

关于植物各种光温反应现象的统一模型

严 威 凯

(西北农业大学农学系, 陕西杨陵·712100)

摘 要 本文提出了一个统一的植物光温反应理论模型。它把植物的各种光温反应现象, 包括短日植物的光温反应与长日植物的光温反应, 定性的光温反应与定量的光温反应, 光周期反应与温度反应, 以及温度反应中的低温反应(包括春化反应)与积温反应等统一了起来。应用这一模型可对小麦生长发育中常见的各种光温反应现象和水稻光敏不育系的低温可育现象作出统一的解释。

关键词 光周期现象; 春化; 小麦; 雄性不育 / 光敏不育性; 植物光温反应 作物

中图分类号 S311; S330; S314

植物的光温反应, 一曰重要, 二曰复杂。首先, 它是植物界极为普遍的现象, 对植物的适应性、生育期和丰产性都具有根本性的影响, 因而一直是植物生理学、生态学、育种学及栽培学的重要研究课题或密切关注的内容。同时它又是极为复杂的现象, 这不仅在于不同种植物存在着不同类型的光温反应, 而且同种植物内部的不同基因型, 同一基因型的不同发育阶段, 也存在着不同类型的光温反应; 甚至同一发育阶段的光温反应, 也有多种表现形式。如此纷繁复杂的植物光温反应现象, 其中有没有共同的规律? 能不能用一个模型统一起来? 这正是本文所要讨论的问题。

本文目的是: (1)提出一个统一的植物光温反应理论模型; (2)据此对小麦生长发育中的若干光温反应现象, 以及水稻光敏不育系的低温可育现象作出统一的解释。

1 植物光温反应的一般规律

1.1 Wallace 对植物光温反应的概括

Wallace⁽¹⁾对菜豆、豌豆、绿豆、水稻、大麦、马铃薯等多种作物播种至开花天数的光、温调控研究作了广泛的评述, 并抽象出了一些共同的规律, 归纳起来有以下几点:

1)植物的生长发育总是与一定的光温组合相联系的。当给特定的植物基因型以各种可能的光温组合条件时, 必定有一个光温组合使该基因型播种至开花的天数最少。他把这一光温组合中的光周期和温度分别称为该基因型的开花最适光周期和最适温度, 把该基因型在这一光温组合之下的至开花天数称为其开花基础天数。实际光周期相对于最适光周期的任何偏离, 都会导致开花延迟; 偏离越大, 延迟越甚。

2)在任一光周期之下, 必有一个使至开花天数最少的温度, 称之为表观最适温度。实际温度相对于表观最适温度的任何偏离都会延迟开花; 同样, 偏离越大, 延迟越甚。

3) 不同光周期下具有不同的表现最适温度。实际光周期越接近最适光周期, 表现最适温度越高; 越偏离最适光周期, 表现最适温度越低。最适光周期之下的表现最适温度(即最适温度)总是高于其他光周期下的表现最适温度。

Wallace 对包括短日植物和长日植物在内的上述概括及有关概念, 为建立一个统一的植物光温反应模型奠定了基础。

1.2 统一的植物光温反应模型

作者对有关研究资料^[1,2]进行分析后, 发现对植物光温反应的一般规律还可以作出进一步的归纳:

1) 在一定光周期下, 植物至开花天数对温度的反应呈近似抛物线形式, 因此至开花天数(D)与温度(t)的关系可用抛物线的一般形式加以描述:

$$D = a + b(t - T)^2 \quad (1)$$

2) 改变光周期, 抛物线诸参数将随之改变: 当光周期趋近最适光周期时, 抛物线极点高度(a , 表现基础天数)降低, 极点位置(T , 表现最适温度)后移, 抛物线陡度(b , 表现温度敏感系数)变小。

3) 在一定温度下, 至开花天数对光周期的反应也呈近似抛物线形式。因此, 式(1)中诸参数又可以表示为光周期的二次函数:

$$\left. \begin{aligned} a &= a_0 + c_1(p - P_0)^2 \\ b &= b_0 + c_2(p - P_0)^2 \\ T &= T_0 - c_3(p - P_0)^2 \end{aligned} \right\} \quad (2)$$

这样, 式(1)与式(2)就构成了植物光温反应统一论的基本模型。它把至开花天数分解为 2 个环境因子和 5 种遗传组分:

环境因子: p ——光周期; t ——温度。

遗传组分: P_0 ——最适光周期; T_0 ——最适温度; a_0 ——基础天数; b_0 ——温度敏感系数; c_1, c_2, c_3 ——光周期敏感系数。

显然, 当 $p = P_0$ 时, 式(1)将变为

$$D = a_0 + b_0(t - T_0)^2 \quad (3)$$

当 $p = P_0, t = T_0$ 时, 式(1)将变为

$$D = a_0 \quad (4)$$

1.3 模型所体现的统一性

1.3.1 遗传型与环境的统一 显而易见, 式(1)与式(2)诸方程都包含了“表现型 = 基因型 × 环境”的逻辑结构, 体现了遗传型与环境相统一的哲学思想。

1.3.2 光周期反应与温度反应的统一 式(1)温度反应曲线各参数 a, b 和 T 中, 均隐含着遗传型对特定光周期的反应(式(2)), 体现了温度反应与光周期反应不可分割的联系。

1.3.3 光温反应中质与量的统一 模型描述的是生育天数对环境因子的量的反应。对于光温较敏感的类型而言, 光温条件越不适合, 发育越慢, 这是数量的变化; 当

被迫缓慢发育的植物体遇到极端条件时, 生长发育便告中断, 因而表现出质的差异。可见质的光温反应不过是量的光温反应在特殊条件下的特殊表现形式。

1.3.4 低温反应与积温反应的统一 式(1)表明, 在一定光周期下, 当实际温度低于表观最适温度时($t < T$), 提高温度将会促进发育, 这就是通常所说的“积温反应”(称为升温反应更为确切); 反之, 当实际温度高于表观最适温度时($t > T$), 降低温度有利于促进发育, 这就是通常所说的“低温反应”(称为降温反应更为确切)。不言而喻, 通常意义上的春化反应正是一种降温反应。可见春化反应与积温反应在表观最适温度的概念下实现了统一。可以推断, 即使春化阶段, 在一定条件下也可能表现积温效应; 即使通常表现积温效应的阶段, 在一定条件下也可能表现降温效应。需要再三强调的是, 无论降温反应, 还是升温反应, 都不是单纯的温度反应, 而是寓光、温于一体的光温反应。

1.3.5 长日反应与短日反应的统一 长日植物的典型特征是其发育为长日促进, 为短日延迟; 短日植物则相反。而在自然条件下, 长日植物所经受的光周期通常短于其最适光周期, 短日植物所经受的光周期通常长于其最适光周期。因此, 当 $p < P_0$ 时, 模式适合于长日植物; 当 $p > P_0$ 时, 模式适合于短日植物。可以推断, 短日植物在一定光周期范围内也可能表现“长日效应”; 长日植物在一定光周期范围内也可能表现“短日效应”(如果其最适光周期不是 24 小时的话)。

本模型是针对植物至开花天数的资料提出的, 但对“ D ”重新定义后, 也可适用于特定生长发育阶段或光温反应过程。

2 对小麦若干光温反应现象的解释

2.1 低温春化现象

春播和周年播种是研究小麦光温反应特性的基本方法之一。一些品种在春播时可以顺利抽穗, 称为春性品种; 另一些品种春播时不能顺利抽穗, 称为冬性品种。冬性品种萌发种子经过一定时间的低温处理之后再行春播, 便可以顺利抽穗, 这就是通常所说的春化现象。从本模式的角度, 冬春品种在春化阶段上最可靠的差异就是: 1) 冬性品种春化阶段的基础天数较多; 2) 冬性品种春化阶段(在一定光周期下)的发育适温较低。苗圃等⁽³⁾对不同小麦品种的萌发种子在 $0 \sim 2^\circ\text{C}$ 下进行了一定天数的低温暗处理, 然后播种于 $15 \sim 30^\circ\text{C}$ 的昼夜光照条件下, 记载出苗至抽穗的天数。结果显示, 冬性品种的苗穗期天数随低温暗处理的增多而减少。但是, 其萌发至抽穗的天数(低温暗处理天数与苗穗期天数之和)却有随低温处理天数增多而增多的趋势。这表明, ①低温暗处理实质上是一种“提前播种”; ②低温暗处理对冬性品种确实起到了一定的促进作用: 在一定时间之内, 它与播种后的长日照高温条件具有大致相同的效应。从本文模型看, 低温暗处理只是促使冬性品种渡过春化阶段的方式之一, 却不是最有效的方式。

2.2 低温春化中的光促进现象

春播或夏播试验中, 通常要对冬性材料进行低温处理。在低温处理中辅之以照光, 就会大大提高处理效果, 这已成为常识性的实践。从本模型看, 照光比不照光, 首先使 $(p - P_0)^2$ 变小, 从而使表观基础天数 a 和表观温敏系数 b 变小, 因而缩短了生育天数 D 。

2.3 长日春化现象

小麦是长日植物, 在长日条件下, $(p - P_0)^2$ 趋近于 0, 因而生育天数将遵循式(3)。

式(3)与式(1)相比, 不仅有 $a_0 < a$, $b_0 < b$, 而且由于 $T_0 > T$, 因此在温度 t 较高的条件下, 必然有 $(t-T_0)^2 < (t-T)^2$, 从而使发育大为加速, 这就是文献〔4〕中报道的“长日春化现象”。事实上, 由于长日照使得发育适温提高, 长日常温($24\text{ h} \cdot 20^\circ\text{C}$)条件比之长日低温条件($24\text{ h} \cdot 10^\circ\text{C}$)还要有效〔4〕。

2.4 单棱至双棱期间的“光”、“温”之争

经典阶段发育理论认为, 单棱至二棱期间属于小麦的光照阶段〔5〕, 但新近的研究却指出, 该时期是对低温的敏感期〔2,6,7〕。二者之间似乎存在不可调和的矛盾。但从光、温互作的角度, 这一矛盾就可以容易地统一起来。如果说这一时期是在短日条件下发育适温较低的时期, 那么, 当实际温度偏高时, 降低温度有利于发育, 表现为降温反应; 在不降温的条件下, 延长日照也可以促进发育, 又表现为长日反应。

2.5 冬暖早发现象

按照经典的说法, 冬性品种的苗期是要求低温的。但即使是强冬性品种, 同期秋播时也多以低纬地区拔节抽穗较早; 在北方地区, 通常以冬暖年份拔节抽穗较早; 冬季人工加温有利于促进发育。这些司空见惯的现象都说明, 春化阶段存在着一个适温问题, 低于这个温度, 降温反应就会转化为升温反应。

2.6 小麦品种发育类型的连续性

广泛的研究和育种实践业已表明, 把小麦品种仅仅划分为冬、春两种类型是远不够精确的。冬春性品种之间的差别是数量的关系, 在极端春性品种与极端冬性品种之间存在着连续的量的变异〔3〕。连续的变异在遗传学上通常被认为是多基因遗传。从本模型看, 任一发育阶段或过程都包含至少 5 种遗传组分。即使每种遗传组分只涉及一个基因位点, 每个位点只存在一对等位基因, 由其决定的发育类型也是多种多样的。同时该模式还暗示, 不同遗传组分对于发育天数的影响可能有量的差异。

2.7 “纯系”不纯现象

在小麦育种工作中常有这样的情况: 某些高代品系在冬春性上似乎已经纯合, 但在另外的条件(不同年份、不同地点)下又表现出了分离。这是因为春性株苗期要求适温较高, 在低温条件下发育变慢, 与冬性株在表型上难以区分; 而在苗期温度偏高的条件下则表现出了发育较快的特性, 与冬性株形成了明显差别。

2.8 “短日春化”问题

一些小麦品种未春化的植株给以短日处理后转入长日照可以加速穗分化〔8〕, 对于长日植物小麦来说, 这一说法是本模型无法解释的。由于这类报道并不普遍, 原始研究较少, 文献中多是转辗引用, 有必要澄清原始作者的实验依据并作进一步验证。

3 关于植物光敏不育系的温度稳定性问题

水稻光敏性雄性核不育特性的发现, 为水稻杂优利用“两系化”展示了诱人的前景〔9〕。初始研究认为, 该特性受一对隐性核基因控制, 从二次枝梗原始体形成开始, 植株处于较长日照下时表现雄性不育; 处于短日照下时该基因不表达, 因而表现正常可育〔10〕。进一步研究则表明, 这一特性不仅受光周期调控, 而且受温度的强烈影响: 即使在较长光周期之下, 如果温度偏低也可导致雄性可育或花粉败育不彻底〔11,12〕。可见

所谓光敏不育, 也是一种复合的光温反应现象。

将式(1)中 D 定义为雄性不育度, 则本文模型就可用以描述该不育特性与光、温条件的关系。①对特定的基因型, 在一定光周期下, 形成可育花粉有一个最适温度(T), 在此温度下($t = T$)不育度低($D = a$); ②在最适光周期下($p = P_0$), 基础不育度最低($a = a_0$), 育性对温度的敏感性最弱($b = b_0$), 因此通常表现为育性较好, 不育花粉率低; ③在不适宜光周期之下(对水稻来说是长日照, $p > P_0$), 由于基础不育度高($a > a_0$), 因而通常表现为不育度高; 但同时由于对温度的敏感性增强($b > b_0$), 形成可育花粉要求的适温降低($T < T_0$), 因此在较低温度条件下容易形成可育花粉, 不利于花粉的彻底败育。这正是利用光敏雄性不育系配制杂种时遇到的情况。

从本文模型看, 理想的光敏不育系应当是 b 值和 a_0 尽可能地小, 因为 $b = 0$ 时, 不育度将完全取决于光周期:

$$D = a = a_0 + c_1(p - P_0)^2 \quad (5)$$

这样的基因型只有在长日照和包含多种温度处理的选育体系中才能有效地鉴别出来。

光温不适导致雄性不育的现象, 在植物界是极为普遍的, 并非水稻所特有。因此这也是一个具有普遍意义的问题。可以说, 任何植物的任何基因型都是潜在的光温敏感不育系, 只是彼此间对光温的敏感程度不同而已。

4 结 语

本文在 Wallace^[1] 对各类植物光温反应研究评述的基础上, 提出了植物光温反应统一论模型, 并用它对长日植物小麦和短日植物水稻的若干重要光温反应现象作出了统一的解释。这表明, 就光温反应现象而言, 植物界虽然存在着极其复杂的多样性, 但就其光周期与温度相互作用的形式而言, 又具有高度的同一性: 无论是长日植物还是短日植物, 无论是光周期反应还是温度反应, 无论是降温效应还是升温效应, 无论是穗分化诱导过程还是可育花粉诱导过程, 都可以统一于一个简单的模型之下。这种同一性不仅为理解各种温、光反应现象提供了基础, 而且为不同作物、不同学科间的相互借鉴、相互渗透提供了可能。同时, 本模型还为一些重要课题, 如植物生育期的阶段划分、光温反应的生理生化机制等问题的研究提供了新的思路。

植物光温反应机理的彻底阐明, 最终要深入到生化水平。模型中所描述的具有广泛实验基础的温度反应曲线, 在形式上极似酶促反应的温度曲线。这一曲线是否反映了有关发育阶段主导的酶促过程? 光周期是否通过某种机制(如光敏色素的状态)来调控这一过程? 对这些问题的深入研究无疑具有重要的理论价值和实践意义。

本文写作过程中曾得到袁志发教授、何蓓如教授、黄敬芳教授和 Donald H. Wallace 教授的热情支持和帮助, 谨致谢忱。

参 考 文 献

- 1 Wallace D H. Physiological Genetics of Plant maturity, yield and adaptation. *Plant Breeding Review*, 1985; 3: 21 ~ 157
- 2 Lawn R J, Imre B C. Crop improvement for tropical and Subtropical Australia: designing plants for Different climates. *Field Crop Research*, 1991; 26(2): 113
- 3 苗果园, 张云亭, 侯跃生等. 小麦温光反应类型的研究. 北京农学院学报, 1988; 3(2): 8~16
- 4 胡承霖, 罗春梅. 小麦通过春化的形态指标及光、温组合效应. 北京农学院学报, 1988; 3(2): 1~7
- 5 山东农学院主编. 作物栽培学(北方本)上册. 北京: 农业出版社, 1980: 35~37
- 6 黄敬芳, 周立伟, 陶维海等. 小麦春化阶段与穗的发育. 北京农学院学报, 1988, 3(2): 25~31
- 7 何立人, 李来胜, 李正玮. 大、小麦生育阶段及穗原基发育特点的研究. 北京农学院学报, 1988; 3(2): 18~24
- 8 阎润涛, 张锦熙. 关于小麦对温光反应的综述. 国外农学. 麦类作物, 1984(5); ; 1984(6):
- 9 袁隆平. 试谈杂交水稻的育种战略. 作物杂志, 1990(1): 1~2
- 10 薛光行, 邓景杨. 对湖北光感雄性核不育水稻的初步研究(I). 中国农业科学, 1987; 20(1): 13~19
- 11 薛光行, 赵建宗. 水稻光敏核不育临界日长及其对环境因子反应的初步研究. 作物学报, 1990, 16(2): 112
- 12 白书农, 谭克辉, 唐锡华. 水稻光温效应及HPGMR的研究. 植物生理学通讯, 1992(1): 46

An Integrated Model on Various Plant Photothermal Responses

Yan Weikai

(Dept. of Agronomy, Northwest Agricultural University, Yangling, Shaanxi, 712100)

Abstract An integrated model on plant photothermal responses has been developed under the principle that photoperiod and temperature are inextricably interacting in their modulation of plant growth and development, which describes photoperiodism, vernalization and other kinds of temperature responses of both long-day plants and short-day plants by a single pattern. It proves able to interpret the diversified results from studies of vernalization and photoperiodism in wheat, and able to settle the debates whether a process is dominated by photoperiod or temperature. It also gives satisfactory interpretation on temperature response of sterility of some so-called photoperiod sensitive male sterile lines of rice.

Key words photoperiodism; vernalization; triticum aestivum; male sterility; photoperiod-sensitive male sterile lines; plant photothermal response