

水稻光合能力的高温稳定性评价指标与遗传分析

吴艳洪 李海霞 董红霞 曾汉来

华中农业大学农业部华中作物生理生态与栽培研究重点开放实验室, 武汉 430070

摘要 为了探讨一种简单适用的可用于水稻品种资源的光合速率高温稳定性评价指标,以指导水稻高温适应性研究和高光效生理育种,利用 CIRAS-I 型便携式光合测定系统,对不同类型水稻品种在武汉夏日高温和人工控制温度条件下的光合作用日变化进行了多年测定,并用光合高温稳定性较好的品种蜀恢 527 和稳定性较差的品种特粘占杂交 F₂ 群体对光合作用高温稳定性进行了遗传分析。结果表明:在自然高温条件下,09:00 与 13:00 的叶片净光合速率之差值能较好反映品种间光合高温稳定性差异,同时气孔导度、光合下降起点温度值也可作为参考指标;蜀恢 527/特粘占的 F₂ 群体各单株高温下光合速率下降值特性呈连续分布,但偏向高温稳定性好的亲本分布,表现为数量性状遗传特征。高温光合速率下降值、气孔导度和光合下降起点温度值可作为水稻光合高温稳定性的评价指标,在光合作用生理育种中,选用光合速率高温稳定性好的亲本,对后代在较高世代进行选择较为有效。

关键词 水稻; 光合作用高温稳定性; 评价指标; 光合“午睡”遗传

中图分类号 S 511.01 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2011)01-0008-05

水稻是世界上的主要粮食作物,水稻矮秆基因的利用和杂种优势利用使水稻产量取得了连续突破。在我国人口持续增长、人均耕地面积不断减少以及水资源不足的情况下,要满足我国的粮食需求,提高水稻单产将成为今后的主要目标。目前水稻的光能利用率还较低,通过提高光合作用效率来提高水稻产量仍有较大的潜力^[1-3],因此高光效育种是水稻生理育种的重要方向之一。

近十多年来全球“温室效应”的明显加剧,高温逆境对水稻产量与品质的影响受到广泛关注。叶片是水稻进行光合作用的主要器官,其高光合效率是保证水稻碳同化、提高光能利用率的基础,水稻生育中后期 3 片功能叶的光合能力对籽粒充实度和品质的提高有重要作用。从环境因素看,温度和光照是影响光合作用的主要生态条件,现有水稻品种在夏天午后高温或强光下光合速率会发生不同程度的下降,称为“光合午睡”现象,降低了光能利用和有机物合成与积累效率,对热带地区和我国长江中下游及华南稻区的水稻生产影响较大。

高光合效率的品种应具备较稳定的光合能力,

其光合速率对高温或强光表现相对钝感,光合“午睡”出现的光、温起点值要比一般品种高。因此,出现“光合午睡”的光温起点值高低可作为评价水稻品种光合能力的一个生理指标,可用于高光效水稻育种后代的筛选和评价。将高温适应性与高光效育种结合起来探求一种评价水稻高产稳产的选择指标是目前缺少研究的内容。在高光效生理育种工作中,要求对大量育种资源和后代材料进行快速、准确鉴定,对该性状的遗传特性研究,探索一些与光合作用稳定性直接相关的、更易于准确测定的间接性状和指标是非常重要的基础工作。尽管很多研究者针对该问题进行了大量探讨,但目前还没有一套简单适用的方法能有效应用于光合作用高温稳定性评价,笔者对此试图作一探索。

1 材料与方法

1.1 研究材料

选择在生产上具有代表性的不同类型籼稻恢复系、不育系和常规品种 30 余份,经初选确定新露 B (XLB)、绵恢 725、488、特粘占(TXZ)、白 01S、蜀恢

收稿日期:2010-06-25

基金项目:国家自然科学基金项目(30671273)和“973”计划(2008CB117006)

吴艳洪,硕士,研究方向:水稻遗传育种。E-mail: wyh8012@yahoo.com.cn

通讯作者:曾汉来,博士,教授,研究方向:水稻生理生化。E-mail: zenghl@mail.hzau.edu.cn

527、白 02S、培矮 64S 等 8 份作为研究材料。

1.2 研究方法

1) 不同水稻品种高温下的光合作用稳定性评价。为使不同生育期的品种能在同期进行测定, 分别于 2004 年和 2005 年的 5 月 1 日、10 日、20 日播种, 秧龄 25 d 时单株移栽于大田, 密度为 $16.7 \text{ cm} \times 20.0 \text{ cm}$, 常规水肥栽培管理。选 8 月上、中旬完全抽出展开的剑叶进行以下光合作用相关指标测定:

① 叶片光合速率日变化测定。在晴朗高温天气, 从 9:00 到 17:00 对供试材料进行不间断测定, 使同一材料测定间隔在 1.5~2.0 h 内, 测定部位为主茎剑叶距叶尖 1/3 至 1/2 处, 测定系统可同时测定出光合速率、蒸腾速率、细胞间隙 CO_2 质量分数、气孔导度、温度等参数。每个材料每次测定 6 株, 取平均值, 2 小区重复, 在 1 周内定株重复测定 2~3 d, 取平均值作为各品种各时间点的净光合速率值。光合测定系统为英国 PPS 公司的 CIRAS-I 型便携式光合速率测定仪。测定数据由系统自带数据传输处理软件导入电脑, 转换成 Excel 数表进行分析。

② 不同温度下的剑叶光合速率测定。在人工气候室 (Conviron PVG-36 型, 加拿大) 固定人工光照强度 (20 000 lx) 下在 3 h 以内调节温度自 28~40 °C 升温变化, 以叶表面实际温度为指标, 测定不同温度下的剑叶光合速率, 绘出光合速率与温度关系曲线图。

2) 光合作用高温稳定性的遗传分析。从光合日变化测定得到高温下光合速率下降显著的材料特籼占和光合作用较稳定的蜀恢 527 为亲本, 配置杂交组合蜀恢 527/特籼占, 得到 F_1 、 F_2 。按前述方法将 F_2 共 600 多株种植于大田, 在水稻成株期选择生育期基本一致的 333 株, 分别在 08:00-10:00 和 13:00-14:30 测定每一株的剑叶光合速率。为了保证测定条件的相对一致性, 每天只测定 100 株, 在 2 h 以内完成群体测定。以每株 09:00 与 13:00 的叶片净光合速率之差值为指标分析植株的比例, 进行光合速率稳定性的遗传分析。

3) 统计分析。运用 Excel 数据处理软件进行。

2 结果与分析

2.1 不同材料光合速率日变化及稳定性差异

根据剑叶光合速率日变化测定结果, 所有供试材料的剑叶光合速率在中午高温强光条件下都发生了明显的下降, 说明光合“午睡”现象在供试水稻品

种中普遍存在。不同材料光合“午睡”现象的程度不尽相同, 但其光合最低点多发生在 13:00 左右。各材料在 1 d 中最低光合速率持续时间有所不同, 其中蜀恢 527、白 01S、绵恢 725、XLB 的最低光合速率持续时间较短, 而 488、特籼占最低光合速率持续时间较长。图 1 为同一天测定的几种代表类型材料的光合速率日变化曲线。

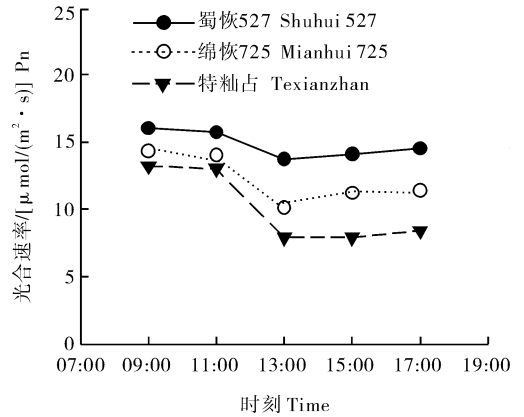


图 1 几个不同材料光合速率日变化

Fig. 1 The diurnal changes in Pn of different varieties

在中午高温强光条件下, 不同材料的光合速率下降幅度存在显著差异, 蜀恢 527、XLB、488、白 01S、白 02S、培矮 64S 等光合速率下降不显著, 而特籼占、绵恢 725 等下降显著 (表 1)。其中, 特籼占光合速率下降最显著, 13:00 比 09:00 下降幅度达 40%; 蜀恢 527 光合速率下降幅度最小只有 8.9%, 下降不显著。

2.2 水稻剑叶气孔导度的日变化

气孔导度的日变化与光合速率有相同的变化趋势, 在水稻光合速率比较旺盛的上午 09:00-11:00, 气孔导度也较大。而在中午光合速率下降时, 测定的气孔导度值也较小。下午随着温度的降低水稻叶片气孔导度又有上升的趋势 (表 2)。

根据本光合测定系统每次进行光合测定时自动给出的胞间 CO_2 质量分数值结果 (文中未显示), 其细胞间隙 CO_2 质量分数在不同时间相对较稳定, 即使是中午光合速率较低时, 其细胞间隙 CO_2 质量分数也依然保持较稳定的水平。空气相对湿度在水田条件下, 日变化差异较小。

2.3 不同温度下水稻剑叶光合速率的变化

选用净光合速率较高且高温下日变化较稳定的蜀恢 527 和光合速率相对较低且日变化较大的特籼占为材料, 在光照强度相同的不同温度下测定剑叶

表 1 不同材料光合速率在 09:00 与 13:00 的下降差异¹⁾

Table 1 The diversities of Pn depression in different materials from 09:00 to 13:00

指标 Index	蜀恢 527 Shuhui 527	白 01S Bai 01S	白 02S Bai 02S	培矮 64S Peiai 64S	新露 B XLB	绵恢 725 Mianhui 725	特粘占 Texianzhan	488
09:00 光合速率 Pn at 09:00/[$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	15.6±0.6	14.4±0.7	15.8±0.1	13.5±0.2	14.6±0.3	14.3±1.2	13.2±0.2	10.5±0.5
13:00 光合速率 Pn at 13:00/[$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	14.2±0.3	13.7±0.5	13.3±1.3	11.1±0.5	14.1±1.2	10.1±0.6	7.9±0.9	8.2±1.2
下降值 Depression value/%	8.97	4.86	15.82	17.78	3.42	29.37	40.15	21.90
F 值 F value	1.26	1.34	4.66	1.44	2.42	11.25*	11.78*	4.53

1) * 表示差异达显著水平($F_{0.05}=9.28, F_{0.01}=29.46$) * indicates the difference reached significant level ($F_{0.05}=9.28, F_{0.01}=29.46$).

表 2 不同时刻水稻剑叶气孔导度的变化

Table 2 The stomatal conductance (Sc) in flag leaf of

试验材料 Materials	rice at different time				
	9:00	11:00	13:00	15:00	17:00
蜀恢 527 Shuhui 527	506	533	316	327	456
白 01S Bai 01S	489	461	335	348	360
白 02S Bai 02S	381	359	312	354	331
新露 B XLB	416	402	373	389	417
绵恢 725 Mianhui 725	378	311	220	231	300
特粘占 Texianzhan	480	492	261	277	352
488	541	511	245	230	397

的光合速率,测得不同叶表面温度值下对应的净光合速率(图 2)。结果表明:光合速率明显受到温度的影响,人工生长箱中高于 32.0℃、叶表面实际温度大于 35.8℃时光合速率就开始下降。2 个材料发生光合下降时的起点温度值存在差异,特粘占在 36.7℃时光合速率明显下降,而蜀恢 527 在 37.8℃时才有明显下降。叶面温度在 37.8℃时 2 个材料光合作用下降到自然条件下测得的日变化最低点,达 42℃时净光合速率已降至极低水平。此结果说明,在没有强光照下,高温也可作为单一因子引起水稻光合速率下降。

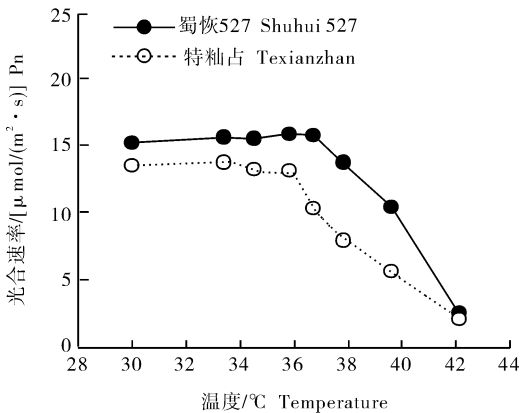


图 2 不同温度条件下水稻剑叶光合速率的变化
Fig. 2 Changes in Pn of the flag leaf under different temperature in rice

2.4 水稻光合速率稳定性的遗传分析

以 09:00 和 13:00 测定的剑叶净光合速率之差值作为光合稳定性指标,对蜀恢 527/特粘占的 333 株 F₂ 群体的单株进行测定。结果表明:F₂ 群体光合速率的下降值呈连续分布状态。光合速率下降值小于 10% 的有 28 株,占 F₂ 群体的比例为 8.4%;下降值为 10%~20% 的有 102 株,占 F₂ 群体的比例为 30.6%;下降值为 20%~30% 的有 97 株,占 F₂ 群体的比例为 29.1%。F₂ 中出现了下降值低于低值亲本蜀恢 527 和大于特粘占的单株。

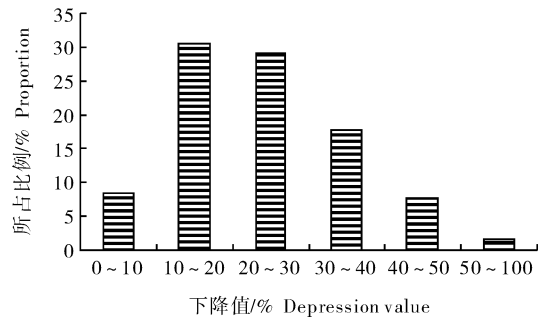


图 3 F₂ 单株光合速率下降值分布图

Fig. 3 Distributing chart of depression value of Pn per plant from F₂ population

F₂ 代光合速率下降分布曲线为单峰分布,与理论正态分布的适合性测验结果表明:其 χ^2 值为 14.51($\chi^2_{0.05}=16.92$),差异不显著,即 F₂ 光合速率的下降分布与理论正态分布相符合。

对 F₂ 单株光合速率下降值进行显著性检测,光合速率下降显著的有 91 株,下降不显著的为 242 株。其光合速率下降显著和不显著的比例接近 1:3。

对亲本(P₁、P₂)、F₁、F₂ 的光合下降表型值进行遗传决定系数估测为 54%,说明基因型对光合速率下降的影响作用是明显存在的。F₂ 偏向光合下降值低的亲本一侧分布。

3 讨论

作物的产量,包括根、茎、叶、种子等,其中只有5%~10%的物质来自根部吸收的营养物质,而90%~95%的物质则来自作物光合作用的产物。合理的水、肥管理也是通过改善作物的光合结构来增加作物产量,因而通过提高作物对光能的利用率来增加产量则是一切栽培、育种措施的目标^[4-5]。

3.1 关于水稻的光合作用“午睡”现象

植物光合生理学上一般认为植物发生光合“午睡”现象的主要原因是中午存在高温、强光、低湿和低CO₂质量分数的综合作用。在本研究条件下,空气中CO₂质量分数普遍偏高(大于340 μg/mg),且测定出细胞间CO₂质量分数的日变化较小,在水稻大田水体条件下冠层空气湿度均在水稻生长正常范围内,因此在正常大田生产条件下CO₂质量分数与空气相对湿度不是水稻发生光合“午睡”现象的主要因素。高温与强光照两因子中,本研究用稳定光强下的人工温度变化导致光合速率的变化,说明温度单因子可以导致水稻光合速率明显下降。自然条件下,高温、强光照二因子可起到相互加强的作用,引起光合速率下降。本研究还说明,气孔导度的变化可能是高温或强光引起光合速率下降的直接原因。因此,在对水稻的光合稳定性研究中,加强水稻对高温或强光照逆境的适应性是提高光合速率的主要因素。

3.2 关于水稻光合能力的高温稳定性评价指标

从多次光合速率测定的结果来看,水稻品种的光合下降特征和对高温强光的敏感性是一个比较稳定的性状,09:00和13:00的光合速率差值在品种间存在可重复的差异表现。这个指标也与光合速率下降的起点温度值有关,蜀恢527的光合速率明显下降温度要比特粘占高近2℃,表明蜀恢527具有较好的光合稳定性是由于其在自然条件下有较宽的温度适应范围。因此,可以将夏日高温强光的光合速率下降值作为一个简化实用的水稻品种光合能力高温稳定性评价指标。但光合速率的变化受到很多因素的影响,是一个瞬时变化的性状,在测定时要求严格掌握外部条件的相对一致性。

3.3 关于光合作用高温稳定性的遗传特性

多数研究结果认为,水稻杂种F₁的叶片光合速率或光合生产力高于亲本和常规品种^[6]。Mura-

varna等^[7]报道7个水稻品种的杂种F₁均存在光合速率的杂种优势,但因品种不同而不同。

刘振业等^[8]分析24个水稻品种正反交组合F₁光合速率的表现,发现差异较小,刘祚昌等^[9]和杜维广等^[10]对小麦、大豆的研究结果相似。因此,有理由认为水稻Pn的遗传主要受细胞核基因组控制,细胞质基因组虽有作用,但未表现出完全的细胞质遗传现象。多数学者认为,水稻、小麦、大豆的光合速率在F₂代的遗传分离中出现正向和负向超亲表现,呈正态分布,属数量遗传性状,受微效多基因控制,但也有试验结果表明Pn受主效基因遗传控制,如Hayashi等^[11]用日本水稻“中望新生”与美国品种“CP-SLO”杂交,F₂代Pn呈双峰分布,故认为净光合速率受主效基因控制。

从试验结果可以看出,在蜀恢527/特粘占杂交后代中光合速率下降性状是数量性状,但存在较明显的基因效应,且表观光合下降值偏向稳定性亲本分离。因此选用光合稳定性好的亲本,对于数量性状对其后代进行高世代选择应是有效的育种途径。由于光合作用特性是一复杂的基因与环境互作的性状,而本研究中供试材料仅为一个分析群体,因此还需扩大材料类型并严格保证群体测定的准确性,才有可能形成较为一致的认识。不同特定材料间的光合稳定性遗传可能是多样性的。

在高效生理育种工作中,要求对大量育种资源和后代材料进行快速、准确鉴定,因此探索一些与光合特性更直接相关的、更易于准确测定的间接性状和指标是十分必要的,本研究结果只能提供一种参考方法或思路。

参 考 文 献

- [1] 屠曾平,蔡惟涓,林秀珍,等.光抑制与水稻生产力[J].江苏农业学报,1990(6):1-15.
- [2] 屠曾平.水稻光合特性研究与高光效育种[J].中国农业科学,1997,30(3):25-28.
- [3] 焦德茂,李霞,黄雪清,等.不同高产水稻品种生育后期叶片光抑制、光氧化和早衰的关系[J].中国农业科学,2002,35(5):487-492.
- [4] 张建新.水稻的光合特性与高产育种途径探讨[J].福建稻麦科技,1998,16(4):7-9.
- [5] 朱雄涛,汪真.水稻高光效生理育种初探[J].福建稻麦科技,2003,21(6):14-17.
- [6] 李泽炳,肖翊华,朱英国.杂交水稻的研究与实践[M].上海:上海科学技术出版社,1997:25-60.
- [7] MURAYARNA S, MIYAZATV K, NOST A. Studies on mat-

- ter production of F_1 hybrid in rice. I. Heterosis in the single leaf photosynthetic rate [J]. *Japan J Crop Sci*, 1987, 56(2): 198-203.
- [8] 刘振业, 刘贞琦. 作物光合作用的遗传与育种研究进展[J]. 山地农业生物学报, 1991(2): 20-28.
- [9] 刘祚昌, 赖世登, 余彦波, 等. 小麦光合性状的遗传初步研究[J]. 遗传, 1980, 2(1): 29-32.
- [10] 杜维广, 张桂茹, 满为群, 等. 大豆高光效品种(种质)选育及高光效育种再探讨[J]. 大豆科学, 2001, 20(2): 110-115.
- [11] HAYASHI K, YAMAMOTO N. Genetic control for leaf photosynthesis in rice *Oryza sativa* L. [J]. *Japan J Breed*, 1977, 27(1): 49-56.

Genetic analysis and evaluation indexes for high temperature stability of photosynthesis in rice

WU Yan-hong LI Hai-xia DONG Hong-xia ZENG Han-lai

Key Laboratory of Huazhong Crop Physiology, Ecology and Production, Ministry of Agriculture, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract Simple and useful evaluation indexes for the high temperature stability of photosynthesis (HTSP) in different rice varieties was studied for screening and identifying germplasm resources and new variety breeding. The diurnal changes of photosynthesis were tested under high temperature both in natural and illuminating incubator conditions using CIRAS-I portable photosynthesis system. Meanwhile, the genetic characters of HTSP were analyzed using F_2 population derived from Texianzhan, a worse HTSP variety, and Shuhui 527, a better HTSP variety, respectively. The results showed that the difference value (D -value) of net photosynthetic rate (P_n) at 09:00 a. m and 13:00 p. m, as well as stomatal conductance (S_c), in flag leaf could be regarded as the evaluation indexes for high temperature stability of photosynthesis (HTSP) in the natural condition. The D -value of P_n of individual plant from F_2 population of Shuhui 527/Texianzhan showed a continuous distribution at 09:00 a. m and 13:00 p. m under high temperature. Based on the proportion of D -value of individual plant to population, 10%~30% accounted for the maximum part. In addition, the aptness test of D -value distribution curve and theoretic normal distribution of P_n in F_2 generation indicated that, the trait of midday depression in photosynthesis was inherited as quantitative character controlled by polygene, other than a simple qualitative character. It was suggested that the identification of and screening HTSP should be carried out in advanced generation populations.

Key words rice; high temperature stability of photosynthesis (HTSP); evaluation indexes; inheritance of midday depression in photosynthesis

(责任编辑:杨锦莲)