

闻婧,孟力力,张俊,等.弱光对植物光合特性影响的研究进展[J].江苏农业科学,2014,42(7):22-24.

# 弱光对植物光合特性影响的研究进展

闻婧,孟力力,张俊,韦金河,李倩中

(江苏省农业科学院观光农业研究中心,江苏南京 210014)

**摘要:**弱光普遍存在于植物生长过程中,影响着植物的光合作用。本文综述了弱光条件对不同植物光合器官、光合作用以及光合产物的影响,同时对其形成机理进行分析,并指出了未来的研究方向。

**关键词:**弱光;光合特性;植物

**中图分类号:** Q945.11 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2014)07-0022-02

光是植物正常生长发育、形态建成的重要环境因子,它不仅为植物光合作用提供能量,还影响植物整个生命周期的各个发育过程,包括种子萌发、各器官的发育和分化、矿物质和水的吸收利用、CO<sub>2</sub> 同化和转运等<sup>[1]</sup>。研究发现,植物能够通过改变其形态结构、生物量分配方式以及叶片结构等来适应光的变化<sup>[2]</sup>。超出植物自我适应范围的强光或弱光都会使植物正常生长发育受阻,因此如何保证植物高效利用光能具有重要意义。光随着时间与空间的变化而变化,也受到建筑物以及气候条件的影响<sup>[3]</sup>,因此植物常处于非理想的光环境下,由于遮挡(包括建筑物、高大植物、污染物等)造成的弱光情况普遍存在于植物生长过程中。本文对不同植物在弱光条件下的光合特征及适应性研究进展进行综述,旨在为今后相关研究提供理论基础。

## 1 弱光对植物光合器官的影响

叶片是植物进行光合作用的主要器官,也是植物进化过程中可塑性最强的器官,植物通过叶片来利用光能并与外界环境进行气体交换,同时通过调节叶片形态、结构、生理功能来适应光的变化<sup>[4-5]</sup>。研究表明,强光条件下,植物叶片小而厚、叶片内部栅栏组织发达。弱光条件下,植物用等量的干物质制造更大的叶面积,从而获得更多的光能<sup>[2]</sup>。植物叶片内部细胞排列松散,栅栏组织变薄,叶片变薄,增强光在叶片内的反射与散射,增加光程,有利于叶片在有限的光强下获得更多的光能<sup>[6-12]</sup>。张亚杰等研究表明,在一定范围内,比叶重随着光强的增强而增加<sup>[13]</sup>。蔡志全等对不同光照条件下 7 种热带雨林树苗叶片气孔特征研究发现,各树种的气孔频度均随光强的增加而增大<sup>[14]</sup>。弱光下植物叶面积增大,降低了单位叶面积气孔数,但气孔长度对光强的反应不明显<sup>[15]</sup>。研究发现,弱光抑制了油桃源叶细胞的生长,叶绿体基粒片层边缘紊乱,筛孔阻塞,邻近维管束鞘细胞的叶肉细胞内积累了大量淀粉粒与少量线粒体,几乎观察不到胞间连丝,说明大部分叶片在弱光条件下同化产物输出受阻,且不同于正常光照下的共质体运输方式,弱光下以质外体运输为主<sup>[16]</sup>。研究表

明,弱光条件下,植物会通过叶片角度的变化来捕获足够的光能以满足光合需要;强光条件下,植物通过改变叶片角度以减弱强光造成的光抑制<sup>[17-18]</sup>。对喜树研究发现,叶片为了得到适宜的光能,强光时,叶悬挂角与叶柄角均变大,叶片呈向下倾斜状,以减少光能截获量,躲避光胁迫;弱光时,叶悬挂角与叶柄角均减小,叶片呈上扬或水平状态,以捕获更多光能。不同植物对光的适应性不同,如四川大头菜的叶悬挂角与叶柄角日变化较小,仅为 5°~10°<sup>[19]</sup>。综上所述,不同植物叶片对弱光的适应反应相似,但适应的强弱程度有所不同。

## 2 弱光对植物光合作用的影响

光合作用为植物进行一切生命活动提供物质基础与能量基础,直接影响植物的生长与生物量积累。弱光条件下,植物光饱和点、光补偿点、光合场所结构、参与光合作用的酶活性及电子传递等都会发生改变。研究表明,随着遮阴程度的加剧及光合辐射的减少,植物光补偿点、光饱和点、暗呼吸速率、最大净光合速率均呈降低趋势,叶绿素含量呈升高趋势,叶绿素 a/b 下降<sup>[4,20-23]</sup>。在弱光条件下,叶绿素含量升高有利于植物利用光能;叶绿素 a/b 较低能提高植物对远红光的吸收能力,并维持 PS I 与 PS II 之间的能量平衡<sup>[2]</sup>。植物在弱光环境下可通过增加叶绿素含量并改变光合色素组成以增强光吸收功能。不同植物对光环境变化的反应不同。缴丽莉等研究表明,50% 遮光处理下,青榨槭幼苗的净光合速率最高,新梢年生长量最大,且光合速率日变化曲线由不遮光时的双峰曲线变为遮光后的单峰曲线,单峰曲线的光合日积分明显大于双峰曲线<sup>[24]</sup>。全光照条件下,午时强光使光合机构吸收的光能超过植物所能利用的量,过剩光能使光能转化效率下降,此时  $F_v$  上升,说明植株处于高光胁迫中, $F_v/F_m$  较低,说明 PS II 光能转化效率受到限制,从而造成光抑制,形成“午休”现象<sup>[25]</sup>。遮阴条件下, $q_p$  较高,同时  $q_N$  较低,说明 PS II 天线色素吸收的光能以热形式耗散部分的比例降低,减少了热耗散,提高了 PS II 光能转化效率。研究表明,80% 自然光条件更有利于云南金钱槭幼苗的增粗,并获得最大增长量与光合速率<sup>[26]</sup>;生长在屋后背阴处的铁线莲与露地无遮挡条件下生长的铁线莲相比长势更旺,花色更为艳丽<sup>[27]</sup>;36% 全光照条件更有利于大花蕙兰植株的生长<sup>[28]</sup>;75% 全光照条件更有利于红松幼苗的生长<sup>[29]</sup>;说明适当的弱光条件更有利于一些植物发挥其光合潜能,提高生长效率,但不同植物对光的耐受程

收稿日期:2013-09-05

基金项目:江苏省农业科技自主创新资金[编号: CX(13)3020]。

作者简介:闻婧(1983—),女,内蒙古呼和浩特人,硕士,助理研究员,主要从事设施园艺蔬菜栽培研究。Tel:(025)84392652。

度不同,因此对于不同植物,如何为其提供适宜的光环境,使其避免光抑制,充分发挥其生长潜能,有待进一步研究。

### 3 弱光对植物光合产物的影响

光合产物主要指碳水化合物,光合产物的合成与转运过程虽然不直接需要光,但由于其同化力来自光反应,而且反应酶都是光活化的,弱光可能会造成同化力缺乏及酶活性降低等现象<sup>[30]</sup>。因此了解弱光对植物光合产物形成与转运过程的影响具有重要意义。弱光条件下水稻<sup>[31]</sup>、棉花<sup>[32]</sup>、紫甘薯<sup>[33]</sup>、葡萄<sup>[34]</sup>、黄瓜<sup>[35]</sup>、马铃薯<sup>[36]</sup>等植物的干物质积累量减少、产量下降、品质变差,除了植物本身的生理特性存在差异外,光照不足导致植物光合产物减少也是重要原因之一。研究发现,弱光照对一次枝梗籽粒整精米率的影响大于对二次枝梗籽粒的影响,对同枝梗上较迟开花籽粒的影响大于较早开花籽粒,说明光合产物的利用也有优先原则,而不是平均分配。一次枝梗籽粒的胶稠度随着光强减弱而降低,二次枝梗籽粒在光强很弱时米胶变长。童平等研究发现,光照充足条件下,水稻产量更多来自于后期叶片光合作用形成的光合产物;光照不足条件下,水稻产量中来自抽穗前干物质积累与转运的比例更多<sup>[37]</sup>。研究表明,轻度遮光条件下,油桃叶片净光合速率与淀粉含量明显降低,可溶性糖含量变化不明显,饲喂新梢的光合产物主要集中供应附近的果实<sup>[38]</sup>。可见植物会根据自身光合产物合成与积累情况来调整转运路径,向更合理的方向分配光合产物。遮阴可显著抑制荔枝新梢生长,降低叶片淀粉含量,抑制光合作用,严重时导致落花落果<sup>[39]</sup>。研究表明,低光强下,喜树植株总生物量较低,但是茎生物量显著提高,在总生物量减少的情况下,植株能保持一定的强度,细而不弱。由此可知,植物在弱光条件下,希望能获得更多的光照,从而向茎部分配更多的光合产物,这也是植物对弱光环境的一种适应性。光照除影响植物光合产物的转运外,还对一些酶活性以及植物激素有影响。遮光会降低甜瓜蔗糖磷酸合成酶的活性,从而影响果实中糖分积累<sup>[40]</sup>。

### 4 展望

综上所述,前人在弱光对植物生长发育影响方面做了大量研究,并取得了很多成果。然而,植物种类很多,对光的需求不同,对弱光的适应性也不同,结合目前的研究现状,建议今后的研究可从以下 3 个方面着手。一、加强对弱光促进生长类植物的研究。研究表明,适当弱光可促进一些观叶类植物的生长发育,但是研究较为分散,没有形成系统的理论。二、加强对弱光抑制生长发育类植物的研究。研究表明,对于大部分大田作物与蔬菜瓜果类植物而言,弱光不利于其生长发育,且对其产量及品质有影响。因此,进一步明确弱光对植物的伤害机理以及植物对弱光的适应机理,合理利用有限的光资源,对农业生产具有重要意义。三、随着自然环境以及社会环境的变化,弱光现象越来越普遍,对农业生产、城市绿化造成一定的不利影响,应当根据光环境合理种植植物,提高植物的产量与品质,降低种植成本。

### 参考文献:

[1] 廖祥儒,张 蕾,徐景智,等. 光在植物生长发育中的作用[J].

- 河北大学学报:自然科学版,2001,21(3):341-346,354.
- [2] 冯 强,刘 宁,王 瞰. 不同自然光环境下土庄绣线菊的生理生态响应[J]. 中南林业科技大学学报,2010,30(9):27-33.
- [3] 王 艺,韦小丽. 不同光照对植物生长、生理生化和形态结构影响的研究进展[J]. 山地农业生物学报,2010,29(4):353-359,370.
- [4] 杜 宁,张秀茹,王 炜,等. 荆条叶性状对野外不同光环境的表型可塑性[J]. 生态学报,2011,31(20):6049-6059.
- [5] 江 浩,黄钰辉,周国逸,等. 亚热带常绿阔叶林冠层附生植物叶片形态结构及生理功能特征的适应性研究[J]. 植物科学学报,2012,30(3):250-260.
- [6] 张 超. 不同光强对美国红栎叶片结构的影响[J]. 山西农业科学,2013,41(1):40-42.
- [7] 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(1):51-54.
- [8] 欧建德. 人工光环境对南方红豆杉幼树叶片形态、叶绿素及水分特征的影响[J]. 农学学报,2013,3(3):64-66,78.
- [9] 蔡永立,宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较[J]. 植物生态学报,2001,25(1):90-98.
- [10] Urbas P, Zobel K. Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light[J]. Acta Oecologica,2000,21(2):139-147.
- [11] Terashima I, Hikosaka K. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis[J]. Plant, Cell & Environment,1995,18(10):1111-1128.
- [12] Abrams M D, Kubiske M E. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central wisconsin: influence of light regime and shade tolerance rank[J]. Forest Ecology and Management,1990,31(4):245-253.
- [13] 张亚杰,冯玉龙. 不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系[J]. 植物生理与分子生物学报,2004,30(3):269-276.
- [14] 蔡志全,齐 欣,曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应[J]. 应用生态学报,2004,15(2):201-204.
- [15] 高志英,丁圣彦,谷艳芳,等. 不同光环境与氮肥互作对玉米气孔特征的影响[J]. 河南农业科学,2008(9):15-19.
- [16] Wang X Q, Huang W D. 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.) [J]. Acta Botanica Sinica,2003,45(6):688-697.
- [17] 姜闯道,高辉远,邹 琦,等. 叶角、光呼吸和热耗散协同作用减轻大豆幼叶光抑制[J]. 生态学报,2005,25(2):319-325.
- [18] 白 青,张亚红,傅 理,等. 日光温室南北方向黄瓜群体结构参数分析[J]. 西北农业学报,2010,19(7):149-153.
- [19] 郭志华,胡启鹏,王 荣,等. 喜树幼苗的叶悬挂角和叶柄角对不同光环境的响应和适应[J]. 林业科学研究,2006,19(5):647-652.
- [20] 于盈盈,胡 聃,郭二辉,等. 城市遮阴环境变化对大叶黄杨光合过程的影响[J]. 生态学报,2011,31(19):5646-5653.
- [21] 王博轶,马洪军,苏腾伟,等. 两种热带雨林树苗对环境光强变化的生理响应和适应机制[J]. 植物生理学报,2012,48(3):232-240.
- [22] 冉春燕,陶建平,宋利霞. 喜树(*Camptotheca acuminata*) 幼苗形态和光合作用对不同光环境的适应[J]. 西南师范大学学报:自然科学版,2006,31(2):142-146.

申慧芳, 申惠敏, 贾秀珍, 等. H5N1 高致病性禽流感病毒 HA 基因在昆虫细胞中的表达及免疫原性[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(7): 24–27.

# H5N1 高致病性禽流感病毒 HA 基因 在昆虫细胞中的表达及免疫原性

申慧芳<sup>1</sup>, 申惠敏<sup>2</sup>, 贾秀珍<sup>3</sup>, 张青峰<sup>1</sup>

(1. 遵义医学院珠海校区, 广东珠海 519041; 2. 山西省长治市畜牧兽医局, 山西长治 046000;

3. 山西省长治市城区农林委员会, 山西长治 046000)

**摘要:**用昆虫杆状病毒表达系统表达了高致病性禽流感 H5N1 HA 蛋白, 经 SDS-PAGE 和 Western blot 检测, HA 蛋白表达分子量约为 70 ku; 将 HA 蛋白制成油乳液, 免疫 BALB/c 小鼠, 免疫 3 次后, 收集血清, 以血凝抑制试验 (HI) 和血清 IgG 抗体酶联免疫吸附试验 (ELISA) 评估体液免疫, 酶联免疫斑点试验 (ELISPOT) 评估细胞免疫。试验结果表明: 重组 HA 蛋白组和全病毒灭活疫苗组免疫小鼠后, 血清中和抗体效价及 ELISA IgG 效价均显著高于 PBS 组, 重组 HA 蛋白组和全病毒灭活疫苗组之间差异不显著。ELISPOT 试验数据显示, 重组 HA 蛋白组和全病毒灭活疫苗组小鼠脾单个核细胞分泌 IFN- $\gamma$  和 IL-4 细胞数量显著高于 PBS 组, 而重组 HA 蛋白组和全病毒灭活疫苗组之间差异不显著。用昆虫杆状病毒表达系统表达 H5N1 HA 蛋白制成油乳液能诱导体液免疫和细胞免疫, 能为预防高致病性禽流感 H5N1 候选疫苗的筛选提供依据。

**关键词:** H5N1 高致病性禽流感; Sf9 昆虫细胞; HA 蛋白; 免疫反应

**中图分类号:** S855.3    **文献标志码:** A    **文章编号:** 1002-1302(2014)07-0024-04

禽流感 (avian influenza) 是由禽流感病毒 (avian influenza virus, AIV) 引起的一种禽类传染病, 其中高致病性禽流感 (high pathogenic avian influenza, HPAI) H5N1 亚型更是养禽业

收稿日期: 2014-03-14

基金项目: 国家自然科学基金 (编号: 31360212); 广东省深圳市科技研发资金基础研究计划 (编号: JC2011105201028A)。

作者简介: 申慧芳 (1976—), 女, 山西长治人, 博士, 副教授, 主要从事食品安全生物学研究。E-mail: hethershen@gmail.com。

的一大灾难性疾病, 不仅给养禽业带来了巨大的经济损失; 同时, 它正在突破种间屏障, 引起人类感染, 从病禽直接感染人类病死率高达 60%<sup>[1]</sup>, 给公共卫生带来威胁。可通过减少禽对禽的传播以及禽对人类的传播, 并进行有效的免疫来保护养禽业的健康发展<sup>[2]</sup>。预防 H5N1 高致病性禽流感的传统疫苗是由鸡胚生产的。然而这种方法生产疫苗存在很大的风险, 如由于病毒致死鸡胚而影响疫苗生产<sup>[3]</sup>。另外, 高致病性禽流感的疫苗生产和处理需要生物安全三级实验室<sup>[4]</sup>。因此, 寻找一种可以替代传统疫苗而又高效安全的疫苗就成

[23] 王凯, 朱教君, 于立忠, 等. 遮阴对黄波罗幼苗的光合特性及光能利用效率的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(5): 1003–1012.

[24] 缴丽莉, 路丙社, 周如久, 等. 遮光对青榨槭光合速率及叶绿素荧光参数的影响[J]. 园艺学报, 2007, 34(1): 173–178.

[25] 肖凯, 谷俊涛, 邹定辉, 等. 杂种小麦及其亲本光合碳同化特性的研究[J]. 作物学报, 1999, 25(3): 381–388.

[26] 张光飞, 欧阳志勤, 苏文华. 生境光强对云南金钱槭幼苗生长及光合速率的影响[J]. 湖北农业科学, 2009, 48(11): 2780–2782.

[27] 蔡艳飞, 李世峰, 解玮佳, 等. 不同光照环境对“薇安”铁线莲光合特性的影响[J]. 园艺学报, 2011, 38(7): 1377–1384.

[28] 吴根良, 孙瑶, 沈国正, 等. 不同光照条件下大花蕙兰净光合速率和叶绿素荧光参数的日变化[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2009, 35(6): 607–612.

[29] 金鑫, 胡万良, 丁磊, 等. 遮阴对红松幼苗生长及光合特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2009, 37(9): 12–13, 47.

[30] 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.

[31] 董明辉, 惠锋, 顾俊荣, 等. 灌浆期不同光强对水稻不同粒位籽粒品质的影响[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(2): 164–170.

[32] 于莎, 王友华, 周治国, 等. 铃铃期遮阴对棉花氮素代谢的影

响及其机制[J]. 作物学报, 2011, 37(10): 1879–1887.

[33] 王庆美, 侯夫云, 汪宝卿, 等. 遮阴处理对紫甘薯块根品质的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(1): 192–200.

[34] 战吉成, 黄卫东, 王志龙, 等. 葡萄幼苗对弱光环境的形态和生长反应[J]. 中国农学通报, 2002, 18(2): 1–2, 17.

[35] 张福慢, 马国成. 日光温室不同季节的生态环境对黄瓜光合作用的影响[J]. 华北农学报, 1995, 10(1): 70–75.

[36] Willis D H. Predicting yield responses to different greenhouse CO<sub>2</sub> enrichment schemes: cucumbers and tomatoes[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1989, 44(3/4): 275–293.

[37] 童平, 杨世民, 马均, 等. 不同水稻品种在不同光照条件下的光合特性及干物质积累[J]. 应用生态学报, 2008, 19(3): 505–511.

[38] 孔云, 王绍辉, 马承伟, 等. 轻度遮光对温室油桃结果枝光合碳同化物积累和分配的影响[J]. 农业工程学报, 2007, 23(3): 169–173.

[39] 莫伟平, 周琳耀, 张静逸, 等. 遮荫和环剥对荔枝枝梢生长和光合生理的影响[J]. 园艺学报, 2013, 40(1): 117–124.

[40] 安翠香, 张玉鑫, 杨世梅, 等. 遮阴对甜瓜果实蔗糖积累及其代谢酶活性的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2011, 39(9): 167–173.