

植物弱光逆境生理的研究进展

陈小玲, 陈清西

(福建农林大学 园艺学院, 福建 福州 350002)

摘要:光照是植物生长发育及形态建成的重要条件,而弱光是目前影响设施生产的重要的不利环境因素之一。该文对弱光对植物营养生长、生殖生长、生理生化、植物光合色素、光合参数、植物内源激素、植物酶活性以及光信号转导途径等进行了综述,并在此基础上提出了今后弱光逆境的研究方向。

关键词:弱光;生长;生理生化;信号转导;适应途径

中图分类号:Q 945 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)06-0183-05

光照是影响植物生长发育的重要因素之一,直接影响着植物的光合作用和光形态建成。在植物光合作用的原初反应中,光作为光合作用的能量来源,在电子传递、光合磷酸化、碳同化过程中,都受到光的促进作用,调节着许多酶的活性和气孔的开张度^[1]。在植物光形态建成中,植物为适应环境,通过光形态建成,调控植物通过一定的适应途径以达到最佳生长发育状态。

近年来,随着设施农业的发展,弱光问题在设施生产中越来越突出。由于设施骨架对光照有一定的遮光

作用,再加上气候的变化,比如春冬季节经常出现的雨、雪等不良气候的影响,使得设施大棚内的植物长期处于弱光胁迫中,这对植物的光合作用和光形态建成有很大的影响^[2]。

对于某些植物,有时短期的弱光处理,反而有利于植株的生长发育和形态建成。由此可见,对于同样的设施栽培环境,不同的植物对其反应是不同。因此,在研究长期弱光胁迫和短期不同程度的弱光胁迫对植物生长发育和形态建成影响的基础上,提出相应的解决措施,对设施农业生产具有积极意义。

1 弱光对植物生长发育的影响

1.1 弱光对植物营养生长的影响

一般弱光逆境可分为长期影响和短期影响。在长期弱光条件下,植物的营养生长受抑制。一般表现为植物生长势受抑制、营养不良、植株矮小、叶片数减少、光

第一作者简介:陈小玲(1989-),女,硕士研究生,研究方向为花卉栽培生理。E-mail:928723907@qq.com

责任作者:陈清西(1964-),男,博士,教授,博士生导师,现主要从事园艺植物栽培生理等教学与科研工作。E-mail:cqx0246@163.com

收稿日期:2013-12-17

Current Situation and Development Tactics of Orchids in China's Market

SUN Jing

(Beijing Xinhai Landscape Engineering Co. Ltd., Beijing 100089)

Abstract: Orchids for its a wide range of rich colors, long flowering period are much loved by market, occupies an important position in the whole flower industry. In this paper, based on the elaborate of the orchids market with rich germplasm resources, low production cost advantage, some problems were analyzed, orchids market presence blindly irrational industrial structure; lack of government support and related policies, market price instability; lack of appropriate standards, inadequate market development, sales and marketing as a result of a single channel imbalance and other issues; then to China orchids development market strategy proposed structure should be adjusted, rational planning, suitable to produce; improve the level of scientific research; strengthen government supervision, standardize the market, develop a sound price and standard system; effective measures to strengthen the protection of intellectual property, in order to make orchid market healthy development trend.

Key words: orchid market; current situation; development tactics

合产物减少、干物质量减少、根系活力下降等。其主要原因是长期的弱光胁迫会使植物地上部和地下部吸收营养的能力减弱,并影响植物光合作用和光合产物向根部转运,从而影响根系的生长和功能^[3-4]。遮光阻碍了叶片和根系的生长,促进了根系的衰老,降低了光合作用和呼吸作用,影响了地上部和地下部的功能^[5]。王丽等^[6]对水稻的研究表明,抽穗前遮荫处理,随遮荫程度加重,“冈优 906”根系体积、总吸收面积和活跃吸收面积均有所降低,根系生长受到抑制;抽穗后重度遮荫不利于根系的正常生长,各测量指标均下降;胡文海等^[7]的研究表明,在弱光处理下番茄植株的生长势受到抑制,株高、叶片数增长受阻。对西葫芦、黄瓜、地被植物的研究表明,弱光能够明显抑制其植株的生长发育^[8-10]。

当植物受到短期不同程度弱光处理,其影响的程度取决于植物的品种、光照强度和生长时期。有的植物在适当的弱光胁迫下,反而有利于其生长;王丽等^[6]研究不同时期弱光胁迫对水稻的影响表明,抽穗前遮荫处理,根系生长受抑制;始穗后轻度遮荫处理,其根系体积、总吸收面积和根冠比增加,根系生长得以促进,衰老延迟;Jasper 等^[11]对不同光照强度处理下黄顶菊的研究表明,中强度光照处理的黄顶菊植株的叶片厚度和叶脉密度均高于低光处理的植株,根据刘国顺等^[12]对不同生育时期弱光胁迫对烤烟生长和品质的研究,表明短期的弱光胁迫增加了烟草植株的株高、节距和叶面积,增加了叶片平衡含水率和含梗率,增加了叶片总氮、烟碱和钾离子含量。这与肖艳辉等^[13]对茴香的研究结果相一致。

1.2 弱光对植物生殖生长的影响

当植物处于弱光环境下,对植物生殖生长的抑制作用常常表现为花粉活力降低,不利于授粉受精,引起落花落果及果实产量、品质的下降等。主要的原因是弱光使花粉活力下降,降低了受精卵的质量,并且弱光胁迫可推迟植物的生育进程,导致雌雄穗花期不遇,从而造成了晚熟和减产^[14]。吴兰坤等^[15]研究了弱光条件对大樱桃坐果率及果实品质的影响,发现在弱光条件下樱桃坐果率、单果重、果实可溶性固形物和果皮花青苷含量均显著降低;朱延姝等^[16]研究弱光胁迫下对番茄产量和生理特性的影响,表明弱光使各品系坐果率、单果重和单株产量显著降低;贾士芳等^[17]对弱光胁迫下玉米产量的研究表明,各时期弱光胁迫均使玉米产量降低;这与 Verheul^[18]对番茄的研究结果一致。同时,植物在不同生育阶段的弱光处理,对植物有着不同的影响;刘国顺等^[12]发现在烤烟生育中后期弱光胁迫的影响要比在生育前期大;Lakshmi 等^[19]对水稻不同生长阶段弱光处理对其生理影响的研究表明,大米在生殖生长阶段比营养生长阶段更易于受弱光胁迫的影响,从而降低产量,这与杨东等^[20]对超级稻的研究结果一致。

2 弱光对植物生理生化影响

弱光对光合作用的影响主要有两方面:一是弱光直接影响光合机构的结构和活性,如叶绿体的亚显微结构,叶绿素含量及叶绿素比值的变化,光合作用中的光化学反应,暗反应循环中的酶活性等;二是弱光影响植物体内的其它生理过程从而间接地影响光合作用,如弱光引起气孔导度减小,蒸腾速率降低,光合产物运输受阻,从而导致光合产物淀粉和蔗糖在叶片中积累^[21]。

2.1 弱光对植物光合特性的影响

2.1.1 弱光对植物光合色素的影响 光合色素在光合作用中具有重要的作用,绝大部分的光合色素具有吸收和传递光能的作用,并且极少数特殊状态的叶绿素 a 分子具有光化学活性,可将光能转化为电能。因此,植物光合色素含量的高低直接影响光合作用的强弱。在光合色素中,叶绿素起着重要的作用,其形成分为 2 个阶段。第 1 阶段主要是受温度影响的酶促反应;第 2 阶段是光照影响的还原反应。因此,光照的强弱直接影响植物光合色素的合成。叶绿素含量是反映植物光合作用能力的一个重要指标^[22]。一般来说,在长期的弱光环境下,植物叶绿素的含量会降低,而类胡萝卜素具有保护叶绿素的功能,其含量反而会增加。李晶等^[23]对不同光照强度下菠菜光合色素变化的研究表明,低光照不利于菠菜叶绿素的合成,但却有利于类胡萝卜素的形成;曹克友等^[24]对辣椒的研究表明,在低温弱光处理 10 d 后,叶绿素 a、叶绿素 b 含量及叶绿素 a/b 均降低。但许多研究表明对于某些植物,适当的弱光胁迫反而有利于其光合色素的增加。侯俊玲^[25]对弱光胁迫下甘草植株叶绿素含量变化的研究表明,弱光胁迫使叶绿素增加,但叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值各组之间没有差异;肖宜安等^[26]对不同光照下长柄双花木幼苗光合指标变化的研究表明,分别在自然光照的 100%、76.5%、59.3%、45.7% 条件处理下,幼苗光合色素的含量呈逐渐增加的趋势;陈芝等^[27]对黄心榕叶色素的研究表明,随着光照强度降低,黄心榕各色素含量增加明显,主要以叶绿素 b 的增加为主,其叶色表现为变绿加深;付景等^[28]对弱光胁迫下不同品种玉米光合色素变化的研究发现,弱光胁迫下,叶绿素 a 含量变化没有明显的规律性,而大部分品种叶绿素 b 含量增加,总叶绿素含量呈增加趋势,类胡萝卜素含量普遍减少。这与徐坤等^[29]、Ma 等^[30]的研究结果一致。在弱光胁迫下,不同种类植物光合色素的变化趋势不一样。这可能是物种本身对光照强度的要求程度不一样,当受到弱光胁迫时,会表现出不同的响应特征^[31]。对于耐荫植物,有时全光照常会造成强光胁迫,不利于叶绿素的合成,导致叶绿素遭到破坏,需要适当的遮荫处理。这种现象也有可能是弱光胁迫下植物的一种自我保护,有利于提高其在弱光下的光合能力。相关的机理目前尚不清楚,有待进一步研究。

2.1.2 弱光下植物光合参数的变化 光合速率、光补偿点、光饱和点、气孔导度、胞间二氧化碳浓度、蒸腾速率是植物光合作用的重要光合参数。一般来说,在短期弱光胁迫下植物的光补偿点、光饱和点和净光合速率均会降低。弱光使植物光补偿点和饱和点降低,是对弱光环境做出的适应性反应,这有利于它们在弱光环境下维持碳平衡,提高光能的利用率^[21]。而弱光使植物的净光合速率下降,可能是由于遮阴使光合作用的能量来源减少,光合有效辐射减少造成^[32]。同时,适当短期的弱光处理可增加植物叶肉细胞二氧化碳的浓度和降低气孔导度,叶片气孔对光强的响应比自然光下生长的植物叶片来得迟钝。Holmgren^[33]对遮光下鹅掌柴幼苗光合特性的研究表明,短期遮阴处理会使鹅掌柴幼苗叶肉胞间二氧化碳浓度升高;刘厚诚等^[34]对节瓜光合作用特性的研究发现,对照和遮光 40% 处理叶片胞间二氧化碳变化幅度比较大,而遮光 60% 的叶片胞间二氧化碳变化幅度比较小,且叶片胞间二氧化碳的浓度比较高。这与许多研究的结果相一致^[32,35-38]。叶绿素荧光参数是一组用于描述植物光合作用机理和光合生理状况的变量或常数,反映了植物“内在性”的特点,被视为是研究植物光合作用与环境关系的内在探针^[39],目前已广泛地应用于植物逆境生理研究中。一般来说,弱光胁迫下,植物叶片光系统II最大光化学效率(F_v/F_m)、光合速率(P_n)、实际光化学效率(Φ_{PSII})和荧光光化学猝灭系数(qP)会下降,而非光化学猝灭(NPQ)会升高。武辉等^[40]对低温弱光下棉花幼苗叶绿素荧光特性的研究表明,在低温弱光胁迫下,色素吸收的能量中用于光化学部分的比例减少,用于热耗散和叶绿素荧光的能量增加,PSII潜在活性中心受损,PSII反应中心随胁迫时间的延长而逐渐关闭,光合电子传递过程受抑制,光合机构可能遭到损害,不利于棉花叶片把所捕获的光能转化为化学能。这与贾士芳等^[17]、刘霞等^[41]的研究结果一致。但对于某些喜荫植物,有时适当的弱光环境,反而有利于其生长。吴根良等^[42]对卡特兰、蝴蝶兰的研究结果表明,18%光照处理的植株系统II最大光化学效率(F_v/F_m)、光合速率(P_n)、实际光化学效率(Φ_{PSII})和荧光光化学猝灭系数(qP)均比全光照下高。这与 Fu 等^[43]、Mikko 等^[44]研究结果一致。

2.2 弱光环境对植物内源激素的影响

内源激素在植物生长发育中发挥着重要作用,参与了光信号的转导过程,光可通过改变内源激素的含量从而影响植株光合作用和形态建成。同时,光信号和激素信号的转导途径可能存在并行、交叉和重叠的情况^[45]。通过研究弱光胁迫下植物体内源激素的变化,可为人工喷施生长调节剂以改善弱光胁迫下植物的生长发育和选育耐荫品种提供重要的理论依据。

在弱光胁迫下,植物内源激素的研究主要集中在生

长素、赤霉素和脱落酸等。弱光胁迫下辣椒、番茄植株的生长素、赤霉素和玉米素含量下降,而脱落酸的含量增加,并且不同品系间的变化程度不同^[46-47]。朱延姝等^[46]的研究表明,生长素、赤霉素和玉米素均可促进番茄叶片的生长,在弱光胁迫下,其含量的降低削弱了叶片的生长,减少了光合面积,从而减少了光合产物的积累;而脱落酸在抑制植物生长的同时可增加植株的抗性,从而有利于植物朝着有益的方向生长;周玲等^[48]通过外源喷施脱落酸和赤霉素,研究了瓜尔豆内源激素的变化,表明不同浓度的赤霉素处理能够明显地增加植株叶片的净光合速率和蒸腾速率,促进光合作用,并且不同浓度的赤霉素处理增加了植株叶片内源吲哚乙酸、赤霉素和激动素的含量,降低了内源脱落酸的含量;而不同浓度的脱落酸处理均能在各个生育时期降低植株叶片的净光合速率和蒸腾速率,关闭气孔,从而抑制光合作用并且不同浓度的脱落酸处理降低了植株叶片内源吲哚乙酸、赤霉素和激动素的含量,升高了内源脱落酸的含量。因此,当植物在弱光环境中,可通过外源喷施一些生长调节剂,以改善植物在弱光环境下的生长发育。

2.3 弱光环境对植物酶活性的影响

很多研究表明,逆境对植物细胞的破坏,首先是因为逆境抑制了酶促防御体系的活性。在弱光逆境中,许多研究主要集中在抗氧化酶和光合酶的活性。

抗氧化酶系统主要作用是清除植物体内的活性氧和自由基,从而维护植物体内膜系统的稳定,其中超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)是最重要的抗氧化酶系统之一。SOD 能够将植物体内的阴离子自由基催化歧化为 H_2O_2 和 O_2 ,而 CAT 和 POD 又参与了 H_2O_2 的清除,维持体内的活性氧代谢平衡,保护膜的结构,从而使植物能在一定程度上忍耐、减缓或抵抗逆境的胁迫^[49]。很多研究表明,在逆境胁迫下,植物体内活性氧的产生与清除的平衡被破坏,活性氧含量大大增加,植物膜系统将成为活性氧首先进攻的重要靶点,活性氧导致植物叶片膜的损伤,电解质外渗加剧,进而引起其它生理生化异常,且随着胁迫时间的推移,植物膜脂过氧化增强,膜脂过氧化产物增加,对植物产生的伤害更加严重^[50]。谢思惠等^[49]研究表明,随着低温弱光胁迫程度的增加,辣椒幼苗叶片 POD 活性提高,CAT 活性下降,SOD 活性则因处理不同而不同。薛维纳等^[50]对弱光胁迫下黑藻生理生化特性变化研究发现,弱光胁迫可以引起黑藻体内活性氧的产生和积累,诱导抗氧化酶活性升高。当胁迫超过一定强度时,抗氧化酶活性受到抑制,活性氧不能及时清除,而对植物体形成氧化损伤。这与 Zhang 等^[51]的研究结果一致;Marcelo 等^[52]通过在不同氮含量水平和光照强度条件对咖啡树的影响表明,在同一氮含量水平上,低

光处理的植株叶片中的 SOD 活性、CAT 活性均比高光处理的植株低。以上研究说明,一定范围的弱光胁迫可以诱导抗氧化酶活性的提升,但降低到一定的光照强度会使植物中的抗氧化酶活性降低。

光合酶在植物的光合作用中起着至关重要的作用。目前对光合酶的研究主要有 PEP 羧化酶、蔗糖磷酸合成酶、1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBPC)、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)和乙醇酸氧化酶(GO)等。PEP 羧化酶是 C₄ 作物光合作用的关键酶,是叶片固定 CO₂ 的关键酶之一。蔗糖磷酸合成酶是蔗糖合成途径中的关键酶之一,其活性的大小影响着光合作用中同化物的积累。1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBPC)是 C₃ 植物光合作用的关键酶之一,它的活性的大小直接影响了 CO₂ 同化速率。磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)是植物光合作用 C₄ 双羧酸途径和 CAM 途径同化 CO₂ 中的关键酶,主要的研究对象为 C₄ 植物和 CAM 植物。一般情况下,当植物处于弱光环境中,其光合酶的活性会下降。毕焕改等^[53]对亚适温弱光条件下黄瓜幼苗光合酶活性的研究表明,亚适温弱光处理的初期,Rubisco 基因表达量大幅度下降,活性明显减弱;Jasper 等^[11]对不同光照强度处理下黄顶菊的研究发现,低光处理的后 Rubisco 的活性明显低于中光处理的植株。

3 弱光的光信号转导

为了更好地适应自然环境的变化和自身的生长发育,植物形成了精准的光信号接收体和转导系统。光信号转导的途径很多,需要很多传递因子的共同参与才能发挥作用。Hidenori 等^[54]研究表明,叶绿体能够检测信号的集中程度,但并不能检测信号流动的方向,间歇性光信号波来自于光信号受体。目前已知的光信号受体主要有光敏色素、蓝光受体、紫外光受体 3 类。它们对植物的光形态建成及生长发育起着重要的调控作用,在光信号传递的过程中,这些光受体能够感受外界光信号,通过特定的受体结合到 central switch,接着中心信息处理因子与特定反应的效应子发生光反应,作用于目的基因,调控基因表达^[55]。同时,这些分子在接收光信号时自身会发生变化,光敏色素和蓝光受体蛋白自身的磷酸化对光信号转导是至关重要的,但这些分子大多数本身并不直接结合到靶基因的启动子上,而是依靠其它信号转导中介物传递信息^[55]。例如在拟南芥中,光敏色素结合蛋白 PKS1 是光敏色素激酶活性的底物;在体外试验中还发现光敏色素与 Aux/IAA 蛋白的磷酸化有关,生长素与光信号传递有关^[55]。

因此,在弱光环境下对植物光信号转导的影响主要体现在两方面:一是直接影响光受体蛋白自身的磷酸化作用,从而影响了光受体与转录因子之间的作用,调节了基因表达;二是通过影响植物生长调节剂的含量和相关酶的活性,从而间接影响植物光信号的传递。

弱光是影响设施大棚生产的一个重要因素,随着设施大棚生产的发展,对植物弱光逆境的研究具有重要的意义。虽然目前对弱光逆境的研究取得许多有意义的进展,但认识还不够透彻,甚至存在相互矛盾的试验,需要进一步论证。今后,应注意从以下几方面进行研究,一是加强对不同基因型植物品种的耐荫性比较研究,探讨各种基因型最适生长的光照强度;二是进一步加强对植物短期弱光响应和长期弱光适应的研究,探讨弱光对植物体内代谢过程的影响;三是进一步加强对弱光引起的各种生理指标及分子水平上的变化研究,探讨设施条件下植物独特的弱光适应机制。

参考文献

- [1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社,2006:333.
- [2] 战吉成,黄卫东,王利军,等. 植物弱光逆境生理研究综述[J]. 植物学通报,2003,20(1):43-50.
- [3] 吕军,王伯伦,孟维韧,等. 不同穗型粳稻的光合作用与物质生产性[J]. 中国农业科学,2007,40(5):902-908.
- [4] 潘晓华,王永锐,傅家瑞. 水稻根系生长生理研究进展[J]. 植物学通报,1996,13(2):13-20.
- [5] 程兆伟,邹应斌,刘武. 水稻根系研究进展[J]. 作物研究,2006(5):504-508.
- [6] 王丽,邓飞,郑军,等. 水稻根系生长对弱光胁迫的响应[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版),2012,38(6):700-708.
- [7] 胡文海,喻景权. 低温弱光对番茄植株生长发育及生理功能的影响[J]. 中国生态农业学报,2003,7(3):55-57.
- [8] 刘慧英,王洪礼,王祯丽,等. 新疆日光温室弱光胁迫对西葫芦生长和产量形成的影响[J]. 石河子大学学报,1999,3(4):295-298.
- [9] 王惠哲,庞金安,李淑菊,等. 弱光对春季温室黄瓜生长发育的影响[J]. 华北农学报,2005,20(1):55-58.
- [10] 李滨胜,王玉迁,潘杰,等. 不同光照条件下 8 种地被植物生长状况分析[J]. 林业科技,2010,35(4):69-71.
- [11] Jasper J L P, Xavier R R S, Youshi T, et al. Growth of the C₄ dicot *Flaveria bidentis*: photosynthetic acclimation to low light through shifts in leaf anatomy and biochemistry[J]. Journal of Experimental Botany,2010,61(14):4109-4122.
- [12] 刘国顺,杨兴有,叶协锋,等. 不同生育期弱光胁迫对烤烟生长和品质的影响[J]. 中国农学通报,2007,22(7):275-281.
- [13] 肖艳辉,何金明,王羽梅. 光照强度对茴香植株生长以及精油的含量和成分的影响[J]. 植物生理学通报,2007,43(3):551-555.
- [14] 李潮海,栾丽敏,尹飞,等. 弱光胁迫对不同基因型玉米生长发育和产量的影响[J]. 生态学报,2005,25(4):824-829.
- [15] 吴兰坤,黄卫东,成吉成,等. 弱光对大樱桃坐果及果实品质的影响[J]. 中国农业大学学报,2002,11(3):69-74.
- [16] 朱延姝,冯辉,高绍森. 弱光胁迫对番茄产量和不同生育期生理特性的影响[J]. 吉林农业大学学报,2005,27(6):634-638.
- [17] 贾士芳,董树亭,王空军,等. 弱光胁迫对玉米产量及光合特性的影响[J]. 应用生态学报,2007,18(11):2456-2461.
- [18] Verheul M J. Effects of plant density, leaf removal and light intensity on tomato quality and yield. [J]. Acta Horticulturae,2012,956:365-372.
- [19] Lakshmi P M, Vanangamudi M, Thandapani V. Effects of low light on yield and physiological attributes of rice [J]. International Rice Research Notes,2011,29(2):71-73.
- [20] 杨东,段留生,谢华安,等. 不同生育期弱光对超级稻Ⅱ优航 2 号产量及品质的影响[J]. 福建农业学报,2013,28(2):107-112.

- [21] 王艺,韦小丽.不同光照对植物生长、生理生化及形态结构影响的研究进展[J].山地农业生物学报,2010,29(4):353-359.
- [22] 杨逢建,庞海河,张学科,等.光胁迫对南方红豆杉叶片中叶绿体色素和紫杉醇含量的影响[J].植物研究,2007,27(5):556-558.
- [23] 李晶,李娟,郭荣荣,等.光照强度对菠菜光合色素的影响[J].上海交通大学学报,2008,26(5):386-389.
- [24] 曹克友,魏佑营,吴静,等.低温弱光胁迫对辣椒 CMS 三系幼苗光合特性与叶绿素含量的影响[J].山东农业科学,2008(6):13-16,19.
- [25] 侯俊玲.弱光胁迫对甘草质量影响的研究[D].北京:北京中医药大学,2010.
- [26] 肖宜安,何平,邓洪平,等.不同光照下长柄双花木幼苗光合指标的变化[J].西南师范大学学报,2003,28(3):440-443.
- [27] 陈芝,林思祖,曹光球,等.不同光照处理对黄心榕叶色及色素含量的影响[J].绿色科技,2010(12):180-184.
- [28] 付景,李湖海,赵久然,等.弱光胁迫对不同基因型玉米光合色素的影响[J].河南农业科学,2009(6):31-34.
- [29] 徐坤,邹琦,赵燕.土壤水分胁迫与遮荫对生姜生长特性的影响[J].应用生态学报,2003,14(10):1645-1648.
- [30] Ma Z Q, Li S S, Zhang M J, et al. Light intensity affects growth, photosynthetic capability, and total flavonoid accumulation of *Anoectochilus* plants [J]. Hort Science, 2010, 45(6): 863-867.
- [31] 吴刚. 8 个树种叶片浸提液和光强对芒果光合生理特性的影响[D].杭州:浙江农林大学,2012.
- [32] 李滨胜,周玉迁,白化奎,等.在不同光照条件下三种匍匐地被植物的生理响应[J].林业科技,2011,36(4):11-13.
- [33] Holmgren M. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings; trade-off in tolerance or facilitation? [J]. Oikos, 2000, 30(1): 72-77.
- [34] 刘厚诚,雷雨,陈日远.遮光处理对节瓜光合作用特性的影响[J].植物资源与环境学报,2005,14(3):33-36.
- [35] 毛炜光,吴震,黄俊,等.水分和光照对厚皮甜瓜苗期植株生理生态特性的影响[J].应用生态学报,2007,18(11):2475-2479.
- [36] 战吉成,黄卫东,王秀芹,等.弱光下生长的葡萄叶片蒸腾速率和气孔结构的变化[J].植物生态学报,2005,29(1):26-31.
- [37] 齐红岩,李超.两个品种番茄短期内对不同程度弱光胁迫的反应[J].西南农业学报,2011,24(2):523-528.
- [38] Sui X L, Mao S L, Wang L H, et al. Effects of low light intensity on gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of capsicum seedlings [M]. Acta Horticulturae Sinica, 2007, 34(3): 615-622.
- [39] 叶绿素荧光参数[EB/OL]. <http://baike.baidu.com/view/3683992.htm>.
- [40] 武辉,周艳飞,侯丽丽,等.低温弱光胁迫对棉花幼苗叶绿素荧光特性及能量分配的影响[J].新疆农业科学,2012,49(3):393-399.
- [41] 刘霞,尹燕桦,姜春明,等.花后不同时期弱光和高温胁迫对小麦旗叶荧光特性及籽粒灌浆进程的影响[J].应用生态学报,2005,16(11):2117-2121.
- [42] 吴根良,何勇,王永传,等.不同光照强度下卡特兰和蝴蝶兰光合作用和叶绿素荧光参数日变化[J].浙江林学院学报,2008,25(6):733-738.
- [43] Fu W G, Li P P, Wu Y Y. Effects of different light intensities on chlorophyll fluorescence characteristics and yield in lettuce [J]. Scientia Horticulturae, 2012, 135: 45-51.
- [44] Mikko T, Mirva P, Marjaana S, et al. State transition revisited—a buffering system for dynamic low light acclimation of *Arabidopsis* [J]. Plant Mol Biol, 2006, 62: 779-793.
- [45] 王明,蒋卫杰,余宏军.弱光逆境对植株生理特性的影响及其调控措施[J].内蒙古农业大学学报,2007,28(3):198-203.
- [46] 朱延姝,冯辉.弱光胁迫下番茄苗期功能叶片内源激素含量的变化[J].东北师大学报,2005,37(3):77-80.
- [47] 王丽萍,王鑫,邹春蕾.低温弱光胁迫下辣椒内源激素含量的变化[J].辽宁农业科学,2008(2):24-26.
- [48] 周玲,魏小春,郑群,等.脱落酸与赤霉素对瓜尔豆叶片光合作用及内源激素的影响[J].作物杂志,2010(1):15-20.
- [49] 谢思惠,魏泽平,张永佳,等.强光对辣椒幼苗低温弱光胁迫后抗氧化酶活性与脯氨酸含量的影响[J].闽东农业科技,2010(1):20-25.
- [50] 薛维纳,彭岩波,宋祥甫,等.弱光胁迫对黑藻生理生化特性的影响[J].安徽农业科学,2012,40(7):4169-4172.
- [51] Zhang X L, Jia X F, Yu B, et al. Exogenous hydrogen peroxide influences antioxidant enzyme activity and lipid peroxidation in cucumber leaves at low light [J]. Scientia Horticulturae, 2011, 129: 656-662.
- [52] Marcelo F P, Samuel C V M, Werner C A, et al. Chaves and Fábio M. DaMatta. Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions [J]. Journal of Plant Physiology, 2010, 167(13): 1052-1060.
- [53] 毕焕改,王美玲,姜振升,等.亚适温弱光对黄瓜幼苗光合酶活性和基因表达的影响[J].应用生态学报,2011,22(11):2894-2900.
- [54] Hidenori T, Masamitsu W. Chloroplasts continuously monitor photoreceptor signals during accumulation movement [J]. J Plant Res, 2013, 126: 557-566.
- [55] 闫海芳,周波,李玉花.光受体及光信号转导[J].植物学通报,2004,21(2):235-246.

Research Advances of Plant Physiology Under Weak Light Adversity

CHEN Xiao-ling, CHEN Qing-xi

(College of Horticulture, Fujian Agricultural and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002)

Abstract: Light is an important condition for plant growth and morphogenesis, and weak light is one of the important adverse environmental factor currently affecting the production facilities. In this paper, weak light plant vegetative growth, reproductive growth, physiology and biochemistry, plant photosynthetic pigments, photosynthetic parameters, plant endogenous hormones, plant activity and the light signal transduction pathways were summarized, on the basis, the research direction of weak light stress were presented on.

Key words: weak light; growth; physiology and biochemistry; signal transduction; adaptation pathways