中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture

水稻对弱光胁迫的响应及适应机制研究进展

张　银，张运波

Research progress on the response and adaptation mechanism of rice to low-light stress

ZHANG Yin and ZHANG Yunbo

在线阅读 View online: https://doi.org/10.12357/cjea.20240256

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

齐穗后弱光胁迫对杂交籼稻节间非结构性碳水化合物积累转运的影响

Effects of shading stress after heading on the accumulation and remobilization characteristics of non–structural carbohydrates in internodes of indica hybrid rice

中国生态农业学报(中英文). 2022, 30(10): 1610–1619

不同碱敏感水稻品种根系对碱胁迫的生理响应策略

Physiological response strategies of roots of different alkali–tolerant rice varieties to alkali stress

中国生态农业学报(中英文). 2021, 29(7): 1171–1184

盐胁迫下海水稻抗逆生理响应分析

Physiological adversity resistance of sea rice to salinity stress

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(5): 747–756

施磷量对不同耐低磷型水稻品质及淀粉合成酶活性的影响

Effects of phosphorus fertilizer application rate on grain quality and starch synthase activity of different low–phosphorus–tolerant varieties of rice

中国生态农业学报(中英文). 2024, 32(5): 816–826

假单胞菌TCd–1对不同镉耐性水稻品种镉吸收及根际土壤酶活性与镉形态的影响

Effects of *Pseudomonas* TCd–1 inoculation on Cd uptake, rhizosphere soils enzyme activities and Cd bioavailability in rice (*Oryza sativa*) varieties with different Cd tolerance

中国生态农业学报(中英文). 2022, 30(8): 1362–1371

作物–内生微生物响应CO_2浓度升高与干旱胁迫的作用机制研究进展

Mechanism of crop–endophytic microbes interactions in response to elevated CO_2 concentrations and drought stress: a review

中国生态农业学报(中英文). 2024, 32(8): 1331–1340

关注微信公众号，获得更多资讯信息

中国生态农业学报(中英文)　2025 年 1 月　第 33 卷　第 1 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Jan. 2025, 33(1): 40−55

DOI: 10.12357/cjea.20240256
CSTR: 32371.14.cjea.20240256

张银, 张运波. 水稻对弱光胁迫的响应及适应机制研究进展[J]. 中国生态农业学报 (中英文), 2025, 33(1): 40−55
ZHANG Y, ZHANG Y B. Research progress on the response and adaptation mechanism of rice to low-light stress[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2025, 33(1): 40−55

水稻对弱光胁迫的响应及适应机制研究进展*

张　银, 张运波**

(长江大学农学院/农业农村部长江中游作物绿色高效生产重点实验室　荆州　434025)

摘　要: 水稻是我国最重要的粮食作物之一, 光照对其产量和品质形成具有重要影响。随着全球气候恶化, 阴雨寡照天气频发, 随之带来的弱光胁迫已成为影响水稻高产稳产、优质生产的重要限制因素。水稻安全稳定、可持续生产对保障我国粮食安全、满足人们对粮食的需求具有重要意义。因此, 本文对近些年的研究成果进行总结, 综述了弱光胁迫对水稻根茎叶和花器官的形态特征、光合特性、花粉受精、同化物转运和淀粉合成酶的生理特征, 氮代谢、激素调节、光受体调节、抗氧化系统和渗透调节的生化特征, 以及对产量和品质的影响, 重点关注水稻对弱光胁迫的分子响应机制; 并展望未来水稻耐荫性研究的方向和热点, 指出未来要更加深入研究水稻在遗传水平上对弱光胁迫的适应机制以及相关耐荫基因的挖掘。本研究旨在全面了解水稻耐荫分子响应机制, 为选育耐荫品种提供新的思路和策略。

关键词: 水稻; 弱光胁迫; 产量和品质; 形态特征; 生理生化特征; 耐荫基因

中图分类号: S511

Research progress on the response and adaptation mechanism of rice to low-light stress*

ZHANG Yin, ZHANG Yunbo**

(College of Agriculture, Yangtze University / Key Laboratory of Sustainable Crop Production in the Middle Reaches of the Yangtze River of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, Jingzhou 434025, China)

Abstract: Rice is one of the most important food crops in China, and light has an important effect on its yield and quality. With the deterioration of the global climate, the low light stress brought by the frequent rainy weather has become an important limiting factor affecting the high and stable yield and high quality production of rice. The safe, stable and sustainable production of rice is of great significance to ensure food security and meet people's demand for food. Therefore, this paper summarized the research results in recent years, and reviewed the effects of low light stress on rice morphological characteristics such as roots, stems, leaves and flower organs; physiological characteristics such as photosynthetic characteristics, pollen fertilization, assimilate transport and enzyme activities related to starch synthesis; biochemical characteristics such as nitrogen metabolism, hormone regulation, photoreceptor regulation, antioxidant system and osmotic regulation. The molecular response mechanism of rice to low light stress was emphasized, and the future research direction and hotspot of rice shade tolerance were prospected. In terms of morphological characteristics, shade-tolerant rice varieties can maintain higher root absorption area and α-naphthalamine oxidation capacity under low light stress, increase the content of non-structural carbohydrates and structural carbohydrates in stems, increase stomatal density and photosynthetic

---

[*] 国家自然科学基金项目 (32172108) 和湖北省现代农业产业技术体系 (2023HBSTX4-01) 资助

[**] 通信作者: 张运波, 主要研究方向为作物高产栽培与资源高效利用。E-mail: yzhang@yangtzeu.edu.cn
张银, 主要研究方向为水稻栽培生理。E-mail: 2268299239@qq.com

收稿日期: 2024-05-13　接受日期: 2024-08-20

[*] This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (32172108), and Modern Agricultural Industry Technology System in Hubei (2023HBSTX4-01).

[**] Corresponding author, E-mail: yzhang@yangtzeu.edu.cn

Received May 13, 2024; accepted Aug. 20, 2024

membrane area in leaf, and reduce stomata, so as to improve photosynthesis. In terms of physiological and biochemical characteristics, the shade avoidance response is regulated by photoreceptors, the content of osmoregulatory substances is increased, and the antioxidant system is activated to remove reactive oxygen species. In terms of molecular response, low light stress can be responded through the expression of shade tolerance genes, light signaling pathway genes and hormone pathway related genes, and the regulation of transcription factors. At present, most studies on shade tolerance of rice focused on the effects of low light stress on growth, yield and quality of rice, but its molecular response mechanism has not been clarified in detail. In this paper, it is pointed out that the adaptation mechanism of rice to low light stress at the genetic level and related shade tolerance genes should be further studied in the future. Studying its molecular regulation mechanism and combining genetic engineering with crop genetics and breeding technology will help us to dig out shade-tolerant genes in rice, select shade-tolerant rice varieties, and further improve cultivation techniques, so as to play a guiding role in actual production. The paper provides theoretical basis and practical basis for high yield, stable yield and high quality cultivation of rice.

Keywords: rice (*Oryza sativa* L.); low-light stress; yield and quality; morphological characteristics; physiological and biochemical characteristics; shade tolerance gene

水稻 (*Oryza sativa* L.) 是我国乃至世界的主要粮食作物之一, 是人类获取能量的重要物质来源, 水稻生产是影响世界粮食安全的重大问题[1]。水稻生产主要由遗传因素决定, 也会受到环境条件的影响。在实际生产中水稻产量和品质与环境条件紧密联系, 恶劣的环境条件会降低水稻产量和品质, 而弱光胁迫是典型的逆境因素。因此, 弱光胁迫对水稻生产的影响不应忽视[2]。水稻在生育过程中需要适宜的光照条件, 光照不足将影响水稻生长发育, 导致产量下降和品质变劣[3-4]。近年来, 随着温室气体排放增加、快速城市化及工业化, 使得环境污染加剧, 阴雨寡照天气频发[5], 加上大气层污染致使太阳照射到地面的光能逐年减少, 严重的雾霾和气溶胶污染可能会降低 28%~49% 的太阳辐照度[6]。在我国西南地区, 弱光胁迫已成为制约四川盆地、云贵高原地区水稻生产的主要环境因素[7]。有研究表明, 弱光胁迫对水稻产量的影响因生育期而不同, 分蘖期、拔节孕穗期和灌浆期遭受弱光胁迫分别减产 17.34%、41.35% 和 53.93%[7]。在品质方面, Shang 等[8] 研究表明, 灌浆期遭受弱光胁迫使垩白度和垩白粒率分别比对照高 49.5% 和 41.0%, 显著降低了直链淀粉含量、峰值黏度和崩解值, 蛋白含量增加。弱光胁迫破坏淀粉结构, 导致大米的外观品质、蒸煮食味品质变差[9]。弱光胁迫已成为威胁水稻高产稳产和优质生产的重要因素。因此, 了解弱光胁迫对水稻的影响, 探明水稻在弱光胁迫下的响应机制, 可为筛选耐荫水稻品种, 应对未来气候变化, 减少弱光胁迫对水稻生产的损失, 以及有效利用水稻淀粉结构和热力学特性来改善弱光地区的稻米品质提供有益参考。

植物在面对弱光胁迫时, 有其自身的应答机制, 如避荫 (shade avoidance) 和耐荫 (shade tolerance) 两种方式。避荫反应是指植物光受体感受到弱光环境中红光和远红光比例的变化后, 引起株高增加、节间伸长和分枝减少等一系列反应。耐荫反应即通过生理的变化来适应弱光环境, 常表现为光合色素含量增加、光合电子传递速率增强、光合酶活性提高等, 以增强对低光量子密度的吸收, 充分利用光能, 并高效地转化为化学能[10]。水稻在弱光胁迫下通常以避荫的方式来应答胁迫, 其中茎秆伸长和株高增加是典型的表现[11], 而伸长的茎秆不仅易倒伏, 而且还会消耗过多的碳水化合物而影响产量的形成和品质的降低[12]。因此, 选育耐荫水稻品种是弱光胁迫下保持高产稳产、优质生产的有效方法。目前虽有部分研究对弱光胁迫下水稻的形态、生理生化和品质的影响进行了总结, 但缺乏系统总结, 尤其是缺乏对水稻耐荫响应分子机制的系统性阐述。因此, 本文对近些年在水稻耐荫响应, 尤其是分子水平方面的研究成果进行了梳理, 为全面了解水稻耐荫响应机制和选育耐荫水稻品种提供参考。

1　弱光胁迫对水稻形态特性的影响

1.1　弱光胁迫对水稻根茎叶的影响

根茎叶是水稻重要的营养器官, 发达的根系, 粗壮的茎秆, 光合高效的叶片, 可为后期籽粒形成积累必要的营养元素和物质。弱光胁迫会对水稻根系的生长、茎叶的形态特征产生影响, 且在不同时期不同程度弱光胁迫的影响不同[13]。如王丽等[14] 研究表明, 抽穗前进行弱光处理, 根系体积、总吸收面积和活跃吸收面积等指标随着弱光程度的增加而下降, 弱光抑制根系生长; 而始穗后轻度弱光 (53%) 处理则表现相反, 使根冠比增加, 促进根系生长, 表现出对弱光胁迫的积极响应, 始穗后重度弱光 (73%) 处理, 这些指标则降低, 且根系 α-萘胺氧化力下降, 不利于

其根系生长; 表明轻度弱光胁迫可能刺激水稻根系防御机制的响应, 重度胁迫则造成伤害。活跃的根系活力是水稻适应弱光胁迫的生理基础, 有利于其对土壤养分和水分的吸收与利用。耐荫水稻品种在弱光胁迫下其根系能维持较高的根系体积、总吸收面积、根系 α-萘胺氧化力和较大的活跃吸收面积[14]。因此, 这些参数可以作为耐荫水稻品种选育的有效指标。

弱光胁迫会影响水稻茎秆的形态特征和抗倒伏性。据报道, 弱光胁迫降低了重穗型水稻基部节间折断弯矩和茎秆的断面模数, 增加了植株倒伏风险, 且上部节间显著缩短, 造成功能叶片密集叠加, 导致叶片之间的遮挡, 不利于后期群体的高光效[15], 且茎秆下部节间伸长变细, 增加株高, 导致抗倒伏性差, 最终减少产量[16]。因此, 增加基部节间折断弯矩和茎秆断面模数是提高水稻在弱光胁迫下抗倒伏能力的有效方法。移栽到分蘖期遭受弱光胁迫会减少水稻分蘖数, 且随着弱光胁迫程度的增加, 分蘖进一步减少[17-18]。拔节到抽穗期弱光胁迫会下调木质素和纤维素生物合成基因对节间伸长的表达水平, 导致茎秆结构性碳水化合物 (木质素和纤维素) 的积累减少, 降低茎秆机械强度[19]。耐荫水稻品种在弱光胁迫下茎秆组织中非结构性碳水化合物 (木质素、纤维素和半纤维素) 含量增加, 茎粗壁厚, 以提高其抗倒伏性[20]。叶片的形态结构对光合性能的调节起着至关重要的作用, 适宜的叶片形态结构使植物能够在弱光胁迫下最大限度捕获光能、转化光能, 提高光能利用效率。通常情况下水稻遭受弱光胁迫后其气孔密度、大叶脉和小叶脉密度均显著降低, 上下表皮的气孔长度和保卫细胞长度都显著增加[21]; 但也有研究指出, 耐荫性不同的水稻品种叶片结构对弱光的响应不同。耐荫水稻品种在弱光环境下叶色变浅、叶片变薄, 而气孔密度增加, 剑叶气孔变小, 面积变大, 有利于气体交换, 以提高光合性能[22]。此外, 王丽[23]对不同水稻品种弱光处理后叶片解剖结构变化的研究表明, 弱光处理后非耐荫品种的叶脉变短、叶脉维管束面积显著降低, 而耐荫品种则表现相反。在自然条件下, 由于叶片相互遮挡和太阳角度、云层的改变, 叶片的形态结构会随之发生改变, 以尽可能捕获光能[24]。目前大多数研究表明弱光胁迫会使水稻的叶绿素含量升高, 但也有研究得出相反的结论。如戈长水等[25]研究表明, 弱光胁迫下水稻叶绿素含量、比叶重显著降低, 而弱光胁迫下水稻叶绿素含量的变化与基因型有关[26]。抽穗前弱光胁迫会显著提高水稻叶基角、叶开角, 披垂度变大[27], 而弱光胁迫下散射光占主导, 因此水稻剑叶的表现利于截获更多的光能, 以适应弱光环境。

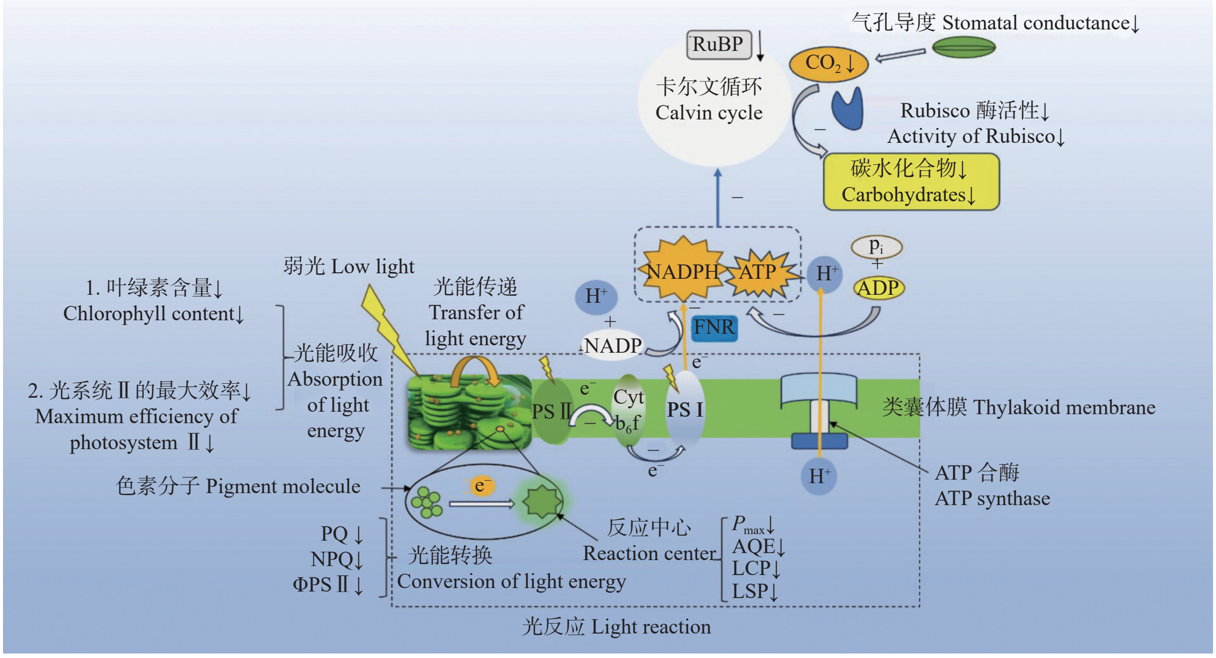
1.2 弱光胁迫对水稻花器官的影响

水稻花器官发育是其生殖生长的重要部分, 弱光胁迫严重影响水稻穗部发育和各种生命活动, 进而影响产量和品质。水稻在不同生育阶段遭受弱光胁迫都会对其产量构成因子产生不利影响。研究发现, 孕穗期遭受弱光胁迫主要影响水稻穗的分化程度, 包括枝梗形成和每穗颖花数[28], 以及推迟扬花时期且延长扬花时间[10]。始穗期遭受弱光胁迫主要造成水稻抽穗推迟和结实率下降[29]。水稻的花药开裂和花粉管生长易受环境因素的影响, 且整个生命活动中在减数分裂期、抽穗扬花期对光照最为敏感[30]。抽穗扬花期弱光胁迫显著降低了花药开裂率、花粉萌发率, 使柱头的花粉粒数量减少, 导致产量显著下降[22]。但目前有关弱光调控水稻花粉管生长鲜有报道, 其中的生理机制有待进一步研究。灌浆结实期弱光胁迫会导致每穗颖花数、结实率、千粒重急剧下降, 籽粒充实度降低, 造成减产[31]。

2 弱光胁迫对水稻生理特性的影响

2.1 弱光胁迫对水稻光合作用的影响

为了适应弱光环境, 植物可以通过提高其光合效率来适应弱光环境[32]。植物提高光合效率的途径主要基于光反应和暗反应: 光反应主要依赖于原初反应的光能捕获、传递、转化, 以及光合电子传递和光合磷酸化的高效进行; 暗反应主要依赖 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶 (ribulose-1,5- bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco) 活性、气孔导度和 1,5-二磷酸核酮糖 (ribulose-1,5- bisphosphate, RuBP) 再生能力[33]。弱光胁迫下这两个反应过程都会受到影响 (图 1)。原初反应包含光能的吸收、传递和转换, 叶绿素荧光特性能够精确反映作物在遭受弱光胁迫时光能吸收和转化效率、电子传递速率等光化学反应过程生理指标的变化[34]。如原初光能转化效率表示光系统Ⅱ (PSⅡ) 反应中心光能捕获率。弱光胁迫下, 原初光能转化效率下降, 从而降低水稻叶片光化学效率[25]。有研究表明, 耐荫性强的水稻品种在弱光胁迫下原初光能转化效率增加, 表明其启动了相应的防御机制, 以提高对光能的捕获率[23]。此外, 光能的吸收还与光合色素有关。光合色素在光合作用中起着至关重要的作用, 其中叶绿素在光合作用中有着举足轻重的地位。研究光合认为弱光胁迫使水稻叶绿素 a (chlorophyll a, Chl a)、叶绿素 b (chlorophyll b,



RuBP: 1,5-二磷酸核酮糖; Rubisco: 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶; NADPH: 还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸; ATP: 腺嘌呤核苷三磷酸; NADP: 酰胺酸腺嘌呤二核苷酸磷酸; FNR: 光合电子传递链的末端氧化酶; ADP: 二磷酸腺苷; PQ: 光化学猝灭系数; NPQ: 非光化学猝灭系数; ΦPSⅡ: PSⅡ光化学反应中心实际光化学效率; P_{max}: 最大净光合速率; AQE: 表观量子效率; LCP: 光补偿点; LSP: 光饱和点; –: 抑制; Cyt b_6f: 细胞色素 b_6f; ↓: 减少。RuBP: ribulose-1,5-bisphosphate; Rubisco: ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase; NADPH: nicotinamide adenine dinucleotide phosphate; ATP: adenosine triphosphate; NADP: amidoate adenine dinucleotide phosphate; FNR: oxidase at the end of the photosynthetic electron transport chain; ADP: adenosine diphosphate; PQ: photochemical quenching; NPQ: non-photochemical quenching; ΦPSⅡ: actual photochemical efficiency of PSⅡ; P_{max}: the maximum net photosynthetic rate; AQE: apparent quantum efficiency; LCP: light compensation point; LSP: light saturation point; –: restrain; Cyt b_6f: cytochrome b_6f; ↓: reduce.

图 1　弱光胁迫对水稻光合作用的影响

Fig. 1　Effects of low light stress on photosynthesis in rice

Chl b) 和总叶绿素含量增加, 叶绿素 a/b (Chl a/b) 和净光合速率下降, 叶片变薄, 叶色变浅[35-36]。叶绿素含量增加有利于吸收弱光环境下漫射光中的蓝紫光, 提高对光的捕获和利用能力[37]; Chl a/b 值降低可提高对光量子的捕获效率[35]。而朱莜芸[38]研究表明, 弱光胁迫下剑叶的 Chl a、Chl b 和总叶绿素含量表现为随弱光胁迫强度先升后降; 有研究分析指出造成弱光环境下叶绿素含量变化差异的主要原因是品种差异和弱光处理时间[39]。因此, 能否将叶绿素含量作为耐荫水稻筛选指标还有待研究。光化学猝灭系数 (photochemical quenching, PQ) 反映 PSⅡ所捕获的光量子转化为化学能的效率, PQ 越高, 光能转化效率越高; PSⅡ中光化学反应中心的实际光化学效率 (actual photochemical efficiency of PSⅡ, ΦPSⅡ) 指植物 PSⅡ在特定环境条件下的光能利用能力[40]。研究表明, 弱光胁迫下耐荫水稻品种较非耐荫品种能够维持较高的 PQ 和 ΦPSⅡ[23]; 非光化学猝灭系数 (non-photochemical quenching, NPQ) 指植物 PSⅡ反应中心的天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递, 而是以热能的形式被耗散掉, 防止光抑制破坏光合机构[41]。耐荫水稻品种的 NPQ 低于非耐荫品种[23]。综上, PSⅡ反应中心具有较高的光化学猝灭系数、较低的非光化学猝灭系数, 则有利于光反应过程中电荷分离, 使叶片有更高的光能利用率和电子传递速率[26], 有效缓解弱光引起的光合速率下降[23]。因此, 较高的叶片实际光化学效率、电子传递速率、光化学猝灭系数和较低的非光化学猝灭系数可以作为筛选耐荫品种的潜在指标。弱光胁迫还会降低最大净光合速率 (maximum net photosynthetic rate, P_{max})、表观量子效率 (apparent quantum efficiency, AQE)、光补偿点 (light compensation point, LCP) 和光饱和点 (light saturation point, LSP), 从而使水稻在弱光下的光合能力下降[22]。不同水稻品种的净光合速率不同。弱光胁迫下, 低光合速率品种在 50% 的弱光处理剑叶净光合速率比对照品种明显下降[42], 高光合速率品种在一定时期内能保持较高的表观量子效率[43]。光合电子传递链由 PSⅡ、细胞色素 b_6f 复合体 (cytochrome b_6f complex, Cyt b_6f) 和光系统Ⅰ (PSⅠ) 3 个

复合体串联组成[44]。在弱光环境下, 光系统反应中心的活动减弱, 高能电子的产生及电子传递速率降低, 导致质子动力驱动腺嘌呤核苷三磷酸 (adenosine triphosphate, ATP) 和还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 (reduced form of nicotinamide-adenine dinucleotide phosphate, NATPH) 的合成减弱, 进而影响暗反应过程[45]。光合磷酸化活性是叶绿体在光照条件下形成 ATP 的能力, 光合效率与光合磷酸化活性呈正相关[46]。光合磷酸化反应过程都需要光的参与, 光的强弱影响着光合磷酸化的效率, 弱光下可通过假环式光合磷酸化来供应需要额外的 ATP[47]。暗反应阶段水稻的光合生理限制因素包括: Rubisco 酶的活性、气孔导度、RuBP 再生能力。Rubisco 是叶绿体中最为丰富的可溶性蛋白, 该酶活性受光的诱导, 在转录水平上由核基因编码的小亚基启动子上存在光调节元件。在弱光胁迫下, Rubisco 大小亚基的含量明显减少, 阻碍了 Rubisco 的合成, 且弱光抑制其活性, 从而降低光合速率[38]。因此, 在弱光条件下, 为了保持叶片生理特性的稳态, 气孔导度会降低[45], 造成 CO_2 在叶绿体中的浓度降低并导致净光合速率降低, 促进光呼吸的形成, 增加能量消耗[48]。此外, 当 CO_2 浓度下降到一定程度时, 光合速率主要限制因素转为 RuBP 的再生能力,而弱光胁迫会降低 RuBP 的再生能力[35]。研究发现, RuBP 的再生能力与 Cyt b_6f 复合体的含量以及 1,6-二磷酸果糖酶的活性 (FBPase) 密切相关[49], 这为研究如何增加 RuBP 再生能力提供了新的思路。

植物碳同位素分辨率是光照影响植株光合速率、气孔导度等光合活动, 从而影响碳同位素组分在植株中分布的参数[50]。王丽[23] 对杂交水稻对穗后弱光胁迫响应机制的研究表明, 弱光胁迫下, 各器官特别是茎鞘的净光合速率与成熟期茎鞘碳同位素分辨率呈显著正相关关系, 因此, 碳同位素分辨率可以作为筛选耐荫水稻品种的潜在指标。

2.2 弱光胁迫对水稻花粉受精的影响

水稻抽穗扬花期是决定产量的关键时期, 花粉活力、花药开裂、花粉萌发和花粉管生长是成功授粉的关键, 其对产量形成至关重要。因此, 抽穗扬花期若遭受弱光胁迫将导致小穗败育和空粒的产生, 降低产量[51]。弱光胁迫通过抑制授粉过程, 特别是减少花药开裂和花粉的释放来降低受精率。花期成功授粉归因于雄蕊发育的 3 个过程, 包括: 1) 花粉成熟, 花粉活力高是植物成功受精的生理基础; 2) 花丝伸长, 使花药接近柱头; 3) 花药开裂, 花粉粒从花药中释放出来[52], 并落在柱头细胞上, 发生花粉萌发, 花粉管出现并穿过花柱向子房延伸[53]。弱光影响水稻扬花和花粉受精。Wang 等[54] 利用转录组测序研究了水稻成花基因与弱光胁迫的关系, 结果表明, 弱光胁迫抑制水稻成花基因 *OsFKF1*、*OsDof12* 和开花位点 1 (RFT1) 的表达水平, 抑制了柱头的外露和花粉萌发, 降低花药开裂率和花粉活性, 使水稻颖花的受精率降低, 最终导致结实率显著下降。这与王方[55] 和 Kobata 等[56] 的研究一致。Deng 等[57] 研究也表明, 弱光胁迫显著降低了花药的开裂率, 导致花粉粒数减少。综上所述, 未来应关注弱光胁迫下花药开裂率较高的水稻品种的选育和进一步探究影响水稻花药裂开的生理生化机制。

2.3 弱光胁迫对水稻同化物转运的影响

同化物转运是指植物叶片通过光合作用将二氧化碳固定合成的有机化合物, 经各种蔗糖转运蛋白装载和卸载从韧皮部长距离运输到“库”器官 (如穗部) 的过程[58]。同化物的高效转运是高产的基础, 弱光胁迫不仅影响同化物的转运效率, 还会影响其分配。蔗糖转运蛋白 (sucrose transporters, SUTs) 和己糖和蔗糖转运蛋白 (sugars will eventually be exported transporters, SWEETs) 是最常见的蔗糖转运蛋白[59]。同化物的运输主要以蔗糖的形式通过韧皮部进行长距离运输, 其整个过程中装载与卸载需要依靠各种转运蛋白的协助来完成[60]。因此, SUTs 转运蔗糖是逆浓度梯度需要消耗 ATP 的主动转运, 而弱光胁迫会阻碍细胞中 ATP 的合成, 无法满足主动转运所需的能量供给, 从而降低同化物转运效率。此外, OsDOF11 转录因子通过促进 *OsSWEET* (*OsSWEET11*、*OsSWEET14*) 和 *OsSUTs* (*OsSUT1*、*OsSUT3*、*OsSUT4*、*OsSUT5*) 的表达编码蔗糖转运蛋白, 促进蔗糖在水稻中转运[61]。弱光胁迫下同化物的转运还与激素调控有关, 但在水稻中的研究鲜有报道, 进一步研究激素调控籽粒同化物转运的相关作用对于减少弱光胁迫下水稻产量下降具有重要意义。

2.4 弱光胁迫对水稻淀粉合成相关酶的影响

光合产物主要以蔗糖的形式运输到籽粒中, 水稻籽粒灌浆充实是淀粉等物质的合成与积累的过程, 淀粉积累过程受到淀粉合成相关酶的调控[62]。灌浆结实期是水稻进行籽粒充实, 提高产量的关键时期, 在这过程中, 光照是不可缺少的条件, 弱光胁迫会影响淀粉合成相关酶的活性, 导致淀粉含量下降[63]。淀粉的合成始于葡萄糖-1-磷酸, 在腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶 (ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase) 的催化作用下产生腺苷二磷酸葡萄糖 (adenosine diphosphate glucose, ADPG), 因此, AGPase 是淀粉合成限速酶。随后蔗糖合成酶 (sucrose synthase, SS) 以 ADPG 为底物, 在淀粉体中合成葡聚糖链, 一方面由淀粉分支酶 (starch branching enzyme, SBE) 和颗粒结合型淀粉合成酶Ⅰ (granule bound starch synthaseⅠ, GBSSⅠ) 合成支链淀粉, 另一方面在可溶性淀粉合成酶 (soluble starch synthase, SSS) 和颗粒结合型淀粉合成酶Ⅱ (granule bound starch synthaseⅡ, GBSSⅡ) 的作用下进行直链淀粉的合成[64], 之后 SBE 负责将直链淀粉转化为支链淀粉[65]。SBE 包括: 可溶性淀粉分支酶 (可溶性 Q 酶) 和颗粒结合型淀粉分支酶 (颗粒结合型 Q 酶)。水稻在灌浆结实期遭受弱光胁迫, 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶、蔗糖合成酶、可溶性淀粉合成酶和颗粒结合型淀粉合成酶活性降低, 导致淀粉合成受阻[66], 但淀粉分支酶活性反而升高[67], 是因为直链淀粉在总淀粉量中的占比减少所导致[63]。鉴于此, 淀粉合成相关酶的活性受弱光胁迫影响, 使籽粒淀粉形成受到阻碍。

3　弱光胁迫对水稻生化特性的影响

3.1　弱光胁迫对水稻氮代谢的影响

氮代谢是涉及植物体内含氮化合物的分解、合成与再利用的重要代谢过程, 与产量和品质密切相关。水稻在生育后期氮代谢显著增强[68]。硝酸还原酶 (nitrate reductase, NR) 不仅是氮代谢过程的限制性关键酶和限速酶, 还是一种光诱导酶, 因此光照强度对 NR 活性影响很大[69]。高等植物氮同化途径主要由谷氨酰胺合成酶 (glutamine synthetase, GS) 和谷氨酸合成酶 (glutamate synthase, GOGAT) 构成循环反应, 在氮素利用及氨同化过程中起重要作用[70]。有研究指出, 弱光胁迫下 NR 和 GS 活性随着弱光程度的增加而逐渐降低[71]。转氨基作用是植物体内重要的氮代谢过程, 这一过程最主要的转氨酶有谷氨酸-草酰乙酸转氨酶 (glutamic-oxaloacetic transaminase, GOT) 和谷氨酸-丙酮酸转氨酶 (glutamic-pyruvic transaminase, GPT)。有研究指出, GOT 和 GPT 的活性随着弱光程度的增加而增加, 从而促进转氨基作用, 适应弱光环境[71]。弱光胁迫下, 氮的分配也会受到影响。弱光胁迫使分配到叶片、茎鞘中的氮素增加, 而分配到穗中的氮素减少, 此时作物合成含氮化合物主要用于叶片、茎鞘的生长[72], 以维持水稻植株生长。

3.2　弱光胁迫对水稻激素的影响

植物激素是植物自身代谢产生的小分子有机化合物, 细胞的分裂、伸长、分化乃至生根、发芽、开花、结实、胁迫应答都受到植物激素的调控[73]。不同程度的弱光胁迫对水稻秧苗内源激素含量的影响不同。据报道, 弱光胁迫下, 主要通过脱落酸 (abscisic acid, ABA)、生长素 (indole acetic acid, IAA)、赤霉素 (gibberellin, GA) 以及油菜素内酯 (brassinolide, BR) 来调控避荫反应[74]。其中, 弱光胁迫程度增大, ABA 含量呈上升趋势, 说明弱光胁迫下可以诱导水稻产生抗逆激素 ABA[75]。拔节期弱光处理导致 GA 含量升高, 株高增加[76]。水稻可通过激素信号通路基因表达来应答胁迫, 缓解弱光胁迫带来的伤害[77]。弱光胁迫下, 生长素响应基因 *IAA19* 被诱导表达[78]; IAA 合成关键基因 *YUCCAs*, 包括 *YUC2/3/5/8/9* 迅速诱导合成生长素, 促进叶片的生长, 因此耐荫水稻品种通过促进 IAA 信号转导途径中相关基因的表达来提高耐荫性[79]。DELLA 蛋白家族是 GA 信号通路中重要的负调控因子, DELLAs 通过和光敏色素互作因子 PIFs 互作, 使转录因子的 APA 或 APB 结构无法与 DNA 结合, 从而调控下游基因的表达, 诱导弱光下 GA 的合成, 促进 DELLAs 的降解, 解除对 PIFs 的抑制作用, 进一步调控避荫反应[80]。细胞分裂素通路基因在植物避荫反应中起到积极作用。细胞分裂素介导信号传导涉及双组分信号磷酸介质和组氨酸磷酸转移蛋白以及不同的反应调节因子。弱光胁迫下, 组氨酸磷酸转移蛋白基因 *PHP3*、A 型反应调节因子 RR9 介导细胞分裂素通路基因的表达, 如介导 *OsCKX11*、*LOGL3* 基因对穗发育的正调控[81]。此外, *OsbHLH153* 是一种油菜素类固醇信号通路基因, 可调控水稻旗叶角, 以提高弱光胁迫下光合效率[82]。

3.3　弱光胁迫对水稻光受体的影响

光不仅为植物光合作用提供光量子, 还作为一种信号物质, 调控植物的生命活动。植物中能感受到光信号, 引发相应细胞反应的一类生物大分子物质称为光受体。完善的光受体系统可以感受来自环境中的光信号, 调整合适的生理状态以更好地适应环境和生长发育, 主要包括光敏色素受体 (phytochrome, phy)、隐花色素 (cryptochrome, cry)、向光素 (phototropin, phot) 和 ZTL 家族蛋白以及 UV-B 受体。光敏色素基因家族有 *PHYA*、*PHYB*、*PHYC*、*PHYD* 和 *PHYE*, 分别编码对应的光敏色素蛋白。在水稻基因组中只存在 *PHYA*、*PHYB* 和 *PHYC*。*PHYA* 的表达可以通过增强生长素信号早期响应因子 AUX/IAA 的稳定性来负向调控弱光胁迫[83], phya 与 phyb 共同调控水稻花药发育和花粉活力, 水稻 phya 还可

通过极低辐照度反应 (very low fluence response, VLFR) 介导光形态建成, 以适应弱光环境[84]。蓝光受体包括隐花色素、向光素和 ZTL 受体。*CRY2* 基因编码隐花色素蛋白 cry2, 主要调控光周期诱导的开花反应, 其可抑制 *OsCRY1a* 基因的表达, 推迟水稻开花期[85]。ZTLs 家族属于蓝光受体蛋白, 包括 ZTL/FKF1/LKP2, 水稻可通过基因表达来提早扬花以躲避逆境, 如 *OsFKF1* 主要通过上调 *Ehd2* 和下调 *Ghd7* 表达, 激活 Ehd1-Hd3a/RFT1 通路, 提早扬花避开弱光胁迫[86]。在光信号通路中鉴定出的基因在耐荫水稻品种的成穗中上调表达, 如 *BBX* 基因和促进开花的 *FLT6*、*FACTOR1* 和控制开花时间的 *COL4*、*COL5* 和 *COL3*[87], 使水稻在弱光下成穗。

3.4 弱光胁迫对水稻抗氧化系统的影响

长期弱光胁迫下, 水稻会积累活性氧 (reactive oxygen species, ROS), 包括单线态氧、H_2O_2 和 O^{2-}, 其含量过高且无法被及时清除则会损伤结构, 发生毒害作用[88]。植物体内活性氧的清除主要依赖于酶促和非酶促机制。酶促机制在细胞水平上的抗氧化物酶的活性强弱, 直接关系到 ROS 的清除效率。抗氧化酶有超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶、抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽过氧化物酶和单脱氢抗坏血酸还原酶, 这些酶相互协作清除植物体内多余的活性氧与自由基, 使植物内膜系统稳定平衡[89]。弱光胁迫下不同水稻品种的超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶的活性水平存在差异, 可相互协调以清除 ROS[90]。弱光胁迫使耐荫性强的品种抗坏血酸过氧化物酶、谷胱甘肽过氧化物酶和单脱氢抗坏血酸还原酶的活性仍维持在一定水平, 以清除体内积累的 ROS 和自由基[91-92]。非酶促机制主要包括: 抗坏血酸、谷胱甘肽、α-生育酚、类胡萝卜素、黄酮类化合物和生物碱等[93], 对水稻活性氧的清除十分重要。

3.5 弱光胁迫对水稻渗透调节的影响

细胞的生命活动依赖于稳定的渗透环境, 以维持细胞内环境的稳态。渗透调节物质在维持细胞动态平衡当中发挥重要作用。水稻长期遭受弱光等胁迫, 当其体内 ROS 的积累到一定程度时, 产生膜脂过氧化作用, 最终产生丙二醛, 丙二醛的大量积累, 会导致植株的相对电导率增加, 膜透性增加, 细胞膜系统破坏, 电解质外渗加剧[94], 对细胞造成不可逆伤害。研究表明, 耐荫水稻能够保持较低的丙二醛含量和相对稳定的细胞膜的结构和功能[95]。脯氨酸作为一种亲和性渗透调节物质, 在应激过程中可作为抗氧化防御分子和信号分子[96], 水稻脯氨酸转运蛋白家族基因 (*OsProT*) 中 *OsProT1* 主要在营养生长阶段的叶鞘中表达, *OsProT2* 主要在剑叶中表达, *OsProT3* 主要在穗中表达, 协同转运脯氨酸分配到水稻不同部位[97], 以维持细胞与环境的渗透平衡。因此, 脯氨酸含量可作为选择耐荫水稻品种的潜在指标。此外, 弱光胁迫下, 水稻还通过增加叶片可溶性蛋白质和可溶性糖含量来适应弱光环境[98]。

4 弱光胁迫对水稻产量和品质的影响

水稻在生育期不同阶段遭受弱光胁迫都会影响产量的形成。前人研究[99-100]表明, 弱光胁迫不利于产量形成, 其中拔节孕穗期、抽穗扬花期和灌浆结实期是易受逆境危害的敏感时期。水稻产量构成因子由单位面积有效穗数、每穗颖花数、结实率和千粒重构成[101]。弱光胁迫显著降低水稻产量, 主要原因是单位面积有效穗数、每穗粒数和千粒重降低[15]。抽穗后遭受弱光胁迫严重阻碍了水稻籽粒的充实过程 (特别是穗下部), 造成空粒增加[23,102]。耐荫水稻品种减产幅度显著小于敏感型水稻品种[103]。因此, 水稻产量构成因子可作为耐荫水稻材料选育的产量指标。不同时期遭受弱光胁迫对水稻产量影响不同[36,104]。水稻分蘖期弱光胁迫显著减少植株的有效分蘖[99], 孕穗期则主要影响穗的分化, 抽穗扬花期主要影响授粉受精[105], 齐穗期和灌浆结实期主要影响籽粒灌浆结实, 导致结实率和千粒重下降[105]。从生理角度来说, 弱光胁迫虽然使水稻叶片变薄, Chl a 和 Chl b 含量增加, Chl a/b 值降低, 但降低了 Rubisco 和 Rubisco 活化酶的活性, 导致净光合速率降低, 最终导致减产[106-107]。水稻产量的形成主要由花前储藏的非结构性碳水化合物的转运再利用和花后光合产物的直接供给所决定[105], 其中杂交水稻产量 90% 来自花后光合产物供给[108]。弱光胁迫降低了齐穗后水稻节间的非结构性碳水化合物积累量, 使各节间非结构性碳水化合物转运量降低[105]。

水稻遭受弱光胁迫不仅会影响产量, 还会影响稻米品质。稻米品质又可分为碾米品质、蒸煮和食味品质、外观品质和营养品质。普遍研究[109-112]认为: 弱光胁迫会使水稻的糙米率、精米率和整精米率降低; 但也有研究认为弱光胁迫可以显著提高整精米率[27,113], 其原因是弱光胁迫使水稻颖壳体积变小, 接受同化物能力减弱, 籽粒获得了良好的充实, 使得籽粒容重增加, 从而提高了整精米率[114]。弱光胁迫会使水稻垩白粒率和垩白度增加[66], 同时籽粒蛋

白质含量增加, 这是由于水稻在灌浆结实期遭受弱光胁迫会促进叶片中的可溶性蛋白向籽粒中运输, 促进籽粒的蛋白质合成, 但直链淀粉含量、糊化温度、胶稠度降低[115]。此外, 淀粉 RVA 谱特征和热力学特征与稻米食味品质密切相关, 水稻淀粉 RVA 谱是指一定量的米粉在快速加热和冷却过程中其米浆的黏滞性所表现的一系列变化特征。因此, 淀粉 RVA 谱特征值是评价稻米食味品质优劣的重要指标。有研究指出, 食味品质好稻米的峰值黏度、胶稠度和崩解值较大, 消碱值绝对值较小, 糊化温度较低[116]。随着光照强度的减弱, 峰值黏度、最终黏度、崩解值逐渐降低, 消碱值绝对值变大、糊化温度升高[117-119]。淀粉热力学特性是反映作物籽粒淀粉品质的重要指标之一[120], 其中淀粉回生度与米饭适口性呈负相关, 回生度越高, 米饭会越硬, 适口性也越差[121]。在弱光胁迫下淀粉回生度显著增加, 从而降低了稻米品质[67]。综上, 稻米直链淀粉含量和胶稠度以及峰值黏度和崩解值等可作为耐荫水稻材料选育的品质指标[103]。

5　水稻耐荫胁迫的分子响应机制

水稻耐荫基因的筛选可通过耐荫基因家族、耐荫相关转录因子来鉴定。现代分子生物学已广泛应用于作物育种, 分子标记辅助选择技术 (MAS) 与 QTL 结合可有效提高优良品种的选育效率。耐荫性是一个受多基因表达共同调控的数量性状, 在选育耐荫水稻品种时可通过分子标记多个 QTL 定位, 从中发掘耐荫基因, 再通过生物技术和分子标记辅助选择进行杂交, 以获得耐荫水稻品种。例如将药用野生稻 (*Oryza officinalis*) 总 DNA 导入‘恢复系 R225’中, 通过测定耐光氧化指数, 最终筛选到耐荫、耐光氧化的 3 个导入系, 并发现标记 RM219 和 RM5490 很可能与耐荫 QTL 位点紧密连锁[122]。

OsSUTs 基因家族中的 *OsSUT1/2/4* 的表达对弱光胁迫响应明显, 弱光胁迫下这 3 个基因表达上调, 使其上游序列中的顺式元件 G-box 和 ACE 参与弱光胁迫的应答[123]。*MicroRNAs* 对水稻在避荫反应中发挥重要作用, 调节其对各种环境胁迫的反应[124-125]。*MicroRNAs* (*miRs*) 是长度为 21~24 个核苷酸的非编码 RNA。*miRs* 对耐荫性的调节主要包括 *miRs* 本身的失活, 导致其靶标上调, 弱光胁迫会诱导 *MicroRNAs* 中的 *miR5144-5p* 的差异表达以及对 *OsWD40-24* 的靶向切割, 能对水稻在弱光胁迫下产量的维持起调节作用; *miRs* 的靶标 *OsSLAC*、*OsLOG1* 的表达正调控穗长, *OsBRITTLE1-1* 表达促进籽粒形成, *OsCsIF9* 降低茎的机械强度, *OsGns9*、*OsCP1* 和 *Osbhlh-153* 促进弱光下花粉发育[39]。水稻重组自交系 (BILs) 通过控制 *miR2877*、*miR530-5p* 和 *miR396h* 靶基因的表达, 促进其籽粒的灌浆过程[126]。*OsCesA* 基因家族属于纤维素合成基因, 在水稻茎秆中表达, *OsCesA4*、*OsCesA7*、*OsCesA9* 编码次级细胞壁中纤维素合成, 在弱光胁迫下, 其表达上调, 合成纤维素, 增强茎秆机械强度, 防止植株倒伏导致减产[19]。

NAC、HD-Zip、PIF4 转录因子可调控水稻对弱光胁迫的应答。NAC 转录因子是植物中与逆境相关的转录因子家族, 在其 C 端含有 1 个转录结构域, 具有转录激活和抑制的功能, 可调控下游次生壁中纤维素、半纤维素和木质素的合成, 提高水稻抗倒伏能力[82]。此外, 亮氨酸拉链蛋白 (homeodomain-leucine zipper protein, HD-Zip) 转录因子通过响应外界信号, 在避荫反应中参与维管束的分化过程, 提高水稻植株抗倒伏能力[76]。水稻中 *WSL214* 通过激活过氧化氢酶基因 *OsCATC* 的表达, 使细胞内清除 ROS 的酶系活性提高[127]。水稻染色质重塑因子 *OsINO80* 表达促进 ABA、乙烯、BR 等植物激素的合成来正向调控避荫反应[128]。水稻 *OsGAPB* 基因过表达可提高 CO_2 的利用率, 增加叶绿素含量和提高光合速率以促进水稻在弱光胁迫下的光合作用[129]; 光敏色素互作因子 (phytochrome interacting factors, PIFs) 属于 bHLH 家族的第 15 亚族, 作为光敏色素介导的光信号传导途径的枢纽, 在调控植物的生长发育和信号转导中发挥重要作用。PIFs 家族成员可通过 APA 结构域与光敏色素 A (phyA) 相结合来调控植物的形态建成[130]。在弱光胁迫下, 生长素响应因子 ARF18 的表达水平被 PIFs 抑制, 阻碍了生长素合成途径以调控弱光胁迫下叶片生长和植物代谢[131], 以促进植物的耐荫性。*OsPIL15* 基因过表达正调控叶鞘长度、叶角大小和气孔密度, 防止叶片之间相互遮挡[132]。PIFs 还可以与 MIR156 启动子的 G-box 基序结合, 抑制多种 *mir156* 基因家族的表达, 从而显现出更强的避荫反应[133]。Jiang 等[134] 通过 QTL 分析发现, PIF3、PIF4、PIF7 可以与耐荫反应负调节因子 PRR5 和 PRR7 相互作用, 实现对其的转录抑制, 防止植物因茎秆过细弯曲致死。

综上所述, 培育耐荫品种是应对弱光胁迫最有效的方法, 未来要更加深入研究水稻在遗传水平上对弱光胁迫的适应机制以及挖掘相应的耐荫基因。这不仅对水稻育种工作具有重要意义, 更有利于水稻实际生产应用。明确弱光胁迫下水稻的分子响应

机制和构建水稻耐荫性评价体系[135], 对于选育耐荫水稻品种意义重大。虽有耐荫相关基因被鉴定出来, 但仍有大量潜在基因等待挖掘 (表 1)。

6　总结与展望

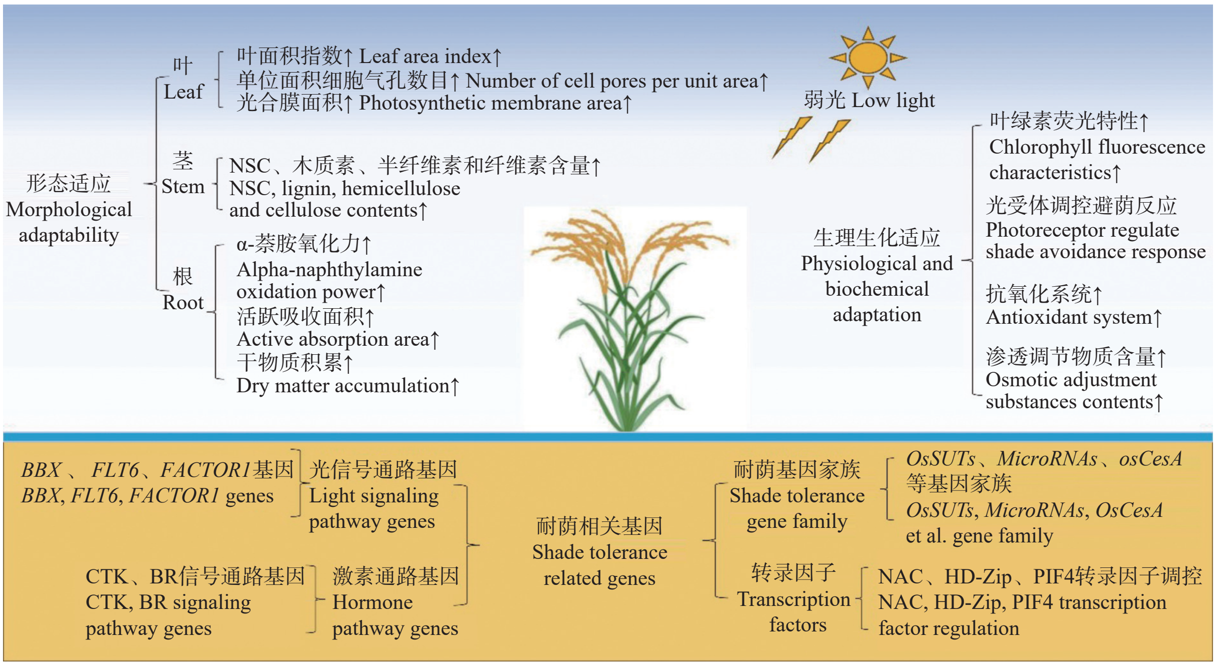
随着持续阴雨寡照天气的频发, 弱光胁迫对水稻产量及稻米品质的影响不容忽视, 选育耐荫水稻品种是保证粮食安全的重要任务。因此, 研究弱光胁迫对水稻形态、生理生化特征的影响及其分子适应机制对水稻高产稳产、优质生产至关重要。根系总吸收面积、根系活力和根系 α-萘胺氧化力、茎基部节间折断弯矩和断面模数、叶角开度、气孔密度和剑叶面积可作为水稻耐荫性选育的形态特征指标; 叶片实际光化学效率和电子传递速率、光化学猝灭系数、非光化学猝灭系数, 以及成熟期植株碳同位素分辨率可作为水稻耐荫性选育的生理特征指标; 脯氨酸含量、抗氧化酶的含量及活性可作为水稻耐荫性选育的生化特征指标。相关耐荫转录因子的超表达可提高水稻植株的耐荫性, 对 QTL 的精细定位有助于挖掘新的耐荫基因。因此, 完善水稻的耐荫响应机制和发现新的耐荫基因是保障全球粮食安全的主要根基 (图 2)。

目前, 有关水稻的耐荫性研究多侧重于弱光胁迫对水稻生长发育、产量和品质的影响, 而对其分子调控应答路径鲜有报道, 其分子响应机制还未得到详细阐明, 且目前对水稻是如何在蛋白质组学、代谢组学和多基因组学上的应答机制未形成体系[130], 这也是今后水稻耐荫性研究的热点方向。研究其分子调控机制, 将基因工程和作物遗传育种技术有机结合, 有助于我们挖掘水稻耐荫相关基因, 选

表 1　水稻耐荫基因表达及其调控方式

Table 1　Shade tolerance related genes and their modes of regulation

基因 Gene	编码蛋白 Coding protein	调控影响 Regulatory influence	调控方式 Control method	文献 Reference
耐荫反应相关基因 Shade tolerance genes				
RGA1	G蛋白α亚基 G protein alpha subunits	正向调控 Positively regulate	提高ATP产生效率 Improve ATP production efficiency	[92]
OsWRKY42	WRKY转录因子 WRKY transcription factor	正向调控 Positively regulate	提高防御相关基因表达 Increased expression of defense-related genes	[136]
MicroRNA	RNA结合蛋白HYL1 RNA binding protein HYL1	负向调控 Negatively regulate	降解HYL1, 激活沉默基因启动弱光反应 HYL1 was degraded and the silencing gene was activated to initiate shading response	[137]
籽粒形成相关基因 Genes related to seed formation				
OsSUT1	蔗糖转运蛋白 Ucrose transporter protein	正向调控 Positively regulate	促进蔗糖分子转运 Promote sucrose molecular transport	[123]
OsBT1	ADP-葡萄糖转运蛋白 ADP-glucose transporter protein	正向调控 Positively regulate	正调控籽粒形成 Positive regulation of seed formation	[138]
OsCIN3	细胞壁转化酶 Cell wall invertase	正向调控 Positively regulate	正调控蔗糖卸载 Positive regulation of sucrose unloading	[139]
植物激素相关基因 Plant hormone related genes				
OsGA20ox1	GA20氧化酶 GA20 oxidase	正向调控 Positively regulate	提高赤霉素含量 Increase gibberellin content	[140]
YUCCAs	YUCCA转录因子 YUCCA transcription factor	正向调控 Positively regulate	提高生长素(IAA)含量 Increase indole acetic acid content	[141]
光信号相关基因 Light signal related genes				
PHYA	phyA蛋白激酶 phyA protein kinase	负向调控 Negatively regulate	抑制油菜素内酯合成及信号转导 Inhibition of brassinolide synthesis and signal transduction	[126]
OsPIL1	PIL转录因子 PIL transcription factor	正向调控 Positively regulate	增加节间细胞大小, 促进节间伸长 Increase internode cell size and promote internode elongation	[142]
叶绿体合成相关基因 Chloroplast synthesis related genes				
OsCIpP6	Chla相关蛋白 Chla-related proteins	正向调控 Positively regulate	促进叶绿素a合成 Promote chlorophyll a synthesis	[143]
OsCAO1	Chlb相关蛋白 Chlb-related proteins	正向调控 Positively regulate	促进叶绿素b合成 Promote chlorophyll b synthesis	[144]
OsPORA	还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 NADPH	正向调控 Positively regulate	催化原叶绿素酸酯还原成叶绿素酸酯 Catalyze the reduction of protochlorophyllin ester to chlorophyllin ester	[145]



PIFs: 光敏色素互作因子; HD-Zip: 亮氨酸拉链蛋白转录因子; CTK: 细胞分裂素; BR: 油菜素甾醇; ↑: 增加; NSC: 非结构性碳水化合物。PIFs: phytochrome interacting factors; HD-Zip: homeodomain-leucine zipper protein; CTK: cytokini; BR: brassinosteroids; ↑: increase; NSC: non-structure carbohydrate.

图 2　水稻对弱光胁迫的响应机制

Fig. 2　Response mechanism of rice to low light stress

育耐荫水稻品种, 同时进一步完善栽培技术措施, 以期在实际生产中起指导作用, 为水稻高产、稳产、优质栽培、保障国家粮食安全提供理论依据和实践基础。

参考文献　References

[1] HORIE T. Global warming and rice production in Asia: Modeling, impact prediction and adaptation[J]. Proceedings of the Japan Academy Series B, Physical and Biological Sciences, 2019, 95(6): 211−245

[2] LONG S P, TAYLOR S H, BURGESS S J, et al. Into the shadows and back into sunlight: Photosynthesis in fluctuating light[J]. Annual Review of Plant Biology, 2022, 73: 617−648

[3] DENG F, WANG L, PU S L, et al. Shading stress increases chalkiness by postponing caryopsis development and disturbing starch characteristics of rice grains[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 263: 49−58

[4] CHEN H, LI Q P, ZENG Y L, et al. Effect of different shading materials on grain yield and quality of rice[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 9992

[5] 高玉麒, 陈培毅. 我国南方持续阴雨天的影响及其成因分析[J]. 科学技术创新, 2019(16): 12−13
GAO Y Q, CHEN P Y. Analysis on the influence and causes of continuous rainy days in South China[J]. Science and Technology Innovation, 2019(16): 12−13

[6] TIE X X, HUANG R J, DAI W T, et al. Effect of heavy haze and aerosol pollution on rice and wheat productions in China[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 29612

[7] 邓飞, 王丽, 姚雄, 等. 不同生育阶段遮阴对水稻籽粒充实和产量的影响[J]. 四川农业大学学报, 2009, 27(3): 265−269
DENG F, WANG L, YAO X, et al. Effects of different-growing-stage shading on rice grain-filling and yield[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2009, 27(3): 265−269

[8] SHANG L Y, LIU Z C, YE J Y, et al. Shading at the booting stage improved the grain quality of hybrid rice due to reduced spikelet production[J]. Agriculture, 2024, 14(3): 371

[9] DENG F, LI Q P, CHEN H, et al. Relationship between chalkiness and the structural and thermal properties of rice starch after shading during grain-filling stage[J]. Carbohydrate Polymers, 2021, 252: 117212

[10] 于海涛. 杂交水稻耐荫性研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2010
YU H T. Study on shade tolerance of hybrid rice[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2010

[11] FERNÁNDEZ-MILMANDA G L, BALLARÉ C L. Shade avoidance: expanding the color and hormone palette[J]. Trends in Plant Science, 2021, 26(5): 509−523

[12] HUANG S, MA Y, XU Y T, et al. Shade-induced RTFL/DVL peptides negatively regulate the shade response by directly interacting with BSKs in *Arabidopsis*[J]. Nature Communications, 2023, 14: 6898

[13] 杨东, 段留生, 谢华安, 等. 水稻幼苗生长对弱光胁迫的响应及相关分析[J]. 中国农学通报, 2011, 27(5): 70−79
YANG D, DUAN L S, XIE H A, et al. The response and correlation analysis of rice seedlings growth to low-light stress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27(5): 70−79

[14] 王丽, 邓飞, 郑军, 等. 水稻根系生长对弱光胁迫的响应[J]. 浙江大学学报 (农业与生命科学版), 2012, 38(6): 700−708
WANG L, DENG F, ZHENG J, et al. Response of root system growth to low-light stress in indica rice[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2012, 38(6): 700−708

[15] 张巫军, 段秀建, 姚雄, 等. 遮阴对重穗型杂交水稻茎秆形态特征和抗倒伏性的影响[J]. 中国稻米, 2020, 26(2): 9−13
ZHANG W J, DUAN X J, YAO X, et al. Effects of shading on stem morphological traits and lodging resistance in heavy type panicle of indica rice[J]. Chinese Rice, 2020, 26(2): 9−13

[16] 任万军, 杨文钰, 徐精文, 等. 始穗后弱光对不同基因型水稻叶片特性的影响[J]. 四川农业大学学报, 2002, 20(3): 205−208, 278
REN W J, YANG W Y, XU J W, et al. Impact of low-light stress on leaves characteristics of rice after heading[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2002, 20(3): 205−208, 278

[17] DASH D, PATTANAIK D, PANDA D, et al. Effect of low light stress on plant height, tiller number, panicle number, leaf area and yield of long duration rice (*Oryza sativa* L.) varieties[J]. International Journal of Environment and Climate Change, 2022, 12: 1177–1183

[18] SEKHAR S, PANDA D, KUMAR J, et al. Comparative transcriptome profiling of low light tolerant and sensitive rice varieties induced by low light stress at active tillering stage[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 5753

[19] 伍龙梅. 遮荫和外源调节物质对粳稻茎秆抗倒伏性的影响及其生理和分子机理[D]. 南京: 南京农业大学, 2017
WU L M. Effects of shading and exogenous regulators on lodging resistance of japonica rice stalks and their physiological and molecular mechanisms[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2017

[20] ZHU M C, LIN C H, JIANG Z R, et al. Uniconazole enhances lodging resistance by increasing structural carbohydrate and sclerenchyma cell wall thickness of Japonica rice (*Oryza sativa* L.) under shading stress[J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 206: 105145

[21] 卫星海. 遮荫对水稻不同品种动态光合作用的影响及其机理研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2018
WEI X H. Effects of shading on dynamic photosynthesis of different rice varieties and its mechanism[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2018

[22] 杨虎, 戈长水, 应武, 等. 遮荫对水稻冠层叶片 SPAD 值及光合、形态特性参数的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(3): 580−587
YANG H, GE C S, YING W, et al. Effect of shading on leaf SPAD values and the characteristics of photosynthesis and morphology of rice canopy[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2014, 20(3): 580−587

[23] 王丽. 穗后弱光胁迫对杂交稻稻米淀粉品质与产量形成的影响及其生理响应机制[D]. 雅安: 四川农业大学, 2016
WANG L. Rice starch quality and grain yield formations and physiological mechanism of hybrid rice to shading after heading[D]. Ya’an: Sichuan Agricultural University, 2016

[24] XIONG Z, DUN Z G, WANG Y C, et al. Effect of stomatal morphology on leaf photosynthetic induction under fluctuating light in rice[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 12: 754790

[25] 戈长水, 应武, 陈惠哲, 等. 遮荫对 2 个水稻品种叶片生理生态学特征的影响[J]. 浙江农业科学, 2012, 53(7): 927−931, 935
GE C S, YING W, CHEN H Z, et al. Effects of shading on physiological and ecological characteristics of leaves of two rice varieties[J]. Zhejiang Agricultural Sciences, 2012, 53(7): 927−931, 935

[26] 李霞, 刘友良, 焦德茂. 不同高产水稻品种叶片的荧光参数的日变化和光适应特性的关系[J]. 作物学报, 2002(2): 145−153
LI X, LIU Y L, JIAO D M. The relationship between diurnal variation of fluorescence parameters and characteristics of adaptation to light intensity in leaves of different rice (*Oryza sativa* L.) varieties with high yield[J]. Acta Agronomica Sinica, 2002(2): 145−153

[27] 刘奇华, 周学标, 杨连群, 等. 生育前期遮光对水稻灌浆期剑叶生理特性及籽粒生长的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(9): 2135−2141
LIU Q H, ZHOU X B, YANG L Q, et al. Effects of early growth stage shading on rice flag leaf physiological characters and grain growth at grain-filling stage[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(9): 2135−2141

[28] WANG Y, DING C, WANG S, et al. Transcriptomic analysis of field-grown rice in response to a shade stress[C]//Chinese Academy of Agricultural Sciences, Chinese Crop Society. Abstracts of the 7th International Congress. 2016: 2

[29] 任万军, 杨文钰, 徐精文, 等. 弱光对水稻籽粒生长及品质的影响[J]. 作物学报, 2003, 29(5): 785−790
REN W J, YANG W Y, XU J W, et al. Effect of low light on grains growth and quality in rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(5): 785−790

[30] 胡梅桦, 王明, 雷干农, 等. 抽穗扬花期温度对水稻产量和稻米品质的影响[J]. 湖南农业科学, 2023(5): 20−23
HU M H, WANG M, LEI G N, et al. Effect of temperature at heading and flowering stage on the yield and quality of rice[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2023(5): 20−23

[31] SONG S K, HE A B, ZHAO T C, et al. Effects of shading at different growth stages with various shading intensities on the grain yield and anthocyanin content of colored rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Field Crops Research, 2022, 283: 108555

[32] GOMMERS C M M, VISSER E J W, ST ONGE K R, et al. Shade tolerance: when growing tall is not an option[J]. Trends in Plant Science, 2013, 18(2): 65−71

[33] 陈铸峰, 田利金. 植物光合作用原初反应与电子传递调控[J]. 自然杂志, 2024, 46(1): 35−45
CHEN Z F, TIAN L J. Regulation of light harvesting and electron transfer process of plant photosynthesis[J]. Chinese Journal of Nature, 2024, 46(1): 35−45

[34] 姜楠. 遮光对北方粳稻产量和品质的形成及其生理机制的研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2013
JIANG N. Study on development of yield and quality and its physiological mechanism of japanca rice under shading in northern China[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural

University, 2013

[35] SAHA S, PURKAYASTHA S, NIMITHA K, et al. Rice (*Oryza sativa*) alleviates photosynthesis and yield loss by limiting specific leaf weight under low light intensity[J]. Functional Plant Biology: FPB, 2023, 50(4): 267−276

[36] WANG L, DENG F, REN W J. Shading tolerance in rice is related to better light harvesting and use efficiency and grain filling rate during grain filling period[J]. Field Crops Research, 2015, 180: 54−62

[37] 朱晓乔, 杨暮英, 杨云秀, 等. 矮秆水稻在间栽荫蔽环境中的光合响应分析[J/OL]. 分子植物育种, 2023: 1–11 (2023-07-12). http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230712.0956.002.html

ZHU X Q, YANG M Y, YANG Y X, et al. Photosynthetic response analysis of dwarf rice in intercropping shade environment[J/OL]. Molecular Plant Breeding, 2023: 1–11 (2023-07-12). http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230712.0956.002.html

[38] 朱莜芸. 弱光胁迫下钾肥运筹对水稻叶片光合特性及产量的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2023

ZHU Y Y. Effects of potassium management on leaf photosynthetic characteristics and grain yield of rice under shading stress[D]. Ya’an: Sichuan Agricultural University, 2023

[39] PANIGRAHY M, PANIGRAHI K C S, POLI Y, et al. Integrated expression analysis of small RNA, degradome and microarray reveals complex regulatory action of miRNA during prolonged shade in swarnaprabha rice[J]. Biology, 2022, 11(5): 798

[40] MU H, JIANG D, WOLLENWEBER B, et al. Long-term low radiation decreases leaf photosynthesis, photochemical efficiency and grain yield in winter wheat[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2010, 196(1): 38−47

[41] 牟会荣, 姜东, 戴廷波, 等. 遮荫对小麦旗叶光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2008, 41(2): 599−606

MOU H R, JIANG D, DAI T B, et al. Effect of shading on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characters in wheat flag leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(2): 599−606

[42] 马达鹏, 陶大云, 刘建昌. 本田期连续遮荫对不同叶色水稻品种光合特性的影响[J]. 耕作与栽培, 1990(4): 57−59, 50

MA D P, TAO D Y, LIU J C. Effects of continuous shading on photosynthetic characteristics of rice varieties with different leaf color during the paddy field[J]. Tillage and Cultivation, 1990(4): 57−59, 50

[43] 童平, 杨世民, 马均, 等. 不同水稻品种在不同光照条件下的光合特性及干物质积累[J]. 应用生态学报, 2008, 19(3): 505−511

TONG P, YANG S M, MA J, et al. Photosynthetic characteristics and dry matter accumulation of hybrid rice varieties under different light conditions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(3): 505−511

[44] HILL R, BENDALL F. Function of the two cytochrome components in chloroplasts: A working hypothesis[J]. Nature, 1960, 186: 136−137

[45] YUAN X Y, ZHANG L G, HUANG L, et al. Photosynthetic and physiological responses of foxtail millet (*Setaria italica* L.) to low-light stress during grain-filling stage[J]. Photosynthetica, 2017, 55(3): 491−500

[46] 薛娴, 许会敏, 吴鸿洋, 等. 植物光合作用循环电子传递的研究进展[J]. 植物生理学报, 2017, 53(2): 145−158

XUE X, XU H M, WU H Y, et al. Research progress of cyclic electron transport in plant photosynthesis[J]. Plant Physiology Journal, 2017, 53(2): 145−158

[47] REN M F, LIU S Z, TANG C Z, et al. Photomorphogenesis and photosynthetic traits changes in rice seedlings responding to red and blue light[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(14): 11333

[48] HARLEY P C, LORETO F, DI MARCO G, et al. Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO_2 flux by analysis of the response of photosynthesis to CO_2[J]. Plant Physiology, 1992, 98(4): 1429−1436

[49] SUDO E, MAKINO A, MAE T. Differences between rice and wheat in ribulose-1,5-bisphosphate regeneration capacity per unit of leaf-N content[J]. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(2): 255–263

[50] BEENA R, PRAVEENKUMAR V P, VIGHNESWARAN V, et al. Phenotyping for root traits and carbon isotope discrimination in rice genotypes of *Kerala*[J]. ORYZA-an International Journal on Rice, 2017, 54(3): 282

[51] KRISHNA JAGADISH S V. Heat stress during flowering in cereals—effects and adaptation strategies[J]. The New Phytologist, 2020, 226(6): 1567−1572

[52] CECCHETTI V, ALTAMURA M M, FALASCA G, et al. Auxin regulates *Arabidopsis* anther dehiscence, pollen maturation, and filament elongation[J]. The Plant Cell, 2008, 20(7): 1760−1774

[53] DRESSELHAUS T, FRANKLIN-TONG N. Male-female crosstalk during pollen germination, tube growth and guidance, and double fertilization[J]. Molecular Plant, 2013, 6(4): 1018−1036

[54] WANG Y, LU Y Y, CHANG Z Y, et al. Transcriptomic analysis of field-grown rice (*Oryza sativa* L.) reveals responses to shade stress in reproductive stage[J]. Plant Growth Regulation, 2018, 84(3): 583−592

[55] 王方. 研究发现弱光胁迫影响水稻受精结实[N]. 中国科学报, 2021-10-12

WANG F. It was found that low light stress affected fertilization and fruiting of rice[N]. Science Times, 2021-10-12

[56] KOBATA T, ISHI H, IWASAKI H. A reduction in spikelet number and fertility causes yield vulnerability in high-yielding rice[J]. Agronomy Journal, 2017, 109(1): 175−184

[57] DENG F, ZENG Y L, LI Q P, et al. Decreased anther dehiscence contributes to a lower fertilization rate of rice subjected to shading stress[J]. Field Crops Research, 2021, 273: 108291

[58] SALVI P, AGARRWAL R, KAJAL, et al. Sugar transporters and their molecular tradeoffs during abiotic stress responses in plants[J]. Physiologia Plantarum, 2022, 174(2): e13652

[59] JEENA G S, KUMAR S, SHUKLA R K. Structure, evolution

and diverse physiological roles of SWEET sugar transporters in plants[J]. Plant Molecular Biology, 2019, 100(4): 351−365

[60] JULIUS B T, LEACH K A, TRAN T M, et al. Sugar transporters in plants: New insights and discoveries[J]. Plant & Cell Physiology, 2017, 58(9): 1442−1460

[61] WU Y F, LEE S K, YOO Y, et al. Rice transcription factor OsDOF11 modulates sugar transport by promoting expression of sucrose transporter and *SWEET* genes[J]. Molecular Plant, 2018, 11(6): 833−845

[62] 李应秋. 水稻灌浆结实期高温影响不同 Wx 等位基因表达及机制研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2020

LI Y Q. Effects of high temperature on the expression of different Wx alleles during grain filling in rice[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2020

[63] 李天, 大杉立, 山岸徹, 等. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒淀粉积累及相关酶活性的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(6): 545−550

LI T, OHSUGI R, YAMAGISHI T, et al. Effects of weak light on rice starch accumulation and starch synthesis enzyme activities at grain filling stage[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2005, 19(6): 545−550

[64] ZHANG L, REN Y L, LU B Y, et al. FLOURY ENDOSPERM7 encodes a regulator of starch synthesis and amyloplast development essential for peripheral endosperm development in rice[J]. Journal of Experimental Botany, 2016, 67(3): 633−647

[65] 成臣, 曾勇军, 程慧煌, 等. 齐穗至乳熟期不同温度对水稻南粳 9108 籽粒激素含量、淀粉积累及其合成关键酶活性的影响[J]. 中国水稻科学, 2019, 33(1): 57−67

CHENG C, ZENG Y J, CHENG H H, et al. Effects of different temperature from full heading to milking on grain filling stage on grain hormones concentrations, activities of enzymes involved in starch synthesis and accumulation in rice Nanjing 9108[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2019, 33(1): 57−67

[66] LI Q P, DENG F, ZENG Y L, et al. Low light stress increases chalkiness by disturbing starch synthesis and grain filling of rice[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(16): 9153

[67] 张诚信. 灌浆结实期低温弱光复合胁迫对水稻产量和品质的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2020

ZHANG C X. Combined effects of low temperature and weak light at grain-filling stage on rice yield and grain quality[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2020

[68] 吴岳轩, 吴振球. 杂交稻根系代谢活性与叶片衰老进程相关研究[J]. 杂交水稻, 1992(6): 36−39

WU Y X, WU Z Q. A study on the correlation between root metabolic activity and leaf senescing process of hybrid rice[J]. China Industrial Economics, 1992(6): 36−39

[69] 张瑛, 李浩, 张雨萱, 等. 水稻氯酸钾抗性与硝酸还原酶 NR、亚硝酸还原酶 NIR 的关联性研究[J]. 中国农学通报, 2019, 35(14): 1−7

ZHANG Y, LI H, ZHANG Y X, et al. Study on the correlation between chlorate resistance and nitrate reductase (NR), nitrite reductase (NIR) of *Oryza sativa*[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2019, 35(14): 1−7

[70] 景娜, 高玉红, 张巧霞, 等. 氮肥运筹对旱地胡麻氮代谢及氮肥利用的调控效应[J]. 中国油料作物学报, 2024, 46(1): 143−154

JING N, GAO Y H, ZHANG Q X, et al. Effect of nitrogen fertilizer application on N metabolism and utilization of oilseed flax in dryland[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2024, 46(1): 143−154

[71] 刘佳. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒氮代谢关键酶活性及营养品质的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010

LIU J. Effects of low light on key enzymes activities of nitrogen metabolism and nutritional quality in rice during grain-filling stage[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2010

[72] 任万军, 杨文钰, 张国珍, 等. 弱光对杂交稻氮素积累、分配与子粒蛋白质含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(3): 288−293

REN W J, YANG W Y, ZHANG G Z, et al. Effect of low-light stress on nitrogen accumulation, distribution and grains protein content of Indica hybrid[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2003, 9(3): 288−293

[73] ALI S, BALOCH A M. Overview of sustainable plant growth and differentiation and the role of hormones in controlling growth and development of plants under various stresses[J]. Recent Patents on Food, Nutrition & Agriculture, 2020, 11(2): 105–114

[74] RAGHU N, VIJI M, SIMHI SAMYUKTA S M. Shade avoidance syndrome: A colour ratio regulated growth[J]. Asian Journal of Soil Science and Plant Nutrition, 2024, 10(1): 429–436

[75] 杨世民. 杂交水稻对生态环境和弱光胁迫的适应性研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2011

YANG S M. Study on the adaptability of ecological environment and low light stress of hybrid rice[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2011

[76] 张婧宇. 拔节期弱光对粳稻茎秆抗倒性的影响及其生理机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2021

ZHANG J Y. Effect of low light at jointing stage on lodging resistance of japonica rice stem and its physiological mechanism[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2021

[77] LV B S, YAN Z W, TIAN H Y, et al. Local auxin biosynthesis mediates plant growth and development[J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(1): 6−9

[78] PIERIK R, DJAKOVIC-PETROVIC T, KEUSKAMP D H, et al. Auxin and ethylene regulate elongation responses to neighbor proximity signals independent of gibberellin and della proteins in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2009, 149(4): 1701−1712

[79] KOZUKA T, KOBAYASHI J, HORIGUCHI G, et al. Involvement of auxin and brassinosteroid in the regulation of petiole elongation under the shade[J]. Plant Physiology, 2010, 153(4): 1608−1618

[80] DE LUCAS M, DAVIÈRE J M, RODRÍGUEZ-FALCÓN M, et al. A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation[J]. Nature, 2008, 451: 480−484

[81] YAMBURENKO M V, KIEBER J J, SCHALLER G E.

Dynamic patterns of expression for genes regulating cytokinin metabolism and signaling during rice inflorescence development[J]. PLoS One, 2017, 12(4): e0176060

[82] DONG H J, ZHAO H, LI S L, et al. Genome-wide association studies reveal that members of bHLH subfamily 16 share a conserved function in regulating flag leaf angle in rice (*Oryza sativa*)[J]. PLoS Genetics, 2018, 14(4): e1007323

[83] PENG H, PHUNG J, ZHAI Y, et al. Self-transcriptional repression of the *Arabidopsis* NAC transcription factor ATAF2 and its genetic interaction with phytochrome A in modulating seedling photomorphogenesis[J]. Planta, 2020, 252(4): 48

[84] SUN W, XIAO H X, LU X B, et al. The rice phytochrome genes, *PHYA* and *PHYB*, have synergistic effects on anther development and pollen viability[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 6439

[85] 李毓, 庄伟建, 王乃元, 等. 抑制水稻隐花色素基因 *OsCRY1a* 表达对水稻农艺性状的影响[J]. 中国水稻科学, 2011, 25(6): 575−579
LI Y, ZHUANG W J, WANG N Y, et al. Effects of suppressing *OsCRY1a* gene expression on rice agronomic traits[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2011, 25(6): 575−579

[86] 景艺峰, 赵淑靓, 刘青青, 等. 蓝光受体 ZTLs 家族调控植物光周期途径研究进展[J]. 核农学报, 2018, 32(7): 1349−1357
JING Y F, ZHAO S L, LIU Q Q, et al. Research advances of in the regulation of the blue light receptor ZTLs in plant photoperiodic pathway[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2018, 32(7): 1349−1357

[87] FORNARA F, PANIGRAHI K C S, GISSOT L, et al. *Arabidopsis* DOF transcription factors act redundantly to reduce CONSTANS expression and are essential for a photoperiodic flowering response[J]. Developmental Cell, 2009, 17(1): 75−86

[88] MØLLER I M, JENSEN P E, HANSSON A. Oxidative modifications to cellular components in plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2007, 58: 459−481

[89] WANG X P, LIU H L, YU F L, et al. Differential activity of the antioxidant defense system and alterations in the accumulation of osmolyte and reactive oxygen species under drought stress and recovery in rice (*Oryza sativa* L.) tillering[J]. Scientific Reports, 2019, 9: 8543

[90] DASH D, PATTNAIK D, PANDA D, et al. Effect of low light stress on leaf chlorophyll a, b, a+b, a/b, catalse, peroxidase, SOD and yield of long duration rice varieties (*Oryza sativa* L.)[J]. International Journal of Plant & Soil Science, 2022: 184–193

[91] 张怡. 水稻 *OsAPX2* 抗坏血酸过氧化物酶基因功能及抗逆性分析[D]. 北京: 中国农业科学院, 2011
ZHANG Y. Functional and stress tolerance analysis of rice *OsAPX2* gene[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2011

[92] 李沪波. *RGA1* 对水稻弱光耐受性的调控机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2023
LI H B. Study on the mechanism underlying the regulation of low-light tolerance by *RGA1* in rice[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2023

[93] HASANUZZAMAN M, BHUYAN M H M B, ANEE T I, et al. Regulation of ascorbate-glutathione pathway in mitigating oxidative damage in plants under abiotic stress[J]. Antioxidants, 2019, 8(9): 384

[94] REN M F, LIU S Z, MAO G L, et al. Simultaneous application of red and blue light regulate carbon and nitrogen metabolism, induces antioxidant defense system and promote growth in rice seedlings under low light stress[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(13): 10706

[95] 朱萍, 杨世民, 马均, 等. 遮光对杂交水稻组合生育后期光合特性和产量的影响[J]. 作物学报, 2008, 34(11): 2003−2009
ZHU P, YANG S M, MA J, et al. Effect of shading on the photosynthetic characteristics and yield at later growth stage of hybrid rice combination[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(11): 2003−2009

[96] HAYAT S, HAYAT Q, ALYEMENI M N, et al. Role of proline under changing environments: A review[J]. Plant Signaling & Behavior, 2012, 7(11): 1456−1466

[97] 徐智军. 水稻脯氨酸转运蛋白家族基因分析与功能研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2019
XU Z J. Identification and functional analyses of genes encoding proline transporters in rice (*Oryza sativa* L.)[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2019

[98] 刘利, 王丽, 邓飞, 等. 遮荫对不同杂交稻组合叶片渗透调节物质含量及保护酶活性的影响[J]. 中国水稻科学, 2012, 26(5): 569−575
LIU L, WANG L, DENG F, et al. Osmotic regulation substance contents and activities of protective enzymes in leaves of different hybrid rice combinations as affected by shading[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2012, 26(5): 569−575

[99] 李林, 姚永康, 刘敏华, 等. 水稻开花灌浆期阴天影响产量构成的光质环境分析[J]. 江苏农业学报, 1997(3): 12−15
LI L, YAO Y K, LIU M H, et al. Analysis of the environment of light quality for the effects of cloudy days on rice yield formation during flowering-filling period[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 1997(3): 12−15

[100] 刘博, 韩勇, 解文孝, 等. 灌浆结实期弱光对水稻产量、生理及品质的影响[J]. 中国稻米, 2008, 14(5): 36−40
LIU B, HAN Y, XIE W X, et al. Influence of low light on rice yield, physiology and grain quality in grain filling stage[J]. China Rice, 2008, 14(5): 36−40

[101] 方笑堃, 陈志炜, 程兆康, 等. 太阳辐射减弱对水稻光合生理特性和中微量元素积累的影响[J]. 应用生态学报, 2021, 32(4): 1345−1351
FANG X K, CHEN Z W, CHENG Z K, et al. Effects of reduced solar radiation on photosynthetic physiological characteristics and accumulation of secondary and micro elements in paddy rice[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(4): 1345−1351

[102] LEE S, SON E, HONG C, et al. Growth and yield under low solar radiation during the reproductive growth stages of rice plants[J]. Korean Journal of Crop Science, 2016, 61(2): 87−91

[103] 李冲, 王学春, 杨国涛, 等. 杂交水稻产量及稻米品质对弱

光胁迫的响应[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28(6): 1415−1421
LI C, WANG X C, YANG G T, et al. Response of the grain yield and quality of hybrid rice to weak light stress[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental, 2022, 28(6): 1415−1421

[104] LI Q P, DENG F, CHEN H, et al. Shading decreases rice yield by impeding grain-filling progress after heading[J]. Agronomy Journal, 2020, 112(5): 4018−4030

[105] 周星, 李博, 朱莜芸, 等. 齐穗后弱光胁迫对杂交籼稻节间非结构性碳水化合物积累转运的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2022, 30(10): 1610−1619
ZHOU X, LI B, ZHU Y Y, et al. Effects of shading stress after heading on the accumulation and remobilization characteristics of non-structural carbohydrates in internodes of indica hybrid rice[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(10): 1610−1619

[106] CARMO-SILVA A E, SALVUCCI M E. The regulatory properties of Rubisco activate differ among species and affect photosynthetic induction during light transitions[J]. Plant Physiology, 2013, 161(4): 1645−1655

[107] CHOI W J, LEE M S, CHOI J E, et al. How do weather extremes affect rice productivity in a changing climate? An answer to episodic lack of sunshine[J]. Global Change Biology, 2013, 19(4): 1300−1310

[108] LI G H, PAN J F, CUI K H, et al. Limitation of unloading in the developing grains is a possible cause responsible for low stem non-structural carbohydrate translocation and poor grain yield formation in rice through verification of recombinant inbred lines[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1369

[109] 陶钰, 姚宇, 王坤庭, 等. 穗肥氮素用量与结实期遮光复合作用对常规粳稻品质的影响[J]. 作物学报, 2022, 48(7): 1730−1745
TAO Y, YAO Y, WANG K T, et al. Combined effects of panicle nitrogen fertilizer amount and shading during grain filling period on grain quality of conventional Japonica rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2022, 48(7): 1730−1745

[110] SHANG C, HARRISON M T, DENG J, et al. Greater propensity to photosynthesize enables superior grain quality of indica-japonica hybrid rice under shading[J]. Agronomy, 2023, 13(2): 535

[111] WEI H Y, ZHU Y, QIU S, et al. Combined effect of shading time and nitrogen level on grain filling and grain quality in japonica super rice[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(11): 2405−2417

[112] KIM K Y, KO J C, SHIN W C, et al. Effect of low radiation during grain filling stage on rice yield and grain quality[J]. Korean Journal of Crop Science, 2014, 59(2): 174−180

[113] 袁继超, 丁志勇, 赵超, 等. 高海拔地区水稻遮光、剪叶和疏花对米质影响的研究[J]. 作物学报, 2005, 31(11): 1429−1436
YUAN J C, DING Z Y, ZHAO C, et al. Effects of sunshine-shading, leaf-cutting and spikelet-removing on yield and quality of rice in the high altitude region[J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(11): 1429−1436

[114] 徐富贤, 郑家奎, 朱永川, 等. 川东南杂交中稻超稀栽培对稻米整精米率和垩白粒率的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(5): 686−691
XU F X, ZHENG J K, ZHU Y C, et al. Effect of super sparse cultivation on head milled rice percentage and chalkiness in hybrid rice varieties in the eastern and southern districts of Sichuan Province[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2004, 28(5): 686−691

[115] XI M, WU W G, XU Y Z, et al. Grain chalkiness traits is affected by the synthesis and dynamic accumulation of the storage protein in rice[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2021, 101(14): 6125−6133

[116] 金军, 徐大勇, 蔡一霞, 等. 施氮量对水稻主要米质性状及RVA 谱特征参数的影响[J]. 作物学报, 2004, 30(2): 154−158
JIN J, XU D Y, CAI Y X, et al. Effect of N-fertilizer on main quality characters of rice and RVA profile parameters[J]. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(2): 154−158

[117] 王亚江, 颜希亭, 孟天瑶, 等. 抽穗前后遮光对超级粳稻产量形成的影响[J]. 中国稻米, 2014, 20(5): 18−21
WANG Y J, YAN X T, MENG T Y, et al. Effects of shading before and after heading on yield formation of super Japonica rice[J]. China Rice, 2014, 20(5): 18−21

[118] 霍晓玲, 黄云, 邓飞, 等. 弱光胁迫对不同基因型水稻稻米淀粉 RVA 谱特征值及直链淀粉含量的影响[J]. 中国水稻科学, 2011, 25(6): 685−688
HUO X L, HUANG Y, DENG F, et al. Effects of low-light stress on RVA profile characteristics and amylose content of different rice genotypes[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2011, 25(6): 685−688

[119] WEI H, GE J, ZHANG X, et al. Decreased panicle N application alleviates the negative effects of shading on rice grain yield and grain quality[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2023, 22(7): 2041−2053

[120] 龚波. 水稻淀粉精细结构决定其热力学性质和消化特性[D]. 扬州: 扬州大学, 2020
GONG B. Rice starch molecular fine structure determines its thermal and digestive properties[D]. Yangzhou: Yangzhou University, 2020

[121] 赵春芳, 岳红亮, 黄双杰, 等. 南粳系列水稻品种的食味品质与稻米理化特性[J]. 中国农业科学, 2019, 52(5): 909−920
ZHAO C F, YUE H L, HUANG S J, et al. Eating quality and physicochemical properties in Nanjing rice varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(5): 909−920

[122] 韩义胜, 严小微, 唐清杰, 等. 利用药用野生稻培育耐光氧化和耐荫水稻新种质的研究[J]. 广东农业科学, 2014, 41(8): 22−25
HAN Y S, YAN X W, TANG Q J, et al. Study on breeding of new rice germplasm with photooxidation and shade tolerance by using *Oryza officinalis*[J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2014, 41(8): 22−25

[123] 徐汝聪, 李丹丹, 吕东, 等. 水稻 *OsSUTs* 基因对弱光胁迫的应答分析[J]. 分子植物育种, 2021, 19(3): 697−704
XU R C, LI D D, LYU D, et al. Analysis of rice *OsSUTs* gene response to low light stress[J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(3): 697−704

[124] SUNKAR R, LI Y F, JAGADEESWARAN G. Functions of

microRNAs in plant stress responses[J]. Trends in Plant Science, 2012, 17(4): 196−203

[125] SHRIRAM V, KUMAR V, DEVARUMATH R M, et al. *MicroRNAs* As potential targets for abiotic stress tolerance in plants[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 817

[126] PANIGRAHI S, PANIGRAHY M, KARIALI E, et al. *MicroRNAs* modulate ethylene induced retrograde signal for rice endosperm starch biosynthesis by default expression of transcriptome[J]. Scientific Reports, 2021, 11: 5573

[127] WANG Q, CHEN H W, ZHU L, et al. *WSL214* negatively regulates ROS accumulation and pathogen defense response in rice[J]. Plant Cell Reports, 2023, 42(2): 449−460

[128] 王培亮, 尹刘翻, 俞瑜. 水稻染色质重塑因子 *OsINO80* 通过调节植物激素水平参与避荫反应[J]. 复旦学报 (自然科学版), 2022, 61(3): 260−269

WANG P L, YIN L F, YU Y. Chromatin remodeling factor *OsINO80* regulates shade avoidance by affecting phytohormone levels in rice[J]. Journal of Fudan University (Natural Science), 2022, 61(3): 260−269

[129] LIU Y X, PAN T, TANG Y Y, et al. Proteomic analysis of rice subjected to low light stress and overexpression of *OsGAPB* increases the stress tolerance[J]. Rice, 2020, 13(1): 30

[130] CASTILLON A, SHEN H, HUQ E. Phytochrome interacting factors: Central players in phytochrome-mediated light signaling networks[J]. Trends in Plant Science, 2007, 12(11): 514−521

[131] JIA Y B, KONG X P, HU K Q, et al. PIFs coordinate shade avoidance by inhibiting auxin repressor ARF18 and metabolic regulator QQS[J]. The New Phytologist, 2020, 228(2): 609−621

[132] 李莉. 水稻 *OsPIL15* 基因的表达模式及其在水稻生长发育中的作用[D]. 新乡: 河南师范大学, 2012

LI L. The expression mode of *OsPIL15* gene and the function in rice[D]. Xinxiang: Henan Normal University, 2012

[133] XIE Y R, LIU Y, WANG H, et al. Phytochrome-interacting factors directly suppress MIR156 expression to enhance shade-avoidance syndrome in *Arabidopsis*[J]. Nature Communications, 2017, 8: 348

[134] JIANG Y P, YANG C W, HUANG S, et al. The ELF3-PIF7 interaction mediates the circadian gating of the shade response in *Arabidopsis*[J]. iScience, 2019, 22: 288−298

[135] 王学春, 赵祥, 赵长坤, 等. 四川常用杂交水稻对弱光胁迫的响应差异及其评价体系构建[J]. 云南大学学报 (自然科学版), 2021, 43(2): 386−394

WANG X C, ZHAO X, ZHAO C K, et al. The response difference of different hybrid rice to the low light stress and the construction of evaluation system for low light tolerant rice breeding in Sichuan Province[J]. Journal of Yunnan University: Natural Sciences Edition, 2021, 43(2): 386−394

[136] HAN M, KIM C Y, LEE J, et al. *OsWRKY42* represses *OsMT1d* and induces reactive oxygen species and leaf senescence in rice[J]. Molecules and Cells, 2014, 37(7): 532−539

[137] ACHKAR N P, CHO S K, POULSEN C, et al. A quick HYL1-dependent reactivation of *microRNA* production is required for a proper developmental response after extended periods of light deprivation[J]. Developmental Cell, 2018, 46(2): 236–247

[138] LI S F, WEI X J, REN Y L, et al. *OsBT1* encodes an ADP-glucose transporter involved in starch synthesis and compound granule formation in rice endosperm[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 40124

[139] 苏军, 林美坤, 杜琳, 等. 利用 TAC 系统构建多个光合同化物运输蛋白基因转化载体和水稻的遗传转化[J]. 福建农业学报, 2010, 25(1): 1−7

SU J, LIN M K, DU L, et al. Application of multigene expression vector containing transformation-competent artificial chromosome and agrobacterium-mediated transformation for studying their effects on rice[J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2010, 25(1): 1−7

[140] SAGEHASHI Y, YASUDA H, HOJO Y, et al. Effect of phytohormones on seedling vigor of rice under cold conditions[J]. Japanese Journal of Crop Science, 2017, 86(4): 367−374

[141] MÜLLER-MOULÉ P, NOZUE K, PYTLAK M L, et al. *YUCCA* auxin biosynthetic genes are required for *Arabidopsis* shade avoidance[J]. Peer J, 2016, 4: e2574

[142] SAKURABA Y, KIM E Y, HAN S H, et al. Rice phytochrome-interacting factor-like1 (*OsPIL1*) is involved in the promotion of chlorophyll biosynthesis through feed-forward regulatory loops[J]. Journal of Experimental Botany, 2017, 68(15): 4103−4114

[143] 龚蒙萌, 宋书锋, 邱牡丹, 等. 水稻叶色基因 *OsClpP6* 的功能研究 [J/OL]. 中国水稻科学, 2024: 1–14. https://link.cnki.net/urlid/33.1146.s.20240408.1924.010

GONG M M, SONG S F, QIU M D, et al. Functional studies on the rice leaf color gene *OsClpP6*[J/OL]. Chinese Journal of Rice Science, 2024: 1–14. https://link.cnki.net/urlid/33.1146.s.20240408.1924.010

[144] LEE S, KIM J H, YOO E S, et al. Differential regulation of chlorophyll a oxygenase genes in rice[J]. Plant Molecular Biology, 2005, 57(6): 805−818

[145] SAKURABA Y, RAHMAN M L, CHO S H, et al. The rice faded green leaf locus encodes protochlorophyllide oxidoreductase B and is essential for chlorophyll synthesis under high light conditions[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2013, 74(1): 122−133