

LED补光光质对小白菜生长及光合作用的影响

周成波¹, 张旭¹, 崔青青¹, 李曼¹, 张文东¹, 艾希珍^{1,2}, 毕焕改^{1,2}, 刘彬彬^{2,*}, 李清明^{1,2,3,*}

山东农业大学¹园艺科学与工程学院, ²作物生物学国家重点实验室, ³农业部黄淮海设施农业工程科学观测实验站, 山东泰安271018

摘要: 为了探明补光光质对小白菜生长的调控机理, 以‘优冠3号’小白菜为试材, 采用LED光源配置白光(W, 对照)、白光:红光=4:1 (WR)、白光:蓝光=4:1 (WB)、白光:蓝光:红光=3:1:1 (WRB)和白光:绿光=4:1 (WG) 5个光配方, 光照强度均调节为(250±10) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 研究了在白光基础上补充不同波长和比例的光对小白菜生长及光合作用的影响。结果表明: WRB和WR处理下小白菜株高分别比对照提高17.9%和7.5%, 差异达显著水平; WRB处理下的叶片叶绿素a、叶绿素b、叶绿素(a+b)和类胡萝卜素含量最高, 而对照处理下最低; WRB处理下叶片净光合速率(P_n)和RuBP羧化酶活性最高, WR、WB和WRB处理的气孔导度(G_s)分别较对照提高9.7%、47.4%和31.6%, 而WG较对照降低27.8%; WRB处理使小白菜叶片有较高的PSII反应中心激发能捕获效率(F_v'/F_m')、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(q_p)、电子传递速率(ETR)和植物活力(Rfd)。综上所述, 在白光的基础上同时补充红、蓝光可增强小白菜叶片光系统II中心活性, 提高光合性能, 有利于小白菜干物质的积累和对光能的利用, 可作为小白菜补光栽培的适宜光配方。

关键词: 发光二极管; 小白菜; 补光光质; 光合特性; 叶绿素荧光

光是植物进行光合作用的基本能源, 也是植物生长发育的重要调节因子。植物的生长发育不仅受光强的制约, 而且受光质及其组成比例的影响(许大全等2015)。光质对植物影响广泛, 不仅影响种子萌发(Dissanayake等2010), 根、茎、叶生长(Macedo等2011), 叶片衰老(Causin等2006), 还影响光周期(Murtas和Millar 2000)、基因表达(Azari等2010)以及次生代谢(王旺田等2010)等。随着设施农业的快速发展, 利用LED光源光质纯度高、耗能少、波长固定与低发热的优点, 研究不同光质对园艺作物生长发育、物质代谢和形态建成的影响已成为热点, 温室补光已成为设施园艺生产的一项关键技术(曹刚等2013)。

前人研究表明, 红光能有效促进叶片生长, 茎伸长和分枝, 根形态建成, 加快生长速率(Nhut等2003), 还可以通过调控光合器官的正常发育来增加光合产物的积累(Urbonavičiūtė等2007)。蓝光可以使植株矮化(宁宇等2015), 提高叶绿素a/b值, 促进植物叶绿素含量的增加(Li等2012)。与单色光相比, 红蓝组合光显著提高碳水化合物的含量(高燕会等2012), 促进植物株高和生物量的增加及叶片颜色加深, 有利于植物的生长发育(Lu等2015)。植物因其光合系统的多个调节水平和光合电子传递链各组份的协同作用, 从而能适应不同的光质和光强(Jensen等2007)。储钟稀等(1999)研究发现, 红光下黄瓜叶片具有较高的光系统II (PSII)活性和放氧速率, 而蓝光下叶片具有较高的光系统I (PSI)

活性, 说明光质对调节蔬菜叶片PSI和PSII的发育、光合活性及光合放氧速率具有重要作用。在白光基础上增加红光比例可促进碳的同化、转化及氮的吸收, 加速物质积累, 增加蓝光比例可增强氮代谢(宁宇等2015)。

近年来有关不同光质对植物生长发育及生理特性影响的研究报道较多, 但主要集中于单色光或者红、蓝不同比例对植物生长发育、光合特性及碳氮代谢等方面, 而在补光条件下不同光质对植物生长发育影响的研究相对比较匮乏。小白菜又名青菜、不结球白菜等, 是含矿物质和维生素较丰富的蔬菜之一, 在我国南北各地栽培十分广泛。因此, 研究补光光质对小白菜生长和光合荧光特性的影响, 深入探讨小白菜光合机构对不同光质的响应机制具有重要意义。本试验利用LED光源, 实现波长和强度的精确调控, 在白光的基础上补充不同波长和比例的光, 研究了不同光配方对小白菜的生长及光合荧光特性的影响, 旨在为小白菜的设施生产及专用有色膜的研制提供理论依据和技术参数。

收稿 2016-11-21 修定 2017-04-05

资助 公益性行业(农业)专项(201303108)、“十二五”科技支撑计划项目(2012BAD11B01、2014BAD05B03)、国家现代农业产业技术体系大宗蔬菜专项(CARS-25)和山东省农业重大应用技术创新项目(鲁财农指[2016]36号)。

* 共同通讯作者(E-mail: lbroom@163.com; gslqm@sdau.edu.cn)。

材料与方法

1 供试材料与试验设计

本试验于2015年9~12月在山东农业大学科技创新园进行, 试材小白菜(*Brassica campestris* L.)品种为‘优冠3号’, 将种子点播于装满育苗基质(土:基质:鸡粪=4:2:1)的穴盘中(50孔, 长52 cm, 宽26 cm, 穴孔4.8 cm×4.8 cm), 置于温室内育苗, 待幼苗达到2叶1心时移植于花盆中(直径12 cm、高10 cm, 基质同育苗基质), 每盆1株, 缓苗后移至人工气候室(浙江求是, 杭州)中, 每个处理3次重复, 每个重复18盆, 在人工气候室中处理25~30 d后取样测定。

光源采用新型LED管状植物生长光源(吉士科技照明公司, 广东中山), 每根灯管长1.2 m, 直径4 cm, 灯管颜色包括白(W)、红(R)、蓝(B)、绿(G), 每根灯管功率18 W。每个光配方处理光源采用灯管并排组合的方式, 分别设光强比为白光(W, 对照)、白光:红光=4:1 (WR)、白光:蓝光=4:1 (WB)、白光:蓝光:红光=3:1:1 (WRB)和白光:绿光=4:1 (WG) 5个光配方。通过调整LED灯管数和培养架高度使各配方处理光量子通量密度(PPFD)均为(250±10) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光量子通量密度用3415FX光度计(Spectrum Technologies公司, 美国)测定, 人工气候室通过其自带程序对温度、空气相对湿度、CO₂浓度以及光周期自动调节和监控, 各项环境指标为: 昼温(20±1)°C、夜温(15±1)°C、空气相对湿度60%~80%、CO₂浓度为380~400 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$, 光周期为12 h·d⁻¹。

2 测定方法

每处理选取整齐一致的植株5株测定株高、叶幅、叶片数和鲜重, 于105°C下杀青30 min后经85°C烘干测定干重。

叶绿素含量的测定, 采用80%丙酮黑暗浸泡叶片72 h, 提取液按照李合生(2002)方法, 用UV-紫外分光光度计测定叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量。净光合速率(P_n)、细胞间隙CO₂浓度(C_i)、气孔导度(G_s)以及蒸腾速率(T_r)采用LI-6400光合仪(LI-COR, 美国)于晴天上午10:00选取顶端完全展开第2~3片功能叶进行测定。测定光照强度为500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO₂浓度380 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。在测定光合参数后采用FMS-2型调制式叶绿素荧光仪(Hansatech, 英国)测定荧光参数, 包括PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})、暗适应下PSII的最大量子产额

(F_v/F_m)、光适应下PSII最大光化学效率(F_v'/F_m')、非光化学淬灭系数[$\text{NPQ}=(F_m-F_m')/F_m'$]、光合电子传递效率($\text{ETR}=\Phi_{\text{PSII}}\times\text{PAR}\times 0.84\times 0.5$), 光反应参数均在光强600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 测定, 暗适应30 min后进行暗反应参数测定。叶片暗适应30 min后, 用叶绿素荧光成像系统(FlourCam荧光成像系统, 捷克PSI公司)进行成像, 采用Shulter=2, Super=30, Act2=50, Sensitivity=80测定, 叶绿素荧光发射瞬间变化由顶部CCD相机捕获。然后用连续激发式荧光仪(Handy PEA, Hansatech, 英国)测定叶绿素快速荧光诱导动力学曲线。测定完叶绿素快速荧光诱导动力学曲线后, 将叶片立即置于液氮中, 取0.5 g叶于研钵中, 按照上海邦奕生物科技有限公司生产的ELISA试剂盒说明书测定RuBP羧化酶(RuBP-Case)活性。

气孔特性采用扫描电镜(JSM-6610LV, 日本JEOL公司)测定, 选完全展开的第3片真叶, 在主叶脉两侧切取大小为1 mm×1 mm的组织块, 立即投入用0.1 mol·L⁻¹磷酸缓冲液(PBS, pH 6.8, 下同)配制的1%的戊二醛中抽气5 min左右, 使组织块下沉后, 用PBS配制的4%的戊二醛于4°C下固定3 h, 然后用PBS充分冲洗4~6次, 每次30 min, 以洗去多余固定液, 然后分别用30%、50%、70%、80%、90%和95%丙酮梯度脱水, 每一梯度脱水30 min, 再用100%丙酮梯度脱水3次, 每次30 min, 然后用醋酸异戊酯置换2次, 每次30 min, 再用Hitachi HCP-2型临界点干燥器进行CO₂临界点干燥, 喷金后用扫描电镜对叶片进行观测照相, 并用软件统计和测量气孔密度、大小。

3 数据处理

分别用Microsoft Excel和SigmaPlot 10.0软件处理数据和作图, 用DPS软件对数据进行单因素方差分析, 并运用Duncan检验法对显著性差异($P<0.05$)进行多重比较。

实验结果

1 补光光质对小白菜生长的影响

WRB和WR处理下株高分别比对照(W)高17.9%和7.5%, 差异达显著水平(表1); WRB处理下叶幅显著高于其他处理, WR次之, WB与对照差异不显著; WRB处理下叶片数显著高于对照, 其他处

理与对照差异不显著;不同光质处理下小白菜的鲜重和干重均为WRB>WR>WG>WB>对照。说明在白光下补充蓝、红和绿光都有利于小白菜的生长和干物质的积累,其中同时补充红光和蓝光效果最佳。

2 补光光质对小白菜叶片色素含量的影响

叶绿素a、叶绿素b和叶绿素a+b含量均以WRB处理最高, WB、WR和WG之间差异不显著,但均显著高于对照(W) (表2);类胡萝卜素含量依次为WRB>WB>WR>WG>对照;叶绿素a/b值以WB处理最高, WRB次之,各混合光处理均显著高于对照。以上结果说明,混合光可有效提高小白菜叶片色素含量,在白光基础上添加一定的红光和蓝光最有利。

3 补光光质对小白菜气体交换参数的影响

除WG处理外,其他处理的净光合速率(P_n)均显著高于W(对照),WRB处理的最高(图1)。WB、WRB和WR处理的气孔导度(G_s)分别较对照高47.4%、31.6%和9.7%,WG较对照低27.8%。蒸腾速率(T_r)与 G_s 趋势相似。各处理的胞间 CO_2 浓度(C_i)依次为对照>WG>WB>WR>WRB。可见,在白光基础上添加蓝光可显著促进小白菜叶片气孔开放,同时添加红光和蓝光最利于叶片的光合作用。

4 补光光质对小白菜叶片RuBP羧化酶活性的影响

WRB、WR和WB处理下RuBP羧化酶活性分别比对照高29.1%、18.9%和8%,WG处理与对照差异不显著(图2)。这表明在白光的基础上添加红光或蓝光或同时添加红蓝混合光都有利于提高RuBP羧化酶活性。

5 补光光质对小白菜叶片叶绿素荧光参数的影响

各处理下小白菜暗适应下PSII最大光化学效率 F_v/F_m 均与对照无显著差异(表3)。除WRB处理外,其他处理的PSII有效光化学量子产量(F_v'/F_m')均显著低于对照,且WRB处理实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(q_p)和电子传递效率(ETR)显著高于对照,其他处理均与对照差异不显著。非光化学猝灭(NPQ)表示PSII反应中心的关闭程度,以WR处理最高,WRB次之,WB、WG处理与对照差异不显著;WRB处理下稳态荧光衰减率(Rfd)显著高于对照及其他处理,有较高的植物活力。因此,在白光的基础上同时补充红光和蓝光最利于提高小白菜叶片的光化学效率,增强PSII中心活性,从而提高植物活力。

6 补光光质对小白菜叶绿素快速荧光诱导动力学曲线的影响

各处理在O点处荧光强度无显著差异,说明

表1 补光光质对小白菜生长的影响

Table 1 Effects of supplemental light quality on the growth of pakchoi

处理	株高/cm	叶幅/cm	叶片数	鲜重/g·株 ⁻¹	干重/g·株 ⁻¹
W(对照)	10.6±0.44 ^c	16.9±0.23 ^d	9.0±0.00 ^b	8.12±0.49 ^d	0.55±0.03 ^d
WB	10.8±0.15 ^c	17.2±0.35 ^{cd}	9.0±0.00 ^b	8.75±0.33 ^{cd}	0.62±0.02 ^c
WRB	12.5±0.06 ^a	20.3±0.40 ^a	9.7±0.58 ^a	13.70±0.58 ^a	0.85±0.03 ^a
WR	11.4±0.49 ^b	19.1±0.38 ^b	9.0±0.00 ^b	11.80±0.38 ^b	0.78±0.04 ^b
WG	11.1±0.10 ^{bc}	17.8±0.47 ^c	9.0±0.00 ^b	9.41±0.09 ^c	0.65±0.01 ^c

同列不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),下表同此。

表2 补光光质对小白菜叶片色素含量的影响

Table 2 Effects of supplemental light quality on pigments contents of pakchoi leaves

处理	叶绿素a含量/ mg·g ⁻¹ (FW)	叶绿素b含量/ mg·g ⁻¹ (FW)	叶绿素(a+b)含量/ mg·g ⁻¹ (FW)	叶绿素a/b值	类胡萝卜素含量/ mg·g ⁻¹ (FW)
W(对照)	1.0±0.03 ^c	0.347±0.009 ^c	1.34±0.04 ^c	2.86±0.003 ^d	0.202±0.001 ^d
WB	1.34±0.03 ^b	0.448±0.002 ^b	1.79±0.03 ^b	3.02±0.013 ^a	0.269±0.001 ^b
WRB	1.50±0.07 ^a	0.499±0.007 ^a	2.11±0.13 ^a	2.99±0.014 ^b	0.303±0.012 ^a
WR	1.32±0.01 ^b	0.447±0.003 ^b	1.76±0.01 ^b	2.93±0.019 ^c	0.261±0.005 ^{bc}
WG	1.33±0.02 ^b	0.457±0.004 ^b	1.79±0.02 ^b	2.92±0.010 ^c	0.255±0.001 ^c

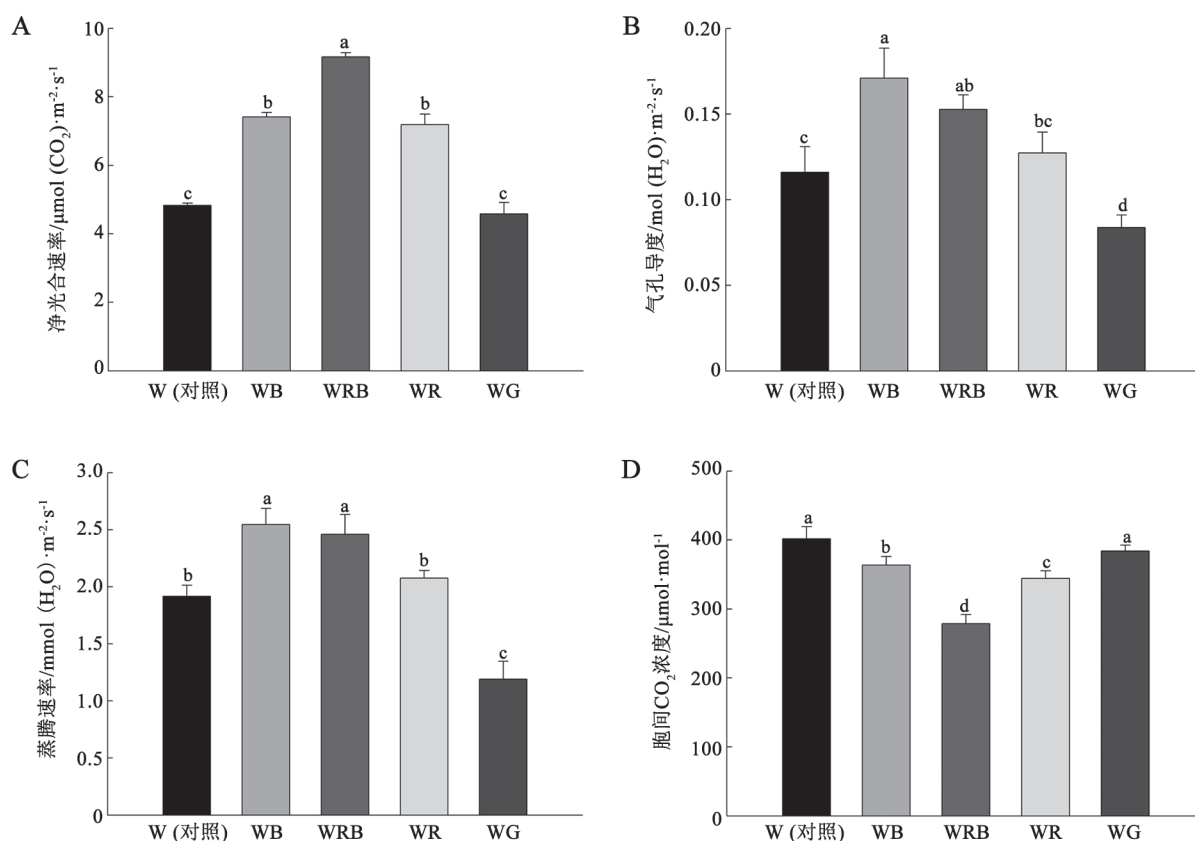


图1 补光光质对小白菜叶片光合气体交换参数的影响

Fig. 1 Effects of supplemental light quality on photosynthetic gas exchange parameters of pakchoi leaves

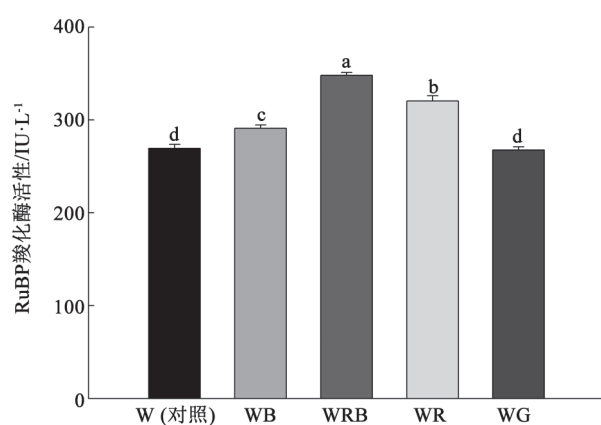


图2 补光光质对小白菜叶片RuBP羧化酶活性的影响

Fig. 2 Effect of supplemental light quality on RuBP carboxylase activity of pakchoi leaves

PSII反应中心状态无差异,与 F_v/F_m 结果一致(图3)。各处理J点处与I点一致,都低于对照,说明补光条件下电子从 Q_A 向 Q_B 的传递顺畅,慢还原型PQ的比例减少,WRB处理下的J点和I点最低,说明在

白光的基础上同时添加红光和蓝光最利于提高PSII受体侧 Q_A 向 Q_B 传递电子以及PQ库接受电子的能力。各处理在P点无显著性差异。

7 补光光质对小白菜叶片气孔形态的影响

与对照相比, WB和WG处理的气孔长度和宽度显著增加,其它处理与对照差异不显著,然而WB和WRB处理下的气孔开度和气孔开放比例均显著高于对照,且WB处理下气孔开度和气孔开放比例最高(表4);气孔密度虽然以WRB处理下最高,但各处理与对照均无显著差异。因此,在白光的基础上添加蓝光或红蓝混合光有利于促进气孔开放,随着蓝光比例的增加,这种效果尤为显著。

讨 论

光是植物生长发育的基本环境因素,它不仅是光合作用的基本能源,而且是植物生长发育的重要调节因子(许大全等2015)。植株生长状况的改变是植株响应环境改变的最直接表现,体现出

表3 补光光质对小白菜叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effects of supplemental light quality on the chlorophyll fluorescence parameters of pakchoi leaves

处理	F_v/F_m	F_v'/F_m'	Φ_{PSII}	q_p	NPQ	ETR	Rfd
W (对照)	0.756±0.01 ^a	0.727±0.01 ^a	0.315±0.04 ^b	0.441±0.04 ^b	0.257±0.04 ^c	79±9 ^b	0.707±0.15 ^b
WB	0.727±0.04 ^a	0.653±0.02 ^c	0.349±0.04 ^b	0.453±0.07 ^b	0.259±0.02 ^c	87±10 ^b	0.847±0.06 ^b
WRB	0.786±0.01 ^a	0.731±0.01 ^a	0.493±0.01 ^a	0.674±0.02 ^a	0.345±0.02 ^b	124±3 ^a	1.200±0.12 ^a
WR	0.736±0.05 ^a	0.691±0.04 ^b	0.357±0.05 ^b	0.537±0.03 ^b	0.411±0.01 ^a	90±14 ^b	0.860±0.14 ^b
WG	0.738±0.01 ^a	0.651±0.01 ^c	0.370±0.10 ^b	0.542±0.11 ^b	0.228±0.03 ^c	93±26 ^b	0.757±0.06 ^b

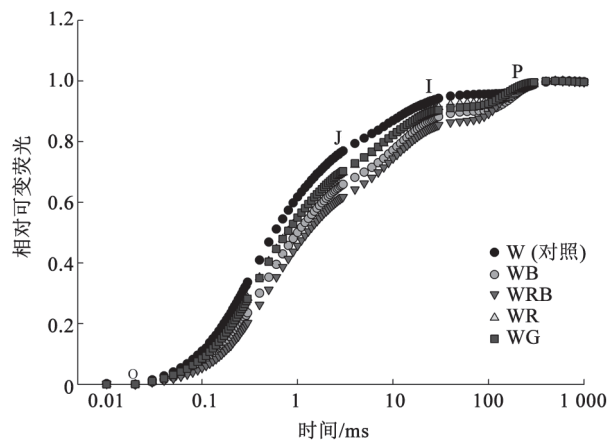


图3 补光光质对小白菜叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响
Fig 3 Effect of supplemental light quality on the chlorophyll fluorescence curve O-J-I-P of pakchoi

植株对环境的适应性(马光恕等2002)。前人研究发现,在荧光灯及红、蓝混合光下生长的印度人参植株生长较分别生长在红光或蓝光下的植株快(Lee等2007)。在白光的基础上补充红光或蓝光有利于叶用莴苣的生长,同时补充红光和蓝光则会抑制叶用莴苣的生长,不利于干物质的积累(周成波等2015)。本研究中,在白光的基础上添加红光或红蓝混合光能有效促进小白菜的生长,同时添加红蓝混合光效果更为显著,这与前人(Liu等2012;孙娜等2016)的研究结果类似。

光合色素能够吸收、传递和转换光能,是植物进行光合作用的物质基础,其含量与组成直接影响叶片的光合速率(郑洁等2008)。对大多数植物而言,红光有利于提高叶片中叶绿素含量,蓝光

表4 补光光质对小白菜叶片气孔特性的影响

Table 4 Effects of supplemental light quality on stomata properties of pakchoi leaves

处理	气孔大小/ μm		气孔开度/ μm		气孔密度/个 $\cdot\text{mm}^{-2}$	开放气孔比例/%
	长度	宽度	长度	宽度		
W (对照)	10.45±0.48 ^b	4.77±0.20 ^b	6.96±0.92 ^c	1.15±0.10 ^c	429.17±48.26 ^a	55.11±0.02 ^{bc}
WB	12.70±0.84 ^a	6.06±0.33 ^a	10.53±0.24 ^a	2.01±0.06 ^a	445.97±30.83 ^a	82.95±0.04 ^a
WRB	10.61±0.51 ^b	5.05±0.07 ^b	8.24±0.37 ^b	1.87±0.14 ^{ab}	468.36±28.18 ^a	80.39±0.13 ^a
WR	10.85±0.45 ^b	5.08±0.58 ^b	7.34±0.65 ^{bc}	1.58±0.31 ^{bc}	444.10±12.93 ^a	67.84±0.01 ^{ab}
WG	12.18±0.26 ^a	5.90±0.05 ^a	6.18±0.78 ^c	1.46±0.32 ^{bc}	442.23±16.79 ^a	44.13±0.07 ^c

下叶片中叶绿素含量较低(童哲等2000;许莉等2007)。本研究中,在白光的基础上添加其他颜色的光均对小白菜叶片的叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a+b以及类胡萝卜素合成有促进作用,在白光的基础上添加红光或蓝光差异不显著,但同时添加红蓝混合光则显著促进了叶绿素的合成。前人研究表明,蓝光处理可提高叶片中叶绿素a/b值,红光可降低叶绿素a/b值(李韶山和潘瑞炽1994;李雯琳等2010)。本试验结果显示,白+蓝处理下叶绿素a/

b最高,白+红+蓝处理次之,对照最低,白+红处理下叶绿素a/b值未降低,表明蓝光对叶绿素a/b值的升高有促进作用,说明在蓝光下生长的植物一般具有阳生植物的特性(蒲高斌等2005),但红光并未出现降低效果,这与李雯琳等(2010)在菠菜上的研究结果一致。出现这种结果的原因可能是不同种类和品种蔬菜的叶绿素含量对光质的响应存在差异,也可能与光质的实现条件有关。

光合作用是作物产量形成的基础,光合速率

的大小间接地反映了光合作用能力的大小, 光质显著地影响植物叶片的光合速率。前人研究认为, 红光可能在转录水平上调节光合机构的组装从而促进植物的光合作用(李韶山和潘瑞炽1994)。蓝光和近紫外光对光合作用的调控, 主要集中于气孔的开启, 叶绿体的分化和运动, 以及对光合作用酶活性的调节(邵玲1999)。本研究中, 在白光的基础上同时补充红光和蓝光显著提高了小白菜叶片的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率, 降低了胞间CO₂浓度, 这与Liu等(2012)的研究相吻合。Ru-bisco是光合碳同化的关键酶, 其活性高低直接影响光合速率的大小。本试验中, 白+红+蓝处理下有较高的RuBP羧化酶活性, 这与它们的净光合速率趋势相一致(Ohashi-Kaneko等2006)。气孔既是光合作用吸收CO₂的入口, 也是水蒸汽逸出叶片的出口, 因此气孔导度对作物的蒸腾速率和光合速率具有重要影响(刘庆等2015)。本试验结果显示, 白+蓝处理下气孔导度最大, 其次是白+红+蓝处理, 这是由于在添加蓝光条件下小白菜叶片有较高的气孔密度、开度和开放比例, 使气孔导度增加, 进而促进光合作用。白+蓝处理下气孔大、开度高、开放比例大, 随着蓝光比例的降低, 气孔导度也随之降低, 说明蓝光促进气孔开放(Savvides等2012)。

光质能够通过影响不同类型叶绿体蛋白的形成以及光系统间电子传递来调节光合作用(Shin等2008)。为了进一步理解光质对小白菜叶片光合器官性能响应机制, 本试验利用叶绿素荧光和快速叶绿素荧光技术研究了小白菜光合器官的结构和功能。叶绿素荧光能从一个侧面反映了植物的光合作用能力(Maxwell和Johnson 2000; 柯学等2011)。有研究发现, 红蓝混合光能显著提高黄瓜幼苗(曹刚等2013)、叶用莴苣(李雯琳等2010)和青蒜苗(陈倩倩等2011)的 F_v/F_m 值, 但本研究中, 各处理之间 F_v/F_m 差异不显著, 表明不同光质对其影响不显著, 这点与刘晓英等(2010)在樱桃番茄上的研究结果一致。 Φ_{PSII} 反映PSII反应中心部分关闭情况下实际光能捕获效率, 常用来表示植物光合作用电子传递的量子产额, 较高的 Φ_{PSII} 能为暗反应的碳同化积累更多的能量(刘庆等2015)。光化学猝灭(q_p)反映的是PSII天线色素吸收的光能用于电子

传递的份额, 即在一定程度上反映了PSII反应中心的开放程度(Kooten和Snel 1990)。ETR越高, 表明光系统II光化学效率越高。本研究中, 白+红+蓝处理下有较高的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 q_p 、ETR和Rfd, 这表明同时添加红蓝光使PSII开放程度和电子传递效率增大, 吸收、捕获及传递电子的能力增强, 此时小白菜叶片PSII反应中心中开放的反应中心比例也较高, 具有更大的能量捕获速率(Lefebvre等2005; Miyake等2009)。

植物快速叶绿素荧光诱导动力学曲线O-J-I-P中包含着大量关于PSII反应中心原初光化学反应的信息, 通过对曲线荧光参数的分析, 可以知道在环境因子的影响下植物材料光合机构的变化(李鹏民等2005)。O相是PSII反应中心完全开放时, 即所有的电子受体(Q_A、Q_B、PQ等)处于最大程度氧化态时的荧光, J相反映了Q_A的第1次瞬时最大积累, I相反映了PQ库的异质性, P相反映了PSII的电子受体(Q_A、Q_B、PQ等)处于最大程度还原态时的荧光(张子山等2009), 白+红+蓝处理下的J点、I点较其他处理低, 表明PSII供体侧、受体侧电子传递通畅, 快还原型PQ比例增多。这些说明了红蓝混合光使小白菜有较高的植物活性, PSII供体侧和受体侧电子传递性能高, 从而导致了小白菜叶片光系统II反应中心的开放程度较大, 吸收并能运用于光合作用的光能较多, 因此, 同时添加红蓝混合光可以提高小白菜叶片的光合速率。

综上所述, 在白光的基础上同时补充红、蓝混合光可提高小白菜叶片的叶绿素含量, 增强叶片光系统II中心活性, 提高光合性能, 有利于小白菜干物质积累和对光能的利用, 可作为小白菜补光栽培的适宜光配方。

参考文献

- Azari R, Tadmor Y, Meir A, Reuveni M, Evenor D, Nahon S, Shlomo H, Chen L, Levin I (2010). Light signaling genes and their manipulation towards modulation of phytonutrient content in tomato fruits. *Biotechnol Adv*, 28 (1): 108-118
- Cao G, Zhang GB, Yu JH, Ma YX (2013). Effects of different led light qualities on cucumber seedling growth and chlorophyll fluorescence parameters. *Sci Agric Sin*, 46 (6): 1297-1304 (in Chinese with English abstract) [曹刚, 张国斌, 郁继华, 马彦霞(2013). 不同光质LED光源对黄瓜苗期生长及叶绿素荧光参数的影响. *中国农业科学*, 46 (6): 1297-1304]
- Causin HF, Jauregui RN, Barneix AJ (2006). The effect of light spec-

- tral quality on leaf senescence and oxidative stress in wheat. *Plant Sci*, 171 (1): 24–33
- Chen QQ, Fan YY, Hao YB, Liu XP (2011). Effects of different soil water content on stomata development and water consumption of maize. *Agric Res Arid Areas*, 29 (3): 75–79 (in Chinese with English abstract) [陈倩倩, 范阳阳, 郝影宾, 刘西平(2011). 不同土壤水分含量对玉米气孔发育过程和蒸腾耗水量的影响. *干旱地区农业研究*, 29 (3): 75–79]
- Chu ZX, Tong Z, Feng LJ, Zhang Q, Wen XG, Song ST, Zhu XF (1999). Effect of different light quality on photosynthetic characteristics of cucumber leaves. *Chin Bull Bot*, 41 (8): 867–870 (in Chinese with English abstract) [储钟稀, 董哲, 冯丽洁, 张群, 温晓刚, 宋森田, 朱孝凤(1999). 不同光质对黄瓜叶片光合特性的影响. *植物学报*, 41 (8): 867–870]
- Dissanayake P, George DL, Gupta ML (2010). Effect of light, gibberellic acid and abscisic acid on germination of guayule (*Parthenium argentatum* Gray) seed. *Ind Crop Prod*, 32 (2): 111–117
- Gao YH, Huang CH, Zhu YQ, Tong ZK (2012). Progress on plant anthocyanin biosynthesis and regulation. *J Chin Biotechnol*, 32 (8): 94–99 (in Chinese with English abstract) [高燕会, 黄春红, 朱玉球, 童再康(2012). 植物花青素苷生物合成及调控的研究进展. *中国生物工程杂志*, 32 (8): 94–99]
- Jensen PE, Bassi R, Boekema EJ, Dekker JP, Jansson S, Leister D, Robinson C, Scheller HV (2007). Structure, function and regulation of plant photosystem I. *Biochim Biophys Acta*, 1767 (5): 335–352
- Ke X, Li JY, Li XY, Wu CF, Xu CH, Jin Y, Gong M (2011). Effects of different light quality on growth and photosynthesis of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaves. *Plant Physiol J*, 47 (5): 512–520 (in Chinese with English abstract) [柯学, 李军营, 李向阳, 郭春芳, 徐超华, 晋艳, 龚明(2011). 不同光质对烟草叶片生长及光合作用的影响. *植物生理学报*, 47 (5): 512–520]
- Kooten OV, Snel JFH (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth Res*, 25 (3): 147–150
- Lee SH, Tewari RK, Hahn EJ, Paek KY (2007). Photon flux density and light quality induce changes in growth, stomatal development, photosynthesis and transpiration of *Withania Somnifera* (L.) Dunal. plantlets. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 90 (2): 141–151
- Lefebvre S, Lawson T, Fryer M, Zakhleniuk OV, Lloyd JC, Raines CA (2005). Increased sedoheptulose-1,7-bisphosphatase activity in transgenic tobacco plants stimulates photosynthesis and growth from an early stage in development. *Plant Physiol*, 138 (1): 451–460
- Li H, Tang C, Xu Z, Liu X, Han X (2012). Effects of different light sources on the growth of non-heading Chinese cabbage (*Brassica campestris* L.). *J Agric Sci*, 4 (4): 262–273
- Li HS (2002). *Experiments of Plant Physiology and Biochemistry*. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [李合生(2002). *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社]
- Li PM, Gao HY, Strasser RJ (2005). Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *J Plant Physiol Mol Biol*, 31 (6): 559–566 (in Chinese with English abstract) [李鹏民, 高辉远, Strasser RJ (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. *植物生理与分子生物学学报*, 31 (6): 559–566]
- Li SS, Pan RC (1994). Effect of blue light on the development of chloroplasts in rice seedlings. *Chin J Res Sci*, 8 (3): 185–188 (in Chinese with English abstract) [李韶山, 潘瑞炽(1994). 蓝光对水稻幼苗叶绿体发育的影响. *中国水稻科学*, 8 (3): 185–188]
- Li WL, Yu JH, Zhang GB, Yang QC (2010). Effects of light quality on parameters of gas exchange and chlorophyll fluorescence in lettuce leaves by using LED. *J Gansu Agric Univ*, 45 (1): 47–51, 115 (in Chinese with English abstract) [李雯琳, 郁继华, 张国斌, 杨其长(2010). LED光源不同光质对叶用莴苣幼苗叶片气体参数和叶绿素荧光参数的影响. *甘肃农业大学学报*, 45 (1): 47–51, 115]
- Liu Q, Lian HF, Liu SQ, Sun YL, Yu XH, Guo HP (2015). Effects of different LED light qualities on photosynthetic characteristics, fruit production and quality of strawberry. *Chin J Appl Ecol*, 26 (6): 1743–1750 (in Chinese with English abstract) [刘庆, 连海峰, 刘世琦, 孙亚丽, 于新会, 郭会平(2015). 不同光质LED光源对草莓光合特性、产量及品质的影响. *应用生态学报*, 26 (6): 1743–1750]
- Liu XY, Guo SR, Chang TT, Xu ZG, Takafumi T (2012). Regulation of the growth and photosynthesis of cherry tomato seedlings by different light irradiations of light emitting diodes (LED). *Afr J Biotechnol*, 11 (22): 6169–6177
- Liu XY, Xu ZG, Chang TT, Guo SR (2010). Growth and photosynthesis of cherry tomato seedling exposed to different low light of LED light quality. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 30 (4): 725–732 (in Chinese with English abstract) [刘晓英, 徐志刚, 常涛涛, 郭世荣(2010). 不同光质LED弱光对樱桃番茄植株形态和光合性能的影响. *西北植物学报*, 30 (4): 725–732]
- Lu Y, Zhang M, Meng X, Wan H, Zhang J, Tian J, Hao S, Jin K, Yao Y (2015). Photoperiod and shading regulate coloration and anthocyanin accumulation in the leaves of *malus* crabapples. *Plant Cell Tiss Org Cult*, 121 (3): 619–632
- Ma GS, Lian H, Yan MW (2002). Effects of different mulching materials on the growth and development of tomato in greenhouse. *J Jilin Agric Sci*, 27 (4): 41–43 (in Chinese with English abstract) [马光恕, 廉华, 闫明伟(2002). 不同覆盖材料对大棚内番茄生长发育的影响. *吉林农业科学*, 27 (4): 41–43]
- Macedo AF, Leal-Costa MV, Tavares ES, Lage CLS, Esquibel MA (2011). The effect of light quality on leaf production and development of in vitro-cultured plants of *Alternanthera brasiliana* Kuntze. *Environ Exp Bot*, 70 (1): 43–50
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J Exp Bot*, 51 (345): 659–668
- Miyake C, Amako K, Shiraishi N, Sugimoto T (2009). Acclimation of tobacco leaves to high light intensity drives the plastoquinone oxidation system-relationship among the fraction of open PSII centers, non-photochemical quenching of chl fluorescence and the maximum quantum yield of PSII in the dark. *Plant Cell Physiol*, 50 (4): 730–743
- Murtas G, Millar AJ (2000). How plants tell the time. *Curr Opin Plant Biol*, 3 (1): 43–46
- Nhut DT, Takamura T, Watanabe H, Okamoto K, Tanaka M (2003).

- Responses of strawberry plantlets cultured *in vitro* under super-bright red and blue light-emitting diodes (LEDs). *Plant Cell Tiss Org Cult*, 73 (1): 43–52
- Ning Y, Deng HH, Li QM, Mi QH, Han B, Ai XZ (2015). Effects of red and blue light quality on the metabolites and key enzyme activities of carbon-nitrogen metabolism in celery. *Plant Physiol J*, 51 (1): 112–118 (in Chinese with English abstract) [宁宇, 邓惠惠, 李清明, 米庆华, 韩宾, 艾希珍(2015). 红蓝光质对芹菜碳氮代谢及其关键酶活性的影响. *植物生理学报*, 51 (1): 112–118]
- Ohashi-Kaneko K, Matsuda R, Goto† E, Fujiwara K, Kurata K (2006). Growth of rice plants under red light with or without supplemental blue light. *Soil Sci Plant Nutr*, 52 (4): 444–452
- Pu GB, Liu SQ, Liu L, Ren LH (2005). Effects of different light qualities on growth and physiological characteristics of tomato seedlings. *Acta Hortic Sin*, 32 (3): 420–425 (in Chinese with English abstract) [蒲高斌, 刘世琦, 刘磊, 任丽华(2005). 不同光质对番茄幼苗生长和生理特性的影响. *园艺学报*, 32 (3): 420–425]
- Savvides A, Fanourakis D, van Ieperen W (2012). Co-ordination of hydraulic and stomatal conductances across light qualities in cucumber leaves. *J Exp Bot*, 63 (3): 1135–1143
- Shao L (1999). Regulation of light on photosynthesis in plants. *J Xijiang Univ*, (4): 72–76 (in Chinese with English abstract) [邵玲(1999). 光对植物光合作用的调节. *西江大学学报*, (4): 72–76]
- Shin KS, Murthy HN, Heo JW, Hahn EJ, Paek KY (2008). The effect of light quality on the growth and development of *in vitro* cultured *Doritaenopsis* plants. *Acta Physiol Plant*, 30 (3): 339–343
- Sun N, Wei M, Li Y, Wang XF, Yang FJ, Shi QH (2016). Effects of light quality on carbon and nitrogen metabolism and enzyme activities in tomato seedlings. *Acta Hortic Sin*, 43 (1): 80–88 (in Chinese with English abstract) [孙娜, 魏珉, 李岩, 王秀峰, 杨凤娟, 史庆华(2016). 光质对番茄幼苗碳氮代谢及相关酶活性的影响. *园艺学报*, 43 (1): 80–88]
- Tong Z, Zhao YJ, Wang T, Li NH, Yarmamat M (2000). Photoreceptors and light-regulated development in plants. *Acta Bot Sin*, 42 (2): 111–115 (in Chinese with English abstract) [童哲, 赵玉锦, 王台, 李念华, 毛居代, 亚力(2000). 植物的光受体和光控发育研究. *植物学报*, 42 (2): 111–115]
- Urbonavičiūtė A, Pinho P, Samuolienė G, Duchovskis P, Vitta P, Stonkus A, Tamulaitis G, Žukauskas A, Halonen L (2007). Effect of short-wavelength light on lettuce growth and nutritional quality. *Sodininkystė Ir daržininkystė*, 26 (1): 157–165
- Wang WT, Zhang JW, Wang D, Tao SH, Ji YL, Wu B (2010). Relation between light qualities and accumulation of steroidal glycoalkaloids as well as signal molecule in cell in potato tubers. *Acta Agron Sin*, 36 (4): 629–635 (in Chinese with English abstract) [王旺田, 张金文, 王蒂, 陶士珩, 季彦林, 吴兵(2010). 光质与马铃薯块茎细胞信号分子和糖苷生物碱积累的关系. *作物学报*, 36 (4): 629–635]
- Xu DQ, Gao W, Ruan J (2015). Effects of light quality on plant growth and development. *Plant Physiol J*, 51 (8): 1217–1234 (in Chinese with English abstract) [许大全, 高伟, 阮军(2015). 光质对植物生长发育的影响. *植物生理学报*, 51 (8): 1217–1234]
- Xu L, Liu SQ, Qi LD, Liang QL, Yu WY (2007). Effect of light quality on leaf lettuce photosynthesis and chlorophyll fluorescence. *Chin Agric Bull*, 23 (1): 96–100 (in Chinese with English abstract) [许莉, 刘世琦, 齐连东, 梁庆玲, 于文艳(2007). 不同光质对叶用莴苣光合作用及叶绿素荧光的影响. *中国农学通报*, 23 (1): 96–100]
- Zhang ZS, Zhang LT, Gao HY, Jia YJ, Bu JW, Meng QW (2009). Research of the photoinhibition of psI and psII in leaves of cucumber under chilling stress combined with different light intensities. *Sci Agric Sin*, 42 (12): 4288–4293 (in Chinese with English abstract) [张子山, 张立涛, 高辉远, 贾裕娇, 部建雯, 孟庆伟(2009). 不同光强与低温交叉胁迫下黄瓜PSI与PSII的光抑制研究. *中国农业科学*, 42 (12): 4288–4293]
- Zheng J, Hu MJ, Guo YP (2008). Regulation of photosynthesis by light quality and its mechanism in plants. *Chin J Appl Ecol*, 19 (7): 1619–1624 (in Chinese with English abstract) [郑洁, 胡美君, 郭延平(2008). 光质对植物光合作用的调控及其机理. *应用生态学报*, 19 (7): 1619–1624]
- Zhou CB, Zhang X, Liu BB, Ai XZ, Bi HG, Li QM (2015). The effect of supplementary light quality on physiological characteristics of lettuce. *Plant Physiol J*, 51 (12): 2255–2262 (in Chinese with English abstract) [周成波, 张旭, 刘彬彬, 艾希珍, 毕焕改, 李清明(2015). 补光光质对叶用莴苣光合特性的影响. *植物生理学报*, 51 (12): 2255–2262]

Effects of supplementary light quality on growth and photosynthesis of pakchoi (*Brassica campestris*)

ZHOU Cheng-Bo¹, ZHANG Xu¹, CUI Qing-Qing¹, LI Man¹, ZHANG Wen-Dong¹, AI Xi-Zhen^{1,2}, BI Huan-Gai^{1,2}, LIU Bin-Bin^{2,*}, LI Qing-Ming^{1,2,3,*}

¹College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, ²State Key Laboratory of Crop Biology,

³Scientific Observing and Experimental Station of Environment Controlled Agricultural Engineering in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture, Shandong University, Tai'an, Shandong 271018, China

Abstract: In order to investigate the effect of supplementary light quality on regulation mechanism of pakchoi, the cultivar 'Youguan 3' was used as experimental material, the effects of different supplementary light quality and ratio on growth and photosynthesis were studied. We designed five different combinations of light quality (light recipe) using light-emitting diode (LED) as light source: white (W, control), white/blue ratio=4:1 (WB), white/red ratio=4:1 (WR), white/red/blue ratio=3:1:1 (WRB), white/green ratio=4:1 (WG), the total photosynthetic photon flux density (PPFD) was the same in each light treatment (about 250 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). The results showed that plant height increased significantly by 17.9% and 7.5% under WRB and WR respectively; the contents of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll and carotenoid were highest under WRB treatment, while were lowest under W treatment. The net photosynthetic rate (P_n) and RuBP carboxylase activity were highest under WRB treatment. The WR, WB and WRB increased stomatal conductance (G_s) by 9.7%, 47.4% and 31.6% respectively, and WG reduced G_s by 27.8%, compared to W. WRB treatment increased F_v'/F_m' , Φ_{PSII} , q_p , ETR and Rfd of pakchoi leaves. In conclusion, supplement red and blue light simultaneously to white light could enhance the activity of PSII reaction center, improve the photosynthetic performance, and increase dry matter accumulation and light energy use efficiency. Therefore, red and blue light can be used simultaneously as supplementary light for pakchoi cultivation to improve photosynthetic performance and yield, and white plus/red/blue ratio=3:1:1 (WRB) was suitable light recipe.

Key words: light-emitting diode (LED); pakchoi (*Brassica campestris*); supplementary light quality; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence

Received 2016-11-21 Accepted 2017-04-05

This work was supported by the Special Public Welfare Industry Program (Grant No. 201303108), Projects of Science & Technology Pillar Program during the Twelfth Five-year Plan Period (Grant Nos. 2012BAD11B01 and 2014BAD05B03), China Agriculture Research System (Grant No. CARS-25), and Programs of Shandong Province Agricultural Major Application Technology Innovation (Grant No. 2016-36).

*Co-corresponding author (E-mail: lbroom@163.com; gslqm@sdau.edu.cn).