

19-23

水分利用效率及其生理生态机理研究进展*

黄占斌 山 仑**

中国科学院
水利部水土保持研究所 杨陵 712100

S152.75

S31

摘 要 系统分析了水分利用效率理论及其与作物产量的关系,并从作物生长发育、光合与蒸腾作用、水分状况以及空气相对湿度等环境因子诸方面对水分利用效率的生理生态机理研究进展进行了探讨。

关键词 水分利用效率 生理生态机理 研究进展

作物产量

Research progression on water use efficiency and its physio-ecological mechanism. Huang Zhanbin, Shan Lun (State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, CAS and Ministry of Water Resources, Yangling 712100), *EAR*, 1998, 6(4): 19~23

Abstract The theory of water use efficiency (*WUE*) and the correlations between *WUE* and crop yield are analyzed. The researches of *WUE* physio-ecological mechanism in recent years on plant growth and development, photosynthesis and transpiration, water condition, other environmental factors such as air relative humidity, and so on are introduced.

Key words Water use efficiency, Physio-ecological mechanism, Research progression

我国淡水资源匮乏,人均水资源量为 2730m³,仅占世界人均水资源量的 1/4。我国北方干旱区占全国总耕地面积的 52.5%,其干旱缺水尤为突出。随着全球气候变暖及干旱加剧,我国农业受旱面积从 50 年代的 1130.3 万 hm² 扩大至 80 年代的 2330 万 hm²,90 年代达 2670 万 hm²[2],干旱缺水已成为我国农业,特别是北方农业发展的最大障碍因素。我国农业生产用水量占全国总用水量的 80% 以上,目前全国耕地面积的 48% 约 4930 万 hm² 农田灌溉因管理不当,其灌溉水利用效率很低,灌溉水粮食生产率不足 1kg/m³,不及发达国家的 1/2(而干旱少雨的以色列则达 2.3kg/m³)。天然降水是我国北方旱区农业生产的主要水源,由于降水分配不均匀,不连续的降水供给与作物连续需水需求导致供需矛盾,在少水、易失、多变水环境特征突出的黄土高原地区,谷物降水生产效率一般 ≤ 3.0~4.5kg/hm²·mm,而管理较好的农田则 ≥ 7.5~10.5kg/hm²·mm,其生产潜力巨大。因此,灌溉区及早作区节约灌溉用水与充分利用降水均很重要,其共同点均寻求以有限用水

* 国家攀登计划、国家自然科学基金和“九五”国家科技攻关项目部分内容

** 中国工程院院士

收稿日期:1997-08-19 改回日期:1997-12-10

量获取最大或最佳产量水平,即作物产量与水分利用效率的协调统一,这是当代节水农业所探索解决的中心问题。

1 水分利用效率与产量

1.1 水分利用效率概念及其发展

水分利用效率(*WUE*)指植物消耗单位水量所产出的同化量,反映植物生产过程中的能量转化效率,也是评价水分亏缺下植物生长适宜度的综合指标之一。最早有关植物水分利用的研究是以需水量(蒸腾系数)表示,Briggs 和 Shantz^[1]用盆栽方法研究多种作物需水量发现品种间存在极大差异。1958 年 Dewit 证实半干旱条件下田间作物产量与蒸腾蒸发量存在显著的线性关系,这为作物水分生理研究奠定了基础。

80 年代以来,由于水资源日趋紧缺,水分利用效率研究日益受到重视,其外延不断扩大,如在植物生理学、农学和气象学等学科普遍应用的降水利用效率(*PWUE*)、灌溉水利用效率(*IWUE*)、水分经济效率(*WEE*)等,单叶或细胞水平的水分利用效率常以净同化光合速率与蒸腾速率之比(P_n/T_r)表示,这在研究作物水分利用效率日变化,寻求改善作物水分利用效率途径方面应用甚广。在群体水平上水分利用效率常以干物质(*DW*)或产量(*Y*)与蒸腾蒸发量(*ET*)之比表示:

$$WUE = \frac{DW(\text{或 } Y)}{ET} \quad (1)$$

这在研究作物不同生育期和整个生育期水分利用效率特征、水分利用效率与产量以及生理生态因素关系、进行农田水分调配和栽培管理等方面应用较多。在灌溉农业生产中除上述方法外,还常用灌溉水利用效率评价灌溉水利用状况,以灌溉水量(*I*)和因灌溉增加的干物质(ΔDW)或产量(ΔY)关系评价水分利用效率,即:

$$WUE = \frac{\Delta DW(\text{或 } \Delta Y)}{I} \quad (2)$$

旱作生产中也常用降水利用效率,即植物生育期的降水补给量(*P*)与同期干物质(*DW*)或产量(*Y*)之比表示:

$$PWUE = \frac{DW(\text{或 } Y)}{P} \quad (3)$$

1.2 作物水分利用效率与产量的关系

作物产量(*Y*)一般随供水量(*W*)的增加而增加,当达到一定产量水平时再增加供水量,作物产量不增或增幅极小,两者关系呈增值曲线(见图 1a);而水分利用效率(dY/dW)与供水量关系并非为单一的增值曲线(见图 1b)^[3],图 1b 中 A 点左侧水分利用效率为增值,而右侧则呈“报酬递减”现象,高供水量并非获得最高产量。

不同作物、同一作物的不同品种、同一品种的不同生育期的需水及对水分敏感性不同,同一时期的不同受旱程度对产量形成的影响也不同,故水分条件影响作物产量的复杂性不容忽视。对作物供水量与产量的动态关系认识存在两种观点,一种观点^[11]认为任何时期和程序上的水分亏缺都将造成作物减产,要获取高产须整个生育期保持充足供水量;另一种观点^[14]则认为充分供水与适度控水交替进行,即一定程度水分亏缺有利于增产。实践证明,第二种观点更符合生产实际,禾谷类作物苗期受轻中度干旱影响可产生促进根

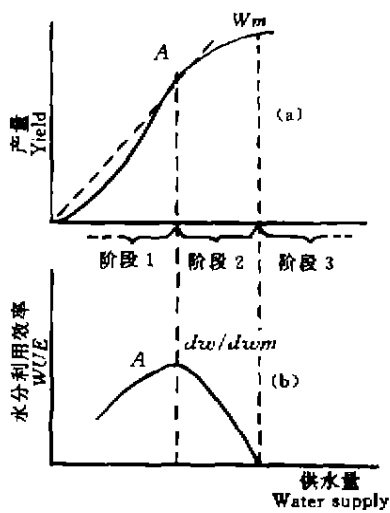


图1 供水量与作物产量的关系^[3]

Fig. 1 Relationship between water supply and crop yield

系生长的“补偿生长”效应,提高植株抗旱性,不减产甚至增产^[1,15]。作物灌溉供水一般分为充分灌溉(Adequate irrigation)和非充分灌溉(Inadequate irrigation)。过去农田灌溉多以获得最高作物单产为主,作物耗水、灌溉及田间水分管理则多建立在充分灌溉的基础上。近年实施节水同时首要探索了最大限度合理利用有限水资源、提高水分利用效率和产量的有效途径。有限补充灌溉条件下作物产量、水分利用效率与作物遗传特性和需水特性等诸因素有关。研究发现,黄土高原旱作区春小麦拔节期为需水关键期,此期补充供水的水分利用效率和产量效应较其他生育期明显,但不同品种间有差异^[5]。Green等^[9]采用干物质计算证明玉米水分利用效率高于小麦,但不同小麦品种对水分利用效率反应不同。Plaut^[15]比较玉米、向日葵和西红柿水分利用效率差异,发现玉米开花期和孕穗期为需水关键期;任何生育期水分亏缺对向日葵产量影响均较大;需水关键

期水分亏缺对西红柿产量和果实可溶性固态物质的影响均较小。Jordar^[11]分析认为棉花需水关键期为盛花期。Ashley^[7]认为大豆生殖生长期对水分变化最敏感。

2 作物水分利用效率的生理生态基础

作物受干旱或水分胁迫反应是水分利用效率生理生态机制研究的关键,也是提高作物产量和水分利用效率的基础。目前,与作物产量直接相关的生理反应包括生长发育、光合与蒸腾作用、物质运输、经济系数和环境因素等。

2.1 生长发育与水分利用效率的关系

生长是作物对缺水最敏感的生理过程,生长受抑是干旱降低作物产量的主要原因。生长对缺水反应表现为减少细胞分裂和细胞扩张,因而影响叶片扩展、根伸长等。叶片是作物光合与蒸腾作用等生理代谢过程的主要器官,叶面积大小对作物产量影响甚大。研究表明,叶片扩展对水势变化很敏感^[6],叶片扩张受抑的主要原因是细胞膨压降低^[6,15],但有的研究认为禾本科叶片扩张不一定与膨压有关,而主要与代谢限制有关。近年研究证明,渗透调节是植物在低水势下能维持叶片膨压的主要机制,根系也存在类似状况。

发育是植物器官结构与繁殖结构的分化过程。研究证明,水分胁迫对生殖器官分化影响比对生长的影响更大。小麦穗原基形成、延伸及小穗形成均受水分胁迫影响很大,大豆花诱导期或开花期水分胁迫致使花期缩短,并导致花粉败育。故发育过程中水分对作物产量和经济系数影响很大,但水分影响作物发育的生态机理尚需进一步深入研究。

2.2 光合作用、气孔调节与水分利用效率的关系

水分胁迫下作物叶面积减小、气孔关闭和 CO_2 同化效率下降是光合作用降低的主要原因。较长时间(如生育期间)内植物光合作用降低干物质质量主要影响叶片的扩展;短期则主要受气孔开度的调节^[13]。气孔是植物蒸腾和光合作用的共同通道。但 CO_2 和水蒸汽进

出叶片的阻力不同^[12],CO₂的扩散阻力(D_{CO_2})是水蒸汽的0.64倍。CO₂通过叶片细胞表面至反应点间的水极扩散阻力(r_m)很大,但水蒸汽所受阻力可略去不计,其两过程可表示为:

$$\text{光合作用} = \frac{\text{叶内外部 CO}_2 \text{ 浓度差} \times \text{扩散系数}}{\text{阻力}} = \frac{\Delta \text{CO}_2 \times 0.64 D_{\text{H}_2\text{O}}}{r_a + r_s + r_m} \quad (4)$$

$$\text{蒸腾作用} = \frac{\text{叶内外部水蒸汽浓度差} \times \text{扩散阻力}}{\text{阻力}} = \frac{\Delta \text{H}_2\text{O} \times D_{\text{H}_2\text{O}}}{r_a + r_s} \quad (5)$$

由(4)(5)式合并为:

$$WUE = \frac{0.64 \Delta \text{CO}_2}{\Delta \text{H}_2\text{O}} \cdot \frac{r_a + r_s}{r_a + r_s + r_m} \quad (6)$$

式中, r_a 、 r_s 分别为界面空气阻力和气孔阻力。若 $r_m > r_a + r_s$,则部分气孔关闭利于水分利用效率的提高,这为抗蒸腾剂的应用提供了基础,但这方面研究目前甚少。光合与蒸腾作用的理化性质不同,水分胁迫对其抑制作用不同。一般轻度水分胁迫对光合作用影响小;但水分胁迫可使蒸腾作用明显下降。一定水分亏缺范围内大田植株干物质量下降比率常小于水分消耗的下降比率,从而获得较高水分利用效率。但水分亏缺范围还应进一步深入研究。

2.3 植物水分状况、蒸腾作用与水分利用效率的关系

植物蒸腾作用与植物水分状况紧密相关,严重水分亏缺使作物蒸腾作用降低而影响光合作用和水分利用效率等生理过程。植物水分代谢是根系吸水和叶片蒸腾失水间的平衡过程,可用植物含水量、水势与蒸腾速率等指标表示。近年来随着不同学科的交叉渗透和计算机广泛应用,许多研究者从水分在土壤-植物-大气连续体(SPAC)中的传输研究植物与水分的关系,并取得重要进展,但多偏重水分运输的模拟,而对作物水分生理过程及其作用机制研究尚不够。从植物整体角度系统分析缺水和复水及有限供水条件下不同作物、不同生育期、日变化以及不同时间植物水分利用效率的变化规律尚需系统研究。

3 影响水分利用效率的因素

影响水分利用效率的因素包括植物遗传和一系列环境因素^[1~2]。已经证明景天酸代谢(CAM)植物水分利用效率最高,C₄植物由于其羧化酶对CO₂吸收能力较强,其水分利用效率一般比C₃植物高1~3倍。作物种间水分利用效率差异较大,品种差异较小。已知水分利用效率有可遗传性,可通过引种和育种提高栽培作物水分利用效率。水分利用效率受环境影响的因素较多,凡影响光合、蒸腾作用和蒸发过程的环境因素均影响水分利用效率,主要有大气、土壤和栽培管理因素^[2]。水分利用效率与海拔、光照辐射、温度、CO₂浓度、空气湿度和气流(即风力)等有关,其中光照强度和大气湿度对水分利用效率影响最明显。

Schulze^[13]认为空气湿度和土壤水分减少影响气孔导度(G_s)与光合作用而影响水分利用效率,但其效应机理尚不明晰。Schulze还指出,降低大气湿度会引起保卫细胞的薄壁部分失水加快,但失水速率又受到保卫细胞的限制,使得气孔导度变化呈反馈式(feedback)的间接反应。王韶唐^[2]指出,叶气水蒸汽压差(VPD)与水分利用效率呈线性关系。郑有飞等建立了气孔阻力与大气湿度的模拟关系,发现气孔阻力与叶气水蒸汽压差呈指数关系,

气孔对大气湿度有前馈式(feedforward)的直接效应等明显反应。

许多研究发现,减少叶气水蒸汽压差可解除植物光合“午休”现象。其关键是提高了植物叶片含水量和气孔导度。许大全^[4]认为中午高温低湿造成叶气水蒸汽压差增加,气孔部分关闭是华北地区小麦光合“午休”的重要原因之一。高远辉研究大豆光合变化发现叶气水蒸汽压差和空气相对湿度是影响光合日过程的主要气象因子,其影响机理在午前以气孔限制为主,午后以非气孔限制为主。喷灌可提高空气相对湿度,降低叶气水蒸汽压差和叶温,提高叶片含水量,增加气孔导度,减少气孔因素对光合作用的限制。王根轩等发现胀果干草在空气相对湿度降为30%时出现气孔振荡,振荡期植物蒸腾降低20%~40%,而光合速率仅降低5%~20%,这是植物提高自身水分利用效率的途径之一。

目前水分利用效率与大气因素的直接分析与建模报道甚少,禾谷类作物在有限供水条件下研究尚少。

参 考 文 献

- 1 山 仑,徐 萌. 节水农业及其生理生态基础. 应用生态学报,1991,2(1):70~76
- 2 王韶唐. 植物水分利用效率与旱地农业生产. 干旱地区农业研究,1987(2):67~80
- 3 沈荣开,张瑜芳,黄冠华. 作物水分生产函数与农田非充分灌溉研究述评. 水科学进展,1995,6(3):248~254
- 4 许大全. 光合作用“午睡”现象的生理生态与生化. 植物生理学通讯,1990(6):5~11
- 5 许越先等编. 农业用水有效性研究. 北京:科学出版社,1992. 75~80
- 6 Acevedo E., Hsiao TC, *et al.* Immediate and subsequent growth response of maize leaves to changes in water stress. *Plant Physiol.*, 1971, 48: 631~636
- 7 Ashley DA., Ethridge WJ. Irrigation effects on vegetative and reproductive development of three soybean cultivars. *Agric. J.*, 1978, 70: 467~471
- 8 Briggs I.J., Shantz HL. A wax seal method for determining the lower limit of available soil moisture. *Bot. Gaz.*, 1911, 51: 210~219
- 9 Green DG, Read DWL. Water use efficiency of corn, sunflower and wheat with limiting soil moisture. *Can. J. Plant Sci.*, 1983, 63: 747~749
- 10 Hanks. RJ. Yield and water relationships: An overview, In: limitations to efficient water use of crop production. *Amer. Soci. of Agro., Inc, et al.*, 1983. 393~412
- 11 Jordan, WR, Richie, JT. Influence of soil water stress on evaporation, root absorption and internal water status of cotton. *Plant Physiol.*, 1971, 48: 783~788
- 12 Plaut, Z. Sensitivity of crop plants to water stress at specific developmental stages: Reevaluation of experimental findings. *Israel J. of Plant Sci.*, 1995, 43: 99~111
- 13 Schulze ED. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1986, 37: 247~274
- 14 Turner NC. Plant water relation and irrigation management. *Agric. Water Manage.*, 1990, 17: 5973
- 15 Turner NC, Schulze ED, *et al.* The response of stomata and leaf exchange to vapour pressure deficit and soil water content. I. in the mesophyllie herbaceous species *Helianthus annuus*, *Oecologia*, 1985, 65: 348~355