

荫蔽环境下植物生理形态及光响应机制研究进展

刘佩¹, 邬玉芬², 王肖峰³, 吴文汇¹, 高燕会¹, 陈东红¹, 斯金平¹, 李聪¹

(1. 浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室 国家林业和草原局铁皮石斛工程技术研究中心, 浙江 杭州 311300; 2. 宁海县林特技术推广站, 浙江 宁波 315600; 3. 宁波力洋酒业有限公司, 浙江 宁波 315600)

摘要: 光照是影响植物生长发育的最重要环境因素之一。在农业生产中利用提高作物光合效率来提升其产量与品质具有重要的科学意义和应用价值。在密集的植物群落中, 由于上层植被的遮盖, 下层植物所获得的光能较少, 所以下层植物需要竞争更多光能来维持生长。植物有 2 种对策获取更多光能, 即避荫反应和耐荫反应。目前, 对避荫反应的研究较为透彻, 但对耐荫反应还缺乏深入研究。综述了荫蔽环境下阳生植物通过伸长下胚轴、叶柄与茎等生理形态改变来适应较低光照水平, 同时阴生植物通过展现出促进碳的获得能力、具有较低的表型可塑性和提高对胁迫的抗逆能力等耐荫特征来应对有限的光照条件。结合阳生植物通过激素与光信号通路相互作用来响应弱光环境的避荫反应机制, 探讨了在荫蔽环境下阴生植物一方面通过激活拮抗因子抑制避荫反应, 另一方面通过提高耐荫反应基因转录活性来增强弱光适应性的耐荫反应机制, 为不同植物响应弱光环境机制的研究提供参考, 同时为提高植物光能利用效率、培育高光效优良作物品种及构建高效森林生态系统提供有效途径。图 3 参 61

关键词: 荫蔽环境; 耐荫反应; 避荫反应; 植物激素; 光信号通路

中图分类号: Q945

文献标志码: A

文章编号: 2095-0756(2024)00-0001-10

Research progress on plant physiological morphology and light response mechanism in shaded environments

LIU Pei¹, WU Yufen², WANG Xiaofeng³, WU Wenhui¹, GAO Yanhui¹, CHEN Donghong¹, SI Jinping¹, LI Cong¹

(1. Dendrobium Catenatum Engineering Technology Research Center of National Forestry and Grassland Administration, State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. Forestry Technology Promotion Station of Ninghai County, Ningbo 315600, Zhejiang, China; 3. Ningbo Liyang Wine Industry Co., Ltd., Ningbo 315600, Zhejiang, China)

Abstract: Light is a crucial environmental factor affecting plant growth and development. It is of great scientific significance and application value to enhance plant yield and quality in agricultural production by improving its photosynthetic efficiency. In dense plant communities, lower plants receive less light energy due to the coverage of upper vegetation, so lower plants need to compete for more light energy to maintain growth. Plants have two strategies to obtain more light energy: shade avoidance syndrome (SAS) and shade tolerance response (STR). Research on SAS is relatively thorough, but there is a lack of in-depth research on STR. This paper provides an overview of how sunny plants adapt to lower light level by extending hypocotyl, petioles, stems and other physiological morphological changes in shaded environments. At the same time, shade tolerant plants respond to limited light conditions by exhibiting shade resistance characteristics such as promoting carbon acquisition,

收稿日期: 2024-02-26; 修回日期: 2024-07-03

基金项目: 宁波市重点技术研发项目 (2023Z119, 2022Z174); 浙江省重点研发计划项目“尖兵计划” (2022C02009)

作者简介: 刘佩 (ORCID: 0000-0002-4824-4587), 从事药用植物遗传育种研究。E-mail: 2021602122007@stu.zafu.edu.cn。通信作者: 李聪 (ORCID: 0000-0002-7121-3930), 副教授, 博士, 从事药用植物遗传育种研究。E-mail: CONGLI@zafu.edu.cn

low phenotypic plasticity ability and improving stress resistance. Combined with the mechanism of shade avoidance response of sunny plants in response to low light environment through the interaction between hormones and light signaling pathways, the shade tolerance response mechanism of shade tolerant plants in shaded environments is studied, which involves both activating antagonistic factors to inhibit shade avoidance syndrome and improving the transcription activity of shade tolerance response genes to enhance low light adaptability. This review provides reference for research on the mechanism of different plants responding to low light environments, and proposes effective ways to improve the efficiency of plant light energy utilization, cultivate crop varieties with high light efficiency, and construct efficient forest ecosystems. [Ch, 3 fig. 61 ref.]

Key words: shaded environments; shade tolerance response; shade avoidance syndrome; plant hormones; light signaling pathways

光照是影响植物生长发育的重要环境因素之一, 不仅提供了植物生长和生理活动所需要的能量, 而且还作为一种信号调控植物的生长发育和形态建成^[1]。因此, 光是植物为了生长发育需要竞争的重要资源, 特别是在生长密集的植物群落中。阳光中的红光 (red light, R) 和蓝光 (blue light, B) 被位于上层的叶片吸收用于光合作用, 大部分的远红光 (far red light, FR) 被上层植物组织反射和传递给下层植被, 导致红光与远红光比例 (R/FR) 下降、光合有效辐射 (photosynthetically active radiation, PAR) 减少。研究表明: 下层植被感知到的 R/FR 可从全光照下的 1.20 降至 0.05~0.70^[2]。如拟南芥 *Arabidopsis thaliana* 单片叶遮盖可以将 PAR 从 1 500 mmol·m⁻²·s⁻¹ 减少到 120 mmol·m⁻²·s⁻¹, R/FR 从 1.20 减少到 0.20, 且增加一片叶遮盖后 PAR 下降至 40 mmol·m⁻²·s⁻¹, R/FR 下降至 0.1^[3]。

不同植物对光照的敏感程度不同。阳生植物在高光强条件下生长状况良好, 但在遮阴或者弱光条件下生长不良, 例如向日葵 *Helianthus annuus* 和月季 *Rosa chinensis* 等; 而阴生植物则在长期遮阴条件下可以正常完成生活史, 如三七 *Panax notoginseng* 和南方红豆杉 *Taxus chinensis* var. *mairei*^[4-5]。在遮阴条件下, 阳生植物感知遮阴信号时会产生一系列避荫反应 (shade avoidance response, SAR) 以躲避低光, 而阴生植物则通过产生一系列耐荫反应使植物获取更多光照来维系植株正常发育。前人对于阳生植物避荫反应的研究甚广, 包括从下胚轴伸长、分枝减少^[6]、比叶面积 (specific leaf area, SLA)^[7] 增大和叶绿素 a/b 下降^[8] 等生理形态变化的研究, 到生长素、赤霉素和油菜素甾醇与光信号通路互作共同调节植株避荫反应的分子机制, 而对阴生植物耐荫机制的研究却十分匮乏, 仅能借鉴个别阳生植物耐荫反应的研究。

本文综述了对荫蔽环境中阳生植物和阴生植物的生理形态、避荫反应和耐荫反应机制的研究进展, 旨在为弱光环境下植物光响应机制尤其是阴生植物耐荫机制的研究提供参考依据, 同时为提高植物光合效率, 培育高产作物新品种, 以及森林生态系统中林分调整、林下经济空间多层结构的搭建开辟有效路径。

1 遮阴下植物生理表型对弱光环境的适应

植物可以通过感知光合有效辐射及光质的改变相应地调整其生长和发育策略, 而阳生植物和阴生植物在遮阴条件下采取的策略大有不同。

1.1 阳生植物避荫反应形态及生理特征变化

在林冠层, 许多阳生植物的光受体在感知到光强变化, 主要是 R/FR 的降低, 会出现一系列的避荫反应综合症, 包括下胚轴和叶柄伸长、分枝减少和叶片偏下性, 严重时还会导致分枝减少和叶面积增加, 开花、结实提早^[6, 9-10]。植物通过伸长下胚轴、叶柄或茎的长度来增加植物的高度^[11], 使照射到叶片的 R/FR 接近正常, 以便获得更多可用的光照。研究表明: 油菜 *Brassica napus* 和拟南芥在遮阴下会促进特定脂质的生物合成来增强下胚轴的伸长^[12], 同时拟南芥莲座叶叶柄也会伸长^[13]; 由于附近植株的遮挡, 光照强度较小, 重要粮食作物大豆 *Glycine max* 在密植时产生了茎秆伸长等避荫反应特征, 导致大豆倒伏, 减产 22%^[14]。由于光合作用环境因素和光合作用产物积累的有限性, 植物通过减少分枝来抵御弱光条件。拟南芥在低 R/FR 时, *constans-like 7* (COL7) 抑制其分枝形成^[15]。同时由于光照弱, 叶片能获得的光照较少, 植物通过增加比叶面积以提高获得光源的能力^[7]。十字花科 Brassicaceae 植物白芥

Sinapis alba 遮阴叶片比未遮阴叶片表现出较少的干物质和结构性碳水化合物的积累, 比叶面积相对增加^[16]。此外, 由于林冠层下的红光和蓝光均减少, 故吸收红光和蓝紫光的叶绿素 a 和叶绿素 b 质量分数显著增加, 但叶绿素 a/b 有所下降^[13]。

1.2 阴生植物耐荫反应的形态和生理特征

生长在林下的阴生植物发展出耐荫表型, 以应对有限的光环境。关于阴生植物如何适应有限的光照, 目前有碳增益、表型可塑性和胁迫耐受性 3 种假说^[17]。

碳增益假说指出: 植物能够提高光能利用效率的一切性状特征都可以增加碳的获得, 减少呼吸成本, 进而增强植物的耐荫性, 阴生植物小到植物组织大到整株植物的范围内都有一些特征能促进碳的获得^[18]。在叶片层次上, 阴生植物通常具有更大的比叶面积以及更长的寿命。在光照强度低的情况下, 阴生植物叶片利用较少的光能进行光合作用生成碳水化合物, 具有较高的固定碳水化合物的能力。伴随着叶绿素 b 质量分数的升高, 叶绿素 a/b 降低, 以及光化学反应中心 II 和 I 的比例增加, 阴生植物可将更多的光能转化为化学能, 将碳水化合物存储在植株中^[19]。光系统 I (PS I) 向光系统 II (PS II) 的转变是植物在较低的光照强度下最大限度地提高获取光能的一种方法^[20]。研究发现: 阴生植物华北蹄盖蕨 *Athyrium pachyphlebium* 和金线兰 *Anoectochilus roxburghii* 在降低光照时, PS II 反应中心的非光化学淬灭系数 (non-photochemical quenching, NPQ) 降低, PS I 和 PS II 反应中心的光合电子传递速率以及 PS II 反应中心的光化学淬灭系数变高, PS II 和 PS I 比例增加, 光能更高效地转化为化学能^[19, 21]。同样, 五加科 *Araliaceae* 阴生植物也进化出了适应度表型 (PS II 的最大量子产量、低光饱和点和暗呼吸速率) 来增加碳的获得, 从而应对遮阴生境中的低光照环境^[18]。

表型可塑性假说认为: 阴生植物在不同光照条件下表现出较低程度的生理和形态可塑性。对本木耐荫物种的 70 多个性状进行 Meta 分析表明: 木本耐荫植物相比阳生植物在大多数分析性状 (如光合能力和生长指标) 中具有低水平的可塑性^[22]。因此, 在遮阴环境下, 阳生植物倾向于分配更多的资源来提高表型可塑性, 产生避荫反应^[18], 而阴生植物并不会最大程度地生长, 而是将更多的光合产物分配给植物的种子、叶、茎以及根等部位 (图 1), 以便于植物在光照强度接近或低于整株植物光补偿点时维持正常生长状态^[23-24]。

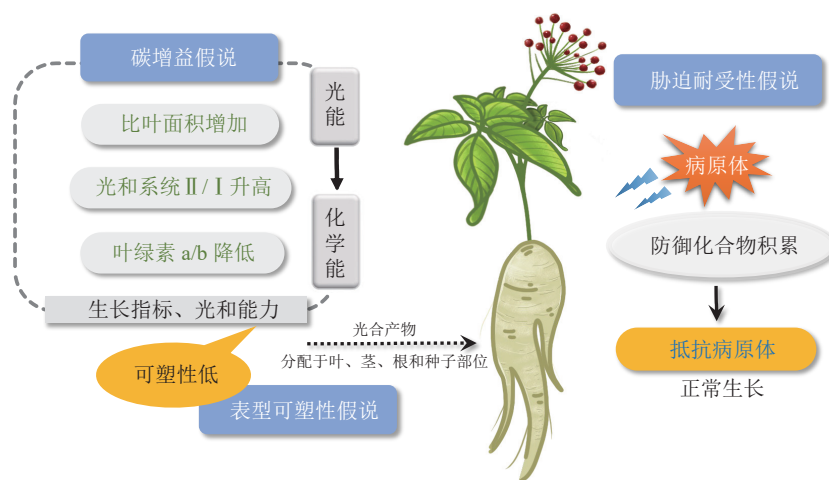


图 1 阴生植物适应弱光环境的 3 个假说

Figure 1 Three hypotheses of sciophytes adapt to low-light environments

阴生植物在阴暗、温暖、潮湿的环境中生长, 感染真菌病害概率大大增加。胁迫耐受性假说提出: 对于阴生植物, 最关键是要提高对生物和非生物胁迫的抵抗能力, 而不是投入大量能量来促进植物的生长和发育^[25]。代谢物作为植物与环境的适应产物, 不仅是用于治疗病害的功效成分, 还在植物体内参与信号传导、适应调节和机体防御等生物过程^[26]。有研究表明: 在遮阴环境下, 植物的耐荫性及抵抗病原体和疾病的能力呈正相关^[25], 这与阴生植物在遮阴环境下防御化合物的高效积累有关。五加科人参属 *Panax* 三七和人参 *Panax ginseng* 是典型的阴生植物。目前已发现 20 多种影响五加科植物生长的叶面和根部病害^[27], 极大地威胁着三七和人参的质量和产量。在遭受病原体侵袭时, 三七 β -葡萄糖苷酶通过水

解原人参二醇型人参皂苷,产生一系列具有更广谱、更强效抗真菌活性的稀有人参皂苷,确保三七在阴暗、温暖、潮湿环境中的生长发育(图1)。这在人参中也得到了证实^[27]。

2 阳生植物通过激素与光信号通路互作响应弱光环境

植物激素是一种植物自身代谢产生的物质,直接调控植物生长及发育^[28]。阳生植物避荫反应相关的生理反应由光信号通路与许多植物激素相互作用来调节,其中主要包括生长素(Auxin)、赤霉素(GA)和油菜素内酯(BR)(图2)。

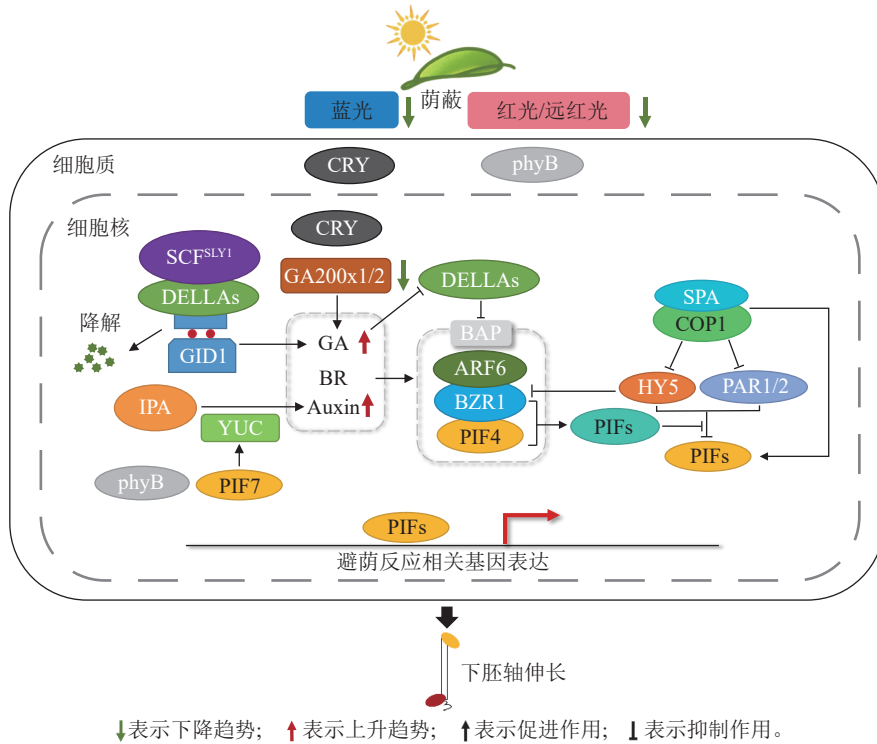


图2 阳生植物避荫反应分子机制

Figure 2 The molecular mechanism of SAR in heliophytes

2.1 生长素信号通路调控植物避荫反应

生长素对植物避荫反应中细胞伸长起主要调节作用。在幼苗中,它主要在于子叶中产生,并输送到下胚轴和根中^[29]。吲哚-3-乙酸(IAA)是主要的生长素,主要通过TAA1-YUC途径从色氨酸合成。色氨酸氨基转移酶(TAA1)将色氨酸转化为吲哚-3-丙酮酸(IPA),黄素单加氧酶(YUC)负责在限速步骤中将吲哚-3-丙酮酸转化为游离吲哚-3-乙酸^[30]。遮阴条件下,低R/FR增强了生长素的响应能力,诱导生长素的生物合成^[31]。在这个过程中,光敏色素互作因子(phytochrome interacting factor, PIF)发挥着关键作用。在遮阴环境下,盐过度敏感2(salt overly sensitive2, SOS2)蛋白激酶能稳定PIF4和PIF5蛋白,而PIF7发生去磷酸化。它们共同作用,在生物合成、物质运输和信号传递过程中上调生长素活性。PIF4/5/7直接参与调控遮阴下黄素单加氧酶的表达。遮阴下PIF7去磷酸化导致黄素单加氧酶表达,使吲哚-3-乙酸增加(图2),随后通过生长素相关蛋白PIN3/4/7输送到下胚轴,促进植株伸长,发生避荫反应^[32]。在正常光照条件下,光活化状态的phyB和CRY1能够与AUX/IAA蛋白相互作用,并抑制AUX/IAAs与生长素受体TIR1的结合,从而阻断生长素通路信号的传递^[33]。

2.2 赤霉素信号通路调控植物避荫反应

赤霉素是另一种促进避荫反应中茎和叶柄伸长的植物激素。Skp-cullin-F-box(SCF)E3泛素连接酶复合物由SLY1及SNE的F-box亚基组成,并与DELLA蛋白相互作用,以促进其泛素化和降解,并介导GA反应^[34-35]。在遮阴条件下,蓝光减少,隐花色素CRY1处于非活跃状态,无法与GA通路中的赤霉素受体(GID1)或DELLA蛋白相互作用,赤霉素触发赤霉素受体与DELLA蛋白的相互作用。之后,

SCF^{SLY1} 与 DELLA 蛋白结合，导致 DELLA 蛋白泛素化并降解^[36]，进一步将 PIF 从 DELLA 蛋白的抑制中释放出来(图 2)，并与避荫反应相关基因的启动子结合，促进植株伸长^[36]。在大豆耐密植品种培育研究中，正常光照条件下，蓝光激活的 CRY1 增加了 bZIP 转录因子 STF 的积累，STF 直接上调赤霉素氧化酶 *GmGA2oxs* 的转录活性，以降低赤霉素水平。遮阴下，蓝光减少抑制 CRY1 活性，造成 STF 蛋白丰度降低，*GmGA2oxs* 的转录水平下降，赤霉素水平升高，促进下胚轴伸长^[37]。Constitutive photomorphogenic 1 (COP1) 是光形态建成的关键负调节因子，遮阴下 R/FR 降低，phyB 失活促使 DELLA 降解，释放 PIF。同时，COP1 阻碍光信号通路上的 bZIP 转录因子家族的 elongated hypocotyl 5(HY5) 对避荫反应的抑制作用，促进下胚轴的伸长^[38](图 2)。

2.3 油菜素内酯信号通路调控植物避荫反应

油菜素内酯在避荫反应中也发挥了重要作用。油菜素内酯信号通路激活后促进了油菜素内酯信号转录因子 (BZR1) 的去磷酸化，然后进入细胞核并促进油菜素内酯合成抑制剂 (BRZ) 下游基因的表达^[39]。研究表明：BES1/BZR1 通过直接和 PIF4 相互作用对下游目标基因起到调节作用(图 2)，促进植物下胚轴伸长，产生避荫反应^[40]。此外，COP1 也参与了油菜素内酯介导的避荫反应，比如 COP1 能在黑暗中稳定 PIF1、PIF3、PIF4 和 PIF5^[41-42]，COP1/SPA 复合物能够抑制糖原合成酶激酶 (BIN2) 引发的 PIF3 磷酸化，从而与 PIF3 相结合并稳定 PIF3^[43]，增强植物的避荫反应(图 2)。

2.4 生长素、赤霉素和油菜素内酯共同调控植物避荫反应

避荫反应的发生常常是几种激素和光信号通路共同作用的结果。油菜素内酯信号调控因子 BZR1 与生长素响应因子 6(ARF6) 和 PIF4 一起形成了 BAP 调节模块(图 2)。遮阴条件下，此模块被激活来响应各种生长调控信号^[44-45]。BZR1 可以直接和生长素生物合成基因 PIF4 的启动子结合，油菜素内酯和生长素信号通路通过关键的 BAP 模块相互连接促进避荫反应^[46]。DELLA 蛋白是 BAP 调节模块的一个重要负调控因子，在赤霉素的作用下迅速降解^[47]。遮阴下 phyB 受到远红光抑制并同时降低 PIF 蛋白活性，DELLA 蛋白通过阻止 PIF4 和 BZR1 与其 DNA 靶点结合及与 ARF6 结合，触发生长素介导的避荫反应^[39](图 2)。Paclbutrazol resistance 1(PRE1) 是 BZR1 和 PIF4 共同的下游基因，该基因由油菜素内酯、赤霉素和生长素共同调节^[38]，它们通过和蛋白激酶受体 (protease-activated receptor 1, PAR1) 形成异二聚体，阻碍 PAR1/2 及 HY5 对 PIF4 的抑制作用^[48]，维持 PIF 蛋白活性，发生避荫反应(图 2)。然而，上述 3 种激素并不是同步对避荫反应进行调控的。对遮阴处理早期拟南芥下胚轴的生长研究表明：生长素和油菜素内酯出现的时间比赤霉素早，基因表达的变化与表型联系更为紧密^[49]。

3 阴生植物通过双重机制增强弱光适应性

目前对于耐荫反应的机制研究还相对匮乏。结合耐荫反应分子机制最新研究进展并借鉴阳生植物避荫反应机制，推测阴生植物可能通过抑制避荫反应和增强耐荫反应双重复杂机制来保证荫蔽环境中的正常发育。

3.1 拮抗因子抑制阴生植物避荫反应的发生

光敏色素 phyA 是一类典型的阳生植物避荫反应拮抗因子，在抑制阴生植物避荫反应的过程中发挥重要作用。phyA 在遥远红光下发挥作用^[50]，可以抵御由光敏色素 phyB 介导的植物伸长^[2,51]。在强遮阴下 (R/FR 为 0.1)，野生型拟南芥 phyA 被显著激活，但其下胚轴并未伸长；相应地，*phyA* 突变体下胚轴出现过度伸长，而 COP1 的突变完全抑制了其下胚轴的伸长。这表明强遮阴下，拟南芥 phyA 以 COP1 依赖的方式抑制避荫反应^[52]。phyA 介导的光信号通路还可以通过与油菜素信号通路互作的方式促进耐荫反应^[53]。近期研究发现：强遮阴条件下 (R/FR 为 0.1)，拟南芥表现出耐荫反应。活跃状态下的 phyA 会减少 COP1 的核定位，导致其下游靶基因 *HY5* 表达量升高。*HY5* 可以促进蛋白激酶 BIN2 的活性，从而使 BES1 磷酸化，抑制油菜素内酯信号通路，从而抑制下胚轴伸长(图 3)。同时，在强遮阴下 COP1 会通过干扰 BIN2 和 PIF 相互作用而稳定 PIF^[43]。phyA 通过减少 COP1 核定位，导致 COP1/SPA1 复合体不能影响 BIN2 和 PIF 的互作，PIF4/5 发生磷酸化降解，其靶基因油菜素内酯合成基因不能被激活，进一步导致油菜素内酯通路下游与下胚轴伸长相关的木葡聚糖内转葡糖糖基酶/水解酶 (XTH) 基因表达降低，避荫反应减弱^[52]。因此，推测阴生植物的耐荫机制可能与强遮阴下拟南芥的耐荫

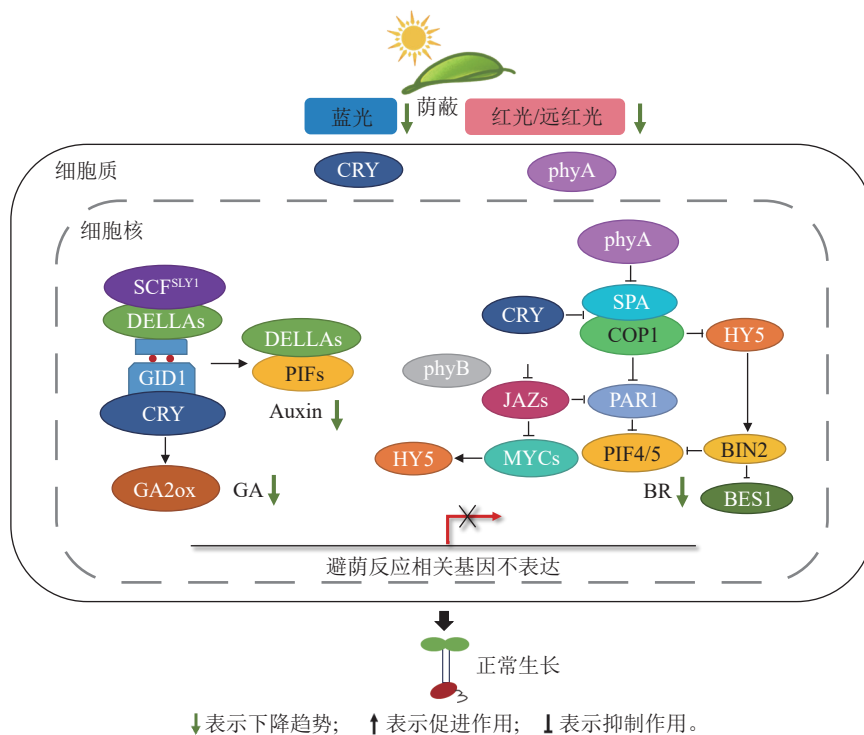


图3 阴生植物耐荫反应分子机制假说

Figure 3 Hypothetical molecular mechanism of STR in sciophytes

机制类似，通过 phyA-COP1 依赖的方式与油菜素内酯通路互作来调控。

另一类拮抗因子是 bHLH 及 bZIP 类转录蛋白。在遮阴环境下，植物对病原菌和植食性昆虫的敏感性增强，茉莉酸 (JA) 通路被诱导，MYC 转录因子上调表达，并与 HY5 直接相互作用，增强其转录活性和 HY5 蛋白稳定性，从而抑制下胚轴伸长；另外，HY5 还可以与 BZR1 的活性形式直接相互作用，并减弱其转录活性^[54]，抑制避荫反应。同时，茉莉酸信号转录抑制因子 JAZ (jasmonate ZIM-domain) 能够与 PAR1/PAR2 结合并抑制其表达。茉莉酸的增加导致 JAZ 蛋白的降解，PAR1/2 被释放^[55]，PAR1/2 通过与 PIF 形成异源二聚体来阻止 PIF 激活下游基因的表达，进而抑制荫蔽环境下植物茎干及叶柄等的过度伸长^[56]。

近期研究证实：上述 2 种避荫反应拮抗因子共同作用参与遮阴环境下植物的耐荫反应。强遮阴下拟南芥 phyA 促进耐荫反应的发生，PAR1/2 会在 COP1 下游直接影响植物耐荫反应 (图 3)。COP1 作为 E3 泛素连接酶发挥作用，介导 SAR 负调节因子 PAR1 和 HY5 的泛素化和降解。强遮阴下，phyA 抑制 COP1 入核，PAR1 和 HY5 蛋白积累，抑制 PIF4 的表达，发生耐荫反应^[38,57]。

3.2 阴生植物 CRY 扩增增强弱光适应性

蓝光受体 CRY 参与植物生长和发育调节，CRY1 和 CRY2 在蓝光下与 SPA 蛋白相互作用，以抑制 COP1/SPA 活性，稳定 HY5，抑制植株伸长^[6](图 3)。研究证明：在蓝光环境中蕨类植物的 CRY(5 个成员)发生了基因扩增现象，其植株叶片叶绿体更多，对蓝光和二氧化碳不敏感，气孔不会主动关闭，植物通过产生活性氧而让叶片气孔快速打开，使其在低光条件下也能进行高效的光合作用^[58-59]。在大豆中，*GmCRY1b* 过表达植株耐荫性显著提高，实现了密植条件下的高产^[14]。因此，阴生植物可能通过 CRY 的扩增或提高 CRY 的转录活性来增强遮阴环境下的光能利用率。基于上述理论，推测在遮阴下，蓝光减少，但阴生植物可能存在高敏感性 CRY 家族基因，在低蓝光下仍处于活跃状态，进而调节 *GA2ox* 基因的上调表达导致赤霉素减少，同时 CRY 与 DELLA 结合，DELLA 蛋白积累并且与 PIF 结合导致生长素减少 (图 3)，抑制植株伸长^[36]，从而使阴生植物在遮阴环境下产生耐荫反应，维持正常生长。

4 总结和展望

由于阴生植物与阳生植物在不同光照强度的环境中生长，故 2 类植物在相同的遮阴环境下会产生不

同的变化。阳生植物在遮阴条件下产生的避荫反应依赖于复杂的避荫机制。在遮阴条件下，红光减少，远红光增加，R/FR 下降，蓝光减少，光敏色素和隐花色素均可通过促进植株伸长等，使植株适应因遮阴带来的生理和形态变化。阴生植物则生活在光照强度较弱的林下，叶绿素 a/b 较低^[60]，相较于阳生植物有更大的比叶面积，可以最大程度地利用光能进行光合作用，维持植株正常生长并且将碳能储存在植株中。此外，阴生植物在阴暗潮湿的林下也会积累更多次生代谢物来抵御环境带来的病害。但阳生植物在过度遮阴的情况下，下胚轴不会伸长，出现耐荫的性状，故推测在遮阴情况下，阴生植物的耐荫分子机制与阳生植物强遮阴下的反应类似，低 R/FR 下，phyA 减少 COP1 的核定位和 JAZ 蛋白的降解致使 PAR1 和 HY5 蛋白积累，进而 BIN2 和 PAR1 抑制 PIF 蛋白活性，抑制植物伸长；同时低蓝光下有活跃状态的 CRY 调节 *GA2ox* 基因的上调导致赤霉素减少，并且积累的 DELLA 与 PIF 结合导致生长素减少，植株避荫反应基因不表达，出现耐荫性状。

总之，对阳生植物避荫反应研究较多，对分子机制的了解也更为透彻，对阴生植物耐荫机制的深入研究较少。在农业生产中，合理密植和间套作是提高作物单产的重要手段。然而，对于主要栽培作物，这 2 种栽培模式下光合能力减弱和光质的改变导致光合作用减弱和碳水化合物的合成减少，产量潜力受到限制，从而引起不利的避荫反应综合症，造成作物大幅减产。在此情况下，研究耐荫反应机制对培育高光效率和高产作物新品种(系)具有重要意义。因此，后续需要筛选适合的阴生模式植物并深入研究其光合作用及光信号转导分子机制，阐明阴生植物光能高效利用的调控网络，并利用合成生物学等策略，尝试改良作物主栽品种，创制高光效种质资源。另外，阴生植物长期生长在病原菌繁多的阴暗潮湿的环境中，在保证自身生长的同时还进化出了出色的防御机制，深入解析阴生植物协同适应遮阴和生物胁迫的分子机制，有助于进一步理解植物环境适应性和发育权衡的调控机制，为培育抗逆、高产的作物新品种提供理论依据和基因靶点。

在森林生态系统中，林分结构影响林木的生长和木材的品质。研究表明：在遮阴环境下耐荫性和木材的密度呈正相关^[61]。一些生活在下木层和灌木层的阳生小乔木无法与林冠层的高大乔木竞争光照，因此获得的光能较少，又因其耐荫性差，难以利用下木层和灌木层空间，木材密度较小，经济效益低；而阴生树种的耐荫性能较好，木材密度大，但是生长缓慢，因此短期经济价值较小。所以除了通过阳生树种和阴生树种间作来获得短期和长期的收益外，也可以探寻阳生树种的耐荫性，以期达到既不影响其生长发育又使其木材密度最大化的目的。在种植上层林木的同时，利用林冠层下的林荫及林下土地资源种植阴生植物，不仅有利于调整林分结构，丰富生物多样性，更有助于提高粮食作物和药材的产量，大幅度提升经济效益。近年来，林下经济发展迅速，已成为山区经济发展的优势产业、种植业结构调整的特色产业、农民脱贫致富的支柱产业和大众创业的新兴产业。因此，进一步深入研究植物的弱光响应机制，为林下种植模式中空间多层结构的搭建提供理论指导，对提高森林能量转换率和资源利用率具有重要意义。

5 参考文献

- [1] KAMI C, LORRAIN S, HORNITSCHKE P, *et al.* Light-regulated plant growth and development [J]. *Current Topics in Development Biology*, 2010, **91**: 29 – 66.
- [2] YANG Chuanwei, XIE Famin, JIANG Yupei, *et al.* Phytochrome a negatively regulates the shade avoidance response by increasing auxin/indole acidic acid protein stability [J]. *Development Cell*, 2018, **44**(1): 29 – 41.
- [3] FRANKLIN K A. Shade avoidance [J]. *New Phytologist*, 2008, **179**(4): 930 – 944.
- [4] 罗宁. 不同遮光度下南方红豆杉生长研究 [J]. *安徽农学通报*, 2021, **27**(19): 54 – 57.
LUO Ning. Research on the growth of *Taxus chinensis* var. *mairei* under different shades [J]. *Anhui Agricultural Science Bulletin*, 2021, **27**(19): 54 – 57.
- [5] 双升普, 张金燕, 寸竹, 等. 光照辐射强度驱动典型阴生植物三七的生理生态响应特征 [J]. *生态学报*, 2022, **42**(9): 3596 – 3612.
SHUANG Shengpu, ZHANG Jinyan, CUN Zhu, *et al.* Ecophysiological characteristics of a typically shade-tolerant species *Panax notoginseng* in response to different light intensities [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, **42**(9): 3596 – 3612.

- [6] FIORUCCI A S, FANKHAUSER C. Plant strategies for enhancing access to sunlight [J/OL]. *Current Biology*, 2017, **27**(17): R931-R940 [2024-01-26]. doi: [10.1016/j.cub.2017.05.085](https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.085).
- [7] EVANS J R, POORTER H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain [J]. *Cell Environment*, 2001, **24**(8): 755 – 767.
- [8] VANDENBUSSCHE F, PIERIK R, MILLENAAR F F, *et al.* Reaching out of the shade [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, **8**(5): 462 – 468.
- [9] NOZUE K, TAT A V, DEVISETTY U K, *et al.* Shade avoidance components and pathways in adult plants revealed by phenotypic profiling [J/OL]. *PLoS Genetics*, 2015, **11**: e1004953 [2024-01-24]. doi: [10.1371/journal.pgen.1004953](https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004953).
- [10] BALLARE C L, PIERIK R. The shade-avoidance syndrome: multiple signals and ecological consequences [J]. *Plant Cell and Environment*, 2017, **40**(11): 2530 – 2543.
- [11] KASULIN L, AGROFOGLIO Y, BOTTO J F. The receptor-like kinase ERECTA contributes to the shade-avoidance syndrome in a background-dependent manner [J]. *Annals of Botany*, 2013, **111**: 811 – 819.
- [12] INCE Y Ç, KRAHMER J, FIORUCCI A S, *et al.* A combination of plasma membrane sterol biosynthesis and autophagy is required for shade-induced hypocotyl elongation [J/OL]. *Nature Communications*, 2022, **13**: 5659 [2024-01-24]. doi: [10.1038/s41467-022-33384-9](https://doi.org/10.1038/s41467-022-33384-9).
- [13] CASAL J J. Shade avoidance [J/OL]. *Arabidopsis Book*, 2012, **10**: e0157 [2024-01-23]. doi: [10.1199/tab.0157](https://doi.org/10.1199/tab.0157).
- [14] LYU Xiangguang, CHENG Qican, QIN Chao, *et al.* GmCRY1s modulate gibberellin metabolism to regulate soybean shade avoidance in response to reduced blue light [J]. *Molecular Plant*, 2021, **14**(2): 298 – 314.
- [15] WANG Honggui, ZHANG Zenglin, LI Hongyu, *et al.* CONSTANS-LIKE 7 regulates branching and shade avoidance response in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2013, **64**(4): 1017 – 1024.
- [16] YANOVSKY M J, CASAL J J, SALERNO G L, *et al.* Are phytochrome-mediated effects on leaf growth, carbon partitioning and extractable sucrose-phosphate synthase activity the mere consequence of stem-growth responses in light-grown mustard [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1995, **46**(7): 753 – 757.
- [17] GIVNISH T J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, **15**: 63 – 92.
- [18] NIU Yuqian, ZHANG Yuxin, WANG Xinfeng, *et al.* Phenotypic and transcriptional features of Araliaceae species under distinct light environments [J/OL]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2023 [2024-01-24]. doi: [10.1111/jse.13043](https://doi.org/10.1111/jse.13043).
- [19] HUANG D, WU L, CHEN J R, *et al.* Morphological plasticity, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels [J]. *Photosynthetica*, 2011, **49**(4): 611 – 618.
- [20] MULLINEAUX C W, EMLYN-JONES D. State transitions: an example of acclimation to low-light stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, **56**(411): 389 – 393.
- [21] SHAO Qingsong, WANG Hongzhen, GUO Haipeng, *et al.* Effects of shade treatments on photosynthetic characteristics, chloroplast ultrastructure, and physiology of *Anoectochilus roxburghii* [J/OL]. *PLoS One*, 2014, **9**(2): e85996 [2024-01-24]. doi: [10.1371/journal.pone.0085996](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085996).
- [22] POORTER H, NIINEMETS Ü, NTAGKAS N, *et al.* A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance [J]. *New Phytologist*, 2019, **223**(3): 1073 – 1105.
- [23] CANHAM C D, KOBE R K, LATTY E F, *et al.* Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves [J]. *Oecologia*, 1999, **121**: 1 – 11.
- [24] GAUCHER C, GOUGEON S, MAUFFETTE Y, *et al.* Seasonal variation in biomass and carbohydrate partitioning of understory sugar maple (*Acer saccharum*) and yellow birch (*Betula alleghaniensis*) seedlings [J]. *Tree Physiology*, 2005, **25**(1): 93 – 100.
- [25] AUGSPURGER C K. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival [J]. *The Journal of Ecology*, 1984, **72**(3): 777 – 795.
- [26] BAKER S A, RUTTER J. Metabolites as signalling molecules [J]. *Nature Reviews of Molecular Cell Biology*, 2023, **24**: 355 – 374.
- [27] MA Lijuan, LIU Xiao, GUO Liwei, *et al.* Discovery of plant chemical defence mediated by a two-component system involving β -glucosidase in *Panax* species [J/OL]. *Nature Communications*, 2024, **15**: 602 [2024-01-24]. doi: [10.1038/](https://doi.org/10.1038/)

s41467-024-44854-7.

- [28] ZHANG Xiaofan, TONG Jianhua, BAI Aining, *et al.* Phytohormone dynamics in developing endosperm influence rice grain shape and quality [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2020, **62**(10): 1625 – 1637.
- [29] TAO Yi, FERRER J L, LJUNG K, *et al.* Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants [J]. *Cell*, 2008, **133**(1): 164 – 176.
- [30] WON C, SHEN Xianglin, MASHIGUCHI K, *et al.* Conversion of tryptophan to indole-3-acetic acid by tryptophan aminotransferases of *Arabidopsis* and *Yuccas* in *Arabidopsis* [J]. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2011, **108**(45): 18518 – 18523.
- [31] XU Feng, HE Shengbo, ZHANG Jingyi, *et al.* Photoactivated CRY1 and phyB interact directly with AUX/IAA proteins to inhibit auxin signaling in *Arabidopsis* [J]. *Molecular Plant*, 2018, **11**(4): 523 – 541.
- [32] IGLESIAS M J, SELLARO R, ZURBRIGGEN M D, *et al.* Multiple links between shade avoidance and auxin networks [J]. *Journal of Experiment Botany*, 2018, **69**(2): 213 – 228.
- [33] LIU Yang, JAFARI F, WANG Haiyang. Integration of light and hormone signaling pathways in the regulation of plant shade avoidance syndrome [J]. *ABIOTECH*, 2021, **2**: 131 – 145.
- [34] DILL A, THOMAS S G, HU Jianhong, *et al.* The *Arabidopsis* F-box protein SLEEPY1 targets gibberellin signaling repressors for gibberellin-induced degradation [J]. *The Plant Cell*, 2004, **16**: 1392 – 1405.
- [35] FU Xiangdong, RICHARDS D E, FLECK B, *et al.* The *Arabidopsis* mutant sleepy1gar2-1 protein promotes plant growth by increasing the affinity of the SCFSLY1 E3 ubiquitin ligase for DELLA protein substrates [J]. *The Plant Cell*, 2004, **16**: 1406 – 1418.
- [36] ZHOU Peng, SONG Meifang, YANG Qinghua, *et al.* Both PHYTOCHROME RAPIDLY REGULATED1 (PAR1) and PAR2 promote seedling photomorphogenesis in multiple light signaling pathways [J]. *Plant Physiology*, 2014, **164**: 841 – 852.
- [37] XU Peng, CHEN Huiru, LI Ting, *et al.* Blue light-dependent interactions of CRY1 with GID1 and DELLA proteins regulate gibberellin signaling and photomorphogenesis in *Arabidopsis* [J/OL]. *The Plant Cell*, 2021 [2024-01-24]. doi:10.1093/plcell/koab124.
- [38] XU Huiying, CHEN Peirui, TAO Yi. Understanding the shade tolerance responses through hints from phytochrome a-mediated negative feedback regulation in shade avoiding plants [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, **12**: 813092 [2024-01-24]. doi: 10.3389/fpls.2021.813092.
- [39] BOURÉ N, KUMAR S V, ARNAUD N. The BAP module: a multisignal integrator orchestrating growth [J]. *Trends in Plant Science*, 2019, **24**(7): 602 – 610.
- [40] OH E, ZHU Jiaying, WANG Zhiyong. Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental responses [J]. *Nature Cell Biology*, 2012, **14**: 802 – 809.
- [41] PHAM V N, KATHARE P K, HUQ E. Dynamic regulation of PIF5 by COP1-SPA complex to optimize photomorphogenesis in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2018, **96**(2): 260 – 273.
- [42] PHAM V N, KATHARE P K, HUQ E. Phytochromes and phytochrome interacting factors [J]. *Plant Physiology*, 2018, **176**: 1025 – 1038.
- [43] LING Junjie, LI Jian, ZHU Danmeng, *et al.* Noncanonical role of *Arabidopsis* COP1/SPA complex in repressing BIN2-mediated PIF3 phosphorylation and degradation in darkness [J]. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 2017, **114**(13): 3539 – 3544.
- [44] BALLARE C L. Light regulation of plant defense [J]. *Annual Reviews of Plant Biology*, 2014, **65**: 335 – 363.
- [45] OH E, ZHU Jiaying, BAI Mingyi, *et al.* Cell elongation is regulated through a central circuit of interacting transcription factors in the *Arabidopsis* hypocotyl [J/OL]. *Elife*, 2014, **3**: e03031 [2024-01-24]. doi: 10.7554/eLife.03031.
- [46] IBÁÑEZ C, DELKER C, MARTINEZ C, *et al.* Brassinosteroids dominate hormonal regulation of plant thermomorphogenesis via BZR1 [J]. *Current Biology*, 2018, **28**(2): 303 – 310.
- [47] de LUCAS M, DAVIERE J M, RODRIGUEZ-FALCON M, *et al.* A molecular framework for light and gibberellin control of cell elongation [J]. *Nature*, 2008, **451**(7177): 480 – 484.
- [48] HAO Yaqi, OH E, CHOI G, *et al.* Interactions between HLH and bHLH factors modulate light-regulated plant development

- [J]. *Molecular Plant*, 2012, **5**(3): 688 – 697.
- [49] HUANG Sha, YANG Chuanwei, LI Lin. Unraveling the dynamic integration of auxin, brassinosteroid and gibberellin in early shade-induced hypocotyl elongation [J]. *Phenomics*, 2022, **2**(2): 119 – 129.
- [50] MARTINEZ-GARCIA J F, GALLEMI M, MOLINA-CONTRERAS M J, *et al.* The shade avoidance syndrome in *Arabidopsis*: the antagonistic role of phytochrome a and B differentiates vegetation proximity and canopy shade [J/OL]. *PLoS One*, 2014, **9**: e109275 [2014-01-24]. doi: [10.1371/journal.pone.0109275](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109275).
- [51] MCCORMAC A, WHITELAM G, SMITH H. Light-grown plants of transgenic tobacco expressing an introduced oat phytochrome A gene under the control of a constitutive viral promoter exhibit persistent growth inhibition by far-red light [J]. *Planta*, 1992, **188**: 173 – 181.
- [52] SONG Bin, ZHAO Hongli, DONG Kangmei, *et al.* Phytochrome A inhibits shade avoidance responses under strong shade through repressing the brassinosteroid pathway in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Journal*, 2020, **104**(6): 1520 – 1534.
- [53] ALABADI D, BLÁZQUEZ M A. Molecular interactions between light and hormone signaling to control plant growth [J]. *Plant Molecular Biology*, 2009, **69**: 409 – 417.
- [54] LI Qianfeng, HE Junxian. BZR1 interacts with HY5 to mediate brassinosteroid- and light-regulated cotyledon opening in *Arabidopsis* in darkness [J]. *Molecular Plant*, 2016, **9**(1): 113 – 125.
- [55] HAN Run, MA Liang, TERZAGHI W, *et al.* Molecular mechanisms underlying coordinated responses of plants to shade and environmental stresses [J]. *The Plant Journal*, 2024, **117**(6): 1893 – 1913.
- [56] GALSTYAN A, CIFUENTES-ESQUIVEL N, BOU-TORRENT J, *et al.* The shade avoidance syndrome in *Arabidopsis*: a fundamental role for atypical basic helix-loop-helix proteins as transcriptional cofactors [J]. *The Plant Journal*, 2011, **66**(2): 258 – 267.
- [57] CACKETT L, LUGINBUEHL L H, SCHREIER T B, *et al.* Chloroplast development in green plant tissues: the interplay between light, hormone, and transcriptional regulation [J]. *New Phytologist*, 2022, **233**(5): 2000 – 2016.
- [58] BRODRIBB T J, MCADAM S A M, JORDAN G J, *et al.* Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants [J]. *New Phytologist*, 2009, **183**(3): 839 – 847.
- [59] CAI Shengguan, HUANG Yuqing, CHEN Fei, *et al.* Evolution of rapid blue-light response linked to explosive diversification of ferns in angiosperm forests [J]. *New Phytologist*, 2021, **230**(3): 1201 – 1213.
- [60] 胡肖肖, 段玉侠, 金荷仙, 等. 4个杜鹃花品种的耐荫性 [J]. *浙江农林大学学报*, 2018, **35**(1): 88 – 95.
HU Xiaoxiao, DUAN Yuxia, JIN Hexian, *et al.* Shade tolerance of four *Rhododendron* cultivars [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2018, **35**(1): 88 – 95.
- [61] AUGSPURGER C K. Light requirements of neotropical tree seedlings: a comparative study of growth and survival [J/OL]. *The Journal of Ecology*, 1984, **72**(3): 777 [2024-01-24]. doi: [10.2307/2259531](https://doi.org/10.2307/2259531).