

超高产水稻协优 9308 的高效光合功能

许晓明¹, 陆巍¹, 张荣铎¹, 陈国祥²

(1. 南京农业大学光合作用实验室 210095, 南京)

(2. 南京师范大学生命科学学院 210097, 南京)

[摘要] 比较研究了具有超高产潜力的水稻品种协优 9308 及对照品种汕优 63 的光能吸收、转化和利用。结果表明, 超高产水稻的叶绿素和类胡萝卜素的含量均高于汕优 63, 吸收光谱结果也表明超高产水稻叶绿体具有更强的光能吸收能力, 其叶片 PSII 光能转化效率(F_v/F_m), 光化学猝灭(q_p)及量子效率(Φ_{PSII})均高于对照, 而超高产品种的非光化学猝灭(q_N)则低于对照品种。Mg²⁺对超高产水稻叶绿体 PS I 和 PS II 之间激发能分配的调节能力高于对照品种。光合电子传递活性及 RuBPCase 活性和含量也均高于对照。协优 9308 叶片较高的光能吸收、转化和利用可能是其实现超高产的重要原因之一。

[关键词] 水稻, 产量, 光能吸收, 光能转化, 激发能分配

[中图分类号] Q946, [文献标识码] A, [文章编号] 1001-4616(2004)01-0078-04

水稻是世界上最重要的粮食作物之一。随着世界人口的增加和耕地资源减少, 粮食供求矛盾日趋尖锐。为打破这种局面, 实现水稻产量的第三次飞跃, 世界各国陆续开展了水稻超高产育种研究^[1-3]。水稻产量主要取决于生物量 and 经济系数。在经济系数达到极限值和叶面积指数饱和的情况下, 生物量的提高则是实现水稻超高产的主要途径, 而生物量的增加依赖于光合作用的提高。光合作用是作物产量形成的物质基础。水稻籽粒产量的 90% 来自于花后叶片光合作用, 尤以剑叶对产量的贡献最大。有关高产水稻光合特性的研究已有较多报道^[4-7], 但对具有超高产潜力的水稻品种是否有光合优势及光合优势如何转换成产量优势等问题的研究则较少。由于光能的吸收、传递和转换都是在叶绿体内进行的, 因此叶绿素的含量、光系统的活性及碳同化系统中酶的活性等均能影响光能的吸收、传递和转换, 并进一步影响着作物的光合效率。本文以中国水稻研究所育成的亩产达 800 kg 的超高产水稻组合协优 9308 和对照品种汕优 63 为材料, 围绕剑叶光合色素、光能的转化及碳同化等特性进行较系统的比较研究, 旨在发掘具有超高产潜力水稻品种的高光效特性, 为进一步提高水稻光能利用率和水稻超高产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

协优 9308 和汕优 63 种子由中国水稻研究所提供。植株栽于室外盆钵中, 每盆 5 株, 生长期(5 月至 10 月)水、肥正常管理。温度为 25~40℃, 午间最高光强为 1 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。当剑叶全展后 7d 作各项生理指标测定。

1.2 方法

1.2.1 色素含量的测定

采用 Wellburn 和 Lichtenthaler 的方法^[8], 用岛津 190 型双波长双光束分光光度计测定叶绿素和类胡萝卜素的含量。

1.2.2 光合速率、RuBPCase 活性及含量的测定

用 CIRAS 光合气体分析系统测定(CIRAS-1, PP-system UK)。叶室 CO₂ 浓度 330~350 $\mu\text{L/L}$, 光量子通量密度(PFD)约 1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 温度 32±3℃。RuBPCase 活性的测定按 Perchorowicz 的方法^[9], 利用¹⁴C 同位素法测定。RuBPCase 含量的测定参考 Makino 的方法^[10]。

1.2.3 叶绿体的制备

取水稻叶片 20 g 加入 200 mL 预冷的提取液(0.4 mol/L 蔗糖, 50 mmol/L 的 Tricine, pH7.6)。用预冷的

收稿日期 2003-10-11。

基金项目 国家重点基础研究专项经费计划项目(G1998010100)。

作者简介 许晓明, 1971-, 博士, 南京农业大学生命科学学院讲师, 主要从事光合生理研究, E-mail: xuxm@mail.njau.edu.cn

通讯联系人 张荣铎, 1934-, 南京农业大学生命科学学院教授, 主要从事光合作用研究, E-mail: rxzhang@mail.njau.edu.cn

万方数据

捣碎机高速(20 000 r/min)捣碎 ,经 8 层纱布过滤后于 500 g 离心 2 min 以去除大的碎片 ,上清液 3 000 g 离心 10 min ,沉淀用悬浮介质(50 mmol/L 的 Tricine ,15 mmol/L 的 NaCl ,5 mmol/L 的 MgCl₂ ,pH7.6)悬浮备用 .整个操作在 4℃ 下暗室中进行 .

1.2.4 叶绿体室温吸收光谱的测定

用 UV - 754 型分光光度计测定叶绿体的室温吸收光谱 ,测定时叶绿素含量为 5μg/mL .

1.2.5 叶绿素荧光参数的测定

用便携式叶绿素荧光计 PAM—2000(Walz ,德国)进行测定 ,用数据处理软件 DA - 2000(Heinz ,Walz)记录处理叶绿素荧光参数 .

1.2.6 叶绿体低温(77 K)荧光发射光谱的测定

叶绿体的低温(77 K)荧光发射光谱的测定参考辛越勇等的方法^[11] ,用日立 F - 4500 荧光分光光度计测定 ,激发波长为 436 nm 和 480 nm ,发射光狭缝为 5.0 nm ,扫描速率为 240 nm/min ,叶绿素浓度为 10 μg/mL .

2 结果与分析

2.1 不同产量水稻品种剑叶光合色素含量的比较

从表 1 可看出 ,超高产品种协优 9308 的单位鲜重叶绿素含量和类胡萝卜素含量分别比对照汕优 63 高 10.1% 和 15.3% ,单位叶片面积叶绿素含量和类胡萝卜素含量则分别比汕优 63 高 28.7% 和 30.8% .超高产水稻品种与对照光合色素含量均有显著差异 .同时 ,协优 9308 叶片中的 Chl/Car 比值也较低 .

表 1 不同产量水稻品种的光合色素含量

品种	叶片色素含量				Chl <i>a</i> / <i>b</i> 比值
	叶绿素		类胡萝卜素		
	μg/g	μg/cm ²	μg/g	μg/cm ²	
协优 9308	3 565.1 ± 130.2 *	60.61 ± 2.6 * *	685.28 ± 32.5 *	11.65 ± 0.7 * *	3.33 ± 0.2
汕优 63	3 239.2 ± 150.0	47.09 ± 3.2	594.03 ± 40.1	8.91 ± 0.5	3.28 ± 0.2

注 : * $p < 0.05$, * * $p < 0.01$

2.2 不同产量水稻品种叶绿体吸收光谱的比较

从图 1 叶绿体的室温吸收光谱可以看出 ,在含等量叶绿素的情况下 ,供试两品种叶绿体的吸收光谱的形状及峰位大致相同 ,在红光区和蓝紫光区处各有一个吸收峰 ,分别位于 678 nm 和 436 nm 处 .但超高产品种协优 9308 的吸收峰明显高于对照品种汕优 63 .

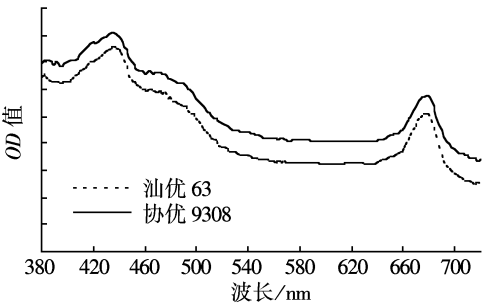


图 1 不同产量水稻品种叶绿体的室温吸收光谱

2.3 不同产量水稻品种荧光诱导动力学参数的比较

室温条件下 ,叶绿体的荧光几乎全部来自 PS II^[12] .利用脉冲调制荧光技术可以测定叶绿体 PSII 的原初光化学效率 F_v/F_m 、PSII 活性 F_v/F_o 及 PSII 非环式电子流的量子效率 ϕ_{PSII} 等荧光参数 ,以及光化学猝灭系数 q_p 和非光化学猝灭系数 q_N . q_p 代表了 PSII 反应中心开放部分的比例^[13] ,反映 PSII 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额 .从表 2 可以看到超高产水稻叶片 PSII 光能转化效率 ,光化学猝灭系数及量子产额均高于对照 ,而非光化学猝灭系数则低于对照品种 .

表 2 不同产量水稻品种荧光诱导动力学参数的比较

品种	F_v/F_m	F_v/F_o	q_N	q_P	Φ_{PSII}
协优 9308	0.838 ± 0.002 * *	4.971 ± 0.15 * *	0.643 ± 0.05 * *	0.708 ± 0.03 *	0.428 ± 0.03 *
汕优 63	0.816 ± 0.008	4.398 ± 0.07	0.795 ± 0.06 *	0.563 ± 0.05	0.269 ± 0.03

注 : * $p < 0.05$, * * $p < 0.01$

2.4 Mg²⁺ 对不同产量水稻品种叶绿体两个光系统间激发能分配的影响

在低温(77 K)下 ,水稻的叶绿体荧光发射光谱中有两个发射峰 ,分别位于 683 nm 和 735 nm 处 ,它们的荧光产值分别用 F_{683} 和 F_{735} 表示 . F_{683} 来源于 PSII 捕光色素蛋白复合体 , F_{735} 来源于 PS I 捕光色素蛋白复

合体, F_{683}/F_{735} 的比值则反映激发能在 PS II 和 PS I 之间的相对分配^[14]. 外加 Mg^{2+} 对两个光系统之间激发能的分配具有调节作用. 从表 3 可以看到, 不论激发光波长为 436 nm 还是 480 nm, Mg^{2+} 在提高超高产水稻协优 9308 的 F_{683}/F_{735} 比值的幅度都优于对照汕优 63, 其差异均达到极显著水平 ($p < 0.01$).

表 3 Mg^{2+} 对不同产量水稻品种叶绿体 F_{683}/F_{735} 比值的影响

品种	激发光波长					
	436 nm			480 nm		
	- Mg^{2+}	+ Mg^{2+}	(B - A)/A(%)	- Mg^{2+}	+ Mg^{2+}	(B - A)/A(%)
协优 9308	1.33	2.20	39.5**	1.38	2.48	44.4**
汕优 63	1.11	1.61	31.1	1.17	1.67	29.9

注: * $p < 0.01$, - Mg^{2+} 和 + Mg^{2+} 分别表示无和添加 5 mmol/L Mg^{2+} .

2.5 不同产量水稻品种光合碳同化的比较

作物的高产潜力, 尤其是生物产量与它们的光合碳同化直接相关. 而占叶绿体可溶性蛋白大部分的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶在光合作用暗反应中起关键作用. 表 4 的结果表明, 超高产水稻品种协优 9308 的剑叶的净光合速率、RuBPCase 活性和含量均高于汕优 63. 其中净光合速率均达到显著水平, RuBPCase 活性的差异则达到了极显著水平 ($p < 0.01$).

表 4 不同产量水稻品种的光合碳同化参数的比较

品种	净光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	RuBPCase 活性/ ($\mu\text{mol}/\text{min} \cdot \text{g}$)	RuBPCase 含量/ (g/mg)
协优 9308	27.67 ± 1.23**	2.86 ± 0.07**	20.62 ± 1.1*
汕优 63	23.42 ± 1.5	1.55 ± 0.05	17.56 ± 0.9

注: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$

3 讨论

植物通过光合色素捕获光能进行光合作用, 高叶绿素含量一方面有助于光合机构捕获更多的光能, 另一方面有利于光合机构形成更多的光合单位, 从而提高植物的光能利用效率. 类胡萝卜素含量的增高有利于提高植物的抗逆性. 当过强的光照射到光合系统上时, Chla 分子在强光作用下易产生三线态, 而三线态的 Chla 分子很容易与氧结合生成单线态氧, 单线态氧对光合器官会造成损伤, 而 Car 分子可以通过猝灭三线态 Chla 分子或迅速将单线态氧衰退回基态, 从而起到对于光合膜的保护作用^[15]. 另外, 它对外周天线 LHCII 的结构稳定也是必需的^[16]. 而较小的 Chl/Car 比值可以降低叶片对光能的吸收, 相对提高叶片吸收光能中热耗散的比例, 从而减轻叶片中光能过剩的压力, 有助于对光抑制的防御, 减少水稻体内活性氧的产生.

来源于不同产量潜力水稻品种的叶绿体对光能的吸收能力不同, 超高产水稻品种协优 9308 在红光区和蓝光区对光的吸收能力明显高于对照品种汕优 63. 这显然有利于超高产水稻品种的叶绿体更加充分地吸收光能, 为反应中心积累更充足的能量.

从表 2 可以看到, 具超高产潜力的水稻品种表现出较高的光能转化效率和 PS II 潜在活性, 并且具有较高的光化学猝灭系数(q_p)和较低的非光化学猝灭系数(q_N). 高产品种的 PS II 潜在活性较高, 显然有利于它们把叶绿体中的捕光色素蛋白复合体所接受的光能迅速传递给反应中心, 同时由于它们的原初光能转化效率高, 因此可以将反应中心得到的能量以更高的效率转化成生物化学能. q_N 值反映了 PS II 反应中心非辐射能量耗散能力的大小, 即 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递, 而以热的形式耗散掉的部分. 降低非辐射能量耗散, 有利于对光能的利用. 通常情况下, ATP 和 NADPH 供应不足被认为是光合碳同化的基本限制因子之一. 而本研究结果表明超高产水稻品种能够使天线色素所捕获的光能以更高比例用于推动光合电子传递, 从而最终提高电子传递能力. 而光合电子传递能力的提高, 以及对光能的高效转换, 均有助于为光合碳同化提供更充足的能量(ATP)和还原能力(NADPH), 以促进碳同化环的运转, 为干物质的积累奠定良好的基础^[17].

植物要高效率地进行光合作用, 除了需要有高效的吸能和转能效率外, 还要求进入两个光系统(PS I 和 PS II)的光量子必须处于平衡状态, 涉及质醌氧化还原变化的捕光色素蛋白复合体的磷酸化与去磷酸化引起的状态 I 与状态 II 之间的转化, 可以调节激发能在两个光系统之间的分配. 从而使光合机构在两个光系统光激发不均衡的光照条件下, 保持较高而稳定的量子效率. 在植物体内, 可以通过 Mg^{2+} 来调节 PS I 和 PS II 之间的激发能的分配, 使两个光系统之间的激发能处于平衡状态, 以实现高的光合速率^[14]. 我们的研究结果说明, Mg^{2+} 对高产品种两个光系统之间的激发能分配有更大的调节作用, 因而有助于进入两个

光系统的光量子在两个光系统之间的分配迅速达到平衡,这不仅有利于超高产水稻品种更快地适应外界光环境,而且为它高效地进行光合作用提供良好的内部环境,以实现高的光合速率。

综上所述,超高产水稻品种协优 9308 品种具有较高的光能吸收和光能转化效率、较低的非辐射能量耗散能力以及对两个光系统间的光能分配具有较强的调节能力,此外本文还证实了协优 9308 具有较高的光合碳同化能力,所以不同产量潜力水稻品种之间实际产量的差别与它们光合功能之间差异密切相关。光合器官的高效的光能吸收、传递和转化是作物高产的生理生化基础。

[参考文献]

- [1] 徐正进,陈温福,张龙步.日本水稻的现状与展望[J].水稻文摘,1990,5(1):1—6.
- [2] Khush G S. Rice Research in Asia, Progress and Priorities, CAB international and IRR[J]. R E Evenson et. 1996, 59—71
- [3] 袁隆平.杂交水稻超高产育种[J].杂交水稻,1997,12(6):1—3.
- [4] 翟虎渠,曹树青,万建民,等.超高产杂交稻灌浆期光合功能与产量的关系[J].中国科学,2002,32(3):211—217
- [5] 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):28—35
- [6] 曹树青,翟虎渠,盛胜兰,等.高产杂交籼稻 II 优 129 光合碳同化特性的研究[J].杂交水稻,2001,16(1):46—50
- [7] 王强,张其德,蒋高明,等.超高产杂交稻光合特性的研究[J].植物学报,2000,42(12):1285—1288
- [8] Wellburn A R, Lichtenthaler H. Formulate and program to determine total carotenoids and chlorophyll A and B of leaf extracts in different solvents. Advance in photosynthesis Research[J]. The Hague : martinus Nijhoff, 1984 (2) 9—12
- [9] Perchorowicz J T, Raynes D A, Jensen R G. Measurement and preservation of the in vivo activation of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase in leaf extracts[J]. Plant Physiol. 1982, 69 :1165—1168.
- [10] A Makino, T Mae, K Ohira. Colorimetric measurement of protein stained with coomassie brilliant blue R on sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis by eluting with formamide[J]. Agric Biol Chem, 1986, 50(7) :1911—1912
- [11] 辛越勇,冯丽洁,许亦农,等. Effect of high light stress on chlorophyll-protein complexes of two subspecies of rice[J]. 植物学报, 2000, 42(12) :1278—1284
- [12] Krause GH, Weis E, Chlorophyll fluorescence and photosynthesis[J]. Annual review of plant physiology and plant molecular biology, 1991, 42 :313—349.
- [13] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J].植物学通报,1999,16(4):444—448
- [14] Butler W L. Energy distribution in the photochemical apparatus of photosynthesis[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1978, 29 :345—378
- [15] 李卫华,卢庆陶,郝乃斌,等.高产大豆品种的高光效特性[J].生物物理学报,2000,16(2):421—426
- [16] 贺俊芳,任兆玉,王水才.内周天线 CP43, CP47 中 β -Car 到 Chl a 分子间的能量传递.光子学报,2001,30(4):385—390
- [17] Khoo G H, He J, Hew C S. Photosynthetic utilization of radiant energy by CAM Dendrobium flowers[J]. Photosynthetic, 1997, 34 (3) 367—376.

Studies on High Efficiency Photosynthetic Function in Super High Yielding Rice Xieyou 9308

Xu Xiaoming¹, Lu Wei¹, Zhang Rongxian¹, Chen Guoxiang²

(1. Photosynthesis Lab, Nanjing Agricultural University, 210095, Nanjing, PRC)

(2. School of Life Science, Nanjing Normal University, 210097, Nanjing, PRC)

Abstract Differences of light absorption, conversion and utilization characteristics between two rice varieties with different yield potentials were studied in this paper. Results indicated that the Chl and Car contents in super high yielding rice xieyou 9308 were higher than those in shanyou 63. It was also found that the light absorption capacity of the chloroplast of super high yielding rice was greater than that in shanyou 63. High values of F_v/F_m , q_p and quantum yield were found in super high yielding rice varieties, however the q_N in super high yielding rice was lower than in shanyou 63. The capability of exciting energy distribution between PS II and PS I by Mg^{2+} in xieyou 9308 was higher than that of shanyou 63. The electron transportation activity and RuBPCase activity and content in super high yielding rice were also higher than that in shanyou 63, respectively. It was concluded that the prominent light absorption, conversion and utilization abilities of xieyou 9308 might be one of the important reasons for super high yield.

Key words rice, yield, light energy absorption, light energy conversion, excitation energy distribution

[责任编辑:孙德泉]