



世界农业
丛刊

水稻生理 生态译丛

(一)

农业出版社

水稻生理生态译丛

(一)

薛德榕 主编

《世界农业》丛刊
水稻生理生态译丛 (一)
薛德榕 主编

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 12 印张 270 千字
1981 年 2 月第 1 版 1981 年 2 月北京第 1 次印刷
印数 1—3,570 册

统一书号 16144·2253 定价 1.25 元

前 言

水稻是我国的主要粮食作物，我国稻田面积五亿三千多万亩，仅次于印度，若就种植面积而言，则远远超过印度，居世界首位，稻谷总产量也冠于世界。

我国稻区分布极其宽阔。从北纬 18° 至 53° ，从海拔 0.8 公尺至 2000 多公尺，从多雨的华南地区到雨量稀少的新疆一带，跨越热带、亚热带、温带、寒温带直至寒带各种不同地理气候生态环境，然而 90% 以上的稻区则集中于适宜水稻生长发育的江南地带。稻区生态环境的多样性和复杂性，为我国深入研究和掌握水稻生物学规律，进一步提高广大稻区的稻谷产量，提供了极其优越的有利条件。

了解国外水稻研究动态，对促进国内水稻研究是很重要的。为此我们编译了国外主要是日本近年发表的，有关水稻生理生态的一些资料，以资借鉴。

日本近年水稻单产水平，跃居世界首位，连续数年，平均亩产干谷 800 多斤。日本水稻之所以高产稳产，除了稻田作业从播种到收割全盘实现机械化、肥料、农药、水利等供应充足以外，就是对水稻本身的生物学特性，特别是对遗传学、育种学、生理学、生态学、栽培学等开展广泛深入研究，因而能够在不同地理气候条件下，在一定程度上为稻田生态系统的物质循环与能量转化的协调进行，提供科学依据和预见性技术措施。

当前，国际上对水稻生理生态的研究，大体集中于下列几个方面：（1）稻株群体光能利用效率；（2）稻田 CO_2 及其有效利用；（3）稻区土壤肥力与物质循环关系；（4）抗寒、耐热、耐肥、抗倒、抗病、抗虫、抗碱、抗旱、早熟等生态生理；（5）高光效、防止叶片早衰和延长根系活力等生理机制；（6）稻田生态系统结构与机能的探讨；（7）水稻群体的库和源以及能量转化效率的研究；（8）稻田污染物质循环及其对稻株生育的伤害，等等。本译丛中，对于上述各个领域，均多少有所涉及，惟选材还不够理想。

必须指出，日本农业科学家户刘义次、村田吉男、松岛省三、山田登、田中明、武田友四郎、角田重三郎等对水稻生理生态的研究做出了巨大贡献。户刘教授早在三十多年前便开始从事水稻光合作用与物质生产的研究，力图阐明稻株群体结构与能量转化和物质生产效能之关系，此后又经村田吉男、武田友四郎、玖村敦彦等深入研究和发展的，形成了国际上作物生理生态领域内颇负声誉的学派。这个学派研究水平之高，活动能力之强，学术影响之广，实为当今世界之前茅。松岛省三关于水稻产量形成过程的生理生态研究，田中明关于热带地区稻田生态学的研究，角田重三郎关于不同社会历史时期稻株群体光能利用效率以及产量潜力推算的研究，均在国际上获得良好的反应。当然，东南亚和南亚许多国家，特别是国际水稻研究所等，对水稻生理生态也进行广泛深入研究，吉田昌一就是在这个领域内相当闻名的研究者之一。

我国在水稻生理生态领域同样进行了大量的研究工作，也取得巨大成果。但是本着吸收外国科技精华的精神，我们编译这个译丛，主要是为中级农业科技研究人员、农学院学生，尤其是从事水稻科研和生产的广大工作者提供一种可供参考的专业性读物以期

取别人之所长，补自己之不足。果能如此，实为译者编者的最大欣慰。

本译丛为不定期的连续性刊物，自本期起，顺次编译。我们对于编译此类刊物，经验不足，错误或不妥之处，在所难免，敬希读者批评指正。

我院农学系主任吴灼年教授、刘萃杰教授、李明启教授等对本译丛的编译工作十分关心，拨冗审校有关稿件，刘奕田讲师为本译丛的选题、组译、校对、审阅以及有关编辑工作，不辞辛苦，大力协助，特此均表衷心感谢。

华南农学院 薛德榕

目 录

太阳能利用效率与光合作用.....	村田吉男 (1)
二氧化碳与水稻产量.....	吉田昌一 (12)
土壤放出的CO ₂ 与水稻光合作用.....	吉田昌一等 (18)
温度对水稻营养生长的影响.....	西山岩男 (23)
人工控制环境条件下气温与光照对籼稻和粳稻谷粒充实的影响.....	吉田昌一等 (35)
低温对粳稻×籼稻杂交品种及其亲本品种光合能力的影响.....	李善龙等 (46)
低温引起的水稻小花不育现象.....	S. S. Lin 等 (49)
籼稻开花期高温诱导的不育现象.....	佐竹彻夫等 (55)
高温对水稻结实的伤害.....	佐藤庚 (67)
成熟期温度对水稻谷粒品质的影响.....	A. P. Resurrecion 等 (73)
水稻叶片衰老与根部活力的关系.....	延圭复等 (76)
吸胀时有生活力与无生活力水稻种子胚细胞超显微结构.....	И. А. Вишнякова 等 (81)
水稻叶片衰老期间过氧化氢酶、过氧化物酶和多酚氧化酶的活性	Manoranjan Kar 等 (86)
发育谷粒中碳水化合物代谢的酶类.....	C. M. Perez 等 (93)
γ-射线辐射的水稻体内生理学和生物化学的变化.....	井之上等 (100)
水稻秧苗体内的NADH—和NAD (P) H—硝酸还原酶.....	Ten-Chien Shen 等 (108)
谷粒蛋白质含量不同的水稻叶子和发育籽粒的蛋白质代谢.....	C. M. Perez 等 (112)
水稻氮素营养与生长 (秧苗体内的氮素循环与蛋白质转换)	米山 (120)
水稻不同生育期对 ¹⁵ N-标记的铵态氮、硝态氮的吸收、分布与再分配	S. Muhammad 等 (126)
水稻不同生育期对追施 ¹⁵ N-标记的铵态氮、硝态氮的吸收、分布和积累	S. Muhammad 等 (133)
水分管理和土壤团聚程度对水稻生长和养分吸收的影响	A. J. Obermueller 等 (138)
根残余物对陆稻生长的影响.....	西男道则等 (146)
株型育种 (模型与实际).....	角田重三郎 (150)
光化学氧化剂对水稻的伤害.....	中村拓等 (154)
淹水土壤的理化性质与肥力的关系.....	F. N. Ponnampereuma (160)
菲律宾一种土壤的有机物施用效果和水分管理对氮肥转化的影响.....	吉田等 (177)

太阳能利用效率与光合作用

村田吉男

一、作物群体的太阳能收支状况

在大气圈外层，太阳能以 $2.0 \text{ 卡/厘米}^2/\text{分钟}$ 的能量投射到地球。由于其中相当部分的红外线为大气所吸收，所以到达地球表面的太阳能，在温带地区晴朗天气的中午约为 $1.34 \text{ 卡/厘米}^2/\text{分钟}$ 。其中波长 $400-700 \text{ 毫微米}$ 的，对植物光合作用有效的可见光部分，随不同天气以及一天之中的不同时刻而有差异，但一般认为约占 45% 左右，而其余则由 52% 左右的红外线（ 700 毫微米 以上）和 3% 左右的紫外线（ 400 毫微米 以下）构成。

那么，由这几种光波组成的太阳光，当其投射到繁茂的植物群落或作物群体之上时，其能量到底如何分配以及各占多大比例呢？图 1 表示这种极其典型的状况。

太阳总能量之中，首先约有 20% 左右为叶层表面所反射而散失于大气之中（albedo loss）。又有 $10-20\%$ 左右透过叶层而投落于地面，这时透射到地面的光能，除有一小部分（ $1/10$ 左右）为地面反射终为植物吸收以外，绝大部分消失于地面。这样，扣除上述各项，所余的太阳光能即 $60-70\%$ 则为植物所吸收。但利用于光合作用的光能，只不过占其中的 $1-4\%$ ，至多为 5% 。其余绝大部分作为“蒸腾潜热”，用于叶片的蒸腾作用，只是一小部分呈“显热”状态，通过大气涡动进行热量交换或者通过再辐射而散失于大气之中。

这样，利用于光合作用的太阳能，据说只占投射到地面的太阳能总量的百分之几，而就全球平均，也只是 0.1% 。虽然太阳光能利用效率非常之低，可是依靠这种太阳能，陆地每年可生产有机物质 $1,090 \text{ 亿吨}$ ，而海洋也可生产 500 多亿吨 ，其中约有 1% 直接地、 5% 经过家畜转化而间接地作为人类的食物（Odum, 1971），以养活全人类的 36 亿人口 。

随着人口不断地增加，人类在半自然环境的耕地上，通过育种途径，种植着改良的农作物，实行化肥、农药以及耕作等技术措施及周到的保护措施以至投入尽可能低的成本，力求获得最高的产量。然而，按现在耕地水平，农作物生产力（单位面积、单位时间的干物量或生产量）最大程度到底怎样呢？

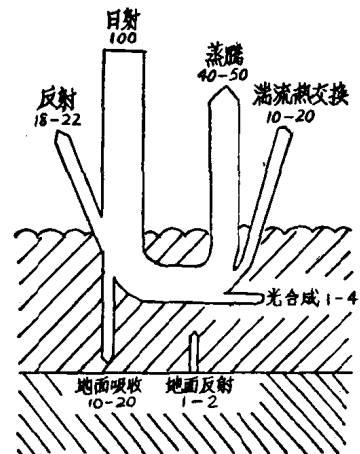


图 1 投射到作物群体之上的太阳能的去向

首先对此加以概述。

作物的产量 = 干物总量 × 收获指数 (Harvest index)。正如公式 (Donald, 1962) 明确指出, 要增加作物的 (经济) 产量, 就必须或者提高干物质生产量, 或者提高收获指数, 或者提高两者的数值。舍此之外, 别无其他。

二、各种作物的最大生产力

表 1 收集迄今世界各地所得的各种作物干物质总产量的高产纪录。

根据表中资料可以看出, 一年内的净生产量 (net production, 每单位面积的干物

表 1 世界各地各种农作物一年内净生产量 (Pn) 与平均干物生产率 (CGR)

作物	地方	Pn (吨/公顷)	总生育天数	平均 CGR (克/米 ² /天)	CO ₂ 固定途径	资料来源**
玉米	盐 尻	26.5	128	20.7	C ₄	3
玉米	加利福尼亚	13.9	61	23	C ₄	2
高粱	加利福尼亚	39.6	210	19	C ₄	2
甘蔗	夏威夷	78.0	365	21	C ₄	4
甘蔗	夏威夷	64.1	365	18	C ₄	2
苏丹草	加利福尼亚	29.8*	160	18	C ₄	2
水稻	菲 律 宾	20.0	125	16.0	C ₃	5
水稻	福 井	19.7	161	12.2	C ₃	3
水稻 (水培)	鸿 巢	24.3*	179	14	C ₃	6
甜 菜	加利福尼亚	42.6	300	14	C ₃	2
甜 菜	札 幌	22.9	175	13.1	C ₃	3
紫花苜蓿	加利福尼亚	32.5*	250	13	C ₃	2
紫花苜蓿	福 山	18.8*	250	7.5	C ₃	7
甘 薯	埼 玉	14.0	160	8.7	C ₃	8
大豆	盛 岡	9.4	113	8.3	C ₃	3
大麦	埼 玉	15.3	203	7.5	C ₃	9
黑 麦 草	善 通 寺	16.0*	250	6.4	C ₃	7

* 表示只是地上部。

** 资料来源: 1. 从略 (译者注) 2. Loomis 等 (1963); 3. JIBP/pp, II—VI (1968—1973); 4. Blackman 等 (1959); 5. 田中等 (1967); 6. 松岛等 (1965); 7. 川锅佑夫 (1969); 8. 津野等 (1965); 9. 宇田川等 (1971)。

*** 原表还列出几种牧草, 从略——译者。

质积累量在一年生作物, 大体等于最大的生物量 (biomass) 的最大值, 以夏威夷的甘蔗, 每公顷为 78 吨, 其次是甜菜, 每公顷超过 40 吨, 日本盐尻的玉米为 26.5 吨, 菲律宾国际水稻研究所 (IRRI) 的水稻与日本福井的水稻所得的数值大体相同, 均为 20 吨左右, 而水耕栽培的水稻, 只是地上部便获得 24.3 吨。

这样, 若就一年内的净生产量的数值来看, 可以知道, 大约自每公顷 80 吨左右直至 10 吨以下, 相差约达 9 倍, 视不同作物种类而异。然而, 为要对各种作物之间的生产力进行比较严格的对比, 一般认为必须扣除作物生长天数的差异, 因此, 自播种至收获的生长总天数除以 Pn, 并以每米²/每天的平均干物增长率 (crop growing rate, 缩写为 CGR) 进行比较, 其结果如表 1 第 5 栏所示。就平均 CGR 来看, 可以知道, 与 Pn 值相比, 各种作物生产力之间的差异, 就显著缩小。

距今7—8年前, Kortschak等(1965)以及Hatch和Slack(1966)指出, 甘蔗光合过程中 CO_2 固定是与卡尔文(Calvin)循环(以3-磷酸甘油酸即PGA为最初固定产物)不同, 并认为苹果酸和天门冬氨酸才是其最初固定产物, 从而发现了按照新途径(C_4 —二羧酸途径)进行 CO_2 固定的重要事实。嗣后, Hatch等(1967)又通过对其他许多植物的研究, 曾经阐明甘蔗、玉米以及许多热带原产地的禾本科植物和一部分双子叶植物, 均存在着这种新途径。有趣的是, 实行 CO_2 固定新途径的植物(C_4 植物), 比之实行卡尔文循环的一般温带植物(C_3 植物)具有高达2—3倍的高光合效能, 而且对于极低的 CO_2 浓度, 也具有充分利用的特殊能力。

可见, C_4 植物的这种特性, 当然也应当反映于其干物质生产, 结果如表1第6栏所示。若就 C_3 植物与 C_4 植物之差别以及CGR值之大小进行比较, 可以知道, 这种设想, 的确是事实。就是说, 表1上半部所示的具有CGR高值的作物, 都是 C_4 型植物, 而下半部所示的具有CGR低值的作物, 则全属 C_3 型植物, 两者CGR的界限值, 就是14—16克的部位, 也就是两种类型交界的地方。然而这些作物的CGR值, 都是对每种作物为接近最适条件下获得的。因此, 根据以上所述, 看来可以作出结论: 与 C_3 植物相比, C_4 植物一般具有相当高的生产力。

表1所列的作物之中, 值得注意者有二, 这就是水稻和甜菜。水稻虽然属于热带原产地的禾本科植物, 可是它又是 C_3 型。然而, 根据最近的测定结果, 水稻的光合效能通常每100厘米²/每小时可超过40毫克的数值, 而与一般的 C_3 植物的15—30毫克相比, 则显著要高。而且其CGR的最高值, 如表1数据所示, 可与 C_4 植物相比媲美。相反, 甜菜也属 C_3 植物, 也表现出高值的CGR, 然其光合效能只为30毫克左右(El-Sharkawy等, 1965), 还达不到 C_4 植物的高效能水平。甜菜这种高生产力的原因, 与其说是光合效能, 不如说是叶面积指数(LAI)。就是说, 其高产原因, 看来可能是在于长时间维持着较大值的LAI。表1所示的札幌, LAI达到4以上的持续时间是自7月中旬至10月上旬, 大约维持80天的时间。反之, 水稻和玉米, LAI维持时间只是50天以下。

因此, 可以明白, 生产能力较高的作物, 具有两种类型: 一是取决于光合效能, 二是取决于巨大的叶面积持续时间(Leaf area duration, 缩写为LAD)。这个问题, 如果考虑到 $\text{CGR} = \text{NAR} + \text{LAI}$ 的关系以及NAR又与光合效能有着最密切的关系, 那么也就不难理解了。

三、作物生产能力的地区性差异

正如前面所述, 作物的生产力表现出因不同种类而有显著差异, 但也表现出因不同地区而颇有不同。表2表明国际生物学规划委员会(IBP)资料提出的日本各地的净生产量数值。这种试验有可能选育出最好地适合各地的优良品种, 以及在肥沃的试验场中, 无论栽培时期和栽植密度抑或施肥量及施肥法等, 均在大体理想条件下进行栽培。

表2指出日本各地5年来的 Pn 最高值以及当时全生育期间的平均CGR和太阳能利用效率的综合数据。根据表中数据, 可以看出, Pn 值因地区而不同, 如水稻为15.6—19.7吨, 玉米15.7—26.5吨, 大豆7.4—9.4吨, 另外, CGR值也有不同程度的地区性变动。因此, 可以说, 生育天数也有因不同地区而差异, 然其影响则不及种间的影响那

样巨大。

表 2 数种作物在日本各地的年间净生产量(Pn)的高位数值以及当时的平均CGR 和平均太阳能利用效率(Eu)

(引自 IBP 的资料)

作物	地 方	品 种	P _n (吨/公顷)	全生育*天数	平 均 CGR (克/米 ² /天)	平 均 Eu** (%)
水 稻	秋 田	船 头	15.82	171	9.26	1.20
	仙 台	藤 系 72 号	17.83	162	11.00	1.50
	福 井	金 波	19.74	161	12.26	1.45
	长 野	万 两	18.51	169	10.95	1.26
	鸿 巢	日 本 晴	16.69	178	9.38	1.58
	福 山	万 两	15.62	146	10.70	1.42
	筑 后	丰 沃	18.30	161	11.37	1.23
玉 米	札 幌	交 8 号	16.68	151	11.05	1.29
	盛 岡	交 7 号	17.65	127	13.90	1.43
	盐 尻	交 7 号	26.51	128	20.70	2.18
	田 无	交 7 号	15.76	118	13.34	1.46
大 豆	十 胜	十胜长叶	9.15	144	6.35	0.81
	盛 岡	十胜长叶	9.42	113	8.33	0.88
	盐 尻	水泡大豆	8.29	118	7.02	0.77
	田 无	立 铃 生	7.38	105	7.03	1.02
	熊 本	小金大豆	8.03	108	7.43	0.86
甜 菜	札 幌	KWSE	22.85	175	13.07	1.57

* 自播种期到收获期。

** 自播种(水稻为移植)到收获期的平均值。

P_n 为 1967 至 1971 年 5 年来在日本各地所得的最高值。

$$Eu = \frac{H \cdot \Delta W}{\Sigma S} \times 100, \text{ 这时 } \Delta W = P_n \times 100,$$

ΣS 为全生育期间的日照累计值 (卡/米²)。

H 为每克干物质的燃烧热量, 所用数值是:

水稻为 3,750 卡, 玉米为 4,070 卡, 大豆籽粒为 5,520 卡, 其他部分为 3,840 卡, 甜菜为 4,100 卡。

四、日照利用效率的地区性差异

表 2 所示的太阳能利用效率 (Efficiency for solar energy utilization, Eu) 可按下式计算。

$$Eu = \frac{H \cdot \Delta W}{\Sigma S} \times 100\% \quad (1)$$

但是, H 为 1 克干物质的燃烧热量; ΔW 为测定期间干物质增加量 (克/米², 这时等于 $P_n \times 100$); ΣS 为同期内日照量累计值 (卡/米²)。如果就表 2 所示的平均 Eu 值的地区性差异来看, 则有下列的变幅: 水稻为 1.20—1.58%, 玉米为 1.29—2.18%, 大豆为 0.77—1.02%, 其变幅与 P_n 以及平均 CGR 大体相同, 但地区之间的顺序则完全不同。例如水稻, 在鸿巢, 平均 CGR 为 9.38 克/米²/天, 接近于全部地区的最低值, 然其平均 Eu 则表现出最高值 (1.58%)。另外, 在筑后平均 CGR 为 11.02 克/米²/天, 表现出相当高的数值, 然其平均 Eu 为 1.23%, 接近于最低值。这就表明, 对于太阳能利用效率来说,

与CGR 大小数值的同时, 日照水平也是有着密切关系。如果进一步追溯, 则可以知道, 光合过程中的光能利用效率, 在光减弱而光反应限制全过程的速度时, 就会达到最大值, 这种光合作用机制的性质, 与后面将要叙述的群体的适应现象有关系。即日照越弱、叶片显得越薄, 从而形成对物质生产上有利的系统。

五、最大CGR值与表观光能转换效率

迄今为止, 已曾根据全生育期的光能累计值或平均值对作物生产力或光能利用效率进行比较, 然而作为一种比较方法, 就有所谓“最大功率”的方法。就是说, 根据各生育期的测定值, 求出全生育期的最大CGR或Eu, 并以此作为比较的对象。

根据Loomis等 (1971) 对各种作物所收集的资料 (表 3), 则可以看出, 最大的CGR值 (即max CGR), 按每天每米²计算, 则有着广幅的数值, 自美国的玉米 52 克, 高粱 51 克, 到荷兰的玉米 17 克。

其次, 又可从获得这样高的最大CGR时植物体对光合作用有效辐射 (PAR)的吸收量以及增加干物质过程中固定的能量, 再按下式便可计算出表观光能转换效率 (Efficiency for net energy conversion, Enc), 其结果如表 3 所示。若将其与 Eu 值相比较,

$$Enc = \frac{H \cdot \Delta W}{PAR \text{吸收量}} \times 100\% \quad (2)$$

则可以知道, 应用植物体实际所吸收的光合作用有效辐射的能量 (PAR吸收量) 以代替投射的光能总量 (ΣS)。因此, 除了LAI不同所造成的受光量差异的影响以外, 它还表示近似于光合机制本身所引起的光能利用效率的数值。

表 3 作物最大 CGR 及表观光能转换效率(Enc)的高值

(Loomis 等, 1971)

作物	地区	max CGR (克/米 ² /天)	S (卡/厘米 ² /天)	Enc (%)
甜菜	英国	31	294	9.5
黑麦	荷兰	20	(450)*	4.2
马铃薯	荷兰	23	(400)	5.4
玉米	荷兰	17	(350)	4.6
玉米	新西兰	29	(450)	6.1
玉米	加利福尼亚	38	644	5.6
玉米	加利福尼亚	52	736	6.4
玉米	纽约	52	500	9.8
高粱	加利福尼亚	51	690	6.7

* () 内为推算值。

若按表 3 的Enc值来看, 则可以看到自 4.2%至 9.8%的变动范围。这个变幅是包括种间差异与环境差异两个方面, 可是最低值与最高值的差额达 1 倍以上, 然比之最大CGR的差额, 还是小得多。据此, 可以认为, 在这些数据范围内, 被吸收的 PAR 转变为化学能的转变效率, 即使种类及环境条件有所不同, 可是在 CGR 值方面, 并无显示出巨大变动。

表 4 指出按照日本的IBP资料进行同样比较的结果。

表4数据表明,最大CGR的最高值为:水稻是35.8克/米²/天;玉米是51.6克/米²/天;大豆是26.7克/米²/天;甜菜是27.8克/米²/天,其中玉米的数值与表3指出的美国的最高值完全一致。

据根Enc值,曾经证实,地区性差异比之最大CGR还要显著缩小。各地平均值是:水稻为5.8%,玉米为10.2%,大豆为4.0%。如果把这个数值与表3指出的世界平均值相比较,则可以明白,玉米在日本的数值稍为偏高。但是其他作物,则未见其共同之处。

表4 日本各地四种作物最大CGR与太阳能利用效率(Eu)和表观光能转换效率(Enc)

(引自IBP, 1967—1971资料)

作物	地方	max CGR (克/米 ² /天)	S (卡/米 ² /天)	Eu (%)	Enc (%)
水稻	秋田	32.4	384	3.17*	6.6
	仙台	28.5	384	2.77	5.8
	福井	29.4	465	2.37	5.7
	长野	27.4	520	1.98	5.3
	鸿巣	33.1	447	2.77	6.1
	福山	26.8	454	2.01	5.5
	筑后	35.8	478	2.81	5.8
	平均				5.8
玉米	札幌	28.9	343	3.43	9.6
	盛岡	32.3	289	4.55	10.9
	盐尻	51.6	486	4.32	11.3
	田无	42.2	406	4.23	8.9
	平均				10.7
大豆	十胜	14.6	302	2.22	3.6
	盛岡	26.7	290	4.36	6.8
	盐尻	15.1	436	1.34	2.6
	田无	17.3	303	2.43	3.7
	熊本	17.1	387	2.31	3.3
	平均				4.0
甜菜	札幌	27.8	413	2.76	—

* 划线的数字表示该作物的最高值。

从Eu值来看,则地区间差异比之Enc值要大,但Eu值约为Enc值的1/2左右。最高值是:水稻3.2%,玉米4.5%,大豆4.3%,甜菜2.7%。在世界各地,Eu的实测值并不太多。如对于甜菜,在英国是5.4% (Monteith, 1961),在荷兰是3.6% (Gaastra, 1958);又如对于甘蔗,在夏威夷是4.8% (Monteith, 1965);对于玉米,在加利福尼亚是2.9% (Williams等, 1965)等等。若把上述已经报道的数值进行比较,则可以明白,表4所列的日本的实测值均属相当高的类型。

关于最大CGR,除了玉米和甜菜以外,在世界及日本,均没有共同的数据,但就这两种作物所见范围内,日本实测的最大CGR数值,可与世界最高水平相匹敌。

这样,可以认为,日本作物的最大CGR及Eu值之所以较高,主要是由于日本的自然条件适于作物的生育,加之具有高水平的栽培技术。就前者而言,生育期间,雨量充足(5月至10月总降雨量达700—1,200毫米),气温也高,日照量也相当充沛,这些都是

最基本的条件。正如后面所述，温度与日照量的相对关系，也是具有重要的意义。

六、影响太阳能利用效率的条件

前面讨论了构成表 4 Eu 值的资料，也就是讨论日本各地不同时期 5 年来所得的 Eu 值，以及相应气象条件及植物栽培条件之关系，而且也获得图 2 所示的有趣的结果。

现以水稻为例加以阐述。首先，对于 Eu 值，按其大小进行分级，并以相应的 LAI 值为纵坐标，以日照量 (S) 值为横坐标，则可以画出一个图。这样，抽穗以前叶片的生长，就如图 2 (a) 所示，画出等 Eu 曲线。这就表明，S 值越大，以及 LAI 越大，则 Eu 值也越高。可是，抽穗后叶片不进一步生长的情况下，如果以 NAR* 为纵坐标，而不是以 LAI 为纵坐标，则可以得到图 2 (b) 所示的曲线。图中曲线表明，NAR (Net assimilation rate) 越大，以及 S 值越小，则 Eu 值便越高。

现在又来讨论图 2 (a)，(b) 所示的意义。首先，S 值越小而 Eu 值越高，这说明什么呢？这就是在求 Eu 值过程中，以 S 除之，但并不只是依据这种理由。因为水稻叶片常存在光饱和现象，所以投射到作物群体的日照越弱，则其利用效率便越高。另一方面，就作物栽培条件来看，在叶片继续伸展的时期，即使 LAI 稍为小一点，可是其增大，就有可能受到更多的日照量，同时也是对于提高 Eu 值发挥最好效果。但是，到了抽穗后，由于 LAI 增大，有可能受到充分的日照量，所以在这种日照量之中有多少在光合作用过程中把所截获的太阳能有效地转变为化学能呢？这也是一个问题。因此，可以认为，在这个时期，NAR 是最重要的因素。

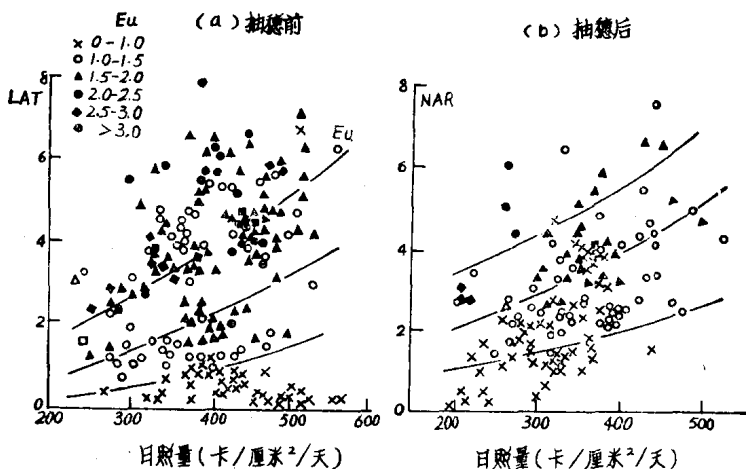


图 2 LAI, NAR, 日照量对水稻 Eu (太阳能利用效率) 的影响
(包括 7 个试验地, 14 个品种及各个时期的数值)

* 按照生长分析法 (Growth analysis method), 根据
$$NAR = \frac{(w_2 - w_1) (\log A_2 - \log A_1) \times 2.30}{(t_2 - t_1) (A_2 - A_1)}$$
 计算的净同化率, 式中 w_1, w_2 以及 A_1, A_2 , 分别表示时期 t_1 和 t_2 的总干物重和总叶面积。

根据以上所述,可以明白,无论对于玉米或对于大豆,上述看法也大体同样可以成立。因此,也可以认为,对Eu直接支配的因素,就气象条件而言,乃是日照量,而就作物栽培条件而言,首先是LAI,其次是NAR,这种事实普遍可以成立。

七、叶片生长与气象条件

其次,如果从叶片生长来看,则可以认为,其生长速度,有赖于作物体内生长物质的充足程度以及水分和无机养分的供应程度,在这种前提下,还要受到四种主要因素所支配。第一,具备能够引起叶片伸长的环境条件;第二,具备光合产物的充分供应;第三,光合产物供应叶片生长的分配率*要高;第四,叶片尽量要薄。

第一点方面,以温度最为重要。由于叶片伸长的最适温度在夏季作物为30—33℃左右,所以在日本的气象条件下,实际上气温越高越好。第二点方面,乃与日照量有着最密切的关系。第三点方面,也是与温度最有密切关系,而日照也起着一定程度的作用。这就充分表明IBP关于“幼年植物试验”的结果。这类试验是:在不同地区而在相同条件下自春季至秋季对同一品种的幼龄植物分别进行砂培,而当达到一定生育阶段之后,测定1周内的相对生长率(RGR)**与气象条件以及观察气象条件对生长率的影响。叶片的相对生长率(LRGR)则按总干物RGR常用的下列公式进行计算:

$$LRGR = \frac{\log A_2 - \log A_1}{t_2 - t_1} \times 2.30$$

式中 A_1 , A_2 分别表示 t_1 , t_2 时期的叶面积。

根据这项试验自1967—1970的四年研究结果,如表5所示,在干物质对叶片的分配率与平均气温之间可以看到极其显著的相关,而与日照量则呈一定程度的负相关。因此,干物质对叶片的分配率,可以推测是气温越高而越多,而日照越强则分配率却越低。第四点方面,以第5表的数据作出了明确的回答。就是说,比叶面积(Specific leaf area)即形成1克干物质的叶面积或者叶片厚度的倒数,表明其气温越高而越大,而日照越强则越小。另一方面,综合第一点至第四点对于叶片的相对生长率,可以看出,温度起着绝对优势的有利的影响,而日照量在一部分试验地区只表现一定程度的良好影响。日照量在第二点方面表现的有利影响然在第三点和第四点则表现为不良影响而彼此抵消。

温度对叶片生长的显著影响,在试验场地即在最适于群体生育的条件下也被证实,正如图3所示,在7个地区12个水稻品种移植后6周内叶片生长速度***,表明与这段期间的平均气温有着密切相关。再者,正如表6所示,抽穗期的LAI,表明自移植至抽穗的生育天数以及平均气温也有着一定的相关,而与同期间平均气温的累计值表现出最显著的相关。

以上表明,在日本气象条件下,温度对于叶片生长表现绝对优势的有利影响。根据

* 所合成的光合产物,用于构成叶片的干物质的比例,这里不考虑呼吸消耗的部分。

** 按照生长分析的方法,根据 $RGR = \frac{(\log w_2 - \log w_1)}{t_2 - t_1} \times 2.30$ 以计算相对生长率(Relative growth rate)。

式中 w_1 , w_2 分别为 t_1 , t_2 时期的总干物重。

*** 移植后6周以42除叶面积指数(LAI)所得的数值。

表 5 水稻幼株叶面积相对生长率(LRGR),比叶面积(SLA)以及叶片干物质分配率(dL)与平均气温 (3) 和日照量 (4) 的偏相关

(引自 IBP, 1967—1970 资料)

试验地区	试样数量	LRGR (1)		SLA (2)		dL (5)	
		Y13.4	Y14.3	Y23.4	Y24.3	Y53.4	Y54.3
札幌	32	0.821***	0.385*	0.443*	-0.170	0.689***	-0.179
仙台	45	0.841***	0.478***	0.753***	-0.556***	0.787***	-0.434**
鸿巢	33	0.499**	-0.010	0.299	-0.350*	0.282	-0.035
普通寺	41	0.887***	0.061	0.395*	-0.260	0.729***	-0.301
鹿儿岛	45	0.388*	0.049	0.456**	-0.239	0.550***	-0.334*
总计	196	0.745**	0.206	0.483***	-0.379***	0.675***	-0.301**

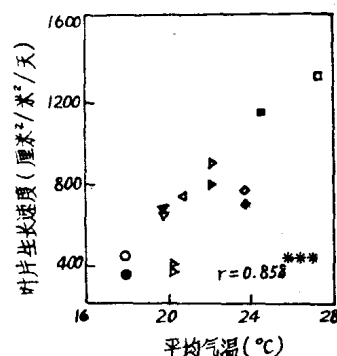
*, **, *** 分别表示 5%, 1% 和 0.1% 显著水准。

表 6 日本 7 个试验场地 12 个水稻品种抽穗期 LAI 与移植—抽穗期天数(d), 同期内平均气温 (T), 同期内平均气温累计值 (ΣT) 之间的相关系数

(引自 IBP 资料)

年次	样品数	与 LAI 的相关系数		
		d	T	ΣT
1967	13	0.239	0.590*	0.697**
1968	14	0.701**	0.075	0.757**
1969	14	0.134	0.597*	0.748**
1970	14	0.350	0.259	0.579*
1971	14	0.456	0.304	0.526

* 试验地与表 2 水稻方面相同。



○ 秋田 △ 仙台 ▽ 高田 ▲ 長野
◇ 福山 ▷ 鸿巢 □ 筑后 (白色
为早熟品种 黑色为中熟品种)

图 3 日本各地水稻移植后 6 周叶片生长速度与平均气温之关系

(引自 IBP 资料, 1967, 门司和村田, 1970)

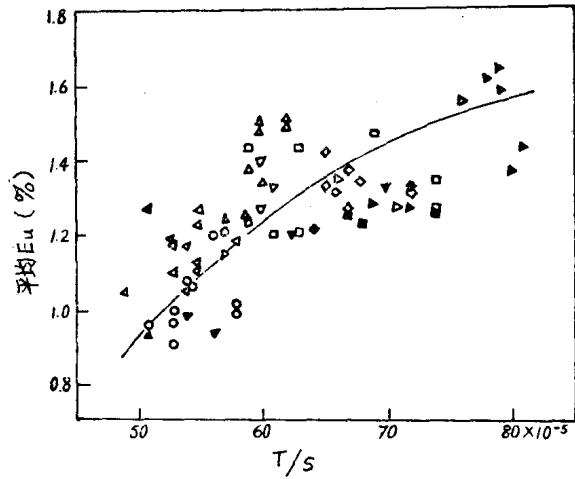
IBP 的资料, 各地试验的大多数的最大 Eu 值都是当时气温最高或接近最高时期所得的数据 (JIBP/PP Local Productivity Group, Report I—VI)。相反; 日照量与叶片生长几乎没有关系, 而对于 Eu 值, 则有这样的关系, 即日照量越少 Eu 值越高。可见, 气温与日照对于 Eu 值, 恰好表现正面和反面的影响, 因此, 可以预测, 两者之比值与 Eu 并无表现为一定的关系。如果根据抽穗前各地水稻的试验数据, 对两者之比值 (T/S) 与 Eu 之关系进行实际探讨, 便可以证实存在着密切的正相关 (图 4)。

由此, 可以作出结论: 所谓太阳能利用效率高的气象环境条件, 就是在生育期间, 雨量充沛, 气温又高, 而日照量也有适当的程度, 但不宜太强。

八、大田条件下光能转换效率的测定

正如前面所述, Eu 值是被固定的能量减去呼吸作用再以投射的总能量除之 [(1) 式]。表 3 和表 4 的表观光能转换效率 (Enc) 是以植物所吸收的 PAR 能量除之, 而不是

以投射的总能量除之〔(2)式〕。因此，又前进了一步，以 PAR 吸收量除以减去呼吸消耗之前的真正的固定能量，也就是说，在大田条件下，真正的光能转换效率 (Efficiency for light energy conversion, E_c) 的数值到底有多大呢？这也是有趣的问题。在室内条件下，曾用低强度红光对一片叶子进行的实验中，曾经获得 20—30% 的转换效率 (Wassink, 1964)，然而在大田条件下 E_c 的实测值，则极其少见。



○● 秋田 △▲ 仙台 ▽▼ 高田, 福井 ◁▷ 长野 ▷▶ 鸿巣
◇◆ 福山 □■ 筑后 (白色表示早熟品种, 黑色表示晚熟品种)

图 4 日本各地水稻全生育期平均太阳能利用效率 (E_u) 与平均气温及日照量比率 (T/S) 之关系

(引自 IBP 资料, 1967—1971, 村田吉男, 1973)

表 7 大田条件下作物光合作用的光能转换效率 (E_c)

	作物	E_c (%)	附注
a	世界的资料		
	大麦	13.7	Kamel, 1959
	甜菜	10.0	Kamel, 1959
	棉花	5	Biorhuizen 和 Slatyer, 1964
	玉米	14	
b	日本 IBP 的资料 (1972)		
	水稻		
	6月23—7月12日	7.6	
	7月13—8月2日	5.4	{ 丰沃, 早植, 6月1日移植, 8月23日齐穗 (铃木、村田, 未发表资料)
	8月3—8月22日	4.6	
	8月23—9月13日	6.9	
	9月14—10月5日	1.8	
	玉米		
	6月10—7月9日	8.1	
	7月10—7月30日	9.0	
	7月31—8月19日	11.5	{ 交7号, 5月23日播种, 7月28日现丝期 (石井、角田, 未发表资料)
	8月20—9月9日	11.7	
	大豆		
	6月20—7月9日	2.5	
	7月10—7月30日	3.9	{ 立铃生, 5月23日播种, 7月25日为最顶叶伸展期 (石井、玖村, 未发表资料)
	7月31—8月19日	3.3	
	8月20—9月9日	5.6	

表 7 指出 IBP 各地研究组的部分研究资料，包括水稻（在筑后）、玉米及大豆（在田后）的测定值，以及世界已发表的数值。在日本的测定值，就是某个期间增加干物质所

具备的能量 ($H \cdot \Delta W$) 加之呼吸速度实测得到的呼吸消耗能量 ($R \cdot \Delta E$), 再以 PAR 吸收量除之, 便可求出, 具体如下式所示:

$$Ec = \frac{H \cdot \Delta W + R \cdot \Delta E}{PAR吸收量} \times 100\%$$

根据表 7 数据, 可以看出, 玉米的 Ec 为 8—14% 左右, 而水稻为 5—8%, 大豆为 3—6% 这个范围。相反, 大麦为 14%, 甜菜为 10%, 然其实测值只嫌各有一例。这些数值, 只是上述室内测定值的几分之一到二分之一左右。可见在大田条件下的数值, 只是 $1/2—1/3$ 的水平。室内的 Ec 值与试验场地的 Ec 值之间, 为什么会产生这么大的差别呢? 这个问题, 现以试验过程中各阶段所得的最新资料, 加以说明 (表 8)。

表 8 Ec, Enc, Eu 实测值与理论值的推算

项 目	比 率 (%)	数 据
1.日照量	100	
2.PAR	56	50—62% (岸田, 1970; 神田, 未发表; 石井、玖村, 未发表)
3.植物吸收	85	80—90% (水稻 82—89%, 岸田, 1970; 玉米 84%, Lemon, 1966; 77—84%, 石井、角田, 未发表; 大豆 90%, 石井、玖村, 未发表)
4.光合组织吸收	90	(Seybold, 1933)
5.光合机制的效率	30	光子需要量 10 个 (Emerson 和 Lewis, 1943; Gafron, 1960)
$Ec = \frac{\text{固定能量}}{PAR吸收量} \times 100 = 100 \times 0.56 \times 0.85 \times 0.90 \times 0.30 = 12.9\%$		
6.呼吸消耗	34—43%	水稻 34% (24—46% 铃木、村田, 未发表资料) 玉米 39% (36—44%, 石井、角田, 未发表资料) 大豆 43% (37—47%, 石井、玖村, 未发表资料)

$$Enc = \frac{\text{扣除固定能量}}{PAR吸收量} \times 100 = 12.9(0.66 - 0.57) = (8.5 - 7.3)\%$$

$$Eu = \frac{\text{扣除固定能量}}{\text{投射总能量}} \times 100 = (8.5 - 7.3) \times 0.56 = (4.8 - 4.1)\%$$

九、受光态势与光合效能

根据前面所述, 可以看出, 在提高生育后半阶段的太阳能利用效率方面, 植物本身的最有效因素就是 NAR。可是, 对于 NAR 来说, 单位叶片的光合效能与受光态势也有直接的密切关系, 而且与呼吸量也有关系。正如前述, 为了提高作物的产量, 首先就有必要提高总干物生产能力; 如果以此为前提, 就应该确定下列的基本目标: (1) 叶片展开速度要快; (2) 已伸展的 LAI 要维持长久时间, 靠此以增加光能的吸收总量; (3) 通过育种和栽培手段以塑造能够以尽量高效率地把太阳光能转换为化学能的作物。至于叶片生长的问题, 则与 (1) 和 (2) 有着关系, 而光合效能与受光态势的问题, 则与 (3) 有关系。本文主要从光能利用效率角度来讨论与此有关联的基本问题。

薛德榕译自〔日〕“育种学最近的进步”第15集, 3—12页, 1975。