

光周期遗传特性对青饲料生长和养分吸收的影响

孙雄松¹, 卢小良², 董朝霞²

(1 华南农业大学 科技处, 广东 广州 510642; 2 华南农业大学 农学院, 广东 广州 510642)

摘要:以青饲玉米为主要例子, 结合有关资料, 阐述了光周期性与营养体生长节律的相关规律。光周期对植物生长发育有影响, 光周期可能通过光受体这个“门”重调植物昼夜节律钟的时相, 达到对数百种基因表达的调控。光周期可以影响玉米对养分的吸收及利用。玉米地上部和地下部的不同元素养分浓度受光温相互作用的强烈影响; 有人认为光周期能够改变植物生长调节物的浓度, 而这些植物调节物能够影响植物根系对营养的吸收, 认为光可能通过改变光敏色素系统来改变细胞膜对离子的渗透性, 也可以引起植物营养器官形态变化, 并提出假设: 光周期对植物生长的影响可能部分归因于改变根系对养分的吸收。如果假设成立, 人们可以利用这一规律影响营养体农业, 从而获得高产。

关键词:光周期; 青饲玉米; 养分吸收; 营养体农业

中图分类号: S311

文献标识码: A

文章编号: 1001-411X(2004)S2-0060-04

Effects of photoperiod on growth and nutrient uptake in silage corn

SUN Xiong-song¹, LU Xiao-liang², DONG Zhao-xia²

(1 Science & Technology Office, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China;

2 College of Agriculture, South China Agric. Univ., Guangzhou 510642, China)

Abstract: After studying on the photoperiod phenomenon, we recognized that growth of plants could be affected by photoperiod. Photoreceptors, which are called the entrance of ray, can reset the time of plant's day and night bio-clock. According to the process of resetting, hundreds of genes' expression could be regulated. Photoperiod could affect the nutrient uptake and utilization in maize. Strong interactions were observed between photoperiod and root-zone temperature on the concentration of numerous mineral elements in maize tops and roots. Someone proposed that photoperiod could affect the concentration of some plant-growth regulators. These plant-growth regulators could change the nutrient uptake, the effects of the phytochrome system, the membrane permeability to ions and vegetative organ morphology. Moreover, the observed effects of photoperiod on plant growth are due to their effects on the nutrient uptake. If the phenomenon is true, It would contribute to high yield of vegetative organ agriculture.

Key words: photoperiod; silage corn; nutrient uptake; vegetative organ agriculture

1998 年中国草原学会年会上, 任继周院士首次提出了营养体农业 (vegetative agriculture) 的概念, 它是相对于传统农业, 即籽实农业 (seed agriculture) 提出来的, 是指生产植物茎叶等营养体为主要目的的农业系统。任继周院士^[1]指出, 营养体农业可以充分利用气候资源、土地资源、物种资源和生物量的大幅

度提高, 使我国山区早日脱贫致富, 并使农业走上持续发展的健康道路。农业的稳定生产依赖于水、热、光、气等气候资源与农业生物节律的互相协调, 而营养体农业只要求生产茎叶等营养体, 匹配节律有较大的弹性^[2]; 员旭疆^[2]指出, 营养体农业的理论基础有生理学基础、生态学基础、生物学基础, 利用这些

收稿日期: 2004-09-18

作者简介: 孙雄松 (1972-), 男, 硕士, 助理工程师; 通讯作者: 卢小良 (1954-), 男, 副教授,

E-mail: xiaolianglu@263.net

自然规律,营养体农业就可发挥植物生长的生理学优势,充分利用植物的逻辑斯蒂生长规律,使生物量和营养物质大幅提高。过去,人们对于农作物生物节律研究较多,但主要集中在对成花机理和生殖生长的影响,对营养体(根、茎、叶)生长的生物节律研究得较少,有必要围绕植物营养体生长受气候与生物节律的互相协调的影响进行深入研究,为发展营养体农业打下理论基础。青饲玉米是世界上最重要的饲料作物之一^[3],本文以青饲玉米为主要例子,结合有关资料,尝试阐述光周期性与营养体生长节律的相关规律。

1 植物与光周期性节律调控现象

自从发现光合作用以来,人们就认识到光是植物能量的来源,深入研究了光合作用的生物物理、生物化学和有关的生理过程,同时还发现植物具有向光性和光周期等现象,因而认识到光对植物生长发育有影响。进一步研究发现,这都与光敏色素和其他光信号受体的作用有关。但是,在相当长的时间内,在植物生理学中都把这些现象作为不同的生理过程加以研究,随着对信号传导系统的深入研究,特别是近 10 年内借助现代分子生物学和分子遗传学的手段,在光信号传导及其光调控基因表达方面取得了突破性进展,逐渐认识到高等植物存在一整套复杂而精细的光接受系统和传导系统,因而研究光作为光能量、光信号与植物的交互作用关系——植物光生物学,便成为植物生理学领域一个重要的分支。迄今为止,国内外在这一领域有不少专著和综述^[4]。Kay^[5]通过长期的研究发现光可能通过光受体这个“门”重调植物昼夜节律钟的时相,达到对数百种基因表达的调控。

昼夜长短变化引起的生物反应称为光周期性,根据对光周期的反应不同可将植物分为:短日植物(SDP),长日植物(LDP),日中性植物(MDP),短长日植物(SLDP),长短日植物(LSDP)和极端光周期反应植物(EPRP)。光期的长度决定发生花原基的数量,而暗期的长度则决定是否产生花原基,相比之下,暗期的作用更为重要^[6]。

自 Allard^[7]提出植物的光周期现象以来,关于作物与光周期的研究已取得了长足的进展。玉米^[8]与水稻^[9]等其他作物一样,其生殖器官发育均受到光周期的调节作用。白书农等^[10]对光敏水稻幼穗发育过程中相同的光周期处理究竟可以引起多少茎端形

态建成事件的变化进行了系统的分析。研究发现,在长日照处理条件下,茎端分生组织发生新器官的速率减慢(出叶速率、节间伸长速率、幼穗伸长速率、抽穗期),而已形成的器官原基生长时间延长并导致该器官形态变化(如剑叶长度增加、穗轴长度增加、芒长度增加等)。这些特点表明,长日照对器官发生及其完成其形态建成均起到某种延缓或抑制作用。这种抑制效应对器官的种类不存在特异性^[10]。因此,光周期的调节作用不仅与生殖器官有关。

2 光周期对玉米生长发育与植株形态的影响

玉米是短日照植物,Garner 等^[11]首次提出玉米在短日照条件下提早开花。Francis 等^[12]研究表明玉米对光周期反应有基因型差异,对光周期敏感的品种的株高在长、短日照条件下的变化比不敏感的品种显著。McClelland^[13]认为许多玉米是对短日照光周期敏感的植物。也有报道玉米在延长日照时间的条件下不延迟开花^[14]。一般来说温带适应的品种比热带品种的光敏感性低^[15],Bonhomme 等^[16]的研究也发现,热带栽培种比温带栽培种的光周期敏感性高,并对其敏感性进行量化,平均光周期敏感性分别为 1.91 和 0.49 叶片/h。张凤路等^[17]将不同生态类型种质对长日照的敏感性表现排序:温带玉米 < 高原玉米 < 亚热带玉米 < 热带玉米。在环境因子可控的实验中,叶片数量常被用作评估光周期影响的标准^[18]。

玉米对光周期的反应有阶段性。Kiniry 等^[19]研究发现,叶片于幼苗期出现至雄穗分化期之前在顶端附近有规律地分化,叶片分化在雄花分化时结束,光周期敏感期从营养生长期结束前的 4~8 d 开始,结束于雄穗分化前后;并认为大多数玉米栽培种的光周期敏感期随着光周期的增加而增加,而温度对整个玉米发育连续阶段有影响,最终导致雄穗出现延迟和叶片数量的增加^[20],从而改变全生育期的节律。研究还发现在雄花分化(TI)后立即进行光周期实验对后来的发育时间有重大的影响,然而这些影响在大田可被忽视,因为 TI 前的影响较 TI 后的影响得大多^[21~23]。Rood 等^[24]认为玉米对光周期的反应可由 3 段线性阶段构成的模型进行描述,根据该模型,当光周期短于临界日照长度或长于极限长度,光周期对开花期没有影响,当日照长度在临界值和极限值之间时,开花期与光周期呈线性正相关。

温度对玉米光周期反应有一定的影响。Roberts等^[25]研究发现并首次报道温度对玉米光周期反应的影响,在夜晚温度最低为21℃的温室内,9 h和16 h的光周期反应一致,但在夜晚温度最低为13℃的温室内,不同光周期条件下的反应差异显著。Francis^[15]在相同纬度不同海拔高度进行实验,得到的结果与Roberts等^[25]一致。但Stevenson等^[26]研究发现,在较暖和的环境下,玉米的光周期敏感性并没有丧失。

在适宜温度下,随着日照时间的延长,除了最早熟品种外,所有玉米品种的雄花花序分化都延迟,越迟熟的品种则受到的影响越大,但在30℃时,这种影响相对减弱。光照时间越长,植株的营养生长量越大,具体表现为叶片数量增加、茎节长度增长、植株干物质增质量^[18]。由此可以知道,一些光敏感性较高的玉米品种,在长日照条件下,如果温度适宜,养分充足,生物产量可以大大提高。

3 光周期及温度对玉米养分的吸收和利用率的影响

青饲玉米生物量大,对养分充足要求更高,而光周期和温度可以影响玉米对养分的吸收及利用。有研究报道,玉米品种Orla 312在前20 d的苗期内,地上部和地下部的不同元素养分浓度受光温相互作用的强烈影响,当根际温度为9℃时,光周期从6 h延长至18 h,对地上部和地下部生长没什么影响,但当温度为21℃时,在光照时数增加3倍的条件下,地上部和地下部生长都相应增加8倍。另一方面,当温度由9℃增加至21℃,在光周期为6 h时,地上部和地下部都相应增加3倍,而在光周期为18 h,地上部和地下部都相应增加20~30倍^[27]。地上部和地下部的不同元素养分浓度受光温相互作用的影响不同,总体来说,在一定温度条件下,随着光周期的增加,养分浓度减少,在一定光周期条件下,随着温度的增加,元素养分浓度增加。而K和B元素例外,这2种元素产生的反应正好相反,在地上部和地下部的K元素浓度对光周期反应不敏感,但对温度反应非常敏感,B元素则反之^[27]。长日照条件下缺硼症状比短日照下严重得多,这主要归因于在短日照下对硼的需求减少,而不是增加硼的吸收^[28]。有人认为光周期能够改变植物生长调节物的浓度^[29,30],而这些植物调节物能够影响植物根系对营养的吸收^[31],光可能通过改变光敏色素系统来改变细胞膜对离子的渗透性^[32,33],并提出假设:光周期对植物生长的影响可能部分归因于改变根系对养分的吸收^[34,35],光周

期对碳水化合物分配有影响,而碳源分配对根系有影响。光周期影响根的形态,并改变根冠比(HORVATH L, MIHALIK E, TAKACS E. Effect of light on root production. SEN D N. In environment and root behavior. 1980. 231-235)。光周期可能主要通过调节拔节时间节律来调控碳水化合物的分配;对短日照的光敏感度不同,往往造成两个极端,不敏感品种在低纬度地区可能有利于碳源往地下部分配,利于地下部对养分的吸收,在高纬度地区则相反;敏感的品种在高纬度地区则可能有利于碳源往地下部分配,利于地下部对养分的吸收,有利于已吸收养分利用率的提高,在低纬度地区相反。人们对于玉米受光周期影响的研究较多,但主要集中在光周期对玉米地上部营养生长和生殖生长的影响,以及光温生态因子对玉米的交互影响。但关于光周期对玉米地下部分的影响,特别是对养分吸收和养分利用率的影响的研究不多。

通过对不同光周期条件下和不同光敏感性青饲玉米营养生长期节律的调节作用的研究,可以进一步探讨不同光敏感型玉米对光温生态因子的反应,对养分吸收能力及养分利用率的影响,可能形成节肥高产的技术;同时,进一步了解光周期性导致植株形态变化的生理基础。

4 营养体农业生物节律调控的可行性

随着青饲玉米生产面积的不断扩大,产量的不断提高,特别是高产、优质、高效草地农业的发展,养分元素和投入成本、环境污染等问题也将日益突出。提高产量已经不仅只通过大量施肥来解决,而且还逐渐向利用植物的遗传因素转变。因此,探索光周期对不同敏感型青饲玉米的营养调节作用,研究光周期与光敏感基因型互作效应对地上部和地下部的碳源分配规律和根系对光周期反应,进一步探索光周期对整个生长期的养分元素N、P、K的吸收和利用率的影响机理,以便利用其机理指导青饲料作物的施肥,利用有关遗传规律去调控杂交种的光敏感度,可以为我国不同纬度地区的、优质高产的、养分效率高的青饲玉米育种理论提供科学依据。

参考文献:

- [1] 任继周,侯扶江.我国山区发展营养体农业是持续发展和脱贫致富的途径[J].大自然探索,1999,(1):48-52.
- [2] 员旭疆.发展营养体农业的理论基础和实践意义[J].草业学报,2002,(1):65-69.
- [3] 梁祖铎,等.饲料生产学[M].北京:中国农业出版社,1979. 60-67.

- [4] 高荣孚,张鸿明. 植物光调控的研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2002,24(5/6):235-243.
- [5] KAY S A. Present and future: clues to the origins of circadian clocks[J]. Science, 1997,276:753-754.
- [6] 张华锋,孟庆忠,张立军,等. 环境因子在植物成花诱导中的作用及其机理[J]. 生物学通报, 2000,35(7):16-18.
- [7] ALLARD H A. Complete or partial inhibition of flowering in certain plants when days are too short or too long[J]. J Agric Res, 1938,57(3):775-789.
- [8] 陈善葆,郑万珍,黄季芳,等. 玉米的器官形成与阶段发育的关系[J]. 遗传学集刊, 1959,1:131-147.
- [9] 容珊. 稻作品种感光性及感温性的初步研究[J]. 农业学报, 1960,11(2):179-198.
- [10] 白书农,谭克辉. 对光敏水稻研究的回顾与反思:植物光周期现象中叶片信息对茎段端的形态建成事件有专一性吗[J]. 科学通报, 2001,46(9):788-792.
- [11] GARNER W W, ALLARD H A. Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night[J]. J Agr Res, 1923,23(1):871-920.
- [12] FRANCIS C A, GROGAN C O, SPERLING D W. Identification of photoperiod in sensitive strains of maize[J]. Crop Sci, 1969,9(5):675-677.
- [13] McClelland T B. Studies of the photoperiodism of some economic plants[J]. J Agr Res, 1928,37:603-628.
- [14] RODGERS L S. The inheritance of photoperiodic response and tillering in maize-teosinte hybrids[J]. Genetics, 1950,35(4):513-540.
- [15] FRANCIS C A. Photoperiod sensitivity and adaptation in maize[A]. Proc 27th Annual Corn and Sorghum Res Conf[C]. Chicago Illinois:[s.n.], 1972. 119-131.
- [16] BONHOMME R, DERIEUX M, KINIRY J R, et al. Maize leaf number sensitivity in relation to photoperiod in multilocation field trials[J]. Agron J, 1988,83:153-157.
- [17] 张凤路, MUGOS. 不同玉米种质对长光周期的初步研究[J]. 玉米科学, 2001,9(4):54-56.
- [18] HUNTER R B, HUNT L A, KANNENBERG L W. Photoperiod and temperature effects on corn[J]. Can J Plant Sci, 1974,54(1):71-78.
- [19] KINIRY J R, RITCHIE J T, MUSSER R L, et al. The photoperiod sensitive interval in maize[J]. Agron J, 1983,75:687-690.
- [20] TOLLENAAR M, HUNTER R B. A photoperiod and temperature sensitive period for leaf number of maize[J]. Crop Sci, 1983,23(2):457-460.
- [21] ELLIS R H, SUMMERFIELD R J, EDMANDES G O, et al. Photoperiod, leaf number, and interval from tassel initiation to emergence in diverse cultivars of maize[J]. Crop Sci, 1992,32(2):398-403.
- [22] KINIRY J R, RITCHIE J T, MUSSER R L. Dynamic nature of the photoperiod response in maize[J]. Agron J, 1983,75:700-703.
- [23] KINIRY J R, BONHOMME R. Predicting maize phenology[A]. HODGES T. Predicting crop phenology[C]. Boca Raton: CRC Press, 1991. 115-131.
- [24] ROOD S B, MAJOR D J. Responses of early corn inbreds to photoperiod[J]. Crop Sci, 1980,20(4):679-682.
- [25] ROBERTS R H, STRUCKMEYER B E. The effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of some of the higher plants[J]. J Agr Res, 1938,56(2):633-677.
- [26] STEVENSON J C, GOODMAN M M. Ecology of exotic races of maize: I. Leaf number and tillering of 16 races under four temperatures and two photoperiods[J]. Crop Sci, 1972,12(5):864-868.
- [27] MOZAFAR A, SCHREIBER P, OERTLI J J. Photoperiod and root-zone temperature: Interacting effects on growth and mineral nutrients of maize[J]. Plant and Soil, 1993,153(1):71-78.
- [28] STRUCKMEYER B E, MACVICAR R. Further investigations on the relation of photoperiod to the boron requirement of plants[J]. Bo Gaz, 1948,109:237-249.
- [29] RAILTON I D, WAREING P F. Effect of daylength on endogenous gibberellin in leaves of *Solanum andigena*—I. Changes in levels of free acidic gibberellin-like substances[J]. Physiol Plant, 1973,28:88-94.
- [30] WOOLEY D J, WAREING P F. The interaction between growth promoters in apical dominance: II. Environmental effects of endogenous cytokinin and gibberellin levels in *Solanum andigena* [J]. New Phytol, 1972,71(6):1015-1025.
- [31] TORREY J G. Root hormones and plant growth[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1976,27(3):435-459.
- [32] HALE M G, ORCUTT D M. The physiology of plants under stress[M]. New York: Wiley-Interscience Publisher, 1987. 129-143.
- [33] MARME D. Phytohormone: Membranes as possible sites of primary action[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1977,28:173-198.
- [34] ALLISON J C S, DAYNARD T B. Effect of change in time of flowering, induced by altering photoperiod or temperature on attributes related to yield in maize[J]. Crop Sci, 1979,19(1):1-4.
- [35] VINCE P D. Photoperiodism in plants[M]. London: McGraw Hill, 1975. 361-364.

【责任编辑 李晓卉】