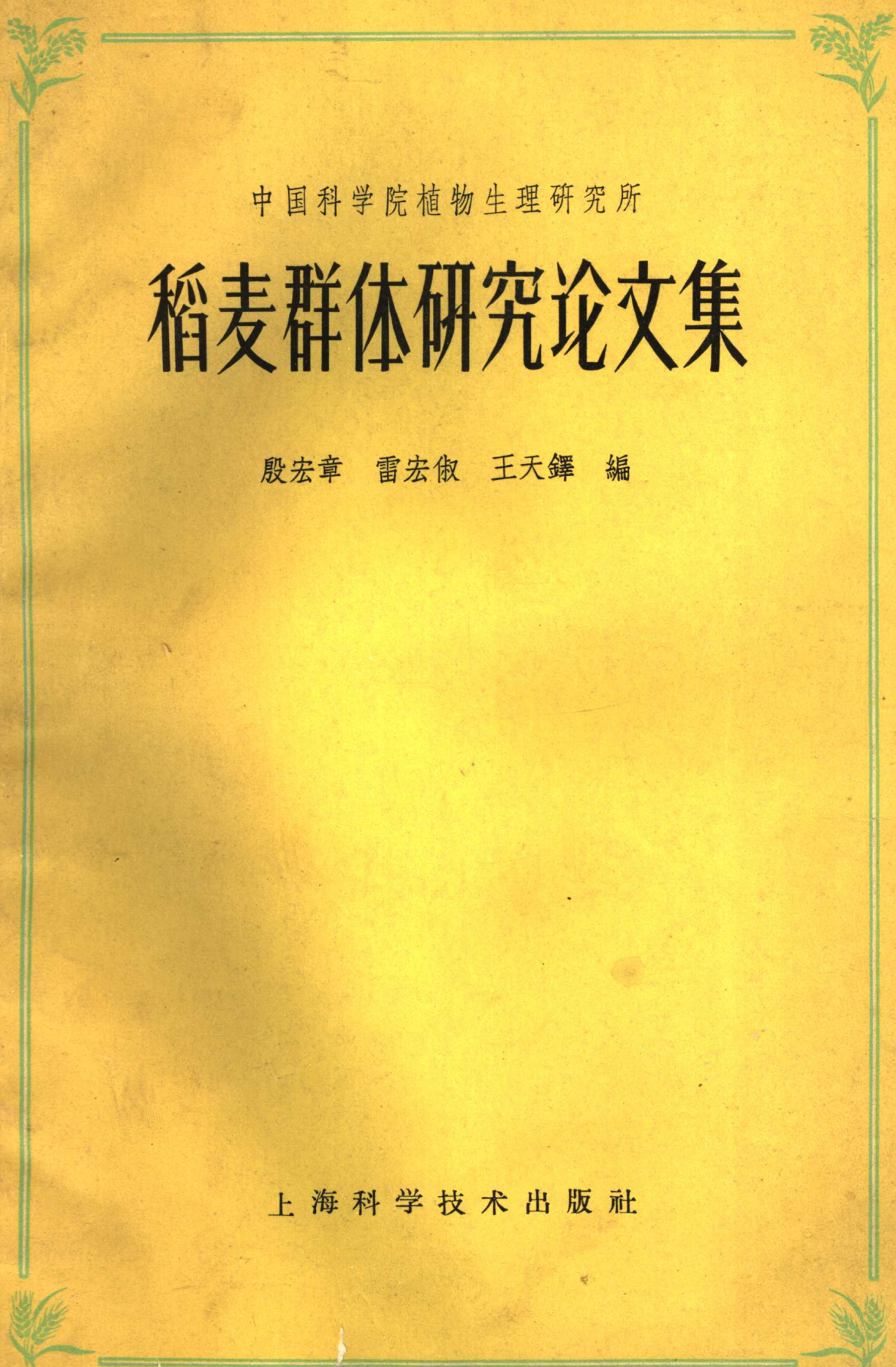




中国科学院植物生理研究所

稻麦群体研究论文集

殷宏章 雷宏倬 王天鐸 編

上海科学技术出版社

中国科学院植物生理研究所

稻麦群体研究论文集

殷宏章 雷宏倬 王天鐸 編

上海科学技术出版社

内 容 提 要

本论文集收集了中国科学院植物生理研究所殷宏章等有关稻麦群体研究的论文十余篇。文中根据试验资料着重分析了不同密、肥条件下群体光能利用与干物质积累、蘖数消长规律、穗器官形成规律等问题,提出了一些理论,并且用一些数学公式来概括群体、个体和环境条件之间的关系。作者们根据这些资料与理论,对稻麦生产上采取措施时应遵循的原则,表示了他们的意见。

本书可供植物生理学、农业科学工作者、大学生物系及农业院校师生参考。

中国科学院植物生理研究所
稻麦群体研究论文集
殷宏章 雷宏叔 王天鐸 編

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路 450 号)
上海市书刊出版业营业许可证出 093 号

大众文化印刷厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 787×1092 1/18 印张 13 排版字数 322,000
1961 年 12 月第 1 版 1964 年 9 月第 3 次印刷
印数 5,001—7,000

统一书号 16119·453 定价(科六)1.50 元

序

在党的“百花齐放，百家爭鳴”方針的指引下，近来关于农作物群体概念的問題，在农学、生物学以及哲学界中引起了广泛的注意和兴趣。許多同志从不同学科的角度发表了很多意見，开展了热烈的爭論，对于推动科学研究，活跃学术思想是十分有益的。为了促使这方面的討論更深入地展开，本所殷宏章等同志把他們两年来运用群体概念，环繞总结稻、麦丰产經驗所进行的部分研究工作的报告和論文汇编出版，目的是对有关同志提供参考资料；同时，希望这一部份資料能起到“拋磚引玉”的作用，引起更热烈的学术爭鳴和进一步的試驗研究，使这本文集中所提出的一些看法和論点，經過实践考驗，經過不同角度的分析，可以不断得到修正和补充。我們相信，在大家的共同努力下，将能逐渐建立起完善的群体概念和学說，提高科学理論水平，更好地为生产实践服务。

中国科学院植物生理研究所

1961年7月31日

目 录

序.....	中国科学院植物生理研究所
导言.....	編 者 (1)

I. 研究論文

1. 稻田結構的初步分析	殷宏章 (4)
2. 小麦田的群体結構与光能利用	
.....殷宏章、王天鐸、沈允鋼、邱国雄、李有則、沈玗琳、楊善元 (17)	
3. 水稻田的群体結構与光能利用	
.....殷宏章、王天鐸、李有則、邱国雄、楊善元、沈玗琳 (33)	
4. 水稻群体的光强分布与光合作用的計算模型	王天鐸 (51)
5. 密植田中水稻小麦蘖数消长規律的分析.....	王天鐸、雷宏倬 (65)
6. 密肥条件对稻田群体蘖数变化的影响.....	雷宏倬、王天鐸 (80)
7. 論不同密植条件下稻麦主莖与分蘖的性状差异及蘖間 整齐度問題	雷宏倬 (93)
8. 不同密肥条件对水稻群体干物质积累及經濟产量的影响...	王天鐸、雷宏倬 (101)
9. 不同密植条件下小麦群体的发展規律.....	余叔文、周嘉槐 (112)
10. 从不同大小植株器官間的相对关系看密度对作物产量的 經濟系数的影响	王天鐸 (129)
11. 小麦密植后穗形变小原因的初步分析.....	李淑俊、夏鎮漢 (145)
12. 不同时期密肥条件对水稻器官生长发育的影响	唐錫华 (155)
13. 单季晚稻密植规划問題.....	雷宏倬、王天鐸 (183)

II. 綜合論述

1. 关于农业生产中的群体概念	殷宏章 (191)
2. 从植物群体发展規律看水稻小麦的密植問題	王天鐸 (196)
3. 再談农业生产中的群体概念	殷宏章 (204)
4. 学习《矛盾論》研究农作物群体生长发育过程的辯証法	直 森 (213)
5. 从学科观点談农作物群体概念	殷宏章 (221)

导 言

这本论文集收集了中国科学院植物生理研究所两年多来所写的论文的一部分，这些论文从总结稻麦丰产经验的要求出发，中心思想是把大田作物当作一个整体，分析它的生长发育规律，研究农业措施及自然条件对它的影响，以及如何合理运用农业措施、充分利用自然条件，达到单位面积上最高最经济的产量。

“群体概念”对农民来说并不是新的，大田作业一向是以整块田为对象，要求整个群体丰收，而不是孤立地考虑植物个体，追求单株的高产。但是在过去，无论在国内或国外，植物生理研究工作从群体着眼的还很少。解放初期，国内植物生理学工作者虽然努力联系农业生产，但总感到研究工作和生产实际对不上口径，抓不到大问题。1958年农业生产大跃进，植物生理研究所的工作人员和其他科学工作者一样，纷纷下乡去学习和总结农民的经验与创造。经过参加实际生产活动，在思想观点及工作方法上都起了不少的变化，认识到研究农业生产上的问题，必须看到大田作物的整体性。于是群体概念就确立和发展起来了。群体虽然是由个体植物所组成，但其性能并不是构成它的个体的简单相加，而存在着自身的规律。两年来我们边做边学，找到了一些途径，通过这些途径获得了一些研究资料和结果。

这本论文集的目的就是把我們已有的主要的结果和看法向大家汇报，希望得到批评与指正。更希望引起各方面更普遍地开展研究工作，使群体概念得到补充与修正，逐步建立起植物生理、生态和栽培学的一些理论。

这里收集的文章有几篇是曾经发表过的，大多数则是没有发表的。因为是陆续分散写的，各篇都有它一定的独立性，可以分开来看，专题讨论；也可以贯穿起来，相互参证。也是由于这个缘故，各篇之间联系性不是很强，有些重复的地方，也有些薄弱和缺欠的环节，这是在现阶段难以避免的。为了补救这个缺点，我们收进了一些综述性的文章，发表一些概括的意见和看法。这样，对于对这个问题的比较生疏的读者也许会有所帮助。

第一部分研究论文大体上是按照问题的性质归类，同一类的问题则基本上是按照完成的先后编排，以便于看出工作过程的演变。

头4篇主要是讨论群体结构与光能利用的问题。其中第1篇原是1959年春在植物生理研究所和北京植物生理研究室所召集的水稻生理工作经验交流会上的报告，后来又进行了修改。那时大家刚接触到农业问题，摸索入手研究的方法，对于群体性能与发展规律还一无所知，只是尝试换一个观点，做些假设和推想，简单地举出一个轮廓以供参考。后来一系列的工作使我们的认识有所提高，对于各因素的估价和处理方法，都有些修改，甚至很不相同。第4篇代表这方面认识的进一步发展，它比第1篇较深入地分析了群体中光的分布、计算出理想中极端类型的模型。第2、3两篇是由第1篇提出的观点出发、

同时吸取了日本人的若干工作方法,进行实际观测的结果。文中分析了水稻小麦田的叶面积与光分布的数量关系,并从而计算了群体的光能利用与干物质累积的效率。大家都熟悉某些农业增产措施主要是通过增加叶面积来起作用,而增加叶面积只是在一定限度内有增产作用的事实,但这些事实过去尚缺乏理论依据。第2、3篇文章初步阐明了这个问题,并且也指出一个群体有一定的调节作用。不同密植程度的田,最后的总叶面积是比较接近的。自然,更进一步应该分析农业措施如何影响叶面积的发展与调节。在第8篇中就具体地分析了人工改变密度或肥力水平对于水稻叶面积、干物质累积及产量的关系;第9篇分析了不同密度的小麦田的情况。

稻麦的产量是每亩田上的总穗数、每穗粒数及每粒重量的乘积,一切措施都是争取这个乘积的最高数值。密植影响穗数,在一定程度上也影响粒数与粒重。但是密植程度与穗数的关系也并不是简单地种一万得一万,种两万得两万。因为稻麦有分蘖的习性,而分蘖的发生与死亡造成各期密度的一系列的变化。本集中第5、6两篇及第9篇的一部分,就是分析这个消长的规律,它的动态过程,密植程度和肥力水平的关系等,并从而指出不同密植田总穗数趋向于接近的事实是群体自动调节的一个重要环节。也是人工控制密度与穗数的基础。论文中除报导了我们自己的若干试验结果外,并且收集和统计了相当大量的密植资料。与这个问题有密切联系的是依靠主茎抑依靠分蘖的问题。第7篇专对此做了分析,从群体概念来看主茎与分蘖的比例不同与总产量及整齐度的关系。在这些工作中,我们采用了较多的统计学和数学方法,曾承好几位数学家鼓励和协助,是我们非常感谢的。

在一定多的穗数基础上争取粒多粒重,是增产的重要关键。密度加大、穗数增多到一定程度后每穗粒数少、空瘪粒率加多是一个常见的现象,是群体与个体之间的矛盾的表现。第10篇论文汇集了许多资料加以统计,分析了不同密度下个体的大小与经济系数的关系,并从而提出决定合理密度的一个原则。第11及12两篇报导了我们自己在水稻和小麦方面的试验结果,分析了不同时期密度、肥料对产量的整个形成过程的影响。如穗分化的延续时期及速度的变化,碳、氮化合物的累积与分化及灌浆的关系等。从而指出保证群体与个体充分发展的条件,为生产中争取穗大粒饱应采取的措施提供依据。

以上各篇除报导两年来我们对于稻麦群体发展规律,环境和措施的影响的研究结果外,同时也指出了控制的途径以及安排运用的原则。第13篇更根据上海地区单季晚稻的资料,按密植程度、土壤肥力水平和有效穗数三者的关系,设计了列线图,初步为生产试制了一个运筹模型,供当地参考试用。

第二部分综合论述,是从不同观点讨论群体问题。第1篇泛论了群体概念的产生与意义,介绍了群体的性能与发展规律,并提出应进行的工作。第2、3两篇则是针对生产实际中的一些问题,如密植、主茎与分蘖、穗数、粒数与粒重等,从群体概念来加以分析,讨论合理密植的理论基础。第四篇是从辩证法、矛盾论的角度,讨论群体的各种矛盾及它们的发展与转化。最后一篇是企图从学科观点出发,讨论群体概念在生物科学中的意义与范畴,群体与个体、调节与适应、规律与机制等等的相互关系。

从这本文集中大致可以看出我们的工作现在所涉及的范围和它的不足之处。具体地

說：这里报导的工作，在作物方面都是圍繞水稻和小麦，而且品种类型也不多。在农业措施的效应方面主要分析了密和肥，其他的就还没有系統地去做，特别是灌水烤田对群体的作用极需研究。在自然环境因素的影响方面，对于光作得比較多，气較少，温、湿則还没有正面接触到，土壤考虑得更少。而且农业是有地区性的，要作到比較完整全面不是一个工作組或一个所的能力所能及的。只有充分地交流、討論、协作，才能逐漸地完整、周密起来。

自从1958年开始总结农业丰产經驗以来，累积了大量的水、肥、土、密的資料，但这些資料大部分还停留在过程和措施的描述，很需要有些綫索和概念，把它們貫穿起来，才能把經驗系統化、理論化、数量化，从而提高理論。我們觉得，来自生产实践的群体概念是一个比較好的綫索，它供給我們科学研究一个入口。当然，群体概念目前还是很不完全的，需要在今后的实践中考驗，才能逐步得到补充、修正、提高或导致新的理論。

最后还应当指出，群体研究絕不能包括全部农业生产問題，亦不能代替植物生理学。強調群体研究，不应忽視或貶低个体生理的研究。群体研究与个体研究應該互相启发、互相补充，而不是互相代替或排斥。从本集的論文中可以看到，进一步分析群体規律和控制群体发展，就必须了解个体之間的相互关系，个体对环境的反应，个体中各器官的联系与影响，它們之間的物质轉移、分配与累积。近年来我們在这方面也做了不少工作，正在整理分析，将陸續发表。当然，更深入一步，从个体水平和器官水平进到細胞水平，以至分子水平，与生物化学生物物理衔接起来，應該是下一步的工作方向了。

編 者

1961年7月31日于上海

I. 研究論文

稻田結構的初步分析*

殷宏章

一、引言

1958年农业大跃进,全国各地都出现了前所未有的高额丰产。这是党的领导、农民同志的多年经验及创造发明所获得的成果。丰产的结果已经肯定,但是理论的分析,还没有跟上。因此总结农业丰产经验成为科学工作者最主要任务之一。

从植物生理角度来看,过去的一些理论知识,显然不足。由于长期脱离实践,忽视产量,而且经常以个体植物或植物部份来进行研究,距离田间生产甚远,所获的结果及理论,仅限于局部了解,对生产实际不能发生作用。所以为了总结农业丰产,必需另外换几个新角度来分析问题,在植物生理中开辟新途径,寻求规律指导实践。

农业生产的目的在于大面积的丰收,而不一定是单株植物的生长茂盛;是一个群体的最有利的发展,不是个体的孤立的培养。“水稻王”虽然可以表现单株植物的潜在生产力,但在大田生产中意义并不甚大。这种看法也并不是忽视个体。群体是由个体组成的,改变群体势必通过个体,个体亦必须深入研究。只是着重指出:群体更为重要,研究个体应考虑群体,改变个体应从服从群体的观点出发,以期构成更丰产的大田。

所谓“群体生理”并不完全等于植物的生态学,过去生态学对象均是天然的植物群落,研究它们在自然条件下的组成、转变与代替,区域较大,种类复杂,与田间迥然不同。近来虽有人提出所谓农业生态学,亦仅限于气候环境、作物分布、区化等问题,并未对各种农田加以分析。故“群体生理”必须另起炉灶,新下一个定义,简单说来应是将一块田视为一个有机体,分析它的形态结构、发生、发育与外界环境如光、气、水、土、肥等的关系,其内部各组成部分的相互联系,及培育与演化等等。

显然这样的分析和研究,对于农田的经营管理是有直接的作用的,尤其是在密植情况下,深耕、多肥、灌溉等措施中,群体关系显然与自然界及过去稀植的情况不大相同,而个体植物亦因此有所改变,多年的群植使它在形态上、生理上均与野生的不同。

科学研究,进一步的问题当为农业工厂化。为工厂化建立基础,一方面应研究控制外界环境,一方面研究作物本身,特别是一个群体的结构培育,使能充分利用单位面积上的光、气、水、肥而达到稳定而高额的产量。

* 1959年2月在中国科学院水稻生理工作经验交流会上的报告,1961年7月修改定稿。

当然“群体生理”研究，只能作为研究的方向之一，不能认为是植物生理发展的唯一途径。亦不能作为总结农业丰产，订出指导措施的唯一基础。而且在这一方面，过去还缺乏资料。基本问题必须发掘，试验必须设计。现在只是一种大胆的尝试，从理论上初步加以分析，搭一个架子，可能其中错误极多，甚至完全不对，但望引起大家注意，抛砖引玉而已。

二、稻田的结构

为了简单化，初步以水稻田作为一个例子出发，因为水稻为我国最重要的作物之一，栽种范围极广，生产经验最多。尽管地区品种不同，措施不一，也均有获得丰产的事例，从稻田结构及生理上的分析，可能把这些经验贯穿起来，找出一些规律。而且这种规律还可以推广到其他相似的粮食作物。

结构与功能是分不开的，研究群体的生理活动，势必先了解它的构成。现在仅在稻田结构方面做一个初步的试验性的分析。

首先认定一个群体的范围，包括水稻在空气中达到的高度，下面到根在土壤中达到的深度，上下约有1.5~2.5米左右，四周到田边为止，这个整体，作为一个有机体。

这个整体可以粗分为三个部分或层次。

(一)光合层(或叶穗层)是最上部一层，包括所有的绿色叶子，穗及茎的一部分，在密植情况下，上面接受阳光全部，下面则几乎完全黑暗(<1000米烛光)，致不足以超过补偿点进行同化作用。这层一般在0.3~0.5米之间。这一层可以认为是一片大叶子，内中有很多绿色单位(叶)及许多空气隙。这层的主要功用是吸收日光能和 CO_2 进行同化作用，蒸发水分等。

(二)支架层(茎层)，在光合层之下，为一个个的支柱，一方面支持光合层，一方面上下(叶、根)运输传导。这层在密植下几乎完全无光，与外界的关系主要是通过空气。

(三)吸收层(根层)，包括水稻的根，周围的土壤、水、肥料、空隙、土壤生物等等。主要功用在于吸收水分和营养物质，并进行一些代谢与合成作用。

当然这种分法是极粗糙的，仅能供初步分析之用。

必须指出，分层是为了分析方便，并非完全隔离，各层之间有有机的联系，不论在植物的体内及体外都有物质转运与相互影响，不能孤立来看，而且分层的方式是人为的，为了不同的目的可以有不同的分层方法。

更应着重指出，一个群体，也是在发生发育，各个时期各层的结构和关系也就不同。譬如，早期光合层接近地面，与吸收层直接相联，支架层并不存在，它是通过生长，光合层逐渐上升而发展起来的。在各个时期群体的构造不同对环境的反应也不同，我们对它的要求也就不同。

譬如在一个时期合宜的植株密度，在另外一个时期很可能不合宜，苗期合宜的叶面积在成后期也未必一样。而且显然，前期的结构和生长对于后期有决定性的影响，获得后期形成产量的最好结构，就必须有前期的基础。

也是为了简单起见，我们先只分析后期，也就是抽穗以后至成熟阶段。所以选择这个

时期,是因为这个时期直接决定产量。这个时期的光合作用很重要、群体与光、温、气、肥、水的关系也很重要。

影响光合层重要的因子是光强、空气的温度、湿度与流速。支架层则主要受空气的影响。吸收层则与土壤、空气、水及肥料有密切关系,所以现在针对各个主要因素对三层结构的影响试作分析。

三、光合层的结构与光的分布

可以设想光合层为一层空间,中间悬浮着很多叶片,类似水层中的小球藻。或可以设想为一层溶液,中有叶绿素,不过介质不是水,而是空气。这样一个模型,当然太简单了一些,与实际情况相差很多,但也可以从它看出一些基本的规律。

一个溶液吸收光能,一部分反射回来,一部分透过,故实际分布为:

$$I = A + R + T \quad (1)$$

其中 I 为落在溶液面上的光强度, R 为反射光强, T 为透过光强, A 为吸收光强。按 Beer-Lambert 定律:

$$A = I(1 - 10^{-\alpha cd}) \quad (2)$$

其中 α 为吸光物质(色素)的吸收系数, c 为这些物质的浓度, d 为溶液的厚度。(1)、(2)两式合为:

$$I \cdot 10^{-\alpha cd} = R + T$$

$$\log \frac{I}{R+T} = \alpha cd \quad (3)$$

即入射光与反射及透过光比例的对数与色素的浓度及溶液的厚度成正比。

当然这个公式,只能用在真正而稀薄的溶液,才能准确。如果是一个悬浮体,象小球藻,则误差很大,因色素不均匀而集中在细胞中,而细胞又有反光及散光的作用,如果用到一层叶子上则更是勉强。

试想从水稻田取一单位面积为 A 的样区,光合层厚度为 d ,则此样区的体积为 Ad ,在此中叶片层数为 L ,叶片中单位面积的叶绿素含量为 m ,则此样品体积中叶绿素浓度

$$c = \frac{LAm}{Ad}, \text{ 即 } cd = mL \quad (4)$$

代入公式(3)成为:

$$\log \frac{I}{R+T} = \alpha mL \quad (5)$$

今设此光合层之反光透光率为入射光的5%,即 $R+T = \frac{5}{100} I$, 则 $\log \frac{I}{\frac{5I}{100}} = \log 20$

$= 1.3$, α 无试验数据,暂用叶绿素在乙醚溶液中的消光系数,即蓝光(420~460毫微米)为150毫克/平方厘米,红光(660毫微米)为100毫克/平方厘米^[1]。 m 的数据按一般水稻干重约为2毫克/平方厘米,中含叶绿素0.2%,则为 $2 \times 2 \times 10^{-3} = 4 \times 10^{-3}$ 毫克/平方厘米,以上数值代入公式(5),则:

$$\text{藍光 } 1.3 = 150 \times 4 \times 10^{-3} L, L = 2.17$$

$$\text{紅光 } 1.3 = 100 \times 4 \times 10^{-3} L, L = 3.25$$

即光可透过 2~3 层叶片, 亦即光合层至多只有 2~3 层叶片, 叶面系数为 2~3。此种計算, 包括公式的过分簡化, α 的假定借用, 当然不准确, 而且光合层中吸光物质并不只是叶綠素, 考虑其他物质吸光, 則 L 应更小。

按过去多人的測定, 一般叶子接收可見光約反射 10%, 透过 10%^[1]。設叶片所反射及透过光均可为其他叶所利用, 在强日光时 (10 万米烛光) 第一叶可得到 10 万米烛光, 第二叶可得 2 万米烛光, 第三叶 4000 米烛光, 第四叶 800 米烛光。亦可見光合层至多不超过三层叶片, 因为即在最强光中, 到第四层叶亦已在补偿点以下, 不能有效地进行光合作用。何况一般阳光强度均不到此数。但是另一方面, 因叶片并非平鋪向下, 遮蔭較小, 层中总叶面积即可多些。文献中很多的測定表明, 一般作物的叶面系数至多为 4~5。水稻田情况, 应当測定, 并分析其与密植的关系。

由于各波长吸收强度不同, 故各层叶片所获得的光的光譜成分亦不同, 第一叶以下紅藍光已极少, 下层大約都是綠光, 再下則全部黑暗。必須指出, 綠光虽然吸收极少, 但吸收之后的光合作用效率并不低, 据 Warburg (1922) 測定, 在 40% 左右, 較紅光为低, 但比藍光的效率較高。在光合层中各部分的光譜分布情况, 是值得研究的。

四、光合层的表面——旗叶的角度与光能利用

一般植物群体, 凡是叶子平鋪的, 大約只有一层叶片, 即叶面系数为 1 或稍大。而多层叶片的群体如水稻、小麦, 叶面积超过地面积几倍的, 其叶片必为斜立, 与垂直綫成一銳角。这个角度 (尤其是最上一层叶片, 如水稻旗叶的角度), 对于光能利用很为重要, 茲分述如下。

为简单起見, 設想阳光均是从天空平行向下。散射光来自天空半个球面, 虽然一日之中各方向可以不同, 大致可視為平行向下, 其强度約为直射光的 $1/5 \sim 1/10$ 。直射光則每日由东到西, 各时方向不同, 但其一日中的总結果, 应可視為由上向下。分开来分析, 再积分全日总光照及强度, 頗为复杂, 不在此詳述。今暫看一下总光强向下的情况, 亦可看出旗叶斜立成一銳角, 可有下列几种效果。

(一) 每单位受光面积上, 可以容納更多的叶面积 可以想到, 一块单位面积 S 上, 如叶面平鋪, 則其面积亦只等于是 S ; 而如叶片斜立与垂直成为 α 角, 則 S 面积上可得的叶面积 (A) 为:

$$A = \frac{S}{\sin \alpha} \quad (6)$$

α 愈小 (即叶愈近垂直), 則 $\sin \alpha$ 愈小, S 愈比 A 大, 如叶完全垂直, $\alpha = 0$, 則 A 可无限大, 即叶面积无限多。反之叶愈平, α 愈大, $\sin \alpha$ 愈大, A/S 愈小, 叶完全平鋪, $\alpha = 90^\circ$, $\sin \alpha = 1$, $A = S$, 即叶面积等于所占地面积, 只有一层叶, 叶面系数为 1。

(二) 旗叶角度与遮蔭 从公式 (6) 反过来亦可看出同样叶面积 A , 如系平鋪, 則向下遮蔭面积为 S , 与本身面积相等; 如斜立成 α 角, 則阴影仅为:

$$S = A \sin \alpha \quad (7)$$

叶角 α 愈小,遮蔭愈少,能有更多的間隙漏过光綫,使下层能容許更多叶片。平鋪叶只能一层,斜立叶叶层多、叶面系数大,亦即此故。

(三)旗叶角度与反光透光方向 上面已經談过,一般的叶子对可見光透过約10%,反射約10%。一片平鋪的叶面,透过的光固然全到下层,但反射的光,則全部向上,逸出田面以外,不能再被利用。反之一个斜立的叶子則不然,透过的光亦是斜向下方;而反射的光,則也是大部分向橫向下,可供其他并列的或下层的叶子利用。当然在早晨或晚上太阳接近水平綫时,直射的光可以有一部分被叶面反射向上,但是这种時間少,而且光强度低,反射的光作用不大。初步測定結果,一块水稻田田面向上反射,約为入射光的5%。而一片平鋪叶子反射10~15%,可見叶斜立可使光能更充分地被群体利用。

附带提出,水稻叶面粗糙不平,且少腊质,与一些树叶之反光如鏡者不同,水稻叶反射均为散射,均匀而面广,如此更有利于其他叶片之利用。

(四)叶片角度与接受光强度 如上所述,一样的地面积上,斜立的叶片比平鋪的叶片能有較大的叶面接受光綫,但与此同时,单位叶面积所接受的光强度亦必較弱。换言之,即一样的光能分布到更大的叶面积上。这种情形对光合作用來說,有一定好处。我們知道,光合作用速度在一定范围内,随着光强而增加,但增加的程度逐渐减小,到一定光强度时,达到飽和状态,光强再增加,速度不再上升。試驗指出水稻叶片的光飽和点,約为4万~5万米烛光。夏天无云时日光强度常不止此,即在上海地区亦有时达到10万米烛光,内地高原地区可能更高。此种超过叶片所能利用的光强度,不能增加同化物的累积,造成浪費或甚至有害。斜立的叶子通过上述原因,可以使自己单位叶面积上接受的光較少,較多的光綫漏过,增加接受面积,更可以通过反射透射,将光强分散,使更多叶面利用光能进行同化,即使每叶光合作用不能达到最高速度,但其总結果將比較少叶面积接受的光强超过飽和,光能部分浪費,更为經濟,利用阳光更为充分。

順便提及,水稻叶片較薄,上下表面及內部組織比較相似,与一般上綠下白的厚叶不同,任何一面受光,其光合效率相同,这或許也与其适应斜立,两面可能受光有些关系。

叶片角度的重要性,农民早已認識,且常以此作为生长良好与否及应否加水肥措施的指标,部分亦即此故。

(五)其他关于光能利用的因素 除叶的角度外,它們的方向,亦与光能吸收的面积和强度有关,水稻生长在夏季,在一般地区,太阳約从正东到正西,影响不大。但在极北地区,或冬季作物,阳光頗偏时,其东西叶面与南北叶面的排列,或不无关系。再如其他作物如玉蜀黍,叶片方向較为整齐对称,其对光能利用亦值得分析,但此处或者与空气流动的关系比与光强吸收的关系更为重要。

穗及穗柄亦在光合层上面,其光合能力,据实际測定与一片旗叶差不多,对供应籽粒同化物质也起重要作用。其面积則因穎壳分散,总值或比旗叶稍高。因这些器官是垂直生长的,故按上述原因,亦能充分利用光能,早晚光綫弱时,直射受光的面积大,中午光强时直射受光的面积很小,且对反射散射,亦有良好的作用,透光則約等于零。一些稻麦品种,在抽穗后,穗莖远高出旗叶,故光合层的上表面均为一层穗。

光合层中第二及第三层叶片受直射光較少,均系漏过,透过,或反射、散射而来,較为

均匀。除本身吸收以外，所透过反射的光较少，亦很难逸出层外，故其方向及角度对光能利用关系不大，但对空气流通的影响，则较重要。

五、光合层中的空气

光合层的主要功能为光能吸收及气体交换，上面已谈过结构与光的关系，现在试看一下它与空气的关系。

(一)植物体与气体的比例 光合层中一部分为植物的叶、茎和穗，其余则为空气，可以视为一个“悬浮液”。兹先估计其“浓度”。以一亩地来计算，整个空间的体积应为 6.67×10^6 平方厘米 $\times h$ (光合层厚度)。其中植物体的体积应为：

$$atnN + \pi r^2 hN + gvN \quad (8)$$

其中 N 为每亩上的总穗数， n 为每穗上的绿叶数， a 为每叶平均面积 (平方厘米)， t 为叶平均厚度 (厘米)， r 为茎秆的半径 (厘米)， h 为光合层的厚度，即茎上部及穗的长度 (厘米)， g 为每穗上的粒数， v 为每粒的体积 (立方厘米)。故植物体在光合层中所占的比例是：

$$\frac{N(atn + \pi r^2 h + gv)}{6.67 \times 10^6 \times h} \quad (9)$$

设想： $N = 5 \times 10^5$ ， $n = 3$ ， $a = 30$ ， $t = 0.05$ ， $r = 0.15$ ， $h = 50$ ， $g = 50$ ， $v = 0.03$ ，则植物体在光合层中所占的比例为：

$$\begin{aligned} & \frac{5 \times 10^5 (30 \times 0.05 \times 3 + 3.14 \times 0.15 \times 0.15 \times 50 + 50 \times 0.03)}{6.67 \times 10^6 \times 50} \\ &= \frac{5 \times 10^5 (4.5 + 3.5 + 1.5)}{6.67 \times 10^6 \times 50} = \frac{9.5}{667} = 1.4\% \end{aligned}$$

可见即在密植情况下，光合层内植物体所占体积仍很少。

设植物体的比重为 1，空气的比重 (20°C ，含水汽) 为 0.0012，则重量之比等于

$$\frac{9.5 \times 1}{667 \times 0.0012} = \frac{9.5}{0.8} = 1200\%$$

(二)植物叶的空气包层 如植物叶均匀地“悬浮”在空气中，各叶间隔有一层空气，亦即每叶表面包有一层空气，则从上述结果可进一步估算，此层的厚度为若干，此厚度对于叶子的气体供应与交换有关。此数值可以由光合层中空气的总体积，及其中植物体的总面积求得，前一项为 $6.67 \times 10^6 \times 50$ 立方厘米 (植物所占体积微小，略而不计)，后一项则：总叶面积 (两面) $= 2anN$ ，总茎面积 $= 2\pi rhN$ ，总穗面积 $= gsN$ 。其中 s 为每粒面积，即颖壳面积，暂估计为 0.6 平方厘米，仍用以上数字：

$$\begin{aligned} \text{包层厚度} &= \frac{6.67 \times 10^6 \times 50}{5 \times 10^5 (2 \times 30 \times 3 + 2 \times 3.14 \times 0.15 \times 50 + 0.6 \times 50)} \\ &= \frac{667}{180 + 47 + 30} = \frac{667}{257} = 2.6 \text{ 厘米} \end{aligned}$$

即每一叶平均周围包有 2.6 厘米厚的一层空气。

试验指出，水稻叶的光合作用速度在日光下约为 0.02 克 CO_2 /米²叶面积/分。 CO_2 的密度约为 1.92 克/立升，空气含 CO_2 为 3×10^{-4} 立升/立升。则每平方米叶片每分钟的光

合作用需要空气量为：

$$\frac{0.02}{1.92 \times 3 \times 10^{-4}} = 0.035 \text{ 立方米}$$

即需 0.035 米 = 3.5 厘米厚的一层空气中的 CO_2 。

以上計算每叶的空气包层只有 2.6 厘米厚，即两面同时吸收，亦不过 5.2 厘米厚，仅够光合作用一分多钟之用。因此为了光合作用进行， CO_2 必需从外面大量的扩散或流动进到光合层中，每几分钟必須更新一次。

(三) 光合层中 CO_2 的供应 光合层需要大量 CO_2 ，必需从外界进入，上层叶片或較易获得，中层叶片必須靠扩散作用，則恐不足。設中层叶片面积，每亩为 2 亩，即 1333 平方米，每平方米叶面需要 $0.2/1.92 \times 1000 = 10$ 立方厘米 CO_2 /分，則共要 13330 立方厘米 CO_2 /分。光合层面积(扩散切面 A)为 6.67×10^6 平方厘米，达到中层叶片的深度(扩散途徑长度 h)为 20 厘米。空气中 CO_2 濃度(c_1)为 3×10^{-4} 立方厘米/立方厘米，叶面濃度(c_2)为 0， CO_2 扩散系数(D)为 0.14 平方厘米/秒，則每分钟可扩散进入此层：

$$Q = \frac{DA(c_1 - c_2)}{h} = \frac{0.14 \times 60 \times 6.67 \times 10^6 \times 3 \times 10^{-4}}{20} = 840 \text{ 立方厘米} \quad (10)$$

仅为需要量的 $\frac{840}{13330} = 6\%$ ，即上下两面同时可以扩散进来的量 = 1680 立方厘米/分 (12%)。

当然田上空气絕非靜止，田面有风可以增强扩散，据气象估計，风速可以增加水面的蒸发量約为 $\frac{17}{100} u_2$ (u_2 为水面上 2 米高度的风速，以哩/小时計)，則每小时 6 哩(即每秒 3 米)的风速，扩散可增一倍，則中层叶片可得 24% 需要量。中层叶見光較少，光合作用較低，也許可以满足。

· 实际初步观察表明，田中的 CO_2 濃度变化很小，即一般情况下，其濃度亦并不比外面空气的含量低，可見一般有风扩散，尚可維持田中 CO_2 濃度，增加流速，大約亦不会有显著效用。

当然这并不是說空气中的 CO_2 已足供光合作用之需，很多研究指出，如能人工增加植物周圍的 CO_2 濃度，在一般日光下，光合作用可以显著提高^[2]，問題在于在田中如何补充和保持較高 CO_2 濃度，不使散失。似乎空气和高产問題，不在增加风速而在增加 CO_2 濃度。在高肥的土壤中，前人曾測得^[3]，每日每平方米可以发出 7~18 立升的 CO_2 ，亦即約 10,000 立方厘米/平方米/日 = 7 立方厘米/平方米/分。与上述大量叶面积需要 10 立方厘米/平方米/分，尚較相近，我国农民大量施用有机肥，土壤 CO_2 产生可能更多。

(四) 蒸騰作用 光合层的另外一个問題是蒸騰作用，一般大田的蒸騰作用，測定較多，但密植高产情况下数据尚缺。

总的來說，田地上的水分蒸发，总比水面来得少些，原因很多。如：1. 吸收的紅外線(热能)較少；2. 可見光能用到光合作用；3. 只有气孔蒸发，而气孔有时关闭，气孔内外阻力亦大。

前人^[4]曾作过理論分析，算出田間的蒸发約为水面积的 76%，大量实际測定的結果，亦系如此。

从流体力学来推算一个表面的蒸发量：

$$E = (e_s - e_a) f(u) \cdot \varphi(R) \quad (11)$$

e_s 为表面的水蒸汽压； e_a 为外界的水蒸汽压； u 为风速； R 是一个函数，与表面的大小有一定的关系，一般可视为叶面积的 4 倍， R 越大，水蒸汽有效高度也大，蒸发阻力也大。面积大时 $E = 0.376(e_s - e_a)u \cdot 0.76$ 。

光合层的蒸腾量主要是在它的上表面，下面水汽浓，分压高，流速低，蒸发量少，可以不计，中间亦无甚关系，因湿度较大，尤其在密植情况下，叶面相距仅几厘米，而参差曲折，流通不易，正如算 CO_2 时所得（公式 10），虽然水的扩散系数较大（0.24），但速度仍远不足用，故层中空气应接近饱和。蒸腾被扩散所限，数量极低。正如一池水的蒸发与水的深度无关，一片湿滤纸的蒸发并不因下面加几层滤纸而增加一样。故蒸腾应相差不多。

即使考虑密植情况下，上层的叶面较大，可能蒸发面较大。实际此层叶片并不一定比稀植的大，而且可能比较直立，受光强度低；叶子相近，自由扩散空间小，饱和度大；均不导致蒸发作用的增加。另一方面，Miller (1938) 曾经指出，小麦叶片在湿度大时，气孔数目减少，故总起来，密植并不会大量增加田面的蒸腾量。过去曾有试验^[4] 表明：三块栽植管理不同的田，产量可以相差几倍，而总的蒸腾量则相近似，故密植管理得宜，很可提高产量，而并不增加用水量。

每产 1 克同化物，最少需要用多少克水，一向为农业上所关心的问题。Penman^[4] 曾从 CO_2 及水蒸汽的移动力学规律，计算出一个理论的最低蒸腾系数：

$$\frac{E}{A} = K \frac{D_{\text{H}_2\text{O}}}{D_{\text{CO}_2}} \cdot \frac{\Delta l}{(P_2 - P_1)P} \cdot \frac{0.8}{0.7} \quad (12)$$

其中 E 为蒸腾量， A 为同化量， $D_{\text{H}_2\text{O}}$ 及 D_{CO_2} 为水及 CO_2 的比重， Δl 为湿度梯度， $P_2 - P_1$ 为 CO_2 浓度差， P 为大气压，结果曾得 $E/A = 2.5$ ，即制成 1 克干物质，蒸腾 2.5 克水。实际大田测定，此数均在 200~1000 之间，相差甚多，高度的密植能否使此数降低，如何提高产量减少蒸腾，实为重要问题。如能提高产量 10 倍，而蒸发量不加，则有接近理论数据的可能。

六、支架层的空气关系

支架层已不见阳光，只有茎秆及枯叶，主要是通气问题。包括由呼吸及土壤而产生的 CO_2 的输出、蒸发水气的输出及 O_2 的输入，三者均可一并看待，流动方向主要在行株间的通风。上下转移，比较困难，因光合层多叶，如前所述，扩散不易。但因气温不同，亦可有对流产生，另一途径是在植物体内，水稻秆中空气运转，可能颇大，但缺乏实验资料。

（一）体积关系 仍以光合层同样计算，此层内植物体积为：

$$\pi r^2 h_s N + atnN \quad (13)$$

前一项为茎秆，后一项为枯叶， h_s 为支架层高度， r 为茎半径， a 为叶面积， t 为叶厚， n 为每茎叶数， N 为每亩茎数。则本层总体积为：

$$6.67 \times 10^6 h_s$$

植物体积为：

$$N(\pi r^2 h_s + atn)$$

仍以前例計算 $r=0.4$, $h_s=40$, $a=20$, $t=0.15$, $n=2$, $N=5 \times 10^5$, 則总层体积为 267×10^6 立方厘米, 植物体积为 13×10^6 立方厘米, 約占总体积的 5%。

(二) 扩散作用 以呼吸所产 CO_2 为例, 設: R 为每秒钟单位面积 (平方厘米) 莖秆所产生 CO_2 量 (立方厘米), 則总 CO_2 产生率为 $2\pi r h_s N R$, 按 Ficks 定律, 扩散速度見公式 (10)。

如 CO_2 完全静止无风, CO_2 只能向田面扩散, 当支架层呼吸产生的 CO_2 速率与扩散出田的速率达到平衡时,

$$2\pi r h_s N R = \frac{DA}{h} (c_1 - c_2) \quad (14)$$

則可計算該时田內与田外的 CO_2 濃度差异:

$$c_1 - c_2 = \frac{2\pi r h_s N R h}{DA}$$

設莖秆呼吸約为光合作用 1/10, 即 $R=1$ 立方厘米/平方米/分 (見前), 等于 1.7×10^{-6} 立方厘米/平方厘米/秒, $h=40$ 厘米, $A=1$ 亩 $=667 \times 10^6$ 平方厘米, 其余如前, 則:

$$\begin{aligned} c_1 - c_2 &= \frac{2 \times 3.14 \times 0.4 \times 40 \times 5 \times 10^5 \times 1.7 \times 10^{-6} \times 40}{0.14 \times 6.67 \times 10^6} \\ &= \frac{3416}{933800} = 0.0037 \text{ 立方厘米/立方厘米} \end{aligned}$$

即田內 CO_2 濃度比田面外高 0.0037 立方厘米/立方厘米, 按田外空气中 CO_2 含量为 0.0003 立方厘米/立方厘米, 則田內高出 12 倍。但田中任何時間, 并无此差异, 显然不是只靠田面扩散。

現設想田中纵横通风, 株間及行間形成两个垂直孔道或气管系統, 設 x 为行距, y 为株距, X 为田的长度, Y 为田寬度, 則:

縱的方面孔道数目 $= \frac{X}{x}$; 孔道长 $= Y$; 孔道切面面积 $= x h_s$; 橫的方向孔道数目 $= \frac{Y}{y}$; 孔道长 $= X$; 孔道切面面积 $= y h_s$, 故公式 (10) 中右項的 $\frac{A}{h}$ 应为:

$$\frac{x h_s}{Y} \cdot \frac{X}{x} + \frac{y h_s}{X} \cdot \frac{Y}{y} = h_s \left(\frac{X}{Y} + \frac{Y}{X} \right) = \frac{h_s}{XY} (X^2 + Y^2)$$

公式 (10) 成为:

$$Q = (c_1 - c_2) D h_s \frac{X^2 + Y^2}{XY} \quad (15)$$

故扩散只是与田的长、寬及株高有关, 而与行距株距无关。

設田长田寬的比例为 k , $X = kY$, 則:

$$Q = (c_1 - c_2) h_s \frac{k^2 Y^2 + Y^2}{k Y^2} = (c_1 - c_2) h_s \frac{1 + k^2}{k} \quad (16)$$

可見 k 愈大, 即田长比田寬的比例愈大, 对扩散愈有利, 方形 ($k=1$) 最差。同样田块, 植株愈高, 扩散愈好。

当然以上都是假設静止无风, 只靠扩散, 实际这种情况是极少的。

(三) 空气流动 田間空气很少完全静止, 一方面外界风速可以使田中气体纵横流动,