

弱光对园艺作物生长发育影响的研究进展

许国芳, 辛建华, 赵 俊
(石河子大学农学院园艺系, 石河子 832000)

摘要: 弱光是影响我国水果、蔬菜类园艺作物正常生长发育的主要环境限制因子。从植株的外观形态、光合作用、叶片膜质过氧化作用、抗氧化酶活性, 以及弱光的信号转导、弱光与植物的其他抗逆性影响等方面综述了弱光逆境对主要水果、蔬菜类园艺作物生长发育影响的研究现状。
关键词: 弱光; 园艺作物; 光合作用; 信号转导
中图分类号: S6 **文献标识码:** A **文章编号:** 1002-2767(2008)06-0163-03

Researches of Effects of Low Light Stress on Growth and Development of Horticultural Crops

XU Guo-fang, XIN Jian-hua, ZHAO Jun
(Horticulture Department of Agronomy college in Shihezi University, Shihezi 832000)

Abstract: Low light stress is a main restrict factor for the growth and development of fruit vegetable plant under protected field. The effects of low light stress on morphology, photosynthesis, membrane lipid peroxidation, antioxidant enzymes active, signal transduction and other stress resistance of plant under low light were detailed reviewed in this paper, and the research status of horticultural plant growth under low light stress was elaborated.
Key words: low light stress; horticultural crops; photosynthesis; signal transduction

设施栽培是解决我国北方地区优质果品蔬菜周年均衡供应的重要途径之一。而弱光胁迫是导致喜强光照的园艺作物在设施内, 植株营养体生长不健壮、落花落果增加、果实发育缓慢、含糖量降低, 产量下降、品质变劣的重要原因。因此, 研究弱光环境下喜光果菜类作物的生长发育和生理代谢过程的变化, 既可加快耐弱光育种进程, 还可优化设施弱光栽培技术体系, 是促进我国北方地区设施园艺发展的重要途径。现就国内外弱光对水果、蔬菜类园艺作物生长发育影响的最新研究进展作以综述。

1 弱光对园艺作物营养生长的影响研究

近年来, 弱光影响园艺作物的营养生长方面的研究取得了很大进展。随着光照强度的减弱, 植株生长量降低, 弱光逆境下植株的展开叶片数、茎粗及植株干重均有不同程度的下降。虽然在轻度弱光下, 植株节间长和叶面积增大, 以竞争到更多光照, 但叶片变薄导致光合能力降低; 株高与茎粗比值增大, 总鲜重与株高比值减小, 生长明显失调; 此外根

系生长量和吸收能力也表现为下降趋势。多年来学者们通过对桃^[1]、苹果、番茄、辣椒等作物的研究均发现, 弱光处理使植株叶片变大变薄, 叶色变淡, 角度平展; 弱光环境中生长的葡萄幼苗比叶面积增加, 比茎长增加, 且根冠比减少, 并在遮阳 90% 时葡萄植株出现黄化现象。酸樱桃在遮荫条件下, 酸樱桃枝条变长变细, 节间变短, 叶面积和侧枝数增加, 植株总干重降低, 而恢复正常光照后可消除这一影响^[2]。此外, 还有人发现, 弱光下, 生物量分配到茎中的比根中的多, 尤其对喜光植物分配到茎中的会更多^[3]。

2 弱光对园艺作物生殖生长的影响研究

光照强度不仅影响植物的花芽分化, 而且对植物的开花、授粉、坐果及果实发育等都有明显的影响。早在 1929 年, Bew leg 就发现每年番茄产量的变化主要决定于生长季节晴天累计的时数。弱光下番茄植株体内营养物质积累减少, 且生殖生长竞争光合产物能力差, 导致花芽分化延迟, 开花节位升高, 花芽素质下降, 花数减少, 花粉活力和受精能力下降, 座果率降低。Cockshull et al. 还进一步报道了早春收获季节的有效光合日辐射量与番茄产量之

收稿日期: 2008-03-25
第一作者简介: 许国芳 (1980-), 女, 在读硕士, 主要从事蔬菜育种研究工作, E-mail: xgf19800907@126.com。

间的定量关系,每 100MJ 的日辐射累积量对应的番茄产量为 2.1 kg^[4]。在花芽孕育始期,有限的光照条件也会造成花芽败育。花芽发育过程中光照不足引起落花,这主要是营养竞争的结果,如果在花芽刚刚显现时去掉最上面的新叶,可以在很大程度上减少弱光引起的落花率。弱光对植株开花授粉及坐果也有影响,弱光造成酸樱桃开花结果期不一致;夏季遮阳使辣椒开花节位提高,成花率降低,花粉的发育也不正常,并因而影响了辣椒的坐果位置、坐果率及果实的形态建成。

3 弱光对园艺作物光合特性的影响研究

3.1 弱光对园艺作物光合速率的影响

目前,弱光逆境对番茄、黄瓜、辣椒等果菜叶片的净光合速率影响方面的实验结果较为一致,即在光饱和点以下随光照强度减弱,净光合速率下降,下降幅度受温度、CO₂ 浓度、相对湿度的影响;而当叶片持续处于光补偿点以下光照条件下,异化作用显著增强;另外,光合速率的下降还同作物品种间的耐弱光能力有很大关系,耐弱光能力强的品种光合速率降低幅度较小。弱光处理后,黄瓜幼苗的光合速率有所下降,而且随着处理时间延长,处理强度加大,不耐弱光品种的光合速率下降的幅度明显增加^[5]。

3.2 弱光对园艺作物叶片机构及光合机构的影响

研究表明:叶片在光线较弱的条件下,气孔会关闭,虽然减少了叶片水分的损失,同时二氧化碳也不能进入叶片,光合速率降低,甚至完全停止^[6]。这是因为弱光下单位叶面积的叶肉细胞表面积增加,叶肉阻力也随之增加,使气孔导度下降。

早在 1995 年,沈文云等人研究发现,弱光下耐弱光的品种与不耐弱光的品种表现完全不同,耐弱光品种经遮光处理后,叶绿体、线粒体等细胞器的破坏较小,而不耐弱光的品种叶绿体外膜破坏,叶绿体基质出现裂缝和空洞,其超微结构遭到严重的破坏。据有关资料证实,光合作用强度与叶片碳水化合物含量成负相关。随着碳水化合物含量的增多,光合作用强度则呈直线下降。这从一个侧面反映了弱光对光合产物的运输产生了一定的影响。此外,对生姜的研究表明,遮荫使生姜叶片的比叶重(SLW)、厚度、细胞、叶绿体的大小及数量呈变小或减少的趋势,而遮荫后叶绿体的基粒片层,比基粒片层、淀粉粒数则呈较大幅度的增加^[7]。对仙客来叶片解剖结构的观察发现,随着光照强度减弱,叶片栅栏组织细胞层数减少,与海绵组织之间界限不清晰^[8],艾希珍等发现弱光下生长的黄瓜叶片栅栏细胞内叶绿体数目及淀粉粒数目呈比例减少,叶绿体和淀粉粒减小,叶绿体内基粒数和单个基粒中的片层数增加。

3.3 弱光对叶绿素及叶绿素动力学荧光参数的影响

弱光条件下,作物为适应环境条件的变化会作出一些自身的调节活动,一般认为低光强下植物叶片变薄,叶重下降,单位叶面积或鲜重中的叶绿素含量、chl_a/chl_b 比值、类胡萝卜素(car)含量都降低,而捕光色素蛋白(LHCP)含量升高,光合单位变大,光系统 II(PSII)活化和原初光能转化效率降低。一般在弱光条件下,黄瓜叶片的叶绿素含量有降低的趋势。但因品种不同而异。耐低温品种和较耐低温品种的叶绿素含量有所增加;而不耐低温品种叶片的叶绿素含量则下降。番茄、辣椒在适度遮光后叶片叶绿素含量升高,而叶绿素 a/b 下降,耐弱光品种变化幅度大于不耐弱光品种,随弱光胁迫程度增强和胁迫时间的延长,叶绿素含量下降。

弱光条件下,黄瓜叶片的 F_v/F_o, F_v/F_m 变化不大,说明适当的遮荫有利于提高 PSII 的光化学效率,减轻光抑制。经低温弱光处理后,参试的两个番茄品种的 F_v/F_n 均不同地增加,表明低温弱光没有使番茄的 PSII 光化学活性受到抑制,这些可能是所参试的品种对低温弱光有一定的适应能力有关^[9]。

4 弱光对植物叶片膜脂过氧化及抗氧化酶活性的影响

4.1 弱光与植物叶片的膜脂过氧化

马德华^[10] 等研究表明,弱光处理后,耐性不同的黄瓜品种幼苗细胞膜遭到不同程度的破坏,MDA 含量增加,耐弱光性强的品种增加的少,说明耐性强的品种遭受的破坏较小。在黄瓜苗期进行弱光处理发现,弱光较对照相比 MDA 含量增加,但随时间变化趋势和对照差异不大,均表现先增加后减少的趋势。朱祝军和 Huang 等在烟草和樱桃幼苗为试材的试验中也发现弱光胁迫导致膜脂过氧化反应现象的发生,并且发现细胞膜脂过氧化反应程度和弱光胁迫程度呈一定正相关关系。

4.2 弱光与植物体内的抗氧化酶

国内外关于弱光对膜脂过氧化及膜保护酶活性影响的研究已取得了一定的进展。但多集中于强光逆境和低温下的光抑制,而关于膜保护酶对弱光逆境的反应则很少报道。Kar 和 Choudhuri 发现在低温和中等光照下植物叶片 SOD 活性增加,CAT 活性下降。Streb, p 也认为光通量密度(PFD)高于 500, μmol·m⁻²·s⁻¹ 时,可引起 Retanc 叶片 CAT 活性下降。以上说明膜保护酶对于引发植物体内膜脂过氧化的逆境因素的反应是很灵敏的。而黄瓜在弱光条件下 POD 活性明显增强,酶带数量明显增加,这可能是黄瓜适应不良环境的一种“保护反应”。耐弱光能力强的品系活性增加强烈,说明其适应和保护能力更强。在国内,马德华等^[9] 对弱光敏感型的

黄瓜自交系 Q12 和耐弱光能力强的 Q20 进行研究发现, 弱光处理后, 耐性强的品种膜脂过氧化程度明显比耐性弱的品种轻, 说明其受到的伤害较轻。在低温弱光下生长的黄瓜幼苗, 叶片中 MDA 含量显著增加, POD 活性也显著升高, 且增加幅度与品种的耐低温能力呈正相关同时 CAT 活性明显降低, 不同品种间降低的幅度与其耐低温弱光能力呈负相关。弱光处理后黄瓜叶片膜脂过氧化加剧, 叶片 SOD 活性明显下降, POD 活性有所升高, 而 CAT 活性无明显变化规律。弱光处理樱桃叶片, SOD 活性在轻度弱光处理下明显上升, 严重弱光逆境中 SOD 活性显著下降, 并随弱光程度进一步加深。POD 活性在各弱光处理下均有不同程度的上升, CAT 活性在弱光处理下明显下降, 下降后活性与光强呈显著正相关, 与 MDA 含量则有极显著负相关关系^[11]。

5 弱光的信号转导

众所周知, 在植物体内光敏素作为光受体, 调节植物的光形态建成。在光敏素信号转导中包含异源三聚体 G-蛋白、钙和钙调素。在弱光下, 光敏素调节茎的伸长, 此光形态建成是由于红光与远红光(R/FR)的比例降低而发生, 植株变高, 节间变长, 第一节间对光质反应更敏感。光在转录水平上调植物中蛋白激酶的表达。许多与光合作用有关的蛋白质的活性受蛋白质磷酸化的调控, 而光在此过程中起重要的调节作用。许多光系统 II 结合蛋白包括 D1、D2、CP43 和 LHCII 被膜结合的蛋白激酶进行翻译后水平上的调节。这些蛋白被膜结合的蛋白激酶脱磷酸化, 此蛋白激酶对光或氧化还原(redox control)不敏感, D1 蛋白的脱磷酸化与光强有关, 且在叶绿素所吸收的可见光谱下进行。光系统 I 调控光系统 II 核心蛋白的脱磷酸化, LHCII 多肽的最大磷酸化发生在弱光下, LHCn 磷酸化受叶绿体数量的调节, 叶绿体少, 则磷酸化程度增强, 属于负调节模式。除了细胞色素 b/f 复合物依赖 LHCII 激酶的活性, 叶绿体硫氧还蛋白以氧化还原状态调控 LHCII 多肽的磷酸化。类囊体蛋白磷酸化参与叶绿体内部、叶绿体和细胞核之间的氧化还原信号转导。异源三聚体 G-蛋白在真核细胞中起调节作用, 最终采用抗钙调素保守区的多克隆抗体研究 GTP 结合蛋白, 目前类囊体膜结合的蛋白激酶和磷酸酶还没有被分离, 对应的基因也没有被克隆。用 T-DNA 标记拟南芥群体, 筛选适应光环境变化的叶绿体突变株和类囊体蛋白磷酸化突变株。从突变株显示反常的磷酸化, 带有 T-DNA 插入片段的基因被克隆并且已经鉴定了这个基因。核编码的类囊体膜结合的光初期诱导蛋白(ELIP)与叶绿体开始分化阶段有关, ELIP 在光胁迫下的成熟叶片中被合成^[12]。

光诱导蛋白含量的增加与 PSII 的光钝化、D1 蛋白的降解、色素水平的变化有关。八氢西红柿红素脱氢酶或 β -胡萝卜素脱氢酶在光胁迫下增加了 ELIP 的积累。ELIPmRNA 的寿命很短, 半衰期仅为 1h。类囊体膜结合蛋白在高光强下是稳定的, 从高光强到低光强(40)的恢复期间则降解。在恢复期间 ELIP 的寿命随光胁迫的程度加强而增加。因此, FLIP 的合成和降解与光胁迫以及从光抑制中的恢复有关^[13]。

6 弱光与植物的其他抗逆性

在作物的设施保护地栽培中, 低温逆境常常与弱光逆境相伴对作物产生危害。早在 1994 年时, 部树桐等人就研究了不同黄瓜品种苗期的耐低温弱光特性。后来, 陈青君等人研究表明, 弱光降低了黄瓜对低温的敏感性, 并且提出在偏低温条件下, 光照强度对黄瓜的生长起主导作用, 而在临界低温条件下时, 低温才对黄瓜的生长起主导作用。此外, 还有关于低温弱光下的光抑制研究^[14], 冷敏感植物受低温弱光抑制伤害时, 在较低温度下起抑制作用的主要因素是温度, 而在相对较高温度下则是光照。葡萄叶片在较低湿度经光照胁迫后, 于正常生长条件下能较快地恢复, 严重高湿和弱光胁迫后很难恢复。可见在植物的生长环境中, 除了各种环境条件各自独立的影响外, 不同环境条件之间对植物生长的影响也存在着协调的作用, 因而我们有必要深入研究各种环境条件的独立影响及其相互间协同对植物的影响, 从而为作物提供一个更适合生长的环境条件。

总之, 弱光逆境主要是通过影响园艺作物的光合作用、抗氧化酶防御系统、内源激素和信息物质的表达等生理生化代谢过程来影响正常的生长发育的。目前, 关于弱光逆境对作物生长发育影响的研究多数仍集中在对现象的研究, 由于不同试验处理强度和處理时间不同, 且存在生物因素(如园艺作物种类、品种等)和其它环境因素(如温度、水分、营养状况等)干扰, 使得试验结果不尽相同; 而对弱光下光合产物输出量和分配方向的调节、果实的品质内糖分和芳香物质的形成和积累, 植株体养分吸收和利用规律等机理方面研究较为匮乏。今后应从这些方面分别加强研究, 同时加强耐弱光鉴定指标筛选、耐弱光基因定位、表达和调控的研究, 为培育耐弱光品种, 进行弱光条件下的科学栽培技术和田间管理供理论支持。

参考文献:

- [1] Kappel F, Flore J A. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content and morphology of young peach trees [J]. J Amer Soc Hort Sci., 1983, 108: 541-544.

基于动机分析的穆棱林区林业职工 继续教育需求目标研究

李淑珍¹, 王晓燕²

(1. 黑龙江省穆棱林业局第三中学, 穆棱 157513; 2. 北京林业大学, 北京 100083)

摘要:从动机分析的角度切入, 分析了黑龙江穆棱林区职工继续教育目标与需求的特征, 得出林区职工的继续教育具有动机复合化、目标集中化、目的同一化的特点, 提示了林区职工在林区在陷入“三危”局面后努力改变生活境况的迫切需求。针对林区职工继续教育需求目标的特征, 提出了做好职工再教育的思路。

关键词:林业; 继续教育; 动机分析; 穆棱林业局

中图分类号: G72 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2008)06-0166-03

Study on Forestry Workers' Requirement Goals of Continuing Education Based on the Motive Investigation in Muling Forestry Bureau of Heilongjiang Province

LI Shu-zhen¹, WANG Xiao-yan²

(1. Muling Forestry Bureau Third High School, Muling 157513; 2. Biejing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: From the point of view of motive investigation and analysis, characteristics were analyzed in forest workers' continuing education needs and objectives in Muling Forestry Bureau. The results showed that forest workers' continuing education took on complexity in motives, decentralization in objectives and the same characteristics in purposes. The investigation suggested that forest workers needed urgently changing their situation of the life from the “three-risk” situations. The methods and strategies were proposed for implementing the forest workers' continuing education on basis of the requirement goals' characteristics of forest workers.

Key words: forestry; continuing education; motive investigation; Muling Forestry Bureau

林业是国民经济的重要组成部分, 是我国经济发展的重要支柱产业之一。20 世纪 90 年代以来, 黑龙江省穆棱林区逐渐陷入了资源危困和经济危机的被动局面, 受经营状况和企业效益的影响, 林区大量专业技术人才外流, 高等学校的应届毕业生分配

收稿日期: 2008-05-14

第一作者简介: 李淑珍(1963-), 女, 黑龙江省牡丹江市穆棱县人, 中教三级, 从事中学教育工作。Tel: 0453-3066912; E-mail: lovelybluesky@126.com.

通讯作者: 王晓燕, 女, Tel: 010-62336179; E-mail: xywang@bj-fu.edu.cn.

[2] Flore J A. The effect of light on Cherry trees[J]. Proc Mich State Hort Soc, 1980, 110: 119-122.

[3] Moacyr B, Dias-filho. responses of Vismia guianensis to contrasting lightenvironments[J]. R Bras Fisiol veg, 1995, 7(1): 35-40.

[4] Cockshull K E, Graves C J. Shading on yield of glasshouse tomatoes[J]. Journal of Horticultural Science, 1992, 67: 11-24.

[5] 马德华, 庞金安, 霍振荣, 等. 弱光对黄瓜幼苗某些生理特性的影响[J]. 河南农业大学学报, 1997, 31(3): 248-250.

[6] 李荣潮, 马会勤. 保护地葡萄栽培实用技术[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1998.

[7] 张振贤, 郭延奎, 邹琦. 遮荫对生姜显微结构及叶绿体超微结构的影响[J]. 园艺学报, 1999, 26(2): 96-100.

[8] 王云山, 康黎芳, 曹冬梅, 等. 不同光照强度对仙客来生长及叶解剖的影响[J]. 山西农业科学, 1999, 27(1): 53-56.

[9] 任华中, 黄伟, 张福壤. 低温弱光对番茄生理特性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2002, 7(1): 95-101.

[10] 马德华, 庞金安, 霍振荣, 等. 弱光对黄瓜幼苗光合及膜脂过氧化作用的影响[J]. 河南农业大学学报, 1998, 2(1): 68-72.

[11] 黄卫东, 吴兰坤, 战吉成. 弱光对樱桃叶片膜脂过氧化的影响[J]. 植物学报, 2002, 44(8): 920-924.

[12] Adamska I K, Ohad I, Klopstsch K. Synthesis of the early light-inducible protein is controlled by blue light and related to light stress. Proc[J]. Natl. Acad. Sci., USA, 1992, 89: 2610-2613.

[13] Adamska I K, Klopstsch K, Ohad I. Early light-inducible protein in pea is stable during light stress but is degraded during recovery at low light intensity[J]. J Biol. Chem., 1993, 268: 5438-5444.

[14] 陈青君, 张福漫, 王永健. 黄瓜对低温弱光反应的生理特性研究[J]. 中国农业科学, 2003, 36(1): 77-81.