

毛雨欣,袁榕,康钰莹,等. 高效物质生产水稻品种的叶片光合生理生态特征及其氮素调控(综述)[J]. 江苏农业科学,2026,54(7):1-8.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.07.001

高效物质生产水稻品种的叶片光合生理生态特征及其氮素调控(综述)

毛雨欣,袁榕,康钰莹,张德海,叶苗,张祖建

(江苏省作物遗传生理重点实验室/江苏省作物栽培生理重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心/
扬州大学农学院,江苏扬州 225009)

摘要:丰产高效是水稻种植业可持续发展的重要方向,机插秧、水稻直播等轻简化栽培方式要求水稻品种在较短的生育期内积累较多的生物量,即高效物质生产。物质生产来源于叶片的光合作用,因此,阐明高效物质生产水稻品种的光合生理生态特征,对高效生产水稻品种的选育至关重要。本文探讨了水稻叶片光合效率的影响因素及其对氮素的响应。研究发现,高效物质生产水稻品种的叶片有较高的氮素含量、较高的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)含量和活性、较大的气孔孔径和密度等特点,从而表现出较高的光合效率。增施氮肥可提高叶片叶绿素含量、Rubisco 含量和活性,改善叶片解剖结构,进而提高水稻生物量。研究结果为丰产高效水稻品种的选育和绿色生产施肥策略提供了理论依据。

关键词:水稻;高效物质生产;光合作用;气孔导度;叶肉导度;氮素

中图分类号:S511.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)07-0001-08

水稻(*Oryza sativa* L.)是三大主粮作物之一,养活了全球数十亿人口,提高水稻产量对保障世界粮食安全至关重要。我国是世界上最大的水稻生产国和消费国,2024 年稻谷的产量约为 2.08 亿 t,位列全球第一,占全球稻谷总产量的 30%^[1]。稻米是全国 60% 以上人口的主食,提供了人们日常所需的主要能量和营养^[2]。我国是世界人口第二多的国家,确保粮食供应是国家安全的重要组成部分。

随全国耕地面积减少,提高水稻单产成为进一步提高我国稻谷总产量的有效途径。水稻产量是生物量与收获指数(harvest index, HI)的乘积^[3]。20 世纪 50 年代以来,水稻的半矮秆化使其收获指数大幅度提高,现代高产水稻品种的收获指数达到约 0.55,基本接近当前技术水平下的理论极值^[4]。在此基础上提升水稻产量,需更加依靠生物量的提高。生物量是指作物通过光合作用积累的有机物质总量,是衡量作物生长状况的重要指标。水稻的

生物量包括根、茎、叶及籽粒等各部分的重量总和,其中籽粒的重量即为水稻产量。我国在水稻育种、栽培技术等方面不断创新,显著提高了水稻的产量和抗性。在过去几十年中,经过从农家品种到高秆品种的改良,水稻株型由高秆转向半矮秆,大幅提高了抗倒伏能力;此后,通过三系杂交稻、两系杂交稻等多种育种手段,水稻株型进一步向半高秆、新高秆乃至超高秆方向发展,在维持较高收获指数的前提下,通过提高生物量来获取更高产量^[5]。1997 年,袁隆平院士提出了“超级稻”的理想株型构想,其中一项最为显著的特点即为较高的植株及其较大的生物量,他预测,超高秆水稻品种的株高能达 1.8~2.0 m,产量潜力高达 18~20 t/hm²^[5]。这也进一步体现了提高水稻生物量对提高产量的重要性。

近几十年来,育种工作者培育出众多高产水稻品种。其中,甬优系列作为一种优质籼粳三系杂交水稻,其群体质量和产量等方面均表现突出。甬优 12 作为超高产的超级稻品种,在适宜条件下产量可达 15.3 t/hm²^[6]。甬优系列水稻品种能实现超高产,关键在于其高效的物质积累能力,尤其是在结实期。在长江中下游地区,通常将结实期物质日生产量超过 200 kg/hm² 的水稻品种界定为丰产高效水稻品种^[7]。据相关研究,甬优 2640 在结实期的物

收稿日期:2025-09-04

基金项目:国家自然科学基金(编号:32201890);江苏省碳达峰碳中和科技创新专项(编号:BE2022425_BK20220017)。

作者简介:毛雨欣(2001—),女,山东淄博人,硕士研究生,主要从事水稻栽培生理研究。E-mail:mx120230743@stu.yzu.edu.cn。

通信作者:叶苗,博士,讲师,主要从事水稻栽培生理研究。E-mail:007867@yzu.edu.cn。

质日生产量达 $236 \text{ kg}/\text{hm}^2$, 显著高于一般品种 C 两优 513 的 $146 \text{ kg}/\text{hm}^2$ ^[8]。高效生产水稻群体一般表现为“早发、中稳、后优”, 即分蘖早发, 中期生长较为均衡、无效分蘖少, 后期灌浆持续较优, 进而获得丰产高效的结果^[9-10]。图 1 为甬优 2640 和 C 两优 513 在常规施氮量条件下拔节期的田间照片。从图



图1 水稻品种甬优 2640 和 C 两优 513 拔节期的田间群体形态(笔者于 2025 年 8 月 8 日拍摄)

水稻生物量的积累与多个因素相关, 包括遗传特性、水肥管理、光照条件、温度、 CO_2 浓度及病虫害防治等。其中, 氮素对水稻生物量和产量的形成存在显著影响。优化氮肥管理有助于根系生长, 提高水稻产量、水分利用率和氮素利用效率^[12]。但过量施用氮肥则可能导致无效分蘖过度生长, 反而降低氮素利用效率^[13]。此外, 光照和 CO_2 浓度的增加能提高光合作用效率, 促进生物量积累和产量提高^[14]。适宜的氮肥施用量和合理的氮肥运筹能显著提高水稻氮素利用效率与产量, 并改善稻米品质, 而过量的氮肥施用则可能导致产量降低和品质下降^[15]。因此, 精确定量施肥研究及氮素高效利用策略的研究对于提高氮素利用率、减少环境污染有重要意义。

目前, 对水稻高效生产的研究主要集中于资源利用的高效性, 而对高效物质生产水稻品种的研究尚不充分。对于高效生产水稻品种的叶片光合生理生态特征及其氮素调控机制, 还需进一步总结与研究。

1 水稻高效物质生产及理论基础

在新时期, 水稻产业正朝着高效生产的方向发展, 以实现可持续发展目标。机械化种植模式的普及, 要求水稻品种能够在较短的生育期内获得高产, 而高效物质生产是实现这一目标的关键。水稻高效物质生产是通过优化品种、栽培技术和管理措施, 使水稻在生长过程中高效利用光能、水分和养分等资源, 从而提高光合作用效率和干物质积累量, 最终实现高产、优质、高效的生产目标。其理论

1 可以看出, 在拔节期 2 个品种在群体形态上已有较大差异: 甬优 2640 生长较为均衡, 而 C 两优 513 的群体较为冗余, 降低了其后期的物质生产效率。物质生产来源于叶片的光合作用, 是产量形成的基础。抽穗期后维持较高净光合速率, 是高效物质生产水稻品种物质生产能力高于一般品种的原因之一^[11]。

基础主要包括以下 3 个方面: 其一, 光合作用理论。水稻产量绝大多来源于光合产物, 光合作用是水稻产量形成的原动力, 光合效率的提升对增加水稻产量具有关键作用。其二, 物质生产与分配理论。水稻产量的形成是光合产物在植株各部分积累和分配的结果, 通过优化叶片光合物质生产能力及群体结构等措施, 能够提高光合产物的积累和分配效率, 进而增加水稻产量。其三, 作物生理生态理论。水稻的生长发育受光照、温度、水分、养分等多种环境因素的影响, 合理调控这些因素, 可为水稻生长创造良好的环境, 提高其物质生产效率。

2 叶片光合作用的影响因素

光合作用是作物生长发育和产量形成的生理基础, 光照度、 CO_2 浓度、温度、水分状况、栽培方式、土壤肥力和环境污染物等环境因素都会影响水稻的光合作用^[16]。这些因素共同决定了水稻的光能利用效率和生物量积累。物质生产来源于光合作用, 叶片是进行光合作用的主要器官, 其光合效率直接影响作物的生长和最终产量^[17]。特别是水稻的上部叶片光合产物, 它是籽粒干物质的主要来源^[18]。在水稻灌浆期, 光合作用对产量的贡献比例超过 60%, 这一时期的生物量来源主要是顶 3 叶, 尤其是剑叶。在植物生理学中, 净光合速率是衡量植物叶片光合作用能力的重要指标, 是总光合速率与呼吸速率的差值, 反映了植物在一定光照条件下通过光合作用固定 CO_2 的净效率^[3, 19]。在适宜光照度下, C_3 植物水稻的叶片净光合速率主要影响因

素包括叶片含氮量、核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)的含量与活性、气孔导度(G_s)及叶肉导度(G_m)等^[20-22]。这些因素相互作用,共同决定了 C_3 植物水稻叶片的净光合速率。

2.1 叶片含氮量对光合作用的影响

氮素是叶绿素和光合作用相关酶合成的关键元素^[23]。叶片含氮量对光合作用的影响是多方面的,它直接关系到光合作用关键酶活性和光能利用效率^[24]。首先,氮素是构成叶绿素及其他光合色素的重要元素,而叶绿素是捕获光能、进行光合作用的基础^[25]。其次,氮素还参与合成许多与光合作用相关的酶,例如 Rubisco,这种酶在光合作用的碳固定过程中起着核心作用,氮素水平可影响 Rubisco 活性,从而影响光合作用效率^[26-27]。氮素还参与构成光合电子传递链的某些组分,影响光能转化为化学能的效率。但氮素过量施用不仅会增加生产成本,还可能导致环境污染,因此需更为精确的氮素管理策略。

叶片含氮量是植物进行光合作用和碳固定的基础,也是影响作物产量的关键因素之一。研究发现,合理的氮素施用量能够在不影响光合效率的情况下,维持较高的氮素利用效率,从而提高作物产量^[28]。此外,不同生长阶段的氮素调控对光合作用的影响不同。在植物生长的早期阶段,适量的氮素供应能促进叶绿素合成,提高光合酶活性,从而提高光合作用效率^[29]。例如,氮素可增加烟草幼苗的叶绿素含量和净光合速率,这对植株的生物量积累和产量形成至关重要^[30]。然而,在植物生长的中后期,过高的氮素水平可能会导致光合效率下降,因过量氮素可能会导致叶片中的非光合部分增加,从而降低光合氮利用效率^[31]。

2.2 Rubisco 含量和活性对光合作用的影响

Rubisco 作为植物光合作用中碳同化途径的关键酶,直接影响着 CO_2 的固定能力。Rubisco 每年能将超过 1 000 亿 t 的 CO_2 固定为有机物^[32]。Rubisco 是光合作用中的限速酶,其催化效率较低,每个全酶每秒仅能催化 3~10 个 CO_2 分子的转化^[32],整个光合作用过程的速率受限于 Rubisco 的催化速率^[33]。

Rubisco 活性直接影响光合作用的速率。Rubisco 催化 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)与 CO_2 的羧化反应,将无机碳固定为有机碳,其初始活力与光合速率通常呈正相关^[34]。Rubisco 活性受多种因

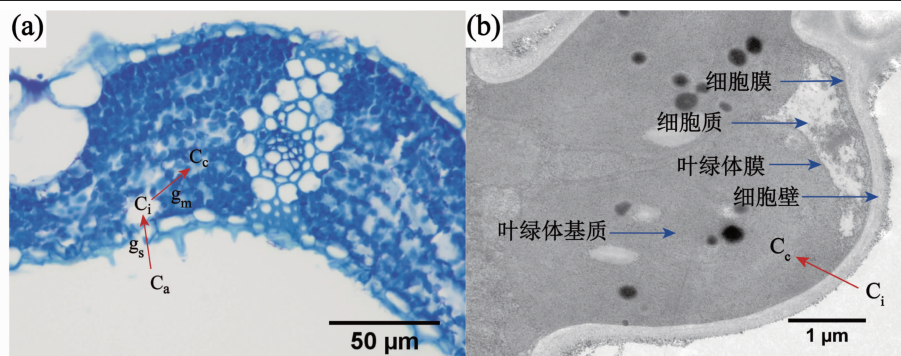
素影响,包括温度、 CO_2 浓度、光照度等外界环境因素,以及植物自身的生理状态。例如,在高温和干旱等逆境条件下,Rubisco 活性可能受抑制,导致光合作用效率降低^[35-36]。此外,Rubisco 活性还受到其与 Rubisco 活化酶(rubisco activase, RCA)相互作用的影响。RCA 通过水解 ATP 来提供能量,帮助 Rubisco 从非活性状态转化为活性状态,从而提高光合作用效率^[37]。

Rubisco 含量同样影响着光合作用。Rubisco 的催化效率相对较低,这意味着植物需要合成大量的 Rubisco 来保证光合作用的效率。在植物叶片中,Rubisco 含量可占总蛋白质含量的 20%~50%^[38]。试验结果表明,在水稻中过表达 Rubisco 的大亚基和小亚基基因,可使转基因水稻叶片中 Rubisco 含量增加,从而提升光合速率和产量^[38]。Rubisco 的合成需要消耗大量的氮素,因此叶片含氮量与 Rubisco 含量也通常呈正相关^[39-40]。

2.3 叶片形态解剖结构对光合作用的影响

气孔阻力和叶肉阻力的倒数分别称为气孔导度和叶肉导度。气孔导度代表 CO_2 从叶片周围的大气通过气孔移动到气孔下腔的传导度,而叶肉导度用于衡量细胞间隙 CO_2 通过叶肉到达叶绿体基质内 Rubisco 羧化部位的传导度^[41]。当前大气 CO_2 浓度(约 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$)下, G_s 和 G_m 被认为是限制 C_3 植物光合效率的主要因素。 CO_2 由外界大气传递至叶绿体的过程,首先需克服叶片表面边界层阻力到达气孔周围,穿过气孔到达气孔下腔后,继续向细胞壁周围扩散,依次克服细胞壁、细胞膜、细胞质、叶绿体膜和叶绿体基质的阻力,最终到达 Rubisco 羧化位点(图 2)^[11]。水稻叶片 G_s 受气孔大小、密度及水孔蛋白(AQPs)等因素影响,而 G_m 则与叶肉细胞及叶绿体面向细胞间隙的比表面积、细胞壁厚度、碳酸酐酶(CAs)及 AQPs 等机制密切相关^[42]。

2.3.1 气孔导度对光合作用的影响 气孔导度是描述气体通过气孔难易程度的指标。气孔是植物吸收光合作用主要原料—— CO_2 的主要通道。适宜条件下,气孔导度越大, CO_2 的吸收量通常越高,光合速率也随之提升^[43]。气孔导度控制着植物整体的气体交换,包括 CO_2 的进入和水蒸气的外出,影响着植物的光合作用、水分蒸腾和水分利用效率^[44]。气孔导度主要受气孔分布、气孔大小、气孔密度以及气孔开度的影响,其中气孔开度影响最为显著^[45-46]。单个气孔大小影响对气体的通透性,较



A. 水稻叶片的光学显微镜图像(石蜡切片, 甲苯胺蓝染色, 400 倍);
 B. 水稻叶片的透射电子显微镜图像(7 000 倍)。
 C_a —大气中 CO_2 浓度; C_i —胞间 CO_2 浓度; C_c —叶绿体内 CO_2 浓度; G_s —气孔导度; G_m —叶肉导度
 图2 CO_2 从大气到叶绿体的扩散路径(笔者于 2023 年取田间水稻淮稻 5 号抽穗期剑叶制样)

大的气孔和较高的气孔密度意味着允许更多气体通过,即有更多气孔参与气体交换。气孔开度是气孔导度最直接的影响因素,因为它直接控制分子通过气孔的速率,植物常通过调节气孔开度来调节光合作用并减少水分损失^[47]。较大的气孔开度、气孔孔径以及较高的气孔密度均能显著提高气孔导度,从而提高净光合速率^[48-49]。气孔大小和气孔密度主要受遗传因素和光照度、温度等长期生长环境的影响,而气孔开度则主要由植株的水分状况决定^[50-51]。

叶片和根系的水分运输阻力是植株水分运输阻力的重要组成部分。叶片水力导度与根系水力导度在植物水分和养分运输中发挥重要作用,进而影响光合作用。叶片水力导度能改变气孔开放程度,影响气孔导度及叶片内 CO_2 的运输^[52]。叶片水力导度分为叶脉内和叶脉外水力导度,二者对叶片水力导度的影响相近。叶脉内水力导度主要受叶脉形态结构因素影响;叶脉外水力导度受叶肉结构性状的影响显著^[53]。根系水力导度也对光合作用存在显著影响,因为它关系到植物从土壤中吸收水分和养分的能力^[54]。在干旱条件下,根系形态和解剖结构的可塑性对于植物的耐旱能力非常重要,它显著影响着根系对水分的吸收和运输能力。

2.3.2 叶肉导度对光合作用的影响 叶肉导度用于表征 CO_2 由气孔下腔到叶绿体羧化位点的难易程度,是光合作用的一个重要限制因子,同时也是改良作物光合作用及资源利用效率的关键参数^[55]。 CO_2 在叶片中的扩散过程可分为气相运输和液相运输 2 个阶段。气相运输阶段, CO_2 以气态形态从气孔下腔向细胞壁周围扩散,其中超 90% 的 CO_2 能顺利通过,其传输阻力通常忽略不计;液相运输阶段, CO_2 需要穿过细胞质、叶绿体膜等液体介质,其阻力

较大。叶肉导度的高低直接决定 CO_2 在叶片内的扩散效率,进而影响到植物光合效率^[56]。

叶肉导度受叶片解剖结构和生化过程等多种因素影响。研究表明,细胞壁厚度、比叶重、细胞间隙比例、叶绿体和叶肉细胞面向细胞间隙的比表面积,均为叶肉导度的重要结构影响因素;水孔蛋白和碳酸酐酶(CA)参与的生化过程也对叶肉导度具有调控作用^[41,57]。此外,环境因素如温度、干旱、氮素和光照度等也会对叶肉导度产生影响^[58-59]。

比叶重作为衡量叶片密度的指标,与叶片中叶肉细胞和叶绿体的密集程度有关。较高的比叶重通常意味着更多的叶肉细胞和叶绿体,有助于提高光合作用效率^[55]。细胞间隙比例,即细胞间隙在叶片中所占的空间比例,决定了气体交换的效率,较大的细胞间隙有助于 CO_2 和 O_2 的快速扩散,从而促进光合作用的进行。叶肉细胞和叶绿体面向细胞间隙的比表面积大小直接影响着气体交换的速率,比表面积越大, CO_2 的扩散效率可能越高,进而影响光合作用。细胞壁厚度对 CO_2 在叶片中的扩散起到显著的调节作用。细胞壁阻力约占叶肉阻力的一半^[41],研究表明,较薄的细胞壁能减少扩散阻力,从而提高叶肉导度^[60],叶肉导度与细胞壁厚度存在显著负相关^[59,61]。

水孔蛋白是一类膜通道蛋白,通过调节细胞中水分流动,参与植物水分、营养物质吸收等生理过程,还能够调节特定溶质(如 CO_2) 在植物细胞中的运输^[42]。水孔蛋白通过增加细胞质膜的透性,促进水分和 CO_2 的吸收与转运,从而提高叶肉导度。此外,水孔蛋白还可通过调节细胞内水分流动来适应环境变化,如干旱胁迫,进而影响植物的光合效率和水分利用效率^[62]。 CO_2 在细胞液相运输过程中

溶解在细胞的液体中,以 HCO_3^- 的形式运输。碳酸酐酶是一种催化 CO_2 和 HCO_3^- 之间转化的酶,对于维持叶肉细胞中 CO_2 和 HCO_3^- 的动态平衡至关重要。在橄榄树的水胁迫和恢复试验中,发现碳酸酐酶在水胁迫期间表达下调,而在恢复期间表达上调,这表明碳酸酐酶可能通过影响叶肉导度进而影响光合作用^[63]。通过遗传工程手段可提高叶肉导度,例如改变水孔蛋白或碳酸酐酶的功能,可作为一种提高 C_3 植物光合效率的策略。研究表明,过表达某些水孔蛋白基因可增加内部 CO_2 传导性和 CO_2 同化效率,从而提高水稻的光合速率^[64]。

2.4 叶片经济谱

叶片经济谱(leaf economic spectrum, LES)是植物生态学的一个重要概念,用于描述植物叶片在形态、结构和生理特征上的一种连续变化,这些特征影响植物的水分利用效率和光合能力,反映了植物对资源获取与利用的权衡策略^[65-66]。在植物对环境的适应过程中,LES 涉及多个方面,包括但不限于叶片厚度、密度、比叶重、气孔分布、叶肉细胞结构、光合速率、呼吸速率及含氮量等^[67]。LES 与光合作用之间存在密切关系,因为光合作用是植物通过叶片捕获和转化光能,进而合成有机物质的过程。研究发现,叶片功能性状之间存在稳定的权衡关系,这种关系有助于理解植物在不同环境条件下如何获取和利用资源^[68]。LES 揭示了叶片性状与光合作用效率间的权衡关系。例如,具有较低比叶重的叶片通常具有较高的光合速率,因为它们单位面积上有更多的叶绿素和光合组织。然而,叶片高代谢率也意味着它们可能会更快地衰老和死亡^[69]。此外,高比叶重的叶片可能具有较长的寿命和较低的氮含量,这可能导致较低的光合速率,但同时也意味着较低的维护成本。这种策略在养分贫瘠的环境中可能是有益的,因为它允许植物更有效地保护其有限的资源^[69]。研究发现,尽管植物物种之间的功能性状权衡关系在全球环境变化下保持较高的稳健性,但物种对环境变化的响应方向存在较大差异^[70]。因此,研究叶片经济谱对预测植物对环境变化的响应、理解植物生态策略、研究植物适应性和进化历史乃至探索全球环境变化等都具有重要的理论和实践意义。

3 叶片光合生理生态特征对氮素的响应

叶片光合生理生态特征对氮素的响应是植物

适应环境变化的重要机制之一。氮素作为植物生长发育的关键元素,对光合作用具有显著影响^[71]。增施氮肥能增加叶片含氮量,促进叶片净光合速率提高,进而提升产量^[21]。

3.1 叶片光合生理特征对氮素的响应

叶片光合生理生态特征对氮素的响应表现在多个方面,包括光合作用的强弱、叶绿素含量的变化、气孔导度的调节及光合酶活性的调整等。氮素对于细胞壁、细胞膜、氨基酸、蛋白质和核酸的构成至关重要^[72]。在氮素充足的情况下,植物可通过增加叶绿素含量和光合酶活性来提高光合速率。在氮素缺乏的环境中,植物的光合速率会受抑制,缺失氮素会减少叶面积,降低光合能力,加速植物衰老,最终削弱生产能力^[73]。主要原因包括气孔导度和胞间 CO_2 浓度的降低,以及光合色素和光合酶含量或活性的减少^[72]。但过度施氮也会对水稻生产产生负面影响,研究发现,过量施氮会抑制水稻有效分蘖的形成,造成无效分蘖徒长,水稻结实率下降,产量降低;造成氮素在植物体内的不合理分配,降低氮素利用效率^[13]。

叶片氮含量与光合速率密切相关,氮素增加可提高植物的氮素光合利用效率和净光合速率^[74]。植物可通过调整自身的光合产物分配模式来适应不同的氮素环境^[75]。在氮素缺乏时,植物可能会优先将有限的氮素分配给光合酶和叶绿素的合成,以维持光合速率。还有研究表明,叶片光合作用对于不同氮形态(如铵态氮、硝态氮)的响应也存在差异。与只施用铵态氮相比,施用硝酸盐氮或铵态氮与硝酸盐氮的混合形式对水稻的光合作用速率和叶绿素含量的提高效果更为显著,从而提高产量^[76]。在实际农业生产中,合理施用氮肥以提高水稻的光合效率,需要考虑多种因素,包括氮素形态、施用时间、土壤条件以及作物的需肥特性等^[77]。

3.2 光合氮利用效率与氮素水平的关系

光合氮利用效率(PNUE)是指植物叶片在光合作用中单位氮素所固定的光合产物量。水稻的光合氮利用效率与氮素水平之间的关系受多种因素影响。合理的氮素供给能优化氮素储存,促进生物量积累^[78-79]。合理的水氮耦合模式能通过调节稻田根际氮形态和溶氧量等因素,促进水稻良好根系形态的形成,增强叶片光合能力,进而优化光合产物在“源-库”中的分配,提升水稻群体质量,促进产量形成^[80]。尤其在低氮条件下,氮高效水稻品种

的叶绿素含量、硝酸还原酶活性、地上部分干物质重、根长、净光合速率及水分利用效率等指标均显著优于一般品种^[81]。这表明,优化水分和氮素的管理可进一步提高水稻的光合作用效率与氮素利用效率。水稻氮素利用效率受多方面因素的制约,其中品种间差异是制约实际生产的关键因素^[82]。因此,可通过遗传改良与栽培管理措施,有效提升水稻对氮素的吸收与利用效率,进而提高光合效率和产量。

4 局限性与展望

氮肥的施用对水稻叶片的生化组成和解剖结构有重大影响,但氮肥对水稻群体生长的影响仍需进一步探索。光氮匹配机制的研究尚不充分,氮素在水稻冠层中的动态分布及其与光能利用的关系有待深入研究。高光效水稻品种通常具有较高的叶片 Rubisco 含量和活性、较为优化的叶片解剖结构等,这些特征有利于提高光合作用效率。但目前对于如何优化氮素在冠层中的分布以求进一步提升光能利用效率,以及这种优化对水稻整体生长和最终产量的影响等问题,尚未给出答案。

在当前追求高产高效绿色生态的水稻产业发展形式下,培育具有更优光氮匹配特性和更高物质生产效率的水稻品种成为当务之急。加强对高效生产水稻品种的光合生理生态机制研究将有助于揭示水稻生产对光照、氮素等资源高效利用的内在机制,为水稻高产高效生产进一步提供理论支撑。未来研究可聚焦于以下方面:(1)深入解析高效物质生产水稻品种在氮素吸收、转运、同化及光合作用等过程中的分子机制和生理生态特征,明确其关键调控因子和信号通路;(2)结合现代生物技术与传统育种方法,加速高效物质生产水稻品种的培育进程,进一步精确地将相关优质基因导入现有优良水稻品种,提高育种效率和准确性;(3)开展不同环境下的光氮匹配研究,综合考虑不同土壤类型、种植密度等因素对光氮匹配的影响,构建更加完善的光氮匹配模型,为更精准施肥和品种选育提供科学依据;(4)加强跨学科合作,整合土壤学、生态学、分子生物学等多学科研究方法,多角度深入探索光氮匹配机制。

5 总结

提高水稻产量的有效途径之一是增强其光合能力。水稻叶片的净光合速率受叶片含氮量、Rubisco 含量与活性、气孔导度、叶肉导度等多因素

影响,其中气孔导度和叶肉导度是当前大气 CO₂ 浓度下的主要限制因素。高效物质生产水稻品种具有高含氮量和 Rubisco 活性,能合成更多叶绿素,增强光能捕获与 CO₂ 固定能力,从而提高光合效率。此外,这些品种的叶片气孔孔径大、密度高,细胞间隙比例大,水孔蛋白和碳酸酐酶含量多、活性强,这些特征优化了气孔导度和叶肉导度,降低了无效蒸腾,提高了 CO₂ 扩散速率,从而增强了光合作用。同时,高效品种的叶脉密度较大,根系表面积和直径较大,从而提高了水力导度,有利于水分和养分的运输。增施氮肥可以提高叶绿素含量和光合酶活性,改善气孔和叶肉导度,增加生物量和产量,但过量施用会降低光合氮利用效率,影响生长,并可能导致环境问题。本研究可为水稻绿色生产和高效物质生产水稻育种提供理论支持,为进一步提高水稻产量及氮肥利用效率提供科学依据。培育高效物质生产水稻品种需要综合考虑光合效率提升、氮素等营养元素的精准调控、机械化轻简化栽培技术的运用,以及不同生态条件下的品种适应性。通过这些综合措施,可有效提高水稻的产量和生产效率,进而保障国家粮食安全。

参考文献:

- [1] 国家统计局. 国家统计局关于 2024 年粮食产量数据的公告[Z/OL]. (2024-12-13)[2025-09-01]. https://www.stats.gov.cn/sj/zxfb/202412/t20241213_1957744.html
- [2] 张卫建,陈长青,江瑜,等. 气候变暖对我国水稻生产的综合影响及其应对策略[J]. 农业环境科学学报,2020,39(4):805-811.
- [3] Long S P, Marshall - Colon A, Zhu X G. Meeting the global food demand of the future by engineering crop photosynthesis and yield potential[J]. Cell,2015,161(1):56-66.
- [4] Zhu X G, Long S P, Ort D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield[J]. Annual Review of Plant Biology,2010,61:235-261.
- [5] 袁隆平. 选育超高产杂交水稻的进一步设想[J]. 杂交水稻,2012,27(6):1-2.
- [6] 占才水,章秀福,周昌南. 单季晚稻甬优 12 百亩方 15 t/hm² 超高产栽培技术探讨[J]. 中国稻米,2020,26(3):64-65.
- [7] 刘飞,张新月,赵步洪,等. 高效丰产水稻品种的群体生产特性研究[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版),2021,42(3):74-81.
- [8] 张新月. 水稻高效生产品种的群体生长特征及其氮肥利用效率[D]. 扬州:扬州大学,2019:13.
- [9] 陈前,张雨,杨标,等. 直播水稻丰产高效群体的物质生产特征及其调控途径研究[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版),2022,43(6):1-12.

- [10] 钱浩宇, 李伟玮, 陈琳, 等. 建立均衡高质量健康群体是实现水稻高产优质协同的关键[J]. 中国稻米, 2025, 31(4): 13–18.
- [11] 叶苗, 毛雨欣, 张德海, 等. 高光效水稻品种的叶片和冠层生理生态特征及其氮素调控机制研究进展[J]. 中国水稻科学, 2024, 38(6): 617–626.
- [12] Yan J, Wu Q X, Qi D L, et al. Rice yield, water productivity, and nitrogen use efficiency responses to nitrogen management strategies under supplementary irrigation for rain-fed rice cultivation[J]. Agricultural Water Management, 2022, 263: 107486.
- [13] Wu W, Dong X O, Chen G M, et al. The elite haplotype OsGATA8-H coordinates nitrogen uptake and productive tiller formation in rice[J]. Nature Genetics, 2024, 56(7): 1516–1526.
- [14] 王伟露, 袁漫漫, 朱建国, 等. ERF3 促根突变体缓解高浓度 CO₂ 对梗稻植株氮吸收的负效应[J]. 生态环境学报, 2018, 27(7): 1203–1210.
- [15] 汪本福, 余振渊, 程建平, 等. 氮素对水稻产量和品质形成的影响研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2022, 41(1): 76–83.
- [16] 陈林, 王芬. 水稻光合特性研究综述[J]. 高原山地气象研究, 2010, 30(4): 89–92.
- [17] Makino A, Mae T. Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO₂[J]. Plant and Cell Physiology, 1999, 40(10): 999–1006.
- [18] Long S P, Zhu X G, Naidu S L, et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields[J]. Plant, Cell & Environment, 2006, 29(3): 315–330.
- [19] Bailey-Serres J, Parker J E, Ainsworth E A, et al. Genetic strategies for improving crop yields[J]. Nature, 2019, 575(7781): 109–118.
- [20] Makino A. Rubisco and nitrogen relationships in rice: leaf photosynthesis and plant growth[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2003, 49(3): 319–327.
- [21] Taylaran R D, Adachi S, Ookawa T, et al. Hydraulic conductance as well as nitrogen accumulation plays a role in the higher rate of leaf photosynthesis of the most productive variety of rice in Japan[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(11): 4067–4077.
- [22] Carriqui M, Cabrera H M, Conesa M A, et al. Diffusional limitations explain the lower photosynthetic capacity of ferns as compared with angiosperms in a common garden study[J]. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(3): 448–460.
- [23] 许振柱, 周广胜. 全球变化下植物的碳氮关系及其环境调节研究进展: 从分子到生态系统[J]. 植物生态学报, 2007, 31(4): 738–747.
- [24] 刘爽, 王庆贵. C₃ 植物叶片酶对氮添加的响应[J]. 世界生态学, 2021(2): 320–330.
- [25] 史作民, 唐敬超, 程瑞梅, 等. 植物叶片氮分配及其影响因子研究进展[J]. 生态学报, 2015, 35(18): 5909–5919.
- [26] 陈贵. 不同氮素形态及水分胁迫对水稻氮素与光合生理的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2007: 12–18.
- [27] Lawlor D W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(370): 773–787.
- [28] Sinclair T R, Horie T. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review[J]. Crop Science, 1989, 29(1): 90–98.
- [29] Zhong C, Jian S F, Huang J, et al. Trade-off of within-leaf nitrogen allocation between photosynthetic nitrogen-use efficiency and water deficit stress acclimation in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 135: 41–50.
- [30] 王晓琳. 氮素水平对烟草幼苗叶片光合特性的影响[D]. 北京: 中国农业科学院, 2019: 65–74.
- [31] 朱启林, 向蕊, 汤利, 等. 间作对氮调控玉米光合速率和光合氮利用效率的影响[J]. 植物生态学报, 2018, 42(6): 672–680.
- [32] Xia L Y, Jiang Y L, Kong W W, et al. Molecular basis for the assembly of Rubisco assisted by the chaperone Raf1[J]. Nature Plants, 2020, 6(6): 708–717.
- [33] Wang H, Yan X, Aigner H, et al. Rubisco condensate formation by CcmM in β -carboxysome biogenesis[J]. Nature, 2019, 566(7742): 131–135.
- [34] 李卫芳. 小麦 Rubisco 和 Rubisco 活化酶对光合作用的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2002: 44–48.
- [35] 曾晓鹏, 夏建荣. 光强对两种硅藻光合作用、碳酸酐酶和 Rubisco 活性的影响[J]. 水生生物学报, 2015, 39(2): 368–374.
- [36] Carmo-Silva E, Sharwood R E. Rubisco and its regulation – major advances to improve carbon assimilation and productivity[J]. Journal of Experimental Botany, 2023, 74(2): 507–509.
- [37] 张国, 王玮, 邹琦. Rubisco 活化酶的分子生物学[J]. 植物生理学通讯, 2004, 40(5): 633–637.
- [38] 张智胜, 朱国辉, 彭新湘. 优化碳同化实现作物高光效研究进展[J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(6): 69–77.
- [39] Ghannoum O, Evans J R, Chow W S, et al. Faster Rubisco is the key to superior nitrogen-use efficiency in NADP-malic enzyme relative to NAD-malic enzyme C₄ grasses[J]. Plant Physiology, 2005, 137(2): 638–650.
- [40] 梅杨, 李海蓝, 谢晋, 等. 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(2): 363–368.
- [41] Terashima I, Hanba Y T, Tholen D, et al. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis[J]. Plant Physiology, 2011, 155(1): 108–116.
- [42] 王乐乐, 王权, 黄亚茹, 等. 水稻叶片气孔导度及叶肉导度对干旱胁迫的响应机理研究进展[J]. 生命科学, 2022, 34(4): 448–458.
- [43] Wu A, Hammer G L, Doherty A, et al. Quantifying impacts of enhancing photosynthesis on crop yield[J]. Nature Plants, 2019, 5(4): 380–388.
- [44] 高冠龙, 张小由, 常宗强, 等. 植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展[J]. 生态学报, 2016, 36(6): 1491–1500.
- [45] Ocheltree T W, Nippert J B, Prasad P V V. Changes in stomatal conductance along grass blades reflect changes in leaf structure[J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(6): 1040–1049.
- [46] Ouyang W J, Struik P C, Yin X Y, et al. Stomatal conductance,

- mesophyll conductance, and transpiration efficiency in relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68(18): 5191–5205.
- [47] 秦伦. 影响光合作用中气孔导度的因素探秘[J]. *中学生物教学*, 2018(24): 56–57.
- [48] Wu L L, de Boer H J, Zhang Z X, et al. The coordinated increase in stomatal density and vein dimensions during genetic improvement in rice[J]. *Agronomy Journal*, 2020, 112(4): 2791–2804.
- [49] Li S, Hamani A K M, Zhang Y Y, et al. Coordination of leaf hydraulic, anatomical, and economical traits in tomato seedlings acclimation to long-term drought[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 536.
- [50] Xiong D L, Nadal M. Linking water relations and hydraulics with photosynthesis[J]. *The Plant Journal*, 2020, 101(4): 800–815.
- [51] 高春娟, 夏晓剑, 师恺, 等. 植物气孔对全球环境变化的响应及其调控防御机制[J]. *植物生理学报*, 2012, 48(1): 19–28.
- [52] 高静, 陈吉玉, 谭先明, 等. 光强对苗期大豆叶片水力导度及叶脉性状的影响[J]. *中国农业科学*, 2023, 56(22): 4417–4427.
- [53] 熊栋梁. 水稻叶片结构对水力导度与光合作用的影响及其机理[D]. 武汉: 华中农业大学, 2016: 47–49.
- [54] Yang Y H, Ma X L, Yan L, et al. Soil-root interface hydraulic conductance determines responses of photosynthesis to drought in rice and wheat[J]. *Plant Physiology*, 2023, 194(1): 376–390.
- [55] 巩晓颖, 马薇婷, 余咏枝, 等. 植物叶肉导度的测定方法及其研究进展[J]. *应用生态学报*, 2020, 31(6): 1882–1888.
- [56] 朱凯, 袁凤辉, 关德新, 等. 植物叶肉导度的测定及计算方法综述[J]. *应用生态学报*, 2019, 30(5): 1772–1782.
- [57] 韩吉梅, 张旺锋, 熊栋梁, 等. 植物光合作用叶肉导度及主要限制因素研究进展[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(8): 914–924.
- [58] Flexas J, Scoffoni C, Gago J, et al. Leaf mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance: an introduction to their measurement and coordination[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(13): 3965–3981.
- [59] Scaforo A P, von Caemmerer S, Evans J R, et al. Temperature response of mesophyll conductance in cultivated and wild *Oryza* species with contrasting mesophyll cell wall thickness[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34(11): 1999–2008.
- [60] 李勇, 彭少兵, 黄见良, 等. 叶肉导度的组成、大小及其对环境因素的响应[J]. *植物生理学报*, 2013, 49(11): 1143–1154.
- [61] Tosens T, Niinemets Ü, Westoby M, et al. Anatomical basis of variation in mesophyll resistance in eastern Australian sclerophylls: news of a long and winding path[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(14): 5105–5119.
- [62] 张璐, 杜相革. 植物水孔蛋白研究进展[J]. *植物科学学报*, 2014, 32(3): 304–314.
- [63] Perez-Martin A, Michelazzo C, Torres-Ruiz J M, et al. Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees; correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65(12): 3143–3156.
- [64] Huang X H, Wang Z X, Huang J L, et al. Mesophyll conductance variability of rice aquaporin knockout lines at different growth stages and growing environments[J]. *The Plant Journal*, 2021, 107(5): 1503–1512.
- [65] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1135–1153.
- [66] Onoda Y, Wright I J, Evans J R, et al. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum[J]. *New Phytologist*, 2017, 214(4): 1447–1463.
- [67] 宋贺, 于鸿莹, 陈莹婷, 等. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(6): 1861–1869.
- [68] 朱美齐, 王庆贵, 闫国永, 等. 植物叶和根经济谱的研究进展[J]. *环境保护前沿*, 2024, 14(1): 73–81.
- [69] Pan Y J, Cieraad E, Armstrong J, et al. Global patterns of the leaf economics spectrum in wetlands[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 4519.
- [70] Cui E Q, Weng E S, Yan E R, et al. Robust leaf trait relationships across species under global environmental changes[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 2999.
- [71] Huang L Y, Sun F, Yuan S, et al. Different mechanisms underlying the yield advantage of ordinary hybrid and super hybrid rice over inbred rice under low and moderate N input conditions[J]. *Field Crops Research*, 2018, 216: 150–157.
- [72] Mu X H, Chen Y L. The physiological response of photosynthesis to nitrogen deficiency[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 158: 76–82.
- [73] 林郑和, 陈荣冰, 陈常颂. 植物对氮胁迫的生理适应机制研究进展[J]. *湖北农业科学*, 2011, 50(23): 4761–4764.
- [74] 万雪冰, 王庆贵, 闫国永, 等. 天然次生林植物叶片生态化学计量特征及光合特性对长期N沉降的响应[J]. *植物研究*, 2019, 39(3): 407–420.
- [75] 陈懿, 尹鹏达, 陈伟, 等. 植物光合产物分配的机理模型的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2013, 49(5): 425–436.
- [76] 段英华, 张亚丽, 沈其荣, 等. 增硝营养对不同基因型水稻苗期氮素吸收同化的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(2): 160–165.
- [77] 戴廷波, 曹卫星, 荆奇. 氮形态对不同小麦基因型氮素吸收和光合作用的影响[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(6): 849–852.
- [78] 刘涛. 氮供应对油菜叶片氮形态分配与光合氮利用效率的影响机制[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018: 86–87.
- [79] 郑贝贝, 赵威, 刘松涛, 等. 不同新型尿素与普通尿素减氮配施对夏玉米氮利用、产量及土壤氮平衡的影响[J]. *江苏农业科学*, 2024, 52(2): 90–97.
- [80] 吴龙龙, 田仓, 张露, 等. 稻田水氮氧环境因子对水稻生长发育、光合作用和氮利用的调控研究进展[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(4): 1498–1508.
- [81] 安久海, 刘晓龙, 徐晨, 等. 氮高效水稻品种的光合生理特性[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2014, 42(12): 29–38, 45.
- [82] 陈天祥, 杨顺瑛, 王书伟, 等. 水稻氮素利用效率的基因型差异与调控途径[J]. *土壤*, 2022, 54(5): 873–881.