

·学科进展与展望·

生物节水研究现状及展望

山 仑^{1,2*} 邓西平^{1,2} 张岁岐²

(1 中国科学院、水利部水土保持研究所,杨凌 712100; 2 西北农林科技大学,杨凌 712100)

[摘要] 在全球范围内,干旱是限制作物生产力的重要环境因子,提高作物的水分利用效率倍受人们关注,提高单位水量的生产率是缺水地区农业面临的严峻挑战。除了节水灌溉和水土保持耕作技术之外,深入了解那些限制和调控作物产量的重要因素,有助于人们准确地鉴定和筛选生理和育种性状,从而有可能在水分有限条件下,大幅度提高作物水分利用效率和抗旱性。生物节水就是实现上述目标的一个重要途径。生物节水的机理就是通过遗传改良和生理调控来提高水分利用效率。加强生物节水的机制与途径的研究,无疑会为节水作物品种的选育开拓新的思路,同时也将为节水灌溉和旱作栽培提供新的科学依据和技术。

[关键词] 生物节水,水分利用效率,耐旱性,生理调控,节水育种

1 生物节水在节水农业中的地位

人类面临的第一个生态问题就是水的亏缺。在各种自然灾害中,旱灾居于首位。我国水资源总量为2.8万亿 m^3 ,居世界前列,但人均和亩均水资源量仅约为世界平均水平的1/4和1/2,而且地区分布很不平衡。长江流域以北地区,耕地占全国耕地的65%,而水资源仅占全国水资源总量的19%。目前,全国正常年份缺水400亿 m^3 ,其中农业缺水约300亿 m^3 。不但水量缺,水污染状况也日趋严重。2005年初监测显示,七大江河遭污染河段已达53.3%,特别是北方黄、淮、海流域既是我国缺水最为严重的地区,也是水污染最严重的地区。由于农业是用水大户,其用水量约占全国用水总量的70%,因此,为了应对日趋严重的缺水形势,建立节水型社会,特别发展节水农业是一种必然选择。

节水农业适宜于在所有从事农业的地区推行,但主要是指在干旱、半干旱和半湿润地区充分利用自然降水的基础上高效利用灌溉水的农业。节水农业要实现的主要目标是:在保持农业生产以正常速度增长的同时如何做到充分利用当地自然降水和大幅度地减少灌溉用水,从而维持水资源的区域平衡和促进农业可持续发展。

农业节水是一项系统工程,包括:水资源时空调节,充分利用自然降水,高效利用灌溉水,以及提高植物自身水分利用效率多个方面,其科学目标可概括为提高水资源利用率和利用效率。在具体实施中要力求提高下述比率:土壤储水量/降水量(灌溉量),耗水量/土壤储水量,蒸腾量/耗水量,生物量/蒸腾量,经济产量/生物量。为此,必须采取包括工程、农艺、生物等综合技术措施。其中,农业节水技术与生产过程紧密联系,投资少易于推广,同时适合于水浇地与旱地;工程节水措施虽然造价高,但由于技术规范,作用显著,不同国家在推行农业节水的初期阶段都处于主导地位;生物节水技术是按照作物需水规律制定的,它的直接作用是提高蒸腾水的利用效率,同时也是采取相应工程和农业节水措施的依据。特别是当水的流失、蒸发、渗漏得到有效控制,水的时空调节得到最大限度利用之后,提高植物自身的水分利用和抗旱性就显得更为重要,可视为进一步实现节水增产的潜力所在,也是节水农业中未知数最多的一个研究领域。

2 关于生物节水的概念及意义

作为科学用语,节水(Water Saving)与节水农业(Water Saving agriculture)一词是由我国研究者提出

* 中国工程院院士。

本文于2006年1月23日收到。

并倡导的,与国外常用提法;高效用水(Water efficient; efficient water use)意思相同,近年来已在国际学术交流中互用。

“生物节水”一语 1991 年在我国科技文献中出现,后有专文对此进行论述^[1,2]。生物节水与植物高效用水的意义相同,主要通过提高植物水分利用效率来实现,也与植物的抗旱特性密切相关。关于植物水分利用效率与抗旱性的关系,历史上曾有争议,现一般认为,两者相互联系,但非同一性状。2004 年第四届国际作物科学大会上 J. Passioura 则提出^[3],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^[3]。近年来国内研究者也强调加强水分利用效率研究的迫切意义,认为它属于从基础到应用的一个重要中间研究环节,有的作者还提出发展高水效农业的主张^[4]。以色列在节水农业方面取得的成就是世界公认的,他们将已取得的成就归结于通过采用管道输水和先进的灌水方法大幅度增加了农田蒸腾/蒸发,但是随着灌溉水利用系数普遍达到 0.9 左右,进一步的潜力似乎是有限的,因此他们认为,今后必须致力于提高蒸腾水的生产能力才能进一步在大量减少农业用水方面取得新的突破^[5]。如上所述,生物节水主要系指提高了植物的水分利用效率。水分利用效率(Water use efficiency),缩写 WUE,可在单叶、植株、群体层次上分别表达。按照生理学概念,WUE 系指植物消耗单位水量产出的同化量,通常以净光合速率(P_n)与蒸腾速率之比(P_n/T)来表示。另外,一定生育期内干物质积累量与蒸腾量之比,也属于 WUE 的表示方法。近年来,基于 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 比率与细胞间 CO_2 浓度及 WUE 有一定数量关系的原理,G. D. Farquhar 等提出了以碳同位素辨别率作为 C_3 植物快速鉴别 WUE 高低的技术得到应用^[6]。广义概念,即在田间群体水平上,WUE 通常以地上部干物质(产量)与蒸腾蒸发量之比($DW(\text{yd})/ET$)来表示,多用水量平衡法测定。近年来出现了更具广泛意义的术语:降水利用效率(Rainfall use efficiency of crop)^[7],以单位面积产量与其周期内降水量之比来表示,很显然,为提高降水利用效率必须与有效控制无效蒸发和水土流失等相联系,属于一个系统研究过程。2004 年出版的由 M. A. Bacon 主编的“Water Use Efficiency in Plant Biology”持有更全面的观点,该书序言中强调,这是

一部在分子、细胞、整株和群体水平上综合阐述水分利用效率生物学的专著。其中有些章节还涉及流域及生态系统^[8]。可以看出,WUE 不同层次上的表达有其共性(干物质量/耗水量),可以量化,但涉及领域广阔,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 与产量经常是正相关,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,在 WUE 与产量关系方面存在两个研究方向: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,实现后一个方向存在更多途径,实践中也更为可行。

3 生物节水——植物自身高效用水原理

水分亏缺在作物生长期是不可避免的,问题在于,要获得一定高产,允许作物水分亏缺到什么程度。在水分条件与作物产量的关系上,长期以来存在着两种不同的观点:一些研究者主张,任何时期、任何程度的水分不足都将造成作物减产,为了获得高产,整个生育期都必须保持充足供水,这就构成了目前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增产与节水更为有利,自 20 世纪 80 年代以来这一认识已不断为专门研究和生产实践所证实。现将这方面的有关研究进展归纳如下。

3.1 水分亏缺对不同生理过程的影响程度

水分亏缺对与产量形成密切有关的各个生理过程的影响程度和顺序不同,其中生长对干旱的反应最为敏感,物质运输最为迟钝,不很严重的干旱反而对其有促进作用。在轻度干旱条件下,叶片生长即受抑制,而光合作用仍可正常进行,覆水后反而有所升高;适度干旱条件下,小麦籽粒对花前花后光合产物的利用率均高于正常供水处理。干旱对禾谷类作物不同生理功能影响的先后顺序为:细胞扩张(生长)→气孔运动→蒸腾作用(水分散失)→光合作用(CO_2 同化累积)→物质运输(产物分配)。上述原理可在节水农业实践中加以利用。

3.2 作物不同发育阶段对水分亏缺的敏感性

作物不同发育阶段对水分亏缺的敏感性不同,存在需水临界期和供水临界期的问题。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,其他时期并非都要充分供水。研究表明:谷类作物从苗期到拔节前,轻度到中度干旱

后覆水对于生理、生长和产量可产生良好效果,如谷子的同化能力和干物质增长率可超过一直充足供水处理,同时光合速率的增加显著超过蒸腾速率的增加,因而显著提高了 WUE ;对于高粱而言,拔节前处于中等程度水分亏缺、随后覆水的处理与一直处于充足供水的对照相比,产量和 WUE 都有所提高,且覆水后保持了较高的水势和较低渗透势,其光合速率和气孔导度也超过了对照;玉米等作物的研究也取得了类似效果。上述结果说明,在作物对水分的非敏感期适当控水可产生有益作用,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。

3.3 不同作物种和品种对水分亏缺的反应

不同作物和品种对水分亏缺的反应存在明显差异,这集中表现在抗旱性和 WUE 的差异上。研究证明:作物种间 WUE 的差异十分显著,可达 2~5 倍,品种间 WUE 差异也很显著,近年研究表明:在小麦由 2n→6n 的进化过程中, WUE 有递增趋势,现代小麦栽培品种最高与最低相差 50% 以上,表现为水地品种>水旱地品种>旱地小麦。说明培育高 WUE 品种符合进化规律,是可能实现的。研究还证明,不同作物对田间变动水环境的适应能力有很大差别,在灌水量仅为充足供水一半的干湿交替条件下,小麦与马铃薯的产量与充分供水的处理无明显差异,但玉米减产严重,仅为充足供水处理的 1/3。

3.4 产量、耗水量(ET)水分利用效率(WUE)之间的关系

同一作物不同栽培条件下 WUE 可相差 10 倍。作物水分利用效率的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,说明限量供水是可行的。在宁夏半干旱山区的一项试验表明,当耗水量增大至 481 mm 时,籽粒产量最大值为 5.3 t/hm²,进一步增大 ET ,籽粒产量则呈下降趋势(邓西平,山仑,稻永忍,1995)。春小麦 WUE 与 ET 之间的关系显示,当 ET 为 366 mm 时,产量达到 4.57 t/hm², WUE 为 12.4 kg/(mm·hm²),达到最大值;随着 ET 继续增大,作物 WUE 则呈急剧下降趋势;分析还表明,当 ET 达到最大产量所需耗水的 76.2% 时,作物 WUE 最高,而这一 ET 条件下的产量为最大产量的 86.5%,但比最大产量所需耗水量减少了 115 mm。因此,旱作条件下补充少量灌溉同步提高产量和 WUE 是能够实现的,但最大产量与最大 WUE 对 ET 反应存在着不吻合现象,值得进一步深入研究^[9]。

综合上述研究结果可以看出,干旱缺水并不总是降低作物产量,一定生育阶段适度水分亏缺可能对增产和节水都有利,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”,需要深入研究植物高用水量及耐旱性的生理与分子机制。这方面已做了大量工作,有些微观细节基本清楚,当前面临的问题是:多个微观机制之间以及它们与植物高用水量之间如何相联系,问题来自两个方面:一是对不同耐旱机制的相对重要性, WUE 与耐旱性的内在联系^[8],以及水分胁迫下水信号与化学信号相互关系等问题尚不够清晰,缺少整合性研究^[10];二是补偿效应是在变动水环境下获得的,评价一个种或品种的抗旱能力不仅要看其在干旱下的忍耐能力,而且要看复水后的恢复能力,但目前耐旱机制研究多在标准静态水分胁迫条件下进行,对环境因素的多样性和重要性考虑不够。这当然与研究本身所处的发展阶段有关,现在已到了引起重视的时候。建议今后加强植物对于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实验,以使机理研究与旱区实际生长环境相衔接。

4 生物节水技术途径及展望

概括而言,生物节水途径包括了遗传改良、生理调控和群体适应(作物互补)3个方面。其中,通过遗传改良培育抗旱节水新品种、新类型应作为生物节水的核心目标。

4.1 群体适应

通过包括改变播期、增减密度、调整种植结构、改进轮作方式以及实行间套混种等技术方法降低作物蒸腾量,增大蒸腾对蒸发比例以节约田间或区域耗水的目的,从生物学角度讲,可统称之为“群体适应”或“作物互补”途径,看似一种农艺措施,但必须依据于生物节水原理,其基本点是利用不同作物的需水特性和耗水规律来进行农用水资源的优化配置、建立节水型种植体系,在当前这是一种可在较大范围内产生效果、较为现实的农艺节水策略。一些国家缺水地区将部分水稻田改为旱作,减少玉米种植面积改种高粱等可视为体现这一策略所采取的措施。在这方面,可以参考 N. Van Duivenbooden 和

N. C. Turner 所作的评述^[7,11]。他们强调在田间和流域尺度上提高降水利用效率(PUE)的重要性,并通过分析认为,从上世纪80年代到现在,在半干旱地区旱作小麦生产中,产量和PUE的提高,三分之二归于田间措施,三分之一得益于品种改良,在我国宁夏南部半干旱地区的实验表明,不同作物WUE的变化顺序为豌豆>糜子>谷子>春小麦,苜蓿的ET值最高,达379 mm,平均高出其他作物42%,认为粮豆轮作用水经济,利于培肥地力,是该地区的适宜轮作方式,粮草轮作的推行则是有条件的^[12]。

4.2 生理调控

(1) 有限灌溉

根据上述适度水分亏缺下可产生补偿效应的原理,建立有限灌溉(非充分灌溉)制度,将是面向未来的一项必然选择。在实验和实践中,已经出现了不少利用少量补充供水取得显著增产的实例。当前的问题是:如何推行到大田,得到广泛应用。应当指出,推行有限灌溉不是没有风险,而且需要具备一定的条件。因为在复杂的田间条件下,某种水分条件对作物“有益”还是“有害”是处在迅速变动之中的,如掌握不好,不及时,“有益”将转变为“有害”。前苏联历史上就曾发生过按一定干旱程度下光合作用速率不减的实验结果减少对春小麦灌溉次数而遭受大面积减产的例子^[13]。因此,为实施有限灌溉,一方面可根据已有知识和经验应用常规灌技术和方法去实现;另一方面要采用新技术,逐步向精确灌溉的方向发展。可将精确灌溉视为精确农业的一部分,它是以作物实际需水为依据,以信息技术为手段对农田进行“有限”供水的。当前,实施精确灌溉必须具备以下几个条件:(1)掌握可靠详细的作物需水规律资料;(2)运用先进的信息技术,主要是遥感技术和计算机自动监控技术;(3)提供使两者相御接的大量技术参数,特别是作物水分亏缺程度指标,并将这些指标转化为遥感标识和模型;(4)应用先进的适宜灌水方法。以上条件必须通过多学科协作才能得以实现,这是为推行更高层次上的科学用水与合理灌溉所必需的。

(2) 合理施肥

通过合理施用肥料,调节水分-营养-产量之间的关系,是提高缺水地区作物水分利用率和利用效率的有效途径之一,20世纪80年代至90年代10余年期间,我国北方旱区粮食产量提高了约一倍,其中化肥的作用占到了50%。其具体作用可归结为:(1)低产条件下普遍缺乏水肥营养,生长受到限制,

在一定水分条件下,增施肥料后解除了生长受到的抑制,使群体郁闭变增大,因而增加了蒸腾/蒸发。在宁夏年降水量400—450 mm条件下的一项试验表明:在亩产200 kg以下的低产田,亩增施一定数量化肥,平均产量提高了57%,WUE提高了49%,而ET仅增加了8%。(2)无机营养对植株光合作用的促进作用大于对蒸腾耗水的促进作用,故明显提高了单叶、个体和群体的WUE。(3)施肥促进了根系扩展,一定条件下可增加对土壤深层储水的利用,起到“以肥调水”作用。(4)合理增施N,P,K还可以增加植株的生理抗旱性,特别是P素营养,具有提高御旱和耐旱能力的双重功能,表现在:提高了根冠比,增大了气孔导度和根系水导度,增强了细胞膜的稳定性、保护酶活性及渗透调节能力,促进了蔗糖从光合器官输出等^[14,15]。节水灌溉和旱作农业中的水肥关系问题是一个长期研究的主题,今后拟围绕节水抗旱这个中心,作进一步的水肥耦合关系及其量化研究。

(3) 化学调控

据文献记载,迄今为止已研制出的与抗旱节水有关的化学制剂已不下百余种,但在大田中得到应用的不多,在我国,进行过较系统研究并得到一定应用的有黄腐酸等数种。黄腐酸的作用主要表现在既能在一定程度上关闭气孔降低蒸腾,又能促进根系发育两个方面,一定条件下抗旱增产效果明显^[16]。利用CaCl₂浸种以增强作物抗旱性的技术始于20世纪50年代,在我国一些省区曾一度进行过较大面积示范,干旱条件下有一定增产效果。由于已经证明Ca在保护细胞质膜和叶绿体膜结构完整性以及抗脱水方面具有独特功能,加之近期Ca²⁺作为胞内信使的研究不断深入,因此,钙对提高植物抗逆性的研究一直备受关注。我们研究组用CaCl₂和GA混合处理种子,证明两者在生理代谢上起到互补和叠加效应,使生理活性和抗旱性得到结合,小麦单叶、植株、群体的WUE分别提高了9%、11%和15%,一般增产8%—15%^[17]。在抗旱节水化学制剂的选择方面,过去研究的重点多是抗蒸腾剂类,建议今后在深入阐明植物抗旱、节水机理的基础上,从多个途径选择化学制剂,包括减少蒸腾,增强吸收,提高耐力,促进诱导等,以促使这一技术途径的深入发展,在实际中得到更广泛的应用。

4.3 培育节水耐旱新品种

WUE是一个可遗传性状,高WUE是植物适应缺水环境、同时利于形成高生产力的重要机制之

一。定向培育高 WUE 品种有其遗传基础并符合进化方向,是可能实现的。但确定控制作物 WUE 的主要形态和生理指标比较困难,这与 WUE 是一个复杂的综合性状有关。在常规育种方面,澳大利亚学者在这方面进行了较多的探索和研究(如选育幼苗早发以增大蒸腾/蒸发以及生育后期物质运转能力强以增大经济系数的新类型来提高对自然降水的利用效率;也曾尝试选育根系导管直径小以减少前期过多耗水的类型),取得有限的成功,但严格地讲尚未形成切实可行的选育高 WUE 品种的技术路线。作物抗旱性不但是多基因控制的,而且是通过多个途径实现的,同样是一个复杂性状,特别是抗旱性和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抗旱性很少成为适应干旱的决定因子。鉴于此,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,从而通过基因工程手段进行基因重组,以创造节水耐旱与丰产兼备的新类型就成为解决这一难题的希望所在。

据报道,已有上百个与植物耐旱性有关的基因被克隆^[10],并获得了不少与不同机制相联系的耐旱转基因植株。J.-K. Zhu (朱健康)在北京召开的国际农业科技大会的报告中提到,目前世界上还没有通过生物技术突破培育出的抗旱(抗性)商业品种,不少研究者强调,单个耐旱基因作用有限,需要转移多个基因,并联结起来进行系统整合分析^[18]。关于以高 WUE 为目标的转基因研究,目前已有一些将与高 WUE 有关基因在染色体上定位的例子,但直接克隆高 WUE 的研究很少,美国科学基金会 2001 年启动了植物(如南芥、水稻、蕃茄)水分利用效率基因组研究。E. Sivamani 报道将来自大麦的 HVA1 基因(属第 3 组 LEA 蛋白)转入小麦,使转基因小麦后代的 WUE 得到了改良和提高(高出对照 22%)^[19];澳大利亚国立大学 J. Masle 等 2005 年在“Nature”杂志上发表了“The ERECTA gene regulates plant transpiration efficiency in Arabidopsis”一文,被认为是植物抗逆基因研究中的一个突破,使减少田间植物用水成为可能,具有普遍意义^[20]。

运用转基因技术获得节水耐旱新品种、新类型无疑是缺水地区农业发展中的一个带有关键性的目标,具有良好前景,但多数研究者认为,要在田间实现,在生产中得到应用还需要做长期的努力。为此,结合我国情况,提出以下几点意见和认识:

(1) 挖掘节水耐旱种质资源是做好植物抗旱性和 WUE 遗传改良的前提。针对干旱、半干旱地区

的实际,应更多重视高 WUE、耐脱水、中产性状,而不是强吸水,多耗水,高产性状。

(2) 重视不同层次上节水耐旱育种的相对独立作用及相互关系,实行多学科协作,将常规育种和基因工程育种有效结合起来。基因工程育种利于打破种间界限和克隆独立抗旱性状,在抗逆育种领域将起到关键作用,但其实际作用和效果还有待逐步明确。

(3) 当前将获得耐旱节水转基因植物研究的重点放在林草植物上更为可行,因与一年生农作物相比,林草植物丰产性与耐旱性的矛盾较小,生态效益在先,一旦存活下来就有机会实现其防护与产出目标。

(4) 从技术入手和从机理入手并进,切实加强生物节水基础研究,如进一步深入研究植物耐旱机理,明确不同耐旱机制在增强植物整体抗性中所起作用大小,以寻求起关键作用的耐旱主效基因;扩展 WUE 的研究思路,从节水或增产两个方面,多途径地研究提高 WUE 的机理与策略,以及进一步澄清 WUE、耐旱性、产量之间的关系,探讨影响 WUE 与耐旱性遗传因素和环境因素之间的关系等,为建立科学有效的选育路线和方法提供依据,同时也有助于开拓新的研究领域。

生物节水——植物高効用水研究是当前国际上生物学及有关学科研究的一个热点,2003 年 10 月在我国陕西杨陵召开的“International Conference on Water-Saving Agriculture and Sustainable Use of Water and land Resources”会议,吸引了诸多国际知名植物水分关系方面的专家参加,说明了这一趋向。在我国,生物节水研究与应用不仅在学术界受到关注,而且得到有关管理部门和产业界的响应,已在一些会议、规划、项目中得以体现。但是,总体看,生物节水研究尚处于待突破阶段,为取得大的成效还需做出长期艰巨的努力。因此,客观评价生物节水研究已取得的成绩,科学展望未来的发展,就一些不同观点和不确定因素充分交换意见,以对其在发展节水农业中可能起到的作用作出正确判断,并提出有关建议,应当是我们这次会议所希望达到的目的。

致谢

本研究受到中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX3-SW-444)和西北农林科技大学研究生创新计划项目(05ych023)资助。

参 考 文 献

- [1] 山仑. 生物节水的应用与潜力. 科学时报, 2004 年 6 月 3 日.

- [2] 石元春. 开拓中的蹊径: 生物性节水. 科技导报, 1999, 10: 3—5.
- [3] Passioura J. Increasing crop productivity when water is scarce—From breeding to field management. In 4th international crop science congress, Brisbane, Australia. 2004, Sep. 26th to Oct 1st.
- [4] 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. 世界科技研究与发展, 2005, 27: 52—61.
- [5] Stanhill G. Irrigation in a Israel: past achievements, present Challenges and future possibilities, In J S C Liu ed. Water Use Efficiency in Agriculture. Priel publishers. 1992, 63—77.
- [6] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. Australian Journal of Plant Physiology, 1984, 11: 539—552.
- [7] Turner N C. Agronomic options for improving rainfall-use efficiency of crops in dryland farming systems. Journal of Experimental Botany, 2004, 55: 2413—2425.
- [8] Bacon, M. Water Use Efficiency in Plant Biology. Oxford: Blackwell Publishing, 2004.
- [9] Deng X P, Shan L, Inanaga S. High efficient use of limited supplemental water by wheat. Trans. CSAE, 2002, 18: 84—91.
- [10] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant. Functional Plant Biology, 2003, 30: 239—264.
- [11] van Duivenbooden N, Pala M, Studer C et al. Beukes. Cropping systems and crop complementarity in dryland agriculture to increase soil water use efficiency: a review. Netherlands Journal of Agricultural Sciences, 2000, 48: 213—236.
- [12] 刘忠民, 山仑. 宁南山区草田轮作研究: II. 不同轮作制度下的农田水分平衡. 水土保持学报, 1993, 7: 67—71.
- [13] 马克西莫夫(H. A. Maximov). 关于植物的抗旱和抗寒. 马克西莫夫院士选集(上卷). 北京: 科学出版社, 1959, 367—446.
- [14] Raven J A, Handley L L, Wollenweber B. Plant nutrition and Water use efficiency, p. 162—188, In B M A ed. Water Use Efficiency in Plant Biology. Oxford: Blackwell publishing, 2004.
- [15] 张岁岐, 山仑. 氮磷营养对小麦水分关系的影响. 植物营养与肥料学报, 2000, 6: 147—151.
- [16] 许旭旦, 诸涵素, 杨德兴等. 叶面喷施腐殖酸对小麦临界期干旱的生活调节作用的初步研究. 植物生理学报, 1983, 9: 39—46.
- [17] 山仑, 郭礼坤. 干旱条件下钙与赤霉素混合处理种子的生理效应及增产效果. 干旱地区农业研究, 1994, 12: 85—91.
- [18] Zhu, J-K. Salt and drought stress signal transduction in plants. Annual Review of Plant Biology, 2002, 53: 247—273.
- [19] Sivamani E, Bahieldin A, Wraith J M et al. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley HVA1 gene. Plant Science, 2000, 155: 1—9.
- [20] Masle J, Gilmore S R, Farquhar G D. The ERECTA gene regulates plant transpiration efficiency in Arabidopsis. Nature, 2005, 436: 866—870.

ADVANCES IN BIOLOGICAL WATER-SAVING RESEARCH: CHALLENGE AND PERSPECTIVES

Shan Lun^{1,2} Deng Xiping^{1,2} Zhang Suiqi²

(1 Institute of Soil and Water Conservation, CAS, Yangling 712100;

2 Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100)

Abstract Increasing the efficiency of water use by crops continues to escalate as a topic of concern because drought is a restrictive environmental factor for crop productivity worldwide. Greater yield per unit rainfall is one of the most important challenges in water-limited agriculture. Besides water-saving by irrigation engineering and conservation tillage, a good understanding of factors limiting and/or regulating yield now provides us with an opportunity to identify and then precisely select for physiological and breeding traits that increase the efficiency of water use and drought tolerance under water-limited conditions, biological water-saving is one means of achieving this goal. A definition of biological water-saving measures is proposed which embraces improvements in water-use efficiency (WUE) and drought tolerance, by genetic improvement and physiological regulation. The preponderance of biological water-saving measures is discussed and strategies identified for working within natural resource constraints. The technology and future perspectives of biological water-saving could provide not only new water-saving techniques but also a scientific base for application of water-saving irrigation and conservation tillage.

Key words biological water-saving, water-use efficiency, drought tolerance, physiological regulation, water saving breeding