

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2023.01.002

嘌呤合成途径基因 *VAL1* 超表达 水稻光合调控生理机制研究

李玲依, 焦颖瑞, 胡健, 杨仕会, 曹红宇, 张红梅,
王兵兵, 冯萍, 凌英华, 张婷, 何光华, 姚贺盛

西南大学 农学与生物科技学院, 重庆 400715

摘要: 以提高作物产量为目的的高光效研究已成为作物育种学和栽培学共同关注的热点问题。针对寡日照限制我国特别是西南地区水稻产量提升这一问题, 以前期研究获得的嘌呤合成途径基因(*VAL1*)水稻植株(*VAL1*-OE)为材料, 从确定光能利用效率提升的限制因子入手, 利用其光合色素质量分数和光合速率均显著提高这一特点, 开展水稻光合调控生理机制研究。结果表明: *VAL1*-OE 水稻叶片叶绿体发育和光合相关基因, 如捕光复合体 II 叶绿素 a/b 结合蛋白基因(*LhcbII*), 编码 PS I P700 叶绿素 a 脱辅基蛋白 A1 基因(*psaA*), PS II D1 蛋白基因(*psbA*), 细胞色素 f 脱辅基蛋白基因(*petA*), 细胞色素 b6-f 复合体小亚基基因(*petG*), 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶大亚基基因(*rbcL*), 核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶小亚基基因(*RbcS*)和叶绿体 ATP 合成酶 α 亚基基因(*atpA*), 这些编码基因转录水平均显著上调。此外, *VAL1*-OE 水稻叶片比叶质量、光合色素质量分数显著增高。在低光和高光条件下, 电子传递速率(*ETR*)、净光合速率(*A*)和光能利用效率(*LUE*)均显著高于野生型水稻叶片, 但 *VAL1*-OE 水稻单株面积较低, 干物质累积和产量未显著增加。研究结果显示: 超表达 *VAL1* 水稻优化叶片光能吸收、电子传递和碳同化是提高光合作用和光能利用效率的关键。光合面积较小成为制约 *VAL1* 超表达水稻获得更多干物质累积和产量的主要因素。以 *VAL1* 超表达水稻为基础, 在实现高光合能力的同时, 培育高叶面积表型材料, 提高光合作用面积是进一步提高该水稻材料干物质累积量和产量的突破口。

关键词: 嘌呤合成途径基因 *VAL1*; 超表达; 水稻; 光合作用;
生理调控

中图分类号: S435

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号: 1673-9868(2023)01-0012-08



Study on the Physiological Mechanism of Photosynthetic Regulation of *VAL1* Overexpression in Rice (*Oryza sativa* L.)

LI Lingyi, JIAO Yingrui, HU Jian, YANG Shihui,
CAO Hongyu, ZHANG Hongmei, WANG Bingbing, FENG Ping,
LING Yinghua, ZHANG Ting, HE Guanghua, YAO Hesheng

College of Agronomy and Biotechnology, Southwest University, Chongqing 400715, China

收稿日期: 2022-09-22

基金项目: 国家自然科学基金项目(31901451); 重庆市自然科学基金项目(cstc2019jcyj-msxmX0484)。

作者简介: 李玲依, 硕士研究生, 主要从事水稻光合生理生化的研究。

通信作者: 姚贺盛, 副教授。

Abstract: The study of high light efficiency for the purpose of improving crop yield has become a hot issue of common concern in crop breeding and cultivation. Aiming at the problem of rice yield improvement in China, especially in southwest China, this project uses the chloroplast gene (*VAL1*) overexpression rice plant (*VAL1*-OE) obtained in the previous study as the material, starts from determining the restriction factor of light energy utilization efficiency, and uses the characteristics of significantly increased photosynthetic pigment content and photosynthetic rate to study the physiological mechanism of rice photosynthetic regulation. The experimental results showed that leaf chloroplast development and photosynthesis-related genes of *VAL1*-OE rice, such as the light-harvesting chlorophyll a/b binding protein of PSII gene (*LhcbII*), P700 chlorophyll a A1 decoprotein gene (*psaA*), PS II D1 protein gene (*psbA*), cytochrome f gene (*petA*), cytochrome b6-f complex subunit gene (*petG*), riboketo-1, 5-diphosphate carboxylase/Oxygenase large subunit gene (*rbcL*), ribotose-1, 5-diphosphate carboxylase/oxygenase small subunit gene (*RbcS*), and chloroplast ATP synthetase α subunit gene, their transcription levels were significantly up-regulated. In addition, the leaf mass per unit area and the photosynthetic pigment content of *VAL1*-OE rice leaves were significantly increased. Under both low and high light conditions, the electron transfer rate (*ETR*), net photosynthetic rate (*A*) and light energy utilization efficiency (*LUE*) were significantly higher than those of wild-type rice. However, the total leaf area per plant of *VAL1*-OE rice is low. The dry matter accumulation and yield of *VAL1*-OE rice were not increased significantly. The results show that the optimization of leaf light energy absorption, electron transport and carbon assimilation in *VAL1* overexpression rice is the key to improve photosynthesis and light energy use efficiency. The small photosynthetic area has become the main factor restricting the accumulation of more dry matter and higher yield of *VAL1* overexpression rice. Based on *VAL1* overexpression rice, while achieving high photosynthetic capacity, selecting the phenotypic materials with high leaf area to increase the photosynthetic area is a breakthrough to further improve the dry matter accumulation and yield of this rice material.

Key words: purine synthetic pathway gene *VAL1*; overexpression; rice; photosynthesis; physiological regulation

光合作用是产量形成的基础,从能量转化角度讲,影响水稻产量潜力的主要因素包括:光吸收量、光能利用效率和收获指数^[1],而当前水稻收获指数已接近理论上限^[2],难以依靠优化收获指数来大幅提高水稻的产量.因此,提高光合适应能力,促进生育前期获得较高光合物质基础,在维持较高收获指数基础上进一步提高光能利用效率以形成较高的生物量是实现水稻高产的重要途径^[3-5].

西南地区是我国重要的水稻栽培区,但生育前期长期的阴雨寡日照、自然光照弱等客观因素致使冠层内叶片光合速率低,难以在生育前期获得较好的光合物质基础.提高低光光适应能力进而提升低光光能利用效率成为该区域水稻光合适应性研究的重要目标.水稻低光光能利用效率具有高度遗传特性,是影响水稻生物量形成的关键因素之一,且育成水稻品种之间低光光能利用效率存在很大变异,尚未在人工驯化过程中受到强烈选择^[6].因此,低光光适应能力强的基因及资源材料挖掘成为进一步提高水稻产量的重要研究方向.

光合有效辐射(PPFD)不仅影响植物叶片的形态学特征变化(如光合色素质量分数)^[7-8],还会对叶片的光合生理特征(如光合电子传递效率、光合碳同化效率)产生显著的调节作用^[9-10].这些生理特征均会影响叶片的光合能力和光能利用效率.除单叶水平光合效率外,保持合理的单株叶片面积也是提高作物群体光合和光能利用效率的重要基础,适宜的单株叶片面积可以显著改善群体光合物质的产出,进而促

进作物产量的形成^[11].

前期研究发现, 嘌呤合成途径基因(Virescent-Albino Leaf 1, *VAL1*)编码蛋白 VAL1, 是嘌呤生物合成途径中的关键基因, 参与调节水稻叶片发育过程中的叶绿体发育、叶绿素代谢和细胞分裂. 通过将 *VAL1* 在野生型材料中超表达, 获得了光合速率显著提高且表型稳定的水稻株系(*VAL1*-OE)^[12]. 本研究测定结果显示, *VAL1*-OE 水稻具备同时适应低光和高光环境的典型生理特性, 这表明 *VAL1*-OE 水稻同时拥有高效利用低光和高光的能力. 在自然界中, 很少发现同时具备适应低光和高光能力的天然植物^[13], 这一特性使 *VAL1*-OE 水稻成为开展光合适应性研究的优势材料. 本文拟通过研究 *VAL1*-OE 与野生型材料在光合色素合成、光能吸收及光合碳同化效率等生理途径的差异, 揭示 *VAL1*-OE 水稻增强光合适应能力及提高光合碳同化速率的调控机制, 为挖掘寡日照地区水稻增产潜力, 筛选光照广适稻种资源提供参考.

1 材料和方法

1.1 试验概况

试验于 2020 年 4 月至 8 月在西南大学水稻研究所歇马(北纬 N29°46'4.20", 东经 E106°21'53.07")试验基地进行. 试验选用缙恢 10 号野生型(WT)和 *VAL1* 超表达水稻(*VAL1*-OE)为试验材料, 在抽穗期进行株型特征、叶片表型、光合作用及光能利用效率的测定与分析. 试验选取 2 个水稻材料, 于 4 月育秧, 5 月 6 日移至田间插秧, 栽插规格为株行距 16.67 cm×26.66 cm, 每个试验小区 10 行×10 列, 共 100 株, 管理措施同大田. 试验区 3 m 高处运用防鸟网完全覆盖, 以防止鸟类采食影响试验结果.

1.2 样品采集及处理

大田试验中, 选择分蘖期水稻分别进行光合测定、色素质量分数测定和干物质分配测定.

水稻成熟后单独收种考种, 水稻考种包括穗长、穗实粒数、穗空壳数等基本产量构成指标.

1.3 测定项目及方法

1.3.1 株型指标测定

在抽穗期对水稻进行取样, 每个试验小区取代表性植株 3 株, 洗净根部泥土, 然后测量相关指标. 测量指标包括株高、分蘖数量、比叶质量(LMA)、单株叶面积(S)、叶片干质量(W)以及叶绿素质量分数, 其中, 单株叶面积(S)计算公式为

$$S = W/LMA$$

1.3.2 叶绿素质量分数的测定

光合色素质量分数测定方法: 用切割法切下部分叶片(用游标卡尺量叶片的长度并计算面积), 然后加入 10 mL 叶绿素提取液, 黑暗环境浸提 48 h, 每隔 12 h 混匀 1 次, 最后用紫外分光光度测量吸光度. 测定时提前 20 min 将紫外分光光度预热, 待预热结束后, 以空白的叶绿素提取液作为对照, 分别在 645 nm, 663 nm 两个波长下测定提取液的吸光值(OD)^[14].

$$Chl_a = 12.20 OD_{663} - 2.81 OD_{645}$$

$$Chl_b = 20.13 OD_{645} - 5.03 OD_{663}$$

$$Chl_{(a+b)} = 17.32 OD_{645} + 7.18 OD_{663}$$

OD_{645} , OD_{663} 分别表示在波长 645 nm, 663 nm 下测得的吸光值, Chl_a , Chl_b , $Chl_{(a+b)}$ 分别表示叶绿素 a, 叶绿素 b 和总叶绿素的浓度.

单位面积叶绿素质量分数(C_c , mg/m²)

$$C_c = C \times V \times 10/S$$

式中, C 为相应叶绿素的浓度(mg/mL), V 为提取液体积(mL), S 为测试样品的面积(m²).

1.3.3 比叶质量的测定

用切割法切下部分叶片(用游标卡尺量叶片的长度并计算面积), 先在烘箱中 105 °C 杀青 30 min, 再在

65 °C 烘至恒质量, 最后用百分之一天平称质量.

1.3.4 光响应曲线(A-PPFD)的测定

水稻叶片 A-PPFD 的测定运用 GFS-3000 和双通道荧光仪(Chlorophyll Fluorescence & P700 Measuring System, DUAL-PAM-100, Walz, Germany)联用系统进行测定.

选取冠层上部倒 1 叶片为测试样本, 样本叶片进行暗适应 30 min 后进行测定. 测定时, 温度为 27 °C, 相对湿度为 70%, CO₂ 浓度为 400 μmol/mol, 流速为 400 μmol/s, 光合有效辐射梯度设置为 1 895, 1 523, 1 218, 980, 621, 390, 221, 116, 85, 55, 30, 17, 7 和 0 μmol/(m² · s). 选取 1 523, 980 和 390 μmol/(m² · s) 3 个光强的点进行比较.

在测定 A-PPFD 时, 叶绿素荧光和 P700 进行同步测定, 光系统 I 和光系统 II 的电子传递速率 *ETR I* 和 *ETR II* 分别由试验仪器直接测定.

1.3.5 干物质、产量及其构成因素的测定

干物质的测定: 将水稻各器官分别装于纸质信封, 置于烘箱中 105 °C 杀青 30 min, 然后在 65 °C 烘干至恒质量后, 用百分之一天平称质量.

产量及其构成因素的测定: 水稻成熟前, 调查每个小区的单株有效分蘖数, 每个小区取 10 株进行考种, 考种指标包括穗长、一次枝梗、二次枝梗、每穗实粒数和瘪粒数, 计算结实率和单株产量.

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2010 软件处理数据和作图, 用 SPSS 21.0 软件进行统计分析. 同一试验参数不同处理间均进行差异显著性分析, $p < 0.05$ 为差异有统计学意义. 文章中图、表数据均以 $\bar{x} \pm s$ 表示.

2 结果与分析

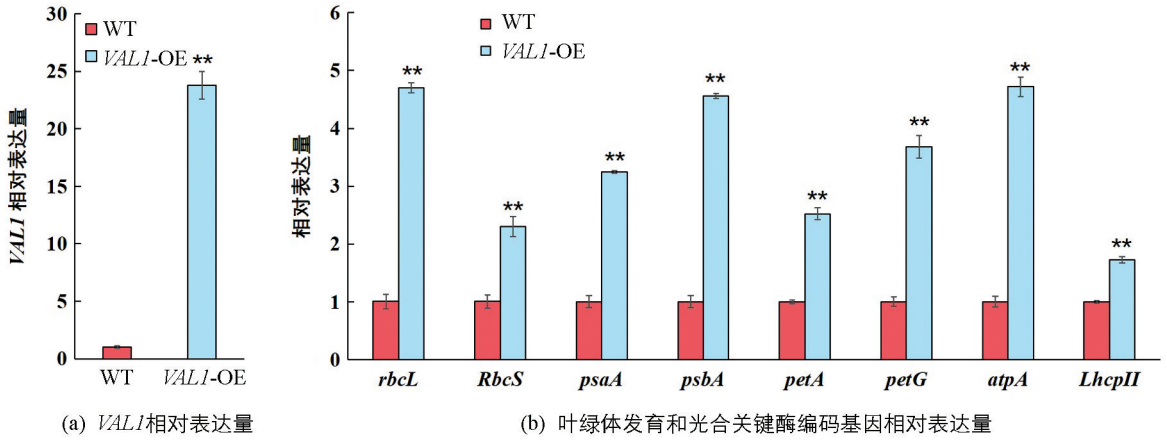
2.1 基因表达和植株表型分析

通过将 *VAL1* 基因在野生型材料缙恢 10 号(WT)中进行超表达获得了表型稳定的水稻株系 *VAL1*-OE (图 1a), 在分蘖期对野生型和 *VAL1*-OE 水稻叶片叶绿体发育和光合相关基因进行了 qRT-PCR 测定分析(图 1b). 试验结果表明, 在光能吸收方面, *VAL1*-OE 水稻叶片中编码捕光复合体 II 叶绿素 a/b 结合蛋白基因(*LhcbII*)的转录水平较野生型提高了 75%; 在电子传递方面, *VAL1*-OE 水稻叶片中编码 PS I P700 叶绿素 a 脱辅基蛋白 A1 基因(*psaA*), PS II D1 蛋白基因(*psbA*), 细胞色素 f 脱辅基蛋白基因(*petA*)和细胞色素 b6-f 复合体小亚基基因(*petG*)的转录水平分别较野生型提高 228%, 355%, 151% 和 258%; 在光合羧化固定方面, *VAL1*-OE 水稻叶片中编码核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶大亚基基因(*rbcl*)、核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶小亚基基因(*RbcS*)和叶绿体 ATP 合成酶 α 亚基基因(*atpA*)的转录水平分别较野生型提高了 370%, 131% 和 375%. 由此可知, *VAL1*-OE 水稻叶片中调控光吸收、传递与转化过程主要基因的表达均显著上调($p < 0.01$).

具有良好的株型特征是作物实现高光效的重要前提, 分别对野生型(WT)和 *VAL1*-OE 水稻材料的株高、分蘖数量、比叶质量和单株叶面积等性状进行了差异显著性分析(图 2). 结果表明: *VAL1*-OE 水稻材料的比叶质量(LMA)显著高于野生型, 较野生型提高了 36.95% ($p < 0.01$, 图 2c); *VAL1*-OE 水稻材料的株高、分蘖数量和单株叶面积显著低于野生型 ($p < 0.05$), 较野生型分别降低了 6.75% (图 2a), 14.29% (图 2b), 和 31.13% (图 2d).

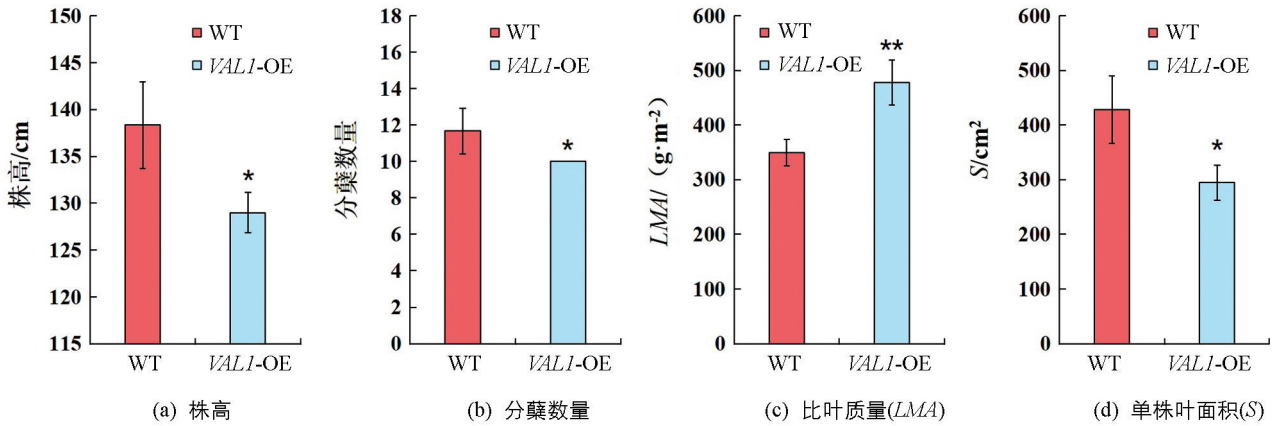
2.2 光合表型分析

VAL1 超表达材料(*VAL1*-OE)与野生型(WT)之间的色素质量分数差异存在统计学意义(图 3). 试验结果表明, *VAL1*-OE 水稻材料单位面积叶绿素 a, 叶绿素 b 和叶绿素(a+b)质量分数均显著高于野生型 ($p < 0.05$), 分别较野生型提高了 20.36%, 8.09% 和 17.86%.



*表示 $p < 0.05$, **表示 $p < 0.01$, 差异有统计学意义。

图 1 相关基因差异表达分析

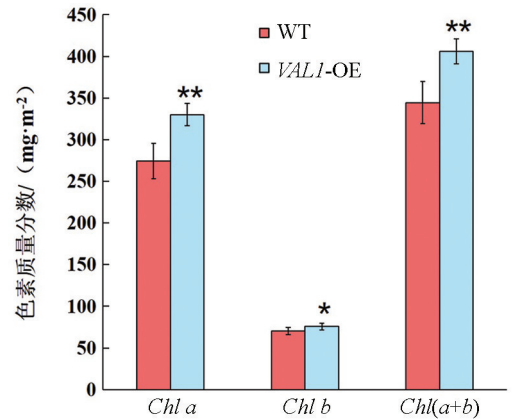


*表示 $p < 0.05$, **表示 $p < 0.01$, 差异有统计学意义。

图 2 株型表型差异分析

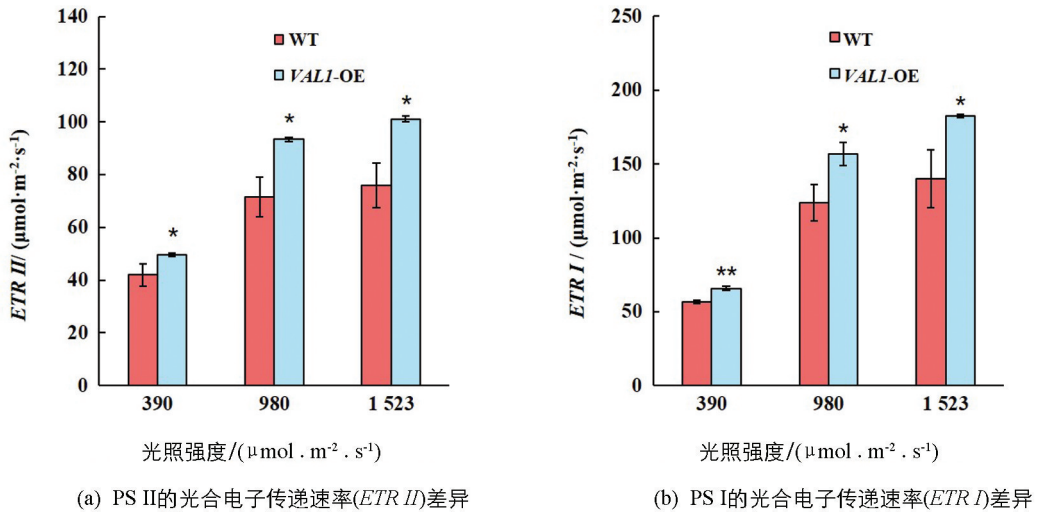
电子传递是光合作用进程中的重要环节, 光合电子传递速率的不同也可能会对最终的光合值以及产量产生影响. 为探究 VAL1-OE 水稻材料与野生型(WT)之间光合电子传递的差异, 分别在 390, 980 和 1 523 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光照强度下对野生型和 VAL1-OE 水稻材料的光系统 II 和光系统 I 电子传递效率进行差异显著性分析. 试验结果表明, 在不同光照强度下, VAL1-OE 水稻材料光系统 II 和光系统 I 电子传递效率均显著高于野生型(图 4). VAL1-OE 水稻材料在 390, 980 和 1 523 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光照强度下光系统 II 电子传递效率分别较野生型提高了 18.06%, 30.76% 和 33.09% ($p < 0.05$, 图 4a); 光系统 I 电子传递效率分别较野生型提高了 16.14%, 26.58% 和 30.28% ($p < 0.05$, 图 4b).

光合碳同化是植物干物质累积的基础, 对植物生长发育具有重要的调控作用. VAL1-OE 水稻材料与野生型(WT)在不同光强下的光合碳同化效率差异有统计学意义. 试验结果表明, 在不同光照强度下, VAL1-OE 水稻材料的净光合速率均显著高于野生型 ($p < 0.01$). 在 390, 980 和 1 523 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光照强度下分别提高了 82.47%, 100.43% 和 97.01% (图 5).



*表示 $p < 0.05$, **表示 $p < 0.01$, 差异有统计学意义。

图 3 光合色素质量分数差异分析

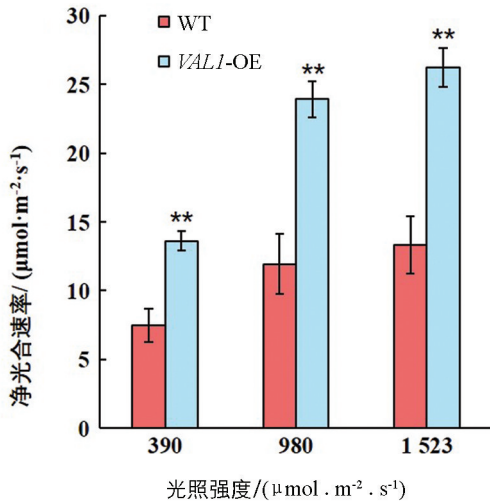


* 表示 $p < 0.05$, ** 表示 $p < 0.01$, 差异有统计学意义。

图 4 光合电子传递差异分析

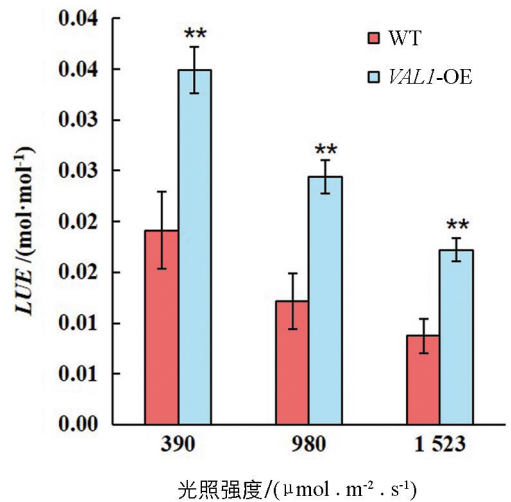
2.3 光能利用效率和物质累积及产量构成分析

VAL1-OE 水稻材料与野生型(WT)在不同光强下光能利用效率差异有统计学意义(图 6)。数据结果表明,在不同光照强度下,*VAL1*-OE 水稻材料的光能利用效率均显著高于野生型($p < 0.01$),在 390, 980 和 1523 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光照强度下的光能利用效率分别较野生型提高了 82.47%, 100.43% 和 97.01%。*VAL1*-OE 水稻材料与野生型的考种数据结果表明,*VAL1*-OE 水稻材料的抽穗期干物质质量、穗长、实粒数、瘪粒数、穗数、千粒质量和总产量与野生型差异无统计学意义(表 1)。



* 表示 $p < 0.05$, ** 表示 $p < 0.01$, 差异有统计学意义。

图 5 不同光强下光合碳同化效率差异分析



* 表示 $p < 0.05$, ** 表示 $p < 0.01$, 差异有统计学意义。

图 6 不同光强下光能利用效率(*LUE*)差异分析

表 1 物质累积和产量构成因素

| 材料 | 抽穗期 干物质质量/g | 穗长/cm | 实粒数/粒 | 瘪粒数/粒 | 穗数/个 | 千粒质量/g | 总产量/g |
|-----------------|----------------|---------------|-----------------|---------------|---------------|---------------|------------------|
| WT | 44.1 ± 3.72a | 24.29 ± 1.20a | 125.56 ± 29.38a | 19.33 ± 5.00a | 12.00 ± 1.73a | 282.4 ± 4.48a | 957.45 ± 174.44a |
| <i>VAL1</i> -OE | 45.42 ± 6.97a | 26.57 ± 1.87a | 126.11 ± 26.94a | 25.89 ± 7.72a | 11.67 ± 2.31a | 274.4 ± 6.63a | 908.38 ± 28.95a |

注:表中同一列数据小写字母相同表示 $p < 0.05$, 差异无统计学意义。

3 讨论

3.1 超表达 *VAL1* 水稻优化叶片光能吸收、电子传递和碳同化是提高光合作用和光能利用效率的关键

光吸收能力的提高是优化光合作用的前提。叶绿素 a/b 结合蛋白围绕光系统 II(PS II)的反应中心作为主要的外部天线^[15],能把接受的光能量快速传导至反应中心,参与光能转化与传递,以及对各种环境的适应等过程,对植物的光合作用起到关键作用^[16]。研究表明,在 *VAL1*-OE 超表达水稻叶片中,捕光复合体 II 叶绿素 a/b 结合蛋白基因(*LhcpII*),编码 PS I P700 叶绿素 a 脱辅基蛋白 A1 基因(*psaA*),PS II D1 蛋白基因(*psbA*),细胞色素 f 脱辅基蛋白基因(*petA*)和细胞色素 b6-f 复合体小亚基基因(*petG*)的转录水平均显著提高(图 1),这些基因转录水平的提高有利于提升水稻叶片叶绿素 a 和叶绿素 b 的质量分数(图 3),使其在低光条件下能捕获更多的光能,促进光能的转化和传递(图 4),进而提高净光合速率和光能利用效率(图 5,图 6)。

通常情况下,比叶质量较大的叶片也会具有较大的光合潜力。研究结果表明,*VAL1*-OE 超表达水稻叶片比叶质量显著高于野生型(图 2)。这有利于使叶片在单位面积上获得更多的氮素分配和光合蛋白的分布,进而提高 *VAL1*-OE 超表达水稻叶片在强光下的电子传递效率(图 4)、光合碳同化效率(图 5)和光能利用效率(图 6)。研究结果还表明,在强光条件下,*VAL1*-OE 超表达水稻叶片 *ETR I* 显著高于 *ETR II*(图 4),这主要是因为强光下水稻通过 PS I 的电子传递速率显著增强,进而导致叶片环式电子传递显著提高,而环式电子传递增强有利于高光强下实现对光合机构的保护作用^[17]。综上可知,*VAL1*-OE 超表达水稻叶片关键光合酶编码基因转录水平的上调,显著提高了光合捕光复合蛋白的质量分数,促使无论是低光还是高光条件下,*VAL1*-OE 超表达水稻叶片较野生型均具有显著的光合能力和光能利用效率。

3.2 在高光合基础上培育高叶面积表型材料,进一步提高光合作用面积是高光效水稻育种的突破口

具有良好的株型特征是作物实现高光效的基础。张耀文等^[18]在研究作物的高光效试验中认为,叶面积系数较大,株型紧凑且适于密植,茎秆粗壮抗倒伏能力强,冠层结构较良好,群体内光照分布合理、群体光合速率较高。本研究结果表明,在抽穗期时 *VAL1*-OE 超表达水稻与野生型干物质累积量之间差异无统计学意义(表 1),但株高和分蘖数量显著低于野生型(图 2)。这可能是因为 *VAL1*-OE 超表达水稻叶片具有较强的光合能力,较多的干物质累积分配到各个分蘖当中,单分蘖获得了更多的干物质分配,致使其干物质总量未出现较大差异。此外,在收获期时,*VAL1*-OE 超表达水稻与野生型实际收获植株的分蘖数量差异无统计学意义,可能是由于进入抽穗期后,*VAL1*-OE 超表达水稻重新获得一些新的有效分蘖增加了最终的有效穗数。

提高作物光能物质生产能力的途径有 3 个:提高光合能力、增大光合面积和延长光合作用的时间。在本研究中,虽然 *VAL1*-OE 超表达水稻具有显著高的叶绿素质量分数、比叶质量和净光合速率(图 2,图 3,图 5),但 *VAL1*-OE 超表达水稻单株面积显著低于野生型(图 2)。光合面积较小成为制约 *VAL1*-OE 超表达水稻获得更多干物质累积和产量的主要因素。以 *VAL1*-OE 超表达水稻为基础,在实现高光合能力的同时,培育高叶面积表型材料,提高光合作用面积是未来产量进一步提升的突破口。

4 结论

超表达 *VAL1*-OE 水稻优化叶片光能吸收、电子传递和碳同化是提高光合作用和光能利用效率的关键。*VAL1*-OE 超表达水稻叶片关键光合酶编码基因转录水平的上调,显著提高了光合捕光复合蛋白的质量分数,促使无论是低光还是高光条件下,*VAL1*-OE 超表达水稻叶片较野生型均具有显著增强的电子传递速率和净光合速率,致使其光能利用效率显著提高。与此同时,光合面积较小成为制约 *VAL1*-OE 超表达水稻获得更多干物质累积和产量的主要因素。以 *VAL1*-OE 超表达水稻为基础,在实现高光合能力的同时,培育高叶面积表型材料,提高光合作用面积是进一步提高该水稻材料干物质累积量和产量的关键。

参考文献:

- [1] LONG S P, ZHU X G, NAIDU S L, et al. Can Improvement in Photosynthesis Increase Crop Yields? [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(3): 315-330.
- [2] HAY R. Harvest Index: A Review of Its Use in Plant Breeding and Crop Physiology [J]. *Annals of Applied Biology*, 1995, 126(1): 197-216.
- [3] 张洪程, 王夫玉. 中国水稻群体研究进展 [J]. *中国水稻科学*, 2001, 15(1): 51-56.
- [4] 袁隆平. 水稻强化栽培体系 [J]. *杂交水稻*, 2001, 16(4): 1-3.
- [5] 焦颖瑞, 李玲依, 杨仕会, 等. 长江上游水稻耐热性鉴定模型的构建与应用 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2022, 44(11): 39-50.
- [6] QU M, ZHENG G, HAMDANI S, et al. Leaf Photosynthetic Parameters Related to Biomass Accumulation in a Global Rice Diversity Survey [J]. *Plant Physiology*, 2017, 175(1): 248-258.
- [7] FENG Y L, LEI Y B, WANG R F, et al. Evolutionary Tradeoffs for Nitrogen Allocation to Photosynthesis Versus Cell Walls in An Invasive Plant [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2009, 106: 1853-1856.
- [8] YAO H, ZHANG Y, YI X, et al. Plant Density Alters Nitrogen Partitioning among Photosynthetic Components, Leaf Photosynthetic Capacity and Photosynthetic Nitrogen Use Efficiency in Field-grown Cotton [J]. *Field Crops Research*, 2015, 184: 39-49.
- [9] YAO H, ZHANG Y, YI X, et al. Cotton Responds to Different Plant Population Densities by Adjusting Specific Leaf Area to Optimize Canopy Photosynthetic Use Efficiency of Light and Nitrogen [J]. *Field Crops Research*, 2016, 188: 10-16.
- [10] 程建峰, 沈允钢. 作物高光效之管见 [J]. *作物学报*, 2010, 36(8): 1235-1247.
- [11] NIINEMETS Ü. A Review of Light Interception in Plant Stands from Leaf to Canopy in Different Plant Functional Types and in Species with Varying Shade Tolerance [J]. *Ecological Research*, 2010, 25(4): 693-714.
- [12] ZHANG T, FENG P, LI Y, et al. *Virescent-Albino Leaf1* Regulates Leaf Colour Development and Cell Division in Rice [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(20): 4791-4804.
- [13] ADAMSON H Y, CHOW W S, ANDERSON J M, et al. Photosynthetic Acclimation of *Tradescantia albiflora* to Growth Irradiance: Morphological, Ultrastructural and Growth Responses [J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, 82(3): 353-359.
- [14] LICHTENTHALER H K, WELLBURN A R. Determinations of Total Carotenoids and Chlorophylls a and b of Leaf Extracts in Different Solvents [J]. *Analysis*, 1983, 11(5): 591-592.
- [15] GREEN B R, DURNFORD D G. The chlorophyll-Carotenoid Proteins of Oxygenic Photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47(1): 685-714.
- [16] WEI L, CAO Y, LIANG X, et al. Identification of Two Genes Encoding the Major Light-Harvesting *Chlorophyll a/b* Proteins of Photosystem II in Green Alga *Dunaliella salina* [J]. *DNA Sequence*, 2006, 17(5): 370-377.
- [17] 王珍琪. 环式电子传递在番茄响应低夜温胁迫中的光保护作用 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- [18] 张耀文, 赵小光, 关周博, 等. 作物高光效种质筛选的研究进展 [J]. *中国农学通报*, 2019, 35(18): 1-11.