



常规早粳超级稻品种‘中组143’和‘中组53’的光合生理特性

李庆亮¹, 尹琦¹, 赵硕¹, 任甜甜¹, 王梦晓¹, 马跃¹, 谭伟^{2,*}, 梁燕^{3,*}

¹枣庄学院生命科学学院, 山东枣庄277160

²枣庄学院食品科学与制药工程学院, 山东枣庄277160

³中国水稻研究所, 水稻生物育种全国重点实验室, 杭州310006

*共同通信作者: 谭伟(tanweisdau@163.com)、梁燕(liangyan01@caas.cn)

摘要: ‘中组143’和‘中组53’是通过浙江省审定的优良粳稻品种, 其产量均高于亲本‘中早39’。明确水稻高产的光合生理基础, 能够为进一步提高光能利用率和产量提供理论依据。本试验以盆栽‘中组143’、‘中组53’和‘中早39’为材料, 分析了抽穗到灌浆后4个时期叶片的光合和产量特性。结果表明, ‘中组53’和‘中组143’剑叶总叶绿素含量与‘中早39’差异不显著, 但扬花期、灌浆期和灌浆后期净光合速率(P_n)显著高于‘中早39’。扬花期到灌浆后期, 与‘中早39’相比, ‘中组143’和‘中组53’剑叶PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})、PSII最大光化学效率(F_v/F_m)、电子传递速率(ETR)、光合性能指数(PI_{abs})、吸收光能用于电子传递的量子产额(ϕ_{Eo})、捕获的激子将电子传递到电子传递链中 Q_A^- 下游其他电子受体的概率(ψ_o)较高, 且1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)活性较高, 而用于热耗散的量子比率(ϕ_{Do})及J、K点的可变荧光(V_j 、 V_k)较低。成熟期, ‘中组143’和‘中组53’单株穗重、千粒重较高。‘中组53’和‘中组143’剑叶PSII光化学效率、PSII供体侧和受体侧电子传递活性较高, 较高的PSII和Rubisco活性导致其 P_n 较高, 从而保障在结实期能够积累足够多的光合产物, 为高产提供充足的物质基础。

关键词: 水稻; 高产; 光合生理; PSII光化学活性

Photosynthetic physiological characteristics of early indica super rice varieties ‘Zhongzu 143’ and ‘Zhongzu 53’

LI Qingliang¹, YIN Qi¹, ZHAO Shuo¹, REN Tiantian¹, WANG Mengxiao¹, MA Yue¹, TAN Wei^{2,*}, LIANG Yan^{3,*}

¹College of Life Sciences, Zaozhuang University, Zaozhuang, Shandong 277160, China

²College of Food Science and Pharmaceutical Engineering, Zaozhuang University, Zaozhuang, Shandong 277160, China

³State Key Laboratory of Rice Biology and Breeding, China Rice Research Institute, Hangzhou 310006, China

*Co-corresponding authors: Tan W (tanweisdau@163.com), Liang Y (liangyan01@caas.cn)

Abstract: ‘Zhongzu 143’ and ‘Zhongzu 53’ are excellent indica rice varieties approved by Zhejiang Province, and their yields are higher than that of their parent ‘Zhongzao 39’. Clarifying the photosynthetic physiological basis of their high yield can provide theoretical basis for improving the utilization rate and yield of rice. In this experiment, photosynthesis of flag leaves and yield characteristics were analyzed in potted plants of ‘Zhongzu 143’, ‘Zhongzu 53’ and ‘Zhongzao 39’ during 4 periods from heading to late filling stage. The

收稿 2023-03-17 修定 2023-06-20

资助 水稻生物育种全国重点实验室开放课题(20210301)。

results showed that there was no significant difference in total chlorophyll content among 'Zhongzu 143', 'Zhongzu 53' and 'Zhongzao 39', but the net photosynthetic rate (P_n) of 'Zhongzu 143' and 'Zhongzu 53' at flowering stage, filling stage and late filling stage was significantly higher than that of 'Zhongzao 39'. From the flowering stage to the later filling stage, compared with 'Zhongzao 39', the PSII actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), electron transport rate (ETR), photosynthetic performance index (PI_{abs}), quantum yield of absorbing light energy for electron transport (ϕ_{Eo}), the efficiency of a trapped excitation moving an electron into the electron transport chain beyond Q_A^- (ψ_o) and the activity of 1,5-diphosphate ribulose carboxylase (Rubisco) in flag leaves of 'Zhongzu 53' and 'Zhongzu 143' was higher, while the quantum ratio (ϕ_{po}) for heat dissipation, the variable fluorescence (V_j , V_k) of J and K dots was lower. At maturity, 'Zhongzu 143' and 'Zhongzu 53' had higher panicle weight and 1 000-grain weight per plant. In summary, the photochemical efficiency, electron transfer rate on the donor and acceptor sides of PSII in the flag leaves of 'Zhongzu 53' and 'Zhongzu 143' were higher. The higher activity of PSII and Rubisco led to higher P_n , which ensured the accumulation of enough photosynthates during the fruiting period, providing sufficient material basis for high yield.

Key words: rice; high yield; photosynthetic physiology; photochemical activity of PSII

水稻(*Oryza sativa*)作为主要的粮食作物之一,其产量和质量与粮食安全密切相关。光合作用是作物干物质积累和产量的基础(Xu等2020; 朱启东等2022)。水稻90%的产量来自叶片的光合作用,叶片光合作用的强弱对产量起着决定性作用(马文波等2003; 赵黎明等2014)。光合作用是极其复杂的生理生化过程,前人已对水稻特别是具有较强杂种优势的杂交水稻的光合特性进行了大量的研究,发现高产杂交稻叶片具有较高的叶绿素含量和净光合速率(季芝娟等2017; 魏晓东等2022),光合作用关键酶Rubisco (1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶)含量(欧志英等2003; Ou等2003)及羧化活性较高(曹树青等2000; 吕川根等2017),即使在生育后期,高产杂交稻也具有较高的光合能力(陈炳松等2002; 张云华等2003)。

'中组143'和'中组53'是中国水稻研究所以'中早39'为母本,'台早733'和'金10-02'分别为父本杂交选育的常规早籼稻。'中组143'和'中组53'均具有高产特性。浙江省早籼稻区试中,2015年—2016年'中组143'平均亩产526.2 kg (1亩 $\approx$ 666.7 m²,下同),比'中早39'增产2.0%; 2017年—2018年'中组53'平均亩产582.5 kg,比'中早39'增产4.8%,在浙江、江西、安徽和湖南等省种植,高产优势表现突出,种植面积不断扩大,具有较大的推广应用潜力。

'中组143'已于2020年6月8日被农业农村部确定为超级稻品种;'中组53'也于2021和2022年通过了农业农村部科教司组织的超级稻品种两年产量验收,达到了600 kg·亩⁻¹的验收标准。本文以亲本'中早39'为对照,研究了'中组143'和'中组53'抽穗期到灌浆后期四个时期剑叶的光合和荧光特性,解析两者高产的光合生理机制,以期为进一步提高水稻光能利用率和产量提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及培养条件

供试品种为中国水稻研究所选育的常规早籼稻(*Oryza sativa* L.)品种'中早39'、'中组53'和'中组143'。于2022年在山东省枣庄市中区枣庄学院试验地进行盆栽试验,试验所用塑料盆规格为30 cm $\times$ 40 cm,每盆装大田土。3月15日播种,温室基质育秧,4月22日选取生长状况一致的秧苗进行移栽,每盆4穴,每穴1苗,放于温室中,5月10日移至露天,于6月28日(抽穗期)、7月7日(扬花期)、7月13日(灌浆期)、7月18日(灌浆后期)分别测定剑叶中部的光合参数、荧光参数,取一部分叶片测定叶绿素含量,一部分液氮冷冻,放-80 $^{\circ}$ C超低温冰箱,测定Rubisco活性;灌浆后期取整株水稻,测定地上部、地下部鲜重,计算总生物量。

1.2 光合荧光参数的测定

水稻剑叶光合参数净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})、表观光合电子传递效率(ETR)采用LI-6800光合系统(LI-COR公司, 美国)测定, 测定时饱和光强为 $1\ 500\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, CO_2 浓度为 $400\ \mu mol \cdot mol^{-1}$, 叶室温度控制在 $25^\circ C$, 相对湿度50%。每次测定时间在晴天上午9:00—11:00, 每个品种测定5株重复。

1.3 快速叶绿素荧光诱导曲线的测定

叶片暗适应30 min, 利用连续激发式荧光仪(Handy PEA, Hansatech, 英国)测定快速叶绿素荧光诱导曲线(Strasser 1997)。对获得的OJIP荧光诱导动力学曲线进行分析。主要得到以下参数: 最大光化学效率 $[F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m]$, 相对可变荧光 $[V_i = (F_i - F_o)/(F_m - F_o)]$, 捕获的激子将电子传递到电子传递链中 Q_A^- 下游其他电子受体的概率(ψ_o), 反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额(ϕ_{Eo}), 用于热耗散的量子比率(ϕ_{Do}), 以吸收光能为基础的光化学性能指数(PI_{abs}), J、K点的可变荧光(V_j 、 V_k)。

1.4 叶绿素含量和二磷酸核酮糖羧化酶活性的测定

叶绿素含量测定按照赵世杰等(2002)方法。

Rubisco活性测定采用苏州科铭生物技术有限公司试剂盒(编号: RUBPS-2A-Y)。

1.5 数据处理

采用Excel 2016进行数据统计, 采用SigmaPlot 14.0软件作图, SPSS软件对数据进行差异性分析。

2 实验结果

2.1 ‘中组143’、‘中组53’和‘中早39’叶片光合参数的比较

从图1来看, 在抽穗期, 三个水稻品种剑叶 P_n 、 G_s 和 C_i 无显著差异, 从抽穗期到灌浆后期, P_n 、 G_s 和 C_i 均呈先上升后下降趋势。同一品种扬花期叶片 $P_n >$ 灌浆期 $P_n >$ 灌浆后期 P_n ($P < 0.05$) (图1-A)。扬花期和灌浆期, 三个品种 P_n 均表现为: ‘中组53’ $>$ ‘中组143’ $>$ ‘中早39’ ($P < 0.05$)。灌浆后期, ‘中组143’和‘中组53’的 P_n 分别比‘中早39’高5.9%、6.2%。抽穗期 G_s 最低, ‘中组53’以扬花期 G_s 最高, 而‘中组143’和‘中早39’以灌浆期值最高(图1-B)。扬花期, ‘中组53’的 G_s 显著高于‘中组143’和‘中早39’; 灌浆期,

‘中组53’的 G_s 显著低于扬花期, 而‘中组143’ G_s 显著高于扬花期, 但两者 G_s 均显著高于‘中早39’; 与灌浆期相比, 灌浆后期‘中组143’和‘中组53’的 G_s 均显著降低, 3个品种间无显著差异。灌浆期 C_i 最高, 同一时期3个品种间 C_i 均无显著差异(图1-C)。

2.2 ‘中组143’、‘中组53’和‘中早39’叶片荧光参数的比较

3个品种剑叶 Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 、ETR和 PI_{abs} 均呈先上升后下降趋势, 以扬花期最高, 抽穗期品种间均无显著差异(图2)。

扬花期, Φ_{PSII} 和ETR均显著高于抽穗期, 但品种间差异不显著(图2-A和B)。灌浆期, ‘中组53’和‘中组143’的 Φ_{PSII} 分别比‘中早39’高9.6%和8.3% ($P < 0.05$), 均显著低于扬花期; ‘中组53’的ETR显著高于‘中组143’和‘中早39’, 后两者分别比扬花期值降低20.0%和21.7%。灌浆后期, Φ_{PSII} 和ETR均显著低于灌浆期, 品种间差异不显著。

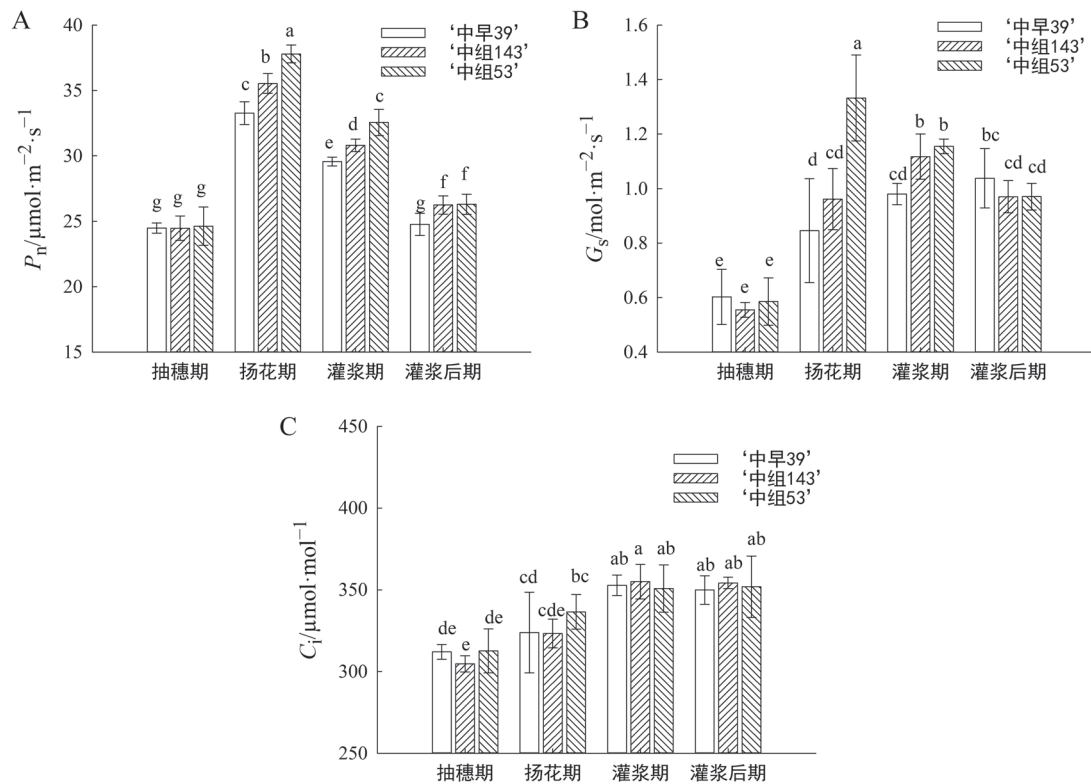
扬花期 F_v/F_m 与抽穗期差异不显著, 灌浆期除‘中组53’外, 其他2个品种 F_v/F_m 均显著低于扬花期, 但扬花期和灌浆期品种间差异均不显著。灌浆后期, ‘中组53’ F_v/F_m 分别比‘中早39’和‘中组143’的高2.0%和1.7% (图2-C)。

扬花期, ‘中组53’和‘中组143’ PI_{abs} 显著高于抽穗期, 分别比‘中早39’高21.1%和14.7% (图2-D)。灌浆期, PI_{abs} 显著低于扬花期, ‘中组53’和‘中组143’分别比‘中早39’高34.2%和29.3%。灌浆后期, PI_{abs} 与灌浆期差异不显著, ‘中组53’显著高于‘中早39’。

抽穗期, 3个品种剑叶 ϕ_{Eo} 、 ψ_o 和 ϕ_{Do} 均无显著差异(图3)。

扬花期到灌浆后期, ‘中早39’ ϕ_{Eo} 与抽穗期差异不显著(图3-A)。三个时期均以‘中组53’ ϕ_{Eo} 最高, 显著高于‘中早39’, 与‘中组143’差异不显著。同一品种三个时期 ϕ_{Eo} 差异不显著。

扬花期到灌浆后期, ψ_o 和 ϕ_{Do} 均呈上升趋势(图3-B和C)。(‘中早39’灌浆后期 ψ_o 显著高于抽穗期和扬花期, 而‘中组143’和‘中组53’灌浆期和灌浆后期 ψ_o 均显著高于抽穗期。扬花期到灌浆后期, 均以‘中早39’ ψ_o 最低, 其中扬花期和灌浆期 ψ_o 显著低于‘中组53’和‘中组143’的, 灌浆后期显著低于‘中组53’, 而‘中组53’和‘中组143’差异不显著。扬花期 ϕ_{Do} 与抽

图1 三个水稻品种剑叶 P_n (A)、 G_s (B)和 C_i (C)的比较Fig. 1 Comparison of P_n (A), G_s (B) and C_i (C) in flag leaves of three rice varieties不同小写字母表示在 $P < 0.05$ 水平有统计学差异, 下同。

穗期的差异不显著, 且品种间无显著差异。与扬花期相比, 灌浆期和灌浆后期‘中早39’和‘中组143’ ϕ_{D_0} 均显著升高, 且高于‘中组53’, 其中‘中早39’和‘中组53’ ϕ_{D_0} 差异显著, 但同一品种两时期间无显著差异。

抽穗期到灌浆后期, ‘中早39’ V_j 变化不显著(图4-A), ‘中组53’和‘中组143’ V_j 呈下降趋势, 前者灌浆后期值仅显著低于抽穗期, 后者灌浆后期值显著低于抽穗期和扬花期。扬花期到灌浆后期, ‘中早39’ V_j 分别比‘中组53’高11.2%、14.6%、15.6% ($P < 0.05$), 仅灌浆期显著高于‘中组143’。与抽穗期相比, 各品种扬花期 V_k 均下降, 但仅‘中组53’ V_k 变化显著, 其他两个品种时期间差异不显著。灌浆期和灌浆后期, ‘中早39’ V_k 显著高于‘中组143’和‘中组53’, 而后两者间差异不显著(图4-B)。

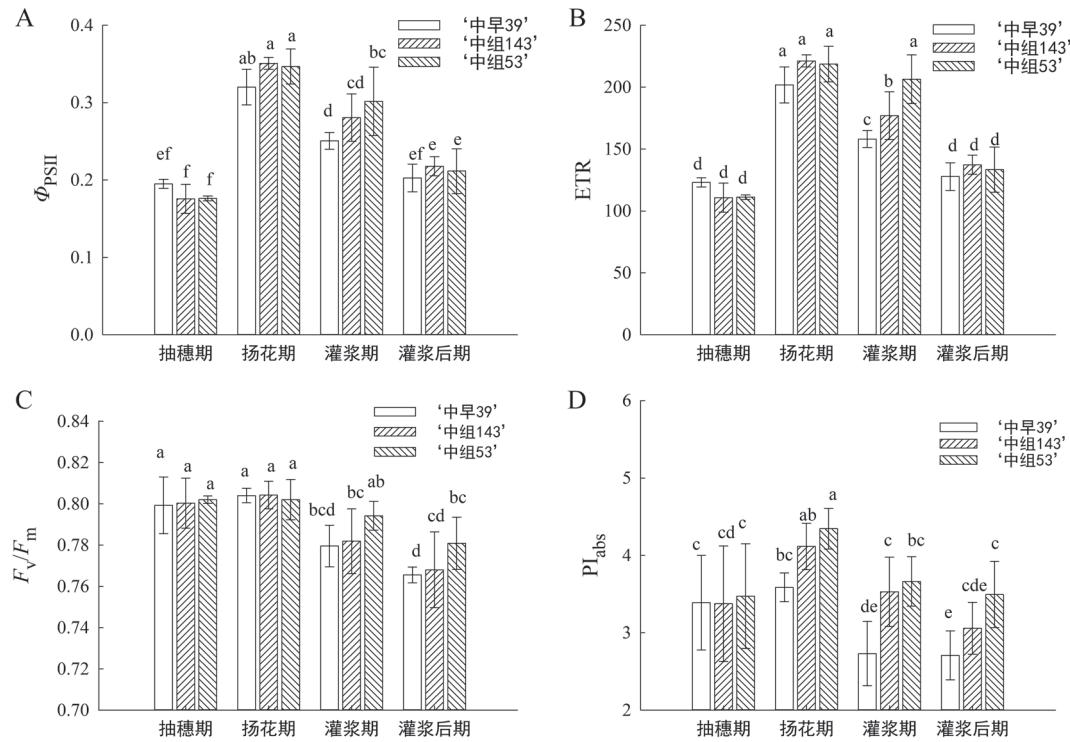
2.3 ‘中组143’、‘中组53’和‘中早39’叶片叶绿素含量和Rubisco活性的比较

从抽穗期到灌浆后期, 3个水稻品种剑叶总叶

绿素含量和Rubisco活性均呈现先升高后下降趋势(图5)。叶绿素含量以灌浆期最高, 灌浆期与扬花期含量均显著高于抽穗期和灌浆后期; 灌浆期时, 仅‘中组53’叶绿素含量显著高于扬花期含量; 同一时期, 3个品种间叶绿素含量差异不显著。‘中早39’扬花期和灌浆期Rubisco活性显著高于抽穗期和灌浆后期, 灌浆后期显著低于抽穗期; ‘中组143’和‘中组53’四个时期Rubisco活性差异显著, 其中灌浆期>灌浆后期>扬花期>抽穗期。抽穗期, 三个品种间Rubisco活性无显著差异; 扬花期到灌浆后期, 均以‘中组53’Rubisco活性最高, ‘中早39’最低, 三个品种间差异显著。

2.4 ‘中组143’、‘中组53’和‘中早39’植株生物量和单株产量的比较

如表1所示, 灌浆后期, 以‘中组53’植株总生物量最大, 分别比‘中早39’、‘中组143’高8.0%、3.7%, 但三者间差异不显著。‘中组53’地上部分占比显

图2 三个水稻品种剑叶 Φ_{PSII} (A)、ETR (B)、 F_v/F_m (C)和 PI_{abs} (D)的比较Fig. 2 Comparison of Φ_{PSII} (A), ETR (B), F_v/F_m (C) and PI_{abs} (D) in flag leaves of three rice varieties

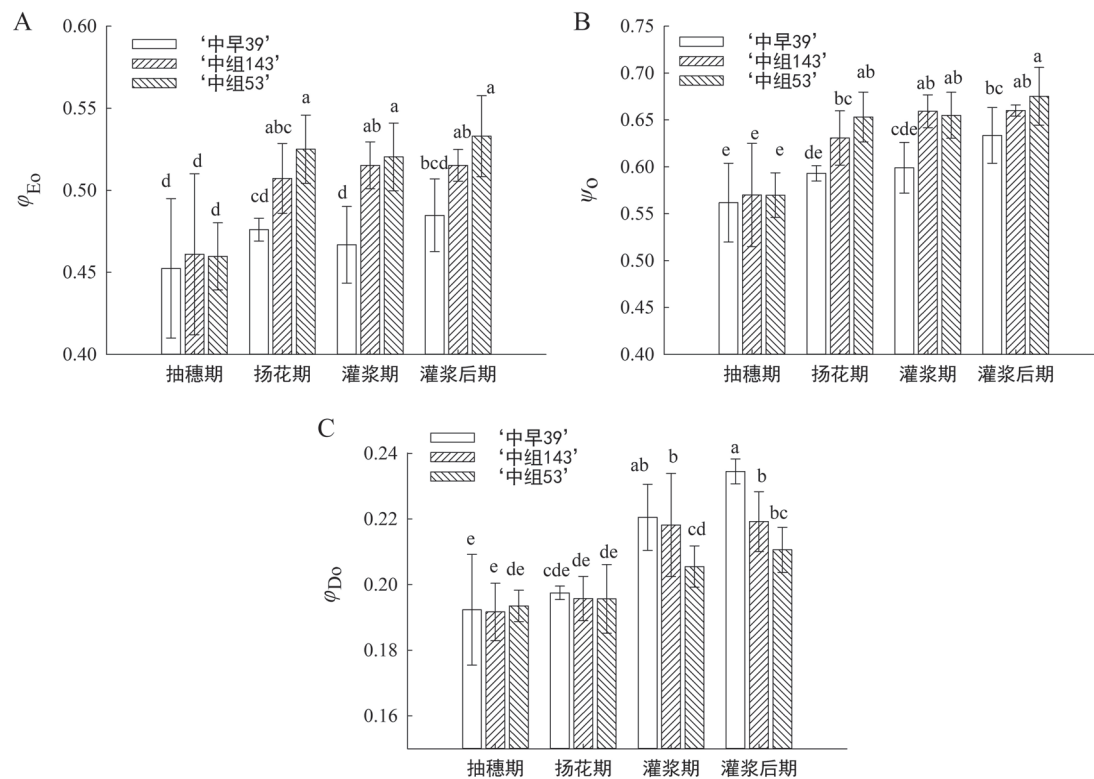
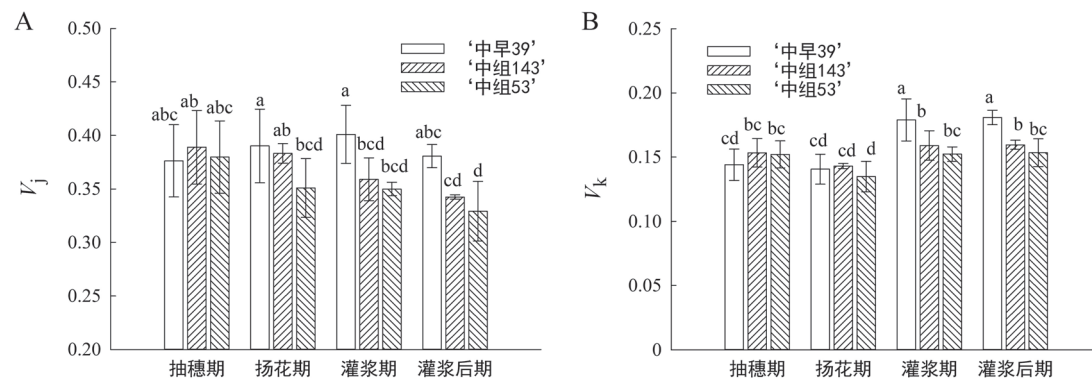
著高于‘中早39’,而地下部占比显著低于‘中早39’。成熟期,‘中组53’平均穗长、单株穗重和千粒重最高,而单穗总粒数最低,与‘中早39’差异均显著,仅穗长和单株穗重与‘中组143’差异显著。‘中组143’和‘中早39’各产量指标间无显著差异。

3 讨论

水稻籽粒中2/3以上的干物质来自于开花后植株的光合作用(马文波等2003),结实期叶片的净光合能力是影响水稻产量的关键因子之一(Jones等1996)。魏晓东等(2022)的研究表明,高产粳稻品种‘南粳晶谷’开花7 d后叶片 P_n 高于其父母本。超级杂交稻‘两优培九’在正常生长和衰老过程中, P_n 高于‘籼稻9311’和‘汕优63’(吕川根等2017)。本研究,‘中组53’和‘中组143’扬花期、灌浆期和灌浆后期剑叶 P_n 均显著高于母本‘中早39’,从而保障了两个品种在结实期能够积累足够多的光合产物,为高产提供充足的物质基础(冯尚宗等2019)。

‘中组53’和‘中组143’剑叶总叶绿素含量与‘中早39’差异不显著,但扬花期、灌浆期和灌浆后期 P_n 显著高于‘中早39’,这可能与叶片光合机构性能有关(魏晓东等2022)。

叶绿素荧光与光合作用有着非常密切的关系,通过叶绿素荧光可诊断光合结构的运转状况。荧光仪可无损地测定植物光合作用能量吸收、传递、耗散和分配(温国胜等2006;尤鑫和龚吉蕊2012),间接反映光合作用的过程(周玉霞等2019)。与‘中早39’相比,‘中组53’和‘中组143’剑叶扬花期到灌浆后期具有相对较高的 Φ_{PSII} 和ETR,灌浆期和灌浆后期的 F_v/F_m 也相对较高。较高的 F_v/F_m 能高效将捕获的光能用于光化学反应,从而使其具备更强的光合潜力,增加光合产物积累(庄文锋等2014)。 ϕ_{E_0} 反映了反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额, ψ_0 反映了能量从 Q_A 向 Q_B 下游传递的效率, ϕ_{D_0} 是用于热耗散的量子比率,‘中组53’和‘中组143’剑叶扬花期到灌浆后期均具有较高的 ϕ_{E_0} 、 ψ_0 和较低的 ϕ_{D_0} ,表明两者比‘中早39’具有较高的PSII电子传递链活性,且PSII反应中心光能转化效率高。 V_k

图3 三个水稻品种剑叶 ϕ_{Eo} (A)、 ψ_o (B)和 ϕ_{Do} (C)的比较Fig. 3 Comparison of ϕ_{Eo} (A), ψ_o (B) and ϕ_{Do} (C) in flag leaves of three rice varieties图4 三个水稻品种剑叶 V_j (A)和 V_k (B)的比较Fig. 4 Comparison of V_j (A) and V_k (B) in flag leaves of three rice varieties

可以反映放氧复合体被破坏的程度(Strasser 1997; Wen等2005), V_j 体现了2 ms时PSII有活性的反应中心 Q_A 被还原的程度, 反映受体侧电子传递活性(李鹏民等2005)。 ϕ_{Eo} 和 ϕ_{Do} 剑叶灌浆期到灌浆后期均具有较低的 V_j 和 V_k 值, 说明PSII供体侧

和受体侧在结实期维持较高的活性。高产水稻剑叶PSII光化学效率、电子传递速率以及PSII供体侧和受体侧性能较高, 所以 PI_{abs} 较高。

Rubisco是光合作用中的关键酶, 其活性大小直接影响着光合速率。高产‘南粳5718’在关键灌

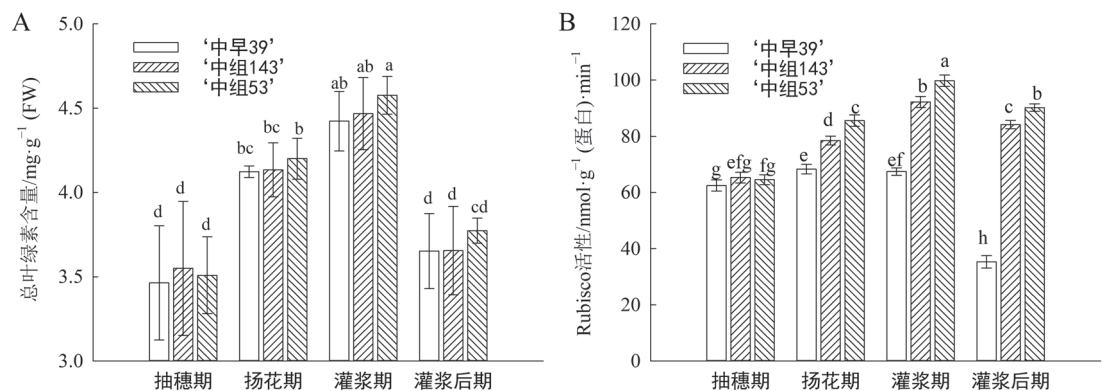


图5 三个水稻品种剑叶叶绿素含量(A)和Rubisco活性(B)的比较

Fig. 5 Comparison of chlorophyll content (A) and Rubisco activity (B) in flag leaves of three rice varieties

表1 灌浆后期3个水稻品种植株总生物量和成熟期单株产量性状的比较

Table 1 Comparison of total plant biomass in late grain-filling stage and yield characters per plant at maturity stage of three rice varieties

品种	地上部占比/%	地下部占比/%	总生物量鲜重/g	穗长/cm	单株穗重/g	单穗总粒数	千粒重/g
‘中早39’	82.80±2.17 ^b	17.20±2.17 ^a	141.70±6.98 ^a	22.37±0.56 ^b	10.12±0.56 ^b	198.4±4.0 ^a	21.45±1.37 ^b
‘中组143’	83.25±2.27 ^{ab}	16.75±2.27 ^{ab}	147.63±11.45 ^a	22.27±0.62 ^b	10.68±1.26 ^b	191.7±10.5 ^{ab}	23.84±1.41 ^{ab}
‘中组53’	86.29±1.15 ^a	13.71±1.15 ^b	153.07±7.27 ^a	23.15±0.70 ^a	12.75±1.55 ^a	170.8±15.3 ^b	24.67±1.49 ^a

同列不同小写字母表示在 $P<0.05$ 水平有统计学差异。

浆生长期Rubisco活性显著高于其父母本及‘淮稻5号’(魏晓东等2022); 我国两系杂交水稻第一大主栽品种‘两优培九’的剑叶Rubisco活性也高于父母本和‘汕优63’(吕川根等2017)。本研究中, 扬花期到灌浆后期, ‘中组53’和‘中组143’剑叶Rubisco活性均显著高于其亲本‘中早39’, 表明二者的光合同化能力较亲本强。

水稻产量的形成是各种农艺性状综合作用的结果, 包括生育期、株高、有效穗、穗长、穗粒数、结实率和千粒质量等(孙永健等2014), 而不同水稻品种, 各农艺性状在产量形成中所起的作用及决定程度各不相同(李树杏等2019; 陈飘等2019)。本研究中, ‘中组53’和‘中组143’单株穗重和千粒重高于‘中早39’, 而单穗总粒数较低, 表明两者千粒重的增加可能是其产量提高的原因之一。

综上所述, ‘中组53’和‘中组143’剑叶较高的PSII活性和Rubisco活性, 导致其净光合速率高, 从而为高产提供充足的同化物。

参考文献(References)

Cao SQ, Zhai HQ, Niu ZY, et al (2000). Studies on flag leaf photosynthetic characteristics for rice varieties with different yield potentials. J Nanjing Agric Univ, 23 (3): 1–4 (in Chinese with English abstract) [曹树青, 翟虎渠, 钮中一等(2000). 不同产量潜力水稻品种的剑叶光合特性研究. 南京农业大学学报, 23 (3): 1–4]

Chen BS, Zhang YH, Li X, et al (2002). Photosynthetic characteristic and assimilate distribution in super hybrid rice Liangyoupeijiu at late growth stage. Acta Agron Sin, 28 (6): 777–782 (in Chinese with English abstract) [陈炳松, 张云华, 李霞等(2002). 超级杂交稻两优培九生育后期的光合特性和同化产物的分配. 作物学报, 28 (6): 777–782]

Chen P, Li JW, Huang BX, et al (2019). Rice yield in typical areas of Guangxi: components analysis. J Agric, 10 (2): 1–6 (in Chinese with English abstract) [陈飘, 李家文, 黄彬香等(2019). 广西典型地区水稻产量形成要素分析. 农学学报, 10 (2): 1–6]

Feng SZ, Li CY, Wang XJ, et al (2019). Study on photosynthetic rate and accumulation of sucrose and starch in ‘Lindao 16’ and ‘Lindao 10’. Plant Physiol J, 55 (3):

- 359–366 (in Chinese with English abstract) [冯尚宗, 李重阳, 王新娟等(2019). ‘临稻16’和‘临稻10’光合速率以及蔗糖、淀粉积累的比较研究. 植物生理学报, 55 (3): 359–366]
- Ji ZJ, Zeng YX, Liang Y, et al (2017). Research on high yield breeding of super early indica rice “Zhongzao 39”. *China Biotech*, 37 (12): 21–26 (in Chinese with English abstract) [季芝娟, 曾宇翔, 梁燕等(2017). 超级早籼稻“中早39”的高产育种研究. 中国生物工程杂志, 37 (12): 21–26]
- Jones RJ, Schreiber BMN, Roessler JA (1996). Kennel sink capacity in maize: genotypic and material regulation. *Crop Sci*, 36: 301–306
- Li PM, Gao HY, Strasser RJ (2005). Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *J Plant Physiol Mol Biol*, 31 (6): 559–566 (in Chinese with English abstract) [李鹏民, 高辉远, Reto J. Strasser (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学学报, 31 (6): 559–566]
- Li SX, Xu Y, Hao DF, et al (2019). Correlation and path analysis of main agronomic traits and yield of hybrid rice ‘Chengyou 489’. *Tianjin Agric Sci*, 25 (7): 83–86 (in Chinese with English abstract) [李树杏, 徐娅, 郝东方等(2019). 杂交水稻‘成优489’主要农艺性状与产量的相关和通径分析. 天津农业科学, 25 (7): 83–86]
- Lü CG, Li X, Chen GX (2017). Photosynthetic characteristics and its physiological basis of super high-yielding hybrid rice Liangyoupeijiu. *Sci Agric Sin*, 50 (21): 4055–4070 (in Chinese with English abstract) [吕川根, 李霞, 陈国祥(2017). 超级杂交稻两优培九高产的光合特性及其生理基础. 中国农业科学, 50 (21): 4055–4070]
- Ma WB, Ma J, Ming DF, et al (2003). Studies on the photosynthetic characteristics of the flag leaf of different panicle weight types of rice. *Acta Agron Sin*, 29 (2): 236–240 (in Chinese with English abstract) [马文波, 马均, 明东风等(2003). 不同穗重型水稻品种剑叶光合特性的研究. 作物学报, 29 (2): 236–240]
- Ou ZY, Peng LC, Lin GZ, et al (2003). Relationship between PSII excitation pressure and content of Rubisco large subunit or small subunit in flag leaf of super high-yielding hybrid rice. *Acta Bot Sin*, 45 (8): 929–935
- Ou ZY, Peng LC, Yang CW, et al (2003). High efficiency photosynthetic characteristic in flag leaves of super high-yielding rice. *J Trop Subtrop Bot*, 11 (1): 1–6 (in Chinese with English abstract) [欧志英, 彭长连, 阳成伟等(2003). 超高产水稻剑叶的高效光合特性. 热带亚热带植物学报, 11 (1): 1–6]
- Strasser BJ (1997). Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transient. *Photosynth Res*, 52: 147–155
- Sun YJ, Ma J, Sun YY, et al (2004). Effects of water and nitrogen management patterns on population quality and yield of hybrid rice Gangyou 527. *Sci Agric Sin*, 47 (10): 2047–2061 (in Chinese with English abstract) [孙永健, 马均, 孙园园等(2014). 水氮管理模式对杂交籼稻冈优527群体质量和产量的影响. 中国农业科学, 47 (10): 2047–2061]
- Wei XD, Zhang YD, Song XM, et al (2022). Photosynthetic and physiological characteristics of high yield japonica rice variety Nanjingjingu. *Chin J Rice Sci*, 36 (6): 611–622 (in Chinese with English abstract) [魏晓东, 张亚东, 宋雪梅等(2022). 高产粳稻品种南粳晶谷的光合生理特性研究. 中国水稻科学, 36 (6): 611–622]
- Wen GS, Tian HT, Zhang MR, et al (2006). Application of chlorophyll fluorescence analysis in forest tree cultivation. *Chin J Appl Ecol*, 17 (10): 1973–1977 (in Chinese with English abstract) [温国胜, 田海涛, 张明如等(2006). 叶绿素荧光分析技术在林木培育中的应用技术. 应用生态学报, 17 (10): 1973–1977]
- Wen XG, Qiu NW, Lu QT, et al (2005). Enhanced thermotolerance of photosystem II in salt-adapted plants of the halophyte *Artemisia anethifolia*. *Planta*, 220: 486–497
- Xu Q, Ma XP, Lv TB, et al (2020). Effects of water stress on fluorescence parameters and photosynthetic characteristics of drip irrigation in rice. *Water*, 12 (1): 289–297
- You X, Gong JR (2012). Significance and application of chlorophyll fluorescence dynamics process parameters. *J West China For Sci*, 41 (5): 90–94 (in Chinese with English abstract) [尤鑫, 龚吉蕊(2012). 叶绿素荧光动力学参数的意义及实例辨析. 西北林业科学, 41 (5): 90–94]
- Zhang YH, Wang RF, Chen BS, et al (2003). Light energy conversion efficiency and assimilate distribution of indica-japonica subspecies hybrid rice Liangyoupeijiu at late stage. *J Anhui Agric Univ*, 30 (3): 269–272 (in Chinese with English abstract) [张云华, 王荣富, 陈炳松等(2003). 超级稻两优培九生育后期的光能利用和同化产物分配. 安徽农业大学学报, 30 (3): 269–272]
- Zhao LM, Li M, Zheng DF, et al (2014). Analysis of the factors and their effect on the photosynthesis of rice. *Northern Rice*, 44 (5): 66–71 (in Chinese with English abstract) [赵黎明, 李明, 郑殿峰等(2014). 水稻光合作用研究进展及其影响因素分析. 北方水稻, 44 (5): 66–71]
- Zhao SJ, Shi GA, Dong XC (2002). *Techniques of Plant Physiological Experiment*. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 55–57 (in Chinese) [赵世杰, 史国安, 董新纯(2002). 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社, 55–57]
- Zhou YX, Ju TZ, Wang YD, et al (2019). Diurnal variation of chlorophyll fluorescence parameters of three xerophytes.

- J Arid Land Res Environ, 33 (5): 164–170 (in Chinese with English abstract) [周玉霞, 巨天珍, 王引弟等(2019). 3种旱生植物的叶绿素荧光参数日变化研究. 干旱区资源与环境, 33 (5): 164–170]
- Zhu QD, Nie J, Liao YL, et al (2022). Effect of pulverized milk vetch on yield, dry matter accumulation and photosynthetic characteristics of early rice. China Soils Fert, (6): 158–166 (in Chinese with English abstract) [朱启东, 聂军, 廖育林等(2022). 翻压紫云英对早稻产量、干物质积累及光合特性的影响. 中国土壤与肥料, (6): 158–166]
- Zhuang WF, Yang WY, Yang M, et al (2014). Study on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of flag leaf of rice with different panicle type. Chin Agric Sci Bull, 30 (9): 35–42 (in Chinese with English abstract) [庄文锋, 杨文月, 杨猛等(2014). 不同穗型水稻剑叶光合特性及叶绿素荧光参数的研究. 中国农学通报, 30 (9): 35–42]