

杂草稻灌浆期剑叶的叶绿素荧光特性

徐文蓉, 赵灿, 强胜, 戴伟民, 宋小玲*

南京农业大学杂草研究室, 南京210095

摘要: 杂草稻(*Oryza sativa* L. f. *spontanea*)是与水稻同属同种的严重影响水稻产量和品质的杂草。杂草稻的早熟特性是其造成严重危害的重要原因之一。目前杂草稻的早熟现象虽有报道, 但机制尚不明确。本研究以扬州、泰州、茂名和丹东地区的杂草稻与栽培稻为试验材料, 同质园下比较了杂草稻与栽培稻从播种到抽穗、从抽穗到完熟(灌浆期)所需天数的差异, 在灌浆期剑叶的叶绿素含量、叶绿素荧光参数, 分析它们和杂草稻早熟的关系。结果显示: 杂草稻比相应栽培稻从抽穗到完熟所需时间短10~33 d。在灌浆过程中, 杂草稻剑叶的叶绿素含量低, 或下降速度快于栽培稻, 存在早衰现象。杂草稻剑叶的光合性能指数 PI_{ABS} 、最大光化学效率(ϕ_{P_0})、活性反应中心数(RC/ABS)、用于电子传递的量子产额(ϕ_{E_0})和光系统II(PSII)受体侧相对电子传递速率(ψ_0)均在抽穗期最高, 整体呈逐渐降低的趋势。栽培稻则大多在乳熟期最高, 呈先上升后降低的趋势, 但其下降速度快于杂草稻。剑叶的早衰、达到PSII最大光合性能时间提前可能是杂草稻早熟的机制之一。

关键词: 杂草稻; 叶绿素含量; 快速叶绿素荧光; 早熟

杂草稻(*Oryza sativa* L. f. *spontanea*)是世界稻田中仅次于稗草和千金子的第三大草, 严重影响水稻的产量和品质。杂草稻一般植株较高、分蘖多、株型披散、根系发达, 它通过与栽培稻争光、争水、争肥从而导致水稻产量降低(张忠林等2004; Burgos等2006; 王楠等2007; 杨庆等2008; Chauhan和Johnson 2011; 张峥等2012; Dai等2014)。在我国, 杂草稻的发生严重, 已形成了东北、西北、华东和华南4个发生危害中心, 严重影响水稻产量和质量, 威胁着我国水稻生产和粮食安全(Zhang等2012)。据统计, 全国超过333万 hm^2 稻田遭受杂草稻危害, 造成的水稻产量损失约34亿kg(梁帝允和强胜2011)。

杂草稻具有极强的杂草特性, 主要表现为落粒性、休眠性、抗逆性及竞争能力强。杂草稻种子的落粒性和休眠性是其杂草特性的重要体现, 对杂草稻的传播与繁衍具有重要意义, 针对这两个性状已分别定位到了多个数量性状基因座(quantitative trait locus, QTL)(Gu和Foley 2004; Nunes等2014)。对杂草稻的强抗逆性和竞争能力也开展了研究(Chauhan和Johnson 2011; Oh等2004; 苗微等2011)。最新研究表明, 杂草稻苗期的强光合作用是其竞争能力强的主要原因(Dai等2016)。

除上述人们普遍关注的杂草特性外, 杂草稻还具有一个非常重要的特性就是早熟。杂草稻比栽培稻提前成熟使得其能在收获前就完成了生殖生长, 逃脱人工收获, 保证了杂草稻在农田中持续危害。因此, 早熟是杂草稻成为杂草的关键特性

之一。据报道, 江苏中部地区的中粳稻田中杂草稻成熟期比常规粳稻早约15 d(孙敬东等2005; 徐世林等2006); 江苏沿江地区杂草稻的生育期较栽培稻短15~30 d, 且杂草稻枯萎早(张峥等2012); 东北地区杂草稻从抽穗到成熟明显短于栽培稻, 衰老迅速(袁晓丹等2006; 邹德堂等2008); 广东雷州杂草稻的成熟时间明显早于栽培稻(杨红梅等2011)。尽管已有上述杂草稻早熟特性的观察和报道, 但作为杂草稻的关键杂草特性之一, 其早熟的内在机制尚不明确。

水稻80%以上的籽粒产量来自于抽穗后的叶片光合作用, 叶片的光合效率对于水稻籽粒发育成熟具有重要影响(曹树青等2000)。据研究, 叶片同化产物不足时, 可能会促使茎秆储藏的物质过早地向籽粒运转, 从而导致植株早衰(王彦荣等2003; 翟虎渠等2002)。叶绿素含量是衡量叶片光能吸收和利用能力的重要指标(Lin等2009)。叶绿素荧光技术可以快速、灵敏和非破坏性地分析光合性能(Guarini和Moritz 2009; Krause和Weis 1991)。叶绿素荧光的变化相当灵敏, 从植物的形态和生长看不出任何变化时, 叶绿素荧光就会发生显著的变化。目前, 叶绿素荧光技术已成功应用于作物抗逆品种筛选、栽培方式优化、衰老进程等方面的研究中(段冰冰和陆巍2014; 王志军等2016; 张

收稿 2017-05-16 修定 2017-09-07

资助 转基因生物新品种培育重大专项课题(2016ZX08011-001)。

* 通讯作者(E-mail: sxl@njau.edu.cn)。

国良和陈文军2016; Panda和Sarkar 2013; Ierna 2007)。前人对杂草稻的叶绿素荧光特性研究多集中在苗期, 缺少生殖生长阶段的相关研究(刘睿等2015; Dai等2016)。因此, 对比研究杂草稻和栽培水稻在灌浆期间功能叶片剑叶的叶绿素荧光特性, 对于揭示杂草稻早熟有重要意义。

本研究通过比较不同纬度地区杂草稻与栽培稻的播种到抽穗、抽穗到完熟所需时间及灌浆期剑叶的叶绿素含量和荧光动力参数, 揭示剑叶的

叶绿素荧光特性与杂草稻早熟的关系, 期为杂草稻早熟机制的深入研究提供理论依据。

材料与方法

1 试验材料

选择来自东北、华东和华南不同纬度地区的4个栽培稻(*Oryza sativa* L. f. *spontanea*)种群及同地区的杂草稻(*Oryza sativa* L. f. *spontanea*)共8个种群作为试验材料(表1)。

表1 供试栽培稻与杂草稻采集信息以及生物学性状

Table 1 The collecting information and biological characteristics of the cultivated and weedy rice

样品区域	采集地	经度	纬度	品种名	类型
东北	辽宁丹东	124°17'E	39°58'N	‘丹粳17号’	粳型栽培稻
				‘WRLN004’	粳型杂草稻
华南	广东茂名	110°50'E	21°40'N	‘粤新占2号’	籼型栽培稻
				‘WRGD008’	籼型杂草稻
华东	江苏扬州	119°20'E	32°20'N	‘中莲恢950’	籼型栽培稻
				‘WRJS023’	籼型杂草稻
				‘南粳5055’	粳型栽培稻
	江苏泰州	119°57'E	32°26'N	‘WRJS013’	籼型杂草稻

田间试验于2015年6~11月在南京农业大学江浦试验田(118°37'E, 32°02'N)完成。试验田土壤为粘壤土, 中等肥力。前茬休闲, 播种前使用农用旋耕机进行深耕。供试水稻均经过浸种后采用定点穴播的方法进行播种。栽培方式为直播, 密度为15 cm×30 cm, 种植8行, 每行5穴, 每小区40穴, 每穴3粒。小区长×宽为1.8 m×1.5 m, 小区之间相距50 cm。出苗后1周内进行人工间苗保持每穴1株。之后进行正常的水肥管理及病虫害管理。为保证试验结果的可靠性, 所有供试材料的管理方法均一致。

2 从抽穗到完熟所需时间的观察

观察统计杂草稻与栽培稻从抽穗到完熟所需的时间。(1)抽穗期: 有50%的有效茎出穗;(2)乳熟期: 籽粒内容物呈白色乳浆状;(3)蜡熟期: 籽粒开始有坚硬感, 籽粒内容物浓黏, 无乳状物出现;(4)黄熟期: 籽粒变硬, 不易破碎;(5)完熟期: 枝梗完全转黄干枯(Counce等2000)。

3 剑叶叶绿素含量的测定

参考舒展(2010)的方法测定杂草稻与栽培稻剑叶在不同生育期(抽穗期、乳熟期、蜡熟期、黄

熟期和枯熟期)的叶绿素含量。取剑叶中部中脉两侧共1 cm²进行叶绿素提取。5 mL的80%丙酮避光条件下过夜浸提剑叶叶绿素, 使用岛津UV-1800紫外可见分光光度计, 读取663、645和470 nm的光密度(OD)。按以下公式计算含量: (1)叶绿素a (Chla)=(12.72×OD₆₆₃-2.59×OD₆₄₅)/1 000×5/S; (2)叶绿素b (Chlb)=(22.88×OD₆₄₅-4.67×OD₆₆₃)/1 000×5/S; (3)类胡萝卜素(car)=(4.08×OD₄₇₀-0.01×Chla-0.47×Chlb)/1 000×5/S。S为用于提取叶绿素的叶片面积(dm²)。试验重复4次。

4 剑叶叶绿素荧光动力学测定

参考Dai等(2016)的方法, 采用植物效率仪(Handy PEA)测定杂草稻与栽培稻抽穗期、乳熟期、蜡熟期、黄熟期和完熟期的剑叶叶绿素荧光动力参数。选取各试验材料生长一致、健壮的10株剑叶进行测定, 测定均上午8:00~10:00进行。测定前叶片需经过30 min暗适应, 开启波长为650 nm, 光强为3 500 μmol·m⁻²·s⁻¹的红光诱导1 s。使用Handy PEA和BiolyZer 4HP软件计算植物快速叶绿素荧光参数: PI_{ABS} 、 ϕ_{P_0} 、 RC/ABS 、 ϕ_{E_0} 、 Ψ_0 (表2)。

表2 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P)分析中使用的术语和公式

Table 2 Formulae and terms used in the analysis of the chlorophyll fluorescence transient O-J-I-P

参数与公式	含义
直接获得的参数	
$F_{20\ \mu\text{s}}$	在20 μs 时的荧光
$F_{300\ \mu\text{s}}$	在300 μs 时的荧光
$F_j = F_{2\ \text{ms}}$	在OJIP荧光诱导曲线上J点处(2 ms)的荧光
F_p	在OJIP的最大荧光处(P点)的荧光
从直接获得的参数导出的其他参数	
$F_0 = F_{20\ \mu\text{s}}$	当所有反应中心完全开放时的荧光, 即初始荧光
$F_M = F_p$	当所有反应中心完全关闭时的荧光, 即最大荧光
$V_j = (F_j - F_0) / (F_M - F_0)$	在J点的相对可变荧光
$M_0 = 4(F_{300\ \mu\text{s}} - F_0) / (F_M - F_0)$	OJIP荧光诱导曲线的初始斜率
量子产额或能量分配比率	
$\phi_{P_0} = 1 - (F_0 / F_M)$	最大光化学效率
$\Psi_0 = (1 - V_j)$	PSII受体侧相对电子传递速率
$\phi_{E_0} = [1 - (F_0 / F_M)] \cdot \Psi_0$	用于电子传递的量子产额
反应中心密度	
$RC/ABS = [1 - (F_0 / F_M)] / (M_0 / V_j)$	活性反应中心数
性能指数	
$PI_{ABS} = (RC/ABS) \cdot [\phi_{P_0} / (1 - \phi_{P_0})] \cdot [\Psi_0 / (1 - \Psi_0)]$	PSII以吸收光能为基础的性能指数

5 数据分析

数据分析采用SPSS 19.0软件进行, 通过独立样本 T 检验, 分析杂草稻与栽培稻的各指标在同一检测时期的差异性, 使用Excel 2010进行作图。

实验结果

1 杂草稻与栽培稻生育期的差异

4种杂草稻与栽培稻于同一天播种, 仅丹东杂草稻播种到抽穗的时间短于栽培稻24 d, 其他3种杂草稻播种到抽穗的时间与栽培稻无差异或仅相差3 d。但是, 杂草稻从抽穗到成熟所需的时间均短于当地栽培稻, 丹东、茂名、扬州和泰州地区的杂草稻抽穗到成熟的时间分别比当地栽培稻短13、10、17和33 d (表3)。可见, 杂草稻与栽培稻

生育期的差异主要发生在灌浆期。

2 杂草稻与栽培稻剑叶叶绿素含量的差异

杂草稻和栽培稻剑叶的叶绿素含量整体均呈下降趋势。其中, 丹东和泰州的杂草稻的下降速度快于当地栽培稻, 且其叶绿素含量显著低于栽培稻或与之相当; 茂名杂草稻剑叶的叶绿素含量在抽穗期和乳熟期分别显著低于栽培稻1.47和1.09 $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$, 但栽培稻的下降速度略快于杂草稻, 使其在蜡熟期至完熟期与杂草稻无显著差异; 扬州杂草稻在抽穗期至蜡熟期显著高于栽培稻1.17~1.66 $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$, 但栽培稻的下降速度快, 使其在黄熟期和完熟期与杂草稻无显著差异(图1)。总体来看, 杂草稻剑叶叶绿素含量的下降速度快于栽培稻, 或叶绿素含量低于栽培稻。

表3 杂草稻与栽培稻生育期的差异

Table 3 Difference on the growth period between weedy rice and cultivated rice

采集地点	播种到抽穗所需时间/d		抽穗到成熟所需时间/d	
	杂草稻	栽培稻	杂草稻	栽培稻
丹东	59	83	37	50
茂名	87	90	35	45
扬州	90	90	35	52
泰州	90	90	38	71

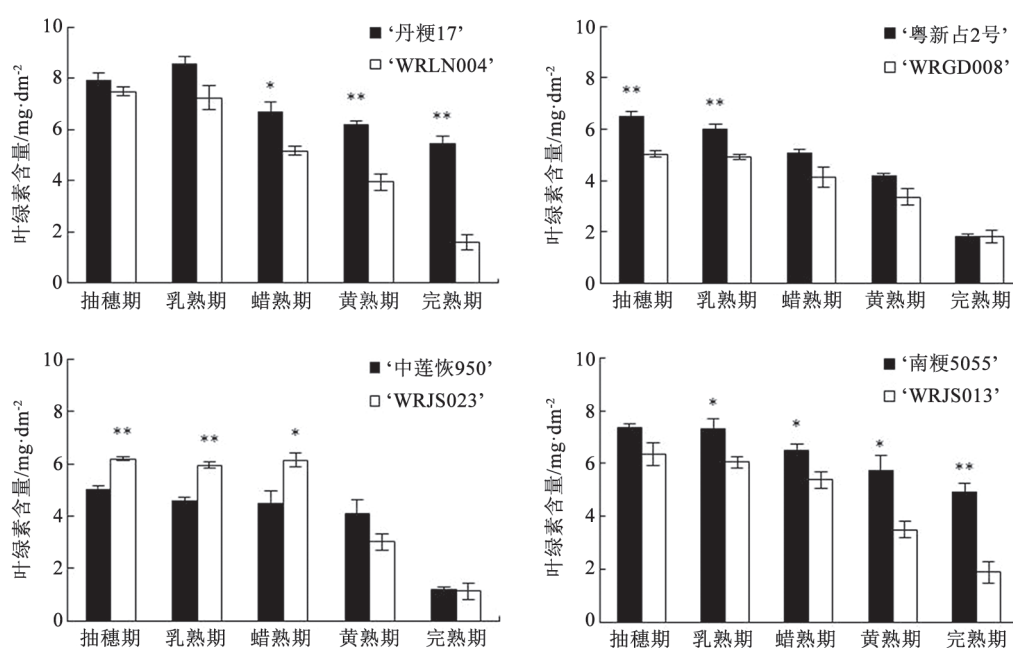


图1 杂草稻与栽培稻抽穗后剑叶叶绿素含量的变化

Fig.1 Changes in flag-leaf chlorophyll content of weedy rice and cultivated rice after heading

*和**分别表示在0.05和0.01水平上差异显著。

3 杂草稻与栽培稻灌浆期剑叶荧光动力学参数的变化

3.1 PI_{ABS}

供试的4种杂草稻的 PI_{ABS} 值在抽穗期最高,其中丹东、茂名和扬州三地的杂草稻显著高于当地栽培稻10.74~21.65,且都随着抽穗时间的延长呈现下降趋势。4种栽培稻在乳熟期呈现上升趋势,显著高于当地栽培稻7.93~20.91,之后整体呈现下降趋势,且下降速度快于相应的杂草稻。丹东杂草稻在蜡熟期显著高于栽培稻13.75;茂名杂草稻在蜡熟期和黄熟期分别显著高于栽培稻12.24和6.41;扬州杂草稻在蜡熟期显著低于栽培稻4.21,黄熟期又显著高于栽培稻6.98;泰州杂草稻蜡熟期至完熟期与栽培稻无显著差异(图2)。

总体来看,杂草稻剑叶的 PI_{ABS} 在抽穗期最高,而栽培稻的 PI_{ABS} 在乳熟期最高,即峰值出现的时间提前,同时杂草稻剑叶的 PI_{ABS} 下降速度慢于栽培稻。

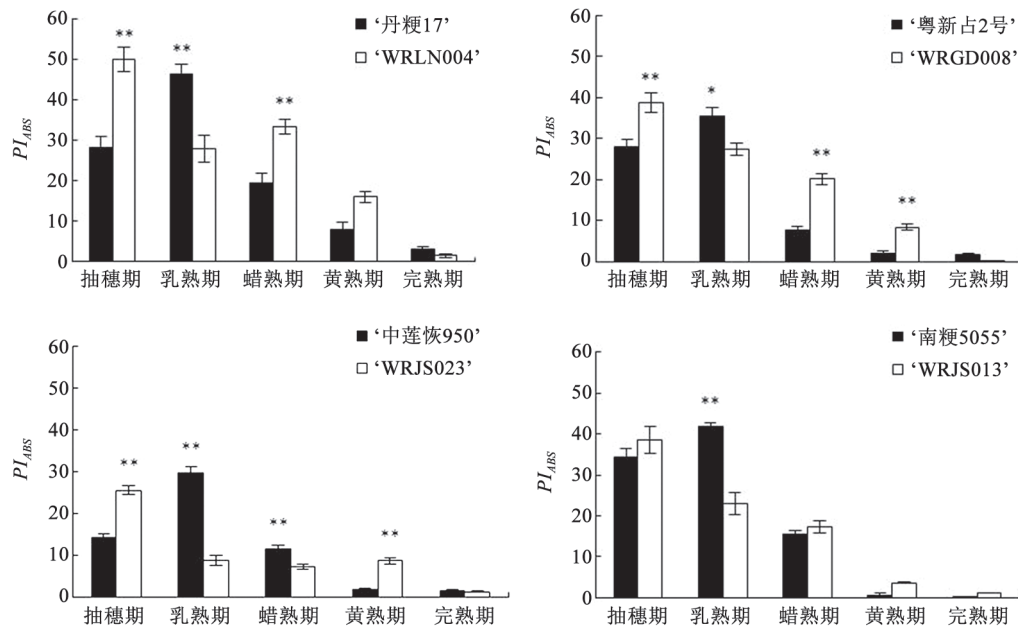
3.2 ϕ_{p_0}

供试的杂草稻和栽培稻的 ϕ_{p_0} 在抽穗期相似,且从抽穗期到完熟期整体都呈现下降趋势。除丹东和扬州栽培稻在乳熟期呈现上升趋势外,供试

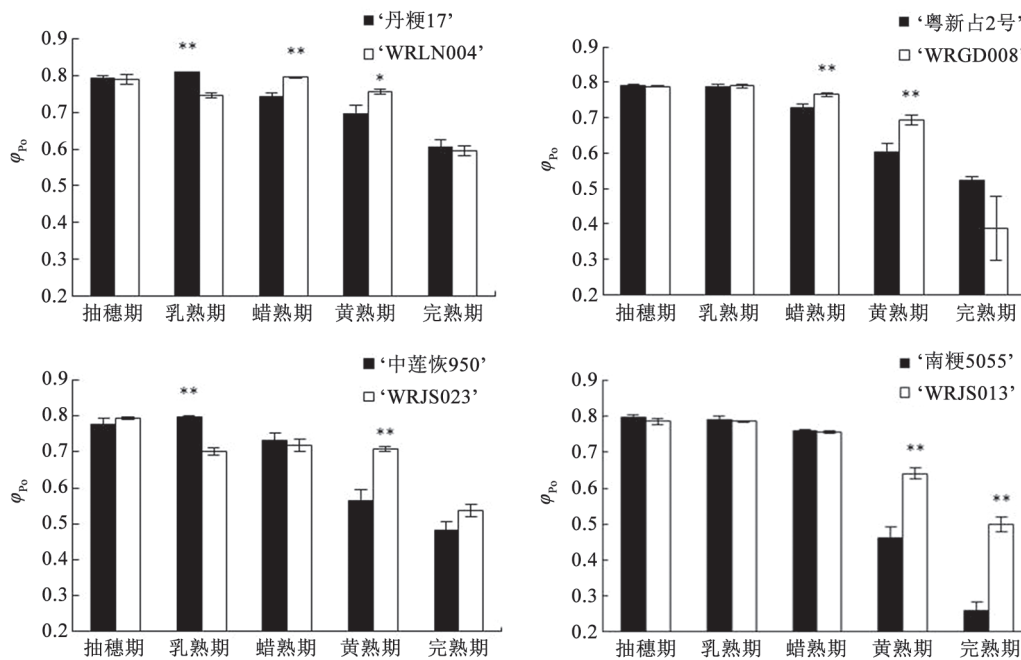
的4种栽培稻整体也呈现下降趋势。但杂草稻比当地的栽培稻下降速度相对较慢,使得杂草稻在除乳熟期外的其他时期显著高于当地栽培稻或与其相当。其中,丹东和扬州杂草稻在乳熟期显著低于当地栽培稻0.06和0.10;但随后栽培稻下降速度加快,使得这两种杂草稻在蜡熟期和黄熟期显著高于栽培稻或者与其无显著差异。茂名杂草稻在蜡熟期和黄熟期分别显著高于栽培稻0.04和0.09。泰州杂草稻在黄熟期和完熟期分别显著高于栽培稻0.18和0.24(图3)。

3.3 RC/ABS

供试的4种杂草稻的 RC/ABS 值在抽穗期最高,且显著高于当地栽培稻0.05~0.14,并随着抽穗时间的延长呈现下降趋势,除丹东和扬州栽培稻在乳熟期呈现上升趋势外,供试的4种栽培稻整体也呈现下降趋势。但杂草稻比当地的栽培稻下降速度相对较慢,使得杂草稻在除乳熟期外的其他时期显著高于当地栽培稻或与其相当。其中,丹东杂草稻在乳熟期显著低于栽培稻0.08,在蜡熟期和黄熟期又分别显著高于栽培稻0.09和0.05;茂名杂草稻在黄熟期显著高于栽培稻0.09;扬州杂草稻在乳熟期显著低于栽培稻0.11,但在黄熟期又显著高

图2 杂草稻与栽培稻抽穗后剑叶 PI_{ABS} 的变化Fig.2 Changes in flag-leaf PI_{ABS} of weedy rice and cultivated rice after heading

*和**分别表示在0.05和0.01水平上差异显著。

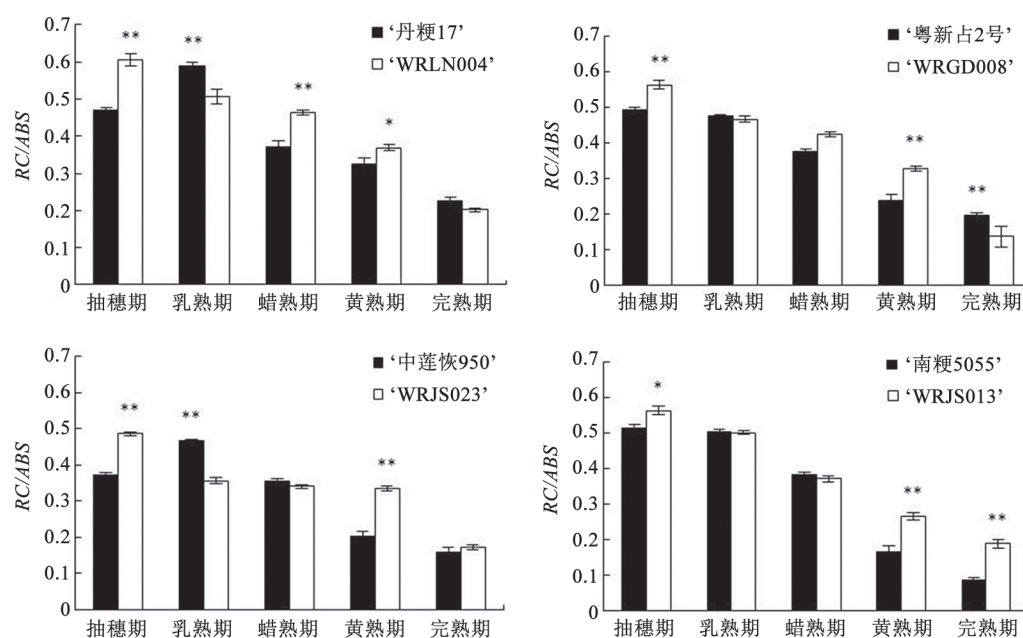
图3 杂草稻与栽培稻灌浆过程中 ϕ_{p_0} 的变化Fig.3 Changes in ϕ_{p_0} of weedy rice and cultivated rice during grain filling

*和**分别表示在0.05和0.01水平上差异显著。

于栽培稻0.13; 泰州杂草稻在黄熟期和完熟期均显著高于栽培稻0.10 (图4)。

总体上来看, 杂草稻抽穗期的 RC/ABS 均显著

高于同地区栽培稻, 抽穗期至完熟期呈逐渐降低的趋势。丹东和扬州栽培稻的 RC/ABS 在乳熟期最高, 呈先上升后降低的趋势; 茂名和泰州栽培稻在

图4 杂草稻与栽培稻抽穗后剑叶 RC/ABS 的变化Fig.4 Changes in flag-leaf RC/ABS of weedy rice and cultivated rice after heading

*和**分别表示在0.05和0.01水平上差异显著。

抽穗期 RC/ABS 最高, 其后逐渐降低, 但其下降速度快于杂草稻。

3.4 φ_{E_0}

供试的4种杂草稻的 φ_{E_0} 值在抽穗期最高, 且丹东、茂名和扬州杂草稻都显著高于当地栽培稻0.04~0.06, 只有泰州杂草稻与当地栽培稻相当。4种杂草稻都随着抽穗时间的延长呈现下降趋势。供试的4种栽培稻在乳熟期呈现上升趋势, 之后整体呈现下降趋势, 但杂草稻比当地的栽培稻下降速度相对较慢, 使得杂草稻在蜡熟期或黄熟期显著高于当地栽培稻或与其相当。在完熟期, 茂名杂草稻显著低于当地栽培稻0.19, 泰州杂草稻显著高于栽培稻0.16, 其他2种杂草稻与当地栽培稻相似(图5)。

总体上来看, 杂草稻的 φ_{E_0} 在抽穗期最高, 而栽培稻在乳熟期最高, 即杂草稻 φ_{E_0} 峰值出现的时间早于栽培稻, 同时杂草稻的下降速度缓于栽培稻, 其在黄熟期甚至包括蜡熟期或完熟期的 φ_{E_0} 显著高于栽培稻。

3.5 Ψ_0

供试的4种杂草稻的 Ψ_0 值在抽穗期最高, 显著高于当地栽培稻0.04~0.10, 且都随着抽穗时间的

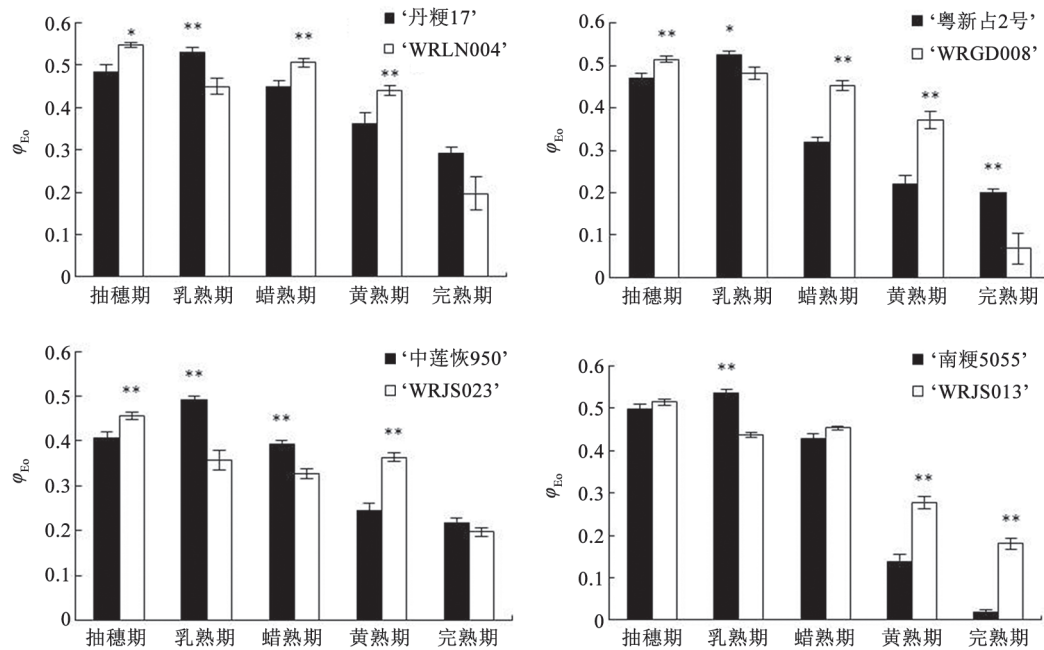
延长呈现下降趋势。供试的4种栽培稻在乳熟期呈现上升趋势, 之后整体呈现下降趋势, 且乳熟期至黄熟期的下降速度快于相应的杂草稻。丹东杂草稻乳熟期显著低于栽培稻0.05, 黄熟期显著高于栽培稻0.06。茂名杂草稻乳熟期显著低于栽培稻0.06, 蜡熟期和黄熟期又均显著高于栽培稻0.13。扬州杂草稻乳熟期和蜡熟期显著低于栽培稻0.09和0.08, 黄熟期又显著高于栽培稻0.09。泰州杂草稻乳熟期显著低于栽培稻0.10, 蜡熟期至完熟期又分别显著高于栽培稻0.03、0.14和0.29(图6)。

总体来看, 杂草稻剑叶的 Ψ_0 在抽穗期最高, 而栽培稻的 Ψ_0 在乳熟期最高, 即峰值出现的时间提前, 同时杂草稻剑叶的 Ψ_0 下降速度慢于栽培稻。

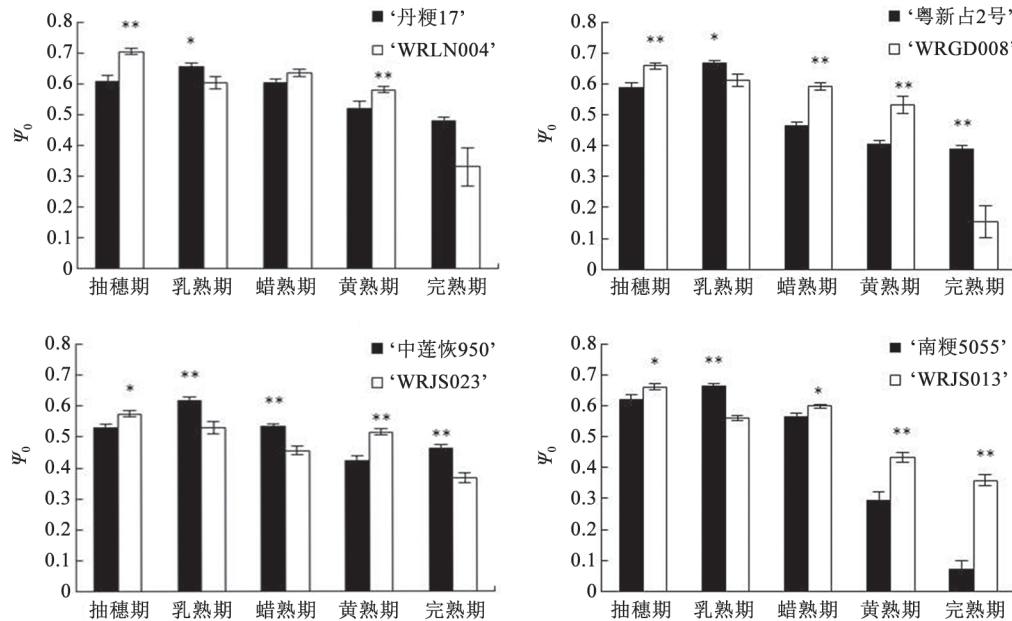
讨 论

1 杂草稻的早熟特性

本研究中4种杂草稻的生育期短于相应栽培稻13~37 d, 表现出早熟特性。这与前人的研究结果一致(张峥等2012; 孙敬东等2005; 徐世林等2006; 袁晓丹2006; 邹德堂等2008; 杨红梅等2011)。比较它们播种到抽穗所需的时间, 丹东和茂名地区的杂草稻所需时间分别短于栽培稻24和

图5 杂草稻与栽培稻灌浆过程中剑叶 ϕ_{E_0} 的动态变化Fig.5 Changes in flag-leaf ϕ_{E_0} of weedy rice and cultivated rice during grain filling

*和**分别表示在0.05和0.01水平上差异显著。

图6 杂草稻与栽培稻灌浆过程中剑叶 ψ_0 的动态变化Fig.6 Changes in flag-leaf ψ_0 of weedy rice and cultivated rice during grain filling

*和**分别表示在0.05和0.01水平上差异显著。

3 d, 其他2种杂草稻则与栽培稻无差异。可见, 杂草稻与栽培稻抽穗时间存在差异性, 但这种差异性存在变异。而杂草稻从抽穗到完熟的所需时间

短于栽培稻10~33 d, 说明杂草稻与栽培稻生育期的差异主要在灌浆期。

目前对杂草稻生育期的统计较为粗略, 仅对

其全生育期或者是抽穗到成熟的时间进行了观察统计, 缺少更为细致的观察报道, 尚不能明确对早熟特性贡献最大的时期。对杂草稻播种到抽穗、抽穗到开花、开花到乳熟、乳熟到蜡熟、蜡熟到黄熟及黄熟到完熟的时间段进行统计, 将对我们进一步了解杂草稻的早熟特性, 研究其早熟机制有重要指导意义。

2 杂草稻剑叶的早衰与杂草稻早熟的关系

叶绿素含量是衡量叶片衰老的重要指标(Ierna 2007)。本研究结果显示, 籽粒生长过程中, 丹东、茂名和泰州杂草稻的剑叶叶绿素含量低于同地区栽培稻, 扬州杂草稻叶绿素降解早于同地区栽培稻, 杂草稻剑叶表现出早衰的特点。前人研究认为, 叶片衰老通常与根系统的衰老紧密相关, 同时与库源关系相协调(段俊等1997)。库源比高不利于生育后期叶片中叶绿素和蛋白质含量的维持, 可引发叶片及根系衰老, 导致水稻提前衰老(黄升谋和邹应斌2002)。水稻籽粒中的碳水化合物主要来自灌浆期的光合作用, 其中剑叶所占比例最大(王彦荣等2003; 李涛等2006)。杂草稻剑叶早衰, 持绿时间短, 导致其同化产物相对不足, 影响库源关系, 促使杂草稻提前衰老。这可能是杂草稻早熟的原因之一。

3 杂草稻剑叶早衰的生理机制

衰老是叶片生长的最后阶段, 衰老叶片的代谢水平下降, 其蛋白质、mRNA和rRNA等大分子物质也逐渐降解。在自然条件下, 植物暴露在外环境中容易受到自然胁迫, 发生光抑制和光氧化。光氧化和光抑制作用下, 光系统II (PSII)反应中心吸收的光能不能被有效利用和迅速耗散, 引发活性氧的产生和积累, 当活性氧积累到一定量时, 光合色素受到破坏, 叶片逐渐衰老(林植芳等1999)。Jiao等(2003)发现不同基因型水稻的剑叶具有不同的光氧化耐性和抗衰老能力, 光能转化效率高、活性氧清除能力强的品种, 叶片衰老较迟。

叶绿素荧光参数是衡量光系统PSII生理状态的良好指标, 可以用来评估PSII光化学效率, 电子传递效率和碳同化效率(Baker 2008)。 ϕ_{P_0} 表示最大光化学效率, 与 F_v/F_m 的意义一致, 反映了PSII反应中心利用捕获激发能的情况, 而 PI_{ABS} 是一个综合性的参数, 被认为比 F_v/F_m 更能准确反映植物PSII反

应中心的效率; RC/ABS 表示活性反应中心数; ϕ_{E_0} 反映的是PSII天线色素吸收的光量子将电子传递到电子传递链中 Q_A^- 下游的其他电子受体的概率; Ψ_0 表示PSII受体侧相对电子传递速率, 反映有活性的反应中心的开放程度(Appenroth等2000; van Heerden等2004)。已有研究表明, 以上的叶绿素荧光参数随着剑叶的衰老而逐渐降低, 可以很好地判断水稻剑叶衰老的进程(Panda和Sarkar 2013; Wang等2016)。杂草稻剑叶的 PI_{ABS} 、 RC/ABS 、 ϕ_{P_0} 、 ϕ_{E_0} 和 Ψ_0 在抽穗期最高, 显著高于同时期栽培稻, 或与栽培稻相近; 而栽培稻普遍在乳熟期最高, 且多显著高于同期的杂草稻。杂草稻剑叶的光化学效率、活性反应中心数、电子传递效率和用于电子传递的量子产额大多在乳熟期便已开始下降, 且显著低于同时期的栽培稻, 而栽培稻在乳熟期时PSII活性上升或保持稳定。因此, 杂草稻剑叶的活性反应中心(RC/ABS)早于栽培稻受到破坏, PSII受体侧电子传递能力(ϕ_{P_0} 、 ϕ_{E_0} 、 Ψ_0)的下降早于栽培稻, 光合作用性能(PI_{ABS})的下降早于栽培稻。杂草稻剑叶对光抑制和光氧化可能较为敏感, 使其光合结构早于栽培稻受到破坏, 这可能是杂草稻剑叶早衰的原因之一。王碧茜等(2010)研究表明, 氮高效品种‘扬稻6号’在生育后期旗叶过氧化氢酶(catalase, CAT)和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性较高, 丙二醛含量较低, 衰老较慢。Huang等(2002)研究表明粳型栽培稻剑叶的CAT、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、POD的活性高于籼型栽培稻, 并认为这是粳型栽培稻叶片衰老缓慢的重要生理机制之一。本研究中, 杂草稻在蜡熟期至完熟期的叶绿素荧光参数下降趋势缓于栽培稻, 可能是由于细胞受到活性氧刺激, CAT、SOD、POD和抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)等抗氧化酶活性增强或表达增加, 活性氧清除能力得到增强, 但这还有待于进一步的研究。

杂草稻剑叶的叶绿素荧光特性也可能对杂草稻早熟有影响。花前同化产物对籽粒干物质积累贡献潜势大(时晓伟等2005; 田明爽等2011; 韦还和等2016; 李静等2009)。杂草稻剑叶抽穗期的PSII活性(PI_{ABS} 、 RC/ABS)和光化学效率(ϕ_{P_0} 、 ϕ_{E_0} 和 Ψ_0)高, 即光合色素将所捕获的光能转化为化学能的速度和效率高, 可为碳同化提供充足的能量, 有利

于光合速率的提高。杂草稻达到最大光合效率的时间提前,使其在灌浆前便已开始大量积累糖分,为灌浆做好了充分储备,这有利于促进籽粒早熟。同时,杂草稻灌浆期剑叶光合效率的下降趋势较缓慢,有利于其保持较高的碳同化效率,提高灌浆效率,从而促进籽粒早熟。

参考文献

- Appenroth KJ, Stöckel J, Srivastava A, Strasser RJ (2000). Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements. *Environ Pollut*, 115 (1): 49–64
- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annu Rev Plant Biol*, 59 (1): 89–113
- Burgos NR, Norman RJ, Gealy DR, Black H (2006). Competitive N uptake between rice and weedy rice. *Field Crops Res*, 99 (2-3): 96–105
- Cao SQ, Zhao WL, Wen JL, Wang SA, Zhang RX (2000). Studies on photosynthesis in flag leaves and its relation to grain filling course of high-yield wheat. *Agric Sci China*, 33 (6): 19–25 (in Chinese) [曹树青, 赵永强, 温家立, 王树安, 张荣铤(2000). 高产小麦旗叶光合作用及与籽粒灌浆进程关系的研究. *中国农业科学*, 33 (6): 19–25]
- Chauhan BS, Johnson DE (2011). Competitive interactions between weedy rice and cultivated rice as a function of added nitrogen and the level of competition. *Weed Biol Manag*, 11 (4): 202–209
- Counce PA, Keisling TC, Mitchell AJ (2000). A uniform, objective, and adaptive system for expressing rice development. *Crop Sci*, 40 (2): 436–443
- Dai L, Dai W, Song X, Lu B, Qiang S (2014). A comparative study of competitiveness between different genotypes of weedy rice (*Oryza sativa*) and cultivated rice. *Pest Manag Sci*, 70 (1): 113–122
- Dai L, Song X, He B, Valverde BE, Qiang S (2016). Enhanced photosynthesis endows seedling growth vigour contributing to the competitive dominance of weedy rice over cultivated rice. *Pest Manag Sci*, 73 (7): 1410–1420
- Duan BB, Lu W (2014). Hydrogen sulfide alleviates rice photoinhibition by promoting the activity of photosystem II in strong light stress. *J Plant Physiol*, 50 (7): 1019–1026 (in Chinese with English abstract) [段冰冰, 陆巍(2014). 强光下硫化氢通过促进光系统II的活性来缓解水稻的光抑制. *植物生理学报*, 50 (7): 1019–1026]
- Duan J, Liang CY, Huang YW (1997). Studies on leaf senescence of hybrid rice at flowering and grain formation stage. *J Plant Physiol*, 23 (2): 139–144 (in Chinese with English abstract) [段俊, 梁承邺, 黄毓文(1997). 杂交水稻开花结实期间叶片衰老. *植物生理学报*, 23 (2): 139–144]
- Gu XY, Foley ME (2004). Multiple loci and epistases control genetic variation for seed dormancy in weedy rice (*Oryza sativa*). *Genetics*, 166 (3): 1503–1516
- Guarini JM, Moritz C (2009). Modelling the dynamics of the electron transport rate measured by PAM fluorimetry during rapid light curve experiments. *Photosynthetica*, 47 (2): 206–214
- Huang SM, Zou YB (2002). Effects of sink source ratio on roots and leaves senescence in hybrid rice. *J Hunan Agric Univ (Nat Sci)*, 28 (3): 192–194 (in Chinese with English abstract) [黄升谋, 邹应斌(2002). 库源关系对杂交水稻根系及叶片衰老的影响. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 28 (3): 192–194]
- Huang X, Jiao D, Li X (2002). Characteristics of chlorophyll fluorescence and membrane-lipid peroxidation of various high-yield rice under photooxidation conditions. *Bull Bot*, 44 (3): 279–286
- Ierna A (2007). Characterization of potato genotypes by chlorophyll fluorescence during plant aging in a Mediterranean environment. *Photosynthetica*, 45 (4): 568–575
- Jiao D, Ji B, Li X (2003). Characteristics of chlorophyll fluorescence and membrane-lipid peroxidation during senescence of flag leaf in different cultivars of rice. *Photosynthetica*, 41 (1): 33–41
- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42 (1): 313–349
- Li T, Ding ZS, Guan DM, Chen CY, Sun R, Zhao M (2006). Characteristics of photosynthesis and photo-oxidation in the hybrid between *Oryza sativa* and *Oryza rufipogon*. *Acta Agron Sin*, 32 (12): 1913–1916 (in Chinese with English abstract) [李涛, 丁在松, 关东明, 陈传永, 孙锐, 赵明(2006). 水稻远缘杂交后代的耐强光和抗光氧化特性. *作物学报*, 32 (12): 1913–1916]
- Liang DY, Qiang S (2011). Damage and control strategy of weedy rice in China. *China Plant Protect*, 31 (3): 21–23 (in Chinese) [梁帝允, 强胜(2011). 我国杂草稻危害现状及其防控对策. *中国植保导刊*, 31 (3): 21–23]
- Lin Z, Peng C, Lin G (1999). Diurnal changes of chlorophyll fluorescence quenching and the response to photo-oxidation in leaves of C₃ and C₄ plants. *Acta Agron Sin*, 25 (3): 284–290 (in Chinese with English abstract) [林植芳, 彭长连, 林桂珠(1999). C₃、C₄植物叶片叶绿素荧光猝灭日变化和光氧化作用的响应. *作物学报*, 25 (3): 284–290]
- Lin ZH, Chen LS, Chen RB, Zhang FZ, Jiang HX, Tang N (2009). CO₂ assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of tea leaves in response to phosphorus supply. *BMC Plant Biol*, 9 (1): 43–62
- Liu R, Qiang S, Song XL, Chen SG, Dai WM (2015). Physiological mechanisms of strong competition of weedy rice at seedling stage. *J Plant Protect*, 42 (1): 138–144 (in Chinese with English abstract) [刘睿, 强胜, 宋小玲, 陈世国, 戴伟明(2015). 杂草稻苗期强竞争性的生理机制. *植物保护学报*, 42 (1): 138–144]
- Miao W, Wang GJ, Ma DR, Wang JY, Xu ZJ, Chen WF (2011). Physiological responses of weedy rice to cold stress at seedling stage in Liaoning Province, China. *Chin J Rice Sci*, 25 (6): 639–644 (in Chinese with English abstract) [苗微, 王国骄, 马殿荣, 王嘉宇, 徐正进, 陈温福(2011). 辽宁省杂草稻幼苗对低温胁迫的生理响应. *中国水稻科学*, 25 (6): 639–644]
- Nunes AL, Delatorre CA, Merotto A Jr (2014). Gene expression related to seed shattering and the cell wall in cultivated and weedy rice. *Plant Biol*, 16 (5): 888–896
- Oh CS, Choi YH, Lee SJ, Yoon DB, Moon HP, Ahn SN (2004). Map-

- ping of quantitative trait loci for cold tolerance in weedy rice. *Breed Sci*, 54 (4): 373–380
- Panda D, Sarkar RK (2013). Natural leaf senescence: probed by chlorophyll fluorescence, CO₂, photosynthetic rate and antioxidant enzyme activities during grain filling in different rice cultivars. *Physiol Mol Biol Plants*, 19 (1): 43–51
- Shi XW, Wang SF, Wang JZ, Wang H, Jia YG (2005). Analysis on grain grouting characters in early maturing and high yield wheat cultivars. *Acta Agric Boreali Sin*, 20 (6): 4–7 (in Chinese with English abstract) [时晓伟, 王淑芬, 王继忠, 王辉, 贾永国 (2005). 小麦早熟高产品种子粒灌浆特性分析. *华北农学报*, 20 (6): 4–7]
- Shu Z, Zhang XS, Chen J, Chen GY, Xu DQ (2010). The simplification of chlorophyll content measurement. *J Plant Physiol*, 46 (4): 399–402 (in Chinese with English abstract) [舒展, 张晓素, 陈娟, 陈根云, 许大全 (2010). 叶绿素含量测定的简化. *植物生理学报*, 46 (4): 399–402]
- Sun JD, Xiao YC, Huang XF, Jiao WC, Chen JC, Zhou YY (2005). Occurrence and controlling techniques of weedy rice (*Oryza sativa* L.) in *japonica* rice field. *Weed Sci*, (2): 21–23 (in Chinese) [孙敬东, 肖跃成, 黄秀芳, 焦维成, 陈俊才, 周有炎 (2005). 中梗稻田杂草稻发生特点及控制技术初探. *杂草科学*, (2): 21–23]
- Tian MS, Song MZ, Fan SL, Pang CY, Yu SX (2011). Research of chlorophyll fluorescence dynamic characteristic in a cotton virescent mutant. *Cotton Sci*, 23 (5): 414–421 (in Chinese with English abstract) [田明爽, 宋美珍, 范术丽, 庞朝友, 喻树迅 (2011). 棉花早熟芽黄突变体叶绿素荧光动力学特性研究. *棉花学报*, 23 (5): 414–421]
- Van Heerden PD, Strasser RJ, Krüger GH (2004). Reduction of dark chilling stress in N-fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll a fluorescence kinetics. *Physiol Plantarum*, 121 (2): 239–249
- Wang BQ, Fan XR, Xu GH, Shen QR (2010). Characteristics of flag leaf senescence among three rice cultivars with different nitrogen use efficiency. *J Nanjing Agric Univ*, 33 (2): 8–12 (in Chinese with English abstract) [王碧茜, 范晓荣, 徐国华, 沈其荣 (2010). 不同氮效率水稻品种旗叶的衰老特征. *南京农业大学学报*, 33 (2): 8–12]
- Wang N, Ma DR, Jia DT, Wang Y, Chen WF (2007). Germination characteristics of northern weedy rice. *J Huazhong Agric Univ*, 26 (6): 755–758 (in Chinese with English abstract) [王楠, 马殿荣, 贾德涛, 王莹, 陈温福 (2007). 北方杂草稻出苗特性的研究. *华中农业大学学报*, 26 (6): 755–758]
- Wang YR, Hua ZT, Chen WF, Dai GJ, Hao XB, Wang Y, Zhang ZX, Sui GM (2003). Relation between root and leaf senescence and their effects on grain-filling in *japonica* rice. *Acta Agron Sin*, 29 (6): 892–898 (in Chinese with English abstract) [王彦荣, 华泽田, 陈温福, 代贵金, 郝宪彬, 王岩, 张忠旭, 隋国民 (2003). 粳稻根系与叶片早衰的关系及其对籽粒灌浆的影响. *作物学报*, 29 (6): 892–898]
- Wang YW, Xu C, Lv CF, Wu M, Cai XJ, Liu ZT, Song XM, Chen GX, Lv CG (2016). Chlorophyll a, fluorescence analysis of high-yield rice (*Oryza sativa* L.) LYPJ during leaf senescence. *Photosynthetica*, 54 (3): 422–429
- Wang ZJ, Ye CX, Dong YM, Li YZ, Tian YS, Chen L, Sun GQ, Xie ZM (2016). Photosynthetic physiology, chlorophyll fluorescence parameters and yield components of rice under drip irrigation with plastic film mulching and continuous flooding. *J Plant Physiol*, 52 (5): 723–735 (in Chinese with English abstract) [王志军, 叶春秀, 董永梅, 李有忠, 田又生, 陈林, 孙国清, 谢宗铭 (2016). 滴灌和淹灌栽培模式下水稻光合生理、荧光参数及产量构成因素分析. *植物生理学报*, 52 (5): 723–735]
- Wei HH, Meng TY, Li C, Zhang HC, Shi TY, Ma RR, Wang XY, Yang JW, Dai QG (2016). Dynamic model and its characteristics analysis for dry matter production after heading of *indica* / *japonica* hybrid rice of Yongyou series. *Acta Agron Sin*, 42 (2): 265–277 (in Chinese with English abstract) [韦还和, 孟天瑶, 李超, 张洪程, 史天宇, 马荣荣, 王晓燕, 杨筠文, 戴其根 (2016). 甬优籼粳杂交稻花后干物质积累模型与特征分析. *作物学报*, 42 (2): 265–277]
- Xu SL, Chen DH, Li Q, Zhang P (2006). Occurrence regularity and control technique of weedy rice in rice field. *Till Cult*, (6): 16–17 (in Chinese) [徐世林, 陈德辉, 李群, 张鹏 (2006). 稻田杂草稻发生规律及控制技术探讨. *耕作与栽培*, (6): 16–17]
- Yang HM, Feng L, Tian XS, Lu YL, Yue MF, Yang CH, Yu LQ (2011). Biological characteristics of the weedy rice in Leizhou of Guangdong province. *Guangdong Agric Sci*, 38 (11): 95–98 (in Chinese with English abstract) [杨红梅, 冯莉, 田兴山, 陆永良, 岳茂峰, 杨彩宏, 余柳青 (2011). 广东雷州杂草稻生物学特性研究. *广东农业科学*, 38 (11): 95–98]
- Yang Q, Ma DR, Song DM, Chen WF (2008). The effects of weedy rice with different density on morphological characters and yields of cultivated rice population. *North Rice*, 38 (5): 28–31 (in Chinese with English abstract) [杨庆, 马殿荣, 宋冬明, 陈温福 (2008). 不同密度杂草稻对栽培稻群体形态特征及产量的影响. *北方水稻*, 38 (5): 28–31]
- Yuan XD, Zhao GC, Liu CK, Wu MG (2006). Evaluation of main characteristics of weedy rice in the northeast of China. *J Jilin Agric Sci*, 31 (6): 6–9 (in Chinese) [袁晓丹, 赵国臣, 柳参奎, 吴明根 (2006). 东北地区杂草稻主要农艺性状的评价. *吉林农业科学*, 31 (6): 6–9]
- Zhai HQ, Cao SQ, Wang JM, Lu W, Zhang RX, Li LB, Kuang TY, Min SK, Zhu DF, Cheng SH (2002). Relationship between photosynthetic capacity and yield of super high yielding hybrid rice during grain filling stage. *Sci Chin (Ser C)*, 32 (3): 211–217 (in Chinese) [翟虎渠, 曹树青, 万建民, 陆巍, 张荣铤, 李良璧, 匡廷云, 闵绍楷, 朱德峰, 程式华 (2002). 超高产杂交稻灌浆期光合功能与产量的关系. *中国科学(C辑: 生命科学)*, 32 (3): 211–217]
- Zhang GL, Chen WJ (2016). Effects of 1,2,4-trichlorobenzene on chlorophyll fluorescence characteristics of rice seedlings. *J Plant Physiol*, 52 (5): 628–634 (in Chinese with English abstract) [张国良, 陈文军 (2016). 1,2,4-三氯苯胁迫对水稻苗期叶绿素荧光特性的影响. *植物生理学报*, 52 (5): 628–634]
- Zhang L, Dai W, Wu C, Song X, Qiang S (2012). Genetic diversity and origin of *japonica*- and *indica*-like rice biotypes of weedy rice in the Guangdong and Liaoning Provinces of China. *Genet Resour Crop Evol*, 59 (3): 399–410
- Zhang Z, Dai WM, Zhang CB, Qiang S (2012). Investigation of the biological characteristics and harmfulness of weedy rice (*Oryza*

- sativa* L. f. *spontanea*) occurred in the regions along the Yangtze River of Jiangsu Province. *Agric Sci China*, 45 (14): 2856–2866 (in Chinese with English abstract) [张崢, 戴伟民, 章超斌, 强胜 (2012). 江苏沿江地区杂草稻的生物学特性及危害调查. *中国农业科学*, 45 (14): 2856–2866]
- Zhang ZL, Peng GF, Tian WD, Tan XL (2004). Cluster analysis of weedy rice based on agronomic traits. *Southwest Chin J Agric Sci*, 17 (S1): 236–240 (in Chinese with English abstract) [张忠林, 彭桂峰, 田卫东, 谭学林(2004). 杂草稻种质资源农艺性状的主成分及聚类分析. *西南农业学报*, 17 (S1): 236–240]
- Zou DT (2008). Characteristic of weedy rice and cold tolerance in Heilongjiang Province. *Res Agric Mod*, 29 (2): 235–238 (in Chinese with English abstract) [邹德堂(2008). 黑龙江省杂草稻的特征特性及耐冷性分析. *农业现代化研究*, 29 (2): 235–238]

The chlorophyll fluorescence characteristics of flag leaf of weedy rice during grain filling

XU Wen-Rong, ZHAO Can, QIANG Sheng, DAI Wei-Min, SONG Xiao-Ling*

Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract: Weedy rice (*Oryza sativa* L. f. *spontanea*), the same biological taxon as cultivated rice, is a noxious paddy weed, which seriously affected the yield and quality of rice. The early-maturity endows its dominant competition with cultivated rice causing serious crop yield losses. This characteristic of weedy rice has been reported, however, the mechanism has not been researched. Weedy rice and cultivated rice from Yangzhou, Taizhou, Maoming and Dandong were planted in the same field. The duration from sowing to heading, and from heading to maturity, the chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters of flag leaf during grain filling between weedy rice and cultivated rice were compared. The duration from heading to maturity of weedy rice was shorter 10–33 days than that of respective cultivated rice. The flag leaf of weedy rice had lower chlorophyll content or aged earlier than cultivated rice. The photosynthetic performance index (PI_{ABS}), the maximum quantum yield for primary photochemistry (ϕ_{P_0}), the density of reaction centers per PSII antenna chlorophyll (RC/ABS), the quantum yield for electron transport (ϕ_{E_0}) and the probability that a trapped exciton moves an electron into the electron transport chain beyond Q_A^- (Ψ_0) of flag leaf of weedy rice reached peak at heading stage, then decreased gradually. And those of flag leaf of most cultivated rice increased from heading to milk stage and then decreased gradually. However, the PI_{ABS} , ϕ_{P_0} , RC/ABS , ϕ_{E_0} and Ψ_0 of flag leaf of weedy rice all decreased slower than that of cultivated rice. The flag leaf of weedy rice senesced earlier than that of cultivated rice. The highest photosynthetic efficiency of weedy rice occurred earlier than that of cultivated rice. This may be one of the mechanisms of early maturity of weedy rice.

Key words: weedy rice; chlorophyll content; fast chlorophyll fluorescence; early maturity

Received 2017-05-16 Accepted 2017-09-07

This work was supported by China Transgenic Organism Research and Commercialization Project (Grant No. 2016ZX08011-001).

*Corresponding author (E-mail: sxl@njau.edu.cn).