

# 作物水分利用效率的遗传改良研究进展

张正斌, 徐 萍, 周晓果, 董宝娣

(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 050021)

**摘要:** 从植物不同种属和品种的水分利用效率差异、水分利用效率的进化、水分利用效率的遗传及基因定位和分子标记、水分利用效率的转基因和基因克隆、水分利用效率的育种改良及生物节水研究发展趋势等方面介绍了国内外的研究进展, 说明水分利用效率遗传育种改良研究日益受到重视, 并将在生物节水、节水农业方面发挥重要作用。

**关键词:** 植物; 水分利用效率; 遗传; 改良; 综述

## Advance in Genetic Improvement of Water Use Efficiency in Crops

ZHAHG Zheng-bin, XU Ping, ZHOU Xiao-guo, DONG Bao-di

(Center of Agricultural Resources Research, Institute of Genetic and Developmental Biology,  
Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050021)

**Abstract:** Advance in the difference of water use efficiency (WUE) among different plant species and varieties, evolution of WUE, gene localization and molecular markers of WUE, gene cloning and transgene of WUE, genetic improvement of WUE and biological water saving, was introduced in this paper. These information show that genetic improvement of WUE has attracted more attention and will play an important role in biological water saving and water saving agriculture.

**Key words:** Crop; Water use efficiency; Genetic; Improvement; Review

随着水资源的日趋短缺, 生物节水在节水农业发展中的地位越来越受到重视。抗旱节水应用研究趋势是从农艺保水节水→以肥调水增水效(水肥耦合)→作物抗旱耐旱育种→高水分利用效率(water use efficiency, WUE)育种→抗旱性和丰产性统一→生物节水, WUE 是未来农业可持续发展的关键问题, 研究目的是让每一滴水生产出更多的食物<sup>[1]</sup>。植物抗旱机理研究是从被动的耐旱性研究(细胞质浓度、束缚水含量、细胞膜稳定性、离体失水等)→主动的抗旱性研究(根系吸水、渗透调节等)→节水研究(ABA 根冠信号调控叶片气孔开关, 优化调节叶片 WUE 等)→水分高效利用研究(水通道蛋白, 高收获指数等)。植物抗旱节水改良的学科发展趋势是从耐旱抗旱形态和育种研究→耐旱(水分胁迫)生理调控机制→抗旱和高 WUE 遗传→抗旱和高 WUE 分子生物学→抗旱

和高 WUE 分子遗传→WUE 基因工程。

### 1 作物 WUE 差异研究进展

20 世纪初, Briggs 和 Shantz 已开始作物需水量的研究<sup>[2-4]</sup>, 他们在 6 种 C<sub>3</sub> 作物 4 年的盆栽试验中发现, 不同作物的需水量, 当时用蒸腾系数(生物学产量/耗水量)表示, 现在叫水分利用效率(WUE)有明显差别, 其中小麦的 WUE 最高, 达到 1.97 g·kg<sup>-1</sup>, 而苜蓿最低为 1.16 g·kg<sup>-1</sup>, 其余介于二者之间, 最高和最低的之间相差 70%, 认为低的需水量一定与作物耐旱性有关, 但当时没有合理的解释<sup>[5]</sup>。

中国曾用降水利用效率(作物产量/降水量)作为作物 WUE 的指标, 在旱地上, 不同品种的降水利用效率可以作为 WUE 的指标。

Fisher 等<sup>[6]</sup>计算了几种植物的单叶 WUE(光合速

收稿日期: 2005-09-12; 接受日期: 2006-01-04

基金项目: 国家“863”节水重大专项(2002AA2Z4011)、国家自然科学基金(30270821)和中国科学知识创新工程重要方向项目(KSCXZ-SW-327)资助

作者简介: 张正斌(1962-), 男, 陕西合阳人, 研究员, 博士, 博士生导师。研究方向为小麦抗旱节水生理遗传育种。Tel: 0311-85886648; E-mail: zzb@ms.sjiam.ac.cn

率/蒸腾速率),发现在相对湿度为 50%和 25℃气温下,几种植物的最高 WUE 可达  $0.03 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ 。Osmond 等<sup>[7]</sup>认为环境蒸汽压变化对蒸腾速率的影响较大,而对光合速率的影响较小,传统的单叶 WUE(光合速率/蒸腾速率)在比较各种植物时有一定的缺陷,因而用内在水分利用效率[光合速率(P)/气孔导度(Cs)]来比较各种植物,发现在干旱引起气孔关闭时高的 P/Cs 特别重要,通过总结大量资料,表明有利环境条件下 C<sub>4</sub>植物比 C<sub>3</sub>植物 P/Cs 高 2.5~3 倍。Tanner 等<sup>[5]</sup>认为 C<sub>3</sub>植物的 WUE 最低, C<sub>4</sub>植物是 C<sub>3</sub>植物的 2 倍, CAM 植物的 WUE 最高。笔者认为这是利用生物学产量计算出的 WUE,但从经济产量特别是作物籽粒产量方面来看,可能 C<sub>3</sub>和 C<sub>4</sub>作物的 WUE 比 CAM 植物高。

虽然有少量研究发现植物不同属、种和品种间在 WUE 存在一定差异。但在 20 世纪 80 年代以前,关于 WUE 在植物品种间是否存在差异一直是个有争议的问题。Fisher<sup>[8]</sup>认为植物品种间不存在 WUE 差异, Tanner 等<sup>[5]</sup>也认为 WUE 的遗传改良是不可能的。但在有限水分条件下,通过提高经济系数以改变籽粒产量与蒸发蒸腾的比率,或通过增加蒸腾/蒸发的比率以增加 WUE,才是获得高产的惟一途径,许多大田作物试验支持这一论点。

在 20 世纪 80 年代,美国就开展了植物和动物 WUE 的研究。1983 年就出版了《美国干旱和半干旱地区可持续农业发展水分相关技术》,其中一章为影响动植物水分利用效率的技术<sup>[9]</sup>。

## 2 作物 WUE 遗传研究进展

以前许多人一直认为植物 WUE 是一个受气候环境影响的复杂性状,是个由多基因控制的性状,不可能对其进行遗传研究,但后来的研究推翻了这些论断。在以前的作物生理遗传育种研究中,并没有专门针对 WUE 这个性状或者是这个基因的研究,而是在抗旱、光合作用、气体交换等研究中进行少量分析,近年来才有专门针对 WUE 这个性状的研究开展。

在 20 世纪,一方面许多人认为植物 WUE 是个多基因控制的性状受环境因素影响太大,很难直接进行遗传研究和育种改良;另一方面国外科学家寻找与 WUE 紧密相关的指示性状如稳定性碳同位素  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ 。澳大利亚的 Farquhar 等<sup>[10]</sup>研究表明,稳定性碳同位素  $^{13}\text{C}$  和  $^{12}\text{C}$  的比例在不同的 C<sub>3</sub>植物中是不同的,碳同位素分辨率  $\delta^{13}\text{C}$  (carbon isotope discrimination) 与植物 WUE (生物或经济产量/耗水量)呈负相关,可作

为植物 WUE 改良的指示性状。据此,美国的 Martin 等<sup>[11]</sup>利用 RFLP 和  $\delta^{13}\text{C}$  分析方法,间接地确定控制西红柿 WUE 的基因位于 B、F 和 Q 染色体上。虽然不是对番茄 WUE 的直接定位,但却开拓了人们可对多基因控制的水分利用效率性状进行遗传研究的思路。后来的大量研究表明,  $\delta^{13}\text{C}$  和植物不同层次 WUE 的正负相关在不同试验条件下相互矛盾,  $\delta^{13}\text{C}$  不是研究植物 WUE 的有效指标<sup>[12]</sup>。

Handly 等<sup>[13]</sup>对中国春小麦-Betzes 大麦二体附加系的地上部分进行  $\delta^{13}\text{C}$  分析,认为在 4H 染色体上载有控制 WUE 的基因。Main 等<sup>[14]</sup>用 RFLP 确定控制大豆 WUE(以叶片灰分重量为指示性状)的基因位于 LG12(G), LG17(H)和 LG18(J)染色体上。Main 等<sup>[15]</sup>又在 LG16(L)染色体上定位了 1 个控制 WUE(茎叶根干重/耗水量)的位点。2001 年美国启动了“植物水分利用效率基因组”研究项目<sup>[16]</sup>。主要还是利用  $\delta^{13}\text{C}$  分析方法研究番茄、拟南芥、水稻的 WUE。但目前这个项目研究进展和结果未见太多的报道。

张正斌等<sup>[17]</sup>通过直接测定不同层次的 WUE,开展了有关小麦 WUE 改良的生理遗传基础研究,结果表明,在小麦不同基因组(2 倍体)中,小麦 A 组染色体上载有高光合速率和高 WUE(光合速率/蒸腾速率)的基因,在中国春双端体的 1AL(长臂)、2AL、2AS(短臂)和 7AS 染色体臂上载有高 WUE 的基因,小麦染色体 2AL 有控制低蒸腾速率的基因。在小麦-黑麦附加系中,4R 染色体上有控制高 WUE 的基因。Gorny<sup>[18]</sup>利用硬粒小麦 D 组染色体代换系研究表明,小麦 7D 染色体有增加 WUE 的作用。张正斌等<sup>[19, 20]</sup>用 Hogland 溶液水培方法,在生长箱条件下,对 114 个小麦重组近交系(Synthetics × Opata85)的水分利用效率等生理形态指标及根系特征进行了鉴定,利用该群体的 RFLP 遗传图谱进行了有关性状的 QTL 分析,结果表明,在 1A 和 6D 染色体上有 2 个控制叶片 WUE(光合速率/蒸腾速率)的 QTL,它们的遗传贡献分别为 11.48%和 14.84%。验证并精确了笔者利用中国春小麦双端体对控制小麦叶片 WUE 基因的染色体定位的结果<sup>[17]</sup>。在染色体 3B(3 个)、3D、4A、5B、6D(3 个)、7A 上共有 10 个 QTL 控制单株 WUE(茎叶+根干重/单株耗水量)。在染色体 2A、3B(3 个)、4A、6D 上共有 6 个控制地上部单株 WUE(茎叶干重/单株耗水量)的 QTL,在染色体 1A-1D、4A-5A 上 2 对互作 QTL 影响地上部单株 WUE。在染色体 2A、2B(2 个)、3A、3B、4A、5B 上共有 7 个 QTL 控制

地下部单株 WUE (根干重/单株耗水量), 在染色体 1A-6B、5D-6D、5D-7B 上有 3 对互作 QTL 影响地下部单株 WUE。

笔者利用早选 10 号和鲁麦 14 的加倍单倍体遗传作图群体和小麦重组近交系 (Synthetics × Opata85) 的进一步基因组比较研究表明, 在 2 个不同遗传作图群体中的相同染色体上定位出了控制相同 WUE 的基因, 即在 7A 染色体上均有控制单株 WUE 的 QTL, 2A、3B 和 4A 染色体上均有控制茎叶 WUE 的 QTL, 3A 染色体上均有控制耗水量的 QTL, 2A 染色体上均有控制幼苗根干重的 QTL。说明 A 组染色体在小麦的水分利用方面具有重要作用<sup>[21]</sup>。这些都为小麦 WUE 的分子标记辅助选择育种和基因克隆打下了良好的基础。

### 3 作物 WUE 转基因和基因克隆研究进展

抗旱和高效利用水分在作物育种中是不同的但又有关联的。在没有得到控制 WUE 基因克隆以前, 有人利用与抗旱有关的基因进行转基因改良 WUE 的研究。Elumalai<sup>[22]</sup>报道将来自大麦的 HVA1 基因转入小麦, 使这种转基因小麦后代的 WUE 得到了改良提高, 其 WUE 为 0.66~0.68 g·kg<sup>-1</sup>, 未转基因的对照小麦品种的 WUE 为 0.53~0.57 g·kg<sup>-1</sup>; 同时研究表明, 两个纯合转基因小麦比对照品种显著地增加了生物产量干重, 根鲜重和干重, 以及茎叶干重。说明通过转基因途径可以改良小麦的抗旱和高效利用水分特性。

最近澳大利亚的 Malse 等<sup>[23]</sup>, 利用  $\delta^{13}\text{C}$  分析方法作为 WUE 的代表性状, 将控制蒸腾效率的 QTL 定位在第 2 染色体上的 *ERECTA* 标记上, 然后从拟南芥中克隆出了该 *ERECTA* 基因, 它是 1 个富亮氨酸重复片段的受体激酶基因, 可以改变叶片气孔数目和叶片结构, 已被证实能调控植株的蒸腾效率, 对改良作物的抗旱性及高效利用水分展示出良好前景。

### 4 作物 WUE 育种改良进展

笔者认为, 作物抗旱节水是在干旱半干旱气候环境下生存和繁衍的手段, 高 WUE 和高产是目的。虽然植物抗旱节水是一个复杂的问题, 但人类在植物抗旱节水的选育和栽培方面已经取得了许多成就, 且在不断前进。中国旱地小麦育种和产量都有很大提高, 澳大利亚在 20 世纪 80 年代就重视小麦 WUE 育种, 将提高 WUE 作为一个明确的育种目标。在春季低温

和夏季干旱的气候条件下, 选育了早发性强 (繁茂性好) 的高 WUE 类型小麦。但目前在植物抗旱节水的生理遗传机理方面的研究还不够深入, 对植物抗旱节水的基因操作取得的成效不大。

中国粮食生产的限制因素是干旱, 雨水丰歉决定了粮食丰歉, 影响了中国乃至世界粮食安全。作物要抗旱、高 WUE、高产, 必须具备三个方面的性能: 一是保持水分, 将水分保持在体内, 例如, 仙人掌、玉米和高粱等植物是高水势的抗旱; 二是耐旱, 例如卷柏 (还魂草)、小麦和谷子等植物就是低水势耐旱, 在水分严重缺乏的情况下, 还可以保持生命活力; 三是水分高效利用, 在具有一定抗旱性的同时, 要利用一定的水分生产出更多的粮食和经济产量, 这是作物抗旱节水高产育种的方向。如目前培育和推广的早肥型或者是水旱兼用型小麦品种石 4185 和石家庄 8 号等。笔者通过长期的研究认为, WUE 可以将抗旱性和丰产性统一于一体, WUE 是一个可以量化的综合抗旱节水研究指标, 包括了抗旱、耐旱、节水、高效用水和高效产出等多个方面的内容, 目前已经逐渐成为作物抗旱节水的一个重要评价指标。

植物在抗旱和水分高效利用方面有明显的遗传和生理差异。小麦等作物里有 4 种 WUE 类型: 一种是耗水少、产量低、WUE 低, 即三低型; 二是耗水中少、产量中高、WUE 较高, 如目前在中国北方冬麦区旱地种植的西峰 20, 长 6878 等品种; 三是耗水中上、产量最高、WUE 最高, 如目前在中国黄淮旱地推广的水旱兼用型品种石家庄 8 号和临丰 615 等; 四是耗水多、产量低、WUE 低。笔者希望选育出第二和第三种抗旱高 WUE 和高产的类型优良新品种。

目前在作物自身水分高效利用的生理遗传机理研究方面, 应该从作物生长发育、形态结构、组织细胞、分子基因、代谢调控等层次, 在以下几个方面进行深入研究。一是作物的抗旱机理, 二是作物的水分高效利用机理, 如水通道蛋白与 WUE 调控的分子生物学机理; 三是作物提高收获指数的机理; 四是抗旱和水分高效利用及高产的协调关系; 五是水分和养分耦合共同高效利用的机理, 六是水分和光合高效利用和转运机理。

从作物抗旱节水品种遗传改良方面来看, 一方面要加强抗旱高水分利用类型种质资源的筛选和利用, 二是通过从国内外干旱半干旱地区进行抗旱高水分利用效率类型植物新种和作物新品种的引进和驯化, 三是利用常规育种和转基因等生物新技术, 培育抗旱节

水优质高产的农作物新品种。

笔者近年来的研究表明,小麦叶片 WUE、单株 WUE 和大田群体 WUE 在进化过程中都有了一定程度的提高。小麦的 WUE 在干旱半干旱条件下低的为  $0.1 \text{ kg}\cdot\text{mm}^{-1}$ , 高者达  $1 \text{ kg}\cdot\text{mm}^{-1}$ ; 玉米的 WUE 由  $0.2 \text{ kg}\cdot\text{mm}^{-1}$  可上升到  $2 \text{ kg}\cdot\text{mm}^{-1}$ , 可以相差 10 倍。即在年降水量为 500 mm 条件下, 小麦产量可以达到  $7\ 500 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , 玉米产量可以达到  $15\ 000 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ 。“斤水斤粮”的概念已经被品种改进、栽培施肥等措施突破。因此在通过品种改良、培肥地力、优化栽培、提高土壤水分和降水及灌溉水分利用效率方面还有很大潜力可挖。通过作物遗传育种学家和栽培学家的长期共同努力, 使  $C_3$  植物水稻、小麦等的最高产量潜力已经赶上甚至将要超过  $C_4$  植物玉米、高粱等, 这些都充分说明作物 WUE 改良的潜力和重要性。在  $9\ 000 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  的生产水平上, 由于各种作物的需水量的不同, 小麦的 WUE 要高于玉米再高于水稻。

从旱地作物高产发展趋势来看, 中国旱地小麦有 50% 的旱薄地产量为  $2\ 250 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , 有 20%~30% 的中产旱地产量为  $3\ 750 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ; 有 15% 左右的旱肥地产量为  $6\ 000 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ; 有 5% 旱地育种和示范地产量可达  $7\ 500 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  左右。笔者多年的长期实践发现, 同样一个抗旱品种, 在同一地区和年份, 产量和 WUE 高低的不同, 关键是与土壤肥力的高低有关。因此, 目前旱地低产的原因, 还主要是土壤肥力不足, 而不是降水不足的原因。目前在年降雨量为 400~500 mm 的地区, 旱肥地小麦产量可以达到  $4\ 500\sim 7\ 500 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ 。从目前中国小麦旱地品种区域试验的结果来看, 许多旱地小麦新品种产量都可以达到  $6\ 000\sim 7\ 500 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ , 但在生产推广中, 却只有很小的面积能达到这么高的产量水平。因此, 关键还是土壤肥力不高和品种适应性不广等问题。一方面说明中国旱地小麦育种有了很大的发展, 同时, 说明旱地作物高产育种和栽培还有很大的潜力可挖。笔者相信随着栽培条件特别是肥料投入的普遍增加, 在本世纪中期, 中国旱地小麦可以平均可达  $3\ 000 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  以上, 甚至有 50% 的旱地面积可以达到  $3\ 750 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$  产量水平。因此, 通过作物自身的 WUE 提高, 对中国粮食持续增产有重要意义。

## 5 作物 WUE 科学发展趋势

从国外发展来看, 20 世纪 90 年代初期, 世界先进节水农业国家以色列科学家 Stanhill<sup>[24]</sup> 就指出: 只

有提高生物自身的 WUE, 才能取得节水上的新突破。90 年代后期, 中国的石元春<sup>[25]</sup> 和山仑<sup>[26]</sup> 院士也大力提倡生物节水。绿色革命的发起人, 诺贝尔和平奖的获得者, 布劳格 2000 年<sup>[27]</sup> 提出了“让每一滴水生产出更多的粮食”, 要让“蓝色革命”继续完成“绿色革命”的号召。

笔者认为生物节水是一个广泛的概念。广义的生物节水应该是指利用森林和草原进行水土保持, 产生更大的经济和生态效益。狭义的生物节水应该是利用抗旱和高水分利用效率、高产优质的动植物品种, 特别是以农作物为主的生物节水, 产生更大的经济和生态效益。

2003 年中国出版了《作物抗旱节水的生理遗传育种基础》<sup>[28]</sup>。2004 年 3 月英国出版了《水分利用效率的植物生物学》<sup>[29]</sup>。2005 年欧洲和西非及北非国家启动了一个“硬粒小麦水分利用效率改良及稳产性”研究项目 (IDuWUE)<sup>[30]</sup>, 欧洲和地中海地区启动了“提高地中海地区农业水分利用效率”的研究项目 (WUEMED)<sup>[31]</sup>, 2005 年 9 月在罗马举行的第二届国际干旱会议上进行了讨论。说明生物节水已经受到国内外有远见的科学家的重视。

中国最近提出了高水效农业的概念<sup>[32]</sup>, 它是节水农业的发展方向。高水效农业是指同时追求和实现单位耗水的高水分利用效率、高经济效益、高生态效益及社会效益的一种具有高新科学技术体系和经济市场紧密结合的新型农业体系。一方面要强调粮食作物的高水效发展, 另外更要重视经济作物的高水效发展, 再加上对优质农产品的高水效生产。只有这样, 中国农业才会可持续大发展, 才会繁荣和发达, 形成有中国特色的高水效农业。大大提高水分利用效率、经济效益、生态效益和社会效益。例如在中国北方地区种植抗旱节水优质高产的小麦等作物品种, 就可以取得更高的水分利用效率。

致谢: 感谢中国农业科学院作物科学研究所贾继增和景蕊莲研究员在有关研究方面给予的大力支持。

## References

- [1] 张正斌, 徐萍, 董宝娣, 刘孟雨, 段子渊, 刘斌, 朱有光. 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, 1: 52-61.
- Zhang Z B, Xu P, Dong B D, Liu M Y, Duan Z Y, Liu B, Zhu Y G. Water use efficiency is the key research direction in agriculture in

- future. *World Sci-Tech Research and Development*, 2005, 1: 52-61. (in Chinese)
- [2] Briggs L J, Shantz H J. The water requirements of plants. II. A review of the literature. USA. Department Agriculture Bureau. *Plant Industry Bulletin*, 1913, 285: 1-96.
- [3] Briggs L J, Shantz H J. Relative water requirements of plants. *Journal Agriculture Research*, 1914, 3: 1-63.
- [4] Shantz H J, Piemeisel L N. The water requirement of plants at Akron, Colo. *Journal of Agriculture Research*, 1927, 34: 1093-1190.
- [5] Tanner C B, Sinclair T R. Efficient water use in crop production: Research or research. In: Taylor H M, Jordan W R, Sinclair T R, eds. *Limitation to Efficient Water Use in Crop Production*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. 1983: 1-27.
- [6] Fischer R A, Turner N C. Plant productivity in arid and semi-arid zones. *Annual Review of Plant Physiology*, 1978, 29: 277-317.
- [7] Osmond C B, Winter K, Powles S B. Adaptive significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water stressed plants. In: Turner N C, Kramer P J, eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. New York, Wiley, 1980: 139-154.
- [8] Fisher R A. Optimizing the use of water and nitrogen through breeding of crops. *Plant and Soil*, 1981, 58: 49-278.
- [9] Office of Technology Assessment. Water-related technologies for sustainable agriculture in U.S. arid/semiarid lands. Washington, DC: US Congress, OTA-F-212, and October.1983. [http:// www.wps.princeton.edu/~ota/disk3/1983/8331\\_n.html](http://www.wps.princeton.edu/~ota/disk3/1983/8331_n.html)
- [10] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. *Australia Journal of Plant Physiology*, 1984, 11: 539-552.
- [11] Martin B J, Nienhuis J, King G, Schaefer L. Restriction fragment length polymorphism associated with water use efficiency in tomato. *Science*, 1989, 243: 1725-1728.
- [12] 张正斌, 山 仑. 碳同位素分辨率在小麦水分利用效率研究中的应用. 西北农业学报, 1999, 1: 43-48.  
Zhang Z B, Shan L. The application of carbon isotopic discrimination in wheat water use efficiency research. *Acta Agricultural Boreali-Occidentalis Sinica*, 1999, 1: 43-48. (in Chinese)
- [13] Handly L L, Eviatar N, John A R. Chromosome 4 controls potential water use efficiency ( $\delta^{13}\text{C}$ ) in barley. *Journal of Experiment Botany*, 1994, 280: 1661-1663.
- [14] Main M A R, Bailey M A, Ashley D A, Wells R, Carter T E. Molecular markers associated with water use efficiency and leaf ash in soybean. *Crop Science*, 1996, 36: 1252-1257.
- [15] Main M A R, Ashley D A, Bailey M A. An additional QTL for water use efficiency in soybean. *Crop Science*, 1998, 38: 390-393.
- [16] The genomics of plant water use efficiency project. [http:// isotope.bti.cornell.edu/home.html](http://isotope.bti.cornell.edu/home.html)
- [17] 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. 遗传学报, 2000, 27(3): 240-246.  
Zhang Z B, Shan L, Xu Q. Background analysis of genes controlling water use efficiency of *Triticum*. *Acta Genetica Sinica*, 2000, 3: 240-246. (in Chinese)
- [18] Gorny A G. Effects of D-genome substitutions on the water use efficiency and of the Langdon durum wheat to reduced nitrogen nutrition. *Cereal Research Communications*, 1999, 27: 83-90.
- [19] 张正斌, 徐 萍, 贾继增. 作物抗旱节水分子遗传研究展望. 中国农业科技导报, 2000, 5: 20-22.  
Zhang Z B, Xu P, Jia J Z. Research advance on molecule genetics of drought resistance of crop. *Review of China Agricultural Science and Technology*, 2000, 2(5): 20-22. (in Chinese)
- [20] 张正斌, 徐 萍. 小麦性状的 QTLs 研究进展. 世界科技研究与发展, 2002, 1: 52-58.  
Zhang Z B, Xu P. Review on QTL study of wheat traits. *World Sci-Tech Research and Development*, 2002, 1: 52-58. (in Chinese)
- [21] 周晓果, 景蕊莲, 昌小平, 张正斌. 小麦苗期水分利用效率及其相关性状的 QTL 分析. 植物遗传资源学报, 2005, 6(1): 20-25.  
Zhou X G, Jing R L, Chang X P, Zhang Z B. QTL mapping for water use efficiency and related traits in wheat seedling. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2005, 1: 20-25. (in Chinese)
- [22] Elumalai S, Bahieldin A, Wraith J M, Niem T A, Dyer W E, David T H, Rongda Q. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barely HVA1 gene. *Plant Science*, 2000, 155: 1-9.
- [23] Masle J, Gilmore S R, Farquhar G D. The *ERECTA* gene regulates plant transpiration efficiency in *Arabidopsis*. *Nature*, 2005, 10: 1-5.
- [24] Stanhill G. Irrigation in Israel: past achievements, present challenges, and future possibilities. In: Shalheveret J, Liu C M, Xu Y X, eds. *Water Use Efficiency in Agriculture*. Rehovot Israel: Priel Publishers, 1992: 63-77.
- [25] 石元春. 开拓中的蹊径: 生物节水. 科技导报, 1999, 10: 3-5.  
Shi Y C. Biology water saving is the new way to exploit. *Science and Technology Review*, 1999, 10: 3-5. (in Chinese)
- [26] 山 仑, 张岁岐. 节水农业及其生物学基础. 水土保持研究, 1999, 1: 2-6.  
Shan L, Zhang S Q. Water saving agriculture and fundamental of

- biology. *Research of Erosion and Conservation of Water and Soil*, 1999, 1: 2-6. (in Chinese)
- [27] Borlaug N E, Dowsell C. Global food security: Hardness science in the 21<sup>st</sup> century, in *Biotechnology Forum on 10 March 2000*. <http://www.isaaa.org/dlumlilectweb/registration2web.htm>
- [28] 张正斌. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础. 北京: 科学出版社, 2003: 12.
- Zhang Z B. *Fundamental of Physiology and Genetics and Breeding in Crop Drought Resistance and Water Saving*. Beijing: Science Press, 2003: 12. (in Chinese)
- [29] Bacon M A. *Water Use Efficiency in Plant Biology*. Oxford UK: Blackwell Publishing, 2004.
- [30] Improving durum wheat for water use efficiency and yield stability through physiological and molecular approaches. <http://www.medaqua.org/forum/IDUWUE.html>
- [31] Improving Water Use Efficiency in Mediterranean Agriculture. <http://www.distagenomics.unibo.it/wuemed/index.html>
- [32] 张正斌, 徐 萍, 董宝娣, 陈兆波, 段子渊, 刘 斌, 朱有光, 王大生, 孙永溪. 高水效农业发展是我国未来农业发展必由之路. 世界科技研究与发展, 2005, 2: 63-71.
- Zhang Z B, Xu P, Dong B D, Chen Z B, Duan Z Y, Liu B, Zhu Y G, Wang D S, Sun Y X. High water use efficiency agriculture is the forward way for Chinese agriculture developing. *World Sci-Tech Research and Development*, 2005, 2: 63-71. (in Chinese)

(责任编辑 张淑兰)