

非诱导光周期对植物开花的抑制作用*

范国强* 谭克辉

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

INHIBITORY EFFECT OF NON-INDUCED PHOTO-PERIOD ON PLANT FLOWERING

Fan Guo-qiang Tan Ke-hui

(Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044)

自 Garner 和 Allard(1925)首次明确提出植物成花过程受日照长度调控后, 人们对二者的相关性进行了大量的研究。其中大部分是关于光周期诱导促进植物开花的研究(金仕萍等, 1986; 郝乃斌等, 1988; 李立武等, 1990; Ballard and Grantlip, 1964; Besnard-Wibant, 1981; Biswas 等, 1966; Bonner, 1949; Bonner and Bonner, 1948; Chailakhyan, 1936; 1945; 1957; 1968; 1985; Collins and Salisbury, 1963; Garner and Allard, 1925; Knott, 1934; Kuijper, 1938; Lam, 1965; Lang, 1956a; Lang and Melchers, 1943; Lang, 1957; Lang and Chailakhyan, 1977; Moskov, 1936; Langridge, 1957; Lincoln 等, 1961; O'Neill, 1991; Schwabe, 1955; 1956; 1959; Schwabe and Wimber, 1976; Searl, 1965; Wittauer and Bukovae, 1957a; 1957b), 在这些研究中非诱导光周期往往作为保持实验植物处于非诱导状态或终止诱导进行的条件, 只有为数不多的工作是研究非诱导光周期对植物开花的抑制作用。为了系统理解这种抑制作用, 我们将有关研究在此加以综合分析。

不同时期进行的非诱导处理对开花的作用

(一) 光周期诱导后的非诱导处理对开花的作用

在光周期诱导过程中, 一般以茎生长点能否进行花芽分化为指标。在大多数情况下, 诱导结束后生长点在形态上尚未发生变化, 而花芽分化是在诱导若干天后才开始进行了。只要生长点开始分化, 植株通常或早或晚都可开花。在实验条件下, 被实验的植物都被转移到非诱导条件下以观察其开花状况, 较少注意诱导后非诱导条件对花芽分化及开花的作用。我们的研究结

* SDP: 短日植物 LDP: 长日植物 NDP: 中性植物
RNA: 核糖核酸 ABA: 脱落酸 mRNA: 信使核糖核酸
* 现通讯地址: 河南农业大学, 郑州 450002

果表明,给予短日照植物紫花牵牛(*Pharbitis nil*, cv Violet)一个短日照(16小时暗期)可诱导植株的花芽分化,若在一个短日照之后,再继续给予短日照,并与给予长日照的相比较,结果发现前者开花时间早并且开花数量也多(范国强和谭克辉,1996)。说明短日照之后的长日照处理有抑制开花的作用。类似现象在其它植物上也可观察到。例如,水稻(*Oryza sativa*)农垦58在5~9叶期间给10天短日照处理,生长点就可分化到二级枝梗即花芽已经分化,若给予5天长日照与给予5天短日照的相比,抽穗延迟了5天,而对光敏不育水稻农垦58S来说,穗开始分化之后,给予长日照处理,其在延长水稻抽穗的同时,还导致花粉的败育(白书农和谭克辉,1992)。显然,在水稻穗开始分化之后长日照的作用并非中性的,而是抑制甚至破坏了发育的进程。以上结果表明,在短日照诱导之后的长日照确实对开花有明显的抑制作用。

(二) 诱导期间非诱导处理对开花的作用

研究发现,如果将短日植物大豆(*Glycine max*)和紫苏(*Perilla frutescens*)用单一的长日/短日光周期交替处理,植物则不能开花(Lay-yee,1987)。对长日植物天仙子(*Hyoscyamus niger*)来说,交替的短日/长日光周期处理也大大减弱了其开花效应(Schwabe,1955)。如果在短日植物厚叶高凉菜(*Xanthium strumarium*)和长日植物天仙子的诱导光周期中插入非诱导光周期可抑制植株开花的进行。对一个短日照处理就能导致植株开花的紫花牵牛来说,在两个短日照间插入一个长日照处理,长日照对其花芽分化的抑制作用可从植株开花的时间延迟和数量减少上表现出来(范国强和谭克辉,1996)。从这些结果可以看出,在诱导光周期中插入的非诱导光周期处理不仅仅是暂时中止诱导过程的进行,而是表现出抑制植株成花的作用。

(三) 在光周期诱导前,非诱导光周期处理对植物开花的作用

我们用紫花牵牛的实验结果表明,短日照诱导前的长日照处理对诱导过程产生某种抑制作用——开花时间的延迟和开花数量的减少(范国强和谭克辉等,1996)。同样的现象在短日植物红麻(*Hibiscus cannabinus*)上也观察到(任锡畴等,1982)。在10天短日照诱导之前,植株经过3~4个长日照处理可使后面的光周期诱导失效,即植株不能开花,而对照100%开花。因此,可以认为诱导前的非光周期诱导处理产生的抑制物质可减弱或完全破坏随后诱导处理的作用,从而抑制植株的成花过程。

以上结果表明,对光敏感植物来说,不论非光周期诱导处于光周期诱导前、光周期诱导过程中或光周期诱导之后,其都在某种程度上抑制了光周期诱导对被实验植物的促进作用。因此非光周期诱导并非是保持被实验植物处于非诱导状态或暂停诱导过程,而是对植物产生了不利于开花的物质。

植株局部叶片非诱导处理对开花的作用

Garner 和 Allard(1920)报道短日照秋英属(*Cosmos bipinnatus*)植物植株上部叶片在长日照下,下部叶片在短日照下感受光周期,植株开花受到强烈抑制。然而,如果上、下叶片接受的光周期相反,抑制作用就不太明显。后来在其它植物上也得到了类似的结果(Bonner,1949)。进一步研究发现,如果将苍耳叶片基部给予短日照处理,而上部则进行长日照处理,植株开花便受到抑制(Gibby 等,1971)。这些结果表明,处于非光周期诱导条件下的叶片在某种程度上抑制诱导条件下叶片对开花的促进作用。特别是非光周期诱导处理的叶片处于离茎端——生长

点较近部位的更是如此。这种抑制作用的原理很可能是叶片产生了抑制开花的物质。

非诱导条件下叶片产生抑制物质的研究

离体培养具有未展开叶片的紫苏顶端,其只能在短日照下开花,如果将未展开的叶片去掉,则培养顶端能在长日照下开花(Bonner 等,1948)。全部去叶的天仙子植株无论在连续光照或黑暗中,还是在长日照或短日照条件下,植株开花同样快,如果重新嫁接上叶片,短日照的抑制作用则又恢复,长日照的促进作用也很明显(Lang,1957)。生长在长日照下的草莓(*Fragaria vesca*)母株通过葡萄茎能抑制短日照下的子株开花(Guttridge,1959)。利用菟丝子(*Cuscuta chinensis*)寄生到短日大豆上的研究结果表明,当大豆处于短日条件下时,寄生到其上的菟丝子则能开花;当长日照下的大豆植株通过菟丝子的寄生与短日照下的大豆植株相连结时则能推迟短日照下大豆植株的开花;如果大豆处于长日条件下,除非将大豆叶片去掉,否则菟丝子不能开花(Fratianae,1965)。这些结果都表明处于非诱导条件下的植株叶片产生了可运输的开花抑制物质(Wittaier and Bukovae,1957),并且这种(些)物质在不同植株中具有相同抑制开花的性质。三种类型(SDP、LDP、NDP)烟草(*Nicotiana tabacum*)嫁接的实验也得到相同的结论(Moskov,1936)。

将长日照下的厚叶高凉菜叶片汁液和经过诱导叶片的汁液分别注入诱导植株发现,前者汁液能减少诱导植株的开花数量(Searl,1965)。这也说明非诱导条件下植株叶片内产生了开花抑制物质。提取、分离该物质,经鉴定其为没食子酸(Salisbury 等,1962;Schwabe,1956),但没食子酸只能抑制某些植物开花,并不能抑制所有植物的成花过程。Schwabe(1956)认为厚叶高凉菜叶片内的抑制物质为ABA类似物,但ABA不能抑制诱导条件下红麻植株的开花(任锡畴等,1982)。

以上结果表明,无论长日植物或短日植物一旦处于非光周期诱导条件下,叶片便可产生可移动的抑制开花物质,并且这种(些)物质具有共同的抑制特性。但至目前,分离、纯化具有专一性抑制物质的实验还没有成功。

非诱导条件下叶片内基因的活动

用蛋白质合成抑制剂对氟-苯丙氨酸和乙基硫氨酸在暗期处理苍耳叶片可显著抑制光周期诱导的进行(Schwabe,1955),用氯霉素和对氟-苯丙氨酸处理牵牛叶片也抑制植株花芽分化的进行(戴尧仁,1986;李立武等,1990)。由此可以看出,蛋白质代谢与非光周期诱导抑制植物成花有一定的关系。

用核酸代谢物 5-氟尿嘧啶处理暗期苍耳叶片,可显著抑制植株的花芽分化,但抑制作用可被乳清酸完全恢复(Schwabe,1955)。由此可以推出非光周期诱导处理可改变诱导叶片内RNA的代谢。如果用放线菌素D处理暗期叶片,则可阻止诱导过程的进行(Garner and Allard,1920)。其意味着非诱导条件下叶片内 mRNA 发生了质的变化,从而抑制了植株花芽分化。也就是说非光周期诱导的作用是在转录水平上调控植物体内的代谢活动,不利于花芽分化的进行。

用等电聚焦和免疫电泳分别分析牵牛子叶蛋白质发现,非诱导处理子叶的蛋白质比诱导子叶的多一条谱带(戴尧仁,1986;Warm,1984)。双向电泳的结果表明,非诱导子叶中有四种诱导子叶中观察不到的蛋白质,但减少了另外两种蛋白质(李立武等,1990)。用天仙子研究也得到了类似的结果(Yoshida等,1967)。分析非诱导和诱导牵牛子叶 mRNA 后发现,不同处理子叶内 mRNA 的种类发生了质的变化(Zeevaart and Brede,1977),这在后来的实验中得到了证实(Schwabe,1959)。然而,Lay-yee (1987)发现不同处理间 mRNA 没有质的差异。为了阐明不同处理牵牛子叶基因的变化状况,O'Neill(1991)对子叶中控制成花的基因作了研究,但其克隆到的基因特异性不高。

由此可知,非光周期诱导处理确实导致了叶片内核酸和蛋白质的代谢变化。然而,目前有关由于基因活动转录 mRNA 及 mRNA 翻译蛋白质种类增减问题尚无明确的结论。此外,分离控制开花基因的工作也没有多大进展。

结束语

非光周期诱导抑制成花的机理是十分复杂的,经过长期研究虽然阐明了非光周期诱导对成花的一些作用,但至目前还没有分离出具有广谱性的开花抑制物质。这可能是由于这种活性很高的物质极不稳定,在分离提纯过程中受到破坏,也可能分离到了一些具有抑制开花的物质,但在引入受体植物过程中破坏。另一方面,人们对非光周期诱导条件下叶片基因的活动状况进行了一些研究,虽说目前还没有重大突破,但发现了非诱导处理抑制植物开花与叶片内核酸和蛋白质代谢密切相关,尤其是近年来发现了与抑制植物开花有特异关系的蛋白质,使该方面的研究向前推进了一步,可望在不久的将来,该领域的研究会有较大的进展。

参 考 文 献

- 白书农. 谭克辉. 1992. 植物生理学通讯. **2**: 32~38
任赐畴. 张菊野. 罗文华. 金仕萍. 1982. 植物生理学报. **8**: 213~221
李立武. 谭克辉. 1990. 中国科学. (B辑). 1152~1156
金仕萍. 金淑梅. 曹国仪. 任赐畴. 1986. 植物学报. **28**: 492~497
范国强. 谭克辉. 1996. 西北植物学报. **16**: 125~130
郝乃斌. 张玉竹. 戈巧英. 谭克辉. 朱惠格. 1988. 植物学报. **30**: 292~296
戴尧仁. 中国植物生理学会第四次全国学术会议论文摘要汇编. 1986. 第 191 页. 上海
Ballard, L. A. and A. E. Grantlip. 1964. *Aust. J. Biol. Sci.*, **17**: 323~337
Besnard-Wibant, C. 1981. *Physiol. Plant.*, **53**: 205~212
Biswas, P. K., Paul, K. B. and J. H. M. Henderson. 1966. *Physiol. Plant.*, **19**: 875~882
Bonner, J. 1949. *Bot. Gaz.*, **111**: 635~637
Bonner, J. and D. Bonner. 1948. *Bot. Gaz.*, **110**: 154~156
Chailakhyan, M. K. 1936. *Compt. Rend. (Doklady) Acad. Sci. URSS*, **1**: 89~93
Chailakhyan, M. K. 1945. *Comp. Rend. (Doklady) Acad. Sci. URSS*, **47**: 220~224
Chailakhyan, M. K. 1957. *Dokl. Acad. Nauk. SSSR*, **117**: 1077~1080
Chailakhyan, M. K. 1968a. In *Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances*, eds. Wightman, F. and G. Setterfield. Runge Press. Ottawa. pp 1313~1340
Chailakhyan, M. K. 1985. *Fisiol. Rust.*, **32**: 1172~1181
Collins, W. T., F. B. Salisbury and C. W. Ross. 1963. In *The Induction of Flowering* ed. Evans. LT. MacMillan Press. Melbourne. pp 328~349
Dickens, C. W. S. and J. V. Staden. 1990. *Plant Cell Physiology*, **31**: 757~762
Fratianae, D. G. 1965. *Amer. J. Bot.*, **52**: 556~562

- Garner, W. W. and H. A. Allard. 1920. *J. Agri. Res.* **18**: 553~606
 Garner, W. W. and H. A. Allard. 1925. *J. Agri. Res.* **21**: 555~566
 Gibby, D. D. and F. B. Salisbury. 1971. *Plant Physiol.* **47**: 784~789
 Guttridge, G. G. . 1959. *Annals of Botany*. **23**: 351~360
 Harder, R., M. Westphal and G. Behrens. 1959. *Planta*. **36**: 424~438
 Jacobs, W. P.. 1980. In Plant Growth Sustances, ed. F. Skoog. Springer-verlag. Berlin. pp 301~309
 King, R. W. and L. T. Evans. 1969. *Aust. J. Biol. Sci.* . **22**: 559~572
 King, R. W. and J. A. D. Zeevaart. 1973. *Plant Physiol.* **51**: 72~78
 Klebs, G.. 1913. *Sober. Akad. Wiss. Heidelberg*, **5**: 1~17
 Knott, J. E. . 1934. *Amer. Soc. Hort. Sci.* . **31**: 152~154
 Kuijper, W. F.. 1938. *Proc. Acad. Sci. Amesterdan*. **39**: 1114~1122
 Lam, S. L.. 1965. *Jour. Bot.* . **52**: 924~928
 Lang, A.. 1956a. *Naturwissenschaften*. **43**: 257~258
 Lang, A. and G. Melchers. 1943. *Planta*. **33**: 653~702
 Lang, A.. 1957. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **43**: 709~717
 Lang, A. . M. K. Chailakhyan and I. A. Frolova. 1977. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **74**: 2412~2416
 Moskov, B. S.. 1936. *Bull. Appl. Bot. Gen. and Plant Breed. Ser A*. **17**: 25~30
 Langridge, J. 1957. *Plant Physiol.* . **33**: 101~104
 Lincoln, R. . G. D. L. Mayfield and A. Cunningham. 1961. *Science*. **133**: 3455
 O'Neill, S. D.. 1991. In Molecular Analysis of Floral Induction in *Pharbitis nil* in Plant Reproduction. from floral Induction to Pollination . ed. Lord, E. and G. Bernier. pp 25~64
 Lay—yee. 1987. *Planta*. **132**: 250~263
 Pryce, R. J.. 1972. *Phytochem.* . **11**: 1911~1918
 Salisbury, F. B. and J. Bonner. . 1962. *Plant Physiol.* **35**: 173~177
 Schwabe, W. W.. 1955. *Physiol. Plant.* **8**: 263~278
 Schwabe, W. W.. 1956 . *Annals of Bot.* . **20**: 1~4
 Schwabe, W. W.. 1959. *Jour. Exp. Bot.* . **10**: 317~329
 Schwabe, W. W. and R. H. Wimber. 1976. *Perspect Exp. Biol.* . **2**: 41~57
 Searl, N. Z.. 1965. *Plant Physiol.* . **40**: 260~267
 Stiles, J. I. and P. J. Davies. 1976. *Plant Cell Physiol.* . **17**: 855~857
 Warm, E. 1984. *Physiol. Plant.* **61**: 344~350
 Yoshida, K. K. Umemura, K. Yoshinge and Y. Oota. 1967. . *Plant Cell Physiol.* , **8**: 97~108
 Wittiaier, S. H. and M. J. Bukovae. 1957a. . *Mich. St. Univ. Agr. Exp. Sta. Quart. Bull.* , **39**: 661~672
 Wittiaier, S. H. and M. J. Bukovae. 1957b. . *Science*. **126**: 30~31
 Zeevaart, J. A. D. and J. M. Brede. 1977. . *Plant Physiol.* . **60**: 747~753