

# 论高粱的抗旱性及在旱区农业中的地位

山 仑, 徐炳成

(西北农林科技大学/中国科学院/水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

**摘要:** 本文以笔者研究组多年研究结果为基础, 以玉米为主要参作物, 就干旱逆境下高粱的产量表现、水分利用及抗旱特性进行了论述。认为高粱是一种综合抗旱能力很强的作物, 尤其具有低耗水、高水分利用效率特性, 其耐旱性显著高于玉米, 也高于谷子和苜蓿, 属于一种典型的模式抗旱作物, 具有重要的生产和研究价值。指出高粱作为抗逆性很强的粮饲兼用作物, 特别是作为一种能源植物, 仍具有良好的发展前景。建议今后在降水量低于 450 mm、热量可满足生长的地区扩大高粱种植面积, 同时加强对其整体抗旱性机理及抗旱基因组的研究。

**关键词:** 高粱; 抗旱性; 耐旱性; 水分利用; 产量表现

## Discussion on Drought Resistance of Sorghum and Its Status in Agriculture in Arid and Semiarid Regions

SHAN Lun, XU Bing-cheng

(Northwest Agricultural and Forestry University/Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi)

**Abstract:** Based on authors' research results and taking maize as the main reference crop, the paper discussed the yield performance, water utilization and drought resistance of sorghum under drought stress environment. Sorghum is regarded as a crop having strong and comprehensive ability of coping with drought, especially low water consumption and high water use-efficiency characteristics. The drought tolerance of sorghum is significantly higher than maize, millet and alfalfa. Sorghum is a typical drought-resistant model crop, which has important values for production and research. The paper also discussed the reasons for the sharp declining in total planting areas of sorghum, and pointed out that as a multifunctional crop possessing high stress resistibility, sorghum can be used for food, fodder, the production of beverages, as well as biofuels, which indicates its favorable developmental prospects. To bring more land under cultivation for sorghum at the regions where the rainfall is lower than 450mm and heat is satisfiable for growth, and strengthen the investigations about drought-resistant mechanism in whole and drought-resistant genome were proposed.

**Key words:** sorghum; drought resistance; drought tolerance; water utilization; yield performance

高粱 (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) 属于一种抗旱性较强的栽培作物已得到公认。自 20 世纪 70 年代以来有关高粱抗旱性及其机理的研究资料已有大量积累, 但经分析后认为存在以下问题: (1) 缺乏“量”的概念, 多证明高粱对干旱的适应能力强, 但强到什么程度? 在怎样的水分胁迫下仍能生存, 仍有生产价值, 不够明确; (2) 抗旱机理研究涉及面较宽, 但系统性不够, 特别是不同机制在增强高粱抗旱性中的相

对重要性, 以及起关键作用的机制是什么, 尚不清楚;

(3) 在高粱抗旱能力日益得到肯定、农业水资源日趋紧缺的情况下, 为什么中国近期高粱种植面积却大幅度下降? 有关科研工作也明显减少。如何正确认识其在旱区或缺水区农业中的地位以及如何适度发展这种作物, 仍需进一步明确。本文以笔者研究组多年研究结果为基础, 以玉米作为主要参比材料, 试图围绕上述问题, 就粒用高粱的抗旱性及其机理, 以及在旱区

收稿日期: 2009-03-24; 接受日期: 2009-04-23

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (“973”) 项目 (2009CB118604)

作者简介: 山 仑 (1933—), 男, 山东龙口人, 研究员, 中国工程院院士, 研究方向为作物抗旱生理和旱区农业发展。Tel: 029-87012732; E-mail: Shanlun@ms.iswc.ac.cn

农业中的发展前景作一探讨。

## 1 高粱在干旱条件下的产量表现

1965 年黄土高原地区遭受大范围的严重干旱, 中国科学院西北水土保持生物土壤研究所位于山西省柳林县孟门乡五里后村试验基点的全年降水量为 255 mm, 仅约为多年平均的 50%, 调查表明<sup>[1]</sup>, 该村半阳坡梯田玉米地 8 月 25 日—10 月 10 日期间 1 m 土层内平均土壤水分含量已低于萎蔫系数 (6.2%), 在这种情况下, 全村不同地块高粱的亩产变幅为 69.5~148 kg, 最高产量为最低产量的 1.1 倍; 谷子相应为 30-81 kg, 相差 2.7 倍; 玉米相应为 18~130 kg, 相差 7.2 倍, 说明高粱抗旱性强而产量稳定。全村统计结果显示高粱平均亩产为 110.6 kg, 谷子 60.6 kg, 玉米 76.3 kg, 高粱比玉米高出 45%, 在特别干旱的阳坡地差别更大, 在较湿润地块差异则较小。

苏珮等在陕西杨凌的田间控制条件的试验表明<sup>[2-3]</sup>, 同为 2 个品种平均, 干旱胁迫下高粱产量比玉米高出 33%, 而在充分灌溉条件下玉米产量则比高粱高出 23%。27 种不同供水处理盆栽试验结果显示了类似的变化规律: 全生育期充分供水条件下 (相当于土壤饱和持水量的 75%), 高粱单株产量为 72.10 g, 玉米稍高, 为 73.03 g; 而在严重干旱条件下 (相当于土壤饱和持水量的 35%), 高粱单株产量为 33.69 g, 玉米为 19.12 g, 高粱较玉米高出 76.2%。

Hsiao 同样认为<sup>[4]</sup>, 严重水分亏缺下玉米明显减产, 而高粱仅略有下降, 高粱产量比玉米高出 53.8%; 在充分灌溉条件下, 玉米产量则比高粱高出 28.7%。类似的结果近年来也被其他研究者所证实<sup>[5-8]</sup>。据笔者研究组的试验结果<sup>[9-10]</sup>, 严重干旱下高粱仍可保持较高产量主要是由于其具备较强的耐旱能力。一是在成苗过程中, 高粱的需水阈值显著低于玉米。种苗出土后 2 种作物的耐旱能力也有明显差别, 观测表明, 当土壤含水量下降到 4.1% 时, 玉米幼苗完全枯萎, 复水后存活率为 0, 而此时高粱的存活率仍可达到 40%。二是在严重干旱年份, 生育期间叶片萎蔫程度明显不同。高粱在 7 月中旬至下旬 10 余日出现植株萎蔫, 玉米则从 6 月底开始至 8 月初, 萎蔫时间长达 40 多天, 另外, 高粱仅在中午发生轻度萎蔫, 而玉米整日处于中度以上萎蔫, 一些阳坡田块上的植株至次日清晨仍不能恢复<sup>[1]</sup>。

有报道称<sup>[11]</sup>, 在中壤土上高粱萎蔫系数为 5.9%, 低于玉米 (6.5%) 和小麦 (6.3%)。高粱叶水势在高

于 -1.5 MPa 时可保持较高的气孔导度, 低于 -1.8 MPa 时气孔才关闭, 干旱下高粱的液胞膜较玉米保持完整, 受旱后当玉米膜伤害率达到 6.45%~23.73%, 高粱的膜伤害率仅为 0.82%~5.18%, 直至叶水势下降到 -3.7 MPa 时仍未遭到完全破坏<sup>[12]</sup>。在西非 Sahelian 年降水量 250 mm 地区, 其它作物已无法种植, 仍可栽培高粱, 并有一定收获; 甚至降水量仅为 175 mm 的地方, 仍发现有野生高粱的生长<sup>[13]</sup>。

对上述典型资料综合分析后认为, 高粱确属一种抗旱性很强且能在严重干旱下保持较高产量水平的作物。能保持怎样的产量水平? 相对而言, 在中等程度干旱下, 高粱产量可超过玉米 1/3, 严重干旱条件下则可超过玉米 50% 左右, 极重干旱下相差可达 1 倍。但在充分灌溉条件下, 玉米产量又可高于高粱 30% 左右。玉米也并非是一种抗旱性很差的作物, 玉米水分利用效率较高, 对干旱有一定的适应能力, 特别是在拔节期以前和抽穗开花期以后抗旱性较强, 而且其植株叶片具有长期处于萎蔫状态而不枯的特点<sup>[1]</sup>。据笔者研究, 在黄土高原半干旱地区高粱和黍 (糜子, *Panicum miliaceum* L.) 属于抗旱性最强的 2 种作物<sup>[14]</sup>, 黍主要依靠其耐旱特性, 高粱则具备较强的综合抗旱性。

## 2 高粱对缺水的生理生态适应

高粱抗旱性强与其具有入土较深的发达根系有关。李文烧试验表明<sup>[15]</sup>, 受到中度-重度干旱胁迫后, 高粱根系总长度增加, 但主根长度无明显变化; 同时干旱处理使得高粱的主根粗度、根系面积和直径大于 1 mm 须根数量均有所增加。中度干旱下高粱根系干物质量与正常供水比较没有明显变化, 重度干旱下则有所下降。由于受旱后地上生物量降低显著, 因而根冠比显著增大。裴冬等<sup>[16]</sup>试验结果也显示, 旱作情况下高粱土壤中每层根长及密度均大于充分供水处理, 对深层土壤水的利用程度也显著高于灌溉地。

高粱和玉米均有较发达的根系, 田间试验结果表明<sup>[1]</sup>, 严重干旱条件下高粱根系入土深度为 2.1 m, 玉米则为 2.3 m, 玉米根系密集层也较高粱为宽。整个生育期 0~1 m 范围内, 高粱地土壤含水量为 5.2%~7.5%, 玉米为 4.1%~5.9%; 1~2 m 范围内, 高粱土壤含水量为 7.7%~11.0%, 玉米则为 5.9%~8.2%, 说明高粱并不比玉米具有更强的利用土壤储水的能力。Hsiao 也认为<sup>[4]</sup>玉米与高粱两种作物根系的差别不大, 不足以解释水分供应不足时的不同产量行为, 因而不能作为高粱较玉米更抗旱的主要原因。

原因可能在于高粱具有低耗水和高水分利用效率的生理特性。控制环境下的试验结果显示<sup>[2]</sup>：高粱生育期单株耗水量为 1.53 kg，玉米为 2.32 kg，玉米比高粱多耗水 51.9%；而高粱的平均水分利用效率（WUE， $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ ）为 2.02，玉米为 1.70，皆以有限供水条件下（相当于土壤饱和和持水量的 55%）为最高。一些研究结果还表明<sup>[11,15]</sup>，在中度与重度干旱胁迫下，高粱的蒸腾耗水量分别是正常供水条件下的 71.57% 和 54.57%，而 WUE 则分别为正常水分处理的 1.2 和 1.3 倍。田间条件下，高粱的蒸腾蒸发量（ET）为 300~600 mm，比水稻（500~950 mm），棉花（550~950 mm）和玉米（400~750 mm）都低<sup>[17]</sup>。

在渐进干旱条件下，随土壤含水量下降，高粱植株叶片水势及饱和渗透势亦相应降低，但在 50%~75% 土壤持水量范围内，叶片水势及渗透势下降不明显，而小于 45% 时才明显下降。在相同土壤水分条件下，高粱叶水势及净光合速率均高于玉米<sup>[2]</sup>。另一试验结果表明<sup>[18]</sup>，在骤然干旱情况下，高粱与玉米叶水势均明显降低，但高粱下降较慢。笔者在历史上大旱的 1965 年对高粱、玉米、谷子 3 种作物的抗旱性作了田间比较研究<sup>[1]</sup>：有关产量性状如上所述，与此同时还发现受旱时期高粱叶片含水量一直低于玉米、谷子，更有意义的是，7 月中旬严重干旱来临时，中午未萎蔫或轻度萎蔫的高粱叶片含水量比整日内严重萎蔫的玉米叶片含水量还低，这说明维持高粱叶片细胞正常膨压所需要的水分比玉米低<sup>[19]</sup>，即在田间渐进干旱下，高粱具有在较低渗透势下保持较高水势的能力，显示了渗透调节与较高代谢水平并存对高粱的特殊有益作用<sup>[19]</sup>。高粱叶片在受旱过程中存在较强渗透调节作用以及气孔关闭和光合速率下降时的水势是几种谷类作物中最低的，这一研究结果也为其它研究者所证实<sup>[20-24]</sup>。

渗透调节，抗氧化和耐脱水是高粱和玉米所共有的耐旱机制，但在主要渗透调节物质和抗氧化酶上存在物种上的差异。邵艳军等研究表明<sup>[18,25]</sup>，在渗透调节过程中，高粱以可溶性糖和可溶性蛋白质为主要渗透调节物质，而玉米则以脯氨酸和  $\text{K}^+$  为主要渗透调节物质。糖作为主要 C 源和能源物质在受旱复水后参与了细胞修复，可能是高粱适应干旱的一个重要特点。另外，高粱以 CAT 为主要抗氧化酶，玉米则以 SOD、POD 为主要抗氧化酶。CAT 能有效清除生物体内  $\text{H}_2\text{O}_2$  对细胞的氧化作用，但同时  $\text{H}_2\text{O}_2$  在植物信号传导中具有重要作用，这一复杂现象与高粱抗旱性之间的关系

有待作进一步研究。

### 3 高粱根系水力学导度及水孔蛋白在抗旱中的作用

干旱对高粱根系吸水能力的影响尚少有报道。表征植物根系吸水能力的一个重要的水力学参数是水力学导度（简称水导，LPr），在整株根系水平上以整个根系的水流量与根木质部和表层土壤间的水势差之比来表示。笔者研究组应用改进的压力室方法对高粱整株根系水导进行了测定，结果表明<sup>[15,26]</sup>，水分胁迫显著降低了高粱的 LPr，严重胁迫 48 h 降低到对照的 10.36%，复水后则逐渐增大，并在 36 h 后恢复到了胁迫前水平。与公认的抗旱牧草苜蓿相比，高粱 LPr 在受旱后降幅较平缓：胁迫 6 h 高粱 LPr 出现明显下降，而苜蓿胁迫 2 h 即出现显著下降；复水 2 h 后，高粱 LPr 即出现明显恢复，而苜蓿直到复水后 24 h 才明显恢复；复水 36 h 后高粱 LPr 恢复到胁迫前水平，而苜蓿最终未能完全恢复，说明在干旱逆境下高粱仍可相对保持较高的吸水和输水能力。目前，文献中尚未见到高粱与玉米这方面对比研究的报道。

水分子单凭物理扩散满足不了快速生长等许多生理过程对水的需求，而水孔蛋白（AQP）的发现完善了人们对水分运输和认识，特别是对水分跨膜运输的认识。AQP 在许多植物上都有发现，参与了植物对干旱的反应，但在高粱上尚未见报道。邵艳军等研究了质膜 AQP（PIPI）在高粱幼苗叶片伸长生长和抗旱中的作用，并与玉米进行了比较<sup>[18,27]</sup>，研究结果表明，质膜 PIPI 在水分快速运输和细胞伸长中起到一定作用，并在干旱胁迫下作用得到加强。与玉米作比较，在第 4 叶片伸长区，正常供水状况下玉米叶片伸长比高粱快，水分胁迫下受抑制明显，但未证实在蛋白水平上 PIPI 在两种作物中对干旱反应的规律性变化，即高粱较玉米具有较强耐旱性的机制不在于水孔蛋白 PIPI 上的差异，而应全面去研究其他已知和未知的因素。

### 4 高粱抗旱性的形态特征

高粱抗旱性强于玉米也有不可忽视的形态特征和生长发育方面的原因。高粱在生长发育方面存在更大的可塑性，如表现出形成分蘖和分枝能力较强，研究结果表明，前期受旱、后期增加供水的高粱植株可以产生超补偿效应（产量超过一直充足供水处理的

15%)，重要原因之一是由于复水后形成了可结实的有效分枝<sup>[2]</sup>。有报道认为，在多变低水环境中高粱和玉米在源-库关系上也存在明显差异。就高粱而言，开花后形成的同化产物大部分是由穗和上部几片叶子供应的，由于这些叶片是在复水后形成的，因而具有更高的光合速率和 WUE，持续时间也较长；而玉米籽粒同化产物来源比较分散，且多限于已受旱的老叶片，难以产生较强的补偿效应<sup>[4]</sup>。此外，高粱较短的生育期也能使其较玉米避旱<sup>[6]</sup>。

高粱叶片可以通过卷叶、改变叶片开张角度以适应干旱。高粱叶片还具有发育良好的蜡质层，通过提高对光辐射的反射率以降低蒸腾。高粱的持绿特征，即延长叶片绿叶期，延缓衰老，也是水分逆境下增加抗性和产量的一个有效特征<sup>[28]</sup>。总之，高粱抗旱性强是从御旱、耐旱到避旱多种机制、多种因素综合的结果，属于一种典型的模式抗旱作物。

## 5 讨论与建议

### 5.1 关于高粱对干旱的适应能力

如上所述，高粱对干旱的适应能力显著强于中等抗旱程度的玉米。研究还证实，高粱的抗旱能力超过抗旱性强的谷子<sup>[29-30]</sup>，表现为干旱条件下高粱能保持较高的气孔阻力，较低的蒸腾速率，以及高的叶水势和水分利用效率，在同一环境下谷子的萎蔫系数为 4.97%，高粱则为 3.30%。在产量形成上高粱表现出更明显优势。张喜英等的研究也显示<sup>[31]</sup>，高粱和谷子两种作物对土壤水分都存在明显的阈值反应，但高粱的阈值明显低于谷子。笔者研究组试验结果还表明<sup>[32]</sup>，高粱的耐旱性显著高于抗旱牧草苜蓿，苜蓿抗旱性强主要来自其御旱特性，即主要通过其发达的根系从土壤深层吸水的结果，而其生理耐旱能力处于中等。苜蓿属于一种高耗水低水分利用效率的饲草作物，而高粱则属于低耗水高水分利用效率的粮饲兼用作物。那么，应当如何确切评价高粱的抗旱能力？在黄土高原半干旱地区在抗旱性上与其能比拟的是糜子，本研究组认为，高粱与糜子为该地区抗旱性最强的两种作物<sup>[30]</sup>，两者的耐旱性相当，但高粱具有更综合的抗旱能力，包括根系吸水，水分传输，蒸腾调节，渗透调节，光合能力，耐脱水性，以及干旱复水后的补偿效应等，特别在严重干旱下高粱较其它作物能保持较高的产量水平。另外，高粱还具有抗旱与耐高温相结合的特点，在缺水与高温同时胁迫下较其他作物表现出更强的适应能力<sup>[33]</sup>，因而在全球气候日趋变暖的环境

下其比较优势更为明显<sup>[34]</sup>。Sanchez 等认为<sup>[33]</sup>高粱在栽培植物中属于适应干热环境同时适于用作抗旱性研究的一种模式作物，本文持有同样的观点。

因此，就发展旱区农业而言，高粱不仅具有重要的生产价值，其研究价值更不可忽视，但近年来对于高粱抗旱性研究，包括在分子抗旱机理和基因工程方面的深入研究，与其它主要作物如水稻<sup>[35]</sup>、小麦<sup>[36]</sup>以及玉米<sup>[37]</sup>相比进展不快，这不仅影响到对高粱本身的更广泛利用，而且对于揭示和挖掘谷类作物整体抗旱生理与遗传潜势也是不利的，应予以加强。

### 5.2 关于高粱抗旱性的分子机制研究

在已有工作基础上，今后对高粱抗旱性的研究应当做到从机理入手和从技术入手并进，使两者紧密结合，最终实现高抗旱力和适度生产力统一于一体的目标。目前尚未见到获得有关高粱耐旱转基因（含渗透调节、抗氧化、抗脱水）植株方面的报道，而有关高粱抗旱性状在染色体上定位点（QTLs）的分析已取得初步结果。如对高粱开花前后抗旱性状的 QTLs 进行分析，发现 6 个 QTLs 与开花前耐旱性有关，并认为在高粱基因组中一些耐旱性和产量潜力的 QTLs 是重合的<sup>[38]</sup>。持绿性（Stay-green trait）是高粱适应干热胁迫的重要性状之一<sup>[39]</sup>，已发现多个与持绿性关连紧密的 QTLs<sup>[40]</sup>。另外，与高粱抗旱性状有关的蜡质、渗透调节以及根系特征的 QTLs 分析也有少量工作，并认为随着高粱基因图谱工作的进展，通过利用高粱抗旱基因改良玉米和水稻的耐旱性将是可能的<sup>[33]</sup>。据 2009 年 1 月“Nature”杂志报道，高粱基因组测序已经完成，认为这有助于寻找对高粱抗旱性有贡献的蛋白编码基因，并对高粱的改良产生重要的促进作用<sup>[41]</sup>。除此，通过与玉米基因组进行深入的对比研究，对于阐明高粱抗旱性本质并加以利用也将是十分有益的<sup>[42]</sup>。

分子技术的应用无异十分重要，但要在抗旱性的遗传改良中取得实际效果还必须与常规育种技术紧密结合，另外，为充分挖掘和利用高粱的抗旱遗传潜势，除改良技术层面上的工作外，还应当更加重视对其抗旱机制的深化研究。在这一方面，今后应强调通过从分子到个体水平的研究阐明高粱的整体抗旱性机理，即全面了解其抗旱系统及网络，并将抗旱基因和抗旱功能紧密联系起来。在此基础上搞清不同抗旱机制之间的相互关系及相对重要性，以明确起关键作用的抗旱机制或途径，从而为克隆主效抗旱基因或进行多基因的有效聚合奠定基础。

### 5.3 关于高粱的发展前景

高粱是世界五大谷类作物之一，也是中国最早栽培的禾谷类作物之一。上世纪 30 年代中国高粱播种面积曾达到 960 万公顷，到 2000 年减少到 88.96 万公顷，下降约 10 倍<sup>[43]</sup>；下降速度最快时期是 1970 年以后，1970—2000 期间，中国高粱种植面积下降约 7 倍，同一时期美国高粱种植面积仅下降了约 29%<sup>[44]</sup>，而世界范围内则处于较稳定状况，2003—2004 年全世界高粱种植面积为 4515.4 万公顷，仍在重要谷类作物之列<sup>[45]</sup>。高粱抗逆性强，用途广，为什么在中国种植面积会锐减？如过去山西培育出的晋杂系列高粱品种在解决北方旱区群众温饱问题上曾起到重要作用，而现在搜集一些研究用的高粱种子都有困难。其原因是多方面的，如在生产与种植条件显著改善的情况下（如灌溉面积增加），高粱单位面积产量低于一些作物，加之食用和饲用品质较差以及价格等方面的因素，造成高粱的种植区域逐步被玉米等作物所替代<sup>[46]</sup>。但也有研究者认为，在美国降雨多变的半干旱地区，总体上高粱产量仍优于玉米<sup>[8]</sup>。面向未来，高粱仍存在较好的发展前景，主要原因有三：

首先，如本文所述，高粱是一种综合抗旱性能很强的作物，目前为止，其他作物均不具备这种综合抗旱特性，在降水量低于 450 mm，气温较高的旱农地区发展，高粱将取得较高产量和高的比较效益。加之，高粱不仅抗旱，而且具有耐涝、耐盐碱、耐瘠薄等特性，耕地不足情况下在边际性土地上种植也很有前途<sup>[47]</sup>，如印度在林粮间作地上发展高粱的经验值得借鉴<sup>[48]</sup>。

其次，高粱用途广泛，不仅属粮饲兼用作物，而且可用于发展淀粉、酿酒和酒精产业。特别是甜高粱，作为一种能源作物，在发展生物燃料方面将发挥重要作用，2008 年在美国休斯敦召开的高粱生物燃料国际会议充分肯定了这一点<sup>[49]</sup>，并强调从甜高粱制取生物乙醇技术研究将成为生物燃料行业的焦点。中国学者石元春最近也提出了利用中国宜农边际性土地大量发展甜高粱和能源薯的建议，认为这将给“三农”一个新的经济增长点<sup>[50]</sup>。

最后需要强调的是，作为一种模式抗旱作物和宝贵的种质资源，随着研究工作深入，高粱本身也将获得不断改良（包含产量、品质、抗逆性以及管理技术简化等），而且利用其本身的高抗逆特性改良其他作物也将成为可能。据上所述，中国高粱的种植面积应有较大幅度的增加，高粱产业的发展前景看好，包括科学研究在内的有关工作应当抓紧跟上。

### References

- [1] 山 仑, 李继云. 晋西干旱山区主要秋作物抗旱性的调查研究. 植物生理学报, 1966, 3(2): 107-115.  
Shan L, Li J Y. Investigation of drought resistance of main autumn crops at arid hilly region in western Shanxi Province. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1966, 3(2): 107-115. (in Chinese)
- [2] 苏 佩. 作物对多变低水环境的生理生态适应性[D]. 杨凌: 中国科学院水利部水土保持研究所, 1995.  
Su P. Physio-ecological adaptation of crops to the low and variable water conditions[D]. Yangling: Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Water Resources, 1995. (in Chinese)
- [3] 苏 佩, 山 仑. 多变低水环境下高粱、玉米籽粒产量及水分利用效率变化的生理基础研究. 吴丁主编. 植物生理学与跨世纪农业研究. 北京: 科学出版社, 1999: 199-202.  
Su P, Shan L. Physiological basis for grain yield and water use efficiency variation in sorghum and maize under low and high variable water conditions // Wu D (eds.). *Plant Physiology and Trans-century Agricultural Research*. Beijing: Science Press, 1999: 199-202. (in Chinese)
- [4] Hsiao T C. Growth and yield of crops under water stress // Lange O L. *Water and Plant Life: Problems and Modern Approaches*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 1976: 186-202.
- [5] 卢庆善. 高粱学. 北京: 中国农业出版社, 1999: 75-150.  
Lu Q S. *Sorghum*. Beijing: China Agricultural Press, 1999: 75-150. (in Chinese)
- [6] Farre I, Faci J M. Comparative response of maize (*Zea mays* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) to deficit irrigation in a Mediterranean environment. *Agricultural Water Management*, 2006, 83: 135-143.
- [7] Singh B R, Singh D P. Agronomic and physiological responses of sorghum, maize and pearl millet to irrigation. *Field Crops Research*, 1995, 42: 57-67.
- [8] Staggenborg S A, Dhuyvetter K C, Gordon W B. Grain sorghum and corn comparisons: yield, economic, and environmental responses. *Agronomy Journal*, 2008, 100: 1600-1604.
- [9] 苏 佩, 山 仑. 干旱逆境成苗的生理机制与化学调控. 邵明安主编. 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业. 西安: 陕西科学技术出版社, 1999: 255-265.  
Su P, Shan L. Physiological mechanism and chemical regulation in seedling emergence under drought stress environment // Shao M A (eds.). *Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau*. Xi'an: Shaanxi Science & Technology Press, 1999: 255-265. (in Chinese)
- [10] 山 仑, 郭礼坤. 逆境成苗生理生态研究 I. 春播谷类作物成苗期间的抗旱性及需水条件. 作物学报, 1984, 10(4): 257-263.

- Shan L, Guo L K. Studies on eco-physiology of seedling emergence under stress environment. I. Drought resistance and condition of water requirement for several cereal crops during emergence stage. *Acta Agronomica Sinica*, 1984, 10(4): 257-263. (in Chinese)
- [11] 马尚耀, 严福忠, 成慧娟. 高粱研究现状与展望. 内蒙古农业科技, 2002, (6): 7-9.
- Ma S Y, Yan F Z, Cheng H J. The current position and prospect of sorghum study. *Inner Mongolia Agricultural Science and Technology*, 2002, (6): 7-9. (in Chinese)
- [12] Mastrorilli M, Katerji N, Ranna G. Water efficiency and stress on grain sorghum at different reproductive stages. *Agriculture Water Management*, 1995, 28: 23-34.
- [13] Hall A E, Foster K W, Waines J G. Crop adaptation to semi-arid environments // Hall A E, Cannell G H, Lawton H W. (eds). *Ecological Studies 34. Agriculture in Semi-arid Environment*. Springer-verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1979: 148-179.
- [14] 山 仑. 植物水分利用效率和半干旱地区农业用水. 植物生理学通讯, 1994, 30(1): 61-66.
- Shan L. Plant water use efficiency and agricultural water use in semiarid areas. *Plant Physiology Communications*, 1994, 30(1): 61-66. (in Chinese)
- [15] 李文晓. 紫花苜蓿水分生理生态特性及耐旱性研究[D]. 杨凌: 中国科学院水利部水土保持研究所, 2007.
- Li W R. Study on the water physio-ecological traits and drought tolerance of alfalfa[D]. Yangling: Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Water Resources, 2007. (in Chinese)
- [16] 裴 冬, 张喜英, 王 峻. 高粱、谷子根系发育及其抗旱性研究. 中国生态农业学报, 2002, 10(4): 28-30.
- Pei D, Zhang X Y, Wang J. Study on root system development and drought resistance of sorghum and millet. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2002, 10(4): 28-30. (in Chinese)
- [17] 联合国粮农组织. 作物需水量. 罗马: 粮农组织灌溉及排水丛书. 1981: 40-41.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. *Crop Water Requirement*. Rome: FAO Irrigation and Drainage Series, 1981: 40-41. (in Chinese)
- [18] 邵艳军. 高粱、玉米苗期抗旱生理与分子机制的比较研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2005.
- Shao Y J. A comparative study between sorghum and maize on the physiological and molecular mechanism of water stress resistance [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2005. (in Chinese)
- [19] 山 仑. 植物水分亏缺和半干旱地区农业生产中的植物水分问题. 植物生理生化进展, 1983, (2): 108-119.
- Shan L. Plant water deficit and plant-water issues in agricultural practice at semiarid regions. *Proceedings of Plant Physiology and Biochemistry*, 1983, (2): 108-119. (in Chinese)
- [20] 上官周平. 高粱抗旱机理的研究进展(综述). 国外农学: 杂粮作物, 1993, (1): 35-38.
- Shangguan Z P. Advances in the research of drought resistance in sorghum (Review). *Rain Fed Crops*, 1993, (1): 35-38. (in Chinese)
- [21] Blum A. Genetic improvement of drought resistance in crop plants: A case for sorghum // Mussell H, Staples R C. (eds). *Stress Physiology in Crop Plants*. New York: Wiley Interscience Publication, 1979: 429-446.
- [22] Santamaria J M, Ludlow M M, Fukai S. Contribution of osmotic adjustment to grain yield in sorghum under water-limited condition. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1990, 41(5): 65-78.
- [23] 张继澍. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2006: 412-419.
- Zhang J S. *Plant Physiology*. Beijing: High Education Press, 2006: 412-419. (in Chinese)
- [24] Girma F S, Krieg D R. Osmotic adjustment in sorghum. *Plant Physiology*, 1992, 99: 577-588.
- [25] 邵艳军, 山 仑, 李广敏. 干旱胁迫与复水条件下高粱、玉米苗期渗透调节及抗氧化比较研究. 中国生态农业学报, 2006, 14(1): 66-70.
- Shao Y J, Shan L, Li G M. Comparison of osmotic regulation and antioxidation between sorghum and maize seedlings under soil drought stress and water recovering conditions. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(1): 66-70. (in Chinese)
- [26] 李文晓, 张岁岐, 山 仑. 水分胁迫对紫花苜蓿根系吸水与光合特性的影响. 草地学报, 2007, 15(3): 206-211.
- Li W R, Zhang S Q, Shan L. Effect of water stress on characteristics of root water uptake and photosynthesis in alfalfa seedlings. *Acta Agrestia Sinica*, 2007, 15(3): 206-211. (in Chinese)
- [27] 邵艳军, 张敏华, 孙卫定, 余 歆, 连红利, 苏维埃, 冯章城, 山 仑. 质膜水孔蛋白PIPI在高粱叶片伸长生长及抗旱中的作用. 2005年全国植物逆境生理与分子生物研讨会论文集汇编. 湛江: 中国植物生理学会环境生理与营养生理专业委员会, 2005: 1-2.
- Shao Y J, Zhang M H, Sun W D, Yu X, Lian H L, Su W A, Feng Z C, Shan L. Effect of plasma aquaporin PIPI in sorghum leaf elongation and combating drought // *Selected Papers of 2005 National Plant Stress Physiology and Molecular Biology Workshop*. Zhangjiang: Environment and Nutrition Physiology Professional Committee of Chinese Plant Physiology Society, 2005: 1-2. (in Chinese)
- [28] Blum A. Genotypic responses in sorghum to drought stress. II. Leaf tissue water relations. *Crop Science*, 1974, 14(5): 691-692.
- [29] 张锡梅, 徐 勇. 谷子、糜子、高粱、玉米抗旱品种气孔扩散阻力, 蒸腾速率, 叶水势关系的研究. 干旱地区农业研究, 1987, 5(3): 80-85.
- Zhang X M, Xu Y. A study of relation of leaf water potential with resistance of stomatic diffusion and evapotranspiration rate of millet,

- broom corn millet, sorghum and corn. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1987, 5(3): 80-85. (in Chinese)
- [30] 山 仑, 陈培元. 旱地农业生理生态基础. 北京: 科学出版社, 1998: 280-298.
- Shan L, Chen P Y. *Physio-Ecological Basis for Dryland Farming*. Beijing: Science Press, 1998: 280-298. (in Chinese)
- [31] 张喜英, 裴 冬, 由懋正. 几种作物的生理指标对土壤水分变动的阈值反应. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 280-283.
- Zhang X Y, Pei D, You M Z. Response of leaf water potential, photosynthesis and stomatal conductance to varying soil moisture in four crops: winter wheat, corn, sorghum and millet. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(3): 280-283. (in Chinese)
- [32] 山 仑, 张岁岐, 李文晓. 论苜蓿的生产力与抗旱性. *中国农业科技导报*, 2008, 10(1): 12-17.
- Shan L, Zhang S Q, Li W R. Productivity and drought resistance of alfalfa. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2008, 10(1): 12-17. (in Chinese)
- [33] Sanchez A C, Subudhi P K, Rosenow D T, Nguyen H T. Mapping QTLs associated with drought resistance in sorghum. *Plant Molecular Biology*, 2002, 48(5-6): 713-726.
- [34] Zeng W, Heilman J L. Sensitivity of evapotranspiration of cotton and sorghum in west Texas to changes in climate and CO<sub>2</sub>. *Theoretical and Applied Climatology*, 1997, 57(3-4): 245-254.
- [35] Bernier J, Kumar A, Venuprasad R, Spaner D, Atlin G A. A large-effect QTL for grain yield under reproductive-stage drought stress in upland rice. *Crop Science*, 2007, 47: 507-516.
- [36] Kirigwi F M, Van Ginkel M, Brown-Guedira G, Gill B S, Paulsen G M, Fritz A K. Markers associated with a QTL for grain yield in wheat under drought. *Molecular Breeding*, 2007, 20: 401-413.
- [37] Bänziger M, Setimela P S, Hodson D, Vivek B. Breeding for improved drought tolerance in maize adapted to southern Africa. *Agricultural Water Management*, 2006, 80: 212-224.
- [38] 张木清, 陈如凯. 作物抗旱分子生理与遗传改良. 北京: 科学出版社, 2005: 451-506.
- Zhang M Q, Chen R K. *Crop Drought Resistant Molecular Physiology and Genetic Improvement*. Beijing: China Agriculture Press, 2005: 451-506. (in Chinese)
- [39] Habyarimana E, Laurenti D, Ninno M D, Lorenzoni C. Performances of biomass sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] under different water regimes in Mediterranean region. *Industrial Crops and Products*, 2004, 20: 23-28.
- [40] Serraj B, Hash T C, Hutokshi K. Marker-assisted breeding for crop drought tolerance at ICRTSAT: Achievement and prospects // Tukerosa R, Phillips R L, eds. *From the Green Revolution to the Gene Revolution*. ITALY: Proceedings of an International Congress University of Bologna, 2003: 217-238.
- [41] Paterson A H, Bowers J E, Bruggmann R. The sorghum bicolor genome and the diversification of grasses. *Nature*, 2009, 457: 551-556.
- [42] Roulin A, Piegu B, Fortune P M, Sabot F, D'Hont D, Manicacci A, Panaud O. Whole genome surveys of rice, maize and sorghum reveal multiple horizontal transfers of the LTR-retrotransposon Route66 in Poaceae. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, 9: 58 (doi: 10. 1186/1471-2148-9-58).
- [43] 于振文. 作物栽培学各论. 北京: 中国农业出版社, 2003: 185-196.
- Yu Z W. *Selective Crop Cultivation*. Beijing: China Agriculture Press, 2003: 185-196. (in Chinese)
- [44] Steward B A. Water management for dryland and irrigated cropping systems in semiarid environment. 见: 国际节水农业研讨会组委会编, 国际节水农业研讨会论文集, 中国杨凌, 2001: 1-10.
- Steward B A. Water management for dryland and irrigated cropping systems in semiarid environment // International Water-saving Agriculture Workshop Organization Committee, *Collected Papers of International Water-saving Agriculture Workshop*, Yangling China, 2001: 1-10.
- [45] 邹剑秋. 中国高粱生产与前景展望. 柴 岩, 万福世主编. 中国小杂粮发展报告. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2007.
- Zou J Q. Prospect of sorghum yield in China // Chai Y, Wan F S (eds.). *Development Reports of Minor Cereals in China*. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2007. (in Chinese)
- [46] 刘文君. 2006/2007 年度中国高粱市场: 供需关系基本平衡, 价格仍将平稳运行. *粮油市场报(B2)*, 2006-10-28.
- Liu W J. 2006/2007 China sorghum market: Basic balance of supply and demand, smooth running of price. *Liangyou Shichang Bao (B2)*, 2006-10-28. (in Chinese)
- [47] Xin Z G, Aiken R, Burke J. Genetic diversity of transpiration efficiency in sorghum. *Field Crops Research*, 2009, 111: 74-80.
- [48] Osman M, Emminhgam W H, Sharrow S H. Growth and yield of sorghum or cowpea in an agrisilviculture system in semiarid India. *Agroforestry Systems*, 1998, 42(1): 91-105.
- [49] 夏 爽. 高粱生物燃料国际会议在美国休斯敦召开(N). *科学时报(B2)*, 2008-09-08.
- Xia S. International conference on sorghum for biofuel was convoked in Houston, American. *Science Times (B2)*, 2008-09-08. (in Chinese)
- [50] 石元春. 给“三农”一个新的经济增长点—为农民提供岗位和增加收入的紧急建议(N). *科学时报(A2)*, 2009-01-19.
- Shi Y C. To provide a new economic growth point for solving “issues of agriculture, farmer and rural area”—urgent advice for offering job positions and increasing income to peasants. *Science Times (A2)*, 2009-01-19. (in Chinese)

(责任编辑 郭银巧)