

DOI: 10.13376/j.cbls/20240158

文章编号: 1004-0374(2024)10-1305-06



常硕其, 博士, 湖南杂交水稻研究中心 / 杂交水稻全国重点实验室研究员。主要从事杂交水稻高产光合机理及育种研究, 在水稻株型改良、群体光合速率优化及水稻光合产物转运等领域具有较好的研究基础。

## 水稻产量提高与光合作用之间的关系

常硕其<sup>1,2\*</sup>, 粟琳<sup>1,2</sup>, 欧阳翔<sup>1</sup>

(1 杂交水稻全国重点实验室, 长沙 410125; 2 湖南大学隆平分院, 长沙 410125)

**摘要:** 作物产量的 90%~95% 来自于光合产物。在水稻产量三次飞跃的历程中, 水稻单叶、群体是如何通过株型改良和杂种优势相结合提高群体光合效率, 实现超高产育种目标? 本文阐述水稻三次产量飞跃与光合作用的关系、光合作用改善在水稻高产育种上的运用、优化群体光合作用的技术及趋势, 以及在水稻高产育种中光合作用的新关注点及挑战。

**关键词:** 水稻; 产量; 光合作用

**中图分类号:** Q945.11 **文献标志码:** A

## The relationship between the enhancement of rice grain yield and photosynthesis

CHANG Shuo-Qi<sup>1,2\*</sup>, SU Lin<sup>1,2</sup>, OUYANG Xiang<sup>1</sup>

(1 State Key Laboratory of Hybrid Rice, Hunan Hybrid Rice Research Center, Changsha 410125, China;  
2 Hunan University, Longping Branch, Changsha 410125, China)

**Abstract:** The majority of agricultural output, around 90%-95%, is derived from the products of photosynthesis. How did the combination of plant type improvement and hybrid dominance in rice single leaves and populations enhance photosynthetic efficiency and contribute to achieving the objective of high-yield breeding during the three leaps in rice yield? This paper reviews the correlation between three significant advancements in rice yield and photosynthesis. It also discusses the utilization of photosynthesis enhancement in the development of high-yield rice, the techniques and current developments in optimizing collective photosynthesis, and the emerging issues and obstacles related to photosynthesis in high-yield rice breeding.

**Key words:** rice; yield; photosynthesis

收稿日期: 2024-02-16; 修回日期: 2024-03-11

基金项目: 国家自然科学基金项目(31871704); 湖南省揭榜挂帅项目(2022NK1010); 长沙市自然科学基金项目(kq2402171); 杂交水稻全国重点实验室自主研究项目(2022MS11)

\*通信作者: E-mail: changshuoqi@126.com

水稻是中国的主粮作物, 从高秆到矮秆、从三系法杂交稻到两系法杂交稻、从普通水稻到超级稻, 中国水稻产量实现三次飞跃, 为确保国家粮食安全作出卓越贡献。作物产量来自光合产物, 在水稻产量提升过程中, 水稻单叶、群体光合效率发生了哪些变化不明确, 单叶、群体光合效率改良与株型结构改变以及叶、穗、鞘等光合能力之间的相互关系有待深入研究。本文针对在持续提高水稻产量的过程中, 如何更科学地解析育种家所关注的株型、光合作用及光合产物转运分配等问题, 从以下四个方面进行阐述, 力求为水稻超高产育种提供与光合作用相关的理论和技术支撑。

## 1 水稻三次产量飞跃与光合作用的关系

水稻产量经历了三次飞跃, 第一次是 20 世纪 50 年代末和 60 年代初。1956 年, 以我国广东省潮阳县两株水稻自然变异株为材料, 育成中国第一个大面积推广的矮秆、耐肥、抗倒伏、早熟、高产的旱籼稻良种“矮脚南特”, 而后黄耀祥于 1959 年育成广场矮品种, 随即大面积推广, 从此南方稻区基本上实现籼稻矮秆化, 每亩产量由 200~250 kg 提高到 300~350 kg<sup>[1-2]</sup>。1966 年国际水稻研究所育成“IR8”, 作为国际上第一次绿色革命的开端。以水稻的高秆变矮秆为主要标志, 解决了 19 个发展中国家的粮食自给问题<sup>[1-2]</sup>。

从第一次绿色革命可知, 除了有效提高收获指数外, 降低株高、提高水稻的抗倒伏能力和耐肥能力也是提高水稻产量的重要手段。后者与植物的光合作用息息相关: 矮化后的水稻株型结构稳定, 灌浆期不出现倒伏现象, 有利于维持冠层相对稳定的通风透光能力, 能有效提高群体光合作用。其次, 矮化的植株有效提高了耐肥能力。

水稻第二次产量提升源于 1973 年三系杂交水稻技术成功及大面积推广。与常规稻相比, 杂交水稻具有根系发达、分蘖能力强、抗病虫耐逆能力强、穗粒数多等特点, 产量较常规稻提高 15%~25%<sup>[3]</sup>。杂交水稻叶面积指数增加, 叶片光合功能期延长, 在长江中下游中稻、晚稻生育期较长的地区, 杂交水稻叶片功能期长的优势得到更加充分的发挥。在高秆改矮秆的基础上, 杂交水稻耐肥能力、抗倒伏能力进一步增强, 能充分发挥氮素对水稻植株生长发育的作用, 实现产量进一步提升。

杂交水稻产量提升的另一个因素是氮素高效利用。在水稻分蘖期、幼穗分化期、抽穗扬花期, 各

器官中叶片氮素含量最高, 达到 2% 以上, 增施氮素肥料能有效提高水稻冠层, 尤其是冠层顶 1 叶叶片氮素含量。植物中超过半数(最高到 75%) 的叶片氮会分配到叶绿体中参与光合作用, 通常有 71%~77% 的叶片氮存在于蛋白质中, 叶片中 30% 蛋白质以 Rubisco 形式存在<sup>[4]</sup>。因此, 通过施肥增加水稻叶片氮素含量, 是提高净光合速率的有效方法。高秆改矮秆, 杂种优势得到有效利用后, 水稻抗倒伏能力增加, 通过科学氮素运筹提高水稻叶片氮素含量, 从而提高叶片、群体光合效率, 为水稻的高产提供物质保障。

水稻第三次产量提升则是中国农业部 1996 年立项实施中国超级稻计划, 确定我国超级稻育种的一、二、三期目标<sup>[5]</sup>。以株型改良和杂种优势相结合的超级杂交稻育种计划的实施, 使超级杂交稻于 2000 年实现大面积亩产突破 700 kg, 其代表性的品种为两优培九; Y 两优 1 号于 2004 年实现大面积亩产 800 kg 的第二期超级稻育种目标; 第三期超级稻大面积亩产 900 kg 于 2011 年实现, 代表性的品种为 Y 两优 2 号; 在 2014 年 Y 两优 900 实现第四期超级稻亩产 1000 kg 的目标, 而后超优千号等新杂交水稻品种产量潜力继续提升。纵观超级稻第一、二、三、四期攻关代表性品种的光合特性, 第一期超级稻典型品种两优培九的父本(9311)、母本(培矮 64S) 都具有较高的净光合速率, 两优培九的净光合速率表现出中亲优势, 但具有更大的叶面积指数。在此基础上, 通过引入高光效热带粳稻 Lemont 血缘, 对两优培九的母本培矮 64S 进行高光效和耐逆能力改进, 成功培育出 Y58S。再以 Y58S 为母本与 9311 配组育成的第二期超级稻代表品种 Y 两优 1 号, 其叶片具有更高的净光合速率<sup>[6]</sup>。第三期超级稻代表品种 Y 两优 2 号则是以 Y58S 为母本, 选用在 9311 基础上进行“流”改良的远恢 2 号为父本配组而成, 与 Y 两优 1 号相比, Y 两优 2 号光合叶面积增加, 尤其是耐低温能力强、穗粒数增加、株高及植株重心高度较低、植株的弯曲力矩较小、基部茎秆弯曲应力与叶鞘单位长度相协调、抗倒伏能力进一步增强, 是灌浆期株型结构稳定、群体光合速率持续平稳的保障, 后期植株落色好、茎鞘积累的光合产物运出充分<sup>[7-8]</sup>。第四期超级稻代表性品种 Y 两优 900 仍以 Y58S 为母本, 在 9311 的基础上引入更多的粳稻血缘, 缩短基部节间长度, 增加粗度, 极大地提升植株抗倒伏能力。在光合器官方面, Y 两优 900 叶片宽度、厚度都优于对照汕优

63, 净光合速率也显著提高<sup>[9]</sup>, 尤其是其具有更长的穗下节间长度, 有利于穗部进行光合作用, 同时也有利于光线穿越进入冠层内部, 使得 Y 两优 900 具有明显的穗光合优势, 而穗光合强弱与结实率呈密切正相关, 这正是 Y 两优 900 突破“大穗、高结实率”瓶颈的主要原因<sup>[10]</sup>; 加上合理株高和节间长度配置, 实现了“高产、高抗倒伏”“大穗、高结实率”的育种目标。Nature 杂志文章评价 Y 两优 900 是 40 年来精细杂交育种的巅峰之作, 具备超高产水稻应有的所有特征<sup>[11]</sup>。

## 2 光合作用在水稻高产育种上的运用

群体光合作用备受育种家关注, 作物光合作用领域经过多年的研究和发展取得了可喜的成就: 水稻、玉米的株型改良其实质是增加叶面积指数、提高群体光合速率, 实现产量的提升; 光呼吸支路改良则是以降低光合产物消耗为目的; 高光效种质资源筛选是为了提高作物叶片光合速率, 从而提高群体光合能力, 实现高产。

### 2.1 提高作物光合速率, 优化群体结构, 增加群体光合速率, 成为提高作物产量策略的共识

为了提高作物产量, 科学家们采用不同方法、不同途径, 试图提高作物光合速率。South 等<sup>[12]</sup>通过改造光呼吸使作物产量增加了 25%, 将作物田间的光能利用效率提高 17%。中国科学家通过创建新的光呼吸支路并成功将其导入到水稻叶绿体中, 形成了光合 CO<sub>2</sub> 浓缩机制, 显著提高了水稻的光合效率和产量<sup>[13]</sup>。通过改良作物由强光到弱光照条件下叶片的光保护机制, 可提高作物在波动光照下的 CO<sub>2</sub> 固定能力, 干物质生产增加 15%<sup>[14]</sup>。作物在光强波动条件下的光诱导, 会损失近 20% 光合潜力, 水稻叶片在波动光照条件下气体交换能力存在品种间差异, 并且这种差异与叶片的羧化酶能力有关, 与气孔关系不大, 即水稻叶片在波动光照条件下光合速率与光照强度和羧化酶活力紧密相关<sup>[15]</sup>。

日本科学家的研究表明, 在一定光照强度下, 叶片背腹面光照强度接近一致时, 能充分发挥叶片背腹光合潜力, 提高整叶光合速率<sup>[16]</sup>; 然而, 对于该处理为什么能提高整叶的光合潜力以及什么样的背腹叶结构更有利于发挥水稻整叶光合潜力等问题并未进行深入的探讨。有研究表明水稻 *Osdreba5-1* 基因过表达导致水稻植株叶倾角增大, 进一步影响叶片背腹面蜡质层的结构<sup>[17]</sup>, 而水稻叶片腹面蜡质层先于背面形成, 且蜡质层覆盖度更高<sup>[18]</sup>。对叶片

背、腹面气孔研究表明, 水稻叶片背面有更多气孔分布<sup>[9]</sup>, 且背面气孔增加是植物进化的结果。通过优化叶片背、腹面受光姿态, 提高背面光合效率从而实现整张叶片光合能力提升, 提高群体光能利用效率。

为了改良株型结构、提高水稻产量, 黄耀祥提出半矮秆丛生快长超高产株型模式; 杨守仁提出理想株形和巨型稻; 周开达提出重穗型水稻等模式。袁隆平于 1997 年提出超高产杂交水稻理想株型, 最主要的特点是上部 3 片功能叶要长、直、窄、凹、厚, 修长而直挺的叶片不仅叶面积较大而且可两面受光和互不遮蔽, 窄而略凹的叶片所占的空间面积小, 但整叶的面积并不因窄而减小, 较厚的叶片光合效率高且不易早衰<sup>[5]</sup>。具有这种形态结构的水稻品种才能有最大的有效叶面积指数和群体光合效率, 为超高产提供充足的光合产物源。培矮 64/E32 和两优培九品种选育的实例证明了该育种思路的正确性, 形成株型改良与杂种优势相结合的超高产育种技术路线。

### 2.2 作物光合作用研究的新方法、新设备以及定量、精准的研究技术不断涌现

水稻单叶光合作用研究、群体光合作用研究手段的推进, 以及稳定性同位素 <sup>13</sup>C 技术的广泛利用, 均极大丰富了水稻光合作用理论: 在研究对象上, 已经由单叶局部的光合作用研究向整叶研究发展, 由整叶光合作用研究逐渐向群体光合作用研究推进; 在光合产物分配上, 从测量各器官光合产物总量的研究, 向利用 <sup>13</sup>C 技术精准追踪光合产物分配转运发展; 在研究方法上, 从简单的传统气体交换测定, 向着气体交换测定技术与叶绿素荧光技术相结合, 同步测定变动环境下的气体交换和光合电子传递深入, 以及向着能同步测量叶绿素荧光、P700 (光合系统 I 反应中心)、PC (质体蓝素) 和 Fd (铁氧还原蛋白) 的信号光合荧光测量技术推进<sup>[20-21]</sup>。新技术、新设备、新方法极大丰富了光合作用研究。

### 2.3 自主研发的新技术、新方法推动作物光合作用和产量关系解析不断向前

Márquez 等<sup>[22]</sup>通过对最新的光合作用仪进行改装联用, 研发出一种用于准确估算气体交换参数的新方法, 计算得到叶片边界层导度, 完善并发展了原有的理论。Du 等<sup>[23]</sup>和 Li 等<sup>[24]</sup>通过自主开发高通量水稻、小麦叶片光合作用测量体系, 实现对水稻、小麦光合速率的高通量测定。Chang 等<sup>[10]</sup>通过开发利用光合叶室, 实现对穗、茎秆光合的系统研究。Song 等<sup>[25]</sup>以模型和算法为基础, 开发

出冠层光合分析测定系统,实现对作物群体光合速率的准确测定。Wang等<sup>[26]</sup>通过研发植物利用的纳米CO<sub>2</sub>缓释肥料,提高了蔬菜产量。刁现民团队<sup>[27]</sup>通过低CO<sub>2</sub>培养箱进行耐低CO<sub>2</sub>浓度的C<sub>4</sub>高光效突变体的筛选。

笔者所在团队近年来通过实时对不同叶片进行<sup>13</sup>C标记,升级后的装置还能对叶片背、腹面光合产物进行<sup>13</sup>C标记,再结合同位素质谱仪,可对植物不同器官、不同部位、不同时期的光合产物分配转运进行追踪,明确光合产物分配规律。上述技术和设备依次突破叶片背腹面光合测量的局限,实现水稻光合作用分析由叶片局部向整叶研究发展,创新水稻光合产物分配转运追踪分析新技术,为通过优化提高单器官光合效率实现群体光合能力的提高提供了方法和技术。

### 3 优化群体光合作用的技术及趋势

#### 3.1 水稻株型改良方式已由“粗放”转变到“精细”

水稻由高秆改矮秆是通过降低株高、提高收获指数实现稻谷增产;杂交水稻研发成功则主要是在矮秆基础上利用杂种优势,提高根、茎、叶、穗等器官的活力和干物质积累量;而超级稻理想株型则是以“长、直、窄、凹、厚”为叶型指标,以“高冠层、矮穗层”为株型模式进行品种改良,其目标是通过调整叶片着生角度、增加叶片厚度、降低叶片宽度等“精细”改良,优化冠层受光姿态,改善冠层内部光线通透率,增加群体光合速率来实现稻谷高产。

有研究表明,随着品种的改良,籼型中稻产量不断提高,群体总颖花量、面积指数和粒叶比显著增加,叶基角减小,群体透光率、光合势(绿叶面积持续期)、抽穗期剑叶光合速率、气孔导度、蒸腾速率和PSII最大和实际光化学效率等参数增加。水稻叶基角减小能够减少叶片间的相互遮阴干扰,有利于提高有效叶面积指数<sup>[28]</sup>。还有研究表明,水稻的最大叶面积指数和全生育期总光合势与籽粒产量呈极显著正相关。在0~40 cm冠层高度间,超级稻品种的透光率与20世纪80—90年代品种相比差异不显著,但显著高于20世纪50—60年代的品种。在离地面40~80 cm的群体冠层,不同年代品种的透光率表现出2000—2010年>1980—1990年>1960—1970年>1950—1960年。自20世纪80年代以来,剑叶和倒二叶的比叶面积显著增加,倒三叶的比叶面积增加不显著;倒二叶和倒三

叶的叶片叶绿素含量显著增加,剑叶的叶绿素含量增加不显著<sup>[29]</sup>。

#### 3.2 水稻非绿叶器官光合作用备受关注

日本学者松岛三省等<sup>[30]</sup>于上世纪50年代中后期提出作物籽粒除了具有光合产物“库”的特性外,自身还有灌浆活性;Araus等<sup>[31]</sup>研究认为麦穗的苞片不仅有光合生产功能,还在籽粒形成中起重要作用;碳同位素标记技术研究表明籽粒中59%的物质来自于小麦穗的光合产物。众多的研究表明,作物非绿叶器官的光合作用对作物产量、品质、非生物胁迫耐受能力等起到“四两拨千斤”的作用。禾本科作物小麦,穗光合产物对产量贡献高达30%~40%;而同为禾本科的水稻,虽然叶片光合作用研究较多,但穗光合作用研究却严重滞后,水稻穗光合产物对产量贡献约为5%,这一结果源于上世纪70年代的文献报告。上世纪70年代水稻平均产量仅为3.5 t/ha,而当前水稻平均产量已达6.8 t/ha,且株型也发生了巨大的变化,用40年前水稻穗光合能力对现有水稻品种进行评价,甚至指导与穗光合相关的株型育种,显然缺乏最新的理论支持。当前超级杂交稻品种具有穗大、粒多、产量高的特点,且穗自身具有较高的光合速率,既是水稻的光合产物“库”,还是灌浆期重要的光合产物“源”。以水稻理想株型、动态理想株型等株型模式进行杂交稻品种改良和选育,其侧重点是在以株高为前提的条件下进行冠层叶片配置和穗大小的调配。长期以来,对水稻穗都是以“库”的形式进行研究和改良,很少关注其“源”的作用,更缺乏从光合生理角度来对穗的形态、色泽、光合功能期等特性进行水稻品种的改良与选育。因此,在超高产水稻研究中,从穗(枝梗、颖壳、颖果皮)分别解析穗结构与光合速率之间的关系,明确穗光响应、CO<sub>2</sub>响应、饱和光强、光补偿点、CO<sub>2</sub>饱和点、补偿点、V<sub>cmax</sub>、J<sub>max</sub>等光合参数,以及穗形态、生理性状对穗光合的影响;探明超级杂交稻从抽穗至成熟期穗光合产物积累、分配动态以及光合产物对维持颖花活力、光合产物与超级杂交稻两端灌浆物质需求关系,为超高产水稻品种改良提供理论支撑,丰富水稻光合作用理论。

### 4 光合作用在水稻高产育种上的新关注点及面临的挑战

#### 4.1 水稻光合产物分配及功能仍不明朗

与其他作物相比,水稻穗光合研究相对较少,

其原因除了穗光合产物对产量贡献不如小麦、大豆、油菜等作物显著, 以及水稻穗光合速率测定技术难度较大外, 长期以来对于水稻穗的研究和改良多以光合产物“库”为着眼点, 很少关注其光合产物“源”作用。而水稻穗本身就具有“库”和“源”(含有叶绿素, 能进行光合作用)的特点。Yoshida 等<sup>[32]</sup>最先报告水稻穗光合占整个植株光合作用的2%~8%; 尔后, Tsuno 等<sup>[33]</sup>研究指出穗光合速率占植株生长旺盛时期总光合速率的5%。东北直立型穗水稻是从群体受光的角度强调改善水稻穗姿态, 减少穗对冠层光线的遮挡, 增加冠层光线通过率, 以便实现提高群体光合作用、提高产量的目标。虽然在其机制研究和基因探寻方面取得可喜成绩<sup>[34]</sup>, 但是该研究缺乏对穗自身光合作用的系统研究。Setter 等<sup>[35]</sup>的研究表明, 水稻的穗不仅具有一定的光合速率(5.3~8.3  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 并且光合速率大小还因品种而异。因此, 对以超级杂交稻为代表的水稻进行穗光合研究, 准确测定出穗光合速率, 并分析出穗光合对水稻产量贡献率显得尤为必要。

#### 4.2 水稻穗、叶鞘和茎秆光合效率备受关注

超级杂交稻是以提高稻谷产量为目标的超高产攻关研究项目, 通过株型塑造, 将叶片、茎秆、节间和穗型进行优化配置, 其目的是实现水稻源、库、流的优化, 进而实现超高产。Setter 等<sup>[35]</sup>研究表明, 水稻穗有一定光合速率, 穗冠层光能截获率为4%~12%, 通过降低穗在冠层中的位置增加群体光合速率。还有研究表明水稻开花后颖壳中叶绿素不仅参与光合作用, 而且光合产物对提高籽粒重贡献明显<sup>[36]</sup>。周晓冬<sup>[37]</sup>用<sup>14</sup>C<sub>2</sub>O<sub>2</sub>标记法证明在灌浆期籽粒具有主动接受光合产物的能力, 这种主动接受光合产物的动力来源有待进一步研究揭示。段俊等<sup>[38]</sup>研究发现水稻颖壳叶绿素含量随谷粒充实程度的提高而不断增加, 在谷壳空间被充满90%左右时达到最大值, 颖壳光合作用强度的变化趋势与叶绿素含量的变化趋势一致, 此时颖壳叶绿素含量和光合速率分别为剑叶的25%和20%。研究表明, 超级杂交稻两优培九剑叶鞘的净光合速率、Rubisco初始羧化活性、Rubisco总羧化活性、Rubisco活化率都高于对照汕优63<sup>[39]</sup>。超级杂交稻品种选育非常注重穗的受光姿态, 第一、二、三、四期超级杂交稻育种实践表明, 随着产量潜力的提高, 水稻穗下节间长度占茎秆长度比例在逐步增加, 这一发展趋势是否更有利于改善穗受光姿态、提高穗光合速率以实现群体光合速率的提升, 还有待试验证明<sup>[40]</sup>。

#### 4.3 通过改良单器官形态和生理特性优化水稻源、库、流, 提高产量

在当前的育种工作中, 除了水稻单叶、群体光合作用外, 与水稻光合产物转运、分配等相关的性状备受重视。例如增加水稻穗下节间的长度, 既有利于穗光合速率的提高, 又改善穗下茎受光姿态, 其结果有利于物质转运, 提高结实率。在水稻籽粒灌浆中后期, 水稻叶片、叶鞘、枝梗等变黄(落色)之际, 除了叶片逐步变黄外, 穗的颜色变化也非常关键, 大田生产实践经验表明“落色”好的品种具有较高的光合产物转运能力和氮素利用效率, 是水稻植株将非结构碳水化合物充分转运到籽粒的形态特征。为了提高水稻全生育期的光能利用效率, 育种家在理想株型的基础上发展出“全株理想株型”和“动态理想株型”<sup>[41-42]</sup>, 其目的是依据水稻不同时期的生长发育特点和光合产物的需求, 提高光能截获率, 实现对光能利用的优化。这些株型相关的基因和功能, 以及相应的光合效率和光合产物转运的机制有待深入研究。

#### [参 考 文 献]

- [1] 黄耀祥. 半矮秆、早长根深、超高产、特优质中国超级稻生态育种工程. 广东农业科学, 2001, 3: 2-6
- [2] Zheng XM, Wei F, Cheng C, et al. A historical review of hybrid rice breeding. *J Integr Plant Biol*, 2024, 66: 532-45
- [3] Peng SB, Khush GS, Virk P, et al. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential. *Field Crops Res*, 2008, 108: 32-8
- [4] Hirasawa T, Ozawa S, Taylaran RD, et al. Varietal differences in photosynthetic rates in rice plants, with special reference to the nitrogen content of leaves. *Plant Prod Sci*, 2010, 13: 53-7
- [5] 袁隆平. 杂交水稻超高产育种. 杂交水稻, 1997, 12: 1-6
- [6] Chang SQ, Chang TG, Song QF, et al. Architectural and physiological features to gain high yield in an elite rice line YLY1. *Rice (N Y)*, 2020, 13: 60
- [7] 庄文, 李诚, 常硕其, 等. 超级杂交稻冠层形态结构与干物质生产特性研究. 杂交水稻, 2016, 31: 67-70
- [8] 张俊, 李刚华, 宋云攀, 等. 超级稻Y两优2号在两生态区的抗倒性分析. 作物学报, 2013, 39: 682-92
- [9] Chang SQ, Chang TG, Song QF, et al. Photosynthetic and agronomic traits of an elite hybrid rice Y-Liang-You 900 with a record-high yield. *Field Crops Res*, 2016, 187: 49-57
- [10] Chang TG, Song QF, Zhao HL, et al. An *in situ* approach to characterizing photosynthetic gas exchange of rice panicle. *Plant Methods*, 2020, 16: 92
- [11] Cheung F. Yield: the search for the rice of the future. *Nature*, 2014, 514: S60-1
- [12] South PF, Cavanagh AP, Liu HW, et al. Synthetic glycolate metabolism pathways stimulate crop growth and

- productivity in the field. *Science*, 2019, 363: eaat9077
- [13] Shen BR, Wang LM, Lin XL, et al. Engineering a new chloroplastic photorespiratory bypass to increase photosynthetic efficiency and productivity in rice. *Mol Plant*, 2019, 12: 199-214
- [14] Kromdijk J, Głowacka K, Leonelli L, et al. Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection. *Science*, 2016, 354: 857-61
- [15] Acevedo-Siaca LG, Coe R, Wang Y, et al. Variation in photosynthetic induction between rice accessions and its potential for improving productivity. *New Phytol*, 2020, 227: 1097-108
- [16] Tanaka T, Matsushima S. Analysis of yield-determining process and its application to yield prediction and culture improvement of lowland rice. *Jpn J Crop Sci*, 1970, 39: 325-9
- [17] 邹杰. 高温胁迫下水稻幼穗基因表达谱分析及 *OsHSP23.7*和*OsDREBA5-1*基因功能的初步研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2012
- [18] 周小云. 水稻叶表皮蜡质发育及蜡质相关转录因子基因*OsWTF1*和*OsWTF2*的克隆与鉴定[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2007
- [19] 叶苗. 水稻品种间光合特性的差异及其机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020
- [20] 朱新广. 光合作用研究技术[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2021
- [21] 许大全. 新编光合作用学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2022
- [22] Márquez DA, Stuart-Williams H, Farquhar GD. An improved theory for calculating leaf gas exchange more precisely accounting for small fluxes. *Nat Plants*, 2021, 7: 317-26
- [23] Du TT, Meng P, Huang JL, et al. Fast photosynthesis measurements for phenotyping photosynthetic capacity of rice. *Plant Methods*, 2020, 16: 6
- [24] Li YT, Li Y, Song JM, et al. Has breeding altered the light environment, photosynthetic apparatus, and photosynthetic capacity of wheat leaves? *J Exp Bot*, 2022, 73: 3205-20
- [25] Song QF, Zhu XG. Measuring canopy gas exchange using canopy photosynthesis and transpiration systems (CAPTS). *Methods Mol Biol*, 2018, 1770: 69-81
- [26] Wang Y, Zhang YJ, Han JM, et al. Improve plant photosynthesis by a new slow-release carbon dioxide gas fertilizer. *ACS Omega*, 2019, 4: 10354-61
- [27] 罗明昭, 唐婵娟, 张硕, 等. 利用低CO<sub>2</sub>浓度培养箱筛选谷子C4光合作用相关突变体. *植物遗传资源学报*, 2018, 19: 554-60
- [28] 剧成欣, 陶进, 钱希旸, 等. 不同年代中籼水稻品种的叶片光合性状. *作物学报*, 2016, 42: 415-26
- [29] 吴礼莲. 不同年代育成水稻品种叶片结构与光合特性的变化规律[D]. 武汉: 华中农业大学, 2021
- [30] 松岛省三, 藤井义典. (吴尧鹏译). 水稻的生长发育[M]. 上海: 上海人民出版社, 1975
- [31] Araus JL, Brown HR, Febrero A, et al. Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory CO<sub>2</sub> to differences in grain mass in durum wheat. *Plant Cell Environ*, 1993, 16: 383-92
- [32] Yoshida S. *Fundamentals of rice crop science*[M]. Philippines: International Rice Research Institute, 1981
- [33] Tsuno Y, Sato T, Miyamoto H, et al. Studies on CO<sub>2</sub> uptake and CO<sub>2</sub> evolution in each part of crop plants: II. Photosynthetic activity in the leaf sheath and ear of rice plant. *Jpn J Crop Sci*, 1975, 44: 287-92
- [34] 赵明珠, 王青营, 孙健, 等. 水稻直立穗型基因*DEP1*研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2017, 47: 1036-42
- [35] Setter TL, Conocono EA, Egdane JA, et al. Possibility of increasing yield potential of rice by reducing panicle height in the canopy. I. Effects of panicles on light interception and canopy photosynthesis. *Funct Plant Bio*, 1995, 22: 441-51
- [36] Nobuyuki I, Hideaki US, Hitoshi N, et al. Changes in the rate of photosynthesis during grain filling and the enzymatic activities associated with the photosynthetic carbon metabolism in rice panicles. *Plant Cell Physiol*, 1990, 6: 835-44
- [37] 周晓冬. 水稻籽粒接受灌浆物质的能力及其与谷壳的关系[D]. 扬州: 扬州大学, 2004
- [38] 段俊, 田长恩, 梁承邺. 水稻结实过程中谷壳的作用及生理变化. *作物学报*, 2000, 26: 71-6
- [39] 郭兆武. 高产杂交稻‘两优培九’的光合特性研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2009
- [40] 李诚. 超级杂交稻株型构造特征及其规律研究[D]. 长沙: 中南大学, 2014
- [41] 常硕其, 邓启云, 吴俊. 超级杂交稻光合作用和物质积累特性研究进展. *杂交水稻*, 2014, 29: 1-5
- [42] 吴俊, 邓启云, 袁定阳, 等. 超级杂交稻研究进展. *科学通报*, 2016, 61: 3787-96