

作物育种学



3
农业出版社

作物高光效育种

刘振业编著

农业出版社

作物高光效育种

刘振业编著

农业出版社出版 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32开本 3.375印张 70千字
1979年3月第1版 1979年3月北京第1次印刷
印数 1—28,000册

统一书号 16144·1861 定价 0.30元

前 言

作物高光效育种是在原有育种的基础上，根据植物生理、生化指标，通过提高作物的光合作用效率，特别是净光合率，来选育高产的作物品种。目前一般采用的途径或方法主要有两种：一是改造植株的形态结构，提高作物品种对光能的利用率，即高光效株型育种；二是选育二氧化碳补偿点低、光呼吸低、净光合率高的高光效品种。前者是形态结构上的高光效，后者是生理功能上的高光效，两者密切结合、相辅相成、不能分割。其特点是在常规育种的基础上，又增加了一个高光合性状的选择鉴定指标。

高光效育种是近十多年发展起来的一种新的育种方法。我国自1972年逐步开展了这一方面的研究。目前高光效育种还没有形成象常规育种那样一套完整的技术体系。这本小册子综合了国内外一些有关资料，结合一些初步的实际工作，对作物高光效育种的原理和方法作简要的介绍，供有关作物育种人员参考。因水平所限，不当之处，恳请读者批评指正。

编著者

一九七八年十月

目 录

一、高光效育种的意义	1
(一) 阳光和产量	1
(二) 光能利用率和增产潜力	3
(三) 培育高光效品种是进一步提高产量的 重要途径	7
二、高光效育种的途径和方法	12
(一) 高光效株型育种	12
1. 叶的性状	12
2. 分蘖	32
3. 茎秆和株型结构	34
4. 茎叶功能期	40
5. 理想株型	43
(二) 选育二氧化碳补偿点低和低光呼吸的 高光效品种	46
1. 二氧化碳浓度和作物产量	46
2. 选育原理	50
(1) 高光呼吸作物	51
(2) 低光呼吸作物	53
(3) 景天酸代谢 (CAM) 途径作物	54
(4) 三碳作物和四碳作物的差异比较	55

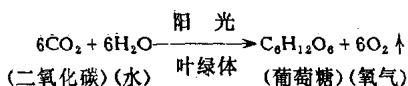
(5) 作物品种间和个体间光合能力的差异是筛选的依据	67
(6) 光效的遗传	70
3. 选育方法	74
(1) 直接筛选法	75
(2) 杂交筛选法	93
4. 高光效育种的其他鉴定指标	99
(1) 单叶净光合率和单位叶面积总氮量	99
(2) 光合生产率与比叶重	99
(3) 光合效率与气孔密度	100
结束语	102

一、高光效育种的意义

作物育种主要是通过改变原有作物的形态、结构和功能来培育高产、稳产、优质和低消耗的品种。过去的育种工作主要是根据作物外部形态和生育习性进行选育。除此之外，现在还要根据植物生理生化指标进行选育。作物育种已从形态育种阶段走上了生理育种阶段。即是说，除了过去一般常规育种所要求的各项选择指标外，近年来根据高产生理的研究，还要求根据光合产物的形成、消耗、积累和分配等生理过程，以及和这些过程有关的各种性状与生理指标来进行选择。新的高产品种要求具有能够经济有效地利用太阳光能的理想株型，具有机能与结构上更强大的光合器官，以及更高的光合作用强度和更低的呼吸消耗等。作物高光效育种正是生理育种阶段的产物。

（一）阳光和产量

万物生长靠太阳。作物产量的形成主要依靠来自太阳辐射中的光能。作物的生长实质上就是把太阳光能进行转化的过程。植物的光合作用是地球上唯一利用太阳光能从水和二氧化碳中释放氧气，合成有机物质贮存能量的过程：



植物利用太阳光能直接或间接地为人类提供粮食、燃料、纤维、饲料等具有特定性质的高分子物质。在植物的干物质中，90—95%是有机物，这些物质是在光合作用中利用光能合成的。

作物的产量是作物与环境条件密切联系中所进行的各种生命活动的结果。高产作物的特点是具有机能和结构上强大的光合器官，在良好的环境条件下能有效地同化二氧化碳，输导初级光合产物，在以后的代谢反应中有效地利用它们。从植物生理学的研究看，作物的产量主要由下述五方面的因素相互作用所决定。即：

$$\begin{aligned}
 \text{经济产量} &= (\text{光合面积} \times \text{光合能力} \times \text{光合时间} - \text{消耗}) \\
 &\quad \times \text{经济系数}
 \end{aligned}$$

光合面积、光合能力和光合时间的乘积反应了作物光合产物的总量，减去消耗总量（主要是呼吸消耗），剩下的便是作物所能累积的总干物重，即生物产量。作物的经济产量在生物产量中的比重是经济系数。所以，作物的经济产量就是：

$$\text{经济产量} = \text{生物产量} \times \text{经济系数}$$

高光效育种要求光合面积较大，光合能力较强，光合时间较长，光合产物消耗少，累积多，而分配给子粒的比例最大的品种，通过提高光效来大幅度提高产量。

在作物的生物产量中（包括根、茎、叶、种子等），只有5—10%的物质来自根部吸收的营养物质，而90—95%

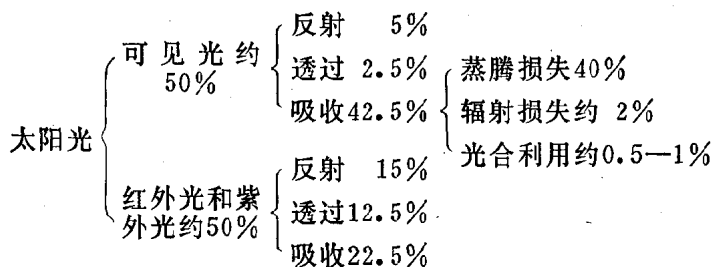
的物质来自作物光合作用的产物。可见单靠施肥来增加作物的产量有很大限制，而通过提高作物对光能的利用率来增加产量，则潜力巨大。

（二）光能利用率和增产潜力

光能利用率是指太阳光中的能量被植物的光合作用转化成化学能而贮存于光合产物中的百分率。一般以单位地面上植物光合作用累积的有机物所含能量与照射在同一地面上日光能量的比率表示。阳光照射到叶面上，光子被叶绿素分子吸收，通过一系列反应，水分子被分解，放出氧气，而其中的氢与从空气中吸收的二氧化碳合成碳水化合物。这样光能就变成了化学能而贮藏在植物体内。这些碳水化合物在植物体内经过复杂的变化，又可合成淀粉、脂肪、蛋白质等有机化合物。

太阳的辐射能总量极大，地球上得到的约为其中的六十亿分之一，每年相当于 5×10^{20} 千卡能量，相当于发电量 5.8×10^{17} 千瓦小时。在太阳辐射能中，植物光合作用能利用的是波长 380—710 毫微米的可见光，其量约为太阳总辐射量的 44 % 左右，这一吸收部分称为“生理辐射”。其余是波长 710 毫微米以上的红外光和波长 380 毫微米以下的紫外光，对光合作用无效。光能利用率通常指光合有效辐射能而言（可见光部分）。据计算，照射到植物叶面上的光合有效辐射能的 85 % 左右为叶片吸收，但能用于光合作用制造有机物质的只有 1—2 % 左右，其余的能量因蒸腾损失、辐射损失、

以及由于透过叶片落到地表（其中约有1/10又从地表反射出来被植物所吸收）或被叶片反射而散失。



从目前一般作物的产量水平来看，作物的光能利用率很低，通常只能利用单位面积上全年辐射能的1—2%，甚至不到1%。亩产千斤的稻麦品种，光能利用率仅为1—2%左右。但据理论上的计算，植物的光能利用率可高达25—35%。植物光合作用所能利用的光能，在整个地球上平均不超过0.1%，这些能量每年可以在陆地上和海洋中产生1,500亿吨以上的有机物质，其中约6%直接或间接地作为人类的食物。可见植物光合作用的潜力很大。根据植物光能利用的理论推算，其产量可以超过现有作物产量水平的几倍、十几倍或更多。

以贵阳地区为例，其一季中稻和小麦的理论产量推算如下：

水稻生长季节中，每亩太阳能辐射量约为 3.34×10^8 千卡；小麦生长季节中，每亩太阳能辐射量约为 2.67×10^8 千卡（数字来源详见后文）。

用于光合作用的可见光按50%计算，则投射到稻麦植

株群体叶层上的太阳光能为:

$$\text{水稻 } 3.34 \times 10^8 \text{ 千卡} \times 0.5 = 1.67 \times 10^8 \text{ 千卡}$$

$$\text{小麦 } 2.67 \times 10^8 \text{ 千卡} \times 0.5 = 1.34 \times 10^8 \text{ 千卡}$$

群体叶层表面反射和非同化器官吸收的无效光能约 20%，漏光率和光饱和的损失约 10%，两者按 30% 计算，则:

$$\text{水稻 } 1.67 \times 10^8 \text{ 千卡} \times 0.7 = 11.69 \times 10^7 \text{ 千卡}$$

$$\text{小麦 } 1.34 \times 10^8 \text{ 千卡} \times 0.7 = 9.38 \times 10^7 \text{ 千卡}$$

群体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为:

$$\text{水稻 } 11.69 \times 10^7 \text{ 千卡} \times 0.2 = 2.34 \times 10^7 \text{ 千卡}$$

$$\text{小麦 } 9.38 \times 10^7 \text{ 千卡} \times 0.2 = 1.88 \times 10^7 \text{ 千卡}$$

光合产物中消耗于呼吸作用的按 30% 计算，则:

$$\text{水稻 } 2.34 \times 10^7 \text{ 千卡} \times 0.7 = 1.64 \times 10^7 \text{ 千卡}$$

$$\text{小麦 } 1.88 \times 10^7 \text{ 千卡} \times 0.7 = 1.32 \times 10^7 \text{ 千卡}$$

按形成 1 克干物质需要 4.25 千卡计算，形成 1 斤碳水化合物需要 2.13×10^3 千卡，则:

$$\begin{aligned} \text{水稻的理论生物产量} &= \frac{1.64 \times 10^7 \text{ 千卡}}{2.13 \times 10^3 \text{ 千卡}} \\ &= 7,700 \text{ 斤/亩} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{小麦的理论生物产量} &= \frac{1.32 \times 10^7 \text{ 千卡}}{2.13 \times 10^3 \text{ 千卡}} \\ &= 6,197 \text{ 斤/亩} \end{aligned}$$

水稻的经济系数按 0.5 计算，小麦的经济系数按 0.35 计算。则水稻的经济产量（稻谷产量）约为 3,850 斤/亩；

小麦的经济产量（子粒产量）约为 2,169 斤/亩。而这时水稻和小麦的光能利用率都在 4.9 % 左右。

关于光能利用率的计算，一般以作物全生育期的总辐射能作为标准，似乎还不够合理。因为作物生长的初期阶段（封行以前），对田面的覆盖率很低，有大量的辐射能因漏射而损失，加上作物生育前期的光合产物主要用以形成营养体部分，只有小部分贮存于茎秆之内供后期穗粒形成之用。而形成子粒的营养物质主要由抽穗开花后的光合产物所供给，这段时间约为 30—40 天。所以，有人主张用经济器官形成期的辐射量来计算光能利用率和作物的最高产量。李明启（1977）根据这一方法计算出水稻的最大光能利用率为 8.3 %，早稻产量为 3,275 斤/亩。这一计算方法虽较为合理，但因计算所用的数据多数是在影响植物光能利用效率各项因子所引起的损失为最小的情况下获得的，所以还不能说完全符合作物产量的客观实际。据日本村田（1975）、角田（1966）等的理论推算，水稻的理论产量为 2,546—3,840 斤/亩，并认为随着作物遗传育种和栽培技术等的发展，甚至有可能提高到 5,600—12,000 斤/亩以上。

光能利用率和理论产量潜力对高光效育种具有很大的指导意义，在进行高光效育种工作中，应当对这两方面的问题有所了解。但目前作物的光能利用率很低，其原因主要是：

第一 漏光的损失 由于单位面积上苗数不足，或肥水等条件较差，致使叶面积指数过小，漏光严重；或因土地休闲，以及未能充分合理地利用，使大量光能未被利用。在一般稀植缺肥的稻麦田中，平均漏光率高达 50 % 以上，这是造

成光能利用率低和低产的重要原因。

第二，光饱和的浪费 光合作用随光照强度的增加而增强，当达到一定光照强度时，光合作用便不再增强，这种现象称为光饱和现象，而这时的光照强度称为光饱和点。已知四碳 (C_4) 作物的光饱和点比三碳 (C_3) 作物高。稻、麦等作物的光饱和点为 30,000—50,000 勒克斯，约为全日照 (100,000 勒克斯) 的 $1/3$ — $1/2$ 。

第三，自然条件的限制 温度过高或过低，水分过多或过少，某些矿质元素的缺乏， CO_2 供应不足，以及病虫害等，限制了光能的利用。

对光能利用率低的主要原因有了了解，便可在高光效育种工作中，通过选择具有理想株型结构的品种，尽量减少漏光的损失，经济而有效地利用光能；通过同室筛选或通过杂交使基因重组等手段，将低光效型的作物改造成高光效型的作物，以提高光能利用率。

在现有作物产量的基础上，假如能提高光能利用率 0.5—1%，产量便可成倍增长。因此，在不断改善农业生产条件的同时，选育高光效的品种，是进一步大幅度增产的重要途径。

(三) 培育高光效品种是进一步提高产量的重要途径

太阳光能中真正起到转化为植物物质作用的能量，据理论推算，水稻、小麦等 C_3 作物为光能的 5—6%，玉米、高粱等 C_4 作物为光能的 8% 左右。但实际上， C_4 作物只能转化接受

光能的 2 % 左右, C_3 作物仅为 1 % 左右。

太阳光能利用的潜力极大。以光照比较充足的北京地区为例, 全年太阳辐射能收入约为 134.9 千卡/厘米², 相当于每亩 8.9 亿千卡。据北京市农业科学院的研究, 亩产 800—1,000 斤的小麦, 光能利用率为 1.17—1.89 % 左右。以阴雨多而光照较弱的贵阳地区为例, 全年太阳辐射能收入约为 90.93 千卡/厘米², 相当于每亩 6.06 亿千卡左右, 仅及北京地区太阳总辐射量的 2/3 左右 (表 1)。一季中稻的全生育

表 1 贵阳地区平均太阳能辐射量统计
(1961—1971年)

月 份	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	年平均
平均辐射能(千卡/厘米 ²)	4.15	4.49	7.04	9.00	9.65	8.99	11.45	10.95	9.11	6.07	5.58	4.45	90.93

注: 根据贵州省气象局各年资料统计, 缺 1966、1967 年资料。

期约为 150 天, 生长季节中 (按 4 月 20 日到 9 月 20 日计), 太阳辐射能平均约为 50.12 千卡/厘米², 相当于每亩 3.34 亿千卡左右。小麦的全生育期约为 190 天, 生长季节中 (按 10 月 20 日到下年 5 月 10 日计) 太阳辐射能平均约为 39.97 千卡/厘米², 相当于每亩 2.67 亿千卡左右。按形成 1 克干物质需要 4.25 千卡的太阳能计算, 则贵阳地区不同亩产条件下, 水稻和小麦的光能利用率如表 2 所示。

表 2 资料中小麦的经济系数按 0.35 计算, 水稻的经济系数按 0.50 计算。贵阳地区亩产 500 斤的小麦, 生物产量

表2 贵阳地区水稻和小麦的产量与光能利用率

光能利用率 (%) 亩产 (斤)	水 稻		小 麦	
	生物产量	经济产量	生物产量	经济产量
400	0.51	0.25	0.85	0.32
500	0.64	0.32	1.13	0.40
600	0.76	0.38	1.37	0.48
700	0.89	0.44	1.59	0.56
800	1.02	0.51	1.81	0.64
900	1.15	0.57	2.04	0.72
1000	1.27	0.64	2.27	0.80
1100	1.40	0.70	2.50	0.88
1200	1.53	0.77	2.73	0.96
1300	1.65	0.84	2.96	1.04
1400	1.77	0.89	3.19	1.12
1500	1.90	0.95	3.41	1.19
2000	2.54	1.27	4.55	1.59

的光能利用率约为 1.13 %，亩产 1,000 斤的水稻，生物产量的光能利用率约为 1.27 %。若光能利用率分别提高到 2.26 % 和 2.54 %，则小麦亩产可达千斤，水稻亩产可达双千斤。根据潘瑞炽(1976)的研究，广州地区亩产 500—1,000 斤的早、中、晚稻，光能利用率也仅为 1—2 % 左右(表3)。

表3 广州地区早、中、晚稻的光能利用率 (%)

早、中、晚稻	全生育期阳光照射 量(卡/亩)	光能利用率 (%)		
		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

如能通过高光效育种和各项有效的栽培技术措施，将光能利用率提高到5%左右，则小麦的经济产量可达2,000斤/亩，水稻的经济产量可达4,000斤/亩。这一设想并非毫无根据，而是有可能达到的。因为在目前的农业生产条件下，小麦于生长盛期最高光能利用率也可以达到5.09%左右。据测定，按日产量计算，玉米的光能利用率可达4.6—9.8%，甜菜可达9.5%左右。

因此，提高作物光能利用率引起了国内外育种工作者的极大重视。可是，怎样才能有效地提高作物的光能利用率？首先要从分析作物产量形成的五个方面的因素入手。光合面积、光合能力、光合时间，这是影响光能利用率和形成产量的基本方面，必须设法加以提高；呼吸消耗对光能利用率和作物产量是一个负值，必须尽量加以限制或减少；经济系数是光合产物的分配比例问题，应通过育种和栽培措施适当加以调整。基于这一分析，目前提高光能利用率的措施主要有：

1. 培育具有高光合能力、低呼吸消耗，光合机能保持时间长，叶面积适当，株型、长相理想的品种，以便更经济而有效地利用光能，提高产量。

2. 利用植物生长调节剂和采用育种方法适当延长或控制作物的成熟期，以利光合产物的转运和累积，提高产量和品质。

3. 改革耕作制度和加强栽培管理，提高复种指数，更加充分而经济地利用单位面积上的光能。

4. 控制光呼吸，减少光合产物的消耗，如采用光呼吸抑

制剂，增加 CO_2 的浓度，培育低光呼吸的品种等。

在这些措施中，进行改革耕作制度和科学的栽培管理等，可以显著提高作物对光能的利用。同时，通过遗传学和育种学的方法，选育具有高光效的品种，可以大幅度提高作物产量，为作物育种开辟了一条新的途径。