

实验简报

水稻亚种间杂种 F_1 光合特性研究^①

李季航 向珣朝 何立斌 李平^②

(四川农业大学水稻研究所 温江 611130)

摘要 用绵恢725、蜀恢527和蜀恢881三个籼型恢复系、1个美国稻Lemont和1个爪哇稻香大粒作母本,与1个日本特早熟粳稻Kitaake杂交,研究了5个杂种 F_1 及其亲本的光合生理表现。结果表明,在高光通量密度(Photosynthetic flux density, PFD)条件下,5个杂种 F_1 净光合速率(P_n)明显高于双亲或双亲之一,推测亲本与杂种 F_1 之间不同的 P_n 同叶片中Rubsico活性有关。杂种 F_1 的比较中,在表观量子效率(ϕ)、羧化效率(CE)、 CO_2 补偿点(Γ)等方面,籼粳亚种间杂种 F_1 (绵恢725/Kitaake、蜀恢527/Kitaake、蜀恢881/Kitaake)对2个亚种内杂种 F_1 香大粒/Kitaake(粳爪交)、Lemont/Kitaake(不同生态型的粳粳交,美国稻属于特殊粳稻)具有明显的优势,而蜀恢881含有粳型血缘,蜀恢881/Kitaake也比典型籼粳亚种间杂种 F_1 绵恢725/Kitaake、蜀恢527/Kitaake优势稍逊一筹。5个杂种 F_1 因为具有不同的遗传差异而表现出不同的光合优势,在这方面,典型籼粳亚种间杂交蜀恢527/Kitaake、绵恢725/Kitaake要优于其他杂种,说明亲本间遗传差异越大,其杂种 F_1 的光合优势越强。

关键词 水稻, 遗传距离, 净光合速率, 光合特性

Studies on the Photosynthetic Characteristics of Intersubspecific Hybrid F_1 in Rice

LI Ji-Hang XIANG Xun-Chao HE Li-Bin LI Ping^②

(Rice Research Institute, Sichuan Agricultural University, Wenjiang 611130)

Abstract Three *indica* rice restorer lines, Mianhui725, Shuhui527, Shuhui881, an American rice variety Lemont and a *javanica* rice Xiangdali were crossed with Japanese *japonica* Kitaake. Studies of photosynthetic characteristics indicated that under strong photosynthetic flux density (PFD), the net photosynthetic rate (P_n) that 5 F_1 hybrids reached was significantly higher than that of their own parents or one of them. According to the findings about stomatal conductance (G_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i), differences in Rubsico activity in leaves might exist among parents and hybrids. During the investigation of photosynthetic indexes such as Quantum efficiency (ϕ), Carboxylation efficiency (CE) and CO_2 compensation point (Γ), the intersubspecific hybrids F_1 Mianhui725/Kitaake, Shuhui527/Kitaake, and Shuhui881/Kitaake had significant photosynthetic heterosis as compared with the intersub-subspecific hybrids Xiangdali/

①国家 863 计划项目(2003AA212030,2004AA207110)资助。

②通讯作者。Author for correspondence. E-mail: liping@cngk.com

收稿日期: 2004-10-21 接受日期: 2004-12-27 责任编辑: 白羽红

Kitaake (*javanica/japonica*)、Lemont/Kitaake (*japonica/japonica*)。Moreover, Shuhui881 had some *japonica* consanguinity, which made Shuhui 881/Kitaake with less photosynthetic heterosis than Mianhui725/Kitaake or Shuhui527/Kitaake. Therefore, the photosynthetic heterosis of F_1 hybrids existed in their genetic differences, and the typical intersubspecific hybrids Mianhui725/Kitaake and Shuhui527/Kitaake were better than others.

Key words Rice, Genetic distance, Net photosynthetic rate, Photosynthetic characteristics

当前,大多数关于杂交水稻的研究工作都是由中国科学家完成的,并基本集中于杂交优势和植株的形态特征上。半矮秆基因利用和理想株型育种提高了作物群体的光能利用率,使水稻产量有了显著提高。一般说来,扩“库”并不难,作为国内“超级稻”选育重要技术路线之一的亚种间重穗型杂交稻育种在扩“库”方面已取得了良好的效果(周开达和汪旭东,1997)。但袁隆平(1997)指出重要的是在于增“源”。要实现增“源”,在提高群体光能利用率的同时,必须重视提高最后3片功能叶的光合能力。已有的研究表明,在非逆境条件下,叶片光合能力差异的决定因素在于 Rubisco 的量与活性,并且 Rubisco 作为光合碳同化的限速步骤已被广泛的认同(Bernacchi *et al.*, 2001; Jensen, 2001)。笔者在分析一个日本特早熟粳稻(父本)与不同遗传背景的籼型或粳型材料(母本)杂交得到的亚种间杂种 F_1 的光合生理指标时,也得出 Rubisco 是亲本与5个杂种 F_1 以及5个杂种 F_1 在净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)上出现差异的原因的结论,以期水稻超高产育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与设计

父本为日本特早熟粳稻(*Oryza sativa* ssp. *japonica*)Kitaake, 母本有3个籼稻(*O. sativa* ssp. *indica*)恢系绵恢725、蜀恢527和蜀恢881,1个美国稻 Lemont, 1个爪哇稻香大粒。绵恢725和蜀恢527的基础亲本均为籼

稻,无粳型血缘,而蜀恢881的基础亲本有粳稻、含粳型血缘。亲本材料于2002年海南冬繁作杂交得到 F_1 。试验于2003年在四川农业大学水稻研究所农场进行,5个杂种 F_1 和母本材料于2003年4月中旬播种,5月中旬移栽; Kitaake 于6月中旬播种,7月上旬移栽。所有样本种植于同一块田中随机区组排列,重复3次。种植规格宽行33 cm,窄行16 cm,窝距16 cm,管理按照大田方式。

1.2 测定方法

在抽穗期的上午9:00~11:30用Li-Cor6400 (USA)型便携式光合仪对主穗剑叶进行测定。测定时每个随机抽取3株,使用人工光源,温度设定在32℃。测定净光合速率对光通量密度(photosynthetic flux density, PFD)的响应曲线时,叶室光通量密度梯度分别设定为50、150、200、400、600、800、1000、1200和1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度设定为400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,在低光通量密度(50~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下求出各样本的表观光量子效率(ϕ)。之后设定叶室 CO_2 浓度梯度为400、300、200、150、100和50 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,光通量密度设定在1200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,通过在低 CO_2 浓度条件(50~150 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)下净光合速率对 CO_2 的响应曲线,求得羧化效率与 CO_2 补偿点。整个测定过程都在闭合气路系统下自动测定。

2 结果与分析

2.1 净光合速率对光通量密度的响应

图1表明,亲本及其5个杂种 F_1 的净光合

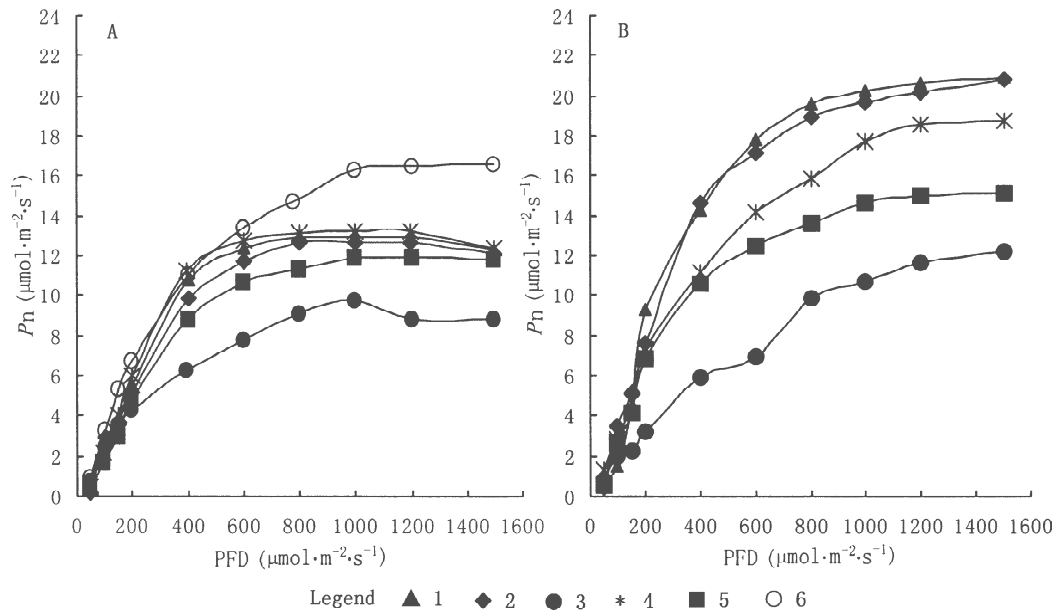


图1 净光合速率(P_n)对光通量密度(PFD)的响应

A. 亲本响应图; B. 5个杂种 F_1 响应图 1. 蜀恢527/Kitaake; 2. 绵恢725/Kitaake; 3. 香大粒/Kitaake; 4. 蜀恢881/Kitaake; 5. Lemont/Kitaake; 6. Kitaake

Fig. 1 The response of net photosynthetic rate (P_n) to photosynthetic flux density (PFD) in parents and 5 F_1 hybrids

A. Parents; B. Five F_1 hybrids 1. Shuhui527/ Kitaake; 2. Mianhui725/ Kitaake; 3. Xiangdali/ Kitaake; 4. Shuhui881/ Kitaake; 5. Lemont/ Kitaake; 6. Kitaake

速率都随光通量密度的增加而上升,且都在低光通量条件下上升迅速。除蜀恢881/Kitaake外,其他4个杂种 F_1 的表观量子效率(ϕ)同双亲(或其中之一)有显著或极显著的差异(表1),但香大粒/Kitaake与父本Kitaake相比表现了极显著的负向优势。在高光通量密度条件下,亲本的净光合速率上升缓慢,并各自保持在一个相对稳定的水平上,且有下降的趋势。相比之下,5个杂种 F_1 不仅所达到的净光合速率比相应亲本高(香大粒/Kitaake, Lemont/Kitaake只比其母本高),而且在高光通量密度下,净光合速率还有不同程度的上升趋势。这说明杂种 F_1 净光合速率整体要好于其亲本(或其中之一)。

不同杂种 F_1 的光合曲线也有差异,虽然在低光通量密度下,各个杂种 F_1 随光通量的增加

上升都较快,但比较表观量子效率(表1),蜀恢527/Kitaake>绵恢725/Kitaake>Lemont/Kitaake>蜀恢881/Kitaake>香大粒/Kitaake。随着光通量密度的增加,各个杂种 F_1 所达到的净光合速率(图1)分别是蜀恢527/Kitaake=绵恢725/Kitaake>蜀恢881/Kitaake>Lemont/Kitaake>香大粒/Kitaake。结果表明籼粳交 F_1 的整体光合能力要优于其他。

2.2 气孔导度和胞间 CO_2 浓度对光通量密度的响应

母本和杂种 F_1 的气孔导度(G_s)都随着光通量密度的增加而上升(图2),且在高光通量密度下仍维持在各自较高的水平没有下降。父本Kitaake的气孔导度开始也随光通量密度的增加而上升,但气孔导度在光通量密度接近 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时达到最大,之后却逐

表 1 亲本及杂种 F₁ 的表观量子效率(φ)、羧化效率 (CE)及 CO₂ 补偿点(Γ)

Table 1 Quantum efficiency (φ), carboxylation efficiency (CE) and CO₂ compensation (Γ) of parents and 5 F₁ hybrids

	Quantum efficiency	Carboxylation efficiency (mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	CO ₂ compensation (μL·L ⁻¹)
Mianhui 725	0.0310 ± 0.0002	0.0313 ± 0.0013	63.60 ± 1.198
Mianhui 725/Kitaake	* 0.0447 ± 0.0015**	**0.0694 ± 0.0017**	*54.58 ± 1.409**
Shuhui 881	0.0369 ± 0.0008	0.0280 ± 0.0013	67.10 ± 2.349
Shuhui 881/Kitaake	0.0388 ± 0.0011	**0.0523 ± 0.0014**	59.43 ± 1.432**
Shuhui 527	0.0319 ± 0.0009	0.0245 ± 0.0009	66.67 ± 2.336
Shuhui 527/Kitaake	** 0.0497 ± 0.0015**	**0.0670 ± 0.0017**	58.20 ± 1.467**
Lemont	0.0246 ± 0.0010	0.0405 ± 0.0012	64.69 ± 1.297
Lemont/Kitaake	0.0404 ± 0.0017**	0.0448 ± 0.0012*	57.29 ± 0.096**
Xiangdali	0.0198 ± 0.0007	0.0336 ± 0.0007	74.87 ± 2.195
Xiangdali/Kitaake	** 0.0237 ± 0.0005*	0.0483 ± 0.0014**	* 64.99 ± 0.780**
Kitaake	0.0385 ± 0.0011	0.0429 ± 0.0009	59.58 ± 1.370

注: *表示 $P<0.05$, **表示 $P<0.01$ 。*或**在数字之前时表示与 Kitaake 差异, 在数字之后时表示与母本差异

Note: * and ** indicate significance at 5% and 1% level respectively, * or ** before figure indicates significant with Kitaake, * or ** after figure indicates significant with mothers

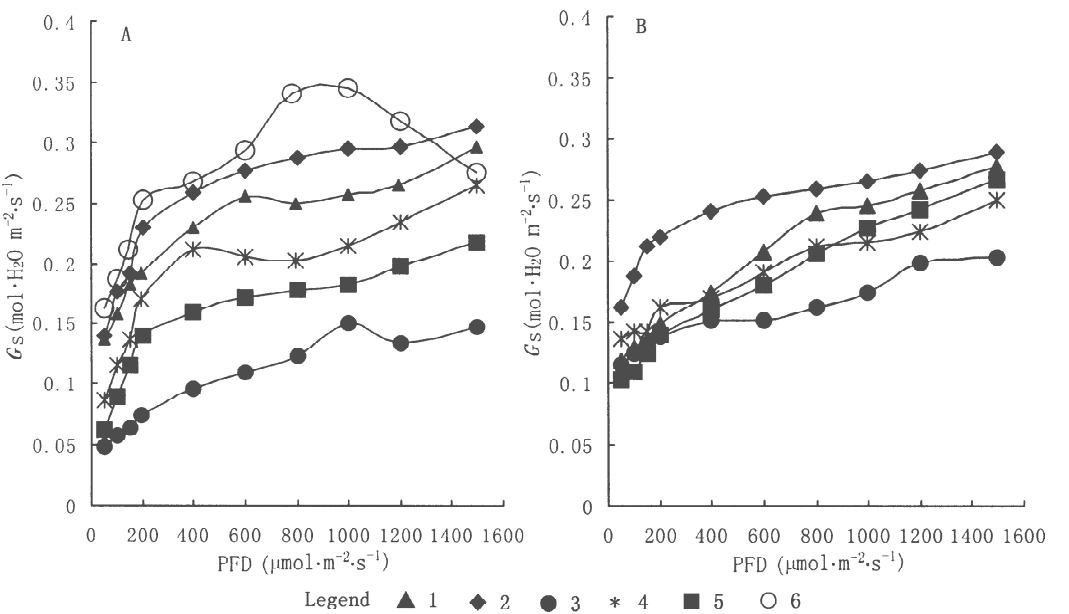


图 2 气孔导度(G_s)对光通量密度(PFD)的响应

A. 亲本响应图; B. 5 个杂种 F₁ 响应图 1. 蜀恢 527/Kitaake; 2. 绵恢 725/Kitaake; 3. 香大粒/Kitaake; 4. 蜀恢 881/Kitaake; 5. Lemont/Kitaake; 6. Kitaake

Fig. 2 The response of stomatal conductance (G_s) to photosynthetic flux density (PFD) in parents and 5 F₁ hybrids

A. Parents; B. Five F₁ hybrids 1. Shuhui527/ Kitaake; 2. Mianhui725/ Kitaake; 3. Xiangdali/ Kitaake; 4. Shuhui881/ Kitaake; 5. Lemont/ Kitaake; 6. Kitaake

渐下降。母本及杂种 F_1 气孔导度随光通量密度的变化趋势似乎表明,气孔对叶片的净光合速率没有限制作用,并且对于杂种 F_1 而言还有促进作用。考察各样本胞间 CO_2 浓度对光通量子密度的响应曲线(图3),结果表明,在低光通量密度($PFD \leq 800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)条件下,所有样本的胞间 CO_2 浓度随着光通量密度的增加迅速下降,但随着光通量密度的继续增加,亲本的胞间 CO_2 浓度反而升高,5个杂种 F_1 并未观察到胞间 CO_2 浓度上升,且各自保持在一个相对较低的水平。

图1和图2的结果显示影响亲本净光合速率的因素并非气孔限制,因为除父本 Kitaake 外,母本气孔导度并未随光通量密度的增加而降低;而且母本的胞间 CO_2 浓度在高光通量密度下反而升高。正常条件下,父本 CO_2 浓度本应随气孔导度的下降而下降,但在高光通量密

度下也出现了下降,杂种 F_1 胞间 CO_2 浓度却维持在各自较低的水平。这些结果表明出现这种差异的原因在于亲本叶肉细胞在高光通量密度条件下光合能力下降,叶肉细胞利用 CO_2 的能力下降。

2.3 亲本及杂种 F_1 的羧化效率和 CO_2 补偿点

如表1所示,所有杂种 F_1 的羧化效率(CE)都显著或极显著高于其母本,绵恢 725 / Kitaake、蜀恢527/Kitaake、蜀恢881/Kitaake 3个籼粳交杂种羧化效率极显著高于父本 Kitaake。5个杂种 F_1 的 CO_2 补偿点(Γ)也比其母本低。这一结果也验证了上文提到的关于叶片光合能力下降、叶肉细胞利用 CO_2 的能力下降的推论,因为叶片的羧化效率通常被认为是叶片中 Rubisco 量与活性的指标(von Caemmerer and Farquhar, 1981; 王忠, 2000),所以亲本与杂种 F_1 CO_2 同化能力的差异可能是因

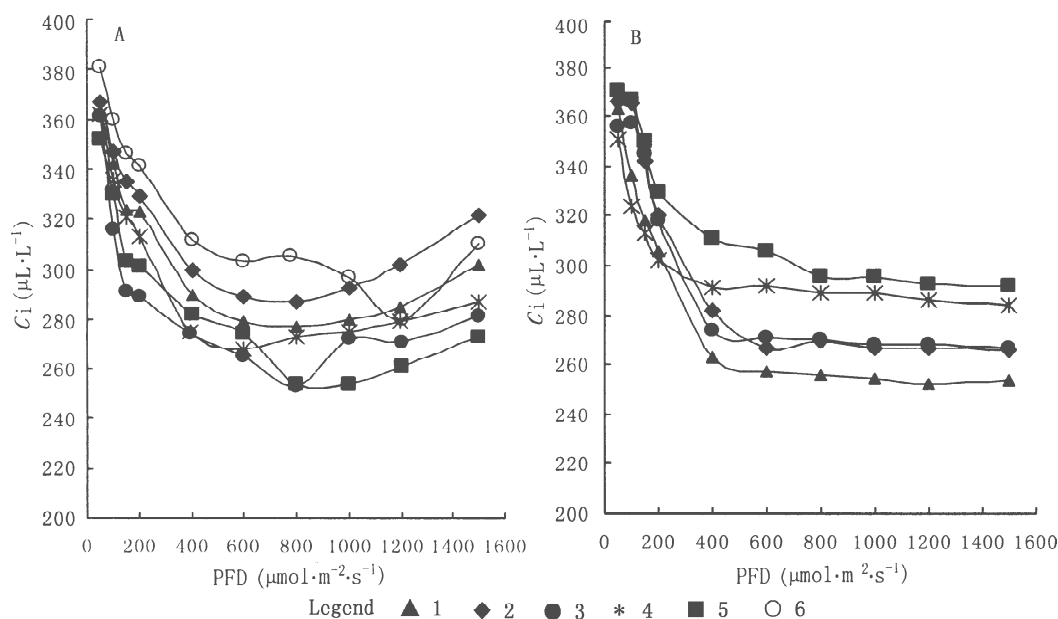


图3 胞间 CO_2 浓度(C_i)对光通量密度(PFD)的响应

A. 亲本响应图; B. 5个杂种 F_1 响应图 1. 蜀恢527/Kitaake; 2. 绵恢725/Kitaake; 3. 香大粒/Kitaake; 4. 蜀恢881/Kitaake; 5. Lemont/Kitaake; 6. Kitaake

Fig. 3 The response of intercellular CO_2 concentration(C_i)to photosynthetic flux density (PFD) in parents and 5 F_1 hybrids

A. Parents; B. Five F_1 hybrids 1. Shuhui527/ Kitaake; 2. Mianhui725/ Kitaake; 3. Xiangdali/ Kitaake; 4. Shuhui881/ Kitaake; 5. Lemont/ Kitaake; 6. Kitaake

为叶片中 Rubisco 量与活性的有差异引起的。

不同杂种 F_1 之间的羧化效率与 CO_2 补偿点也存在明显的差异。从羧化效率比较, 绵恢 725/Kitaake>蜀恢 527/Kitaake>蜀恢 881/Kitaake> 香大粒/Kitaake>Lemont/Kitaake; 从 CO_2 补偿点比较 725/Kitaake<Lemont/Kitaake<527/Kitaake<881/Kitaake<香大粒/Kitaake。叶片羧化效率高, CO_2 补偿点低说明叶片对 CO_2 的利用率高(王忠, 2000)。笔者用一个父本与不同类型的母本杂交代配出的杂种 F_1 诱导了 Rubisco 相对于亲本的高表达或者说提高了 Rubisco 的活性, 但 5 个杂种 F_1 之间由于亲本间遗传距离不相同, 产生的光合杂种优势大小不同, 表现在对 CO_2 的同化时籼粳亚种间杂交的优势明显。

3 讨论

3.1 叶肉细胞的 CO_2 同化能力是亲本与杂种 F_1 以及杂种 F_1 之间净光合速率差异的主要原因

Farquhar 和 Sharkey (1982)指出, 光合速率的下降有两个方面的因素, 一是气孔导度的下降, 阻止 CO_2 的供应, 从而使细胞间隙 CO_2 浓度下降; 二是叶肉细胞光合能力的下降, 叶肉细胞利用 CO_2 的能力降低, 从而使得细胞间隙 CO_2 浓度升高。本试验中, 考察气孔导度对光通量密度的响应曲线(图2)发现, 所有样本(除 Kitaake)的气孔导度并未出现下降, 证明亲本净光合速率的降低不是由于气孔的限制。胞间 CO_2 浓度对光量子密度的响应曲线(图3)显示, 所有亲本在高光通量密度下伴随着胞间 CO_2 浓度的上升, 而 5 个杂种 F_1 则几乎保持在各自较低的水平。虽然父本 Kitaake 气孔导度在高光通量密度下出现下降, 但胞间 CO_2 浓度的上升却揭示了叶肉细胞的 CO_2 同化能力是光合速率下降的真正原因, 因为 C_i 的增加是光合下降非气孔限制的最可靠判断依据(许大全, 1997)。因此亲本与杂种 F_1 以及杂种 F_1 之间

净光合速率出现差异的原因就应该是叶肉细胞的光合同化能力。进一步考察羧化效率、 CO_2 补偿点, 发现亲本(特别是母本)与杂种 F_1 有显著的差异(表1), 羧化效率受 Rubisco 活性及活化量的限制, 从羧化效率的变化可以推测 Rubisco 的量与活性(von Caemmerer and Farquhar, 1981; 王忠, 2000)。Augustine 等(1976)也提出羧化效率的差别是品种间光合速率差异的主要原因。所以有理由相信, 亲本与杂种 F_1 以及杂种 F_1 之间在羧化效率、 CO_2 补偿点上的差异是反映它们叶片中 Rubisco 的差异, 进而影响到对 CO_2 的同化能力, 胞间 CO_2 浓度、净光合速率就是这种差异的表现。在高光通量密度下, 叶肉细胞对 CO_2 的同化能力越强, 胞间 CO_2 浓度越低, 达到的最大净光合速率越大。

3.2 不同类型杂交的利用

笔者用一个粳稻品种作父本与不同类型的母本品种杂交得到具有不同遗传差异的杂种 F_1 , 在净光合速率、羧化效率及 CO_2 补偿点等方面, 籼粳亚种间杂种绵恢 725/Kitaake、蜀恢 527/Kitaake、蜀恢 881/Kitaake 对两份亚种内杂种香大粒/Kitaake(粳爪交)、Lemont/Kitaake(不同生态型的粳粳交, 美国稻属于特殊粳稻)具有明显的优势, 而蜀恢 881 含有梗型血缘, 蜀恢 881/Kitaake 也比典型籼粳亚种间杂交组合绵恢 725/Kitaake、蜀恢 527/Kitaake 优势稍逊一筹。所以有理由相信, 双亲的遗传差异越大, 杂种 F_1 的光合同化能力越强。具有强大光合同化能力——“源”, 才是现今“超级稻”育种计划的强有力保证。但在笔者的试验中, 5 个杂种 F_1 都不同程度的出现了不正常结实, 其中结实率香大粒/Kitaake>Lemont/Kitaake>蜀恢 881/Kitaake>蜀恢 527/Kitaake>绵恢 725/Kitaake(数据未列出)。亚洲栽培稻籼粳亚种之间杂种 F_1 易产生强大的杂种优势, 生物学优势明显, 这些优势的基础是建立在强大光合同化能力上的。这

里的同化能力就是光合物质生产的能力(源),袁隆平(1997)曾经指出,增源是实现水稻超高产的关键。但籼粳交杂种 F_1 结实不正常,同化物质的转运不畅(杨建昌等, 1997),阻碍了生物学优势向经济产量优势的转化,影响了籼粳亚种间杂种优势的直接利用。所以在控制双

亲一定遗传差异的前提下,可以充分利用一些广亲和恢复系或不育系选育各种熟期和适应不同生态地区的超高产组合,更充分地发挥亚种间的杂种优势和提高超高产育种的效率(袁隆平, 1996; 程式华, 2000)。

参 考 文 献

- 程式华 (2000) 杂交水稻育种材料和方法研究现状及发展趋势. *中国水稻科学*, 14: 165-169
- 王忠 (2000) 植物生理学. 中国农业出版社, 北京, pp. 170-174
- 许大全 (1997) 光合作用气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 33: 241-244
- 杨建昌, 朱庆森, 王志琴, 郎有忠 (1997) 亚种间杂交稻光合特性及物质积累与运转研究. *作物学报*, 23: 82-88
- 袁隆平 (1996) 选育水稻亚种间杂交组合的策略. *杂交水稻*, 11: 1-3
- 袁隆平 (1997) 杂交水稻超高产育种. *杂交水稻*, 12: 1-6
- 周开达, 汪旭东 (1997) 亚种间重穗型杂交稻研究. 四川科学技术出版社, 成都, pp. 12-22
- Augustine JJ, Steven MA, Brehdenback RW (1976) Genotypic variation in carboxylation of tomatoes. *Plant Physiology*, 57: 325-333
- Bernacchi CJ, Singsaas EL, Pinetel C (2001) Improved temperature response functions for models of Rubisco limited photosynthesis. *Plant Cell Environment*, 24: 253-259
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982) Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33: 317-345
- Jensen RG (2001) Activation of Rubisco regulates photosynthesis at high temperature and CO_2 . *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*, 97: 12937-12938
- von Caemmerer S, Farquhar GD (1981) Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376-387