

大豆光周期反应试验系统研究进展

曲明南^{1,2}, 吴存祥², 郭玉华¹

(1. 沈阳农业大学 农学院, 辽宁 沈阳 110161; 2. 中国农业科学院 作物科学研究所, 北京 100081)

摘要:自通过分期播种和人工控制光照长度发现植物的光周期现象以来,大豆一直是该领域研究的重要模式植物,许多关于植物光周期反应的重要发现是以大豆为材料获得的,对植物发育生理学研究产生了重要的推动作用。对大豆光周期反应研究相关的试验系统及其应用进行了综述,以期进一步完善大豆光周期反应试验系统,推动大豆光周期反应相关研究的不断深化。

关键词:大豆;光周期反应;试验系统

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2010)02-0332-04

Advances in the Establishment of Experimental Systems for the Studies of Photoperiodism in Soybean

QU Ming-nan^{1,2}, WU Cun-xiang², GUO Yu-hua¹

(1. College of Agriculture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, Liaoning; 2. Crop Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: Soybean has been an important model plant since the discovery of photoperiodism in the date-of-planting tests and artificially daylength control experiments. In the past, many major achievements in photoperiodism studies of plants were obtained by using soybean as material, resulting in the progress of plant developmental physiology. In this review, the experimental system establishment and their application in the researches of photoperiod responses of soybean were summarized, in order to provide information for improving the experimental systems and promoting the further studies of photoperiodism in this typical short-day crop.

Key words: Soybean; Photoperiodism; Experimental system

光周期反应现象(photoperiodism)是指植物对昼夜相对长度的反应。这种反应特性可以使植物感知季节的变化,调整生长发育的节奏,保证开花结实的正常进行^[1]。大豆是光周期反应敏感的典型短日作物,被作为植物光周期反应研究的重要模式材料^[2]。在大豆生物学特性研究的诸多领域中,光周期反应是研究历史最长、最系统、最深入,并对相关基础学科和其它作物的同类研究产生巨大推动作用的少数领域之一。了解大豆光周期反应的研究手段及成果,不仅有助于加深对植物光周期反应机制的认识,而且可进一步认识大豆生长发育的规律和生态适应性的本质,对农业生产具有重要的理论和实践意义。

自 Garner 和 Allard^[2]通过人工控制光照长度方法发现大豆的光周期反应现象以来,诸多学者围绕大豆光周期反应进行大量研究,获得不少突破性的发现,如临界光周期^[3-4]、光周期反应光谱^[5-6]、连续暗期的作用^[7-8]、可传导开花物质的存在

等^[9-15]。近十余年来,研究者对大豆的开花后光周期反应及长日效应进行了研究^[16],发现大豆的开花逆转现象,并在此基础上,试图建立植物光周期反应分子生物学机制研究的试验系统^[16-17]。此外,以生育期近等基因系、分离群体为材料^[18-25],借助分子标记、图位克隆等分子生物学方法,定位、克隆大豆光周期反应相关基因的工作取得了一定进展,为通过遗传学方法研究大豆的发育性状提供了可能。进一步利用、完善大豆光周期反应试验系统,对解析大豆乃至植物光周期的机制具有重要理论和实际意义。

1 大豆人工控光试验系统

该试验系统是应用最早、最广泛的试验系统,主要以 Biloxi、Peking 等晚熟大豆为材料,通过人为设置短日照和长日照处理,对大豆的生育阶段进行分析。

Garner 等^[2]以引自中国的晚熟大豆品种 Biloxi

收稿日期:2009-08-26

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30490250)。

第一作者简介:曲明南(1985-),男,硕士,研究方向为大豆发育生物学及分子育种学。E-mail:qumingnan@126.com。

通讯作者:郭玉华,教授,博士生导师。E-mail:guoyuhua2006@126.com。

为主要试验材料,通过分期播种研究大豆生育期的变化,发现大豆品种 Biloxi 的初花期与播种期关系不大。随后,他们以成熟期不同的 Mandarin、Pe-king、Tokyo 和 Biloxi 等 4 个品种为材料,通过人工控光方法,首次发现了大豆的光周期反应现象,并证明大豆是典型的短日作物。Borthwick 和 Parker^[3-4]以 Biloxi 为试材,研究 8 h 至 16 h 等不同日照长度条件下处理日数与花芽分化之间的关系,发现 8 h 处理至少 2~3 d,才能启动花芽分化。证明光周期诱导的效果具有积累和量化特征。

2 大豆暗期光间断试验系统

暗期对植物的开花极为重要,对于短日植物,开花与否决定于暗期的长度,长日植物则相反。足以引起短日植物开花的暗期中间若被一定强度的光所间断,短日植物不能开花,长日植物可开花,这种现象叫做暗期光间断现象。不同波长的光间断暗期的效应不同,红光最有效,蓝光效果最差。暗期光间断试验系统在大豆中有广泛的应用,其主要试材是 Biloxi 和自贡冬豆晚熟品种。

Parker 等和 Downs^[5-6]的暗期光间断试验中发现,相对于远红光(730 nm 左右),用红光波段(650 nm 左右)的光间断暗期更能有效地抑制大豆品种 Biloxi 的花芽分化。有些学者^[7-8]研究了在暗期中不同时段进行光间断对大豆品种 Biloxi 开花的影响,发现在长暗期的不同时段进行光间断处理会引起不同的反应。该研究证明了连续暗期的重要性;暗期光间断的光质和间断时期对大豆发育影响较大。Wu^[17]和 Han 等^[26]在以自贡冬豆进行暗期光间断处理时也发现,以红光结束的暗期光间断处理,可延缓或阻碍自贡冬豆的生殖发育;红光效应可在一定程度上抵消远红光效应,同时证明大豆开花后的反应是光周期反应。大豆暗期光间断试验系统不仅证明连续暗期在光周期反应中的中心作用,而且开创了植物光信号接收机制(感光受体)的研究。

3 大豆嫁接试验系统

嫁接是将植物的一部分器官移接到另一株植物体上,使它们愈合成长为一新个体的技术。嫁接体系是研究植物可传导物质运输规律的良好模型,被广泛应用到大豆光周期反应机制研究中。早期的大豆嫁接试验系统主要以 Biloxi 大豆^[9-10]、近等位基因系^[14-15]等为试材。嫁接方式主要有 Y 形嫁接、侧嫁接和交互嫁接。

Borthwick 和 Parker^[9]采用 Y 形嫁接研究 Biloxi 大豆光周期反应机制,发现叶片在短日照下产生了

促进开花的物质,这些物质可传输到未经短日处理的植株。Heinze 等^[10]的试验进一步证明了开花物质的存在。也有利用侧嫁接技术发现早开花品种嫁接在迟开花品种上产生了足够的开花物质以致使迟开花品种开花^[11]。而 Shanmugasundaram 等^[12]采用 Y 形嫁接体系证明仅当受体分枝有少于 2 片复叶时才能将花诱导物质从供体转移至受体。嫁接技术具有广泛应用价值,Kiihl^[13]采用交互嫁接技术成功诱导嫁接在早熟砧木上的晚熟接穗提前开花,并证明开花促进物质是由早熟品种克服由晚熟品种产生开花抑制物的效应而产生的。近年来,嫁接试验系统也被应用于大豆成熟期近等位基因系开花特性的相关研究^[14-15]。总之,嫁接技术在大豆开花物质传递及开花特性研究中发挥了非常重要的作用。嫁接试验系统的建立,不仅证明了开花物质的存在,也证明了开花物质的可传导性。但大豆嫁接试验系统仍存在很多弊端,不同基因型间亲和性不同,亲和性机制也是大豆嫁接试验系统迫切解决的问题。

4 大豆开花逆转系统

植物的开花逆转(flowering reversion)又称成花逆转,是指已经开始花芽分化的分生组织,在一定的条件下重新转向叶片分化的现象^[16,27]。开花逆转现象的发生,表明分生组织的活动方式不仅可以从营养生长状态转向生殖发育状态,而且可以从生殖发育状态逆转回营养生长状态^[17]。植物开花逆转的类型主要包括:花序逆转、花逆转、整株逆转。不同物种花逆转的诱导因素各异^[28-33]。

韩天富等^[16]以晚熟大豆品系自贡冬豆纯系为试材,通过不同光周期处理,首次在大豆中发现了开花逆转现象,建立了大豆开花逆转系统。吴存祥等^[17]对该系统进行了完善,并将大豆开花逆转的类型划进行系统分类。大豆开花逆转系统在开花过程的时空表达规律研究中有广泛应用^[17]。大豆开花逆转系统有以下特点:(1)从开花的逆过程认识成花机制,便于排除光周期诱导产生的次要反应;(2)大豆严格自花授粉、排除外来干扰;(3)光周期在大豆发育中起主导作用,可排除春化作用的干扰;(4)可同时用于研究短/长日照对生殖发育的促进/抑制作用。开花逆转现象的发现证明光周期诱导效果具有特效性和可逆性,同时可为通过分子生物学手段研究植物开花机制提供契机。

5 大豆生育期近等基因系试验系统

大豆生育期是由主基因及多基因共同控制的数量性状^[34-35]。Clark 和 Harosoy 近等基因

系^[18-24]包含生育期基因 E 的不同等位基因。到目前为止,共发现 8 个基因影响大豆的开花期和成熟期,包括 $E_1^{[20]}$ 、 $E_2^{[20]}$ 、 $E_3^{[21]}$ 、 $E_4^{[22]}$ 、 $E_5^{[18]}$ 、 $E_6^{[23]}$ 、 $E_7^{[24]}$ 和 $J^{[25]}$ 。

对 Clark 和 Harosoy 近等位基因系不同 E 基因位点研究表明,各显性位点延迟开花期及成熟期,隐性位点提早开花期和成熟期^[20-24],例外的情况是, E_1 延迟开花但减少开花至成熟的天数^[20], E_6 对开花期和成熟期的作用与其它基因相反,即显性位点促进开花和成熟,隐性位点延迟开花和成熟^[23]。生育期基因的效应受光照和温度的影响很大。例如, E_1 和 E_3 基因对于营养生长期和全生育期的作用方向虽然一致,但春播效应值大于夏播^[36-37], Cober 等^[35]研究了不同光周期处理对 E_1 、 E_3 和 E_4 效应的影响,证实长日照对 E_3 效应的影响最大,对 E_1 效应的影响最小;当 E_3 、 E_4 同时纯合存在时,光周期对生育期的影响较小。Saindon 等^[38]证明在以白炽灯为光源的长光照下, E_3 对 E_4 有上位性作用。Cober^[39]发现对光质的敏感性由强至弱依次为 E_1 、 E_4 、 E_3 。 E_7 基因虽然效应值相对较小,但对光质反应敏感^[40]。可推测成熟期基因与光敏色素密切相关,甚至某些成熟基因可能是光敏色素基因家族成员。光周期反应近等基因系试验系统发现的 8 个基因使人们对大豆生育期性状的遗传有了更深入的了解。

6 大豆光温互作试验系统

研究大豆生育期与光温的关系中既要考虑光照、温度的作用,又要考虑光温综合作用。大豆光温互作系统是以不同生态地区大豆代表品种为材料,通过分期播种和人工光照处理相结合的方法建立起来。大多数研究表明,长日、低温延迟发育,短日、高温促进发育^[41-48]。

早在大豆光周期发现之初就有人注意到光周期和温度共同控制大豆的发育,温度过低或过高均会影响光周期反应^[41-43]。刘汉中^[44]和任全兴等^[45]通过调整播期证明,低温延迟发育的效应超过短光照促进发育的效应是早播品种出苗至开花的天数延迟的原因;温度对大豆生育的影响随品种感光性的减弱而增大。汪越胜等^[46]首次提出光温综合反应指标。韩天富等^[1]提出了一个大豆光温互作效应的新模型,该模型指出,光周期决定大豆发育的方向,温度决定大豆发育的速度,即温度的作用取决于光周期所决定的发育方向。费志宏等^[47]通过分期播期和人工光照相结合,以光周期反应敏感度(PRS)、温度反应敏感度(TRS)及光温综合反应敏感度(PTCRS)为指标,建立了大豆光温互作效

应鉴定平台。他们的试验结果证明,随着温度的升高,短日照促进大豆发育的效应有所加强;随着日照的缩短,高温加快发育的作用也有所增大。Cober 等^[48]研究了光温互作对 E 近等基因系的生育期影响,结果发现长日照(20 h)加高温(恒温 28℃)是最不利于开花诱导的光温组合,在长日照(20 h)加低温(恒温 18℃)条件下,开花期比长日照加高温处理的材料提前。

7 展望

自人们通过调整播期和人工控制光照长度发现大豆典型光周期现象以来,大豆光周期反应试验系统迅速发展,并带动了大豆在植物生理学、分子生物学、细胞遗传学等各领域的发展。使人们发现了大豆的光周期反应和开花逆转现象、大豆感光部位、开花物质存在及 E 系列基因和 J 基因。但随着分子生物学技术的迅猛发展,对大豆光周期反应研究试验系统也提出了新的时代要求,需在借鉴其它模式植物研究方法的基础上,建立应用新的材料、新的处理手段、表型更直观、处理周期更短的系统。

在传统的大豆光周期反应试验系统中,所采用的材料由于植株占地空间过大、生长周期过长、转化效率低等因素,不适于进行大规模、快速、高效试验平台的建设和基础理论的研究。矮化大豆 MiniMax^[49]因其植株矮小(株高约为 22 cm)、生育期较短(63~77 d)、极小粒(百粒重为 5.1 g),为大规模、快速、高效光周期试验平台的建立提供了可能。但笔者在研究中发现,MiniMax 在自然光照条件下,生育期不够短(72~82 d),感花叶病毒病和疫霉根腐病,需要进行进一步改良或选择新的模式材料。

参考文献

- [1] 韩天富. 大豆光周期反应[M]//王连铮,郭庆元. 现代中国大豆. 北京:金盾出版社,2007:211-220. (Han T F. Photoperiodism of soybean[M]//Wang L Z, Guo Q Y. Contemporary Soybean Research in China, Beijing: Jindun Press, 2007: 211-220.)
- [2] Garner W W, Allard H A. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants[J]. Journal of Agricultural Research, 1920, 18: 553-606.
- [3] Borthwick H A, Parker M W. Effectiveness of photoperiodic treatments of plants of different age[J]. Botanical Gazette, 1938, 100: 245-249.
- [4] Parker M W, Borthwick H A. Effect of photoperiod on development and metabolism of the Biloxi soybean[J]. Botanical Gazette, 1939, 100: 651-689.
- [5] Parker M W, Hendricks S B, Borthwick H A, et al. Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short-day plants[J]. Botanical Gazette, 1946, 108: 1-26.
- [6] Downs R J. Photoreversibility of flower initiation[J]. Plant Physiology, 1956, 31: 279-284.
- [7] Wareing P F. Experiments on the 'light-break' effect in soybean

- plants[J]. *Physiol Plant*, 1954, 7: 157-172.
- [8] Nanda K K, Hamner K C. Investigations on the effect of "light break" on the nature of the endogenous rhythm in the flowering of Biloxi soybean[J]. *Planta*, 1962, 58: 164-174.
- [9] Borthwick H A, Parker M W. Photoperiodic perception in Biloxi soybeans[J]. *Botanical Gazette*, 1938, 100: 374-387.
- [10] Heinze P H, Parker M W, Borthwick H A. Floral induction in Biloxi soybean as influenced by grafting[J]. *Botanical Gazette*, 1942, 103: 518-529.
- [11] Kiyosawa S, Kiyosawa K. A study of varietal differences in flowering habits of soybean plants as followed by grafting experiments [J]. *Plant Cell Physiol*, 1962, 3: 263-273.
- [12] Shanmugasundaram S, Wang C C, Toungh T S. Photoperiodic response of flowering in two-branched soybean plants[J]. *Botanical Gazette*. (Chicago), 1979, 140(4): 4141-4147.
- [13] Kiihl R A, Hartwig E E, Kilen T C. Grafting as a tool in soybean breeding[J]. *Crop Science*, 1977, 17:181-182.
- [14] Tomasz Przepiorkowski, Steven K St Martin. The effect of grafting on the flowering of near-isogenic lines of soybean[J]. *Crop Science*, 2003, 43: 1760-1763.
- [15] Elroy R Cober, Daniel F Curtis. Both promoters and inhibitors affected flowering time in grafted soybean flowering-time isolines [J]. *Crop Science*, 2003, 43: 886-891.
- [16] 韩天富, 盖钧镒, 王金陵, 等. 大豆开花逆转现象的发现[J]. *作物学报*, 1998, 24(2): 168-171. (Han T F, Gai J Y, Wang J L, et al. Discovery of flowering reversion in soybean plants[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(2): 168-171.)
- [17] Wu C, Ma Q, Yam K M, et al. In situ expression of the GmN-MH7 gene is photoperiod-dependent in a unique soybean (*Glycine max* [L.] Merr.) flowering reversion system[J]. *Planta*, 2006, 223: 725-735.
- [18] McBlain B, Bernard R L. A new gene affecting the time of flowering and maturity in soybean[J]. *The Journal of Heredity*, 1987, 78: 160-162.
- [19] Bernard R L, Nelson R L, Creenees C R. USDA soybean genetic collection[J]. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1991, 13: 703-707.
- [20] Bernard R L. Two genes for time of flowering and maturity in soybeans[J]. *Crop Science*, 1971, 11: 242-244.
- [21] Buzzell R I. Inheritance of a soybean flowering response to fluorescent daylength conditions[J]. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1971, 13: 703-707.
- [22] Buzzell R I, Voldeng H D. Inheritance of insensitivity to long daylength[J]. *Soybean Genetics Newsletter*, 1980, 7: 26-29.
- [23] Bonato E R, Vello N A. E6, a dominant gene conditioning early flowering and maturity in soybeans[J]. *Genetics and Molecular Biology*, 1999, 22: 229-232.
- [24] Cober E R, Voldeng H D. A new soybean maturity and photoperiod-sensitivity locus linked to E1 and T [J]. *Crop Science*, 2001, 41: 698-701.
- [25] Ray J D, Hinson K, Manjono J E B, et al. Genetic control of a long-juvenile trait in soybean [J]. *Crop Science*, 1995, 35: 1001-1006.
- [26] Han T, Wu C, Tong Z, et al. Postflowering photoperiod regulates vegetative growth and reproductive development of soybean[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 55: 120-129.
- [27] Battey N H, Lyndon R F. Reversion of flowering[J]. *Botanical Review*, 1990, 56: 162-189.
- [28] Garner W W, Allard H A. Further studies in photoperiodism. The response of the plant to relative length of day and night[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 1923, 23: 871-920.
- [29] Battey N H, Lyndon R F. Reversion of flowering[J]. *Botanical Review*, 1990, 56: 162-189.
- [30] Thompson P A. Reversal of photoperiodic induction of strawberries with maleic hydrazide[J]. *Nature*, 1963, 200: 146-148.
- [31] Ram H Y M, Wadhi M. Morphogenic potentialities of flower buds of *Kalanchoe pinnata* Pres. grown *in vitro* [J]. *Annals of Botany*, 1968, 32: 825-832.
- [32] Lord E M, Eckard K J. Shoot development in *Citrus sinensis* L. (Washington navel orange) II. Alteration of developmental fate of flowering shoots after GA₃ treatment [J]. *Botanical Gazette*, 1987, 148: 17-22.
- [33] Lam S L, Leopold A C. Reversion and reinduction of flowering in *Perilla* [J]. *American Journal of Botany*, 1961, 48: 306-310.
- [34] Yang Y H, Gai J Y, Ma Y H. Differential inheritance of growth period traits under different planting seasons in soybean[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1994, 27(3): 1-6.
- [35] Cober E R, Tanner J W, Voldeng H D. Genetic control of photoperiod response in early-maturing, near-isogenic soybean lines [J]. *Crop Science*, 1996, 36: 601-605.
- [36] 常汝镇, 李星华. 夏播条件下大豆成熟期基因作用的研究[J]. *中国油料*, 1993(3): 15-17. (Chang R Z, Li X H. Study on effect of maturity genes in soybeans under summer sowing condition[J]. *Oil Crop of Chinese*, 1993(3): 15-17.)
- [37] 常汝镇. 大豆成熟期基因作用的遗传分析[J]. *大豆科学*, 1992, 11(2): 127-133. (Chang R Z. A Genetic analysis on effect of maturity genes in soybeans[J]. *Soybean Science*, 1992, 11(2): 127-133.)
- [38] Saindon G, Voldeng H D, Beversdorf W D, et al. Genetic control of long daylength response in soybean[J]. *Crop Science*, 1989, 29: 1436-1439.
- [39] Cober E R, Tanner J W, Voldeng H D. Soybean photoperiod sensitivity loci respond differentially to light quality [J]. *Crop Science*, 1996, 36: 606-610.
- [40] Cober E R, Voldeng H D. Low R;FR light quality delays flowering of E7E7 soybean lines [J]. *Crop Science*, 2001, 41: 1823-1826.
- [41] Garner W W, Allard H A. Photoperiodic response of soybean in relation to temperature and other environmental factors[J]. *Journal of Agricultural Research*, 1930, 41: 719-735.
- [42] Roberts R H. Further studies of the effects of temperature and other environmental factors upon the photoperiodic responses of plant [J]. *Journal of Agricultural Research*, 1939, 59: 699-709.
- [43] Major D J, Johnson D R, Tanner J W, et al. Effects of daylength and temperature on soybean development [J]. *Crop Science*, 1975, 15: 174-179.
- [44] 刘汉中. 光、温对大豆生育的影响[J]. *气象*, 1979(5): 30-32. (Liu H Z. Influence on soybean growth by the light and temperature[J]. *Meteorological*, 1979(5): 30-32.)
- [45] 任全兴, 盖钧镒, 马育华. 我国大豆品种生育期生态特性的研究[J]. *中国农业科学*, 1987, 20(5): 3-28. (Ren Q X, Gai J Y, Ma Y H. A study on the ecological properties of the growth periods of the Chinese soybean varieties. [J] *Scientia Agricultura Sinica*, 1987, 20(5): 3-28.)
- [46] 汪越胜, 盖钧镒. 中国大豆品种光温综合反应与短日照反应的关系[J]. *中国油料作物学报*, 2001, 23(2): 40-44. (Wang Y S, Gai J Y. Study on major factor in the responses to photo-temperature condition of soybeans from China[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2001, 23(2): 40-44.)
- [47] 费志宏, 吴存祥, 孙洪波, 等. 以光周期处理与分期播种试验综合鉴定大豆品种的光温反应[J]. *作物学报*, 2009, 35(8): 1-7. (Fei Z H, Wu C X, Sun H B, et al. Identification of photo-thermal responses in soybean by integrating photoperiod treatments with planting-date experiments [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(8): 1-7.)
- [48] Cober E R, Stewart D W, Voldeng H D. Photoperiod and temperature responses in early-maturing, near-isogenic soybean lines [J]. *Crop Science*, 2001, 41: 721-727.
- [49] Matthews B F, MacDonald M H, Song Q J, et al. Registration of 'MiniMax' Soybean[J]. *Journal of Plant Registrations*, 2007, 1: 1-2.