

## 热带远缘杂交水稻高光效后代在温带的光合特性观察

赵秀琴 赵明\* 陆军 肖俊涛 臧宁 孙传清

(中国农业大学作物学院, 北京 100094)

**摘要** 为了确定热带形成的水稻高光效材料在温带地区光合性能的表现, 本研究在北京地区对从热带地区(国际水稻研究所)筛选出的栽培稻与野生稻远缘杂交高光效后代材料 SHP1 (F<sub>2</sub> 代), SHP1-6 (F<sub>3</sub> 代), SHP1-8 (F<sub>3</sub> 代) 与亲本及另外 6 个栽培稻 (*Oryza sativa*) 品种, 4 个普通野生稻材料 (*O. rufipogon*) 进行了光合速率 ( $P_n$ )、比叶面积和 PS II 活性等相关性能的测定。结果表明在热带地区选出的高光效材料在温带同样表现出很高的光合速率, 其 3 个后代材料的光合速率均大于  $34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 其中 SHP1-8 比其父、母本分别高出 61.54, 23.53 个百分点, 并且明显高于其他所有供试栽培稻、野生稻。同时 3 个后代材料还表现出较高 PS II 活性 ( $F_v/F_o$ )、PS II 原初光能转化效率 ( $F_v/F_m$ ) 和相对较低的比叶面积 ( $SLA$ )。进一步研究还表明, 水稻叶片  $SLA$  与  $P_n$  存在负相关关系 ( $r^2 = -0.65$ ),  $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  与  $P_n$  的相关性较高 ( $r^2 = 0.85$ )。本研究证明了在热带地区获得栽培稻与野生稻的高光效杂种后代在温带也具有稳定的高光合特性。

**关键词** 水稻; 杂交; 光合速率; 比叶面积; 叶绿素荧光诱导动力学

中图分类号 S311; S330

## Research on Photosynthetic Characteristics at Temperate of Remote Crossing Progenies Which Present High Photosynthesis at Tropic

Zhao Xiuqin Zhao Ming Lu Jun Xiao Juntao Zang Ning Sun Chuanqing

(College of Crop Science, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

**Abstract** In order to understand the photosynthesis performance at temperate region of three high photosynthetic progenies selected from tropical region, net photosynthetic rate ( $P_n$ ), special leaf area ( $SLA$ ), and PS II reaction activity ( $F_v/F_o$ ) and photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) of progenies derived from distant cross—SHP1 (F<sub>2</sub> generation), SHP1-6 (F<sub>3</sub> generation), SHP1-8 (F<sub>3</sub> generation), their parents, other six cultivars and four accessions of *Oryza rufipogon* were measured. The result showed that the progenies also presented high  $P_n$  (photosynthetic rate) at temperate, the photosynthetic rate of three progenies are all above  $34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , which are higher than other all cultivars and wild rice materials markedly. The photosynthetic rate of SHP1-8 are as higher as 61.54, 23.53 percentage higher than female and male parents respectively. At same time, the  $F_v/F_o$ ,  $F_v/F_m$  of progenies were higher, but  $SLA$  was lower than other materials. Contrary to the performance at tropic, the photosynthetic of parent, *Azucena*, was higher than wild rice. More analysis showed that there were negative correlation between  $SLA$  and  $P_n$  ( $r^2 = -0.65$ ) and positive correlation between  $F_v/F_o$ ,  $F_v/F_m$  and  $P_n$  ( $r^2 = 0.85$ ). We concluded that the progenies with high photosynthetic rate at tropic also had the good stability of high photosynthetic capacity at temperate.

收稿日期: 2002-01-14

国家重点基础研究发展规划资助项目 (G1998010100)

\* 赵明, 教授, 博士生导师, 研究方向为作物光合生理。联系作者。北京圆明园西路 2 号

**Key words** rice; remote crossing; net photosynthesis; special leaf area; fluorescence induction kinetics

水稻从野生种向栽培种演化过程中遗传多样性也日渐减少,与近缘种 *Oryza rufipogon* 相比,栽培稻 *O. sativa* 的遗传多样性减少了 60%<sup>[1]</sup>。挖掘野生种资源进行有益性状的遗传改良一直倍受重视,利用野生资源进行水稻抗逆改善已取得重要进展<sup>[2]</sup>,但对野生稻光合性能资源的研究与利用目前还未引起足够重视。国内至今尚未发现有高光效野生稻资源的研究。日本 Yeo<sup>[3]</sup>对 20 个野生稻材料光合特性的研究说明野生稻材料中确实蕴藏有高光效基因。如果利用野生稻的高光效基因提高现有栽培种的光合速率从而提高产量,将为水稻的育种工作提供新的途径。

赵明等在热带地区 (RR I, 2000 年) 从栽培种与普通野生稻的杂种后代中筛选出高光效材料, F<sub>2</sub> 高光效植株光合速率比父母本显著增加,而且明显高于相同条件下其他高产现代品种,是玉米光合速率的 80% 以上,超高光合速率在 F<sub>3</sub> 代中也有表现<sup>[4]</sup>,为利用野生资源进行现代水稻品种的高光效育种提供了可能。

据前人研究<sup>[5,6]</sup>,水稻光合能力的表现是本身特性和生态条件共同作用的结果,确定从热带地区筛选出的高光效材料在温带地区的光合特性或适应性对利用这些材料在温带地区开展高光效育种工作十分重要。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料

供试材料野生稻 (*O. rufipogon*) 6 个品种 (Rampur 6, 105599, Nagesa 18, 105697, C/4, Jaw san 11), 栽培稻 (*O. sativa*) 7 个品种 (9311, 297, 培矮 64 (PAS), E32, 云恢, NPT, A zucena), 筛选的高光效杂种后代 3 个 (SHP1 F<sub>2</sub>, SHP1-6 F<sub>3</sub>, SHP1-8 F<sub>3</sub>), 野生稻和杂种后代来自于 RR I (国际水稻所), 栽培稻由中国农业大学水稻组提供。

### 1.2 测定项目和方 法

水稻秧苗于 2001-05-18 移栽,在中国农业大学科学园盆栽种植。每盆移栽 3 株幼苗。每个品种/材料 4 个重复。

**1.2.1 光合速率** 用 CAU 光合测定系统进行闭路方式测定水稻叶片光合速率。选择生长健壮的植株最上部完全展开叶测定,并标记,以便不同时期测定同一叶片。测定部位保证每次叶室夹在叶片的中部位置。测定日期为 06-26, 07-30, 08-24。测定条件: CO<sub>2</sub> 初始浓度为 290 mL · m<sup>-3</sup>, 光照强度为 1 000~ 1 100 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>。6 次重复。

**1.2.2 荧光诱导动力学** 用德国产的脉冲调制荧光仪 (Pulse Modulation Fluorometer, PAM Walz, Germany) 测定。测定标记叶片的荧光诱导动力学。测定的指标为 F<sub>o</sub> (固定荧光), F<sub>v</sub> (可变荧光), F<sub>m</sub> (最大荧光), F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> (原初光能转化效率), F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub> (PS II 潜在活性)。将叶片暗适应 20 min 后测定。测定日期在 07-30, 08-24 于光合速率之后叶片恢复 30 min 测定。6 次重复。

**1.2.3 比叶面积 (SLA) 的测定方 法** 用美国 Li-Cor 公司生产的叶面积仪 (LI-3000 Portable Area Meter) 测定植株叶面积。测定标记叶片的叶面积。测定日期为 08-24。比叶面积是单位重量叶片的面积。3 次重复。结合一些幼苗在温室的测定结果做比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 光合速率的比较

研究表明(表 1), 3 个高光效后代材料的光合速率在温带表现稳定。高光效杂种后代的  $P_n$  均大于  $34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 极显著高于除普通野生稻 C/4 外的所有材料。另一方面, 与其他测定品种或材料相比, 杂种后代的 3 次测定结果比较接近,  $P_n$  相对稳定, 均维持在较高水平。这个结果表明高光效杂种后代在较大的生育期范围内均对温带环境有良好的适应性, 或者是光合功能持续期较长, 是较好的育种材料。

表 1 供试材料不同时期的光合速率

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

品种/材料		06-26	07-30	08-26	平均( $\alpha=0.05$ )	RR I*
栽培稻	9311	35.8±1.2	25.0±2.4	20.6±1.2	27.1 e	
	297	35.8±2.1	22.6±1.6	20.0±1.3	26.1 ef	
	PA S	34.1±3.3	29.4±1.4	29.5±1.5	31.0 c	
	E32	33.6±2.5	21.9±2.3	21.5±2.4	25.7 f	
	云恢	23.1±1.8	17.0±1.3	16.1±2.1	18.7 h	
	NPT	22.4±1.4	14.3±1.4	15.9±1.6	17.5 h	
	A zucena	34.6±1.2	23.0±1.6	28.7±1.8	28.7 d	19.1*
野生稻	Rampur 6	22.2±1.6	16.1±2.3	27.6±1.5	22.0 g	26.8*
	105599	13.3±3.1	11.3±1.4	18.2±2.4	14.3 i	
	Nagesa 18	24.1±1.4	19.4±1.4	32.1±2.3	25.2 f	
	105697	21.7±2.7	17.4±0.8	28.4±2.1	22.5 g	
	C/4			33.0±1.6	33.0 bc	
杂种后代材料	SHP1(F <sub>2</sub> )	35.6±1.6	34.0±1.3	32.6±1.9	34.0 b	42.2*
	SHP1-6(F <sub>3</sub> )	36.4±1.5	35.1±1.5	32.6±1.5	34.7 a	
	SHP1-8(F <sub>3</sub> )	38.2±2.1	34.9±2.1	33.3±2.4	35.5 a	

\* 为热带(RR I)测定的平均值

光合速率测定结果还表明(表 1), 在温带父本野生稻与杂种后代的光合速率比在热带均表现出不同程度的降低, 但母本的光合速率却显著增加, 明显高于父本, 而在热带, 野生稻父本的光合速率显著高于栽培稻, 这可能是 A zucena 的光合能力可能受热带高温高光强以及光质等生长环境的影响, 限制了 A zucena 光合机构功能的充分发挥, 形成了所谓的光抑制现象。

同时通过对光合速率测定值分析, 可以看出无论在温带还是热带, F<sub>2</sub>, F<sub>3</sub> 代的高光效株都表现出明显的杂种优势, 光合速率表现了明显的超亲性: SHP1(F<sub>2</sub>) 的  $P_n$  平均分别比父本、母本高 54.54 和 18.46 个百分点, 而 SHP1-8 比父母本分别增加了 61.36 和 23.69 个百分点。该结果同时表明高光效性状可以在后代中遗传。

此外, 在光合测定的比较分析中, 普通野生稻 C/4 和栽培稻培矮 64s 也表现出较高的光合特性, 这为高光效育种提供了重要的基础。

### 2.2 高光效材料具有较高的 PS II 活性和 PS II 原初光能转化效率

3 个杂种材料及亲本的荧光动力学 2 次测定结果表明(表 2): 筛选出的 3 个高光效杂种后代材料无论是 PS II 活性还是 PS II 原初光能转化效率都显著高于双亲。在温带尤其对父本普通野生稻优势更为明显。如与普通野生稻相比, 07-26 的测定值显示 SHP1, SHP1-6, SHP1-8 的  $F_v/F_o$  比值分别高出 44.88%, 51.03%, 47.57%, 而  $F_v/F_m$  则分别高出 10.71%, 11.82%, 10.85%。 $F_v/F_o$  与  $F_v/F_m$  高, 说明高光效杂种后代的叶绿体蛋白中的捕光色素蛋

白复合体捕获的光能迅速传递给反应中心,在反应中心以高效率转化为生物化学能。这个特性也是解释作物高光合速率的生理特点之一。从杂种后代与双亲  $P_n$  差异显著性分析可以知道,杂种后代与双亲的 PS II 活性和 PS II 原初光能转化效率差异均达到极显著水平 ( $P = 0.05$ )。

表 2 不同水稻品种、材料的 PS II 活性和 PS II 原初光能转化效率及其与  $P_n$  的相关性

品种/材料	07-30		08-24		
	PS II 活性 ( $F_v/F_o$ )	PS II 原初光能转 化效率( $F_v/F_m$ )	PS II 活性 ( $F_v/F_o$ )	PS II 原初光能转 化效率( $F_v/F_m$ )	
野生稻	Nagesa 18	2.69 ± 0.078	0.71 ± 0.025	3.69 ± 0.027	0.77 ± 0.001
	Rampur 6	2.71 ± 0.071 c	0.72 ± 0.024 c	4.45 ± 0.024 c	0.81 ± 0.031 c
	105599	3.14 ± 0.048	0.76 ± 0.023	4.49 ± 0.036	0.81 ± 0.026
	105697	2.62 ± 0.003	0.75 ± 0.036	4.43 ± 0.012	0.81 ± 0.002 c
栽培稻	A zucena	3.60 ± 0.124 b	0.78 ± 0.024 c	4.47 ± 0.021 b	0.81 ± 0.021
	云恢	2.93 ± 0.013	0.75 ± 0.021	3.61 ± 0.035	0.77 ± 0.012
	E32	3.35 ± 0.021	0.77 ± 0.032	4.37 ± 0.034	0.81 ± 0.001
	297	3.28 ± 0.017	0.77 ± 0.038	3.92 ± 0.026	0.78 ± 0.031
	9311	3.82 ± 0.015	0.78 ± 0.045	4.02 ± 0.037	0.79 ± 0.024
	PA S	3.81 ± 0.061	0.79 ± 0.035	4.18 ± 0.029	0.80 ± 0.006
	NPT	2.65 ± 0.025	0.70 ± 0.012	3.50 ± 0.014	0.77 ± 0.005
	杂种后代	SHP1	3.93 ± 0.031 a	0.80 ± 0.019 b	4.75 ± 0.029 a
SHP1-6	4.09 ± 0.025 a	0.80 ± 0.015 a	4.79 ± 0.030 a	0.82 ± 0.021 b	
SHP1-8	4.01 ± 0.016 a	0.80 ± 0.017 a	4.86 ± 0.021 a	0.82 ± 0.031 a	
$r^2$	0.896 5*	0.851 1*	0.889 8*	0.873 5*	

从表中数据显示的相关性分析结果可以看出,PS II 活性和 PS II 原初光能转化效率与水稻叶片净光合速率之间存在显著的正相关关系,与 PS II 活性、PS II 原初光能转化效率相关系数分别平均为  $r^2 = 0.89^*$ ,  $r^2 = 0.86^*$ 。

### 2.3 光合速率与比叶面积显著相关

对比叶面积的研究结果表明(表 3),光合速率与比叶面积之间负相关,  $r^2 = 0.65$ , 与前人的

表 3 不同水稻材料的  $P_n$  与 SLA 关系

种植方式	品种/材料	SLA $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$	$P_n$ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$r^2$
田间种植	A zucena	57.14	27.9 ± 1.3	$y = -2.870 5x - 11.976$ $r^2 = 0.652 2$
	PA S	67.11	21.5 ± 1.6	
	E32	62.74	21.5 ± 2.1	
	105599	84.03	18.2 ± 2.3	
	Ramper 6	63.69	27.6 ± 1.6	
	105679	66.67	28.4 ± 1.5	
	SHP1	55.56	32.6 ± 1.9	
	SHP1-6	55.22	32.6 ± 1.4	
	SHP1-8	60.19	33.3 ± 2.1	
温室种植	HP2-2-2	92.52	18.5 ± 2.3	$y = -2.262 6x - 4.218 5$ $r^2 = 0.646 5$
	SHP1-6	77.52	19.0 ± 1.5	
	105599	103.58	12.3 ± 2.4	
	Ramper 6	103.61	16.1 ± 2.1	
	Jaw san 11	107.58	14.9 ± 1.6	

结果相同<sup>[7]</sup>。研究认为比叶面积小的叶片相对比较厚,而厚叶中N素、RuBP羧化酶和叶绿素等含量较高。尽管叶绿素含量与 $P_n$ 之间的相关性目前还存在争议<sup>[8,9]</sup>,但叶氮含量与RuBP羧化酶 $P_n$ 的正相关性已有大量文献报道<sup>[10]</sup>,所以SLA小的叶片光合速率比较高这个现象比较容易理解。

### 3 结论与讨论

如何从野生稻中挖掘在栽培稻中已丢失或削弱了的优良基因是当前水稻资源研究的热点之一<sup>[11]</sup>。本研究结果证明,通过远缘杂交可以找回优良性状基因。

通过远缘杂交不仅使栽培稻与野生稻的杂种后代成功地获得了野生稻的高光效特性,光合速率表现出显著的杂种优势,并且有广泛适应性,在热带地区通过栽培稻与野生稻杂交筛选出的高光效后代在温带地区仍可保持稳定的高光合速率,在温带光合速率均高于 $34 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,证明了高光效杂交材料的广泛适应性,而热带推广栽培种*A. zuzena*在温带地区的光合速率高于热带,推断是热带高温高光强的环境对其造成了一定程度的光抑制,温带条件下更有利于其光合机构功能的发挥。因此猜测,这个栽培品种不仅可以在温带推广,而且或许还会由于其光合速率的增加而提高产量。

近年来,水稻高光效育种工作的较大突破是成功转入玉米C4光合作用关键酶PEP羧化酶、PPDK基因,进而促进了水稻光合性能的增强<sup>[12]</sup>。但是,C3与C4光合途径与植物解剖结构密切相关,而且C4途径的高效运转是多种酶协同作用的综合结果,因此通过转入某些C4光合酶基因提高光合还面临着许多要解决的问题。但是本研究发现利用野生稻资源可以较为快捷地引入高光效特性,而且野生稻是C3植物,不存在转C4基因存在的困难。因此,利用野生资源提高水稻光合速率是一个非常值得研究的方向。

本研究表明比叶面积与光合速率之间负相关,但赵明等在热带地区的研究表明比叶面积与光合速率之间没有相关性,陈温福等<sup>[13]</sup>通过研究认为比叶面积与光合速率正相关。结合前人研究结果,认为比叶面积与光合速率的关系是多种影响因素共同作用的结果,存在着复杂的关系。作物的光合速率受RuBP羧化酶、PEP羧化酶等光合酶,叶氮含量,以及影响气孔导度的叶片气孔结构,叶肉细胞排列疏松程度,维管束结构等多种因素的影响,但这些因素与比叶面积的关系有不同,比叶面积大的叶片叶肉细胞少,细胞间隙较发达,叶肉阻力小,气孔导度大,有利于气孔、水分快速交换,促进光合的进行,同时比叶面积大的叶片相应的蛋白质含量少,叶氮、碳同化酶含量也少,不利于光合的进行。所以在不同生长条件下,不同材料得到的比叶面积与光合速率的关系不同可能是因为影响光合速率和比叶面积的多种因素作用所占比重不同所致。

*O. rufipogon*在育种工作中的意义已为众多育种家认识,据报道中国水稻研究所正在对*O. rufipogon*的高产贡献基因做QTL分析<sup>[14]</sup>,但未见对野生稻高光效资源利用的报道,目前的高光效育种工作基本还集中在栽培稻之间的杂交优势利用上<sup>[15]</sup>,本研究及其相关工作将为水稻的高光效育种工作开辟新的途径。

### 参 考 文 献

1 孙传清,王象坤,吉村淳,岩田伸夫. 普通野生稻与亚洲栽培稻遗传多样性的研究. 遗传学报, 2000, 27

- (3): 227~ 234
- 2 钟代彬, 罗利军, 应存山 野生稻有利基因转移研究 中国水稻科学, 2000, 14(2): 103~ 106
  - 3 Yeo M E, Yeo A R, Flowers T J. Photosynthesis and photorespiration in the genus *Oryza*. J Exper Botany, 1994, 45(274): 553~ 560
  - 4 Zhao M ing Selecting and Characterizing High-Photosynthesis Plants of *O. sativa* × *O. rufipogon* progenies Rice science for a Better World, 4<sup>th</sup> Conference of the Asian Crop Science Association (ACSA). April 24 ~ 27, 2001 Manila, Philippine
  - 5 吴妙森 我国野生稻资源目前研究的主要进展 见: 吴妙森 野生稻资源研究论文选编 北京: 中国科技出版社 1989 126~ 128
  - 6 李明启, 吕章荣, 邓向前 野生稻和栽培稻的光合作用和叶绿素含量的比较研究 植物生理学报, 1984, 10(4): 333~ 338
  - 7 广东农科院水稻高光效育种组 水稻高光效品种的光合特性及产量研究 植物生理学报, 1984, (1): 15~ 17
  - 8 蔡淮涓, 冯红鹰, 屠曾平 叶片含氮量、叶绿素含量与光合速率及其光强度的关系 广东农业科学, 1988, (4): 10~ 12
  - 9 Maizumi N, Uada H, Nakamoto H. Changes in the rate of photosynthesis during grain filling and the enzymatic activities associated with the photosynthetic carbon metabolism in rice panicles Plant and Cell Physiol, 1990, 36(1): 835~ 843
  - 10 蒋德安, 陆庆, 翁晓燕 水稻剑叶衰老期 Rubisco 羧化酶对 Rubisco 活力和光合速率的调节 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2000, 26(2): 119~ 124
  - 11 李晨 栽培稻与野生稻的分类性状和农艺性状 QTL 定位: [学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2000
  - 12 Ku M S B, Ranade D C U. Photosynthetic performance of transgenic rice plants overexpressing Maize C4 photosynthesis enzymes Redesigning rice photosynthesis to increase yield IRR I Elsevier Science Press, 2000, 193~ 203
  - 13 陈温福, 徐正进, 张龙步, 等 水稻叶片气孔导度密度与气体扩散阻力和净光合速率关系的比较 中国水稻科学, 1990, 4(4): 163~ 168
  - 14 Xiao J H, Grandillo S Genes from wild rice improving yield Nature, 1996, 384(21): 223~ 224
  - 15 卢荣禾, 余辉 水稻品种 Lamont 和七桂早光抑制特性的比较研究 中国水稻科学, 1998, 12(2): 125~ 128