

暗间断对光周期敏感玉米 CML288 生长发育的影响

韦小敏^{1,2}, 李先芳², 陈晓³, 陈彦惠¹

(1 河南农业大学 农学院, 河南 郑州 450002; 2 郑州牧业工程高等专科学校 药物工程系,
河南 郑州 450011; 3 河南省农业科学院 园艺研究所, 河南 郑州 450002)

[摘要] **【目的】**研究不同光质暗间断后对玉米生长发育的影响。**【方法】**选用对光周期敏感的热带玉米自交系 CML288 为材料, 保证每天 9 h 的自然光照。在植株发育的不同时期, 于 15 h 暗期分别用白光、红光和远红光进行 30 min 曝光(NB), 处理不同时间(d)后统计玉米的抽雄期、吐丝期和株高。**【结果】**在玉米不同发育时期开始暗间断(NB)处理, 与对照相比, 抽雄期和吐丝期均有不同程度滞后, 株高均有所降低, 且 5 叶期时开始处理, 抽雄期和吐丝期滞后最多, 两者平均较对照晚 11 d; 株高也最低, 较对照降低了 38.1 cm。红光对抽雄期和吐丝期推迟的作用最大, 其次是白光, 远红光的效应最小, 且远红光能够部分抵消红光的效应。**【结论】**暗间断对 CML288 的最大效应发生在 5 叶期, CML288 是实际上的短日植物, 光敏素可能是暗间断影响玉米生长发育过程的光受体。

[关键词] 玉米; 暗间断; 短日植物; 光周期敏感; 光敏素

[中图分类号] S513.01

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2009)08-0092-05

Night break effect on growth and development of photoperiod-sensitive maize CML288

WEI Xiao-min^{1,2}, LI Xian-fang², CHEN Xiao³, CHEN Yan-hui¹

(1 College of Agronomy, Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan 450002, China; 2 Department of Medicine, Zhengzhou Animal Husbandry Engineering College, Zhengzhou, Henan 450011, China;
3 Institute of Horticulture, Henan Academy of Agriculture Science, Zhengzhou, Henan 450002, China)

Abstract: **【Objective】** Alteration of maize growth and development was studied after Night-break(NB) treatment using different light quality. **【Method】** A tropical photoperiod-sensitive maize inbred line CML288 was grown under daily cycles of 9 h light/15 h night. The plants were exposed under 30 min of fluorescent white light(WL), Red light(R) and Far Red light(FR) in the middle of 15-h night at different development stages, and days to tasselling, days to pollenning and plant heights were calculated after treatment. **【Result】** The results showed that night break(NB) caused a clear delay in days to tasselling and days to pollenning and inhibited the plant height. When NB was treated at the stage of 5-leaf period, days to tasselling and days to pollenning were the latest, the plant height was the lowest compared with the control. Days to tasselling and days to pollenning were 11 d later, plant height was 38.1 cm shorter than the control. Inhibition effect of R on days to tasselling and days to pollenning was the maximum, then the WL, and the FR effect the minimum. FR could partly reverse R effect. **【Conclusion】** NB-max effect on CML288 occurred at the stage of 5-leaf period and CML288 was actually a short-day plant. Phytochrome might be the photoreceptor in the NB effects on growth and development of maize CML288.

Key words: maize; night break(NB); short-day plant; photoperiod-sensitive; phytochrome

* [收稿日期] 2008-12-10

[基金项目] 国家“863”高新技术研究与发展计划项目(2006AA100103); 河南省高校科技创新团队支持计划项目

[作者简介] 韦小敏(1969—), 女, 河南洛阳人, 讲师, 在读博士, 主要从事作物遗传育种研究。E-mail: xmwei1969@sina.com

[通信作者] 陈彦惠(1958—), 男, 河南南阳人, 教授, 博士生导师, 主要从事玉米遗传育种研究。E-mail: chy989@sohu.com

根据对光周期的不同反应,可以将开花植物分为 3 种类型:长日条件下促进开花的长日植物、短日条件下促进开花的短日植物和独立于光周期而开花的日中性植物^[1]。早在 1938 年,Hamner 和 Bonner^[2]已经发现了暗间断(Night Break,NB)对植物开花的影响:在暗期的中间短暂曝光会抑制短日植物开花,而对于几种有限的长日植物则促进开花。对光中断暗期有效波长的研究证明,红光(R)影响植物开花的效应最大,在红光照射后立即给予远红光(FR),则不能发生中断作用,R/FR 可逆反应是鉴定光调节反应过程中是否有光敏色素作为其光受体的实验标准^[3-4]。

Ishikawa 等^[5]在暗期中间用荧光灯对短日植物水稻(*Oryza sativa*)进行暗间断处理,明显推迟了水稻的花期;Ryosuke 等^[6]在暗期开始 8~9 h 后,将短日模式植物矮牵牛(*Pharbitis nil*)曝露于白光下,对开花产生的抑制作用最大;陈克成等^[7]用不同波长的光进行暗间断,证明白光、红光和蓝光都具有光间断效应;李合生等^[8]、刘恒蔚等^[9]用 R/FR 逆转的标准实验技术,分别证实了光敏色素是湖北光敏核不育水稻和光周期敏感雌性不育苧麻的光受体。但有关暗间断对玉米影响的研究尚未见报道。本研究以对光周期敏感的热带玉米自交系 CML288 为材料,分别采用荧光灯、红光和远红光等不同光质进行暗间断处理,研究光处理后玉米生长发育的变化,为探讨玉米光周期敏感机理奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材 料

供试材料为玉米自交系 CML288,引自墨西哥国际小麦玉米改良中心(CIMMYT)。该自交系选自 Pop24(Pob24STEC1HC45-1-2-3-3-2-BB-f),属于 Antigua 种质,引进后在海南短日照条件下,经过连续多代人工套袋自交,各性状表现为稳定遗传。

1.2 试验设计

试验于 2007 和 2008 年连续 2 年在河南农业大学实验农场进行。05-02 播于盆中,自出苗之日起每天 9:00~18:00 进行 9 h 的自然光照处理(红黑双层布遮盖以缩短光照)。在玉米植株生长到 4,5,6,7,8 叶期时,在每天暗期中间(午夜 1:15~1:45),用 40 W 荧光灯的白光(WL)照射玉米植株 30 min,连续进行 1,3,5,7,10 和 15 d 的暗间断,植株经过处理后再移到 9 h/d 短日条件下生长。

以短日条件下生长到 5 叶期、6 叶期的幼苗为

材料,在暗期中间(午夜 1:15~1:45)用红光(R)和远红光(FR)间断照射,设 R、FR、R+FR、R+FR+R 4 个不同处理,每次 R 或 FR 处理时间各为 10 min,连续处理 15 d。暗间断的光源采用李合生等^[8]的方法:R 光源为 40 W 荧光灯通过红光滤光板(日本三菱莱阳株式会社产品),波长 600~690 nm;FR 光源为 150 W 白炽灯,通过远红光滤光板(日本旭化成株式会社产品),波长 700~790 nm。

以各个发育时期一直生长在短日条件下的玉米植株为对照。

试验在用红黑双层布搭建的蓬中进行。将园土和草炭按质量比 10:1 充分混匀装盆,每处理 5 盆,每盆 2 株。暗间断处理的光源使用定时开关控制。R+FR、R+FR+R 需要夜间人工来回挪移。

1.3 测定项目及方法

每天早晨 9:00 记载不同处理每个单株的抽雄期、散粉期和株高。抽雄期以雄穗抽出 5 cm 时开始记录其日期,同时测定植株从土壤表面到雄穗顶端的高度作为株高。散粉期以雄穗有 30% 散粉时为其记载标准。

1.4 数据处理

每处理统计 5 株,计算各性状的平均值。

2 结果与分析

2.1 NB 对 CML288 抽雄散粉期的影响

由表 1 可见,在短日条件下,玉米 CML288 从萌发到抽雄和散粉需要的时间分别为 48.8 和 59 d;NB 处理后,与对照相比,抽雄期和散粉期均有不同程度的滞后。比较在玉米发育不同阶段开始暗间断的各处理可知,5 叶期时开始 NB 处理,玉米抽雄期和散粉期向后延迟的最多,平均较对照晚 11 d,仅在 NB 处理 1 d 就向后推迟了近 5 d;其次是 6 叶期,玉米抽雄期和散粉期平均较对照晚 7 d 左右;8 叶期时开始的 NB 处理,玉米抽雄期和散粉期与对照的差异最小;4 叶期时开始 NB 处理,暗间断 1,3 和 5 d 时,抽雄期和散粉期与对照基本上无差异,处理 7 d 与 5 叶期处理 1 d 效果近似。田间观察发现,4 叶期的植株在 NB 条件下经过 5 d 左右的生长(每年因气候不同生长速度稍有差异),正好到了 5 叶期,这说明 5 叶期之前的植株对外部不适宜的光照条件还不太敏感,NB 对花期基本上没有影响。5 叶期时对 NB 最敏感,在 5 叶期之后暗间断,随着植株发育程度的推进,花期向后推移的程度越来越小。

表 1 暗间断对光周期敏感玉米 CML288 抽雄散粉期的影响

Table 1 Effect of NB on flowering in photoperiod-sensitive maize CML288(Days from germination)

d

NB 处理始期 Start of NB	生育期 Stage	NB 处理时间/d Period of NB treatment							平均 Mean
		0	1	3	5	7	10	15	
对 照 Control	抽雄期 Days to tasselling	48.8±0.8							
	散粉期 Days to pollenning	59.0±1.7							
4 叶期 4-leaf period	抽雄期 Days to tasselling		49.0±2.1	49.3±0.7	49.7±0.9	54.7±0.4	56.5±0.7	65.2±1.5	54.1±1.1
	散粉期 Days to pollenning		59.1±2.2	59.3±0.2	59.7±0.9	65.1±0.8	66.5±0.7	76.0±1.2	64.3±1.0
5 叶期 5-leaf period	抽雄期 Days to tasselling		54.0±0.0	56.2±0.9	56.9±2.0	60.2±1.9	62.8±1.4	69.0±1.6	59.9±1.6
	散粉期 Days to pollenning		64.5±0.7	67.0±0.2	69.0±1.0	69.7±0.6	72.5±1.9	76.8±1.5	69.9±0.9
6 叶期 6-leaf period	抽雄期 Days to tasselling		49.8±1.5	49.3±0.6	56.5±0.7	61.5±1.4	58.0±0.7	59.1±0.4	55.7±0.9
	散粉期 Days to pollenning		59.7±1.7	59.3±0.6	68.5±2.4	68.4±0.1	69.0±0.9	70.0±0.6	65.8±1.1
7 叶期 7-leaf period	抽雄期 Days to tasselling		50.5±0.7	51.6±1.6	53.7±1.1	53.9±1.2	57.0±1.8	61.5±0.5	54.7±1.2
	散粉期 Days to pollenning		61.4±1.6	62.0±0.4	62.3±1.5	66.0±2.0	68.5±1.1	74.1±1.5	65.7±1.4
8 叶期 8-leaf period	抽雄期 Days to tasselling		49.0±2.2	49.8±0.9	50.5±2.1	52.6±2.0	53.0±2.6	53.0±2.5	51.3±1.0
	散粉期 Days to pollenning		59.7±1.8	60.5±0.3	61.0±1.4	65.7±0.9	67.0±2.2	68.2±1.4	63.7±1.2
平 均 means	抽雄期 Days to tasselling		50.4±0.9	51.2±0.9	53.5±1.1	58.6±1.4	57.5±1.2	61.6±0.9	
	散粉期 Days to pollenning		60.9±1.6	61.6±0.3	64.1±1.4	66.9±0.9	68.7±1.2	73.0±1.2	

由表 1 还可以看出,NB 对玉米抽雄期和散粉期的影响趋势基本一致,即随着 NB 处理时间的增加,花期向后延迟的越多。

2.2 NB 对 CML288 吐丝期的影响

NB 处理后,玉米 CML288 的吐丝期较对照延迟,延迟时间见表 2。从表 2 可以看出,在不同时期开始 NB 处理,随着处理时间的增加,玉米吐丝期较

对照延迟的时间也随之增加。4 叶期时开始,NB 处理对吐丝期的影响最小,连续处理 7 d 时,吐丝期较对照晚 1.2 d,平均较对照晚 2.2 d。5 叶期时开始 NB 处理的玉米吐丝期最晚,平均较对照晚 5.7 d。6、7、8 叶期时开始 NB 处理,吐丝期与对照的差值又逐渐降低。

表 2 暗间断处理后光周期敏感玉米 CML288 吐丝期较对照推迟的时间

Table 2 Delayed days of silklng than control in photoperiod-sensitive maize CML288 after NB

d

NB 处理始期 Start of NB	NB 处理时间/d Period of NB Treatment						平均 Mean
	1	3	5	7	10	15	
4 叶期 4-leaf period	0±0	0±0	0±0	1.2±0.3	2.7±0.5	2.7±0.5	2.2±0.4
5 叶期 5-leaf period	2.4±0.7	3.3±0.1	4.9±1.2	5.3±0.3	7.5±0.5	10.6±0.7	5.7±0.8
6 叶期 6-leaf period	0.4±0.1	1.6±0.4	5.8±0.3	6.5±0.8	6.9±0.4	9.2±0.7	5.1±0.4
7 叶期 7-leaf period	0.9±0.6	2.7±0.9	4.7±1.2	5.0±0.2	5.3±0.1	10.0±0.4	4.8±0.5
8 叶期 8-leaf period	0.0±0	2.4±0	3.1±0.6	4.6±0.9	5.2±0.7	8.7±0.4	4.0±0.1
平 均 Means	0.7±0.2	2.0±0.3	3.7±0.8	4.5±0.6	5.5±0.4	8.2±0.5	

2.3 NB 对 CML288 株高的影响

由表 3 可见,与对照相比,不同时期开始 NB 处理,所有植株的高度均低于对照,且随着处理时间的增加,株高降低的越多。在 5 叶期时开始 NB 处理株高降低的最多。综合表 1~3 的结果发现:NB 对株高和花期的影响有较大程度的一致性:5 叶期时开始暗间断,不同处理时间的开花期都最晚,株高也

最低。说明 NB 在抑制开花的同时也抑制了株高的生长。

2.4 R/FR 间断对 CML288 开花的效应

选择对暗间断比较敏感的、在短日照下生长至 5 叶期和 6 叶期的玉米幼苗,在暗期的中间用不同光质及其组合连续间断照射处理 15 d 以后,CML288 的抽雄期较对照均有所推迟。由表 4 可以

看出,不论是 5 叶期还是 6 叶期开始处理,用红光(R)间断照射后抽雄期最晚,其次是白光(WL),最后是远红光(FR),这说明红光具有最大的暗间断效应;红光间断照射 10 min 后立即用远红光间断照射,则在 5 叶期时处理的抽雄期较对照晚 2.4 d,在 6 叶期时处理仅较对照晚 1.4 d,这说明远红光可以

抵消红光的暗间断效应。如果随后又继之以红光照射,则抽雄期又向后明显推迟,即表现出红光的暗间断效应。红光暗间断对玉米花期的推迟作用被随后的远红光所逆转的试验结果表明:光敏素参与了 CML288 花期的调节过程,其可能是因暗间断而推迟玉米花期的光受体^[3,10]。

表 3 暗间断对光周期敏感玉米 CML288 株高的影响
Table 3 Effect of NB on plant height in photoperiod-sensitive maize CML288

NB 处理始期 Start of NB	NB 处理时间/d Period of NB treatment						平均 means
	0	1	3	5	7	10	15
对 照 Control	102.8±0.8						
4 叶期 4-leaf period		81.5±2.1	80.9±0.7	80.2±0.9	76.3±0.4	67.5±0.7	65.8±1.5
5 叶期 5-leaf period		70.0±0.4	64.8±0.9	64.3±2.0	63.2±1.9	62.9±1.4	62.8±1.6
6 叶期 6-leaf period		73.3±1.3	70.5±0.8	66.7±0.9	63.9±1.6	63.9±0.7	63.5±0.4
7 叶期 7-leaf period		81.7±0.7	81.5±2.8	80.3±2.1	75.7±1.2	74.5±2.0	74.1±1.5
8 叶期 8-leaf period		80.5±1.0	78.3±0.9	76.4±1.1	65.7±0.8	64.8±1.6	63.4±0.5
平 均 Means		77.4±0.7	75.2±0.9	73.6±1.1	68.9±1.3	66.7±0.9	65.9±1.0

表 4 不同光质暗间断对光周期敏感玉米 CML288 抽雄期的影响
Table 4 Effect of red light and far red light NB on days to tasselling in photoperiod-sensitive maize CML288

NB 处理始期 Start of NB	WL	R	FR	R+FR	R+FR+R
对 照 Control	48.8±0.8				
5 叶期 5-leaf period	69.0±1.6	71.3±2.1	61.7±1.2	51.2±0.1	67.4±0.9
6 叶期 6-leaf period	59.1±0.4	64.9±0.6	57.8±0.4	50.2±1.9	62.6±1.3

3 结论与讨论

本研究结果表明,暗间断对玉米 CML288 的花期有明显的推迟作用,在 5 叶期时开始处理的开花最晚,株高也最低,可以认为玉米暗间断的敏感时期为 5 叶期。白光、红光和远红光都有暗间断效果,但红光的效应最大,其次是白光。以上研究结果可以用于大田制种,对于有热带血缘的玉米自交系,在 5 叶期时用红光进行暗间断,可使花期得到有效调整,使父、母本花期相遇,最终大大提高制种产量。

根据长短日照挪移的研究结果,玉米 CML288 在 7 叶期是光周期敏感的关键时期,将把短日照下一直生长至 8 叶期时的植株移到长日照下时,其表现与短日照下生长的植株基本一样,说明长日照对短日照下生长至 8 叶期的植株花发育没有太大影响^[11]。本研究在玉米 8 叶期时开始暗间断,当处理时间增加到一定程度,其花期与对照仍有明显差异。张凤路等^[12]的研究表明,对光周期越敏感的玉米种质,在长日照条件下植株越高,雌雄花期间隔时间也越长。玉米 CML288 在暗间断条件下,植株的高度降低,雌雄花期间隔时间与对照相比也没有一定的规律性(原始数据略)。暗间断处理与长日照处理效果的差异,暗示两者作用机理不同。

植物以感光性调节开花,是由光敏色素作为光受体实现的,同时也有其他色素(如隐花色素)的参与,前者在高等植物中普遍存在^[13-16]。本试验中,红光具有最大的暗间断效应,而这种效应可以被随后的远红光所逆转,表明光敏素可能是暗间断推迟玉米 CML288 花期的光受体^[17]。

玉米中光敏素家族至少由 *PhyA1*、*PhyA2*、*PhyB1*、*PhyB2*、*PhyC1* 和 *PhyC2* 6 个基因组成,并且可能有 *PhyC3*^[18]。水稻的暗间断延迟了开花,抑制了 Hd3a 的 mRNA 表达,phyB 突变体消除了暗间断对开花的影响以及对 Hd3a 的 mRNA 影响,说明暗间断效应是由 PhyB 介导的^[5]。拟南芥 *PhyB* 基因在多个时期多种组织中调控其发育,如果植株受遮蔽,*PhyB* 的一个重要功能是能够感知并导致既定的生长程序改变,从而增加整个株高^[19]。本试验中,暗间断以后玉米花期推迟,株高降低,可能也是由于 *PhyB* 生长程序的改变而引起的。进一步研究玉米中该同源基因在暗间断前后表达规律的变化,将对揭示玉米暗间断的机理产生帮助。

志谢:华中农业大学李合生教授提供了本研究所用滤光板并给予了热心的技术指导,2008 级研究生张少方、宋桂良在试验过程中付出了艰辛的劳动,特此志谢!

[参考文献]

- [1] Thomas B,Vince-Prue D. Photoperiodism in plants [M]. London: Academic Press,1997:63-71.
- [2] Hamner K C,Bonner J. Photoperiodism in regulation to hormones as factors in floral initiation and development [J]. Bot Gaz,1938, 100:388-431.
- [3] 赵鸿娟,刘芝华,朱玉贤. 光敏素调节的基因表达 [J]. 应用基础与工程科学学报,1993,1(1):59-66.
Zhao H J,Liu Z H,Zhu Y X. Phytochrome-regulated gene expression [J]. J Basic Sci Engineering,1993,1(1):59-66. (in Chinese)
- [4] Batschauer A. Photoreceptors of higher plants [J]. Planta, 1998,206:479-492.
- [5] Ishikawa R,Tamaki S,Yokoi S,et al. Suppression of the floral activator Hd3a is the principal cause of the night break effect in rice [J]. The Plant Cell,2005,17(12):3326-3336.
- [6] Ryosuke H,Bhavna A,Elisabeth L,et al. A circadian rhythm set by dusk determines the expression of FT homologs and the short-day photoperiodic flowering response in *Pharbitis* [J]. The Plant Cell,2007,19(10):2988-3000.
- [7] 陈克成,肖翊华. 不同波长的光进行黑夜-中断对 HPGMR 育性的影响 [J]. 武汉大学学报:自然科学版,1991(1):127-128.
Chen K C,Xiao Y H. Effect of night-break with different wavelengths light on fertility in HPGMR [J]. Journal of Wuhan University:Natural Science Edition,1991(1):127-128. (in Chinese)
- [8] 李合生,卢世峰. 光敏素和湖北光诱导核不育水稻育性转换的关系初步研究 [J]. 华中农业大学学报,1987,5(4):397-398.
Li H S,Lu S F. Preliminary study on the relationships between the alteration between sterility and fertility of Hubei light-inducing nuclear sterility rice and phytochrome [J]. J Huazhong Agric Univ,1987,5(4):397-398. (in Chinese)
- [9] 刘恒蔚,周瑞阳,徐 俐. 光敏色素与光敏感雌性不育苕麻育性转换的关系 [J]. 作物学报,2006,32(4):597-600.
Liu H W,Zhou R Y,Xu L. Participation of phytochrome in sterility alteration of photoperiod-sensitive female sterile ramie [J]. Acta Agron Sin,2006,32(4):597-600. (in Chinese)
- [10] Batschauer A. Photoreceptors of higher plants [J]. Planta, 1998,206(4):479-492.
- [11] 任永哲,陈彦惠,库丽霞,等. 玉米光周期反应及一个相关基因的克隆 [J]. 中国农业科学,2006,39(7):1487-1494.
Ren Y Z,Chen Y H,Ku L X,et al. Response to photoperiodical variation and the clone of a photoperiod-related gene in maize [J]. Scientia Agricultura Sinica,2006,39(7):1487-1494. (in Chinese)
- [12] 张凤路,MUGOS. 不同玉米种质对长光周期反应的初步研究 [J]. 玉米科学,2001,9(4):54-56.
Zhang F L,MUGOS. Primary study on the effect of long photo-period on different maize germplasm [J]. Journal of Maize Sciences,2001,9(4):54-56. (in Chinese)
- [13] Yanovsky M J,Kay S A. Living by the calendar:how plants know when to flower [J]. Nat Rev Mol Cell Biol,2003(4):265-276.
- [14] Smith H. Phytochromes and light signal perception by plants-an emerging synthesis [J]. Nature,2000,407:585-591.
- [15] Lin C. Blue light receptors and signal transduction [J]. Plant Cell,2002,14:207-225.
- [16] Schafer E,Bowler C. Phytochrome-mediated photoperception and signal transduction in higher plants [J]. EMBO Reports, 2002(3):1042-1048.
- [17] 童 哲,赵玉锦,王 台,等. 植物的光受体和光控发育研究 [J]. 植物学报,2000,42(2):111-115.
Tong Z,Zhao Y J,Wang T,et al. Photoreceptors and light-regulated development in plants [J]. Acta Botanica Sinica, 2000,42(2):111-115. (in Chinese)
- [18] Ruairidh J H S,Philip J L,Phyllis R F,et al. *elongated mesocotyl1*, a phytochrome-deficient mutant of maize [J]. Plant Physiology,2002(130):155-163.
- [19] Chory J,Chatterjee M,Cook R K,et al. From seed germination to flowering, light controls plant development via the pigment phytochrome [J]. Proc Natl Acad Sci USA,1996, 93:12066-12071.