

中国北方杂草稻光合与水分生理特性*

高 齐 马殿荣** 孔德秀 王文嘉 佟 卉 赵明辉 徐正进 陈温福

(沈阳农业大学水稻研究所/农业部东北水稻生物学与遗传育种重点实验室/北方超级粳稻育种教育部重点实验室, 沈阳 110866)

摘 要 杂草稻是一类重要的稻属种质资源,具有耐寒、耐旱、耐瘠薄等优良特性. 本文以 88 份中国北方杂草稻资源和 4 份栽培稻为材料,研究了中国北方杂草稻的光合速率、蒸腾速率、气孔导度等光合与水分生理特性及其相互关系. 结果表明: 北方杂草稻资源的光合和水分生理特性存在较大差异,具有丰富的多样性. 杂草稻的光合速率变化范围在 $12.47 \sim 28.67 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 瞬时水分利用效率的变化范围在 $1.39 \sim 3.40 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$. 光合参数中,胞间 CO_2 浓度的变异系数最小,气孔导度的变异系数最大. 光合速率与蒸腾速率、气孔导度呈极显著的二次曲线关系,光合速率与胞间 CO_2 浓度呈显著的直线关系,瞬时水分利用效率与蒸腾速率、气孔导度呈极显著的二次曲线关系. 可用杂草稻材料的优越性能对栽培稻进行品种改良.

关键词 杂草稻 光合速率 蒸腾速率 水分利用效率

文章编号 1001-9332(2013)11-3131-06 **中图分类号** S511 **文献标识码** A

Photosynthetic and water physiological characteristics of weedy rice in northern China. GAO Qi, MA Dian-rong, KONG De-xiu, WANG Wen-jia, TONG Hui, ZHAO Ming-hui, XU Zheng-jin, CHEN Wen-fu (*Rice Research Institute/Key Laboratory of Northeast Rice Biology and Breeding, Ministry of Agriculture/Key Laboratory of Northern Japonica Super Rice Breeding, Ministry of Education, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2013, 24 (11): 3131-3136.

Abstract: Weedy rice is an important germplasm source of rice, which has the characteristics of cold-, drought-, and barren tolerance. Taking 88 accessions of weedy rice and 4 varieties of cultivated rice in northern China as test materials, this paper studied the photosynthetic characteristics (photosynthetic rate, transpiration rate, and stomatal conductance), water physiological characteristics, and their interrelationships of weedy rice in northern China. There existed greater differences in the photosynthetic and water physiological characteristics among the weedy rice accessions, possessing abundant diversity. The photosynthetic rate of the accessions was from $12.47 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ to $28.67 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, and the instantaneous water use efficiency was from $1.39 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ to $3.40 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$. Among the photosynthetic parameters, intercellular CO_2 concentration had the smallest variable coefficient, while stomatal conductance had the largest one. The photosynthetic rate had significant conic relationships with transpiration rate and stomatal conductance, and had a linear relationship with intercellular CO_2 concentration. The significant conic relationships also existed between the instantaneous water use efficiency and the transpiration rate and stomatal conductance. The excellent features of weedy rice could be used to improve the cultivated rice varieties.

Key words: weedy rice; photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency.

杂草稻是指在稻田间或周边耕地里作为杂草类

型而伴随栽培稻生长的水稻植株^[1],又被称作杂草型稻或杂草种系,多表现与野生稻相似的特性^[2]. 一般认为杂草稻种子休眠期长、落粒性强且能自生^[3]. Sun 等^[4]研究发现,中国北方杂草稻并不具备休眠的特征,在其基因组塑造的过程中伴随与当地

* 国家自然科学基金项目(31271687)、公益性行业(农业)科研专项(201203026)、辽宁“百千万人才工程”培养项目(2012921028)和沈阳农业大学“天柱山英才”支持计划项目资助.

** 通讯作者. E-mail: madianrong@163.com

2013-03-13 收稿,2013-08-21 接受.

栽培稻的不断异交,通过自然选择保留了与驯化相关的性状与基因,用以弥补由于休眠的丧失而丢失的适合度.杂草稻一般株高较高,分蘖力强,生长繁茂,根系发达,通过与栽培稻争夺光照、水分和养分从而对稻谷产量和品质产生不利影响.宋冬明等^[5]研究结果表明,杂草稻甚至可导致水稻产量损失50%以上.

由于长期处于半野生的状态中,经过自然选择,杂草稻具有对环境极强的适应性,存在着不少特异性状,如抗病、耐寒、耐旱、耐盐碱等.其遗传变异类型丰富,抗逆性较强,在水稻品种改良特别是抗性育种上是优良的稻种资源^[6].余柳青等^[7]、赵娜等^[8]研究表明,杂草稻可耐0.5%的盐胁迫且筛选出了耐盐性较强的杂草稻材料.陈惠哲等^[9]、赵培培等^[10]、高男等^[11]对杂草稻种子的耐冻性和低温发芽特性进行了研究,发现某些杂草稻种子具有较强的抗冻特性和耐低温发芽特性.高男等^[12]、苗微等^[13]、王国骄等^[14]对中国北方杂草稻资源进行了苗期耐冷性鉴定,发现部分杂草稻资源耐冷性较强,并对其耐冷机制做了进一步的研究.丁国华等^[15]对不同地区的杂草稻进行了耐旱性评价,发现部分杂草稻资源在苗期具有较强的耐旱性.杂草稻与栽培稻有着较密切的亲缘关系^[16],可以作为向栽培稻输送优良基因的桥梁.唐亮等^[17]认为,通过杂草稻与粳稻杂交可以利用杂种优势获得优良的品种.目前,

对杂草稻的研究多集中在生长发育^[5,18]、根系形态特征^[19]以及群体微生态环境^[4]等方面,而对杂草稻光合生理特性的研究还未见报道.本研究以中国北方杂草稻为材料,对其光合和水分生理特性进行了初步研究,以期为更好地利用杂草稻资源提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料和试验设计

试验材料为沈阳农业大学水稻研究所杂草稻资源圃收集保存的88份杂草稻资源(表1)和4份栽培稻材料.

试验于2012年在沈阳农业大学水稻研究所校内试验田进行.参照栽培稻进行大棚旱育苗,4月12日浸种,4月18日播种,5月20日移栽,每穴插植1苗,行株距30 cm×16.6 cm,每份材料插植2行,行长2 m.试验地土质为壤土,地势平坦,肥力中等,井水灌溉.肥料用量:氮肥为尿素,基肥14.99 g·m⁻²,返青肥7.5 g·m⁻²,分蘖肥7.5 g·m⁻²,穗肥6 g·m⁻²;磷、钾肥作底肥一次性施入,施磷酸二铵14.99 g·m⁻²、氯化钾11.25 g·m⁻².田间管理同当地大田生产.

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶片光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间CO₂浓度 用美国Li-COR公司生产的Li-6400型便

表1 供试杂草稻与栽培稻材料

Table 1 Tested weedy and cultivated rice materials

编号 No.	材料 Material	编号 No.	材料 Material	编号 No.	材料 Material	编号 No.	材料 Material
1	WR03-3	24	WR04-4	47	WR04-33	70	WR07-118
2	WR03-6	25	WR04-6	48	WR04-36	71	WR07-20
3	WR03-7	26	WR04-7	49	WR04-39	72	WR07-25
4	WR03-8	27	WR04-9-1	50	WR04-43-1	73	WR07-47
5	WR03-9	28	WR04-10	51	WR04-44-2	74	WR07-49
6	WR03-11	29	WR04-11	52	WR04-46	75	WR07-123
7	WR03-12	30	WR04-12	53	WR04-49	76	WR07-124
8	WR03-13-1	31	WR04-13	54	WR04-50	77	WR07-125
9	WR03-14	32	WR04-14	55	WR04-50-2	78	WR07-128
10	WR03-15	33	WR04-15	56	WR05-2	79	WR07-132
11	WR03-16	34	WR04-16	57	WR05-7	80	WR07-133
12	WR03-17-2	35	WR04-18	58	WR05-11	81	WR07-134
13	WR03-20-1	36	WR04-19	59	WR05-12	82	WR07-135
14	WR03-22	37	WR04-24	60	WR05-13	83	WR07-136
15	WR03-22-2	38	WR04-26	61	WR05-14	84	WR07-137
16	WR03-24	39	WR04-27	62	WR05-17	85	WR07-139
17	WR03-25	40	WR04-28	63	WR05-19	86	WR07-153
18	WR03-26	41	WR04-29	64	WR05-19-1	87	WR07-165
19	WR03-30-2	42	WR04-30	65	WR05-21	88	WR07-172
20	WR03-30-3	43	WR04-30-2	66	WR05-31	89	辽宁5号 Liaoning 5
21	WR03-32	44	WR04-32	67	WR07-16	90	铁粳7号 Tiejing 7
22	WR04-1	45	WR04-43-2	68	WR07-19	91	千重浪2号 Qianchonglang 2
23	WR04-3	46	WR04-44	69	WR07-72	92	沈农265 Shennong 265

WR:杂草稻 Weedy rice.

携式光合作用测定仪进行测定,测定时设定系统内气流速度为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,采用专用内置红光源,光照强度设定为 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光量子。于齐穗期随机选取同一参试材料长势一致的 3 个植株,对其主茎剑叶进行活体检测。

1.2.2 瞬时水分利用效率 利用 Li-6400 光合仪测得光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)后,计算瞬时水分利用效率(P_n/T_r),每个材料重复测定 3 次。

1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 软件进行数据处理和制图。

2 结果与分析

2.1 不同杂草稻的光合速率、蒸腾速率和瞬时水分利用效率

不同杂草稻和栽培稻的光合速率、蒸腾速率和瞬时水分利用效率表现出较大的差异(图1)。光合

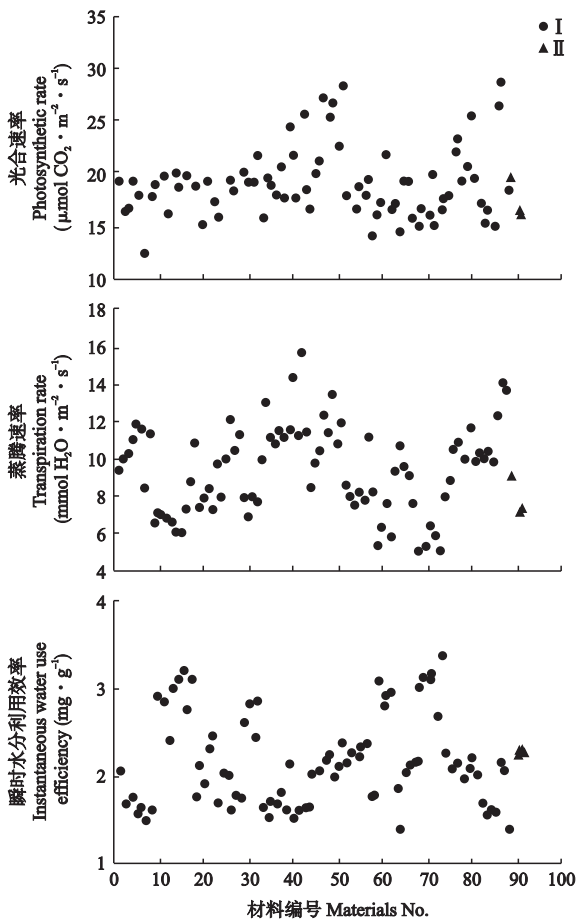


图1 不同杂草稻和栽培稻的光合速率、蒸腾速率和瞬时水分利用效率

Fig. 1 Photosynthetic rate, transpiration rate and instantaneous water use efficiency of different weedy and cultivated rice.

I; 杂草稻 Weedy rice; II; 栽培稻 Cultivated rice. 下同 The same below.

速率变化范围在 $12.47 \sim 28.67 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,其中光合速率最小的是 WR03-14,最大的是 WR07-136,有 22 份杂草稻材料的光合速率大于所调查的栽培稻最大值 $20.23 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,占 25%,杂草稻光合速率的变异系数为 0.17。蒸腾速率最大的是 WR05-2 ($15.65 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),最小的是 WR05-19 ($4.98 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),主要集中在 $6.86 \sim 12.23 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,有 41 份杂草稻的蒸腾速率小于总体的平均值 $9.31 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,占 46.6%,变异系数为 0.25。4 份栽培稻的蒸腾速率分别为 $9.11, 7.49, 7.25, 7.03 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,平均值为 $7.72 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。杂草稻瞬时水分利用效率的变化范围在 $1.39 \sim 3.40 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,变化幅度为 $2.01 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,其中有 28 份杂草稻的瞬时水分利用效率大于栽培稻的最大值 $2.30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,占 31.8%。

2.2 不同杂草稻的气孔导度和胞间 CO₂ 浓度

由图 2 可以看出,不同杂草稻、栽培稻材料间的气孔导度存在较大差异,胞间 CO₂ 浓度差异很小。气孔导度以 WR07-72 最大,为 $3.76 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,WR04-6 最低,只有 $0.38 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,气孔导度的变异系数为 0.60。在杂草稻材料中,胞间 CO₂ 浓度主要集中在 $290.50 \sim 335.33 \mu\text{mol CO}_2 \cdot$

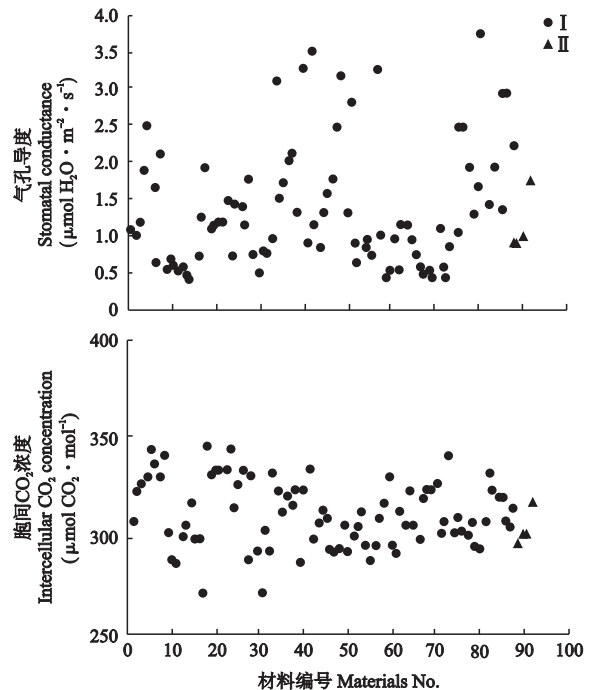


图2 不同杂草稻和栽培稻的气孔导度和胞间 CO₂ 浓度

Fig. 2 Stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration of different weedy and cultivated rice.

mol^{-1} , 占 86.4%, 最小的是 WR04-16 ($271.91 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$), 最大的是 WR07-139 ($346.75 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$). 4 份栽培稻的胞间 CO_2 浓度分别为 300.43、303.00、303.46、320.90 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$, 胞间 CO_2 浓度的变异系数为 0.05.

2.3 杂草稻光合速率与蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和气孔导度的关系

由图 3 可以看出, 光合速率与蒸腾速率呈极显著 ($P < 0.01$) 的二次曲线关系, 与胞间 CO_2 浓度呈显著 ($P < 0.05$) 的直线关系, 光合速率随蒸腾速率的增强而增强, 随胞间 CO_2 浓度的升高而降低, 蒸腾速率和 CO_2 同化速度对光合速率的大小有重要的影响. 光合速率与气孔导度呈极显著 ($P < 0.01$) 的二次曲线关系, 光合速率随着气孔导度的增大而升高, 但超过一定程度后有所下降. 气孔导度在 $2.86 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 光合速率最大. 综上分析可知, 中国北方杂草稻光合速率较高的原因可能是

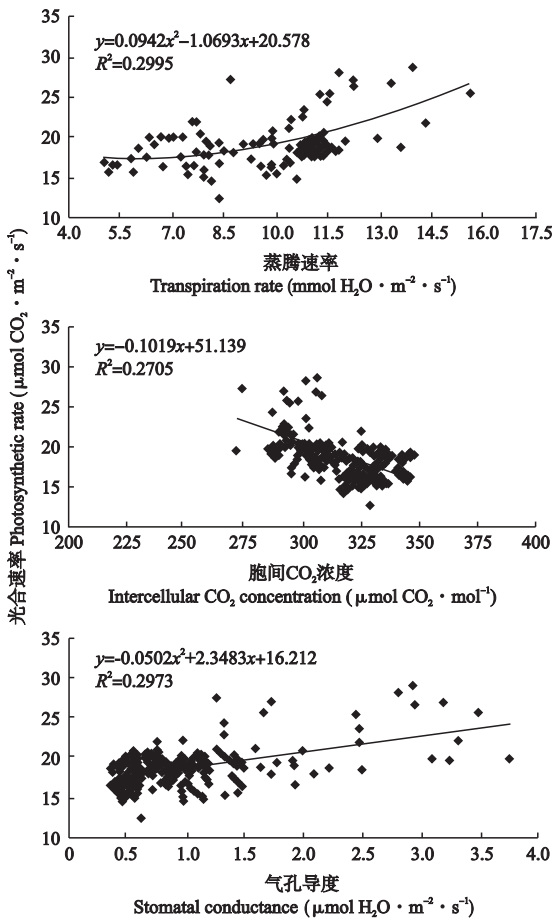


图 3 杂草稻光合速率与蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和气孔导度的关系

Fig. 3 Relationships of photosynthetic rate with transpiration rate, intercellular CO_2 concentration and stomatal conductance of weedy rice.

CO_2 同化速度快, 而气孔导度相对较小可能成为限制其光合的主要因素. 保持较高的气孔导度、蒸腾速率和 CO_2 同化能力, 是获得较高光合速率的有效途径.

2.4 杂草稻瞬时水分利用效率与光合速率、蒸腾速率和气孔导度的关系

通过图 4 可以看出, 瞬时水分利用效率与蒸腾速率、光合速率和气孔导度呈极显著 ($P < 0.01$) 的二次曲线关系, 瞬时水分利用效率随着蒸腾速率、气孔导度的增大而减小, 蒸腾速率在 $13.66 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 气孔导度在 $2.40 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 瞬时水分利用效率最小. 而随着光合速率的增大, 瞬时水分利用效率逐渐增大, 光合速率在 $28.20 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 瞬时水分利用效率最大. 可见, 瞬时水分利用效率与蒸腾速率、气孔导度、光合速率有着密切的关系, 通过较完善的气孔调节降低蒸腾速率, 减少水分消耗, 保持光合系统的高效运作, 有利于提高水稻的瞬时水分利用效率.

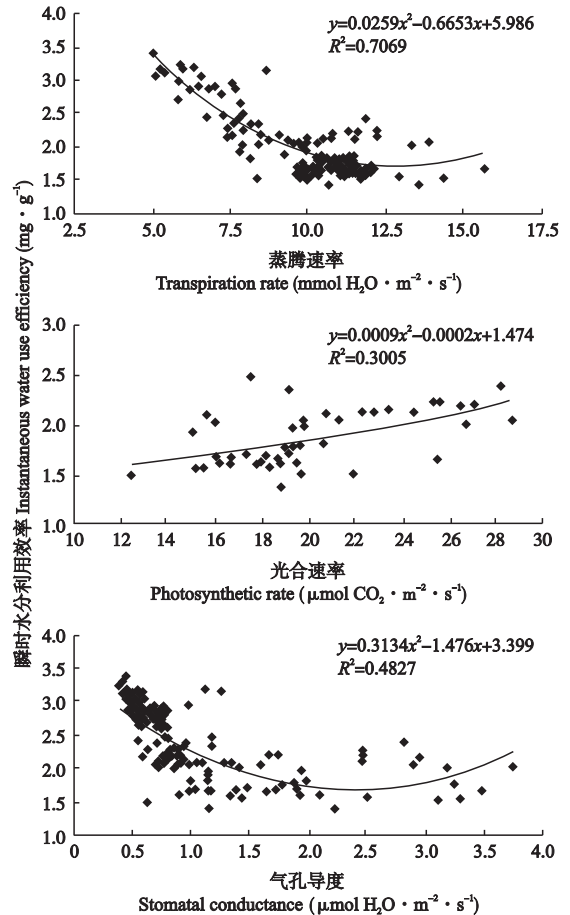


图 4 杂草稻瞬时水分利用效率与蒸腾速率、光合速率和气孔导度的关系

Fig. 4 Relationships of instantaneous water use efficiency with transpiration rate, photosynthetic rate and stomatal conductance of weedy rice.

3 讨 论

杂草稻在解剖学特性、形态学特性、生理特性等方面具有丰富的变异类型^[20],并具有丰富的遗传多样性^[21-22]. 本研究发现,中国北方杂草稻生育后期光合生理特性存在较大差异,气孔导度的变化幅度最大,而胞间 CO₂浓度变异最小. 不同杂草稻资源的光合速率存在显著差异,在研究的 88 份杂草稻材料中,有 22 份材料的光合速率大于栽培稻的最大值,最大达 28.67 μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹. 前人对水稻生育后期的光合特性进行了广泛研究,一致认为不同品种间光合速率差异很大,认为光合速率是决定水稻产量的一个重要因素^[23-24]. 研究表明,可以通过提高单叶光合速率来提高光能转化率,从而提高水稻产量^[25].

韩勇等^[26]对辽宁省水稻灌浆期光合特性的研究发现,水稻叶片光合速率与气孔导度呈显著的二次曲线关系,与胞间 CO₂浓度呈极显著的直线关系;在一定范围内光合速率随着气孔导度的增大而增加,但超过一定程度后,光合速率会降低,光合速率与胞间 CO₂浓度呈显著负相关. 引起植物叶片光合速率降低的植物自身因素,主要有气孔部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类,后者包括叶肉细胞羧化效率在内的一系列生理生化过程综合作用^[27]. 气孔导度是气孔阻力的倒数,是衡量气孔开张程度的一个指标,一般来说,气孔导度越大,蒸腾速率越快,光合速率随着气孔导度的增加而增加;早稻的蒸腾速率与气孔导度呈极显著正相关,但晚稻的蒸腾速率与气孔导度无显著相关性^[24,28]. 随着胞间 CO₂浓度的提高,1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)成为光合速率的限制因素,光合速率不再随着气孔导度的增加而增加,只有同时具备高胞间 CO₂浓度和高 Rubisco 活化酶活力才能达到很高的光合速率^[26,29]. 本研究发现,杂草稻的气孔导度在 2.5~3.1 mol H₂O · m⁻² · s⁻¹ 范围内可获得较高的光合速率. 通过对气孔的调节,提高 CO₂同化速率是获得较高光合速率的有效途径.

本研究发现,杂草稻在齐穗期的瞬时水分利用效率与蒸腾速率、气孔导度呈极显著的二次线性关系,随着蒸腾速率、气孔导度的增大而减小,但超过一定程度后趋于稳定. 植物水分利用效率不仅受外界因素的影响,也与自身的遗传基础和一系列生理生化特性密切相关,同时又受两者互作的影响^[30]. 研究植物水分利用效率(WUE)的影响因素对于发

展节水农业有重要的理论和实践意义. 气孔是进行气体交换的主要窗口,控制着叶片与大气之间的 CO₂及水蒸气的扩散传导,因此气孔的结构特征及其行为对瞬时水分利用效率有较大的影响. 气孔导度的变化对杂草稻光合作用和蒸腾作用的影响程度不同,水分散失对气孔开度的依赖大于光合对气孔的依赖,气孔关闭对蒸腾的影响大于对光合的影响. 来自于气孔的阻力在总的水分输送阻力中所占比例要比其在总的 CO₂输送阻力中所占比例高很多^[30],这就意味着如果气孔阻力增加,那么水分输送阻力增加的比例比 CO₂输送阻力增加的比例大,蒸腾作用减弱的程度比光合作用减弱的程度大,即气孔阻力的增加提高了叶片水平的瞬时水分利用效率. 在保持光合系统高效运作的情况下,通过较完善的气孔调节降低蒸腾速率,减少水分消耗,有利于提高杂草稻资源的瞬时水分利用效率. 本研究筛选出的 WR04-1、WR07-136 等高光合速率杂草稻资源是否可作为优良的种质资源应用到高光效育种中,筛选出的 WR05-19、WR04-6 等水分利用效率高的杂草稻资源是否可用于栽培稻耐旱改良,尚需深入研究.

参考文献

- [1] Tang L-H (汤凌华), Morishima H. Genetics characteristics and origin of weedy rice// Wang X-K (王象坤), Zhang J-Z (张居中), eds. A Collection Paper on Origin and Dissemination of Cultivated Rice in China. Beijing: China Agricultural University Press, 1966: 211-218 (in Chinese)
- [2] Suh HS, Sato YI, Morishima H. Genetic characterization of weedy rice (*Oryza sativa* L.) based on morphophysiology, isozymes and RAPD makers. *Theoretical and Applied Genetics*, 1997, **94**: 316-321
- [3] Federici MT, Vaughan D, Tomooka N, et al. Analysis of Uruguayan weedy rice genetic diversity using AFLP molecular markers. *Electronic Journal of Biotechnology*, 2001, **4**: 130-145
- [4] Sun J, Qian Q, Ma DR, et al. Introgression and selection shaping the genome and adaptive loci of weedy rice in northern China. *New Phytologist*, 2013, **197**: 290-299
- [5] Song D-M (宋冬明), Ma D-R (马殿荣), Yang Q (杨庆), et al. Effects of weedy rice on yield and quality and micro-ecological environment in cultivated japonica rice population. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2009, **35**(5): 914-920 (in Chinese)
- [6] Xu C (许 聪), Wu W-C (吴万春). A study on taxonomic position and utilization of weedy rice. *Natural Science Journal of Hainan University* (海南大学学报·自然科学版), 1996, **14**(2): 146-151 (in Chinese)
- [7] Yu L-Q (余柳青), Mortimer AM, Xuan S-N (玄松

- 南), *et al.* Stress-resistance of weedy rice Luolijing (*Oryza sativa*). *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(4): 717–720 (in Chinese)
- [8] Zhao N (赵娜), Ma D-R (马殿荣), Chen W-F (陈温福). Primary evaluation of the salt tolerance of north weedy rice in the germination period. *Chinese Rice* (中国稻米), 2007(2): 20–24 (in Chinese)
- [9] Chen H-Z (陈惠哲), Xuan S-N (玄松南), Wang W-X (王渭霞), *et al.* Freezing tolerance and germination ability at low temperature of Dandong weedy rice. *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 2004, **18**(2): 109–112 (in Chinese)
- [10] Zhao P-P (赵培培), Ma D-R (马殿荣), Chen W-F (陈温福), *et al.* Primary study on freezing resistance of seeds of north weedy rice. *North Rice* (北方水稻), 2008, **38**(3): 28–31 (in Chinese)
- [11] Gao N (高男), Ma D-R (马殿荣), Chen W-F (陈温福), *et al.* Primary study on resistance low-temperature germinability of north weedy rice. *Chinese Rice* (中国稻米), 2007(3): 5–7 (in Chinese)
- [12] Gao N (高男). Study on Cold Tolerance of Weedy Rice in Paddy Fields of Northeast. Master Thesis. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2007 (in Chinese)
- [13] Miao W (苗微), Wang G-J (王国骄), Ma D-R (马殿荣), *et al.* Physiological responses of weedy rice to cold stress at seedling stage in Liaoning Province, China. *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 2011, **25**(6): 639–644 (in Chinese)
- [14] Wang GJ, Miao W, Wang JY, *et al.* Effects of exogenous abscisic acid on antioxidant system in weedy and cultivated rice with different chilling sensitivity under chilling stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2013, **199**: 200–208
- [15] Ding G-H (丁国华), Ma D-R (马殿荣), Ma W (马巍), *et al.* Primary screening and identifying for drought resistance of weedy rice during seeding stage. *North Rice* (北方水稻), 2009, **40**(1): 11–14 (in Chinese)
- [16] Ma D-R (马殿荣), Li M-B (李茂柏), Wang N (王楠), *et al.* Genetic diversity and population differentiation of weedy rice in Liaoning Province of China. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2008, **34**(3): 403–411 (in Chinese)
- [17] Tang L, Ma DR, Xu ZJ, *et al.* Utilization of weedy rice for development of japonica hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Science*, 2011, **180**: 733–740
- [18] Song D-M (宋冬明), Ma D-R (马殿荣), Yang Q (杨庆), *et al.* Effects of weedy rice density on growth characteristics and yield of the rice. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 2008, **39**(3): 270–273 (in Chinese)
- [19] Wu Y-Y (吴云艳), Ma D-R (马殿荣), Li J-Y (李金英), *et al.* Effect of weedy rice on root morphological and physiological characteristics and yield of cultivated rice. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 2010, **25**(5): 150–154 (in Chinese)
- [20] Vaughan KL, Ottis BV, Prazak-Havey AM, *et al.* Is all red rice found in commercial rice really *Oryza sativa*? *Weed Science*, 2001, **49**: 468–476
- [21] Bres-Party C, Bangratz M, Ghesquiére A. Genetic diversity and population dynamics of weedy rice in France. Proceedings of Eurorice 2001 Symposium, Krasnodar, Russia, 2001: 1–10
- [22] Arrieta-Espinoza G, Sanchez E, Vargas S, *et al.* The weedy rice complex in Costa Rica. I. Morphological study of relationships between commercial rice varieties wild *Oryza* relatives and weedy types. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2005, **52**: 575–587
- [23] Zhai HQ, Cao SQ, Wan J, *et al.* Relationship between leaf photosynthetic function at grain filling stage and yield in super high-yielding hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *Science in China Series C: Life Sciences*, 2002, **32**: 211–217
- [24] Wang J-L (王建林), Yu G-R (于贵瑞), Wang B-L (王伯伦), *et al.* Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice to light and CO₂ concentration in Northern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2005, **29**(1): 16–21 (in Chinese)
- [25] Tu Z-P (屠曾平). Studies on the photosynthetic characteristics of rice and breeding for high use efficiency of solar energy. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 1997, **30**(3): 28–35 (in Chinese)
- [26] Han Y (韩勇), Li J-G (李建国), Jiang X-Y (姜秀英). Correlation of photosynthetic characteristics at filling stage with yield and quality of rice in Liaoning Province. *Journal of Jilin Agricultural Sciences* (吉林农业科学), 2012, **37**(1): 4–8 (in Chinese)
- [27] Sun X-C (孙学成), Hu C-X (胡承孝), Tan Q-L (谭启玲), *et al.* Effects of molybdenum on photosynthetic characteristics in winter wheat under low temperature stress. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2006, **32**(9): 1418–1422 (in Chinese)
- [28] Chen J-Z (陈家宙), Chen M-L (陈明亮), He Y-Q (何圆球). Effects of soil water condition and microclimate on transpiration rate of rice. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2001, **12**(1): 63–67 (in Chinese)
- [29] Weng X-Y (翁晓燕), Lu Q (陆庆), Jiang D-A (蒋德安), *et al.* Rubisco activase and its regulation on diurnal changes of photosynthetic rate and the activity of Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco). *Chinese Journal of Rice Science* (中国水稻科学), 2001, **15**(1): 35–40 (in Chinese)
- [30] Zhu L (朱林), Xu X (许兴). Review on influential factors of plant water use efficiency. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2005, **23**(6): 204–209 (in Chinese)

作者简介 高齐,男,1986年生,硕士研究生.主要从事作物栽培生理与水稻种质资源研究. E-mail: gaoqi20113@126.com

责任编辑 张凤丽