, 2008, 105(1/2): 1–14
- [24] Yang J C, Zhang J H, Wang Z Q, et al. Activities of starch hydrolytic enzymes and sucrose-phosphate synthase in the stems of rice subjected to water stress during grain filling[J]. *J Exp Bot*, 2001, 52(364): 2169–2179
- [25] Pandey R K, Maranville J W, Chetima M M. Deficit irrigation and nitrogen effects on maize in a Sahelian environment: II. Shoot growth, nitrogen uptake and water extraction[J]. *Agric Water Manage*, 2000, 46(1): 15–27
- [26] Hanson B, Schwankl L, Fulton A. *Scheduling irrigations: When and how much water to apply*[M]. Davis: University of California Irrigation Program, 1999
- [27] Kang S Z, Shi W J, Zhang J H. An improved water-use efficiency for maize grown under regulated deficit irrigation[J]. *Field Crops Res*, 2000, 67(3): 207–214
- [28] Zhang X Y, Pei D, Hu C S. Conserving groundwater for irrigation in the North China Plain[J]. *Irrigation Science*, 2003, 21(4): 159–166
- [29] Zhang X Y, Chen S Y, Sun H Y, et al. Dry matter, harvest index, grain yield and water use efficiency as affected by water supply in winter wheat[J]. *Irrig Sci*, 2008, 27(1): 1–10
- [30] Gewin V. Food: An underground revolution[J]. *Nature*, 2010, 466(7306): 552–553
- [31] Bengough A Glyn, McKenzie B M, Hallett P D, et al. Root elongation, water stress, and mechanical impedance: A review of limiting stresses and beneficial root tip traits[J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(1): 59–68
- [32] Cresswell H P, Kirkegaard J A. Subsoil amelioration by plant roots—the process and the evidence[J]. *Aust J Soil Res*, 1995, 33(2): 221–239
- [33] Kirkegaard J A, Lilley J M, Howe G N, et al. Impact of subsoil water use on wheat yield[J]. *Aust J Agric Res*, 2007, 58(4): 303–315
- [34] Hund A, Nathineer R, Liedgens M. Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance[J]. *Plant Soil*, 2009, 318(1/2): 311–325
- [35] Liao X Y, Chen T B, Lei M, et al. Root distributions and elemental accumulations of Chinese brake (*Pteris vittata* L.) from As-contaminated soils[J]. *Plant Soil*, 2004, 261(1/2): 109–116
- [36] Siddique K H M, Belford R K, Tennant D. Root: Shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a Mediterranean environment[J]. *Plant Soil*, 1990, 121(1): 89–98
- [37] Bertholdsson N O, Brantestam A K. A century of Nordic barley breeding—Effects on early vigour root and shoot growth, straw length, harvest index and grain weight[J]. *Euro J Agro*, 2009, 30(4): 266–274
- [38] Skinner R H, Comas L H. Root distribution of temperate forage species subjected to water and nitrogen stress[J]. *Crop Sci*, 2010, 50(5): 2178–2185
- [39] Whalley W R, Leeds-Harrison P B, Clark L J, et al. Use of effective stress to predict the penetrometer resistance of unsaturated agricultural soils[J]. *Soil Tillage Res*, 2005, 84(1): 18–27
- [40] Whitmore A P, Whalley W R. Physical effects of soil drying on roots and crop growth[J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(10): 2845–2857
- [41] Hamza M A, Anderson W K. Soil compaction in cropping systems: A review of the nature, causes and possible solutions[J]. *Soil Tillage Res*, 2005, 82(2): 121–145

- [42] Calonego J C, Rosolem C A. Soybean root growth and yield in rotation with cover crops under chiseling and no-till[J]. *Europ J Agron*, 2010, 33(3): 242–249
- [43] Siegel-Issem C M, Burger J A, Powers R F, et al. Seedling root growth as a function of soil density and water content[J]. *Soil Sci Soc Am J*, 2005, 69(1): 215–226
- [44] Ragassi C F, Favarin J L, Shiraishi F A, et al. Effect of deep soil compaction alleviation on the production of potato crop[J]. *Hortic Brasileira*, 2009, 27(4): 484–489
- [45] Botta G, Tolon-Becerra A, Lastra-Bravo X, et al. Tillage and traffic effects (planters and tractors) on soil compaction and soybean (*Glycine max* L.) yields in Argentinean pampas[J]. *Soil Tillage Res*, 2010, 110(1): 167–174
- [46] Gregorich E G, Lapen D R, Ma B L, et al. Soil and crop response to varying levels of compaction, nitrogen fertilization, and clay content[J]. *Soil Sci Soc Am J*, 2011, 75(4): 1483–1492
- [47] McLaughlin N, Lapen D, Gregorich E, et al. Field demonstration of soil compaction[C]. *CSAE Pap. Can. Soc. of Biol. Eng.*, Winnipeg, MB, 2003, 203–231
- [48] 张兴义, 隋跃宇. 农田土壤机械压实研究进展[J]. *农业机械学报*, 2003, 36(6): 122–126
Zhang X Y, Sui Y Y. International research trends of soil compaction induced by moving machine during field operations[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2003, 36(6): 122–126
- [49] 张少良, 张兴义, 崔战利. 美国为避免土壤机械压实而采取的农机措施[J]. *农机化研究*, 2006(11): 22–24
Zhang S L, Zhang X Y, Cui Z L. The development of agricultural tractor design for avoiding soil compaction induced by vehicles traffic in United States of America[J]. *Journal of Agricultural Mechanization Research*, 2006(11): 22–24
- [50] Lipiec J, Hatano R. Quantification of compaction effects on soil physical properties and crop growth[J]. *Geoderma*, 2003, 116(1/2): 107–136
- [51] Bertolino Ana V F A, Fernandes N F, Miranda J P L, et al. Effects of plough pan development on surface hydrology and on soil physical properties in Southeastern Brazilian plateau[J]. *J Hydro*, 2010, 393(1/2): 94–104
- [52] Tullberg J. Reduce soil damage for more sustainable crop production[J]. *Nature*, 2010, 466(7309): 920
- [53] Jones R J A, Spoor G, Thomasson A J. Vulnerability of subsoils in Europe to compaction: a preliminary analysis[J]. *Soil Tillage Res*, 2003, 73(1/2): 131–143
- [54] Batey T. Soil compaction and soil management—a review[J]. *Soil Use Manage*, 2009, 25(4): 335–345
- [55] Chen G H, Ray R R. Penetration of cover crop roots through compacted soils[J]. *Plant Soil*, 2010, 331(1/2): 31–43
- [56] Bengough A G, Mullins C E. Mechanical impedance to root growth: a review of experimental techniques and root growth responses[J]. *J of Soil Sci*, 1990, 41(3): 341–358
- [57] Materechera S A, Alston A M, Kirby J M, et al. Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil[J]. *Plant Soil*, 1992, 144(2): 297–303
- [58] Izumi Y, Yoshida T, Iijima M. Effects of subsoiling to the non-tilled field of wheat-soybean rotation on the root system development, water uptake, and yield[J]. *Plant Pro Sci*, 2009, 12(3): 327–335
- [59] Zhang X Y, Chen S Y, Sun H Y, et al. Water use efficiency and associated traits in winter wheat cultivars in the North China Plain[J]. *Agric Water Manage*, 2010, 97(8): 1117–1125
- [60] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. *Annu Rev Plant Physio*, 1989, 40: 504–537
- [61] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1984, 11(6): 539–552
- [62] Lilley J M, Fukai S. Effect of timing and severity of water deficit on four diverse rice cultivars. I. Root pattern and soil water extraction[J]. *Field Crops Res*, 1994, 37(3): 205–213
- [63] O'Toole J C, Moya T B. Genotypic variation in maintenance of leaf water potential in rice[J]. *Crop Sci*, 1978, 18(5): 873–876
- [64] Pantuwan G, Fukai S, Cooper M, et al. Yield response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to drought under rainfed lowland: 3. Plant factors contribution to drought resistance[J]. *Field Crops Res*, 2002, 73(2/3): 181–200
- [65] Fischer R A, Rees D, Sayre K D, et al. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies[J]. *Crop Sci*, 1998, 38(6): 1467–1475
- [66] Pantuwan G, Fukai S, Cooper M, et al. Yield response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to drought under rainfed lowlands: Part 1. Grain yield and yield components[J]. *Field Crops Res*, 2001, 73(2/3): 153–168
- [67] Pantuwan G, Fukai S, Cooper M, et al. Yield response of rice (*Oryza sativa* L.) genotypes to drought under rainfed lowlands: Part 2. Selection of drought resistant genotypes[J]. *Field Crops Res*, 2001, 73(2/3): 169–180
- [68] Foulkes M J, Sylvester-Bradley R, Weightman R, et al. Identifying physiological traits associated with improved drought resistance in winter wheat[J]. *Field Crops Res*, 2007, 103(1): 11–24
- [69] Zhou Y, He Z H, Sui X X, et al. Genetic improvement of grain yield and associated traits in the Northern China Winter Wheat Region from 1960 to 2000[J]. *Crop Sci*, 2007, 47(1): 245–253
- [70] 李保国, 彭士琪. 1998—2007 年中国农业用水报告[M]. 北京: 中国农业出版社, 2009
Li B G, Peng S Q. Report on agricultural water use during 1998—2007 in China[M]. Beijing: Agricultural Publishing House, 2009