

# 开拓中的蹊径: 生物性节水\*

## To Raise the Water Use Efficiency by Modern Biotechnology

石元春

(中国农业大学, 中国科学院、中国工程院两院院士 北京 100094)

### 理性的呼唤

黄河和印度河、尼罗河和底格里斯河孕育了人类文明, 而当今淡水资源的匮乏正威胁着人类社会的发展。面对新世纪和未来, 有识之士对全球性淡水资源状况充满忧患。联合国水问题大会提出: “石油危机之后的下一个危机便是水”(1997), 另一份报告还说: “30年后, 全世界2/3的人口将面临供水紧张”。世界银行副行长萨拉杰丁甚至认为: 下个世纪, 如爆发战争, 其起因将是水, 而不是石油。该行持续增长委员会呼吁: “如不及时采取行动, 一场空前的水危机将会在全球范围内爆发”(1996)。

我国人均淡水资源占有量只有世界平均量的1/4, 且时空分布高度不均, 是世界13个贫水国之一。水资源严重不足, 利用效率很低(不及发达国家一半), 浪费十分严重, 将成为我国未来经济建设和社会发展的一个重要制约因素。近80年(1920~1997)的流域降水资料表明, 黄河断流并非水资源总量的减少而是区域分配上的变化, 根子仍然是水资源的严重浪费。农业是用水大户, 占5400亿立方米年总用水量的70%以上, 农业节水首当其冲。十五届三中全会提出: “要把推广节水灌溉作为一项革命性措施来抓, 大幅度提高水的利用效率”。节水已成为举国上下的共识, 成为我国的一项基本国策。

### 生物性节水

“节水”是一种俗称, 学术上的提法是指提高农业生产过程中的水分利用效率(WUE), 即提高单位耗水(蒸散量)的经济产量。农业生产中从引水到农业产出是个多环节和长过程的活动, 包括引水、输水、灌水和地表蒸发等非生物性水消耗过程; 也包括作物根系从土壤中吸水、传输、蒸腾和同化物合成的生物性水消耗过程。说到节水, 人们直感和熟悉的多为前者, 即通过渠道衬砌防渗、管道输水、喷

灌微灌、覆盖保墒等工程性措施以减少输水中的渗漏、灌水中的浪费和地面蒸发的损失, 而往往忽视了后者, 即生物性节水。

节水是手段, 农业产出是目的, 也是节水的终极评价标准。而农业产出主要是在生物性耗水过程中形成的。相同的水分状况, 不同的作物或同一作物的不同品种的同化物产出可以大不相同; 相同的干旱程度, 不同作物或品种受旱减产情况也会大相径庭, 问题在于生物性耗水上的差异。植物可以通过扩展根系和调节气孔以御旱; 可以通过渗透调节以耐旱; 也可以整体性地具有高水分利用效率。据邱国雄的测定(1992), C3植物的蒸腾比(蒸腾量与CO<sub>2</sub>同化量之比)平均为1.052+0.225, 而C4植物为494+45, 二者相差1倍以上, 玉米、高粱、粟子、糜子的水利用效率就比稻麦高得多。同是燕麦, 不同品种的蒸腾比在300~650之间, 也可相差倍余(山仑, 1985)。此外, 作物的不同生育期对水分亏缺的反应不同, 水分亏缺对产量形成的有关生理过程的影响也不一样, 这正是非充分灌溉的理论基础。所谓生物性节水, 是指利用和开发生物体自身的生理和基因潜力, 在同等水供应条件下能够获得更多的农业产出。

以减少输灌水过程中无效损失为目标的工程性节水, 其技术性强, 研究开发程度高, 工作重点在于产业化开发及相关技术研究。而生物性节水面对的不是材料和设计、工程和技术, 而是复杂的生物体。其特点是研究难度大、开发程度低, 应用中投入小而效益高、潜力大且前景广阔。以色列的喷微灌工程节水已经达到很高水平, 面临继续开发难度增大和潜力渐减的难题, 他们越来越认识到, “只有提高作物自身的水分利用效率才有可能取得节水上的新突破”(Stanhill, G., 1992)。分子生物学和生物技术的兴起和发展, 为生物性节水带来了巨大活力, 正孕育着新的突破和进展。近20年, 我国年均旱灾面积3.4亿亩, 损失粮食5000~6000万吨, 如果通过调整作物类型、品种和种植制度; 培育优良抗旱

\* 本文系由作者1999年5月在国家自然科学基金委召开的“我国水资源论坛”上的发言整理而成。

品种; 提高农业灌溉和抗旱技术等生物性节水措施, 必将低投入高效益地减少干旱造成的损失, 增加农业产出。生物性节水的蹊径正在开拓中。

## 作物对干旱的生理响应与调节

作物在水供应不足的胁迫下, 既有抗也有耐, 还有一系列的主动性响应, 特别是“渗透胁迫”(Osmotic stress) 响应, 如增加细胞溶质、降低渗透势、维持膨压及细胞扩张、气孔启闭等生理响应过程, 均可明显增强作物抗旱能力。

作物从土壤中吸收的水分主要用于蒸腾, 因而提高蒸腾比就成为提高作物水分利用效率的重要指标。蒸腾的主要通道和出口是气孔, 研究气孔启闭和蒸腾的生理机制, 无疑是提高作物蒸腾效率和 WUE 的重要切入点。近年研究中的一个重要进展是水胁迫下的信使和信号传递。胁迫信息传递中有膜的感受功能、电化学波的传导功能及不同代谢水平上的响应。研究中发现, 乙酰胆碱能以“神经递质”的作用, 传递电波和运动蛋白收缩, 可以提高气孔的敏感性和导度, 参与气孔保卫细胞的膨压运动, 在根冠交通中起着副信号的作用。植物激素 ABA 是在干旱胁迫下由根向地上部分传递信息的化学信使。吴国胜的工作证明了根部可以合成 ABA, 通过蒸腾流传送到叶片表面, 其含量与气孔开度成显著负相关(1993)。ABA 在保卫细胞质外体的大量积累和在保卫细胞背部和腹壁中的再分配是诱导气孔关闭的主要原因和机制(王学臣, 1995)。但是, 一些重要理论问题, 如电波传递的生理功能和与化学信号的关系; 根系对环境信息感知传递和作物响应的机理; 细胞的信息传导和气孔运动的调节机制; 植物激素在信号传递及调节中的机理等都有待于进一步揭示。

调节气孔启闭是提高蒸腾效率的重要途径。研究中发现, 与  $K^+$  螯合的离子载体, 如水杨嗉酸、腐植酸等喷洒在叶片上, 可以有效地引起气孔关闭和降低蒸腾。近年我国北方地区叶面喷施黄腐酸已在数百万亩农田上取得了较好抗旱增产效果。据报道, ABA、 $CaCl_2$ 、三嗪酮 (Tria) 等化学物质也能起到增强作物抗旱能力的作用。李耀强还观察到叶片喷施低浓度 ABA 可促进根系发育、提高抗旱能力的有趣现象。提高作物蒸腾效率和水分利用效率的化学和生物化学物质在生产应用中日益受到关注。

渗透胁迫环境中作物的滞后效应、复水后的补偿效应和不同作物、不同品种、不同发育阶段对渗透胁迫的不同响应以及与产量形成过程的关系, 始终是抗旱生理的研究热点。Turner, N. C. 曾提出“水分亏缺并不总是降低产量, 早期适度水分亏缺有利于某些作物的增产”的“有限水分亏缺效应”(1989);

郭贤仕在我国西北以谷子为材料的试验表明, 前期干旱锻炼可以使水分利用效率提高 10% ~ 73%; 我国北方农民也早有“蹲苗”经验。水分胁迫对作物产量形成不是简单的线性关系, 而是一种多层次的复杂生理过程。通过对不同作物的水胁迫生理的深入揭示, 将使农田灌溉技术和作物水分利用效率提到一个新的高度。

## 作物 WUE 的分子遗传改良

提高作物水分利用效率的研究在分子水平上也已取得可喜进展。研究证明, 作物对水分胁迫的响应是多途径的, 是由多基因控制的复杂过程, 其重要性状 WUE 具有稳定的遗传性。作为水分胁迫信息传递和调节气孔反应的化学信使 ABA, 已从小麦上分离得到 7 个 ABA 的应答基因和克隆了 150 多个受 ABA 调控的基因 (Guitinan)。近年发现的渗透胁迫调节基因 (OR 基因) 有能合成如氨基酸、脯氨酸、糖醇、甜菜碱等一些溶质, 以降低细胞水势的相溶性溶质合成基因; 有可以改变光合作用途径, 如由 C3 途径转变为强耐旱性的 CAM (景天酸代谢) 途径的光合作用相关基因; 有抗氧化基因 (SOD、CAT 等); 有跨膜转运体基因和盐的分室化基因等。

作物 WUE 的分子标记研究也取得了重要进展。Martin 等人对番茄 WUE 基因位点的研究提出, 干旱敏感的栽培品种与耐旱野生型之间有 70% 的 WUE 遗传变异与 B 染色体上的 85 号位点、F 染色体上的 4 号位点以及 Q 染色体上的 90 号位点有关。Main 等人对大豆 WUE 的 RFLP 连锁图谱研究提出, 有 6 个 RFLP 标记与 WUE 基因有关, 一个位于染色体 LG15(G) 上, 两个位于 LG17(H) 上, 3 个位于 LG18(J) 上。利用 WUE 的 RFLP 连锁图谱已找到与所要克隆基因有紧密连锁关系的分子标记进而得到所要克隆的 WUE 基因。分子标记技术在作物 WUE 的遗传改良和分子育种上开拓了一条有效的途径。

作物 WUE 的分子遗传改良在实践上也有了进展。1993 年 Tarczynski 等首先将甘露醇-1-磷酸脱氢酶基因转移到烟草, 增强了抗旱能力。梁峥将 BADH (甜菜碱醛脱氢酶) 基因转移到烟草, 也提高了烟草的抗旱 (盐) 性。日本学者从 C4 植物尾稻草属中克隆出了 PEPC 基因, 并导入水稻, 使  $CO_2$  同化力显著增强, 补偿点明显降低。此外, 还在烟草、苜蓿和水稻上成功地分别转移了 LEA、CAT 和 SOD 基因, 均在不同程度上提高了作物的抗旱能力。

WUE 的分子遗传改良才是起步, 一些重要的基础性研究显得特别重要。如建立我国缺水地区主要农作物 WUE-RFLP 分子标记连锁图谱和 WUE 基因的定位、克隆及其结构、功能和表达调控的研究;

单个 OR 基因的系统整合和全 cDNA 测序; 在分子水平上揭示作物渗透胁迫及适应性调节机理; 通过渗透胁迫突变体的整合性分析, 寻求关键性基因和渗透胁迫高耐受性工程植株等。生物技术的发展日新月异, 抗逆性的分子育种已成为关注的热点, 相信通过常规育种与分子育种的结合, 高 WUE 作物品种将会不断涌现, 异军突起于农业节水战线。

## 根- 土微生态系及其调节

作物根冠关系的研究进展加深了对作物 WUE 的整体性认识。作物所需水分主要来自土壤, 而水分在土壤中不是孤立存在, 是土壤复杂系统中的一个有机组成部分。因此, 土壤微生态系, 特别是根- 土微生态系就成为作物 WUE 研究中的一个重要组成部分。近年, 土壤表面化学和电化学、土壤水动力学和溶质运移、土壤微生物系和根土界面的研究; 模型化技术、模拟和可视化三维重建技术、分形理论和技术、空间变异和 3S 技术、原位活体根系测定技术以及生物技术等理论和研究方法上的突破性进展, 大大推进了人们对根- 土微生态系以及与作物 WUE 关系的认识。1985 年美、德等国将根际动态列为国家级重点研究项目; 1986 年第 13 届国际土壤学会成立了根际工作组; 1989 年召开了 6 次有关根际的国际学术会议; 1994 年 15 届国际土壤学会提出: 根际动态研究对提高土壤水肥利用效率具有特别重要意义。

根- 土微生态系有水分、养分和微生物群; 有作物根系、各种有机物、腐殖质和矿物质; 有根系分泌物、微生物分泌物和 VA 菌根; 有离子交换过程、溶解沉淀过程、氧化还原过程、酸碱调节过程等, 这个复杂系统处于动态平衡和演化过程之中。以往, 土壤化学、土壤物理学、土壤微生物学、植物生理学等单学科的研究较多, 近年对整体性、综合性以及根- 土界面的研究越来越受到重视。研究中发现, 向根趋近的土壤水分呈明显的梯度下降; 土壤水分向根系转运中, 根表存在的一层高张力土壤溶液膜制约着水分的传导, 其传导阻力与其中离子活度有关( Watt)。研究中还发现了一种有趣的“提水现象”(hydraulic lift), 即养分多集中于土壤表部的耕作层而水分多蓄存于土壤下层, 当根系从下层土壤吸水

向地上部转运的中途, 可将部分水分释放于上部干旱的土壤以利于养分吸收。

根- 土微生态系的水养互作研究一直受到重视。研究发现, 根际含水量下降引起土壤磷钾有效性迅速下降( Jungk) 和改变了小麦根系的  $\text{NO}_3^-$  吸收动力学参数( 龙怀玉等)。合理的营养状况对提高作物 WUE 有重要影响, 常规方法施用磷肥的有效率只有 20%, 而根际施磷的有效率可达 80% (张福锁); 合理施肥可使作物的水分利用效率提高 49% (邹邦基, 1995) 以及在水氮利用效率的协同效应研究中提出了优化指标和管理( 李韵珠, 1996)。作为一个系统的根- 土微生态, 植物根系和微生物群落是重要的参与者并对 WUE 有着重要影响。研究表明, 植物在缺乏某一养分时, 可自身合成专一性物质分泌于根际以活化土壤中的这种养分, 磷钾的活化具有特别重要意义。此外, 作物吸收氮量的 60% 来自土壤微生物量氮, 即氮肥施用中的大部分需要经过微生物 0.2~ 0.6 年时间的转化。

从上所述, 水的土- 根传导、肥水互作、根分泌物及微生物的根际效应、土壤氮磷的生物活化等与提高作物水分利用效率方面的研究, 将进一步揭示一个新的视野, 即开拓生物性节水的新途径。

## 结 语

节水是为了在一定水量条件下增加农业的产出。通过调动生物体的生理和基因潜力以增加农业产出的生物性节水是相对于以减少无效耗水的工程性节水而言, 二者相辅相成, 不可替代。工程性节水技术性强、开发程度高、投入大; 而生物性节水需要深厚的理论基础, 难度大, 目前开发程度低, 但具有潜力大、低投入高产出、厚积薄发的特点。分子生物学和生物技术的兴起和发展正在揭开这个崭新而诱人的领域, 生物性节水的蹊径正在开拓中。抗旱性分子育种与新品种培育、作物生理过程和根- 土微生态系的调控、提高作物水分利用效率的灌溉技术和施肥技术、抗旱性制剂的研制和施用等将逐渐形成生物性节水的技术体系。低投入高产出的生物性节水与工程性节水相结合, 将成为具有中国特色的农业节水之路。

( 删略 14 篇中外参考文献) ( 责任编辑 蔡德诚)

## 科技动态

### 超级电容器

据英《新科学家》1999 年 4 月 24 日报道: 美国新墨西哥洛斯阿拉莫斯国家实验室最近研制出一种新的电容器, 可使小轿车在爬坡时得到大的动力。这种电容器储存的电荷比传统的标准电容器的密度高达约 100 倍。它的出现有助于减少蓄电池的体积, 最后可达到像移动电话中的蓄电池一样的大小。

这种电容器是在两块平行板的表面储存电荷, 为了增加电荷储存密度, 这种超级电容器的纸一样薄的板是由导电碳纤维制作的, 并覆盖有导电聚合物, 从而大大增加了它的表面积。洛斯阿拉莫斯国家实验室的研制者之一史蒂文·希说, 这种电容器能使电动小轿车突然加速。  
( 刘先曙)