

综述 Reviews

植物对弱光的响应研究进展

韩霜^{1,2}, 陈发棣^{1,*}¹南京农业大学园艺学院, 南京210095; ²商丘职业技术学院园林食品加工系, 河南商丘476100

摘要: 弱光是目前制约设施生产的重要环境因子之一。植物为了适应弱光环境, 通过改变自身的生理生化特性, 如叶绿素含量、叶片解剖结构、类囊体结构、抗氧化酶活性和内源激素含量等, 从而保证植物体自身能在遮荫的条件下充分利用光能。本文从生长发育、光合特性、活性氧代谢、组织结构和激素等方面综述了植物对弱光的响应规律。

关键词: 植物; 弱光; 形态; 光合特性; 响应规律

Research Progress in Plant Response to Weak Light

HAN Shuang^{1,2}, CHEN Fa-Di^{1,*}¹College of Horticulture, Nanjing Agriculture University, Nanjing 210095, China; ²Gardens and Food Processing Department, Shangqiu Vocational and Technical College, Shangqiu, Henan 476100, China

Abstract: Weak light is currently one of the important environment factors of restricting facilities production. The plant transforms oneself the physiological and biochemical characteristic for adapting to weak light, such as chlorophyll content, leaf anatomy organization, thylakoid structure, antioxidant enzyme activity and endogenous hormone content etc., to insure plant can well make use of light under the situation of shading. This review summarizes the rule of response to weak light from plant growth and development, photosynthetic characteristics, reactive oxygen metabolism, tissue structure and hormone.

Key words: plant; weak light; morphology; photosynthetic characteristics; response rule

植物自然群落和农业生产中经常出现资源亏缺现象, 个体之间对光能的利用存在竞争(Franklin和Whitelam 2005)。在农业生产中, 当栽培密度过大(Dudley和Schmitt 1996)、遇到恶劣天气(Dingkuhn等1991)和冬季时光照强度大幅度下降, 存在弱光问题。设施农业迅速发展, 而设施环境中一个比较突出的问题是光照强度低, 不能满足植物生长的需要, 对经济产量造成很大影响, 所以弱光是影响设施生产的主要障碍之一(占吉成等2003)。弱光会引起作物徒长、光合能力和抗病虫害的能力下降(李丹丹等2009), 对于那些产品器官为果实的作物, 弱光会影响到开花、坐果及果实的发育, 最终导致产量和品质的下降(李伟等2008)。因此, 有关弱光对植物生长发育的影响机理和提高植物对弱光环境适应性研究受到了广泛关注。

1 弱光与植物生长发育

植物对光环境的适应分为三个不同水平, 首先通过改变根、茎、叶之间的生物量调整株型;

第二, 改变叶片组织结构来改变受光面积; 第三, 协调光合器官之间的氮素水平(Evans和Poorter 2001)。遮荫处理增加了茄子(吴雪霞和查丁石2010)、黄瓜(韩丽平2006)、番茄(王丽娟和张平2002)的株高、节间长, 同时降低了比叶重和茎粗。对桃(姚允聪等2007)、黄瓜(甄伟和张福埚2000)和番茄(侯兴亮和李景富1999)等的研究均发现, 弱光处理使植株叶片变大变薄, 叶色变淡、角度平展。弱光下为保证正常的光合作用, 植株会将有限的同化产物用于维持叶面积的正常大小, 以保证吸收足够的光能, 导致叶片厚度下降。叶的解剖结构在复杂的光照条件下特化, 表皮细胞凹凸不平便于叶绿体捕获光子, 栅栏组织长柱状,

收稿 2012-12-12 修定 2013-02-26

资助 江苏省科技支撑计划(BE2011325)、863计划(2011AA-100208)、教育部新世纪优秀人才支持计划(NCET-10-0492)、江苏省高校科研成果产业化推进项目(JHB2011-8)和国家自然科学基金项目(31272196)。

* 通讯作者(E-mail: chenfd@njau.edu.cn; Tel: 025-84395231)。

沿细胞壁纵向分布,具有“筛孔效应”和“光通道”特征,海绵组织细胞排列不规则、空隙大(李合生2002)。重度遮荫栅栏组织和海绵组织体积变小,适度遮荫变化趋势相反(Deng等2012b)。光合能力或电子传递速率与单位叶面积氮素含量成正比,弱光条件下,氮素从可溶性蛋白向色素蛋白复合物转移(Deng等2012b)。弱光条件下,伴胞液泡化明显,维管束鞘细胞的叶肉细胞积累大量淀粉粒,淀粉粒的积累可能是光合同化产物的生产与输出之间的不平衡所致(Keuskamp等2010)。对油桃的研究认为:弱光处理造成叶脉筛管伴胞细胞变小,胞质少,液泡化明显,说明弱光影响细胞发育,进而影响到伴胞的运输功能(Wang和Huang 2003)。

弱光诱导了植物超微结构的改变,叶绿体是行使光合作用的细胞器,最易受到伤害,短期弱光促使基粒片层加厚以适应弱光(甄伟和张福墁2000)。随着弱光处理时间的延长,叶绿体膨胀变大内部出现裂缝和孔洞,基质片层肿胀(Deng等2012a)。通过分析芦苇(Keuskamp等2010)、不结球白菜(黄俊等2007)等物种耐弱光与超微结构的关系发现,耐弱光性强的种或品种超微结构受伤程度较小。

生殖生长方面,弱光导致花芽分化延迟、花芽发育变劣、坐果率下降、产品器官发育缓慢、产量品质下降。弱光降低了玉米(李潮海等2005)、水稻(任万军等2004)的干物质积累。弱光胁迫使水稻有效穗数减少,结实率降低,产量和收获指数降低,成熟期延后(Sugawara等2000),弱光条件下同化产物从叶片内输出的速度和数量下降,同时还影响光合产物在植物体内各器官间的分配比例。随着光强减弱和处理时间的延长,不同番茄品系幼苗的总干重逐渐下降,其中根干重百分比降幅更明显,茎干重百分比大幅增加,叶干重百分比存在品系间差异(朱延姝等2006)。弱光使干物质有效转移到叶片以便扩大叶面积(Cavagnaro和Trione 2007),这是植物应对环境胁迫的有效方式,以便更好地利用弱光环境中有限的光能,从而满足其生长和结实的需要。适度遮荫条件下反而有利于一些植物生长,三叶青在67%遮荫条件下光合速率最高,自然光照下产生光抑制(Dai等2009)。适度遮荫能增加莴苣(Fu等2012)和草莓(迟伟等

2001)的产量。

2 弱光对光合作用的影响

在弱光逆境下叶片的净光合速率下降(甄伟和张福墁2000;李伟等2008;Marchese等2008;吴雪霞和查丁石2010),即在光饱和点以下随着光照强度的减弱,下降幅度受温度、二氧化碳浓度、相对湿度的影响,当叶片持续处于光补偿点以下时,异化作用显著增强。研究发现,植物在弱光条件下通过增加单位面积的色素含量来提高捕获光子能力以适应弱光(Wittmann等2001),弱光下植物叶片具有阴生植物的特征,有较低的叶绿素a/b值,Chl b含量的相对增加有助于利用环境中占优势的较长波段的红光和远红光,从而提高捕光能力,是植物对弱光环境的生态适应。弱光降低了云杉(Bertamini等2006)、凤梨和万年青(Skillman等2005)、牧草(Baig等2005)、巴豆等热带树种(Favaretto等2011)、莽草(Griffin等2004)等植物体内Chl a/b。因为叶绿素是以非共价形式结合到反应中心或LHC蛋白上(Green 1988),Chl a/b下降意味着色素与光系统捕光复合物(LHCII)结合减少(Naramoto等2006)。Chl a/b变化说明,弱光影响了色素在不同色素-蛋白复合物之间的分布。

弱光胁迫下RuBP羧化酶含量降低,光合系统中间产物酶系减少,限制了对CO₂摄取和传递电子的能力。弱光胁迫使甜瓜RuBP再生速率及羧化效率降低,耐弱光品种降低幅度较小;同时CO₂补偿点升高,CO₂饱和点降低,叶片对CO₂的利用范围变窄,且光强越低,范围越窄(种培芳和陈年来2008)。表观量子效率(AQY)是光合作用中光能转化最大效率的一种度量,羧化效率(CE)与叶片中核酮糖-1,5-二磷酸羧化/加氧酶(Rubisco)的活性相关,两个参数可以反映光合机构的光合能力变化情况(许大全2002)。弱光或遮荫处理对植物的AQY影响有不同的结果。弱光诱导了生姜(张振贤和邹琦2000)、花生(张昆等2009)、草莓(迟伟等2001)的AQY上升,而使百合(喇燕菲等2010)、桃树(高荣广等2006)、三叶鬼针草(叶子飘和赵则海2009)、白菜(黄俊2006)的AQY下降。弱光处理后AQY的不同变化趋势,可能与不同植物的喜光特性有关,也可能与弱光处理的强度与时间有关,其机理还有待进一步深入研究。

叶绿素荧光动力学技术在检测光合作用的光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面有独特的作用,是研究植物光合生理及与逆境胁迫关系的理想探针(Rascher等2000)。 F_v/F_m 值代表PSII的最大量子效率,反映植物潜在最大光合能力。一些研究表明,遮光或降低光照强度,一些植物叶片的 F_v/F_m 值变化不明显(Griffin等2004; Fu等2012),而强光胁迫时显著下降(Favaretto等2011),是植物产生光抑制的标志(Baker 2008)。弱光条件下生长的植物转到强光下产生光抑制,所以改变光照条件时要逐渐增加光照(Valladares等2002)。一些研究表明,遮光条件下光系统II活性下降,遮荫时间越长或遮荫程度越重qP下降幅度越大(Deng等2012a)。Fu等(2012)发现在一定光照强度范围内,随着光照强度的减弱qP增大、NPQ减小,最大光强和最小光强条件下qP和NPQ都低;认为qP和NPQ存在竞争关系,光照过强引起光合系统破坏造成过多的能量不能以热的形式耗散掉,造成过多的活性氧产生。

3 弱光与活性氧代谢

Marchese等(2008)以自然光照、30%遮荫、50%遮荫和70%遮荫处理伞形胡椒,研究发现:自然光照下SOD最强,而CAT最弱;不同遮荫度之间SOD活性差异不大,50%遮荫条件下CAT活性最大。对十大功劳的研究发现,随着遮荫程度的增加,APX、GR、SOD和MDAR活性降低(Logan等1998)。对茉莉的研究认为,遮荫促使SOD、POD活性增加,CAT活性降低,APX变化不规则(Deng等2012b)。所以遮荫引起抗氧化酶的变化趋势与遮荫度及遮荫时间关系密切,而且不同物种之间差异显著,不同的抗氧化酶受诱导的时间点和变化趋势不同。

4 激素在弱光响应中的作用

4.1 弱光与赤霉素

赤霉素是激素家族的重要成员,在控制植物生长发育方面起着重要作用,例如种子萌发、茎的伸长、营养生长向开花转变等过程(Thomas等2005)。最近研究也表明光信号与激素信号相互作用控制植物的去黄化、细胞伸长等过程(Stamm和Kumar 2010)。光敏色素(phytochrome)主要感受红光/远红光,当植物在黑暗条件下或照射远红光后,

光敏色素以不具有活性的Pr型存在于细胞质中,当植物在光照条件下或照射红光后,光敏色素分子转变成具有生物活性的Pfr型,Pfr型的光敏色素转移到细胞核中(Huq等2003),与核内的PIFs (phytochrome interacting factors)转录因子相互作用,诱导光调控基因的表达和光形态建成发生(Castillon等2007)。当GA含量降低时,定位于核内的DELLA蛋白积累,与PIF3转录因子结合使之不能结合到目标基因的启动子上,调控下游基因的表达。光敏色素对GA途径的影响表现在两个方面:光照条件下核定位phyB以Pfr形式与PIF3或PIF4相结合,导致它们泛素化而降解,从而不能启动靶基因的表达,细胞伸长受抑制(Feng等2008),模型如图1。另一方面,光敏色素介导的光信号能够抑制拟南芥下胚轴中GA生物合成相关基因的表达,从而降低GA含量,这样DELLA蛋白与PIF3或PIF4相互作用,阻止PIF3或PIF4调控靶基因的表达,因此下胚轴相关基因的表达受抑制(Achard等2007)。拟南芥GA合成缺陷型突变体*gal-3*暗生长条件下表现出部分光形态建成特征(Alabadi等2004),说明赤霉素是拟南芥维持暗形态建成中不可缺少的。矮壮素(PAC)处理能够抑制野生型水稻幼苗胚芽鞘的生长,诱导*Lhcb*基因的表达,据此GA是维持水稻幼苗暗形态建成、抑制光形态建成所必需的(刘婧2010)。

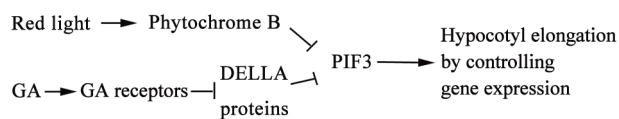


图1 光和赤霉素通过PIF3和DELLA蛋白调控下胚轴生长的模式图(Feng等2008)

Fig.1 Simplified diagram depicting the genetic interaction of light and GA in control of hypocotyls elongation by PIF3 and DELLA protein (Feng et al 2008)

赤霉素种类很多,至少有136种被分离出来,但只有少数具有生物活性,其中包括GA₁、GA₃、GA₄和GA₇(Taiz和Zeiger 2006),在弱光或黑暗条件下豌豆苗赤霉素含量显著增加,尤其是GA₂₀增加7.6倍(Gawronska等1995)。弱光条件下草地早熟禾体内GA₁和GA₂₀都显著增加(Tan和Qian 2003)。

4.2 弱光与生长素

生长素是植物生长发育最重要的激素之一,

能影响植物细胞的分裂、伸长和分化,几乎参与植物生长和发育的所有过程。它可以通过一种极性运输的方式在细胞间以及在不同幼嫩组织和器官之间输送,这种运输方式在植物生长和发育的许多过程起着极其重要的作用。当光通过覆盖物时红光显著下降,远红光富裕,植物产生株高变大、节间变长、叶片变薄、茎秆细弱等庇荫症状(SAS) (Vandenbussche等2005), R/FR比例下降为植物提供了早期信号使植物在基因表达方面发生了一系列变化(Carabelli等2007)。最近的一些研究表明生长素与光信号共同作用调控植物的去黄化和细胞伸长等过程(Sassi等2012b)。低R/FR或弱光条件下,拟南芥HD-Zip *ATHB2*和bHLH *PIL1*转录因子在几分钟内迅速增加,当从低R/FR转向高R/FR时,以上2个基因又迅速下降(Salter等2003)。低R/FR引起的庇荫症状与生长素水平及生长素的运输关系密切,此结论与光敏色素调节茎生长主要是因为生长素水平改变是一致的,*axr1*突变体对生长素响应不敏感,而且生长素运输抑制因子(NPA)显著降低了野生型拟南芥茎长(Morelli和Ruberti 2000)。

调节生长素浓度梯度是生长素运输的一个重要特征,通过几个载体蛋白的协调作用在细胞之间极性运输(Friml 2010)。生长素运输蛋白家族,如PINs调节生长素流出,并控制流出方向,维持不同组织之间的浓度差,以调控植物的生长发育(Wisniewska等2006)。AUX1调节生长素流入(Kleine-Vehn等2006)。最近研究认为,黑暗引起PINs蛋白在根系顶端分生组织细胞内分布快速变化,从而导致生长素向下部运输受限,根系生长受到抑制(Laxmi等2008)。以PIN2蛋白为例,大量证据证明PIN2蛋白进入液泡内被降解从而完成生长素的细胞内短途运输(Leitner等2012)。Sessi等(2012a)认为:光主要通过调节PIN1转录水平来调节下胚轴生长素的极性运输,黑暗条件下,*PIN1*表达量显著下降,使生长素向下运输受到抑制;*PIN1*和PIN2胞内分布及根顶端分生组织表达量受COP1调控,蛋白酶体抑制剂导致COP1下降,*PIN2*在质膜上表达量增加。

4.3 弱光与乙烯

乙烯是分子结构最简单的一种激素,以气体

形式存在,往往以其前体1-氨基环丙烷-1-羧酸(1-aminocyclopropane-1-carboxylic-acid, ACC)在不同器官之间运输。大多数植物以蛋氨酸为乙烯合成的前体(Tsavkelova等2006),乙烯生物合成的主要途径可以概括为: Met (蛋氨酸)→SAM (S-腺苷蛋氨酸)→ACC (1-氨基环丙烷-1-羧酸)→乙烯,此过程中每一步都由特定的酶催化,其中SAM到ACC这一步是由1-氨基环丙烷-1-羧酸合酶(ACS, EC 4.4.1.14)催化(Wang等2002)。一般认为,ACS是植物体内乙烯生物合成的限速酶,其活性大小决定着乙烯的生物量,因此ACS成为有效调控乙烯生物合成的重要目标,ACS的活性受生育期、环境和激素的影响。种子萌发、果实成熟和器官衰老时,ACS酶活性加强,产生更多乙烯(Rieu等2005)。机械伤害、水涝、干旱、寒害、病害和虫害等会诱导或活化ACS,乙烯释放量增多(EI-Sharkawy等2008),从而使植物生长受到抑制。一些研究认为乙烯伴随着庇荫症状产生,而且低浓度的乙烯引起弱光条件下西红柿茎伸长,转基因乙烯非敏感型西红柿茎长低于野生型(Pierik等2003),低浓度乙烯引起向日葵叶面积增大,但高浓度乙烯又使叶片生长受到抑制(Lee和Reid 1997)。低光照条件下,阳生型或阴生型柴胡茎长显著高于对照。在低R/FR条件下,只有阴生型茎长显著增加。此研究认为,光照强度或R/FR比例影响阴生型地上部生长,而乙烯不参与调节(Kurepin等2006)。

对烟草的研究发现,低R/FR条件下乙烯含量增加,出现庇荫症状,GA₃处理使症状加剧,而乙烯非敏感型的庇荫症状减轻,据此认为赤霉素参与到此信号路径中(Pierik等2009)。对西红柿的研究发现,乙烯通过生长素路径参与调节,因为生长素信号突变体不响应外源乙烯,而乙烯信号突变体仍受到生长素的影响,所以推断生长素位于乙烯信号下游(Pierik等2009)。

5 庇荫响应

在自然光照转向遮荫条件下,红光:远红光比值从1.2降到0.05 (Vandenbussche等2005)。植物通过光敏色素phyA-phyE感知红光/远红光比值,进行光信号的传递,调节一系列发育过程。近些年的研究认为PIF4/5在庇荫过程中起着非常重要的作用:在白光条件(高R/FR),PIF4转录活性受到限制,

一部分PIF4蛋白库被无活性的DELLA蛋白束缚, 另一部分与远红光吸收型phyB (PfrB)作用, 导致被泛素化降解; 在远红光富裕时, PIF4富集调控下游基因表达, 另外, 赤霉素含量增加引起DELLA蛋白释放一部分PIF4蛋白, 长期遮荫条件下, HFR1与PIF4形成二聚体, 防止无限制伸长。

PIFs是bHLH类转录因子, PIFs接收到光信号, 首先被磷酸化, 然后进入到泛素/26S蛋白酶体降解体系, 导致被降解(Shen等2007)。COP1 (constitutively photomorphogenic 1)通过直接促进光信号中的一些积极调控因子如HY5的降解, 从而间接地有利于负调控因子PIF3的积累; 另外, COP1调节PIF3抑制因子的降解也是PIF3在黑暗中积累的原因之一(Bauer等2004)。PIF1在黑暗中结合到编码DELLA蛋白的*GAI*或*RGA*基因启动子上(Oh等2007), PIF3可以结合到花青素生物合成途径中的6个基因启动子上(Shen等2007)。HFR1 (Long Hypocotyls in Far-Red 1)是另外一种bHLH类转录因子, 在远红光富裕条件下*HFR1*表达量增加, *HFR1*不与光敏色素结合, 但与PIF3结合形成二聚体, 光敏色素调控*HFR1*活性及表达机理仍不明确(Casal和Yanovsky 2005)。

HY5是bZIP类转录因子, 在任何光照条件下, *hy5*缺失突变体下胚轴较长, 它的活性及在细胞核中的含量受COP/DET/FUS蛋白降解体系的调控。COP1在黑暗中积累并与HY5结合, 使泛素连接到HY5分子上并最终导致HY5被蛋白酶降解。在光诱导条件下发生核内损耗, 导致与HY5相互作用消失, 使HY5蛋白可在核内积累调控相关目的基因的表达(Holm等2002)。拟南芥基因组中的HY5蛋白直接结合到基因启动子中C-box、G-box、C/G-box以及C/A-box上(Song等2008)。

ATHB-2是同源域转录因子, 是快速响应光信号变化的基因之一, 遮荫或R/FR变低时ATHB-2在15 min内迅速上调(Carabelli等1996)。ATHB-2与生长素运输有关, 生长素抑制因子限制了ATHB-2表达。

SPA1 (suppressor of PHYA 1)是光形态建成的负调控因子, 它与COP1一样, 也具有WD-40重复序列的结构域(Callis和Vierstra 2000)。研究表明, SPA1和COP1相结合, 两者共同对目标底物蛋白, 如HY5、LAF1和HFR1等, 进行水解作用, 因此,

SPA1在PHYA信号传导中, 作为一个共同作用因子来调节COP1的作用(Saijo等2003)。拟南芥中, 还存在3个SPA1类蛋白, SPA2、SPA3和SPA4, 它们均与COP1形成异源二聚体, 不仅共同对目标底物蛋白进行水解, 而且SPA与COP1的结合有助于提高COP1的活性(Saijo等2008)。

6 研究展望

尽管目前关于植物对弱光的响应研究已取得重要进展, 但是植物的生长发育与光形态建成是一个极其复杂的过程, 仍然有许多不能回答的问题。PIFs是底荫调控的正调控因子, 它是如何精细调控下游基因表达使细胞伸长, 在此过程中还有哪些基因参与调节还不清楚。可以首先通过酵母双杂手段, 筛选出PIFs互作蛋白, 然后利用双分子荧光互补的方法验证, pull down试验进一步确认, 最后再通过拟南芥原生质体进行免疫共沉淀(Co-IP)体内验证。另外, COP1是光形态建成的负调控因子, 通过26S蛋白酶来促使光形态建成正调控因子HY5和HFR1降解, COP1过表达植株即使生长在光下, 仍具有下胚轴伸长、顶端弯曲的暗形态建成表型; PAR1是底荫响应的负调控因子, 控制植物过度生长, 光处理抑制COP1活性的同时使PAR1蛋白积累, 推测COP1有可能降解PAR1, 所以下一步工作可以集中在COP1与PAR1相互关系上, 可能提供一个关于光形态建成与底荫信号转导通路的连接。

参考文献

- 陈根云, 缪有刚(1993). 光和蛋白合成抑制剂对水稻 Rubisco大, 小亚基和 Rubisc 亚基结合. 植物生理学报, 19: 243~249
- 迟伟, 王荣富, 张成林(2001). 遮荫条件下草莓的光合特性变化. 应用生态学报, 12: 566~568
- 高荣广, 刘文海, 高东升, 耿丽(2006). 光照对设施栽培条件下桃树光合特性的影响. 落叶果树, 38: 32~34
- 韩丽平(2006). 弱光处理对黄瓜生长发育的影响研究[学位论文]. 重庆: 西南大学, 19~20
- 侯兴亮, 李景富(1999). 番茄耐弱光性的研究进展. 中国蔬菜: 48~51
- 黄俊(2006). 光逆境下白菜光合特性及抗逆机理的研究[学位论文]. 南京: 南京农业大学, 18~20
- 黄俊, 郭世荣, 吴震, 李式军(2007). 弱光对不结球白菜光合特性与叶绿体超微结构的影响. 应用生态学报, 18: 352~358
- 喇燕菲, 张启翔, 潘会堂, 孙明(2010). 弱光条件下东方百合的生长发育及光合特性研究. 北京林业大学学报, (4): 213~217
- 李潮海, 栾丽敏, 尹飞, 王群, 赵亚丽(2005). 弱光胁迫对不同基因型玉米生长发育和产量的影响. 生态学报, 25 (4): 824~830

- 李丹丹, 司龙亭, 牛海臣, 高凌娜, 金正爱(2009). 黄瓜耐弱光性的多元统计分析. 园艺学报, 36: 501~506
- 李合生(2002). 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 105~111
- 李伟, 黄金丽, 睦晓蕾, 王绍辉, 关秋竹, 周明, 胡丽萍, 张振贤(2008). 黄瓜幼苗光合及荧光特性对弱光的响应. 园艺学报, 35: 119~122
- 刘婧, 柳艳梅, Makoto T, 王宝山, 谢先芝(2010). 光敏色素影响赤霉素调控的水稻幼苗光形态建成特征. 科学通报, (24): 2384~2390
- 王丽娟, 张平(2002). 减光条件下番茄生态生理变化研究. 天津农业科学, 8: 18~22
- 任万军, 杨文钰, 樊高琼, 朱雪梅, 马周华, 徐精文(2004). 始穗后弱光对水稻干物质积累与产量的影响. 四川农业大学学报, 21: 292~296
- 吴雪霞, 查丁石(2010). 遮荫对茄子幼苗生长和光合特性的影响. 华北农学报, 25: 102~107
- 许大全(2002). 光合作效率. 上海: 上海科学技术出版社, 33~35
- 姚允聪, 王绍辉, 孔云(2007). 弱光条件下桃叶片结构及光合特性与叶绿体超微结构变化. 中国农业科学, 40: 855~863
- 叶子飘, 赵则海(2009). 遮光对三叶鬼针草光合作用和叶绿素含量的影响. 生态学杂志, 28: 19~22
- 战吉成, 黄卫东, 王利军(2003). 植物弱光逆境生理研究综述. 植物学通报, 20: 43~50
- 张昆, 万勇善, 刘凤珍, 张尔群, 王溯(2009). 花生幼苗光合特性对弱光的响应. 应用生态学报, 20(12): 2989~2995
- 张振贤, 邹琦(2000). 生姜光合效率日变化的研究. 园艺学报, 27: 107~111
- 甄伟, 张福墁(2000). 弱光对黄瓜功能叶片光合特性及超微结构的影响. 园艺学报, 27: 290~292
- 种培芳, 陈年来(2008). 光照强度对园艺植物光合作用影响的研究进展. 甘肃农业大学学报, 43: 104~109
- 朱延姝, 冯辉, 高绍森(2006). 弱光对番茄生长发育及产量的影响. 中国蔬菜, (2): 11~13
- Achard P, Liao L, Jiang C, Desnos T, Bartlett J, Fu X, Harberd NP (2007). DELLAs contribute to plant photomorphogenesis. *Plant Physiol*, 143: 1163~1172
- Alabadí D, Gil J, Blázquez MA, García-Martínez JL (2004). Gibberellins repress photomorphogenesis in darkness. *Plant Physiol*, 134: 1050~1057
- Baig M, Anand A, Mandal P, Bhatt R (2005). Irradiance influences contents of photosynthetic pigments and proteins in tropical grasses and legumes. *Photosynthetica*, 43: 47~53
- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annu Rev Plant Biol*, 59: 89~113
- Bauer D, Viczián A, Kircher S, Nobis T, Nitschke R, Kunkel T, Panigrahi KCS, Ádám É, Fejes E, Schäfer E (2004). Constitutive photomorphogenesis 1 and multiple photoreceptors control degradation of phytochrome interacting factor 3, a transcription factor required for light signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 16: 1433~1445
- Bertamini M, Muthuchelian K, Nedunchezian N (2006). Shade effect alters leaf pigments and photosynthetic responses in Norway spruce (*Picea abies* L.) grown under field conditions. *Photosynthetica*, 44: 227~234
- Callis J, Vierstra RD (2000). Protein degradation in signaling. *Curr Opin Plant Biol*, 3: 381~386
- Carabelli M, Morelli G, Whitelam G, Ruberti I (1996). Twilight-zone and canopy shade induction of the Athb-2 homeobox gene in green plants. *Proc Natl Acad Sci*, 93: 3530~3535
- Carabelli M, Possenti M, Sessa G, Ciolfi A, Sassi M, Morelli G, Ruberti I (2007). Canopy shade causes a rapid and transient arrest in leaf development through auxin-induced cytokinin oxidase activity. *Gene Dev*, 21: 1863~1868
- Casal JJ, Yanovsky MJ (2005). Regulation of gene expression by light. *Int J Dev Biol*, 49: 501
- Castillon A, Shen H, Huq E (2007). Phytochrome interacting factors: central players in phytochrome-mediated light signaling networks. *Trends Plant Sci*, 12: 514~521
- Cavagnaro J, Trione S (2007). Physiological, morphological and biochemical responses to shade of *Trichloris crinita*, a forage grass from the arid zone of Argentina. *J Arid Environ*, 68: 337~347
- Deng Y, Li C, Shao Q, Ye X, She J (2012a). Differential responses of double petal and multi petal jasmine to shading: I. Photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure. *Plant Physiol Bioch*, 55: 93~102
- Deng Y, Shao Q, Li C, Ye X, Tang R (2012b). Differential responses of double petal and multi petal jasmine to shading: II. Morphology, anatomy and physiology. *Sci Hortic*, 144: 19~28
- Dingkuhn M, Schnier H, De Datta S, Dorffling K, Javellana C (1991). Relationships between ripening-phase productivity and crop duration, canopy photosynthesis and senescence in transplanted and direct-seeded lowland rice. *Field Crop Res*, 26: 327~345
- Dudley SA, Schmitt J (1996). Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *Am Nat*: 445~465
- El-Sharkawy I, Kim W, Jayasankar S, Svircev A, Brown D (2008). Differential regulation of four members of the ACC synthase gene family in plum. *J Exp Bot*, 59: 2009~2027
- Evans J, Poorter H (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell Environ*, 24: 755~767
- Favaretto VF, Martinez CA, Soriani HH, Furriel RPM (2011). Differential responses of antioxidant enzymes in pioneer and late-successional tropical tree species grown under sun and shade conditions. *Environ Exp Bot*, 70: 20~28
- Feng S, Martinez C, Gusmaroli G, Wang Y, Zhou J, Wang F, Chen L, Yu L, Iglesias-Pedraz JM, Kircher S (2008). Coordinated regulation of *Arabidopsis thaliana* development by light and gibberellins. *Nature*, 451: 475~479
- Franklin KA, Whitelam GC (2005). Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Ann Bot*, 96: 169~175
- Friml J (2010). Subcellular trafficking of PIN auxin efflux carriers in auxin transport. *Eur J Cell Biol*, 89: 231~235
- Fu W, Li P, Wu Y (2012). Effects of different light intensities on chlorophyll fluorescence characteristics and yield in lettuce. *Sci Hortic*, 135: 45~51
- Gawronska H, Yang YY, Furukawa K, Kendrick RE, Takahashi N,

- Kamiya Y (1995). Effects of low irradiance stress on gibberellin levels in pea seedlings. *Plant Cell Physiol*, 36: 1361~1367
- Green BR (1988). The chlorophyll-protein complexes of higher plant photosynthetic membranes or Just what green band is that? *Photosynth Res*, 15: 3~32
- Griffin JJ, Ranney TG, Pharr DM (2004). Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and carbohydrate content of *Illicium taxa* grown under varied irradiance. *J Am Soc Hortic Sci*, 129: 46~53
- Holm M, Ma LG, Qu LJ, Deng XW (2002). Two interacting bZIP proteins are direct targets of COP1-mediated control of light-dependent gene expression in *Arabidopsis*. *Gene Dev*, 16: 1247~1259
- Huq E, Al-Sady B, Quail PH (2003). Nuclear translocation of the photoreceptor phytochrome B is necessary for its biological function in seedling photomorphogenesis. *Plant J*, 35: 660~664
- Keuskamp DH, Sasidharan R, Pierik R (2010). Physiological regulation and functional significance of shade avoidance responses to neighbors. *Plant Signal Behav*, 5: 655~665
- Kleine-Vehn J, Dhonukshe P, Swarup R, Bennett M, Friml J (2006). Subcellular trafficking of the *Arabidopsis* auxin influx carrier AUX1 uses a novel pathway distinct from PIN1. *Plant Cell*, 18: 3171~3181
- Kurepin LV, Walton LJ, Reid DM, Pharis RP, Chinnappa C (2006). Growth and ethylene evolution by shade and sun ecotypes of *Stellaria longipes* in response to varied light quality and irradiance. *Plant Cell Environ*, 29: 647~652
- Laxmi A, Pan J, Morsy M, Chen R (2008). Light plays an essential role in intracellular distribution of auxin efflux carrier PIN2 in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One*, 3: e1510~1511
- Lee SH, Reid DM (1997). The role of endogenous ethylene in the expansion of *Helianthus annuus* leaves. *Can J Bot*, 75: 501~508
- Leitner J, Petrášek J, Tomanov K, Retzer K, Pařezová M, Korbei B, Bachmair A, Zažímalová E, Luschnig C (2012). Lysine63-linked ubiquitylation of PIN2 auxin carrier protein governs hormonally controlled adaptation of *Arabidopsis* root growth. *Proc Natl Acad Sci USA*, 109: 8322~8327
- Logan BA, Grace SC, Adams III WW, Demmig-Adams B (1998). Seasonal differences in xanthophyll cycle characteristics and antioxidants in *Mahonia repens* growing in different light environments. *Oecologia*, 116: 9~17
- Marchese J, Mattana R, Ming L, Broetto F, Vendramini P, Moraes R (2008). Irradiance stress responses of gas exchange and antioxidant enzyme contents in pariparoba [*Pothomorphe umbellata* (L.) Miq.] plants. *Photosynthetica*, 46: 501~505
- Morelli G, Ruberti I (2000). Shade avoidance responses. Driving auxin along lateral routes. *Plant Physiol*, 122: 621~626
- Naramoto M, Katahata S, Mukai Y, Kakubari Y (2006). Photosynthetic acclimation and photoinhibition on exposure to high light in shade-developed leaves of *Fagus crenata* seedlings. *Flora*, 201: 120~126
- Oh E, Yamaguchi S, Hu J, Yusuke J, Jung B, Paik I, Lee HS, Sun T, Kamiya Y, Choi G (2007). PIL5, a phytochrome-interacting bHLH protein, regulates gibberellin responsiveness by binding directly to the GAI and RGA promoters in *Arabidopsis* seeds. *Plant Cell*, 19: 1192~1208
- Pierik R, Djakovic-Petrovic T, Keuskamp DH, de Wit M, Voesenek LACJ (2009). Auxin and ethylene regulate elongation responses to neighbor proximity signals independent of gibberellin and DELLA proteins in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 149: 1701~1712
- Pierik R, Visser EJW, de Kroon H, Voesenek LACJ (2003). Ethylene is required in tobacco to successfully compete with proximate neighbours. *Plant Cell Environ*, 26: 1229~1234
- Rösler J, Klein I, Zeidler M (2007). *Arabidopsis fhl/fhy1* double mutant reveals a distinct cytoplasmic action of phytochrome A. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104: 10737~10742
- Rascher U, Liebig M, Lüttge U (2000). Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant Cell Environ*, 23: 1397~1405
- Rieu I, Cristescu SM, Harren FJM, Huibers W, Voesenek LACJ, Mariani C, Vriezen WH (2005). RP-ACS1, a flooding-induced 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene of *Rumex palustris*, is involved in rhythmic ethylene production. *J Exp Bot*, 56: 841~849
- Saijo Y, Sullivan JA, Wang H, Yang J, Shen Y, Rubio V, Ma L, Hoecker U, Deng XW (2003). The COP1-SPA1 interaction defines a critical step in phytochrome A-mediated regulation of HY5 activity. *Gene Dev*, 17: 2642~2647
- Saijo Y, Zhu D, Li J, Rubio V, Zhou Z, Shen Y, Hoecker U, Wang H, Deng XW (2008). *Arabidopsis* COP1/SPA1 complex and FHY1/FHY3 associate with distinct phosphorylated forms of phytochrome A in balancing light signaling. *Mol Cell*, 31: 607~613
- Sassi M, Lu Y, Zhang Y, Wang J, Dhonukshe P, Blilou I, Dai M, Li J, Gong X, Jaillais Y (2012a). COP1 mediates the coordination of root and shoot growth by light through modulation of PIN1- and PIN2-dependent auxin transport in *Arabidopsis*. *Development*, 139: 3402~3412
- Sassi M, Lu Y, Zhang Y, Wang J, Dhonukshe P, Blilou I, Dai M, Li J, Gong X, Jaillais Y et al (2012b). COP1 mediates the coordination of root and shoot growth by light through modulation of PIN1- and PIN2-dependent auxin transport in *Arabidopsis*. *Development*, 139: 3402~3412
- Shen Y, Khanna R, Carle CM, Quail PH (2007). Phytochrome induces rapid PIF5 phosphorylation and degradation in response to red-light activation. *Plant Physiol*, 145: 1043~1051
- Skillman JB, Garcia M, Virgo A, Winter K (2005). Growth irradiance effects on photosynthesis and growth in two co-occurring shade-tolerant neotropical perennials of contrasting photosynthetic pathways. *Am J Bot*, 92: 1811~1819
- Song YH, Yoo CM, Hong AP, Kim SH, Jeong HJ, Shin SY, Kim HJ, Yun DJ, Lim CO, Bahk JD (2008). DNA-binding study identifies C-box and hybrid C/G-box or C/A-box motifs as high-affinity binding sites for STF1 and LONG HYPOCOTYL5 proteins. *Plant Physiol*, 146: 1862~1877
- Stamm P, Kumar PP (2010). The phytohormone signal network regulating elongation growth during shade avoidance. *J Exp Bot*, 61: 2889~2903
- Sugawara M, Kobata T, Takatu S (2000). Shading during the early grain filling period does not affect potential grain dry matter in-

- crease in rice. *Agron J*, 92: 411~417
- Taiz L, Zeiger E (2006). *Plant Physiology*. Sunderland: Sinauer, 267~269
- Tan Z, Qian Y (2003). Light intensity affects gibberellic acid content in Kentucky bluegrass. *Hort Sci*, 38: 113~116
- Thomas SG, Rieu I, Steber CM (2005). Gibberellin metabolism and signaling. *Vitam Horm*, 72: 289~338
- Tsavkelova E, Klimova SY, Cherdyntseva T, Netrusov A (2006). Hormones and hormone-like substances of microorganisms: a review. *Appl Biochem Micro*, 42: 229~235
- Valladares F, Chico J, Aranda I, Balaguer L, Dizengremel P, Manrique E, Dreyer E (2002). The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees-Struct Funct*, 16: 395~403
- Vandenbussche F, Pierik R, Millenaar FF, Voeseek LACJ, Van Der Straeten D (2005). Reaching out of the shade. *Curr Opin Plant Biol*, 8: 462~468
- Wang KLC, Li H, Ecker JR (2002). Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell*, 14: 131~151
- Wang X, Huang WD (2003). Effects of weak light on the ultrastructural variations of phloem tissues in source leaves of three-year-old nectarine trees (*Prunus persica* L. var. *nectarina* Ait.). *Acta Bot Sin*, 45: 688~697
- Wisniewska J, Xu J, Seifertová D, Brewer PB, Ruzicka K, Blilou I, Rouquié D, Benková E, Scheres B, Friml J (2006). Polar PIN localization directs auxin flow in plants. *Sci Signal*, 312: 883
- Wittmann C, Aschan G, Pfanz H (2001). Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light regime. *Basic Appl Ecol*, 2: 145~154