

水稻专辑

第一集

(生理·育种·栽培)

广东农林学院教育革命组编

1977年4月

目 录

太阳光与水稻高产潜力.....薛德榕 (1)

水稻生理.....林田吉男, 松岛省三 (16)

水稻叶片的一些形态特征以及

光合作用对产量的影响.....Pushpavesa等 (30)

水稻育种上若干生理指标及其测定法.....刘奕田 (35)

国际水稻研究所水稻育种工作述评.....黄超武 (48)

水稻抗虫育种研究新进展.....薛德榕 (53)

水稻根区施药防治害虫的试验概况.....赵善欢、薛德榕 (70)

泰国稻瘿蚊生态学及其防治研究.....日高等 (79)

太 阳 光 与 水 稻 高 产 潜 力

薛 德 榕

自然界中，蕴藏着无穷无尽的能量，太阳光就是其中最丰富的能源之一。

太阳光透过地球大气层投射到地面的能量，每年相当于70亿亿度电能，其中被绿色植物通过光合作用所固定的太阳能，相当于300万亿度电能。

据推算，在我国平均纬度的地方，一年里投射到一亩耕地的太阳能，相当于合成94万斤碳水化合物所需的能量。除了阴雨天气和农作物不能利用的光能(如红外线、紫外线)等其他因素以外，剩余的太阳能仍然可使每亩耕地大体年产78,000斤生物产量(曾健刚, 1975)。

我国是世界上太阳能最充沛的国家之一。通过绿色植物，充分利用这种取之不尽、用之不竭的自然资源——太阳辐射能，对于进一步提高农作物产量，具有十分重大的意义。

解放以来，我国农业在毛主席社会主义农业方针指引下，在党的统一领导下，大力开垦荒地、修筑梯田、围海造田、开发沙漠、改良沼泽、发展草原、以至间种套种、改单造为双造三造，变两熟为三熟四熟，等等，就这种意义上说，都是大规模充分利用太阳能的表现。

目前世界各国对于提高农作物光能利用率十分重视，这个问题甚至成为当前植物生理学、生态学、育种学和栽培学的一项重要研究内容。本文拟就国内外有关单位面积太阳能利用率与水稻高产潜力之关系，扼要综述，以资参考。

一、太阳光及其为稻株群体利用状况

太阳光投射到地球表面过程中，由于大气含有水蒸汽、气体分子、微尘、水滴以及污染物质等而被吸收、反射和散射，因此，投射到地面的太阳光强度便大受削弱，而且光谱成分也有所不同。结果，到达地球表面的阳光，主要是由直射光和散射光两种成分所组成。

直射光 直射光就是大气圈内未受到各种物质所散射的阳光。这种阳光自太阳方向到达地球表面，其方向性甚强，且几乎完全属平行光。直射光强度因大气污浊程度、云量多寡等气象条件之不同而异，同时还因纬度、海拔、季节、时刻等之不同而有差别。太阳方位升高以及海拔较高，则垂直光强度也较大(平均光强是以垂直光强与阳光入射角余弦的乘积表示，因此平均光强的时间变化比之垂直光强的时间变化要更加显著)。此外，直射光的光谱成分也随太阳方位而异。太阳方位越低，长波光成分也越多。

散射光 散射光就是大气圈内受到各种物质而引起散射的阳光。这种阳光并不是完全没有方向性，只不过与直射光相比，其方向性远远要微弱得多。散射光包括来自高空和来自云

* 本文原刊载于《国外科技》(广东科技情报研究所编)1977年第2期，
现经作者补充修改后，转载于此。

——编者

层两种，同时在方向性和光谱成分上，彼此多少有所差异。具体地说，来自高空的散射光，多半系来自太阳的方向，然与太阳构成直角方向者又不多。至于来自云层的散射光，绝大部分系来自高空云层。因此，来自前者的散射光比之来自后者的散射光，多半是少于0.5微米波长范围的阳光成分。

直射光和散射光以各种不同的强度和方向，且以各不相同的比率，投射到地球表面。一般来说，晴天期间，投射到地面的阳光中，以直射光成分居优势，而薄云晴天则以散射光成分居优势。

在大田条件下，投射到稻株群体的太阳光，一部分为稻株群体所反射，另一部分透过稻株叶层到达地面，剩余一部分才为稻株叶片所吸收和利用于光合作用过程。稻株对太阳光的反射率、透射率和吸收率，因水稻不同生育期、群体结构、太阳方位以及天气条件等之不同而异。

反射率 反射率一般随稻株生育而提高。生育前期，稻株反射率较低，约为5%左右。自幼穗形成期至成熟期，稻株群体对太阳光的反射率大体维持在10%至20%左右。晴朗白天，反射率随太阳之升高而降低，又随太阳之下降而提高。但是，如果稻株叶片排列接近水平状态，那么几乎不能观察到反射率的日变化现象。

透射率 透射率则随稻株生育而降低。生育初期，稻株群体叶片尚未完全复盖田面，透射率甚高，通常达到60~70%。至幼穗形成期，透射率一般下降到15~20%范围，抽穗期以后大体维持在5%左右。至于叶片生长十分繁茂的稻株群体，透射率甚至只有2~3%。及至成熟期，由于下层叶片逐渐枯萎，透射率略有回升。此外，晴天中午，透射率往往高于上午和下午，直立叶型品种一般也高于弯垂叶型品种。

吸收率 吸收率同样随稻株生育而提高。叶面积指数（叶片面积/稻田面积）达到5以上的繁茂群体，整个生育期对太阳光的吸收率平均为50%左右。生育前期，吸收率一般只有10~20%，自孕穗期至抽穗期以后，随着稻株群体的繁茂程度，对太阳光的吸收率往往可达80%以上。由于吸收率是以 $100 - (\text{反射率} + \text{透射率})$ 来表示，所以稻株叶层对太阳光吸收率也常常随反射率与透射率之变化而变化。

光合作用有效光 投射到稻株群体叶片表面的太阳光，并不是全部均能被稻株叶片吸收和利用，只有波长0.4~0.7微米的可见光，才能为稻株叶片直接吸收和利用于光合作用过程。这种波长范围的可见光，称之为光合作用有效光。光合作用有效光约占太阳辐射光能总量的45~50%，但是实际上稻株生理上能够利用的太阳光能，至多仅为25~33%。光合作用有效光比率往往随太阳方位及大气污浊程度等之不同而异。太阳方位升高，大气污浊程度增大，则光合作用有效光比率有增大的倾向。此外，在直射光和散射光之中，光合作用有效光比率也不相同，通常后者所占比例要大。

光能利用率 作物通过光合作用而积累的有机物质所含的化学能量占投射到作物群体叶层表面的太阳辐射光能总量的比率，称为作物的光能利用率。太阳辐射光能通过稻株群体的光合作用以转变为化学能的效率，其推算结果因不同研究者而异，一般认为低于30%。然而角田重三郎(1966)认为，稻株群体对于能量转变率，随着科学技术和栽培技术的发展而提高。他指出100年前单位面积低产水平(亩产280斤)情况下，被稻株吸收并转为化学能的转变率只为5%，目前普通产量(亩产560斤)情况下为7%，少数高产水平(亩产1400斤)为10%，

预计今后随着水稻单产水平的进一步提高，稻株能量转变率必将逐步增高到15%（亩产2800斤），20%（亩产5600斤）以至接近30%（亩产14000斤）。因此，目前稻株群体对太阳辐射光能的利用率实际上是非常之低。如表1所示，亩产1000斤的早稻，其光能利用率为2%，中稻较高，达到2.53%，晚稻只有1.58%。日本单造亩产1600斤的稻田，其光能利用率至多也不过3%，而普通稻田也只有2%左右。目前稻田光能利用率普遍只有1~1.5%，低于1%者也极其常见。由此，可以知道，就提高光能利用率来看，水稻的产量仍然蕴藏着巨大的增产潜力。

表1 三造连作水稻的光能利用率

造 别	太 阳 光 照 射 量 (卡/亩/全生育期)	亩 产 稻 谷		
		500斤	750斤	1000斤
早 稻	1.9×10^{11}	1.0%	1.5%	2.0%
中 稻	1.5×10^{11}	1.26%	1.90%	2.53%
晚 稻	2.4×10^{11}	0.79%	1.18%	1.58%

(引自潘瑞炽 1976)

二、水稻高产潜力的推算方法

水稻的增产因素，除了太阳光以外，还有其他自然条件和栽培条件。这里只从水稻群体光能利用率角度来看其高产潜力的巨大可能性。

投射到地面上的太阳光能，因不同地区、不同天气条件以及不同季节等而有很大差异。在美国，晴天每平方厘米耕地每天投射的太阳光能平均约为450卡，在日本接近400卡，而在广州地区平均超过300卡。这里先介绍日本村田吉男（1965）对水稻高产潜力的推算值。

糙米的主要成分是碳水化合物，其中干物质约占90%。水稻产量的物质，约有90%以上是由光合作用过程通过碳素同化作用所合成，而通过根系吸收的各种养分所构成的干物质，只占10%以下。构成稻米的碳水化合物，通常包括两大部分，一是抽穗前所合成并以淀粉贮藏于稻茎和叶鞘的光合产物（抽穗前贮藏性光合产物），至生长后期陆续转移至稻穗；另一是抽穗后新合成的光合产物（抽穗后光合产物），它们直接输送至稻穗。在数量上，后一部分普遍约占碳水化合物总量的80%以上。

稻株抽穗前10~15天期间便开始积累贮藏性光合产物，至抽穗后30天左右大体结束其成熟期。因此，自抽穗前10天至抽穗后30天（即40天左右）期间，稻株能否活跃地进行光合作用，这对水稻产量有着决定性意义。这段期间，村田吉男称为“产量形成期”^{*}。当然，“产量形成期”以前的光合作用，对于构成稻株根系以及茎叶生长，同样也是非常必要。

可见，在稻株进入“产量形成期”之前假定其生长发育已经达到充分完备程度，那么水稻高产界限的范围，大体上是由“产量形成期”稻株群体光合作用总量是否有可能达到最大

^{*} 稻株抽穗前10天至抽穗后30天这段期间，村田吉男称之为“产量形成期”，其意是指水稻产量的干物质大约80~90%是在这个时期通过光合作用形成的——薛注。

值所决定，而“产量形成期”稻株群体最大光合作用总量，则又取决于这段期间群体叶层所获得的太阳光能总量。

在日本，8~9月份为代表性的天气条件，其平均日照量（太阳辐射能量）每天每平方米为386.5卡，假定“产量形成期”的40天都是这个数值，那么根据理论推算，每0.1公顷稻田每天可能获得的太阳光能总量为：

$$386.5 \times 10^7 = 38.65 \times 10^8 \text{ 卡}$$

能够为稻株叶片吸收并用于光合作用过程的可见光按44.4%计算（一般按50%），那么便得：

$$38.65 \times 10^8 \times 0.444 = 17.2 \times 10^8 \text{ 卡}$$

又假定其中被稻株叶片表面所反射损失的光量为9.3%，扣除此值之后则群体叶层所吸收的光能为：

$$17.2 \times 10^8 \times 0.907 = 15.6 \times 10^8 \text{ 卡}$$

这时，被叶片吸收并参与叶绿体反应中心光合过程的光能，一般只有上述数值的90% 所以又必须扣除10%的热量消耗，结果是：

$$15.6 \times 10^8 \times 0.90 = 13.9 \times 10^8 \text{ 卡}$$

又假定光合作用过程中太阳辐射能转变为化学能的能量转变率为30%，那么这时呈碳水化合物形态而被固定的潜能为：

$$13.9 \times 10^8 \times 0.30 = 42.0 \times 10^7 \text{ 卡}$$

在“产量形成期”的40天期间，假定每天均以相同强度进行光合作用，同时又有50%光合产物为呼吸过程所消耗，那么剩余能量以碳水化合物形态积累于谷粒中，其总卡数为：

$$42.0 \times 10^7 \times 40 \times 0.50 = 84.0 \times 10^8 \text{ 卡}$$

100克糙米所含潜能为 350×10^3 卡，可见根据上述过程积累的能量所构成的糙米重量为：

$$\frac{84.0 \times 10^8}{350 \times 10^3 \times 10} = 2400 \text{ 公斤}$$

就是说，每0.1公顷稻田按理论推算可产糙米2400公斤，折每亩可产糙米3200斤。以100斤稻谷碾成糙米按80%计算，则每亩稻田可产稻谷3840斤。在这种产量水平条件下，大田稻株光能利用率为5.5%。

村田吉男的此项推算结果看来偏高，其主要原因就在于他所采用的作物能量转变率偏高（30%）所致。目前计算能量转变率，普遍采用20%~25%这个参数。

另外，随着水稻高产理论研究的进一步发展，对于水稻高产潜力的理论推算也有所发展，推算方法也稍有不同，然其基本原则大体一致。现又介绍村田吉男和松岛省三（1975）近年对水稻高产潜力的另一项推算值，以资参照对比。

（1）投射到稻株群体叶层的太阳辐射光能假定每天每平方米平均为400卡，其中只有45%可见光才能用于光合作用过程（Loomis等1963），故每0.1公顷稻田所投射的太阳光能为：

$$400 \times 10^7 \times 0.45 = 18.0 \times 10^8 \text{ 卡}$$

（2）其中假定5.5%为稻株群体叶层表面所反射（岸田1970），另又有10%为非同化组织（如茎秆、叶鞘等）所吸收（Loomis等1963），那么扣除上述两项，实际上为稻株叶层所吸收和利用的光能为：

$$18.0 \times 10^8 \times 0.945 \times 0.90 = 15.3 \times 10^8 \text{卡}$$

(3) 还原一个 CO_2 分子需要8个光子,按计算,其能量转变率为26% (Evans 1973),这时呈碳水化合物形态而被固定的化学潜能为:

$$15.3 \times 10^8 \times 0.26 = 39.78 \times 10^7 \text{卡}$$

(4) 在每天每平方厘米稻田平均400卡光能投射到稻株群体叶层条件下,由于叶层不需要这么多量的光能,也就是群体上层叶片光饱和而损失的光能,估计为17% (津野幸人等 1970),因此必须扣除这一部分的损失值,结果便为:

$$39.78 \times 10^7 \times 0.83 = 33.0 \times 10^7 \text{卡}$$

(5) 一克糙米所含能量即干物质转换系数为3900卡 (村田吉男 1968),在“产量形成期”的40天期间,稻株群体呼吸消耗量估计为每天干物重的1.5% (这时稻株干重每平方米为1.5公斤)或占光合作用总量的25% (McCree 1970),因此每平方米干物质产量为:

$$\frac{(33.0 \times 10^7 \times 0.75 - 1500 \times 0.015 \times 3900) \times 40}{3900} =$$

$$\frac{(24.75 \times 10^5 - 8.775 \times 10^5) \times 40}{3900} =$$

$$\frac{15.98 \times 10^5 \times 40}{3900} = 1640 \text{克}$$

现换算为公顷,则每公顷可产稻谷19.1吨(稻谷折算干物质按80%计算,含水量为14%),折亩产稻谷2546斤。这时大田稻株光能利用率为4.0%。

我们也曾以广州地区太阳辐射能平均值来推算全年三造连作每亩稻田可能达到的最高产量 (薛德榕 1976, 1977)。

①广州地区早稻中熟品种本田生长期每亩太阳辐射能总量约为 1.69×10^{11} 卡,中造约为 1.77×10^{11} 卡,晚造约为 2.45×10^{11} 卡;

②能够用于光合过程的可见光按50%计算,则投射到稻株叶层可供利用的太阳光能,早稻为 $1.69 \times 10^{11} \times 0.50 = 8.45 \times 10^{11}$ 卡;中稻为 $1.77 \times 10^{11} \times 0.50 = 8.85 \times 10^{10}$ 卡;晚稻为 $2.45 \times 10^{11} \times 0.50 = 1.23 \times 10^{11}$ 卡;

③经群体叶层表面反射以及非同化器官吸收的无效光能约占20%,再加上漏光率和光饱和损失量约10%,扣除这30%之后便得: $8.45 \times 10^{10} \times 0.70 = 5.92 \times 10^{10}$ 卡(早稻); $8.85 \times 10^{10} \times 0.70 = 6.19 \times 10^{10}$ 卡(中稻); $1.23 \times 10^{11} \times 0.70 = 8.61 \times 10^{10}$ 卡(晚稻);

④稻株叶层吸收和利用的光能转变为化学能的转换率按20%计算,则以碳水化合物形态贮藏的潜能,早稻为 $5.92 \times 10^{10} \times 0.20 = 1.18 \times 10^{10}$ 卡;中稻为 $6.19 \times 10^{10} \times 0.20 = 1.24 \times 10^{10}$ 卡;晚稻为 $8.61 \times 10^{10} \times 0.20 = 1.72 \times 10^{10}$ 卡;

⑤稻株生长期间呼吸消耗量平均以占光合产物总量的30%计算,扣除此值之后,早稻为 $1.18 \times 10^{10} \times 0.70 = 8.26 \times 10^9$ 卡;中稻为 $1.24 \times 10^{10} \times 0.70 = 8.68 \times 10^9$ 卡;晚稻为 $1.72 \times 10^{10} \times 0.70 = 1.20 \times 10^{10}$ 卡;

⑥合成1斤碳水化合物所需化学能为 1.9×10^6 卡 (潘瑞炽 1976),因此三造可能达到的生物学产量分别为: $8.26 \times 10^9 \div 1.90 \times 10^6 = 4347$ 斤(早稻); $8.68 \times 10^9 \div 1.90 \times 10^6 = 4568$ 斤(中稻); $1.20 \times 10^{10} \div 1.90 \times 10^6 = 6315$ 斤(晚稻);

⑦水稻经济产量与生物学产量的比例为0.5左右，结果，早稻干谷每亩最高产量可达到2173斤，中稻约2284斤，晚稻则3157斤，全年三造总产达7614斤，这时每造大田光能利用率为4.4%。

近十多年来，国际上对水稻高产潜力的推算方法，多种多样，然其推算结果则大体相近。汤佩松(1963)根据京津地区单季稻生长季节太阳辐射能总量为63大卡/厘米²，用于稻株光合作用的可见光占50%，每克光合产物含热量为4.3大卡，稻田光能利用率按5%计算，则京津地区水稻单位面积最高生物学产量为：

$63 \times 0.05 \times 660 \times 10^4 / 2 \times 4.3 \times 10^3 = 2500$ 公斤/亩，现以水稻经济系数约为0.5计算，则每亩稻田干谷最高产量为2500斤。这时可把稻株生长期呼吸消耗量（约15~30%）与残留在田间的物质（约占5%）及风干植株含水量（约占9%）大致两相抵销。

竺可桢(1964)以我国长江下游和华南广大稻区太阳年辐射总量为120大卡/厘米²计算，在大田光能利用率提高到3%条件下，单季稻每亩可产干谷2823斤。叶渚沛(1963)从土地肥力角度推算单季稻每亩最高产量可达2494斤。黄秉维(1974，在广东科学馆报告)也曾以光合潜力=太阳辐射总量 $\times 0.1238$ (斤)的公式，求出每亩稻田可能达到的最高产量。在日本，武田友四郎(1961)推算单季稻每亩干谷产量可达2600斤，角田重三郎(1966)推算目前单季稻每亩最高产量可达2800斤，今后随着育种和栽培技术的进展，大幅度提高稻株光能利用率，则每亩产量甚至可提高到5600斤乃至14000斤，也即是要比目前增产10倍。

必须指出，上述理论推算值是在最适宜的栽培条件下根据稻株群体对光能利用率推算出来的，这只能说明水稻在最适条件下单位面积可能达到的最高产量。但是在广州地区要实现全年三造连作每亩总产7614斤（早稻2173斤，中稻2284斤，晚稻3157斤），比之实现单季稻亩产2500至2800斤要困难得多，另一方面又可看到，华南三季稻区的增产潜力比之单季稻区则要大得多。

随着水稻生理、育种以及栽培技术研究的进展，近年来国际上出现不少水稻高产纪录。在我国已出现单造亩产1700多斤，日本也有单造亩产1600多斤的报导；在柬埔寨也获得单造亩产1420斤。这些实际产量已达到上述理论值的50%以上，可是目前大面积的普通产量只能达到理论值的20~30%。至于多造总产方面，我省五华示范农场三造连作(1973)每亩总产2777斤，最高产田块(1974)则达到2909斤。国际水稻研究所小面积一年四造连作每亩总产3466斤，这些全年实际总产也只能达到多造总产理论值（按7614斤计）的40~45%。由此可见，水稻产量仍然存在着极其巨大的增产潜力。

三、改进稻株生势和栽培技术以提高群体光能利用率

上述水稻高产潜力的理论推算值，是以充分利用丰沛的太阳辐射能为基础。这种可供利用的优越的自然条件，再加上综合运用农业“八字宪法”和采取先进的栽培技术措施，就是水稻可能达到的最大增产潜力的外因。“外因是变化的条件，内因是变化的根据，外因通过内因而起作用”（《矛盾论》《毛泽东选集》第一卷277页1966年版）。可见，充沛的太阳能，只有在先进的栽培技术措施配合下，才能高效率地为稻株群体叶层所吸收和利用于光合作用过程。为此，就必需具备优良的稻株生势和高光合效能的叶层。

1、改进稻株生势以提高光能利用率

稻株生势主要是指地上部的形态特征，即叶片和茎秆等地上部器官的空间伸展状态，也就是近年来常说的“株型”。

目前国际上普遍认为，高产水稻的优良株型，就是矮秆多蘖，分蘖茎呈直立状态；主脉粗大，叶片细小；叶色浓绿，叶片粗厚而又直立，且疏密排列适中；上层三片功能叶，叶位越高，长度越短；抽穗期叶面积指数大约为5~7；成熟期单株还保留4~5片绿叶，等等。优良株型所应具备的基本条件，实际上可概括为两个方面：一是以“叶系生势”为中心，旨在提高单位叶面积的同化效率；另一是以“茎系生势”为中心，除了维持叶层系统的优良生势以外，还有赖于提高稻株抗倒性能。这里以“叶系生势”为主来概述水稻优良株型与提高光能利用率之关系，至于“茎系生势”，恕不赘述。

(1) 稻株叶面积指数与群体叶层太阳光分布特点

稻株叶片是光合作用的主要器官，是碳水化合物合成的重要场所。为了保证具备足够的穗数和粒数，提高成熟率，以达到高产的要求，在生育前期，充分扩大群体叶面积，尤为必要。

过去的稻田，由于疏植和水肥供应不足，因此未能保证稻株群体达到应有的叶面积指数，结果投射到群体叶层的太阳光，有相当部分不能为稻株叶片所吸收和利用，而是透过叶片间隙，白白地浪费于田面。这类稻田只要采取栽培技术措施以扩大群体叶面积指数，其产量便会显著提高。

稻株叶面积指数因不同品种以及不同生育期而异。叶片繁茂程度相当高的改良型籼稻品种IR₈在重肥栽培条件下其叶面积指数可达10也不致互相荫蔽以至倒伏，可是许多粳稻品种在抽穗期叶面积指数超过7~8便容易互相荫蔽和大面积倒伏。生育前期，叶面积指数较低，随着稻株的生长，特别是施足基肥和早期追施氮肥的稻田，在合理密植条件下，至抽穗期前后，稻株群体叶面积指数便达到最大值。但是，稻株叶面积指数处于最大值的群体，其光合产物增长不一定达到最大。群体光合效能的高低，才是衡量稻株叶面积指数是否最适的根据。当光合效能达到最高值时的叶面积指数，一般称之为“最适叶面积指数”。据津野幸人等(1970)对粳稻试验表明，抽穗期叶面积指数5至6以下范围内，光强度越大，叶面积指数越高，则光合强度也越大(图1)。

从图中曲线，可以看出，当叶面积指数为1.4的秧苗期，只要光强度为0.5~0.6卡/厘米²/分钟，其群体光合作用便达到光饱和点。随着稻株叶面积指数的增大，群体光合作用的光饱和点也逐渐升高。当叶面积指数达到5.7的时期，那么在自然光照条件下便不能观察到群体的光饱和点，光合强度继续升高，这也表明叶面积指数仍可继续增大。国际水稻研究所曾在稻株幼穗形成期之后20天进行调查，发现在自然光照下，叶面积指数6便获得最大的干物质产量。如

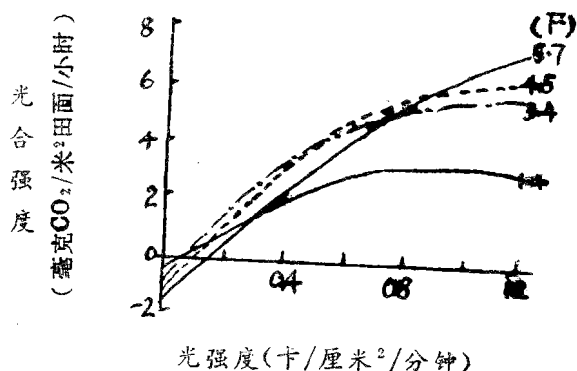


图1. 水稻群体叶面积指数(F)与
光合作用强度之关系
(引自津野等1970)

果日照量限制到70%（遮光处理），那么叶面积指数4便可达到最大的干物质增长量。由此，可以知道，稻株群体的最适叶面积指数，又因不同光强度而异。根据日本历年试验推测，高产水稻品种抽穗期叶面积指数5~7，对于提高群体干物质增长量尤为适宜，高于或低于这个范围的叶面积指数，均不能获得最大的干物质增长量。

其所以如此，就是因为叶面积指数太低，叶量不足，在普通光强度甚至弱光下群体容易达到光饱和点，叶片不再吸收光能，因而难于合成足量的光合产物，产量往往较低。我们常见的旱瘠稻田，就是如此。相反，如果群体叶面积指数太高，叶量太多，叶片过度繁茂，遮光率大，于是群体内层便形成受到直射光的向光部分，和没有受到直射光的背光部分，尤其是越靠近群体下层，向光部分比率越小，而背光部分比率遂越大，这就造成群体内层光分布不均匀，特别是弯垂叶型品种，在这种情况下其群体内层光分布不均匀现象，比之直立叶型品种要更加严重。只有在薄云晴天，散射光居绝对优势时，群体内层叶片才会受到散射光的穿透，使各叶层光分布较为均匀，无论直立叶型抑或弯垂叶型群体，这时其差异才不甚显著。可是在直射光居优势的晴天，弯垂叶型群体内层光分布状况不仅比直立叶型群体要显著恶劣，而且光质成分也发生重大变化，尤其是叶面积指数较高的群体内层，就更加明显。这是因为稻株绿色叶片对太阳光具有选择性吸收和反射，结果到达群体内层的透射光，绝大部分为长波光，不能为绿色叶片吸收和用于光合作用过程，于是群体内层叶片往往出现“光饥饿”现象，结果导致下层叶片早期枯黄。通常稻株群体越是内层，尤其是繁茂程度较高的群体内层，红外线比率越大，这样，内层叶片对光能利用率也越低。据松岛氏(1973)报导，群体叶片十分繁茂的水稻群体内层叶片对光能利用率仅为上层叶片的10%左右。

（2）稻株受光态势与群体同化效能之关系

稻株受光态势，就是以“叶型”为中心的群体结构的问题，主要以上层三片功能叶、叶片受光方式以及叶片与茎所成角度等为研究对象，而且近几年来已发展成为选育高产水稻品种优良株型的重要指标。

①上层功能叶与光合效能之关系

稻株上层三片功能叶（剑叶、第二顶叶、第三顶叶）是抽穗后直接制造和输送光合产物至稻穗的关键性器官。吉田昌一(1973)曾在IR₈稻株群体抽穗期间（叶面积指数为5.5）测定叶面积比率，指出剑叶面积占叶面积指数的19%，第二顶叶占28%，第三顶叶占27%。占单株叶面积指数74%的上层三片功能叶，对于稻株产量起着重要的作用。

上层三片功能叶彼此长度及其相互关系，是稻株受光态势的主要指标之一。据松岛氏等(1973)的测定，光合效能较高的试区，若以第三顶叶为100，则第二顶叶长度为90~95%，剑叶长度为60~70%，就是说，叶位越高，长度越短，这种“叶型”对于提高群体叶层光能利用率尤为有利。当然，生产上常常可以看到各种顶叶长度的稻株，比如1975年我们曾在跃进区农场早造稻田，观察到有些稻株剑叶和第二顶叶比第三顶叶还要长。这类稻株在重肥栽培条件下，叶片披叠于群体顶层，宛如伞盖，下层叶片在抽穗后已枯黄。这种株型对于提高光能利用率，极不理想，如果这种特点系出于品种特性，则宜予淘汰，但经常多半是由于氮肥施用期不当所造成。据松岛氏等(1973)报导，幼穗分化期若重施氮肥，则剑叶和第二顶叶遂显著伸长，易向左右披垂，于是稻株群体只有上层才受到强光投射，而重叠叶片（对光）及下层叶片则受荫蔽，群体光合效能相应减低。剑叶和第二顶叶显著伸长且超过第三顶叶情况

下，只有上层叶片才受到强光，往往出现光饱和现象，而受到荫蔽的低层或内层叶片，只能受到低于补偿点的弱光，甚至常常处于“光饥饿”状态。假定每条茎有5片叶，叶面积指数为5，各叶片彼此之间又不相重叠，平行排列，那么只是剑叶面积就已经足够遮蔽全部田面，其余4片叶便完全不能受到直射光，就是说，只有五分之一叶面积受到高于光饱和点的强光，而五分之四叶面积多半处于光补偿点以下的弱光，从群体光合效能来看，由于叶层光分布不均匀，这可说是对光能利用极不经济的表现。

因此，为了提高稻株群体的光合效能，必须选育上层三片功能叶长度及其排列方式有利于群体叶层光分布相对均匀的“叶型”，同时还须采取恰当的栽培技术措施，使稻株群体结构向着有利于提高光合效能的方向发展。

②叶片受光方式与光合效能之关系

叶片受光方式也是稻株受光态势的重要指标之一。由于稻株叶面方向不同，因而其受光方式也各异。

叶片向空间伸展的方向，常因品种特性而不同，一般可区分为直立叶型、弯垂叶型以及介于两者之间的半弯垂叶型。当然还有其他特殊形态的叶型，恕不谈及。国际水稻研究所选育的各种系统的“IR”品种，日本选育的“金南风”以及新育成的“丰沃”，美国选育的“Bluebelle”等，我们广东选育的“窄叶青”、广陆矮4号等，都属于直立叶型品种的代表；许多传统的老品种多半属于弯垂叶型，至于半弯垂叶型品种也相当普遍。当然，有些半弯垂叶型品种如“珍珠矮”之类，往往由于氮肥施用期不当而呈现上层叶片弯垂披叠现象。

在大田条件下，稻株群体的光合作用常因叶片受光方式之不同而有很大差异。在自然光照下，直立叶型群体的光合作用多属光不饱和型曲线，而弯垂叶型群体则属光饱和型曲线（图2）。稻株光合强度之所以表现如此显著的差异，其源盖出于群体叶层受光态势之不同。在弯垂叶型群体，由于上层叶片往往显著阻挡阳光，因此光遂难于抵达群体深层，即使投射到群体叶层的光强度进一步增大，可是群体内层叶片的光合强度依然难以提高。另一方

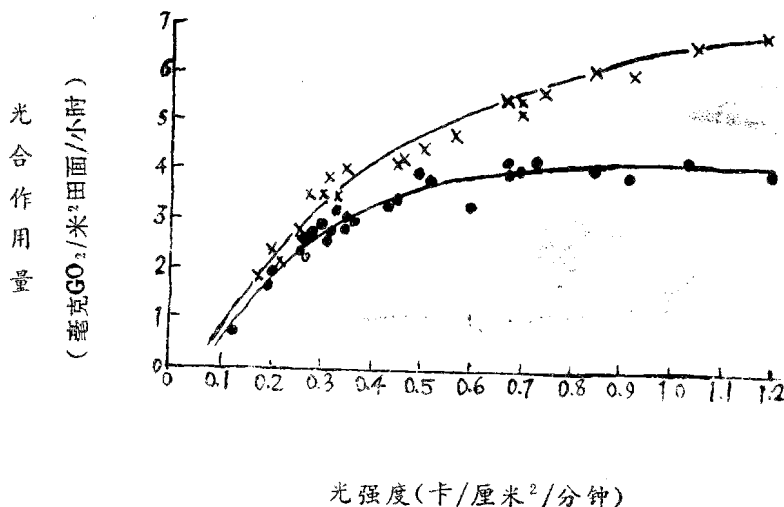


图2. 直立叶型和弯垂叶型群体的光合作用差异
(引自松島1973)

面，当光强度超越一定限度时，群体上层叶片已达到光饱和点，而内层叶片仍然处于光量不足状态。由于整个叶层光分布不均匀，结果群体光合产物总量始终无法提高。与此相反，在直立叶型群体，如“窄叶青”，进入抽穗期以后，稻株虽然封行，可是上层叶片还不致大量交错（叶面积指数为3.5），即使重肥条件下，其叶片交错程度也不严重（叶面积指数为4.5），于是阳光容易到达群体中层以至下层，因此抽穗期以后，随着6~7月份光强度的提高，群体内层叶片光合强度也跟着升高，结果整个群体光合作用总量比之弯垂叶型群体显著增多。据松岛(1972)测定，在强光下，直立叶型群体同化能力比之弯垂叶型群体要提高50%。又据田中等(1971)测定，抽穗后，弯垂叶型群体干物质增长量比之直立叶型群体要减少34%，而产量则减少33%。

因此，从提高群体光能利用率和光合产物总量的角度来看，选育直立叶型或半直立叶型的品种，尤为必要。

角田重三郎认为，不同的栽培条件应该选择不同的株型。在少肥粗放栽培条件下，应该选用叶片疏散型排列的品种，这是因为稻株在少肥粗放栽培条件下叶量往往不足，所以叶片疏散排列，便有可能捕获更多量的光能。至于在多肥集约栽培条件下，则应该选用叶片直立且密集型排列的品种，其理由乃与前述相同。1974年夏天，角田氏访问我国期间，对此又曾强调指出：适宜于任何栽培条件的、理想的、绝对的株型是不存在的。选育叶片小而厚的浓绿色直立叶型且有规则密集排列的矮秆品种，只能适于多肥集约栽培的条件，而少肥粗放栽培的稻田，宁可选育稻株叶片薄而宽且呈水平方向排列的品种，这样才更有利于稻株群体提高光合效率乃至光合产物的总量。实践上，在氮肥不足条件下，往往是疏散型叶片尤其是半弯垂型叶片的品种相对高产。这种看法，对于我们的山坑田、漏水田以至土质瘠薄的低产稻田，具有一定的参考价值。

此外，叶片与茎所成角度，同样是稻株受光态势的一项指标。实际上，叶片角度与叶片长度（上层三片顶叶总长度通常以130厘米为适宜，但因不同品种而异）有着密切关系。叶片越长，就越容易弯垂，于是其所成角度也越大。相反，叶片越短，其角度越小，于是群体多半呈直立叶型。在选育优良株型过程中，对叶片角度的选择往往同“叶型”结合来进行。同时还需选择叶片主脉粗壮和坚韧，借以保持叶片的直立性。

2、改进栽培技术措施以提高光能利用率

水稻的高产性能，只有在一定的栽培条件下才能充分发挥。与提高光能利用率密切有关的栽培技术之中，目前国内外着重研究的是密植规格和施肥方法。

（1）合理的密植规格

在栽培技术上，不断改进栽培方式，进一步发展更加合理的密植规格，以利于提高群体的光能利用率，这是当前水稻栽培实践上一项重要的研究课题。

稻株群体单位面积的物质生产量，在一定范围内随栽植密度之增大而呈直线提高。可是如果栽植密度进一步增大，那么群体物质生产量的增长率将逐渐减慢，以至再也不能提高，可见栽植密度也是具有一定的最适界限。

稻田栽植密度的差异，常常会影响到稻株群体内部的透光性和通风性，同时土温、水温以及CO₂浓度等群体内环境因子也会因栽植之疏密而出现差异，这种差异同时又会影响到土壤中有机物质的分解过程和微生物活动状况以及病虫害、倒伏等不同程度的发生。

要提高稻株群体的物质生产量,就必须以扩大群体叶面积,提高光合效率以至改进稻株受光态势等,所有这些均旨在提高群体光能利用率。因此,栽植密度与光能利用有着密切关系。

从群体光合系统角度来看,增大栽植密度,多半是扩大群体叶面积指数。随着稻田密植程度的增大,群体繁茂程度也提高,这时个体(单株)之间对土壤养分的争夺就显得激烈。在水肥不足条件下,个体生育尤其是叶量增长便会受到限制,结果单位叶面积的光合量便会相应降低。如果水肥供应十分充足,且又增大密植程度,那么叶面积指数便显著扩大,于是个体之间的叶片遂出现重叠以至彼此荫蔽现象。稻株各个体叶片出现互相遮荫,这样,虽能提高群体光合作用的光饱和点。但是,如果群体叶面积指数进一步扩大,那么相邻个体及其叶片彼此互相遮荫遂显得严重,这时群体的光饱和点不仅不能提高,而且光饱和现象还会逐渐消除。往往有这种倾向,就是栽植密度越高,群体对光饱和现象也越早消除。在这种情况下,如果叶面积指数继续扩大,那么群体叶片彼此遮荫就更加严重,于是群体内层光照条件遂变得恶化,光合作用势必受到抑制,结果群体物质生产量必然相应降低。因此,稻田栽植密度应以群体物质生产量的最大值来衡量。

栽植密度也与稻株受光态势有着密切关系。随着稻田密植程度的增大,群体叶层往往向上升高。据神山(1968)观察,水稻“藤实”群体抽穗后15天期间,越是密植的试区,其叶层位置越高,而其下层叶片枯死也越严重。据测定,当群体内中下层叶片照度低于20%时,首先是下层叶片因“光饥饿”而黄化,继而枯萎,完全丧失光合机能,随后这种现象又蔓延及中层叶片。同时,由于密度太高,群体非光合作用部分(茎、遮光叶片等)比例增大,呼吸消耗量也由此增多,结果群体物质生产量反而降低。可见,栽植密度太高也是不能获得高产。

稻田栽植密度,不能强求一致,应是因地、因时、因种性、因水肥等条件而制宜,作为基本原则,就是通过扩大群体叶面积指数和改进受光态势以提高群体光能利用率,以便达到最大的物质生产量。

(2) 适当的施肥方法

与提高光能利用率直接有关的另一项主要栽培技术,就是施肥方法。水稻生育所需的肥料,主要是氮磷钾三要素,而最重要的是氮肥。这里只着重概述氮肥施用量和施用期。

关于稻田施用氮肥,历来受到普遍重视。但是关于氮肥如何恰当施用,目前国际上包括我们国内均存在着分歧,这里不拟涉及。然而施足基肥和适当施用穗肥,则是各种施肥方法的共同特点。

施足基肥是促进稻株生育前期早生快发的物质基础。氮素能积极促进稻株分蘖,据测定,稻株叶片含氮量与分蘖速度呈显著正相关。随着稻株分蘖数增多,于是一方面迅速形成足够的叶面积指数,据田中等(1966)测定,在叶面积指数为4以下的生育阶段,叶面积增长率(包括叶量增多与单叶伸长等)与茎叶含氮量呈显著正相关。由于稻株体内含氮量增多,因此叶面积指数也相应迅速扩大,这样,便能更有效地利用太阳光能,以合成大量的贮藏性有机物质。另一方面,在分蘖茎数增多情况下,为了提高成穗率以增加穗数,必须具备足够的物质基础。这是因为,氮素能积极促进颖花分化。抽穗前15~18天期间,稻株对氮素吸收量显著增多。这时追施穗肥,提供足量的氮素,便能直接促进颖花的分化,同时又能提高光合强度,增加光合产物数量。据松岛研究表明,颖花的分化,主要决定于氮素供应量,而颖花的发育,则决定于稻株体内碳水化合物含量。又据松浦(1969)报导,氮素不仅能增加颖花

数，而且还能显著促进内外颖体积增大，结果谷粒也相应增大。

因此，在稻株抽穗前20天左右这段期间，适当施用穗肥主要是氮肥，除了积极促进冠层三片功能叶正常生长以防止成熟期间叶面积指数大幅度减退以外，就是能够增强稻株光合作用机能，增加体内碳水化合物贮存量，既有助于颖花分化，又能防止颖花退化以至增大颖花体积。但是穗肥施用量和施用期，不宜千篇一律，应依稻株群体结构、叶色浓淡、稻田肥沃程度、基肥质量等之不同而异。目前国际上对水稻氮肥施用量和施用期之所以有分歧，其焦点就在于此。

稻株抽穗期以后，为了促使叶面积持续期尽量延长，以便继续保持旺盛的光合效能，生产上还依叶色状况，薄施氮肥，使成熟期间单株还可保持3~4片绿叶，特别是热带、亚热带地区的早稻，能够更充分地利用6~7月份丰沛的太阳光，有利于进一步提高产量。

四、选育高光合效率的水稻品种——高光效育种

植物的光合作用过程，大体可以说是由光能转变为电能，由电能转变为活跃的化学能，再转变为贮存性化学能等一系列能量转变过程。

光合作用反应过程，一般是由两个阶段组成，一是通过色素（主要是叶绿素以及类胡萝卜素等）以固定太阳能，并进一步转变为植物体生化反应上可供利用的化学能形态——光化学反应；另一是利用这种化学能以固定和还原 CO_2 的暗反应。不同作物光合效率的差异，从根本上来说，就是起因于这些反应过程中所产生的差异。

关于不同作物光合效率的差异，历来曾经进行广泛的测定，但是所测定的结果，常因测定技术、测定方法以及测定人员准确程度等不同而有颇大出入。这里列出若干常见作物光合效率的测定结果，以供参考（表2）

根据表中数据，可以看出，玉米、甘蔗、高粱等的光合效率较高，而烟草、大豆、小麦等的光合效率较低。经近年来研究发现，前者是按照 C_4 -二羧酸循环进行 CO_2 固定的植物（ C_4 -型植物），而后者则是按照碳素还原循环进行 CO_2 固定的植物（ C_3 -型植物），随后两者又分别称之为高光合效率的植物和低光合效率的植物。

至于水稻，按照 CO_2 固定途径，属 C_3 -型植物，然而几年前，吉田(1972)曾对50个水稻

表2 不同作物单叶光合效率的差异
(CO_2 浓度为300ppm及光饱和条件下测定的表现光合作用)

植 物 种 和 品 种	光 合 效 率 (毫克 CO_2 /分米 ² /小时)
菠 菜	18.6
棉 花	17.0
烟 草	18—27
小 麦	20
大 豆	27
甜 菜	30
番 茄	37—45
玉 米	31—64
甘 蔗	>42
高 粱	60
水稻 T—141	62.1
水稻 Bj—1	55.6
水稻 Peta	46.7
水稻 IR ₈	47.0
水稻 丰沃	34.5
水稻 藤坂5号	42.6
水稻 Nato	54.3
50个水稻品种 平 均	46.6

品种单叶光合效率进行测定，发现其低值为30毫克 CO_2 /分米²/小时至高值为60毫克 CO_2 /分米²/小时，平均为46.6毫克 CO_2 /分米²/小时，可与 C_4 -型的玉米光合效率相媲美，同时还可看出，不同品种之间，其光合效率有着巨大差异。

近十年来，国际上对 C_3 -型植物和 C_4 -型植物广泛开展研究，迄今对其了解越来越深入。现对两类植物之间差异的状况，引于表3。

表3 C_3 型植物与 C_4 型植物的比较

		C_3 — 型 植 物	C_4 — 型 植 物
形态学特征		维管束鞘一般不发达，即使发达，然其细胞中也不含叶绿体	维管束周围有1—2层发达的维管束鞘，内含大量叶绿体
光 合 作 用	光 饱 和 点	低 (2500—5000呎烛光)	高 (>8000呎烛光)
	强光下光合强度	5—35毫克 CO_2 /分米 ² /小时	50—70毫克 CO_2 /分米 ² /小时
	弱光下光合强度	小	大
	光合作用适温范围	15—25°C	30—40°C
	光合强度与 O_2 分压	若提高气相中 O_2 浓度则会抑制光合作用	光合强度不受气相中 O_2 浓度影响
光 呼 吸	光呼吸与 CO_2 补偿点	随着光合作用而释出大量 CO_2 (光呼吸)，在密闭系统内即使进行光合作用，系统内的 CO_2 也不会全部被使用〔30—50ppm CO_2 浓度下 CO_2 吸收与释出达到平衡 (CO_2 补偿点)〕	表现上几乎不显示出光呼吸 CO_2 补偿点为5 ppm以下
酶 活 性 (微克分子/毫克叶绿素/分钟)	烯醇式磷酸丙酮酸羧化酶	0.3—0.35	15—18
	1,5—二磷酸核酮糖羧化酶	4.2—4.7	0.3—0.6
	丙酮酸— P_i —双激酶	0	1.2—3.5
	腺苷酸激酶	0.3—0.5	17—45
	焦磷酸酶	2.4—3.8	15—60
	5—磷酸核酮糖激酶	无明显差异	
	烟酰胺—腺嘌呤二核苷酸—丙酮磷酸酰氢酶	无明显差异	
	碳酸酐酶	高	低

(引自《光合成》藤宏 茂著1973)

这两类植物光合效率之所以有着巨大差异，其主要原因就是在暗反应系统性质上的差异，特别是光呼吸系统以及 CO_2 固定系统的差异，这种差异便为筛选高光合效率、低光呼

吸的水稻单株提供可能性，从而开辟了高光效育种的新领域。

高光合效率的植物即 C_4 -型植物，甚至在100千米烛光的强光下，其光合作用也不会达到饱和点，而小麦、大豆、水稻等作物，只要在40~50千米烛光下其光合作用便达到饱和点。由于 C_4 -型植物具备利用强光（维管束鞘内含有大量叶绿素）、低浓度 CO_2 、适于高温、且酶活性较高等特点，因此，在高光效育种领域内，普遍采取以 C_3 -型和 C_4 -型植物按一定比例栽培于一定温度条件下透光不透气的密闭系统内，经过一定时间后， C_4 -型植物因适于 CO_2 低浓度且对 O_2 分压不敏感，故能正常生长，而 C_3 -型植物因密闭系统内 CO_2 浓度降低至其光合作用补偿点以下且 O_2 分压又升高，促进光呼吸加剧，结果幼苗便会逐渐枯黄直至死亡，只有个别表现低 CO_2 补偿点的幼苗才呈绿色存活。把这些入选的绿色幼苗，与自然条件下同期播种的幼苗进行盆栽对比，并在其生长过程中除劣选优，经过繁殖，再列入大田试验鉴定。这种低光呼吸筛选育种的方法，近年来在国际上十分盛行。我国江浙湖广等地农业研究机关，也曾开展水稻低光呼吸筛选育种研究工作，而且已经取得初步良好成果。这是应用大量幼苗强制同化以多取胜的筛选方法。另一种筛选方法，就是应用红外线 CO_2 气体分析仪，对不同品种稻株叶片光合效率逐一进行测定，择优而取，如表2所示，水稻不同品种光合效率有着巨大差异，有些品种（如T—141，Bj—1等）的光合效率几乎接近 C_4 -型的玉米光合效率水平。对这些高光合效率的水稻品种，再经大田鉴定，进一步发展其高光效性状，并与其他优良品种杂交，获得其所欠缺的优良性状，以育成高光效且其他农艺性状优良的新品种。

从提高大田稻株群体光能利用率的角度来看，无论是高光效育种抑或提高群体面积指数与改进稻株受光态势，都是当前国际上水稻高产研究的重要领域之一。就我国水稻栽培实践状况来说，目前最重要的是采取合理的栽培技术措施（主要是改进水肥条件以及防治病虫害等）普遍提高稻田群体叶面积指数，同时因地制宜选育株型优良的高产稳产品种，以提高群体的光能利用率。

提高稻田群体光能利用率，这只是夺取高产水平的一项主要构成因素，而高产目标的最后实现，还有赖于充分发挥农业“八字宪法”的综合作用。

我们有着优越的社会主义条件，在毛主席的科研路线指引下，在以华国锋主席为首的党中央领导下，实行科研专业队伍与群众性科学实验相结合，大搞群众性科学活动，充分发挥科技队伍的骨干作用，我国水稻高产育种工作必将迅速发展。目前我国一些农业研究机关，在深入研究稻株群体结构基本特点和水稻高产生理主要因素基础上，先后提出以塑造光能利用率达到4~5%为目标的具有优良经济性状的各种高产株型。

当前，在全党动员，大办农业，为普及大寨县而奋斗的大好形势推动下，通过对稻株群体光能利用率的深入研究，必将进一步发展我国独特的高产株型和高产栽培技术，使我国水稻高产稳产栽培事业更加蓬勃发展！

主要参考资料

- 1、汤佩松《人民日报》1963年11月12日第5版
- 2、竺可桢《人民日报》1964年3月17日第5版
- 3、曾健刚1975《自然辩证法》杂志第4期95—102页
- 4、于沪宁1975《自然辩证法》杂志第4期103—107页
- 5、广东农科院粮作所等1975《广东农业科学》第5期1—9页
- 6、广东农科院粮作所1976《广东农业科学》第3期18—26页
- 7、高州县科技局1976《广东农业科学》第1期28—32页
- 8、潘瑞炽1976《广东师院学报》(自然科学版)第1期45—55页
- 9、薛德榕1976《广东农林学院》(院刊)第11期、12期、13期
- 10、薛德榕1977《广东农业科学》第3期27—28页
- 11、古谷雅树等1975《植物生理学讲座》第一卷,光合作用(薛德榕译)科学出版社139—156页
- 12、玖村敦彦等1973《作物の光合成と物质生产》户茆义次主编29—46页(薛德榕译,已交科学出版社出版)
- 13、武田友四郎1973《同上》277—391页
- 14、秋田重诚等1973《同上》103—118页
- 15、津野幸人1973《同上》280—287页
- 16、林健一1973《同上》302—311页
- 17、堀江正树1972《同上》318—328页
- 18、林健一1972《日本农业技术研究所报告》D—27:1—67页
- 19、村田吉男等1965《日本作物学会纪事》34卷148—153页
- 20、村田吉男1965日本《农业技术》20卷415—456页
- 21、武田友四郎1961日本《农业与园艺》36卷191—796页
- 22、角田重三郎1968日本《农业与园艺》43卷1510—1514, 1660—1664, 1799—1803页
- 23、角田重三郎1974《日本应用植物学者访华团学术报告》(讲稿)北京,广州
- 24、田中孝幸等1971《日本作物学会纪事》40卷164—198, 356—363页
- 25、松崎昭夫等1970《同上》39卷319—324, 330—336页
- 26、松岛省三1973《稻作の改善と技术》17—83页
- 27、Yoshida S(吉田昌一)1972《Rice Breeding》455—465
- 28、Murata et al(村田吉男等)1975《Crop Physiology》Evans主编73—93页
- 29、Loomis et al 1963《Crop Science》3卷第1期67—72页
- 30、藤茂宏1973《光合成》266—277页