

文章编号: 1001-1498(2003)03-0366-06

植物水分利用效率的研究进展

李荣生¹, 许煌灿¹, 尹光天¹, 杨锦昌¹, 李双忠²

(1. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520; 2. 福建省莆田市农业局, 福建 莆田 351100)

摘要: 阐述了水分利用效率概念和测定方法的发展、水分利用效率的时间和空间变化规律、不同生活型植物的水分利用效率与水分利用效率的外在和内在影响因子、水分利用效率的遗传背景分析、水分利用效率和抗旱性关系及提高水分利用效率的措施, 最后分析了今后水分利用效率的研究趋势。

关键词: 水分利用效率; 时空变化; 稳定 C 同位素

中图分类号: S718.43 Q945.17⁺¹ **文献标识码:** A

水是地球表面的一种最普通物质, 同时又是最重要的物质, 对生命体有着十分重要的作用。水分不仅决定植物在地球表面上的分布, 而且还影响农作物的产量和林木的生长。在水分供应一定的条件下, 水分利用效率越高的植物, 其生产的干物质越多。农林科研人员对植物水分利用效率进行了许多研究, 本文总结了这些研究成果, 期望对林业生产能有所帮助。

1 植物水分利用效率概念的发展

水分利用效率(WUE) 是用以描述植物产量与消耗水量之间关系的名词^[1], 随着科学技术的发展而发展。20 世纪初, Briggs 和 Shantz 等用需水量来表示水分利用效率, 指为了生产一个单位的地上部分干物质或作物的产品所用的水量^[2], 这个定义有欠缺的地方, 它虽然表明为植物生长所必需的一定水量, 但是实际上它只表示在当时的环境条件下生产一定量的干物质从叶子所蒸腾的水量, 再加上植物所保持的那部分水分^[3]。几乎同一时间 Widsøe^[3] 用蒸腾比率一词来表示水分利用效率, 这个名词与需水量的区别只是不包括植物体所保持的那一小部分水分而已。1957 年 Koch 认为阴天时测定的光合速率和蒸腾速率之比比晴天时测定的高^[1]。1969 年 Tranquillini 将光合速率与蒸腾速率之比称为蒸腾生产率^[1], 又称蒸腾效率^[4], 用以表示水分利用效率。1976 年 Begg 和 Turner 定义 $WUE = \frac{\text{产生的干物质量}}{\text{耗水量}}$, 耗水量包括植物蒸腾和蒸发量^[1], 这个词比蒸腾比率更符合农林生产实际, 因为在田间和林地, 棵间蒸发与植物蒸腾难以分别测定。综上所述, 植物水分利用效率经过一段发展过程, 至今普遍认为, 对植物叶片来说, $WUE = \frac{\text{光合速率}}{\text{蒸腾速率}}$ ^[5]; 对植物个体, $WUE = \frac{\text{干物质量}}{\text{蒸腾量}}$; 对植物群体来说, $WUE = \frac{\text{干物质量}}{\text{蒸腾量} + \text{蒸发量}}$ ^[6]。对农林生产来说, 通过栽培措施已可将蒸发量控制到最小, 因此通过减少蒸发量来提高水分利用效率的余地不大。现在提高水分利用效率最好的办法就是提高植物本身的水分利用效率, 因此本文主要论述植物本身水分利用效率。

收稿日期: 2002-02-22

基金项目: 广东省自然科学基金资助项目(021581)

作者简介: 李荣生(1975—), 男, 福建仙游人, 硕士, 在读博士生。

因为植物个体水分利用效率可用叶片水分利用效率来估算^[7],所以植物个体水分利用效率与叶片水分利用效率在某种意义上是一致的。

2 植物水分利用效率测定方法的发展

随着科学技术的发展,测定植物水分利用效率的方法得到不断的改进。过去测定植物水分利用效率方法有两种:一是测定植物在较长期生长过程中形成的干物质量和耗水量,以每千克水产生多少克干物质来表示水分利用效率;另一种方法是短期测定光合速率(A)和蒸腾速率(E),以A/E表示水分利用效率^[8]。这两种方法都有一定的局限性。Wright等^[9]指出,在大田试验中从季节用水和生物量计算水分利用效率仍有一定的难度和误差。而Martin和Thorstenson^[10]认为,用便携式光合测定仪测定光合速率和蒸腾速率的方法得到的水分利用效率只代表某特定时间内植物部分叶片的行为,而且人们对短期所得的结果(第二种方法)和长期整体测定结果(第一种方法)之间的关系尚未明确^[9]。现在国际上常用的是第三种方法,即稳定C同位素技术,这种技术起源于地球化学,但经过近20a的发展,已经成为现代生态学研究的一种新方法^[11],这种技术的主要原理是利用稳定C同位素比(¹³C/¹²C,记为¹³C)或稳定性C同位素判别系数与C₃植物的水分利用效率具有很强的相关性,从而将其作为植物水分利用效率的指标^[12~14],它为植物的水分研究特别是植物长期水分利用效率的研究提供了一个新的方法和途径,克服了常规方法只能进行短时间和瞬时植物水分利用效率研究的缺点^[15]。近年来,稳定C同位素比技术已应用在一些农作物的水分利用效率的研究上,如花生(*Arachis hypogaea* Linn.)^[9]、棉(*Gossypium* spp.)^[16]、小麦(*Triticum aestivum* Linn.)^[17]、大麦(*Hordeum vulgare* Linn.)^[18]、番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)^[19],并被视为选育良种的可靠指标之一^[10]。

3 植物水分利用效率的时空变化

3.1 植物水分利用效率的时间变化

植物水分利用效率在不同季节、不同时辰是不同的。蒋高明等^[20]的研究认为,植物在晚夏的水分利用效率比初夏的低。赵平等^[21]对海南红豆(*Ormosia pinnata* (Loureiro) Merr.)的研究表明,水分利用效率最高值出现在上午较早时分。水分利用效率还随着植物的生育期而变化。樊巍^[22]的研究表明,冬小麦在灌浆前期水分利用效率较高,后期则较低。

3.2 植物水分利用效率的空间变化

植物水分利用效率除与时间有关外,还随空间的变化而变化,这个空间尺度可以是气候带和方位,也可以是高度。渠春梅等^[23]认为,温带植物的水分利用效率最高,其次是亚热带植物,最低的是热带植物,森林边缘与森林里的水分利用效率有区别,森林林缘0~10m的水分利用效率大小顺序为WUE_{西向} > WUE_{东向}和WUE_{西向} > WUE_{北向}。除了上述空间变化外,Ehleringer等^[24]的研究还表明植物的水分利用效率从未干扰区到干扰区呈逐渐升高趋势。

4 水分利用效率的影响因子

4.1 外在因子

影响植物水分利用效率的外界因子有很多,如光照、水分^[25]、空气温度、叶温、饱和差等^[22]、CO₂^[26]、干旱、冰冻、降温^[27]等均对植物水分利用效率有影响,但影响程度不同。樊巍^[20]

认为空气温度、叶温和饱和差是影响水分利用效率的最主要因子,而 Farquhar 等^[25]则认为光照和水分是植物水分利用效率的主要影响因子。支持 Farquhar 的研究有很多,如渠春梅等^[23]的研究认为水分条件是植物水分利用效率的主要决定因素。严昌荣等^[28]的研究表明,在干旱生境中生长的植物具有较高的水分利用效率。蒋高明等^[20]的研究也表明,随着生境沿着由湿到干的不同水分供应等级,如从湿地、滩地、固定沙丘至流动沙丘,光合作用和蒸腾作用呈现减弱的趋势,而水分利用效率则呈现升高的趋势。Damesin 等^[27]研究表明,湿度越大,植物水分利用效率越低。林植芳等^[8]的研究表明,光照越强,植物的水分利用效率越高;水分利用效率还与植物在不同季节时的水分亏缺程度有关。Morecroft 和 Woodward^[27]的研究结果表明,降温、冰冻和干旱均可提高植物的水分利用效率,而减压和喷灌则降低植物的水分利用效率。蒋高明等^[26]的研究表明,CO₂ 浓度越高,植物水分利用效率越高。

4.2 内在因子

植物水分利用效率除了受外界因子影响外,还与植物内在因子如叶水势、气孔、光合速率、蒸腾速率和光合途径有关。黄占斌等^[30]研究认为,叶水势通过对蒸腾速率和光合速率的影响程度不同而影响 WUE。郭贤仕等^[31]研究表明,水分利用效率随着光合速率的升高而升高,而蒸腾速率低的水分利用效率高^[32]。气孔也是影响植物水分利用效率的重要内在因子,接玉玲等^[33]对苹果 (*Malus pumila* Mill.) 进行研究,结果表明 WUE 随着气孔导度下降反而上升,理论上讲,CO₂ 的扩散阻力是水蒸气的 0.64 倍^[21],因此气孔导度对光合速率的影响比蒸腾速率大,所以随着气孔导度的下降,虽然光合速率和蒸腾速率都下降,但蒸腾速率下降得比光合速率快,从而使水分利用效率升高。植物由于 CO₂ 固定的最初产物不同而分为 C₃ 植物、C₄ 植物以及景天酸 (CAM) 植物,这些植物因其内部光合途径和其它生理特征的不同,其水分利用效率也不同,一般来说,CAM 植物的水分利用效率比 C₃ 和 C₄ 植物的高^[34],C₄ 植物的比 C₃ 植物的高^[20]。

5 植物水分利用效率的遗传物质基础

植物水分利用效率不仅受到内外因子影响,而且还有其遗传物质基础。张正斌^[35]的研究表明水分利用效率与染色体倍数有关,在小麦进化中,随着染色体倍数由 2n 4n 6n 的递增,小麦旗叶水分利用效率有进一步提高的趋势。贾秀领等^[36]研究表明,高产基因型植物具有高的水分利用效率。Farquhar 等^[37]认为植物水分利用效率是由多个基因决定的。目前研究表明对不同植物来说,这些基因位于不同染色体上。Martin 等^[38]利用 RFLP (Restriction fragment length polymorphism) 和 ¹³C 分析方法,鉴定了影响番茄 WUE 的基因位于 B、F 和 Q 染色体上。Mian 等^[39]用同样方法鉴定了影响大豆 WUE 的基因位于 LG12 (G)、LG17 (H) 和 LG18 (J) 染色体上。Handly 等^[40]通过对中国春小麦-Betzes 大麦附加系的地上部 ¹³C 分析,认为大麦 4H 染色体上载有控制 WUE 的基因。张正斌等^[41]研究认为,小麦 A 组染色体上载有控制高 WUE 的基因,A 组染色体无论在缺失长臂或短臂时,其端体都保持较高的旗叶 WUE,在 1AL、2AL、2AS、7AS 染色体臂上载有控制高 WUE 的基因。对小黑麦附加系的研究表明,4R 染色体上载有控制高 WUE 的基因,而 5R 染色体上有抑制高 WUE 的基因。

6 不同类型植物的水分利用效率

不同类型植物的水分利用效率不同。渠春梅等^[23]的研究表明,常绿植物的水分利用效率

显著低于落叶植物;乔木、灌木、草本和藤本植物的水分利用效率也有所不同,藤本最高,乔木和灌木差别不大,但都高于草本植物,藤本植物与灌木差别不大。蒋高明等^[20]的研究认为,豆科(Leguminosae)、禾本科(Gramineae)和藜科(Chenopodiaceae)中具 C_4 光合途径或固N能力的一些植物(灌木或草本植物)具有较高的水分利用效率。Nobel^[34]认为CAM植物水分利用效率比 C_3 和 C_4 植物高,Farquhar等^[12]认为 C_4 和CAM植物水分利用效率比 C_3 植物高。王月福等^[42]研究表明,在水分充足条件下,湿地品种植物的水分利用效率高于旱地品种,在水分胁迫条件下,耐旱品种水分利用效率高于湿地品种。

7 植物水分利用效率与植物抗旱性

植物水分利用效率与植物的抗旱性有关,但两者不是同一概念。抗旱植物的水分利用效率不一定高。如景天酸代谢植物是抗旱植物,水分利用效率高,但深根耗水型抗旱植物的水分利用效率不高。水分利用效率受品种、栽培技术和环境条件等许多因素的影响,近50a来的实践证明,水分利用效率随着作物产量增加而增加,但作物的抗旱性不一定增加。在正常供水条件下,抗旱品种全生育期耗水量一般不比不抗旱品种少,但产量低,水分利用效率也低。在干旱条件下,抗旱品种产量比较稳定,与不抗旱品种比较,水分利用效率通常较高^[43]。

8 提高植物水分利用效率的措施

影响水分利用效率的因素很多,因此改变任一影响因素就可以改变植物水分利用效率。从群落层次来说,可以通过种草植树、改坡地为水平梯田、改善土壤结构、施肥、喷施抗蒸腾剂和合理耕作等措施来提高水分利用效率^[43],如林带可以提高冬小麦的水分利用效率^[22],外生菌根可以提高板栗(*Castanea mollissima* Blume)苗木在正常情况下的水分有效利用率^[44],前期干旱锻炼使谷子(*Setaria italica* (L.) Beauv.)的水分利用效率显著提高^[31],也可通过修剪等措施调节植物自身的库-源关系来提高水分利用效率^[45]。

9 水分利用效率的研究展望

植物水分利用效率的研究始于20世纪初,至今已将近一个世纪,但植物水分利用效率的研究仍相当活跃,特别是在水分生理生态方面更是如此,这主要是由于水分利用效率对于农林生产的重要性和水分利用效率测定方法的发展。因此水分利用效率的测定将继续且主要采用稳定碳同位素技术直到新的技术出现,同时人们对于常规的用光合测定仪测定的瞬间水分利用效率也不会放弃。对于瞬间水分利用效率和长期水分利用效率的关系将进一步得到研究和确定。

水分利用效率研究的另一个发展方向是遗传育种方面。Hubick等^[46]对花生的研究表明,水分利用效率的遗传力达34%,因此可通过遗传育种手段选育水分利用效率高的植物品种。水分利用效率的遗传育种学研究也将是一个重要的方向。

水分利用效率模型的研究也是水分利用效率今后研究发展的方向。随着计算机技术的发展,加上人们希望能够准确计算水分利用效率,用于指导生产,有关水分利用效率模型的建立也日益受到重视。1958年de Wit通过分析干旱强辐射气候条件下作物产量与蒸腾量的关系,建立了线性蒸腾模型,奠定了植物水分利用效率模型的基础,随后Bierhuizen、Hanks和Farquhar等相继涉足这方面的内容,建立了多种不同条件下的水分利用效率模型。国内起步较晚,20

世纪80年代才开始系统研究水分利用效率,同时相继开展水分利用效率的模型研究^[47]。因此一个准确、实用和全面的水分利用效率模型也是今后水分利用效率研究所追求的。

参考文献:

- [1] Kramer P J, Kozłowski T T. Physiology of woody plants[M]. London: Academic Press, 1979. 443 ~ 444
- [2] Kramer P J. Water Relations of Plants[M]. New York: Academic Press, 1983. 405 ~ 409
- [3] B T 肖. 土壤物理条件与植物生长[M]. 冯兆林译. 北京: 科学出版社, 1965. 230
- [4] 拉斯卡托夫. 植物生理学(附微生物学原理)[M]. 张良诚, 万蕊湘译. 北京: 科学出版社, 1960. 49
- [5] 张正斌, 山仑. 作物水分利用效率和蒸发蒸腾估算模型的研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 1997, 15(1): 73 ~ 78
- [6] 刘文兆. 作物生产、水分消耗与水分利用效率间的动态联系[J]. 自然资源学报, 1998, 13(1): 23 ~ 27
- [7] Mrgan J A, Daniel R, Lecain, et al. Gas exchange, carbon isotope discrimination, and productivity in winter wheat[J]. Crop Science, 1993, 33: 178 ~ 186
- [8] 林植芳, 林桂珠, 孔国辉, 等. 生长光强对亚热带自然林两种木本植物稳定碳同位素比、细胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(2): 77 ~ 82
- [9] Wright G C, Hubick K T, Farquhar G D. Discrimination in carbon isotope of leaves correlated with water-use efficiency of field-grown peanut cultivars[J]. Aust J Plant Physiol, 1988, 15: 815 ~ 825
- [10] Martin B, Thorstenson Y R. Stable carbon isotope composition (¹³C), water-use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 hybrid[J]. Plant Physiol, 1988, 88: 213 ~ 217
- [11] 林光辉, 柯渊. 稳定同位素技术与全球变化研究[A]. 见: 李博. 现代生态学讲座[C]. 北京: 科学出版社, 1995. 161 ~ 188
- [12] Farquhar G D, O Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves[J]. Austr J Plant Physiol, 1982, 9: 121 ~ 137
- [13] Knight J D, Livingston N J, Van Kessel. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency of six crops grown under wet and dry land conditions[J]. Plant Cell Environ, 1994, 17: 173 ~ 179
- [14] Sun Z J, Livingston N J, Guy R D, et al. Stable carbon isotope as indicators of increased water use efficiency and productivity in white spruce (*Picea glauca* Voss) seedlings[J]. Plant Cell Environ, 1996, 19: 887 ~ 894
- [15] 严昌荣. 北京山区落叶阔叶林优势种水分生理生态研究[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 1997. 3
- [16] Hubick K T, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination selecting for water-use efficiency[J]. Aust Cotton Grower, 1987, 8(3): 66 ~ 68
- [17] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlated with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. Aust J Plant Physiol, 1984, 11: 519 ~ 522
- [18] Hubick K T, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars[J]. Plant Cell Environ, 1989, 12: 795 ~ 804
- [19] Ehleringer J R. Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency[J]. Crop Sci, 1991, 31(6): 1611 ~ 1615
- [20] 蒋高明, 何维明. 毛乌素沙地若干植物光合作用、蒸腾作用和水分利用效率种间及生境间差异[J]. 植物学报, 1999, 41(10): 1114 ~ 1124
- [21] 赵平, 曾小平, 彭少麟, 等. 海南红豆夏季叶片气孔交换、气孔导度和水分利用效率的日变化[J]. 热带亚热带植物学报, 2000, 8(1): 35 ~ 42
- [22] 樊巍. 农林复合系统的林网对冬小麦水分利用效率影响的研究[J]. 林业科学, 2000, 36(4): 16 ~ 20
- [23] 渠春梅, 韩兴国, 苏波, 等. 云南西双版纳片断化热带雨林植物叶片 ¹³C 值的特点及其对水分利用效率的指示[J]. 植物学报, 2001, 43(2): 186 ~ 192
- [24] Ehleringer J R, Field C B, Lin Z F, et al. Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants along an irradiance cline[J]. Oecologia (Berlin), 1986, 70: 520 ~ 526
- [25] Farquhar G D, O Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves[J]. Austr J Plant Physiol, 1982, 9: 121 ~ 137
- [26] 蒋高明, 林光辉, Marino B D V. 美国生物圈二号内生长在高 CO₂ 浓度下的 10 种植物气孔导度、蒸腾速率及水分利用效

- 率的变化[J]. 植物学报, 1997, 39(6): 546 ~ 553
- [27] Mørcroft M D, Woodward F I. Experimental investigations on the environmental determination of ^{13}C at different altitude[J]. Journal of Experimental Botany, 1990, 41(231): 1303 ~ 1308
- [28] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 等. 温带落叶林叶片 ^{13}C 的空间变化和种间变化[J]. 植物学报, 1998, 40(8): 853 ~ 859
- [29] Damesin C, Rambal S, Joffre R. Between-tree variations in leaf ^{13}C of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability[J]. Oecologia, 1997, 111: 26 ~ 35
- [30] 黄占斌, 山仑. 春小麦水分利用效率日变化及其生理生态基础的研究[J]. 应用生态学报, 1997, 8(3): 263 ~ 269
- [31] 郭贤仕, 山仑. 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
- [32] 李秧秧. 不同水分利用效率的高羊茅水分和光合特性研究[J]. 草业科学, 1998, 15(1): 14 ~ 17, 26
- [33] 接玉玲, 杨洪强, 崔明刚, 等. 土壤含水量与苹果叶片水分利用效率的关系[J]. 应用生态学报, 2001, 12(3): 387 ~ 390
- [34] Nobel P S. Achievable productivities of certain CAM plants: Basis for high values compared with C_3 and C_4 plants[J]. New Phytologist, 1991, 119: 183 ~ 205
- [35] 张正斌. 小麦水分利用效率改良的生理遗传基础[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 1998. 12
- [36] 贾秀领, 蹇家利, 马瑞昆, 等. 高产冬小麦水分利用效率及其组分特征分析[J]. 作物学报, 1999, 25(3): 309 ~ 314
- [37] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1989, 40: 503 ~ 537
- [38] Martin B J, Nienhuis J, King G, et al. Restriction fragment length polymorphisms associated with water use efficiency in tomato[J]. Science, 1989, 243: 1725 ~ 1728
- [39] Mian M A R, Bailey M A, Ashley D D, et al. Molecular markers associated with water use efficiency and leaf ash in soybean[J]. Crop Sci, 1996, 36: 1252 ~ 1257
- [40] Handly L L, Nevo E, Raven J A, et al. Chromosome 4 controls potential of water use efficiency (^{13}C) in barley[J]. J Exp Bot, 1994, 45(280): 1661 ~ 1663
- [41] 张正斌, 山仑, 徐旗. 控制小麦种、属旗叶水分利用效率的染色体背景分析[J]. 遗传学报, 2000, 27(3): 240 ~ 246
- [42] 王月福, 于振文, 潘庆民. 土壤水分胁迫对耐旱性不同的小麦品种水分利用效率的影响[J]. 山东农业科学, 1998(3): 5 ~ 7
- [43] 刘友良. 植物水分逆境生理[M]. 北京: 农业出版社, 1992. 128 ~ 138
- [44] 吕全, 雷增普. 外生菌根提高板栗苗木抗旱性能及其机理的研究[J]. 林业科学研究, 2000, 13(3): 249 ~ 256
- [45] 刘孟雨. 小麦的库源关系对水分利用效率的影响[J]. 生态农业研究, 1997, 5(3): 33 ~ 36
- [46] Hubick K T, Shorter R, Farquhar G D. Heritability and genotype \times environment interactions of carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Aust J Plant Physiol, 1988, 15: 799 ~ 813
- [47] 王会肖, 刘昌明. 作物水分利用效率内涵及研究进展[J]. 水科学进展, 2000, 11(1): 99 ~ 104

Advances in the Water Use Efficiency of Plant

LI Rong-sheng¹, XU Huang-can¹, YIN Guang-tian¹, YANG Jin-chang¹, LI Shuang-zhong²

(1. Research Institute of Tropical Forestry, CAF, Guangzhou 510520, Guangdong, China;

2. Agricultural Bureau of Putian City, Fujian Province, Putian 351100, Fujian, China)

Abstract: This paper summarized the results of research on water use efficiency of plant, including the development of the concept of water use efficiency, the temporal and spatial variations of water use efficiency, the factors influencing water use efficiency, the water use efficiency of different kinds of plants, the relationship of water use efficiency to drought tolerance, the genetic background of water use efficiency, the methods to improve water use efficiency on various scales and the trends of research on water use efficiency in the near future.

Key words: water use efficiency; temporal and spatial variation; stable carbon isotope