

魏晓东, 张亚东, 宋雪梅, 等. 南粳 3908 生育后期剑叶 PS II 荧光日变化特性及叶绿体超微结构观察[J]. 江苏农业学报, 2022, 38(6): 1441-1452.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.06.001

# 南粳 3908 生育后期剑叶 PS II 荧光日变化特性及叶绿体超微结构观察

魏晓东<sup>1</sup>, 张亚东<sup>1</sup>, 宋雪梅<sup>1,2</sup>, 陈涛<sup>1</sup>, 朱镇<sup>1</sup>, 赵庆勇<sup>1</sup>, 赵凌<sup>1</sup>, 路凯<sup>1</sup>, 梁文化<sup>1</sup>, 赫磊<sup>1</sup>, 黄胜东<sup>1</sup>, 谢寅峰<sup>2</sup>, 王才林<sup>1</sup>

(1.江苏省农业科学院粮食作物研究所/江苏省优质水稻工程技术研究中心/国家水稻改良中心南京分中心, 江苏 南京 210014; 2.南京林业大学/南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037)

**摘要:** 为了探明高产优良食味梗稻的光合特性和优势, 总结其高产规律, 以南粳 5055、淮稻 5 号为对照, 研究南粳 3908 从孕穗期到花后 35 d 剑叶 SPAD 值、净光合速率及孕穗期、花后 21 d、花后 35 d 剑叶光系统 II (PS II) 在不同时间段的光化学特性、核心天线蛋白表达量变化、叶绿体超微结构特性等。结果表明, 南粳 3908 剑叶具有持续较长时间的高净光合速率, 剑叶 PS II 光化学活性与南粳 5055 相当, 显著高于淮稻 5 号, 其光系统核心天线蛋白的调节能力优于对照品种, 叶绿体中类囊体基粒的垛叠程度较高, 叶绿体膜脂的过氧化程度较轻, 结构相对稳定。由于南粳 3908 具有较强的 PS II 光化学活性、稳定的光合蛋白及叶绿体结构, 光合性能优良, 可为籽粒灌浆提供充足的光合产物。

**关键词:** 梗稻; PS II; 荧光特性; 叶绿体; 超微结构

**中图分类号:** S511.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2022)06-1441-12

## Diurnal variation of PS II fluorescence and chloroplast ultrastructure in flag leaves of Nanjing 3908 at the late growth stage

WEI Xiao-dong<sup>1</sup>, ZHANG Ya-dong<sup>1</sup>, SONG Xue-mei<sup>1,2</sup>, CHEN Tao<sup>1</sup>, ZHU Zhen<sup>1</sup>, ZHAO Qing-yong<sup>1</sup>, ZHAO Ling<sup>1</sup>, LU Kai<sup>1</sup>, LIANG Wen-hua<sup>1</sup>, HE Lei<sup>1</sup>, HUANG Sheng-dong<sup>1</sup>, XIE Yin-feng<sup>2</sup>, WANG Cai-lin<sup>1</sup>

(1. Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/Jiangsu High Quality Rice Research and Development Center/Nanjing Branch of China National Center for Rice Improvement, Nanjing 210014, China; 2. Nanjing Forestry University/Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing 210037, China)

**Abstract:** In order to find out the photosynthetic characteristics and advantages of *japonica* rice with good taste and high yield and summarize its high-yield law, Nanjing 5055 and Huaidao 5 were used as controls, the SPAD value and net photosynthetic rate of flag leaf from booting stage to 35 days after flowering, and the photochemical characteristics, expression

of core antenna protein and chloroplast ultrastructure of sword leaf photosystem II (PS II) of Nanjing 3908 at booting stage, 21 days after flowering and 35 days after flowering were studied. The results showed that the flag leaf of Nanjing 3908 had high net photosynthetic rate for a long time, the photochemical activity of PS II in flag leaf was equivalent to that of Nanjing 5055, which was significantly higher than that of Huaidao 5. The regulation ability of core anten-

收稿日期: 2022-04-04

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-01-67); 江苏省重点研发计划项目 (BE2021301); 江苏省科技服务专项 [KF(20)1001]; 江苏省种业创新基金项目 (PZCZ201703)

作者简介: 魏晓东 (1981-), 女, 湖北随州人, 博士, 副研究员, 研究方向为水稻遗传育种。 (Tel) 025-84390311; (E-mail) weiyin-glin@163.com

通讯作者: 王才林, (Tel) 025-84390317; (E-mail) clwang@jaas.ac.cn

na protein of photosystem was better than that of controls. The stacking degree of thylakoid grana in chloroplast was higher, the degree of membrane lipid peroxidation of chloroplast was lighter, and the structure was relatively stable. Because Nanjing 3908 has strong PS II photochemical activity, stable photosynthetic protein and chloroplast structure, and excellent photosynthetic performance, it can provide sufficient photosynthetic products for grain filling.

**Key words:** japonica rice; PS II; fluorescence characteristic; chloroplast; ultrastructure

水稻是中国重要的粮食作物,江苏省是中国粳稻主产省之一,全省粳稻种植面积达 $2 \times 10^6 \text{ hm}^2$ 以上,仅次于黑龙江省,占全国粳稻总种植面积的 22%左右;粳稻年产量约为 $1.7 \times 10^7 \text{ t}$ ,约占全国粳稻总产量的 24%,在保障江苏省乃至中国粮食安全中的地位举足轻重<sup>[1-2]</sup>。进入 21 世纪以来,江苏省水稻育种目标从高产向优质转变,加上高质高效配套栽培新技术的应用,江苏省水稻品种的产量、抗性和品质都有了较大提升,尤其是粳稻品种的食味品质得到显著改良,育成了一批产量潜力大、食味品质好的粳稻品种<sup>[3-7]</sup>。南粳 3908 是江苏省农业科学院粮食作物研究所利用南粳 5055 的自然变异植株,进行多代农艺性状选择及食味品质、穗颈瘟抗性分子标记辅助筛选技术,于 2013 年育成的一个综合性状好、产量潜力大、食味品质优的早熟晚粳稻新品种。南粳 3908 与南粳 5055 一样,直链淀粉含量低,制成的米饭口感软糯,润滑,富有弹性,冷不回生,食味极佳,该品种大穗大粒,丰产性好,穗颈瘟抗性得到改良。2019、2020 年农业农村部组织专家对南粳 3908 百亩方进行了实产验收,单产都超过 $11\,700 \text{ kg/hm}^2$ ,达到了“超级稻”的产量标准,2021 年,南粳 3908 通过农业农村部的超级稻认定。

水稻产量的形成是水稻叶片通过光合作用固定 $\text{CO}_2$ 合成光合产物的结果。水稻产量的 60%~80% 来自水稻抽穗后叶片光合作用形成的光合作用产物<sup>[8]</sup>。叶绿素荧光是决定光合效率的主要因素,研究光合效率有多种方法,其中通过无损检测植物光合作用的能量吸收、传递、耗散和分配是目前研究叶绿素荧光动力学过程最先进的方法,通过叶绿素荧光方法可以诊断光合结构的运转状况<sup>[9]</sup>。作物叶绿素荧光参数在不同品种间的差异归根结底是由基因型不同造成的。因此,通过叶绿素荧光分析,可以测定叶片的光合效率,从而为选育、鉴定高光效优良品种提供依据<sup>[10]</sup>。水稻在灌浆期经常遭受高温强光天气,而植物在正午强光下会发生光合午休现象,检测水稻剑叶 1 天中不同时间段的叶绿素荧光的变化及光系统 II (PS II) 核心蛋白质表达量的变化,能够

准确反映水稻植株光系统的性能特点。而叶绿素荧光动力学特性与叶绿体的超微结构有直接关系。但是,目前有关高产粳稻 PS II 荧光特性及其与叶绿体超微结构关系的报道不多。因此,本研究以超级稻品种南粳 3908 及其亲本南粳 5055 和生产上大面积种植的淮稻 5 号为材料,研究其孕穗期到花后 35 d 剑叶光合作用及荧光的日变化特性、光系统 II 反应中心蛋白质 CP43、CP47 的表达变化及叶绿体结构,解析南粳 3908 高产的光合生理机制,以为高产优质水稻品种的选育提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试品种与试验设计

试验材料为江苏省农业科学院粮食作物研究所选育的超级稻品种南粳 3908,以南粳 5055 及江苏省大面积推广的广适性水稻品种淮稻 5 号为对照。南粳 5055 既是南粳 3908 的亲本,又是江苏省生产上大面积种植的晚粳稻品种,生育期与南粳 3908 相同,是 2014 年原农业部确认的超级稻品种<sup>[11]</sup>。

本试验于 2020~2021 年在江苏省农业科学院粮食作物研究所南京试验基地进行。每年 5 月 18 日播种,浸种催芽后用塑料盘育秧,6 月 18 日移栽,按随机区组设计,共设 3 次重复,每个小区共 9 行,每行 20 穴,每穴栽 2 苗,行株距 $30 \text{ cm} \times 13 \text{ cm}$ 。施纯氮 $270.0 \text{ kg/hm}^2$ ,基肥:分蘖肥:穗肥按照 4:3:3 质量比施用。基肥用 $525.0 \text{ kg/hm}^2 \text{ N-P}_2\text{O}_5\text{-K}_2\text{O}$ (质量比 20:12:16)复合肥,分蘖肥分 2 次施用,移栽后 7 d 施 $112.5 \text{ kg/hm}^2$ 尿素,再过 7 d 追施 $75.0 \text{ kg/hm}^2$ 尿素。穗肥分 2 次施用,在倒 4 叶刚长出时施 $225.0 \text{ kg/hm}^2 \text{ N-P}_2\text{O}_5\text{-K}_2\text{O}$ (质量比 20:12:16)复合肥,10 d 后追施 $75.0 \text{ kg/hm}^2$ 尿素。在水分管理方面,除了移栽后 7 d、孕穗至扬花阶段浅水灌溉外,其余时间均采用干湿交替的湿润灌溉方式。病虫害防治方法与生产大田相同。

### 1.2 测定项目

1.2.1 产量性状的测定 水稻成熟后,在每个小区

第 3 行、第 7 行两头第 3 穴开始各取 5 穴植株样品,带回室内自然风干后考种。测定项目包括每穴穗数、每穗实粒数、每穗空瘪粒数、结实率、千粒质量和每穴产量。将各小区稻谷全部收获后晒干,称质量并测定小区产量,折算成单位面积产量。

**1.2.2 叶片净光合速率的测定** 每个品种的植株在剑叶抽出时挂牌标记,选择同一天抽出的主茎剑叶,分别在每个品种的孕穗期(开花前 7 d)、开花期与花后 7 d、14 d、21 d、28 d、35 d 晴天的 09:00–10:00 采用美国 Li-6400 便携式光合测定仪测定各品种剑叶上部 1/3 处的叶片净光合速率,测定时使用红蓝光光源,光量子通量密度为  $1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,每次随机测定 10 张剑叶,每张叶片重复测定 3 次。

**1.2.3 叶片荧光参数的测定** 光合色素的测定用 SPAD 仪,每个小区测定 10 张剑叶,每张剑叶测定 5 个不同部位。用 Handy-PEA 连续激发式荧光仪(Hansatech, UK)活体测量并快速得出叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P 荧光诱导曲线)。每个品种分别在孕穗期、开花期与花后 7 d、14 d、21 d、28 d、35 d 的 08:00、12:00、18:00 进行叶绿素荧光测定。测定前将叶片暗适应 20 min,然后暴露在饱和脉冲光下[光照度为  $3\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ],测得荧光曲线。每个重复测定 10 次。得到的荧光曲线利用 JIP-test 进行分析,荧光参数参照 Strasser 等<sup>[12-13]</sup>的方法计算。

**1.2.4 蛋白质表达的测定** 分别于花后 21 d 和花后 35 d 08:00、12:00、18:00 取各品种剑叶迅速冻于液氮中,保存于  $-80\ ^\circ\text{C}$  冰箱中用于后续膜蛋白提取和蛋白质免疫印迹试验。蛋白质提取和免疫印迹试验方法参

照文献[14]。用化学发光成像仪(Tannon)检测,用 Image J 软件采集信号,重复测定 3 次。

**1.2.5 叶绿体超微结构的观察** 分别于花后 21 d、35 d 09:00 取各品种剑叶上端 1/3 处叶片,然后用刀片切成 0.1 cm 大小的组织,再用  $4\ ^\circ\text{C}$  4%戊二醛进行固定抽气,于  $4\ ^\circ\text{C}$  保存备用。观察前用  $0.1\ \text{mol/L}$  磷酸缓冲液浸洗 3 次,每次 15 min。样品经丙酮脱水、树脂包埋、切片、染色后用透射电子显微镜(Hitachi TEM 7650, 日本日立高新技术公司产品)观察。

### 1.3 数据分析

用 Excel 2016 处理数据,用 PEA Plus V1.10 对荧光参数进行处理和计算,用 SPSS 25.0 进行方差分析,用最小显著性差异法(LSD)进行多重比较,用 Excel 作图。

## 2 结果与分析

方差分析结果表明,2020、2021 年供试品种的产量和产量性状、干物质质量及光合性状在品种间都有显著差异,且品种间的变化趋势一致,年份间和年份与品种间的互作效应都不显著。因此取 2 年数据的平均值进行多重比较分析。

### 2.1 南粳 3908 及对照间产量性状的差异

由表 1 可知,在穗数方面,淮稻 5 号显著多于南粳 3908、南粳 5055;在每穗粒数方面,南粳 3908、南粳 5055 均显著多于淮稻 5 号,南粳 3908 和南粳 5055 间无显著差异;结实率表现出与每穗粒数相似的趋势;在千粒质量方面,南粳 3908 显著高于南粳 5055、淮稻 5 号;在每穴粒质量、产量方面,排序均为南粳 3908>南粳 5055>淮稻 5 号。

表 1 供试品种的产量性状

Table 1 Yield traits of the tested varieties

品种	穗数 ( $\times 10^4$ , $1\ \text{hm}^2$ )	每穗粒数 (粒)	结实率 (%)	千粒质量 (g)	每穴粒质量 (g)	产量 ( $\text{kg}/\text{hm}^2$ )
南粳 3908	284.8b	137.3a	95.0a	27.2a	30.1a	11 524.8a
南粳 5055	279.6b	133.2a	92.6a	25.6b	29.7b	10 621.8b
淮稻 5 号	326.4a	118.8b	84.2b	25.7b	24.1c	9 760.5c

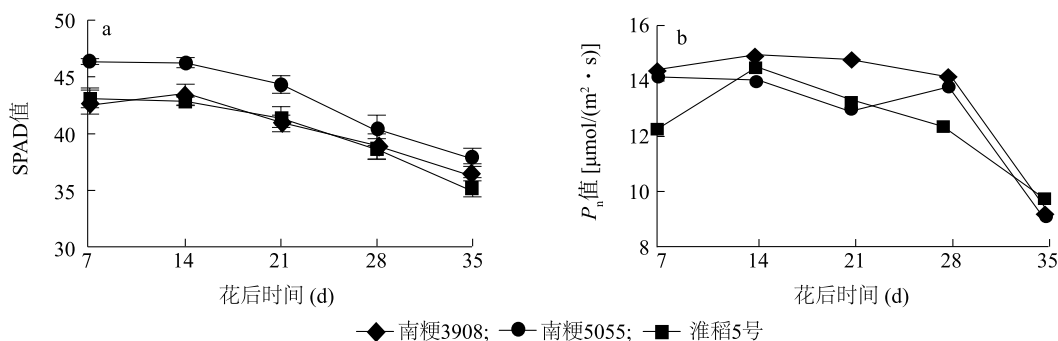
同列数据后标有不同小写字母表示差异显著( $P<0.05$ )。

从图 1a 可以看出,各水稻品种剑叶绿素含量(SPAD 值)均在花后 7~14 d 达到高峰,之后缓慢下降。其中南粳 5055 的剑叶绿素含量在花后均明显高于南粳 3908、淮稻 5 号,淮稻 5 号、南粳 3908 的剑叶绿素含量在花后无明显差异,但在花后 35 d,

淮稻 5 号的剑叶绿素含量下降得最多,相对最高值下降了 18.42%,此时南粳 5055 的剑叶绿素含量相对最高值下降了 17.91%,南粳 3908 的剑叶绿素含量下降得最缓慢,在花后 35 d 剑叶的叶绿素含量仅比最高值下降了 15.67%。

由图 1b 可以看出,各个水稻品种的净光合速率大致呈现先升高后下降的趋势,南粳 3908、淮稻 5 号的剑叶净光合速率均在花后 14 d 达到峰值,南粳 5055 的剑叶净光合速率在花后 7 d 达到峰值,3 个水稻品种间的净光合速率峰值无明显差异。南粳 3908 在花后 14~28 d 的剑叶净光合速率明显高于南粳 5055;除花后 14 d 外,南粳 3908 在花后 7~28

d 的剑叶净光合速率明显高于淮稻 5 号,且南粳 3908 的剑叶净光合速率在花后 7~28 d 一直维持在  $14 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  以上,南粳 5055 的剑叶净光合速率在花后 7~14 d 维持在  $14 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右,淮稻 5 号的剑叶净光合速率只在花后 14 d 达到  $14 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。



a:不同品种剑叶 SPAD 值;b:不同品种剑叶净光合速率。

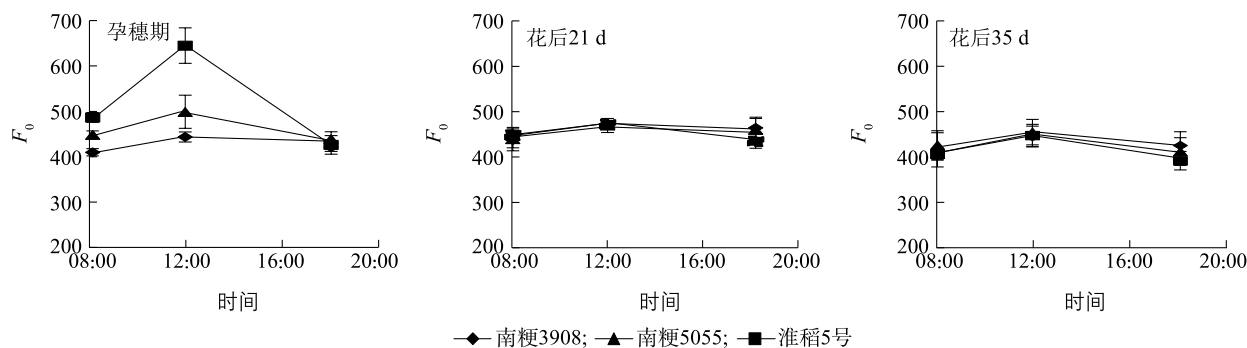
图 1 南粳 3908 及对照品种开花后的 SPAD 值和剑叶净光合速率

Fig.1 SPAD value and net photosynthetic rate in flag leaves of Nanjing 3908 and the controls after flowering

## 2.2 南粳 3908 及对照剑叶叶绿素荧光参数的日变化特性

植物叶片生理环境的改变会直接影响其光合作用,PS II 荧光参数的变化能够准确反映叶片的光合生理状态。图 2~图 15 分别是各水稻品种在孕穗期、花后 21 d、花后 35 d 的剑叶荧光参数日变化。由图 2 可以看出,各水稻品种的暗适应最小荧光值 ( $F_0$ ) 在不同时期的日变化均呈现先升高后降低的

趋势,在孕穗期,淮稻 5 号的  $F_0$  在 1 d 中的变化最剧烈,12:00 测得的剑叶  $F_0$  较 08:00 测得的剑叶  $F_0$  增加了 32.5%,其次为南粳 5055,12:00 测得的剑叶  $F_0$  较 08:00 测得的剑叶  $F_0$  增加了 11.3%。测得的南粳 3908 剑叶  $F_0$  变化幅度最小,12:00 测得的剑叶  $F_0$  较 08:00 测得的剑叶  $F_0$  仅增加了 8.3%。在花后 21 d、35 d,各品种的剑叶  $F_0$  间无明显差异。



$F_0$ :暗适应最小荧光。

图 2 南粳 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶的暗适应最小荧光值 ( $F_0$ ) 的日变化

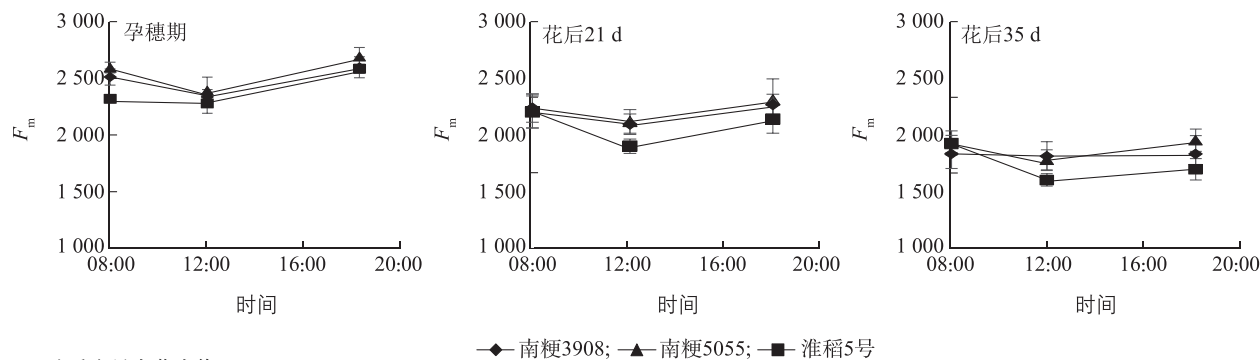
Fig.2 Diurnal variation of dark adaptation minimum fluorescence ( $F_0$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering

$F_m$  值为暗适应最大荧光值,各品种的  $F_m$  在不同时期的日变化均呈现先降低后升高的趋势,并且随着生育进程的推进,各品种水稻的剑叶暗适应最大荧光值

逐渐降低,淮稻 5 号在孕穗期 08:00 的剑叶暗适应最大荧光值明显低于其他品种,在花后 21 d、35 d,淮稻 5 号在 12:00 的剑叶暗适应最大荧光值较 08:00 下降得最多,



且明显低于其他品种。南粳 3908、南粳 5055 的剑叶  $F_m$  在各时期期间的变化均无明显差异(图 3)。



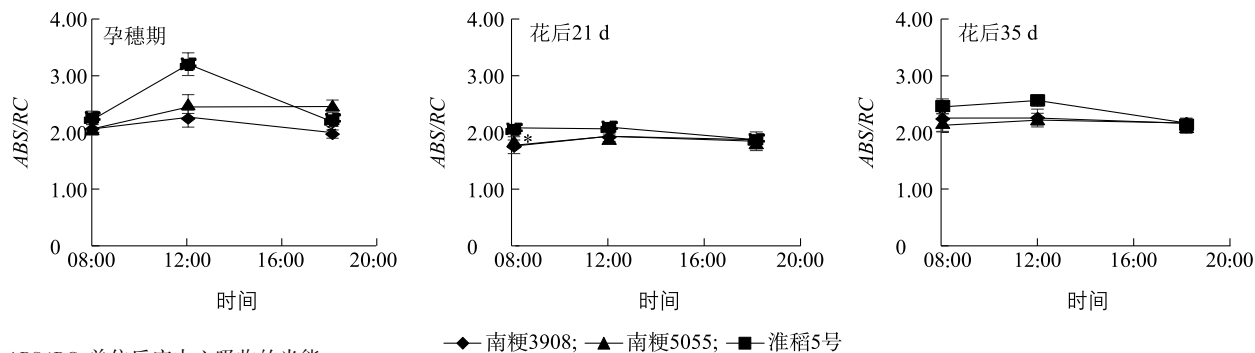
$F_m$ :暗适应最大荧光值。

图 3 南粳 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶的暗适应最大荧光值 ( $F_m$ ) 的日变化

Fig.3 Diurnal variation of dark adaptation maximum fluorescence ( $F_m$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering

比活性参数是评判作物光合器官对光能吸收、转化和耗散等状况的重要指标。由图 4 可以看出,不同水稻品种单位反应中心吸收的光能 ( $ABS/RC$  值)在生育后期有升高的趋势,且在不同时期的日变化值均呈现先升高后降低的趋势,淮稻 5 号在各

个时期 12:00 的  $ABS/RC$  值明显高于其他品种,淮稻 5 号的  $ABS/RC$  值在孕穗期变化最剧烈,该时期南粳 5055  $ABS/RC$  值的变化次之,南粳 3908  $ABS/RC$  值的变化幅度最小。



$ABS/RC$ :单位反应中心吸收的光能。

图 4 南粳 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶单位反应中心吸收的光能 ( $ABS/RC$ ) 的日变化

Fig.4 Diurnal variation of light energy absorbed by unit reaction center ( $ABS/RC$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering

由图 5 可知,PSII系统中单位反应中心捕获的光能 ( $TR_0/RC$  值)与  $ABS/RC$  值的变化趋势相同,在生育后期升高,淮稻 5 号  $TR_0/RC$  值与  $ABS/RC$  值在各时期的日变化最剧烈,尤其在孕穗期 12:00 的升高幅度最大,南粳 5055 次之,南粳 3908 的变化幅度最小。在花后 21 d、35 d,淮稻 5 号在 08:00、12:00 的  $TR_0/RC$  值明显高于其他品种,南粳 5055 和南粳 3908 间无明显差异。

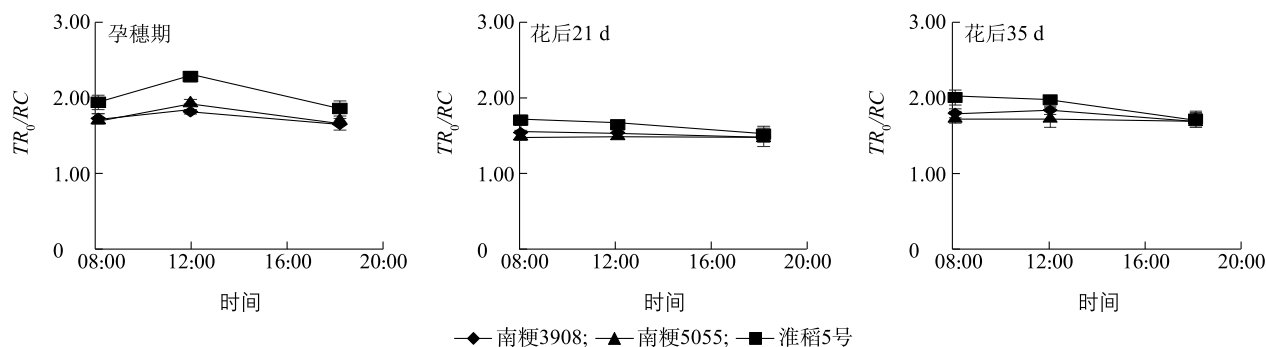
由图 6 可知,单位反应中心用于电子传递的能量 ( $ET_0/RC$  值)在水稻生育后期有降低趋势,孕穗期淮稻 5 号的  $ET_0/RC$  值在 1 d 中呈现先升高后下降的趋势,其他品种无明显变化。在花后 21 d、35

d,各水稻品种  $ET_0/RC$  值的日变化均呈现先下降后升高的趋势,其中淮稻 5 号在这 2 个时期的 12:00 下降得最多,在花后 21 d、35 d 的 12:00,  $ET_0/RC$  值分别较 08:00 下降了 32.3%、32.5%。

由图 7 可知,各水稻品种单位反应中心热耗散的能量 ( $DI_0/RC$  值)在生育后期有增加趋势,8:00–18:00 的  $DI_0/RC$  值呈现先升高后下降的趋势,其中淮稻 5 号在各时期 8:00–18:00 的  $DI_0/RC$  值变化程度最剧烈。在孕穗期 12:00,淮稻 5 号的  $DI_0/RC$  值较 08:00 升高了 1.21 倍,南粳 5055 的  $DI_0/RC$  值较 08:00 升高了 58.4%,南粳 3908 的  $DI_0/RC$  值较

08:00 升高了 26.9%, 3 个水稻品种 12:00 的  $DI_0/RC$  值差异明显。在花后 21 d、35 d 的 12:00, 淮稻 5 号

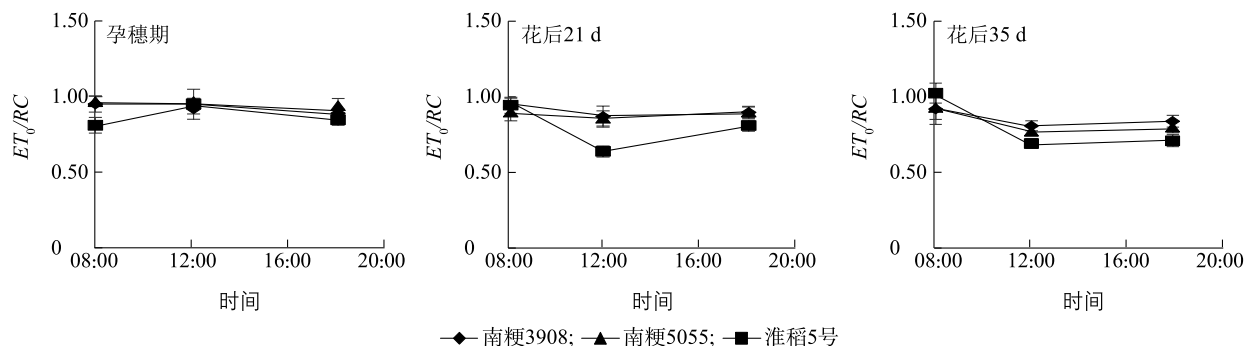
的  $DI_0/RC$  值明显高于其他品种, 南粳 5055、南粳 3908 的  $DI_0/RC$  值之间无明显差异。



$TR_0/RC$ : 单位反应中心捕获的光能。

图 5 南粳 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶 PS II 系统中单位反应中心捕获的光能 ( $TR_0/RC$ ) 的日变化

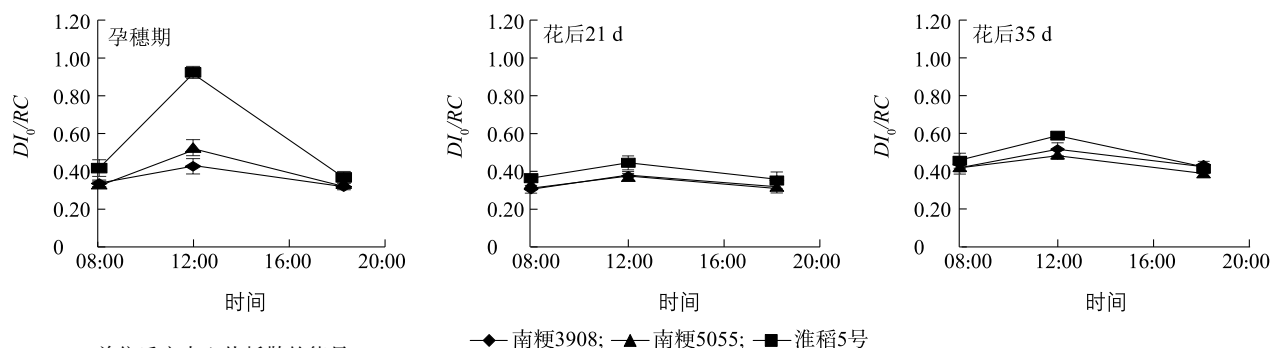
Fig.5 Diurnal variation of light energy captured by unit reaction center ( $TR_0/RC$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls in PSII system from booting stage to 35 days after flowering



$ET_0/RC$ : 单位反应中心用于电子传递的能量。

图 6 南粳 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶单位反应中心用于电子传递的能量 ( $ET_0/RC$ ) 的日变化

Fig.6 Changes of energy used for electron transport captured by unit reaction center ( $ET_0/RC$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering



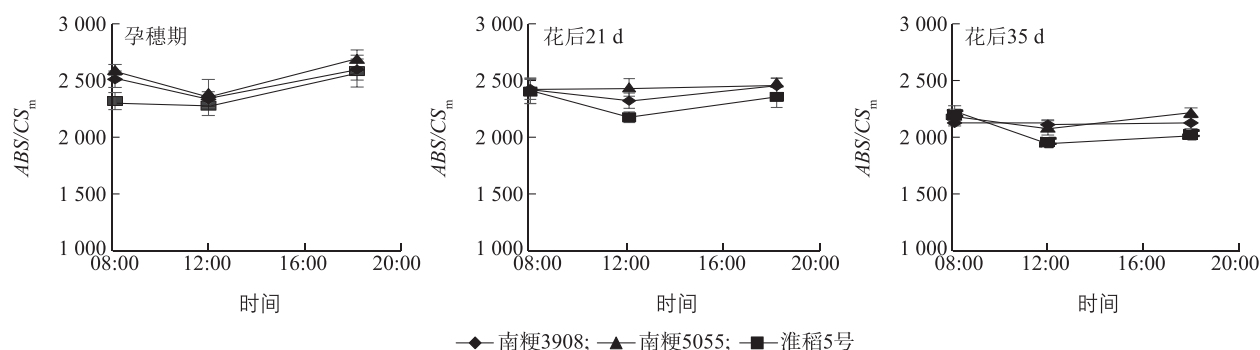
$DI_0/RC$ : 单位反应中心热耗散的能量。

图 7 南粳 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶单位反应中心热耗散的能量 ( $DI_0/RC$ ) 的日变化

Fig.7 Diurnal variation of energy dissipated per reaction center ( $DI_0/RC$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering

由图 8 可知, 各水稻品种单位截面吸收的光能 ( $ABS/CS_m$  值) 随着生育进程的推进有降低的趋势, 各时期、各品种的日变化大部分呈现先降低后升高

的趋势。除孕穗期外, 淮稻 5 号在各时期 12:00 的  $ABS/CS_m$  值较 08:00 下降得最多, 南粳 5055 和南粳 3908 各时期 12:00 的  $ABS/CS_m$  值无明显差异。



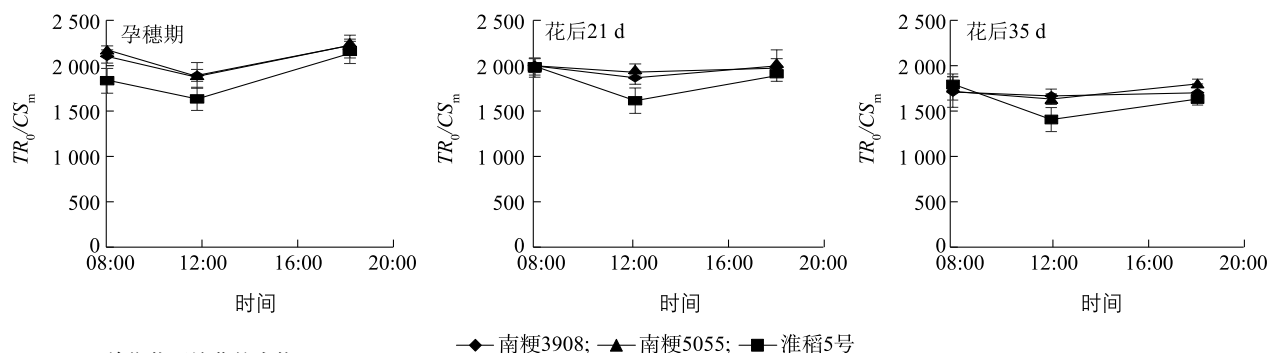
$ABS/CS_m$ :单位截面吸收的光能。

图 8 南梗 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶单位截面吸收的光能 ( $ABS/CS_m$ ) 的日变化

Fig.8 Diurnal variation of light energy absorbed by unit cross section ( $ABS/CS_m$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering

由图 8、图 9 可知,单位截面捕获的光能 ( $TR_0/CS_m$  值) 与单位截面吸收的光能变化趋势一致,各水稻品种的  $TR_0/CS_m$  值在不同时期的日变化呈现先降

低后升高的趋势,淮稻 5 号在各个时期 12:00 的  $TR_0/CS_m$  值较 08:00 降低得最多,各时期 12:00 南梗 5055 和南梗 3908 间的  $TR_0/CS_m$  无明显差异。



$TR_0/CS_m$ :单位截面捕获的光能。

图 9 南梗 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶单位截面捕获的光能 ( $TR_0/CS_m$ ) 的日变化

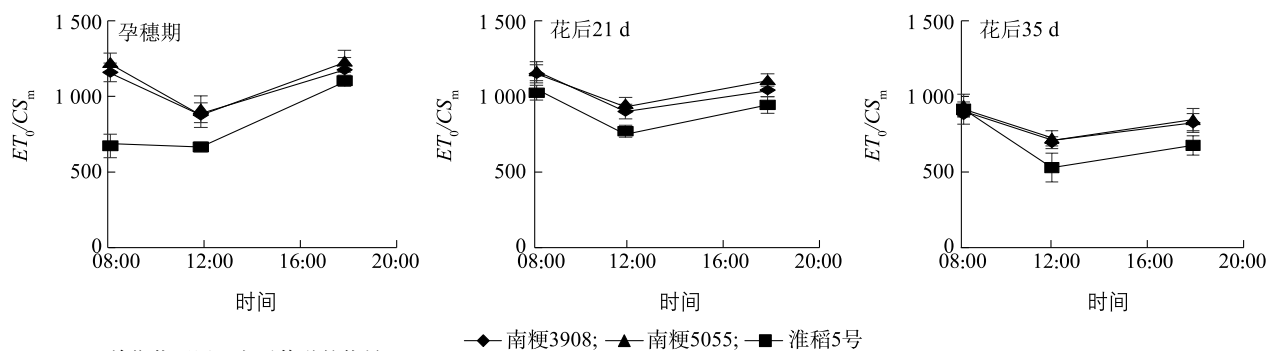
Fig.9 Diurnal variation of light energy captured by unit cross section ( $TR_0/CS_m$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering

由图 10 可知,各水稻品种单位截面用于电子传递的能量 ( $ET_0/CS_m$  值) 随着水稻生育进程的推进而逐渐降低,且在 08:00–18:00 呈现先降低后升高的趋势,淮稻 5 号在各个时期 12:00 的  $ET_0/CS_m$  值最低,与其他品种间差异明显,且在花后 21 d、35 d 18:00 的  $ET_0/CS_m$  值明显低于其他品种,在孕穗期和花后 21 d 08:00 的  $ET_0/CS_m$  值明显低于其他品种。在各个时期,南梗 5055 和南梗 3908 的  $ET_0/CS_m$  值间无明显差异。

由图 11 可知,各水稻品种单位截面用于热耗散的能量 ( $DI_0/CS_m$  值) 在各时期均呈现先升高后降低的趋势,不同水稻品种间的  $DI_0/CS_m$  值在孕穗期 08:00–12:00 差异明显,其他时期无明显差异,孕穗期淮稻 5 号的  $DI_0/CS_m$  值在 12:00 增加得最多,南梗 5055 次之,南梗 3908 增加得最少,三者间差异明显。

$\phi E_0$  表示用于电子传递的量子产额,由图 12 可知,各水稻品种的  $\phi E_0$  在花后 35 d 有所降低,各时期的  $\phi E_0$  在 08:00–18:00 均呈现先降低后升高的趋势,其中淮稻 5 号在各个时期 12:00 的  $\phi E_0$  均小于其他品种,在花后 21 d 08:00–18:00 的  $\phi E_0$  都小于其他品种,各时期南梗 5055 和南梗 9108 的  $\phi E_0$  无明显差异。

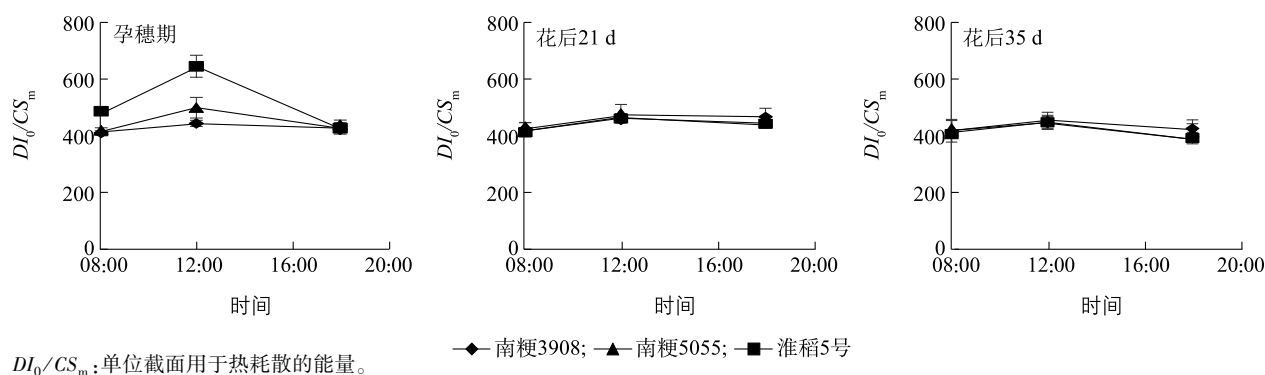
$M_0$  表示 OJIP 荧光曲线诱导的初始斜率,由图 13 可知,各水稻品种在不同时期的  $M_0$  有所不同,花后 21 d 的  $M_0$  最低,花后 35 d 的  $M_0$  最高。各水稻品种的  $M_0$  在不同时期的日变化基本呈现先升高后降低的趋势,其中淮稻 5 号在各时期 12:00 的  $M_0$  明显高于其他品种;在孕穗期和花后 35 d,淮稻 5 号的  $M_0$  在 08:00–18:00 均高于其他品种,南梗 5055 和南梗 3908 的  $M_0$  在各时期、各时间段无明显差异。



$ET_0/CS_m$ : 单位截面用于电子传递的能量。

图 10 南梗 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶单位截面用于电子传递的能量 ( $ET_0/CS_m$ ) 的日变化

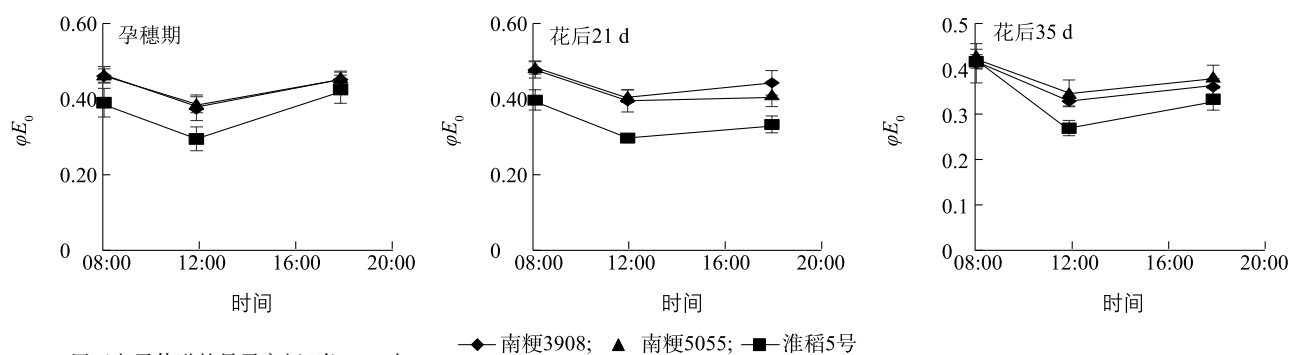
Fig.10 Diurnal variation of energy used for electron transport per unit cross section ( $ET_0/CS_m$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering



$DI_0/CS_m$ : 单位截面用于热耗散的能量。

图 11 南梗 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶单位截面用于热耗散的能量 ( $DI_0/CS_m$ ) 的日变化

Fig.11 Diurnal variation of energy used for heat dissipation per unit cross section ( $DI_0/CS_m$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering



$\phi E_0$ : 用于电子传递的量子产额 (当  $t=0$  时)。

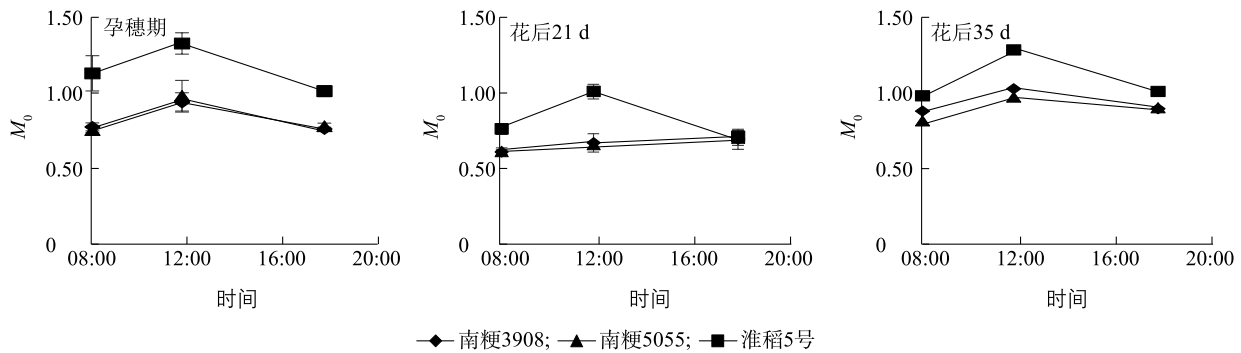
图 12 南梗 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶用于电子传递的量子产额 (当  $t=0$  时) ( $\phi E_0$ ) 的日变化

Fig.12 Diurnal variation of quantum yield ( $t=0$ ) for electron transport ( $\phi E_0$ ) in flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering

$S_m$  表示 PQ 库的大小, 由图 14 可知, 在不同时期, 各水稻品种的  $S_m$  日变化值呈现先降低后升高的趋势, 其中淮稻 5 号的  $S_m$  在孕穗期 12:00 下降得最多, 与其他品种间差异明显, 且其花后 21 d  $S_m$  的日变化均小于其他品种, 各品种的  $S_m$  在不同时期差异不大。

$PI_{abs}$  表示 PS II 光能吸收的光合性能指数, 各水稻品种在花后 35 d 的光合性能指数较早期有所降低, 淮稻 5 号在各时期 12:00 的  $PI_{abs}$  均明显低于其他品种, 南梗 3908、南梗 5055 在各时期的  $PI_{abs}$  无明显差异 (图 15)。

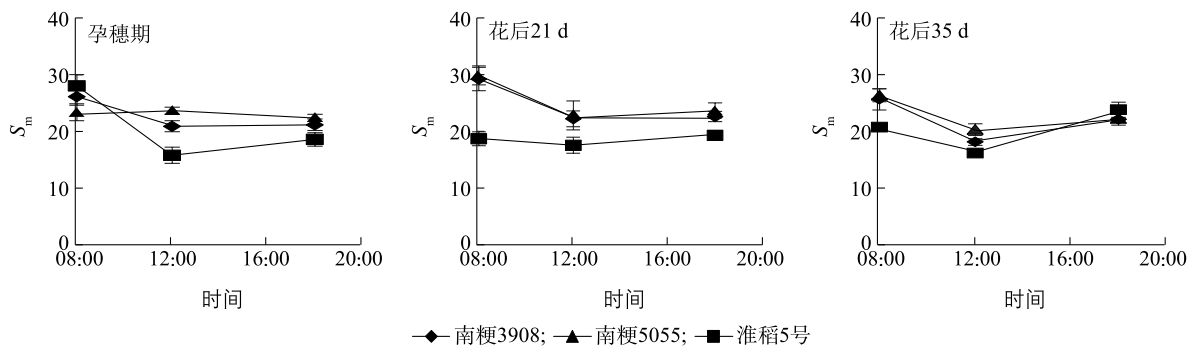




$M_0$ : OJIP 荧光曲线诱导的初始斜率。

图 13 南粳 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶 OJIP 荧光曲线诱导的初始斜率 ( $M_0$ ) 的日变化

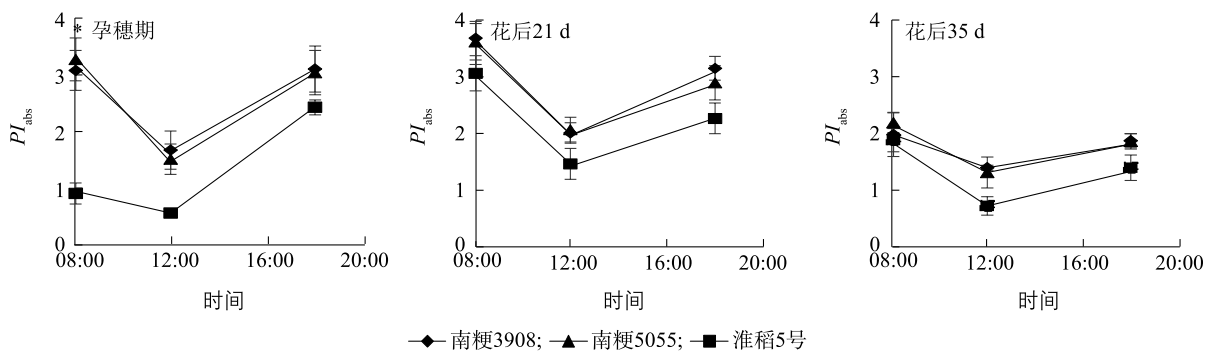
Fig.13 Diurnal variation of initial slope induced by OJIP fluorescence curve ( $M_0$ ) in flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering



$S_m$ : 标准化后的 J-P 相和直线  $F=F_m$  之间的面积。

图 14 南粳 3908 及对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶标准化后的 J-P 相和直线  $F=F_m$  之间面积 ( $S_m$ ) 的日变化

Fig.14 Diurnal variation of area between normalized J-P phase and straight line  $F=F_m$  ( $S_m$ ) of flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering



$PI_{abs}$ : PS II 光能吸收的光合性能指数。

图 15 南粳 3908 及其对照品种从孕穗期到开花后 35 d 剑叶 PS II 光能吸收的光合性能指数 ( $PI_{abs}$ ) 的变化

Fig.15 Changes of photosynthetic performance index of PS II light energy absorption ( $PI_{abs}$ ) in flag leaves of Nanjing 3908 and the controls from booting stage to 35 days after flowering

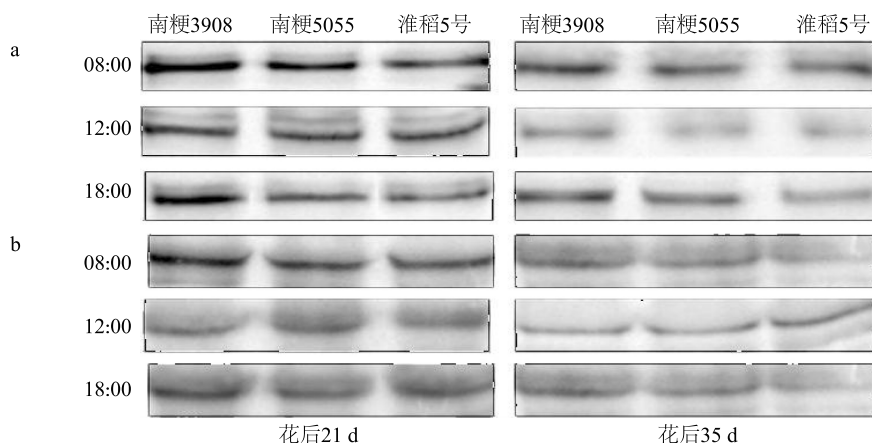
### 2.3 南粳 3908 及对照剑叶光合相关蛋白质表达的日变化特性

针对上述日变化的生理特性,对南粳 3908、南粳 5055、淮稻 5 号在花后 21 d、35 d 08:00、12:00、

18:00 的光合相关蛋白质 CP43、CP47 的表达情况进行检测。结果表明,各水稻品种剑叶 CP43、CP47 蛋白的表达量都随叶片衰老表现出降低趋势,花后 35 d 的表达量低于花后 21 d。光合相关蛋白质 CP43、

CP47 在 12:00 的表达量较上午有降低趋势,但各品种的表现不一样。在花后 21 d 的 08:00,各水稻品种 CP43、CP47 蛋白的表达量不尽相同,南粳 3908 中 CP43、CP47 蛋白的表达量明显高于南粳 5055、淮稻 5 号;在 12:00,各水稻品种 CP43、CP47 蛋白的表达量降低;在 18:00,南粳 3908 CP43、CP47 蛋白

的表达量明显高于其他品种。在花后 35 d,南粳 3908 在 08:00、18:00 CP43、CP47 蛋白的表达量明显高于其他品种,CP47 蛋白在 12:00 的表达量和其他时间相比差异不大,可能由于此时期的正午温度和光照较花后 21 d 有所降低(图 16)。



a:不同水稻品种剑叶 CP43 蛋白在花后 21 d、花后 35 d 08:00、12:00、18:00 的相对表达量;b:不同水稻品种剑叶 CP47 蛋白在花后 21 d、35 d 08:00、12:00、18:00 的相对表达量。

图 16 南粳 3908 及对照品种开花后 21 d、35 d 剑叶 CP43、CP47 蛋白的相对表达量

Fig.16 Relative expression levels of CP43 and CP47 in flag leaves of Nanjing 3908 and the controls at 21 d and 35 d after flowering

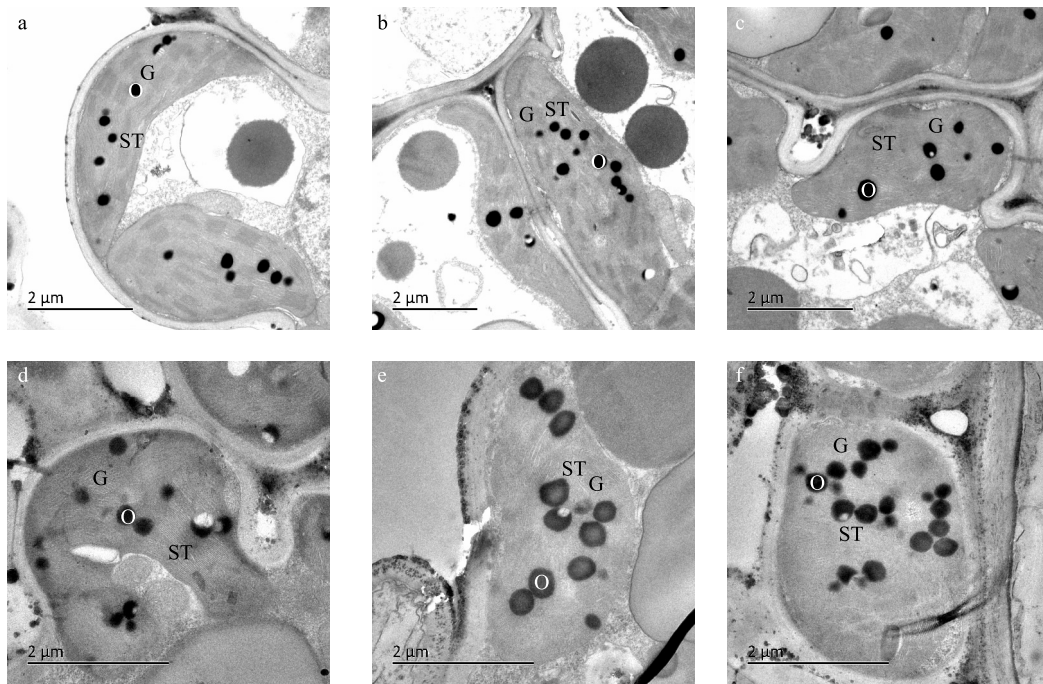
## 2.4 南粳 3908 及对照剑叶叶绿体超微结构的差异

叶绿体结构的完整和有序是植物进行光合作用的前提。利用透射电镜对 3 个水稻品种花后 21 d、35 d 剑叶的叶绿体结构进行观察。从图 17 可以看出,随着叶片衰老,各个水稻品种的叶绿体结构明显衰败,花后 21 d,各个水稻品种叶绿体呈纺锤形或椭圆形,形态规则,类囊体基粒片层排列整齐,垛叠紧密,其中南粳 3908 的叶绿体类囊体基粒片层垛叠数多于南粳 5055,淮稻 5 号基粒片层稍有模糊。在花后 35 d,各个水稻品种的叶绿体形状相对不规则,类囊体结构开始变得松散,嗜锍颗粒增多、增大,从图 17 还可以看出,南粳 3908 叶绿体中的嗜锍颗粒较其他品种少,淮稻 5 号叶绿体中的嗜锍颗粒数最多,南粳 3908 叶绿体的内膜结构相对清晰,而南粳 5055、淮稻 5 号叶绿体的内膜结构相对模糊不清,基粒和基质片层开始消融。

## 3 讨论

作物干物质的积累大都来自叶片的光合作用,光系统的高效运转是干物质积累的前提。稻谷产量的 40%~60% 来自剑叶的光合作用,而 PS II 是光系

统中重要的光能转化单位,其功能的好坏决定了水稻的光合性能,进而影响稻谷产量。叶绿素相对含量对光合作用有直接影响,一般呈正相关关系<sup>[15]</sup>。在本试验中,南粳 3908 的剑叶 SPAD 值与淮稻 5 号相当,低于南粳 5055,但在净光合速率、产量上有明显优势,说明叶绿素含量不是光合速率的决定因素,光合色素的重要功能是光能转化,光系统的性能不仅与色素含量相关,还与光合反应中心的效率有关<sup>[16]</sup>。从叶绿素荧光动力学的数据可以看出,南粳 3908 PS II 的光化学效率与南粳 5055 相差不大,但明显优于淮稻 5 号。在孕穗期各水稻品种荧光参数的日变化幅度较大,在不同时期各个水稻品种的荧光参数在 12:00 的差异较大,其中淮稻 5 号的变化幅度较大。反应中心失活会导致  $F_0$  升高,而失活反应中心的增加会导致  $ABS/RC$  值、 $TR_0/RC$  值、 $ET_0/RC$  值升高,从结果上看,孕穗期淮稻 5 号在 12:00 的 PS II 失活反应中心数最多,而南粳 3908、南粳 5055 的 PS II 反应中心相对稳定<sup>[17]</sup>。在热耗散方面,淮稻 5 号在 12:00 PS II 热耗散的能量明显增加,南粳 3908 热耗散能量增加的幅度最小,说明南粳 3908 PS II 具有良好的性能,能够充分利用光能、转化光能<sup>[18]</sup>。



a:南粳 3908 花后 21 d;b:南粳 5055 花后 21 d;c:淮稻 5 号花后 21 d;d:南粳 3908 花后 35 d;e:南粳 5055 花后 35 d;f:淮稻 5 号花后 35 d。  
G:基粒类囊体;ST:基质类囊体;O:嗜银滴。

图 17 南粳 3908 及对照品种花后 21 d、35 d 剑叶叶绿体的超微结构

Fig.17 Chloroplast ultrastructure in flag leaves of Nanjing3908 and the controls at 21 d and 35 d after flowering

随着叶片的衰老,各个水稻品种的  $F_m$  降低,通常最大荧光值的降低与放氧复合体失活有关,而淮稻 5 号在 12:00 的  $F_m$  较其他品种下降得多,说明其放氧复合体损伤得较多<sup>[19]</sup>。从单位截面数据来看,南粳 3908、南粳 5055 单位面积吸收、捕获和用于电子传递的光能受光抑制的影响较小,与其他水稻品种相比,淮稻 5 号在 12:00 各参数下降得较多,说明单个反应中心的效率影响了单位面积的光能转化效率。 $\phi E_0$ 、 $M_0$ 、 $S_m$  通常表示 PS II 受体侧的功能,南粳 3908、南粳 5055 的  $\phi E_0$  在 12:00 与 08:00 相比呈降低的趋势,但总体上高于淮稻 5 号, $S_m$  的降低在一定程度上是由电子传递受阻造成的,中午强光高温导致各水稻品种的  $S_m$  降低,18:00 则又升高。反应中心关闭会导致  $M_0$  升高,从结果可看出,淮稻 5 号的  $M_0$  在 12:00 上升得较多<sup>[17,19]</sup>。综合来看,各个水稻品种 PS II 在中午均会发生一定程度的光抑制,反应中心存在一定程度的可逆失活,在此过程中,淮稻 5 号各个参数的变动幅度最大,其中孕穗期的变化幅度高于其他时期,南粳 3908、南粳 5055 剑叶 PS II 供体侧与反应中心、受体侧电子传递的性能优于淮稻 5

号,最终表现为光合性能指数 ( $PI_{abs}$ ) 显著高于淮稻 5 号。

光合蛋白是光合机构行使具体功能的重要物质,当发生光抑制时,光合蛋白也会发生不同程度的降解<sup>[20-22]</sup>。从研究结果来看,南粳 3908 的光合蛋白表达量高于南粳 5055、淮稻 5 号,中午的强光高温会在一定程度上降低光合蛋白的表达量,因此午间各品种的光合蛋白表达量差异不大,各个水稻品种的光合蛋白表达都有“光合午休”现象。而南粳 3908 光合蛋白的表达量在 18:00 的恢复能力强于其他品种,这在一定程度上说明南粳 3908 光合蛋白的调节能力优于其他品种,能在一定程度上适应环境的变化,保持较高的光能转化能力。叶绿体功能和状态影响作物的光合作用。从叶绿体超微结构可以看出,南粳 3908 光合膜结构性能优于其他品种,光合膜垛叠程度高的品种的光合性能优于光合膜垛叠程度低的品种,嗜银颗粒数目少的品种膜结构的过氧化程度较轻,其自身抗氧化能力优于其他品种,南粳 3908 的叶绿体衰败缓慢,基粒类囊体垛叠程度高,类囊体数目多,嗜银颗粒数目少,这些结构特点保证了光合系统的高效运转,为光能转化提供了优

良的载体,稳定的光合蛋白也能够减少光损伤和脂质过氧化<sup>[23-24]</sup>。

从本研究结果可以看出,南粳3908稳定高产的光合因素主要是光合速率高,PSⅡ供体侧、反应中心、受体侧受光合午休现象的影响较小,光合蛋白稳定,叶绿体衰败缓慢,膜脂过氧化程度轻,光合系统高效运转,能够为籽粒灌浆提供充足的光合产物。

## 参考文献:

- [1] 许明. 新形势下加快江苏粳稻优质化发展的思考与对策[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(12): 82-85.
- [2] 花劲,周年兵,张洪程,等. 南方粳稻生产与发展研究及对策[J]. 中国稻米, 2014, 20(1): 5-11.
- [3] 王才林,张亚东,朱镇,等. 江苏抗病优质高产粳稻新品种选育研究[J]. 中国稻米, 2010, 16(增刊1): 12-17.
- [4] 王才林,张亚东,朱镇,等. 抗条纹叶枯病优良食味粳稻新品种选育研究[J]. 北方水稻, 2011, 41(1): 67-71, 80.
- [5] 王才林,张亚东,朱镇,等. 水稻优质抗病高产育种的研究与实践[J]. 江苏农业学报, 2012, 28(5): 921-927.
- [6] 王才林,张亚东,朱镇,等. 优良食味粳稻新品种南粳9108的选育与利用[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(9): 86-88.
- [7] 王才林,张亚东,朱镇,等. 优良食味粳稻新品种南粳5055的选育及利用[J]. 农业科技通讯, 2012(2): 84-88.
- [8] 杨建昌,朱庆森,王志琴,等. 亚种间杂交稻光合特性及物质积累与运转的研究[J]. 作物学报, 1997, 23(1): 82-88.
- [9] 李鹏民,高辉远, STRASSER R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学报, 2005, 31(6): 559-566.
- [10] 林世青,许春晖,张其德,等. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的应用[J]. 植物学通报, 1992, 9(1): 1-16.
- [11] 王才林,张亚东,赵春芳,等. 江苏省优良食味粳稻的遗传与育种研究[J]. 遗传, 2021, 43(5): 442-458.
- [12] STRASSER R J, SRIVASTAVA A, GOVINDJEE G. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. Photochemistry and Photobiology, 1995, 61(1): 32-42.
- [13] STRASSER R J, TSIMILLI-MICHEAL M, SRIVASTAVA A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient[M] // PAPA-GEORGIOU G C, GOVINDJEE. Advances in photosynthesis and respiration. Dordrecht: Springer-Verlag, 2004: 321-326.
- [14] WANG Q, ZUO Z C, WANG X, et al. Photoactivation and inactivation of *Arabidopsis* cryptochrome 2[J]. Science, 2016, 354(6310): 343-347.
- [15] 曹树青,翟虎渠,杨图南,等. 水稻种质资源光合速率及光合功能期的研究[J]. 中国水稻科学, 2001, 15(1): 30-35.
- [16] 吴思佳,李仁英,谢晓金,等. 抽穗期高温对水稻叶片光合特性、叶绿素荧光特性和产量构成因素的影响[J]. 南方农业学报, 2021, 52(1): 20-27.
- [17] 魏晓东,陈国祥,施大伟,等. 干旱胁迫对银杏叶片光合系统Ⅱ荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(23): 7492-7500.
- [18] 吕川根,李霞,陈国祥. 超级杂交稻两优培九高产的光合特性及其生理基础[J]. 中国农业科学, 2017, 50(21): 4055-4070.
- [19] 魏晓东,李霞,郭士伟,等. 氮素水平对转C4光合基因水稻花期剑叶PSⅡ荧光特性的影响[J]. 华北农学报, 2013, 28(1): 193-200.
- [20] 郭书奎. 理化因子对PSⅡ内周天线CP43和CP47色素蛋白复合体结构与功能的影响[D]. 北京:中国科学院植物研究所, 2004.
- [21] 孙萌萌,王莹慧,汪育文,等. 南粳5055及其亲本的光合特性[J]. 江苏农业学报, 2020, 36(1): 1-9.
- [22] 郑庆柱,谭海运,高雪,等. 干旱、盐胁迫及盐旱复合胁迫对青稞幼苗生理生化特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(1): 97-103.
- [23] 王复标,黄福灯,程方民,等. 水稻生育后期叶片早衰突变体的光合特性与叶绿体超微结构观察[J]. 作物学报, 2012, 38(5): 871-879.
- [24] 武立权,尤翠翠,柯建,等. 高温对水稻黄叶突变体剑叶光合特性和叶绿体超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 2012, 32(11): 2264-2269.

(责任编辑:徐艳)