

研究评述

A Review

水稻叶片与光合效率的相关特性研究分析

来凯凯^{1,2}, 张光恒¹, 胡江¹, 钱前¹

1. 中国水稻研究所, 水稻生物国家重点实验室, 杭州, 310006

2. 杭州师范大学, 杭州, 310036

✉ 通讯作者: zhangguangheng@126.com 作者

分子植物育种, 2011年, 第9卷, 第54篇 doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0054

收稿日期: 2010年01月21日

接受日期: 2011年04月18日

发表日期: 2011年05月06日

这是一篇采用 Creative Commons Attribution License 进行授权的开放取阅论文。只要对本原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式:

来凯凯等, 2011, 水稻叶片与光合效率的相关特性研究分析, 分子植物育种 Vol.9 No.54 (doi: 10.5376/mpb.cn.2011.09.0054)

摘要 水稻叶片形态一直以来备受育种家的关注, 在水稻株型育种上具有很重要的地位。研究认为, 水稻叶形与受光条件有着密切的联系, 改善叶形能够增大叶面积指数和提升叶片光合效率, 为稳产或高产提供可靠的保障; 水稻叶色与光合效率之间也存在着紧密的联系, 持绿性叶片能延缓植株衰老和延长叶片光合作用的时间, 从而提高水稻植株光合效率, 增加高产的潜力。本文综述了水稻叶片形态对光合效率的影响, 包括叶形和叶色对光合效率的影响, 并且对相关的遗传机制进行了总结, 同时探讨了叶片形态在提高光合效率中所存在的问题, 以期更好的利用叶片形态来培育高产品种。

关键词 水稻; 叶形; 叶色; 光合效率; 基因

Study of Relationship between Leaf and Photosynthetic Efficiency in Rice

Lai Kaikai^{1,2}, Zhang Guangheng¹, Hu Jiang¹, Qian Qian¹

1. State Key Laboratory of Rice Biology, China National Research Institute, Hangzhou, 310006, P.R. China

2. Hangzhou Normal University, Hangzhou, 310036, P.R. China

✉ Corresponding author, zhangguangheng@126.com; 作者

Abstract The leaf morphology of rice plays a key role in rice ideal plant type breeding, which is always concerned by breeders. There are tightly relationship between leaf shape of rice and light. Improving the blade profile can increase leaf area index (LAI) of rice and elevate rice photosynthetic efficiency, and then achieve the purpose of increasing rice yield; Leaf color of rice is closely related with photosynthetic efficiency, stay-green leaves could improve photosynthetic efficiency, possess high-yield potential by delaying leaf senescence and prolonging photosynthetic time. In this paper, we summarized the progress that leaf morphology which included leaf morphology and leaf color influenced the photosynthetic efficiency in rice, analysed the mechanism of genetics. We also discussed that how to make better use of the leaf morphology to breed high-yield variety by improving photosynthetic efficiency.

Keywords Leaf morphology; Leaf colour; Photosynthetic efficiency; Gene

研究背景

水稻是我国乃至世界上最重要的粮食作物之一, 全世界近一半人口以水稻为主食。随着世界人口逐年增加, 可耕地面积逐年减少, 未来粮食安全生产已成为各国面临的一个最严重的问题, 保障水稻生产对确保粮食安全和农业可持续发展有十分重要的战略意义。半矮秆基因(*sd1*)的发现和应, 实现了水稻生产的第一次绿色革命, 通过矮化育种大幅度提高了水稻单产。20世纪70年代, “三系”杂交水稻的发明, 实现了水稻产量的第二次突破, 堪称水稻生产的第二次绿色革命(袁隆平, 2008)。第二

次绿色革命后, 水稻育种与生产遇到瓶颈, 产量停滞不前, 随着生物能源的出现, 粮食危机日剧严重, 因此大幅度提高水稻单产, 实现水稻生产的第三次绿色革命迫在眉睫。

水稻产量一般受到“库”的大小和“源”的潜力影响。在水稻中, “库”主要是穗的相关性状, 主要包括有效穗数、穗颖花数和谷粒重三部分。杨惠杰等(1999)研究认为培育超高产水稻首先应保证有足额的穗数, 在保证穗数的基础上再培育大穗, 建立足穗大穗的巨库群体。“源”主要是叶片的相关性状, 它主要是指群体中叶面积的光合能力, 是产量形成和充实的重要基

础。增强源的主要方法可采取提高光合效率和延长光合作用的时间。其中增加剑叶的光合效率对水稻的增产最明显(Hirota et al., 1990; Gladun et al., 1993)。弄清楚哪个是限制水稻产量的主要因子, 对于通过改进库源关系来增加水稻的产量非常重要。曹显祖等(1987)根据水稻的库源特征分为源限制性, 库限制性和源库互作型。随着杂种优势的利用, 扩大水稻的库容量已经变得相对容易, 现在限制产量提高的因素主要是源的不足, 因此如何有效地提高光合效率, 成为水稻育种和栽培中的关键问题。

叶片作为植物进行光合作用和呼吸作用的主要器官, 能通过光合作用把光能转变为化学能, 是人类主要的物质和能量来源。在水稻中, 叶片是光合作用的主要部分, 水稻将近有95%的干物质积累是由光合作用合成的(朱雄涛和汪真, 2003), 叶片形态因此也被作为发挥“源”潜力的突破口, 被育种学家所重视。在水稻理想株型育种中, 科学家对水稻叶片形态提出了要求, 杨守仁等(1984)提出的理想株型的叶片应该直立; Khush等(1990)提出的理想株型的叶片形态包括了叶色浓绿, 叶片厚, 叶形直立; 周开达(1995)提出的重穗型水稻中认为叶片应内卷直立, 叶肉较厚, 叶色较深; 袁隆平(1997)设想的超级杂交稻模式中认为上三叶要修长、挺直, 叶片也要相对厚实。在此基础上, 本文对叶片形态影响水稻光合作用进行了综述。

1 叶形对水稻光合效率的影响研究

水稻叶片是水稻进行光合作用的主要场所, 是形成光合产物的主要器官。在水稻中, 大约有90%的生物学产量是来自于群体的光合作用, 而75%左右的经济产量是来自于开花后的光合作用产物(Yoshida, 1971)。叶形的类别主要分为叶面积大小和叶片的直立性, 叶面积的大小通常用叶长与叶宽两个指标来衡量, 而叶片的直立性则主要表现为叶片的卷曲度和叶基角的大小(孙旭初, 1985)。现在育种学家提出的理想株型一般都以改善叶形、分蘖力、株高等性状为出发点, 寻找一种能最有效利用光能的水稻株型, 因此叶片形态在育种上的作用被育种学家尤为重视。

1.1 叶面积对光合效率的影响

水稻的光合效率主要取决于该植株的光能截获能力和光能转化能力。前者主要与叶面积的发展

相关, 后者主要受到单叶光合效率的影响(屠曾平, 1997)。叶面积对水稻群体光合效率的影响主要通过叶面积指数来衡量。叶面积指数是一个动态指标, 在不同的生长时期他的最适叶面积指数是不断发生变化的。因此在设计水稻理想株型时应考虑不同阶段叶面积的变化对水稻产量的影响。苏祖芳等(1994)通过比较认为在控制(n-2)叶龄之前群体叶面积增长量的基础上, 适当促进(n-2)叶龄期后叶面积的增长量, 有利于提高水稻的总产量。

叶长和叶宽是构成叶面积的两个主要因素。松岛省三(松岛省三, 农业出版社, 1979)认为理想株型的最重要的特征是上三位叶要短、直、厚; 随着水稻产量和研究的深入, 杨守仁等(1984)首先提出疑问, 他们经过研究认为, 水稻理想株型的上部几叶应适当延长, 叶片太短不适合高产; 孙旭初研究认为叶长太短, 叶面积就小, 在株型育种中是不可取的; 苏祖芳等(1994)认为合理的株型应是倒2、3叶较长, 而倒4、5叶较短; 杨建昌等(1992)研究认为冠层中的顶4叶与每穗粒数呈极显著相关, 冠层各叶叶长的变化会显著影响结实率、千粒重和单株产量, 同时又认为在最大叶面积一定时, 增加顶3叶叶面积占最大叶面积的比例, 能提高抽穗后群体光合生产能力和产量; 吕川根等(1991)认为在生育前期叶片不宜太短, 中期叶片应厚化, 而后期叶片应适当短化。

1.2 叶片卷曲对光合效率的影响

虽然扩大叶面积是目前最有效提高光合效率的途径, 但是过分的增加叶面积容易导致叶片的披垂, 从而对光合效率造成许多负面的影响。叶片的卷曲能增加叶片的挺直度, 提高叶面积指数, 减少消光系数。朱德峰等(2001)通过研究6个具有代表性的杂交卷叶品种后认为叶片内卷能使叶片的挺直度增加, 消光系数减小, 并且能改善群体的通风和透光, 提高叶片下表面的光合强度, 同时研究认为高卷曲度的剑叶叶片由于受到自身遮光的影响, 使他凹面的光合强度低于凸面, 中等卷曲度叶片的上下表面的光合强度比较接近, 在接近平展叶的叶片凹面的光合强度则低于凸面。沈福成(1983)认为水稻的叶面卷曲能够改善自身和群体的受光状态, 而且会影响叶片的光合效率, 同时还认为叶面卷曲会提高单叶的光饱和点, 却不会影响补偿点。郎有忠等(2004)通过珍汕97为遗传背景的两个近等基因系与

明恢63配组, 选取半卷及平展的杂交组合为材料, 发现卷叶性状能显著降低叶片的披垂, 减少叶片的投影面积, 改善群体的内部透光状况, 但是同时发现水稻的群体叶面积系数变小, 群体的成熟穗偏少, 因此通过适当增加栽培密度, 能使群体的光和效率显著提升。该研究还发现在低密度条件下或在生长前期, 卷叶对干物质的积累表现出一定的劣势, 但是在群体密度较大时, 群体的光合速率、干物质生产及产量都高于展叶组合, 并且叶片的衰老程度也显著小于展叶。

1.3 叶角对光合效率的影响

叶角是水稻叶片的一个重要性状, 培育叶角小和叶片挺立的水稻株型能增加群体的透光率, 提高最适叶面积指数, 协调库源关系, 是实现高产的关键, 因此一直以来都是育种学家所追求的理想表型之一(孙旭初, 1985)。程式华等(1988)通过对水稻演化的研究认为, 高产品种的一个重要特征就是叶角变小, 叶片直立。但是, 叶角也不是越小越好, 杨从党等(2001)通过对多个高产品种的叶形特征进行研究认为, 当叶角在小于 20° 时, 结实率和理论产量与功能叶的叶角呈正相关, 并且相关性达到显著水平。

综上所述, 叶长、叶宽、叶面积、叶角和叶片卷曲之间存在着矛盾, 也存在着联系。叶面积指数的提高需要叶长、叶宽的增大, 而叶面积变大使叶片容易下垂, 叶角变大, 因此通过适当的叶片卷曲能使叶角变小, 叶片直立, 光合效率提升, 是实现水稻高产的一个重要措施。

2 叶色影响水稻光合效率的研究

2.1 叶绿素合成对光合作用的影响

光合色素在光能的吸收、传递和转换中具有重要的作用, 对植物光合作用的效率也具有重大的影响。光合色素主要包括叶绿素和类胡萝卜素两类, 其中叶绿素又可以分为叶绿素a和叶绿素b, 他们的含量和比值与水稻的光合效率有密切关系。刘贞琦等(1984)通过研究认为叶绿素的含量与水稻的净光合速率成正比, 并且在强光下这种相关性越明显; 并且Chla/Chlb比值与净光合速率在弱光下呈负相关。Sarkar等(1984)认为在一定范围内叶绿素含量与光合速率成正相关关系。孟军等(2001)通过研究认

为chla含量决定叶绿素含量水平, chlb的含量主导chla/chlb的变化, 并且指出叶绿素含量和chla含量与剑叶的光合速率呈显著正相关, chlb含量与剑叶净光合速率也接近显著正相关。刘彦卓等(2000)认为剑叶叶绿素含量在经济器官形成和充实期保持在较高水平, 能使叶片保持较高的光合速率, 与水稻产量也有紧密的联系。

2.2 叶片衰老对水稻产量的影响

叶片衰老是植物在长期进化中对环境产生的一种适应性, 具有重要的研究意义, 但是叶片早衰容易导致水稻结实率下降, 抑制水稻产量潜力的发挥(Wang et al., 2001)。因此, 延缓水稻功能叶的衰老对于增加水稻产量具有重要的作用。Bansal等(1999)研究认为叶绿素含量高, 叶片直立, 衰老缓慢, 有助于发挥水稻高产的潜能。延缓水稻叶片衰老一般有两种途径: 寻找具有常绿性状的水稻品种和利用氮高效品种。具有常绿性状的突变体在生育后期能延缓叶片衰老, 并且叶绿素含量和光合能力保持不变(Sung et al., 1997)。Gan等(1995)通过转基因技术诱发了一个烟草常绿突变体, 该突变体的生物量和种子量比对照分别增加了40%和52%。阚学飞等(2010)研究发现超绿水稻在较低的氮肥水平下仍具有较高的光合效率, 受氮肥的影响比较小。王碧茜等(2010)通过比较氮高效水稻品种(扬稻6号)和氮低效水稻品种(农垦57和日本晴), 发现前者能延缓叶片衰老, 促进水稻籽粒灌浆。魏海燕等(2010)通过对12个氮高效型和氮低效型水稻进行比较研究, 发现氮高效型水稻能降低叶片衰老进程, 延长光合功能期并且增强物质积累, 促进植株对氮肥的吸收和利用。施用氮肥虽然能延长水稻植株保绿时间, 但是选择一个合适的时间会使效果更佳, 在孕穗期施氮肥可以增加水稻的食用品质, 并且能够延缓剑叶衰老, 延长光合作用时间, 提高品质(张军等, 2008)。

3 叶形相关基因的研究

随着基因组学的发展和分子技术手段的完善以及从水稻光合作用对水稻产量的重要性出发, 国内外研究者对多个影响光合作用的叶形基因进行了研究。

3.1影响光合作用的叶形基因研究

叶形是水稻的一个重要的农艺性状,也是水稻理想株型重要的组成成分。近几年来,通过分子生物学的方法已经定位和克隆了多个相关基因。表1是已经克隆到的叶形基因,其中与叶宽有关的有nal-1和nal-7,与叶片卷曲有关的有sll 1、ACL 1和AGO 7,与叶角有关的有lc 2和ILI 1。目前,已克隆

的叶形基因一般都通过改善植株的形态结构和受光姿态来影响光合效率,却鲜有报道通过改变叶绿素含量对光合作用产生影响的叶形基因。**SLL1 (SHALLOT-LIKE1)**是控制叶片卷曲的重要基因,sll 1突变体由于远轴面厚壁细胞的缺失导致极度卷曲,破坏远轴面叶肉细胞程序性死亡并且抑制叶片远轴面特征化的形成,最终导致叶绿素含量的增加

表1已克隆的水稻叶形基因

Table 1 The blade profile that have been cloning in rice

基因 Gene	染色体 Chromosome	表型 Phenotype	作用 Function	参考文献 Reference
<i>SLL 1</i> (叶片卷曲控制基因) <i>SHALLOT-LIKE 1</i>	9	<i>Sll 1</i> 突变体叶片变窄, 叶片极度内卷, 叶色深绿 <i>sll 1</i> mutant plants had narrow, extremely rolled and dark-green leaves	<i>SLL1</i> 突变会破坏远轴面叶肉细胞程序性死亡并且抑制叶片远轴特征化的形成, 导致叶绿素含量的增加和光合作用能力增强 <i>SLL1</i> deficiency leads to defective programmed cell death of abaxial mesophyll cells and suppresses the development of abaxial features	Zhang et al., 2009 a
<i>AGO 7</i> (水稻卷叶基因) Rice argonaute gene	3	叶片向上卷曲, 保持直立表型 Upward curling of the leaf blade, keep erect	延长直立的时间, 保持较高的直立指数 Prolong time of erect, keep higher leaf erection indices	Shi et al., 2007
<i>LC 2</i> (水稻叶倾角) <i>Rice leaf inclination 2</i>	2	<i>Lc 2</i> 突变体的叶角变大 <i>lc2</i> mutants have enlarged leaf angles	<i>LC2</i> 能够减小水稻的叶角, 能够改善植株的受光状态, 提高光合效率 <i>LC2</i> improve light and photosynthetic efficiency by decrease leaf angles	Zhao et al., 2010
<i>IL11</i> (HLH 转录因子基因) <i>HLH transcription factor</i>	4	<i>IL11</i> 突变体的叶角变大 <i>IL11</i> mutant have enlarge leaf angles	过表达 <i>IL11</i> 能增加叶片角度, RNA 干涉抑制叶片的角度的增大, 因此 <i>IL11</i> 基因能改善植株的株型, 提高水稻产量 Overexpression <i>IL11</i> could increase leaf angles, but RNA interference suppress, <i>IL11</i> could perfect plant architecture and enhance rice yield	Zhang et al., 2009b
<i>nal-7</i> (窄叶基因) <i>Narrow leaf 7</i>	3	<i>nal-7</i> 突变体叶片变窄 <i>nal-7</i> mutant leaf decrease the width of leaf blade.	<i>nal-7</i> 控制叶片的大小, 影响水稻的叶面积指数进而影响水稻的光合效率 <i>nal-7</i> influence LAI and photosynthetic efficiency via control leaf size	Fujino et al., 2008
<i>nal-1</i> (窄叶基因) <i>Narrow leaf 1</i>	4	<i>nal-1</i> 突变体叶片变窄 <i>Nal-1</i> mutant leaf width decrease	<i>nal-1</i> 与 <i>nal-7</i> 的作用相似, 也是通过改变水稻的叶面积指数来影响水稻的光合效率 <i>nal-1</i> function is similar to <i>nal-7</i> , influence photosynthetic efficiency get through change rice LAI	Qi et al., 2008
<i>ACL 1</i> (卷叶基因) <i>Abaxially Curled Leaf 1</i>	4	<i>ACL 1</i> 突变体叶片外卷 <i>ACL1</i> mutant exhibited an abaxial leaf curling	<i>ACL1</i> 引起叶片向远轴面的卷曲, 影响水稻的光合效率 <i>ACL1</i> cause leave abaxially curled so as to influence rice photosynthetic efficiency	Li et al., 2010 a

和光合作用能力的增强。

3.2影响光合作用的叶色基因研究

叶色突变体通常直接影响植株的光合效率, 因此是植物叶绿素生物合成、叶绿体结构、功能、遗传、分化与发育以及细胞器的移植、细胞融合、遗传转化、基因表达调控等基础研究的理想材料。由于植物叶绿素合成、调控的步骤繁多, 参与的基因和编码的蛋白种类多, 因此导致叶色突变体的分子机制同样复杂多样。表2是已经克隆的影响光合作用的叶色基因, 他们主要影响叶绿素的合成和调控, 包括了叶绿素合成途径、血红素合成途径、叶绿素的循环和降解途径、叶绿体发育和分化途径以及调控质核信号途径。其中在水稻中

至今还未克隆到与血红素合成途径相关的基因, 在质核信号途径与叶绿素循环和降解途径上克隆到的基因也比较少。

借助于水稻全基因组测序的完成和重测序技术的成熟, 在未来几年克隆的基因会不断增加, 相关基因的分子调控机理也会逐渐明晰, 从而可以为高产育种提供有益的参考。

4展望

提高水稻光合效率为水稻扩“源”奠定了坚实的基础, 同时也是获得高产的主要途径之一。从叶形方面来讲, 主要是通过合理增加叶面积指数和改善叶片受光姿态来提高水稻的光合效率, 达到增加产量的目的, 传统高产育种与栽培措施相结合已经做

表2 已克隆的影响水稻光合作用的叶色基因

Table 2 The leaf colour of affect photosynthetic that have been cloning in rice

基因 Gene	染色体 Chromosome	作用 Function	途径 Pathway	参考文献 Reference
<i>CDE(t)</i> (谷氨酸 tRNA 合成酶基因) <i>Chlorophyll deficient 1, temporally</i>	2	<i>CDE(t)</i> 编码谷氨酸 tRNA 合成酶 <i>Cde1(t) gene encode glutamyl Trna synthetase</i>	叶绿素合成途径 Chlorophyll biosynthesis pathway	Liu et al., 2007
<i>CHLI</i> 和 <i>CHLD</i> (镁离子螯合酶 I 和 D 亚基) <i>Chlorophyll I and D subunit</i>	3	<i>CHLI</i> 和 <i>CHLD</i> 编码镁离子螯合酶 I 和 D 亚基 <i>CHLI and CHLD encodes Mg-chelatase I and D subunit</i>	叶绿素合成途径 Chlorophyll biosynthesis pathway	Zhang et al., 2006
<i>CHLH</i> (镁离子螯合酶 H 亚基) <i>Chlorophyll H subunit</i>	3	<i>CHLH</i> 编码镁离子螯合酶 H 亚基 <i>CHLH encodes Mg-chelatase H subunit</i>	叶绿素合成途径 Chlorophyll biosynthesis pathway	Jung et al., 2003
<i>YGL1</i> (叶绿素合成酶基因) <i>Yellow-green leaf1</i>	5	<i>YGL1</i> 编码叶绿体蛋白, 这些蛋白受 Chl 或 Chl 的前体细胞的反馈调节 <i>YGL1 encodes various chloroplast proteins might be feedback regulated by the level of Chl or Chl precursors</i>	叶绿素合成途径 Chlorophyll biosynthesis pathway	Wu et al., 2007
<i>OsDVR</i> (联乙烯还原酶基因) <i>Divinyl reductase in rice</i>	3	<i>OsDVR</i> 编码一个有功能的联乙烯还原酶基因 <i>OsDVR encodes a functional divinyl reductase</i>	叶绿素合成途径 Chlorophyll biosynthesis pathway .	王平荣等, 2009 Wang et al., 2009
<i>osCAO1</i> 和 <i>osCAO2</i> (叶绿素 a 加氧酶基因) <i>Chlorophyll a oxygenase</i>	10	<i>OsCAO1</i> 在叶绿素 b 合成中起主要作用, <i>OsCAO2</i> 可能在暗中进行功能 <i>OsCAO1 plays a major role in chlorophyll b biosynthesis, and OsCAO2 may function in the dark</i>	叶绿素循环途径 Chlorophyll circulation pathway	Lee et al., 2005
<i>NYC1</i> 和 <i>NOL</i> (叶绿素 b 还原酶基因) <i>Non-yellow coloning1 and Non-yellow coloning1 like</i>	1	<i>NYC1</i> 和 <i>NOL</i> 都是叶绿体 b 还原酶基因, 编码短链脱氢酶/还原酶 <i>NYC1 is a chlorophyll b reductase gene, encodes a membrane-localized short-chain dehydrogenase/reductase</i>	叶绿素降解途径 Chlorophyll degradation pathway	Kusaba et al., 2007 Sato et.al.,2009

续表 2

Continuing table 2

基因 Gene	染色体 Chromosome	作用 Function	途径 Pathway	参考文献 Reference
<i>SGR1</i> (持绿性叶片) <i>Staygreen1</i>	9	SGR 编码一个新的叶绿体蛋白, 降低叶绿素降解的转录水平 SGR encode a new chlorophyll protein and reduce Chl degradation at the transcriptional level	叶绿素降解途径 Chlorophyll degradation pathway	Park et al., 2007
<i>V3</i> (水稻核糖核酸还原酶大亚基编码基因) <i>Virescent 3</i>	6	V3 编码一个核糖核酸酶还原大亚基 V3 encode the large subunits of ribonucleotide reductase	叶绿体发育和分化途径 Development and differentiation pathway of chlorophyll	Yoo et al., 2009
<i>St1</i> (水稻核糖核酸还原酶小亚基编码基因) <i>Stripe1</i>	6	ST1 编码核糖核酸还原酶小亚基 ST1 encode the small subunits of ribonucleotide reductase	叶绿体发育和分化途径 Development and differentiation pathway of chlorophyll	Yoo et al., 2009
<i>ZN</i> <i>ZEBRA-NECROSIS</i>	6	ZN 编码一种类囊体结合蛋白, 对早期的叶绿体的发育具有重要作用 ZN encode a thylakoid-bound protein, and play a key role in the photoprotection of developing chloroplasts during early leaf development	叶绿体发育和分化途径 Development and differentiation pathway of chlorophyll	Li et al., 2010b
<i>OsGLK</i>		在光照和植物激素的控制下, <i>OsGLK1</i> 能调节叶绿体的发育, 是叶绿体发育过程中一个关键的调节因子 <i>OsGLK1</i> regulates chloroplast development under the control of light and phytohormones, and that it is a key regulator of chloroplast development	质核信号途径 Plastid-to-nucleus signaling pathway	Nakamura et al., 2009

出了巨大的贡献, 继续挖掘其潜力面临着不小的困难。随着转基因技术的不断发展和完善, 可以通过转基因技术进行聚合育种, 把已经克隆的叶形有利基因整合到现有的优良水稻品种中, 进一步优化株型结构使其更趋完善。结合现有的高产栽培模式, 水稻植株能够充分利用环境中的各个有利因素, 提高其自身的光合效率, 实现增产的目的。

叶色作为水稻的一个重要性状, 过去在传统育种中叶色一般都只作为区别杂种的标记, 表型标记具有实用、经济、高效的特点在生产上以及在育种上的使用并不多见。随着叶色突变机理与功能研究

的深入, 可以利用叶色这一性状进行高产育种的尝试, 如在二系和三系水稻中利用常绿性或氮高效水稻作为亲本进行育种, 克服叶片早衰的问题, 延长杂交稻的光合作用时间, 缓解源库之间的矛盾, 提高水稻的产量。

目前已经克隆的并且直接影响光合作用的基因还比较少, 因此我们急需借助现代分子生物学技术加快对叶形基因的定位和研究, 从叶形层面上为提高光合效率夯实基础。功能基因组学和生物信息学的发展为水稻育种提供了另一种思路。运用分子聚合和分子标记辅助选择, 聚合叶形和叶色的有利

基因, 设计和改良水稻品种, 可能为高产育种提供一种新的途径。

作者贡献

来凯凯完成论文初稿的写作; 胡江参与论文资料的查阅与补充; 钱前指导论文的构思; 张光恒为负责人, 参与论文构思以及论文写作与修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究得到国家转基因专项(2009ZX09009-125B)、国家自然科学基金(30970171)、国家重点基础研究发展计划(2009CB118500)和浙江省杰出青年基金(R3100100)等项目的共同资助。

参考文献

- Bansal U.K, Saini R.G and Kaur A., 1999, Genetic variability in leaf area and chlorophyll content of aromatic rice, *International Rice Research Notes*, 24(1): 21
- Cao X.Z., and Zhu Q.S., 1987, Study on characteristics of the relationship between source and sink in rice varieties and their classification, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 13(4): 265-272 (曹显祖, 朱庆森, 1987, 水稻品种的库源特征及其类型划分的研究, *作物学报*, 13(4): 265-272)
- Cheng S.H., and Huang C.W., 1988, Studies on the evolutionary changes in yield and related characters of rice cultivars grown in the south-china region, *Huanan Nongye Daxue Xuebao (Journal of South China Agricultural University)*, 9(1): 17-29 (程式华, 黄超武, 1988, 华南地区水稻品种发展中产量及有关性状的演变研究, *华南农业大学学报*, 9(1): 17-29)
- Fujino K., Matsuda Y., Ozawa K., Nishimura T., Koshiba T., and Fraaije M., 2008, Sekiguchi H. NARROW LEAF 7 controls leaf shape mediated by auxin in rice, *Mol Genet Genomics*, 279(5): 499-507
- Gan S., and Amasino R.M., 1995, Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin, *Science*, 270(5244): 1986-1988
- Gladun I.V., and Karpov E.A., 1993, Distribution of assimilates from the flag leaf of rice during the reproductive period of development, *Russ. J. Plant Physiol*, 40: 215-219
- Han X.F., Zhao M.H., Sui Y.H., Xu H., and Chen W.F., 2010, Effects of nitrogen fertilizer on photosynthetic characteristics in super-green rice at full heading stage, *Zuowu Zazhi (Crops)*, 4: 24-29(阚学飞, 赵明辉, 隋阳辉, 徐海, 陈温福, 2010, 氮肥对超绿水稻齐穗期光合特性的影响, *作物杂志*, 4: 24-29)
- Hirota O., Oka M., and Takeda T., 1990, Sink Activity estimation by sink size and dry matter increased during the ripening stage of barley and rice, *Ann. Bot.*, 65(4): 349-354
- Jung K.H., Hur J., Ryu C.H., Choi Y., Chung Y.Y., Miyao A., Hirochika H., and An G., 2003, Characterization of a rice chlorophyll-deficient mutant using the T-DNA gene-trap system, *Plant Cell Physiol*, 44(5): 463-472
- Khush, G.S, 1990, Varietal needs for different environments and breeding strategies, In: Siddiq, E.A.(ed.), *New Frontiers in Rice Research*, pp.68-75
- Kusaba M., Ito H., Morita R., Iida S., Sato Y., Fujimoto M., Kawasaki S., Tanaka R., Hirochika H., Nishimura M., and Tanaka A., 2007, Rice NON-YELLOW COLORING1 is involved in light-harvesting complex II and grana degradation during leaf senescence, *Plant Cell*, 19(4): 1362-1375
- Lang Y.Z., Zhang Z.J., Gu X.Y., Yang J.C., and Zhu Q.S., 2004, Physiological and ecological effects of crimp leaf character in rice (*Oryza sativa* L.) II. Photosynthetic character, drymass production and yield forming, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 30(9): 883-887 (郎有忠, 张祖建, 顾兴友, 杨建昌, 朱庆森, 2004, 水稻卷叶性状生理生态效应的研究: II 光合特性、物质生产与产量形成, *作物学报*, 30(9): 883-887)
- Lee S., Kim J.H., Yoo E.S., and Lee C.H., Hirohiko Hirochika and Gynheung An1, 2005, Differential regulation of chlorophyll a oxygenase genes in rice, *Plant Mol. Biol.*, 57(6): 805-818
- Li J., Pandeya D., Nath K., Zulfugarov I.S., Yoo S.C., Zhang H., Yoo J.H., Cho S.H., Koh H.J., Kim D.S., Seo H.S., Kang B.C., Lee C.H., and Paek N.C., 2010a, ZEBRA-NECROSIS, a thylakoid-bound protein, is critical for the photoprotection of developing chloroplasts during early leaf development, *Plant J.*, 62(4): 713-725
- Li L., Shi Z.Y., Li L., Shen G.Z., Wang X.Q., An L.S., and Zhang J.L, 2010b, Overexpression of ACL1 (abaxially curled leaf 1) Increased Bulliform Cells and Induced Abaxial Curling of Leaf Blades in Rice , *Molecular Plant*, 3(5): 807-817
- Liu W.Z., Fu Y.P., Hu G.C., Si H.M., Zhu L., Wu C., and Sun Z.X., 2007, Identification and fine mapping of a thermo-sensitive chlorophyll deficient mutant in rice (*Oryza sativa* L.), *planta*, 226(3): 785-795

- Liu Y.Z., Huang N.R., Huang Q.M., Chen Z.M., Liu B., Liang Z.Y., Qiu R.H., and Zhang X., 2000, Preliminary studies on chlorophyll content and photosynthetic rate in different late rice varieties with high yield, *Guangdong Nongye Kexue (Guangdong Agricultural Science)*, 1: 2-4 (刘彦卓, 黄农荣, 黄秋妹, 陈钊明, 刘斌, 梁祖扬, 邱润恒, 张旭, 2000, 晚季不同类型高产水稻品种光合速率和叶绿素含量变化研究初报, *广东农业科学*, 1: 2-4)
- Liu Z.Q., Liu Z.Y., Ma D.P., and Zeng S.F., 1984, A study on the relation between chlorophyll content and photosynthetic rate of rice, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 10(1): 57-64 (刘贞琦, 刘振业, 马达鹏, 曾淑芬, 1984, 水稻叶绿素含量及其与光合速率关系的研究, *作物学报*, 10(1): 57-64)
- Lv C.G., Gu F.L., Zou J.S., and Lu M.G., 1991, Studies on yielding potential and related characteristics of rice ideotype, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 5: 15-22 (吕川根, 谷福林, 邹江石, 陆曼丽, 1991, 水稻理想株型品种的生产潜力及其相关特性研究, *中国农业科学*, 5: 15-22)
- Meng J., Chen W.F., Xu Z.J., Li L.X., and Zhou S.Q., 2001, Study on photosynthetic rate and chlorophyll content, *Shenyang Nongye Daxue Xuebao (Journal of Shenyang Agricultural University)*, 32(4): 247-249 (孟军, 陈温福, 徐正进, 李磊鑫, 周淑清, 2001, 水稻剑叶净光合速率与叶绿素含量的研究初报, *沈阳农业大学学报*, 32(4): 247-249)
- Nakamura H., Muramatsu M., Hakata M., Ueno O., Nagamura Y., Hirochika H., Takano M., and Ichikawa H., 2009, Ectopic overexpression of the transcription factor OsGLK1 induces chloroplast development in non-green rice cells, *Plant Cell Physiol*, 50(11): 1933-1949
- Park S.Y., Yu J.W., Park J.S., Li J., Yoo S.C., Lee N.Y., Lee S.K., Jeong S.W., Seo H.S., Koh H.J., Jeon J.S., Park Y.I., and Paek N.C., 2007, The senescence-induced staygreen protein regulates chlorophyll degradation, *Plant Cell*, 19(5): 1649-1664
- Qi J., Qian Q., Bu Q.Y., Li S.Y., Chen Q., Sun J.Q., Liang W.X., Zhou Y.H., Chu C.C., Li X.G., Ren F.G., Palme K., Zhao B.R., Chen J.F., Chen M.S., and Li C.Y., 2008, Mutation of the rice NARROW LEAF1 gene, which encodes a novel protein, affects vein patterning and polar auxin transport, *Plant Physiol.*, 147(4): 1947-1959
- Sarkar R., Bose S., 1984, Electrophoretic characterization of rice varieties using single seed (salt soluble) proteins, *Theor Appl Genet*, 68(5): 415-419
- Sato Y., Morita R., Katsuma S., Nishimura M., Tanaka A., and Kusaba M., 2009, Two short-chain dehydrogenase/reductases, NONYELLOW COLORING 1 and NYC1-LIKE, are required for chlorophyll b and light-harvesting complex II degradation during senescence in rice, *Plant J.*, 57(1): 120-131
- Shen F.C., 1983, Several opinions on how to use rolled leaf character of rice in breeding, *Guizhou Nongye Kexue (Guizhou Agric. Sci.)*, 5: 6-8 (沈福成, 1983, 关于水稻卷叶性状在育种中利用的几点看法, *贵州农业科学*, 5: 6-8)
- Shi Z.Y., Wang J., Wan X.S., Shen G.Z., Wang X.Q., and Zhang J.L., 2007, Over-expression of rice OsAGO7 gene induces upward curling of the leaf blade that enhanced erect-leaf habit, *Planta*, 226(1): 99-108
- Su Z.F., Guo H.W., Li Y.F., Zhang H.C., and Zhang H.Q., 1994, Studies on the types of leaf area dynamics of population in rice, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 27(4): 23-30 (苏祖芳, 郭宏文, 李永丰, 张洪程, 张海泉, 1994, 水稻群体叶面积动态类型的研究, *中国农业科学*, 27(4): 23-30)
- Sun X.C., 1985, Studies on classification of leaf types of rice and its relation with photosynthesis, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 4: 49-55 (孙旭初, 1985, 水稻叶形的类别及其与光合作用关系的研究, *中国农业科学*, 4: 49-55)
- Sung A.O., P J.H., G Y.L., Kyung H.P., Soon K.P., and Hong G.N., 1997, Identification of three loci controlling leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*, *Plant J.*, 12: 527-535
- Tu Z.P., 1997, Studies on the photosynthetic characteristics of rice and breeding for high use efficiency of solar energy, *Zhongguo Nongye Kexue Zazhi (Scientia Agricultura Sinica)*, 30(3): 28-35 (屠曾平, 1997, 水稻光合特性研究与高光效育种, *中国农业科学杂志*, 30(3): 28-35)
- Wang B.Q., Fan X.R., Xu G.H., and Shen Q.R., 2010, Characteristics of flag leaf senescence among three rice cultivars with different nitrogen use efficiency, *Nanjing Nongye Daxue Xuebao (Journal of Nanjing Agricultural University)*, 33(2): 8-12 (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 P.R., 2010, Map-based cloning and functional analysis of the 824ys mutant gene controlling yellow-green leaf in rice, Dissertation for Ph.D., Graduate University of Sichuan Agricultural University, Supervisor: Deng X.J., pp.35-40 (王平荣, 2010, 水稻824ys黄绿叶突变基因的

- 图位克隆及功能分析, 博士学位论文, 四川农业大学, 导师: 邓晓建, pp.35-40)
- Wang Y., and Li S.S., 2001, Changes in Activity of Reactive-Oxygen-Scavenging Enzymes in Recalcitrant Wanpee (*Clausena lansium*) Seeds During Desiccation, *Acta Phytophysiological sinica*, 27(1): 81-86
- Wei H.Y., Zhang H.C., Ma Q., Dai Q.G., Huo Z.Y., Xu K., Zhang Q., and Huang L.F., 2010, Characteristics of leaf senescence in rice genotypes with different nitrogen use efficiencies, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 36(4): 645-654 (魏海燕, 张洪程, 马群, 戴其根, 霍中洋, 许轲, 张庆, 黄丽芬, 2010, 不同氮肥吸收利用效率水稻基因型叶片衰老特性, 作物学报, 36(4): 645-654)
- Wu Z.M., Zhang X., He B., Diao L.P., Sheng S.L., Wang J.L., Guo X.P., Su N., Wang L.F., Jiang L., Wang C.M., Zhai H.Q., Wan J.M., 2007, A chlorophyll-deficient rice mutant with impaired chlorophyllide esterification in chlorophyll biosynthesis, *Plant Physiol.*, 145(1): 29-40
- Yang C.D., Yuan P.R., Zhou N., Zhu D.F., Yang A.B., Zheng X.Y., Huang Q.Y., and Ying J.F., 2001, Analysis on relationship between characters of leaf type and yield components, *Zhongguo Shuidao Kexue (Chinese Journal of Rice Science)*, 1: 70-72 (杨从党, 袁平荣, 周能, 朱德峰, 杨爱兵, 郑学玉, 黄庆宇, 应继锋, 2001, 叶形特性与产量构成因素的相关分析, 中国水稻科学, (1): 70-72)
- Yang H.J., Li Y.Z., Huang Y.M., Zheng J.S., Jiang Z.W., and Lin W., 1999, Yield components and structures of sink source in super high yielding rice, *Fujian Nongye Xuebao (Fujian Journal of Agricultural Sciences)*, 1: 1-5 (杨惠杰, 李义珍, 黄育民, 郑景生, 姜照伟, 林文, 1999, 超高产水稻的产量构成和库源结构, 福建农业学报, 1: 1-5)
- Yang J.C., Zhu Q.S., and Cao X.Z., 1992, Effects of the structure and photosynthetic characters of the canopy on the yield formation in rice plants, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 25(4): 7-14 (杨建昌, 朱庆森, 曹显祖, 1992, 水稻群体冠层结构与光合特性对产量形成作用的研究, 中国农业科学, 25(4): 7-14)
- Yang S.R., Zhang L.B., and Wang J.M., 1984, The theory and method of ideal plant morphology in rice breeding, *Zhongguo Nongye Kexue (Scientia Agricultura Sinica)*, 3: 6-13 (杨守仁, 张龙步, 王进民, 1984, 水稻理想株型育种的理论和方法初论, 中国农业科学, 3: 6-13)
- Yoo S.C., Cho S.H., Sugimoto H., Li J., Kusumi K., Koh H.J., Iba K., and Paek N.C., 2009, Rice virescent3 and stripe1 encoding the large and small subunits of ribonucleotide reductase are required for chloroplast biogenesis during early leaf development, *Plant Physiol*, 150(1): 388-401
- Yoshida S., and Cock J.H., 1971, Growth performance of all improved rice variety on the tropics, *Int Rice Comm Newsl*, (20): 1-15
- Yuan L.P., 2008, Study Development on breeding of super hybrid rice, *Zhongguo Daomi (China Rice)*, 1: 1-3 (袁隆平, 2008, 超级杂交水稻育种研究的进展, 中国稻米, 1: 1-3)
- Yuan L.P., 1997, Hybrid rice breeding for super high yield, *Zajiao Shuidao (Hybrid Rice)*, 12(6): 1-6 (袁隆平, 1997, 杂交水稻超高产育种, 杂交水稻, 12(6): 1-6)
- Zhang G.H., Xu Q., Zhu X.D., Qian Q., and Xue H.W., 2009a, SHALLOT-LIKE1 is a KANADI transcription factor that modulates rice leaf rolling by regulating leaf abaxial cell development, *The Plant Cell*, 21(3): 719-735
- Zhang H.T., Li J.J., Yoo J.H., Yoo S.C., Cho S.H., Koh H.J., Seo H.S., and Paek N.C., 2006, Rice Chlorina-1 and Chlorina-9 encode ChlD and ChlI subunits of Mg-chelatase, a key enzyme for chlorophyll synthesis and chloroplast development, *Plant Mol. Biol.*, 62(3): 325-337
- Zhang J., Xie Z.W., Zhu M.M., Kong Y., and Xiong F., 2008, Effects of nitrogen applied at different stages on photosynthetic traits of flag leaf and rice quality, *Jiangsu Nongye Xuebao (Jiangsu Journal of Agricultural Sciences)*, 24(5): 656-661 (张军, 谢兆伟, 朱敏敏, 孔好, 熊飞, 2008, 不同施氮时期对水稻剑叶光合特性及稻米品质的影响, 江苏农业学报, 24(5): 656-661)
- Zhang L.Y., Bai M.Y., Wu J.X., Zhu J.Y., Wang H., Zhang Z.G., Wang W.F., Sun Y., Zhao J., Sun X.H., Yang H.J., Xu Y.Y., Kim S.H., Fujioka S., Lin W.H., Chong K., Lu T.G., and Wang Z.Y., 2009b, Antagonistic HLH/bHLH transcription factors mediate brassinosteroid regulation of cell elongation and plant development in rice and Arabidopsis, *The Plant Cell*, 21(12): 3767-3780
- Zhao S.Q., Hu J., Guo L.B., Qian Q., and Xue H.W., 2010, Rice leaf inclination2, a VIN3-like protein, regulates leaf angle through modulating cell division of the collar, *Cell Research*, 20(8): 935-947
- Zhou K.D., Ma Y.Q., and Liu T.Q., 1995, The breeding of subspecific heavy ear hybrid rice-exploration about super-high yield breeding of hybrid rice, *Sichuan Nongye Daxue Xuebao (Journal of Sichuan Agricultural University)*, 13(4): 403-407 (周开达, 马玉清, 刘太清, 1995, 杂交水稻亚种间重穗型组合选育——杂交水稻高产品种的理论与实践, 四川农业大学学报, 13(4): 403-407)

- Zhu D.F., Lin X.Q., and Cao W.X., 2001, Comparison of leaf photosynthetic characteristics among rice hybrids with different leaf rolling index, *Zuowu Xuebao (Acta Agronomica Sinica)*, 27(3): 329-333 (朱德峰, 林贤青, 曹卫星, 2001, 不同叶面卷曲度杂交水稻的光合特性比较, *作物学报*, 27(3): 329-333)
- Zhu X.T., and Wang Z., 2003, Research on high photosynthetic efficiency in the physiological breeding, *Fujian Daomai Keji (Fujian Science and Technology of Rice and Wheat)*, 21(2): 14-17 (朱雄涛, 汪真, 2003, 水稻高光效生理育种初探, *福建稻麦科技*, 21(2): 14-17)



5thPublisher是一个致力于科学与文化传播的中文出版平台

在5thPublisher上发表论文, 任何人都可以免费在线取阅您的论文

- ※同行评审, 论文接受严格的高质量的评审
- ※在线发表, 论文一经接受, 即刻在线发表
- ※开放取阅, 任何人都可免费取阅无限使用
- ※快捷搜索, 涵盖谷歌学术搜索与知名数据库
- ※论文版权, 作者拥有版权读者自动授权使用

在线投稿: <http://5th.sophiapublisher.com>