

红蓝光交替照射下生菜能量利用与光合性能分析

陈晓丽¹ 杨其长² 王利春¹ 李友丽¹ 郭文忠¹

(1. 北京农业智能装备技术研究中心, 北京 100097; 2. 中国农业科学院都市农业研究所, 成都 610213)

摘要: 针对植物工厂中人工光源能耗大的问题,进行了交替供光模式提高生菜能量利用率、降低光源能耗的研究。试验在全人工光型植物工厂中进行,采用供光模式可调的红蓝 LED 光源,以不同间隔(5、10、15、30、60 min)的红蓝光交替照射生菜,并以纯红光、纯蓝光以及红蓝光同时照射作为对照,分析了红蓝光交替照射对生菜能量利用及光合性能的影响。结果表明:与红蓝光同时供光的处理相比,所有交替光处理下的生菜地上部鲜质量、 L_{UE} 、 E_{UE} 均有所提高,提高幅度分别为 18.6% ~ 53.6%、34.3% ~ 78.6%、34.6% ~ 79.4%,其中红蓝光 30 min 间隔交替照射下生菜鲜质量、 L_{UE} 、 E_{UE} 均最高,分别为 115.50 g、5.84%、1.92%;交替光照射的处理之间,随着交替时间间隔的延长,叶片净光合速率有逐渐提高的趋势;红蓝光 30 min 间隔交替照射下生菜叶片净光合速率、水分利用效率、 Ψ_o 、 R_c/C_{so} 、 P_{Iabs} 、 A_{BS}/C_s 、 T_{Ro}/C_s 、 E_{To}/C_s 均得到显著提高,该处理下 PS II 光合机构的比活性整体最高。纯红光下,生菜地上部生物量最大,但 L_{UE} 和 E_{UE} 均显著小于红蓝光 30 min 间隔交替照射处理;纯蓝光下, P_{Iabs} 表现为所有处理间的最大值,但 L_{UE} 和 E_{UE} 在处理间最低或与最低值无显著性差异,纯蓝光下总叶面积及整体光合能力受到限制;红蓝光 5 min 间隔交替照射更有利于刺激生菜叶片中类胡萝卜素的合成和积累,进而有利于对光合器官的保护。

关键词: 生菜; 植物工厂; 能量利用率; 红蓝光; 交替照射; 光合

中图分类号: S626.9 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2021)06-0344-07

OSID:



Analysis of Energy Use Efficiency and Photosynthesis of Lettuce under Alternating Red and Blue Irradiation

CHEN Xiaoli¹ YANG Qichang² WANG Lichun¹ LI Youli¹ GUO Wenzhong¹

(1. Beijing Research Centre of Intelligent Equipment for Agriculture,

Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China

2. Institute of Urban Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610213, China)

Abstract: Aiming at the problem of high energy consumption of artificial light source in plant factory, the study on improving the energy utilization rate of lettuce and reducing the energy consumption of light source was carried out through alternating light supply mode. Lettuce was grown in the fully artificial light plant factory, where adjustable red and blue LED panels were used as the sole light source for lettuce growth. In the experiment of alternating irradiation mode of red and blue light, the alternating interval in alternating treatments was 5 min, 10 min, 15 min, 30 min and 60 min, respectively. The simultaneous RB light was regarded as the control, and also pure red R and pure blue B were set for comparison. The results showed that, the fresh weight, L_{UE} and E_{UE} of lettuce in all alternating light treatments were improved by respectively 18.6% ~ 53.6%, 34.3% ~ 78.6% and 34.6% ~ 79.4% compared with the control. The highest fresh weight, L_{UE} and E_{UE} were all detected under 30 min treatment, which were respectively 115.50 g, 5.84% and 1.92%. R/B(30 m) significantly improved the net photosynthetic rate, water use efficiency, Ψ_o , R_c/C_{so} , P_{Iabs} , A_{BS}/C_s , T_{Ro}/C_s and E_{To}/C_s , as well as the specific activity of PS II in lettuce leaves. Lettuce biomass were the highest under monochromatic red light, while L_{UE} and E_{UE} were significantly lower than that under R/B(30 m). P_{Iabs} was the highest under pure blue

收稿日期: 2021-02-03 修回日期: 2021-03-19

基金项目: 宁夏回族自治区重点(重大)研发专项(2019BBF02010)和北京市农林科学院青年科研基金项目(QNJ202119)

作者简介: 陈晓丽(1987—),女,助理研究员,主要从事植物光生理研究,E-mail: chenxl@nercita.org.cn

通信作者: 郭文忠(1970—),男,研究员,主要从事水肥一体化及植物工厂研究,E-mail: guowz@nercita.org.cn

light, while L_{UE} and E_{UE} were the lowest or not significantly different with the lowest value. The content of carotenoids in lettuce under R/B (5m) was significantly higher than that in other treatments. High alternating frequency of red and blue light better stimulated the synthesis and accumulation of carotenoids in leaves, which was beneficial for the protection of photosynthetic organs.

Key words: lettuce; plant factory; energy use efficiency; red and blue light; alternating irradiation; photosynthesis

0 引言

光是植物生长发育的能量来源及代谢调节信号,通过光质、光强以及光周期三方面作用于植物^[1-3]。其中,红光和蓝光光质因其对应于植物光合色素最大吸收波段而成为近年来的研究重点^[4-8]。研究表明,红蓝光同时照射植物的效果往往优于红光或蓝光单色光照射效果^[3,9-11]。然而,一些研究认为,红光和蓝光在植物某些生理活动中的作用可能相反、也可能一致^[12-14],植物对红光和蓝光的需求机制以及红、蓝光的作用途径之间的关系尚不明确。随着 LED 及光配方系统调控硬件的深度开发,光配方不再局限于对光质、光强度以及光期的调节,而是可以拓展到供光模式的调节,如高频率的交替供光、间歇供光等,这些为深入研究红、蓝光作用途径之间的关系提供了硬件保障。

在总光量一致的基础上,渐变式光强照射下甜土豆的干质量是连续光照射下的 1.1 倍,渐变式供光模式下光源的能量利用率得到了提高^[15]。研究显示,与恒定的连续光照射相比,强、弱交替供光提高了辣椒叶黄酮醇的积累,同时刺激了花青素和类胡萝卜素的合成,而且这种交替照射似乎也有利于降低单一蓝光对植物的负面作用^[16]。有研究指出,在日累积光积分相等的前提下,与红蓝同时供光相比,红、蓝光交替供光显著促进了生菜植株的生长^[17]。还有研究表明,在相同能耗基础上,与红蓝光同时供光相比,以 8 h 和 1 h 为间隔进行红光和蓝光交替照射的处理,其生菜的生物量有所提高^[18]。以上研究表明,与常规连续供光模式相比,非连续供给的红蓝光能够通过优化产量或某些指标而达到提升光源电能利用率的目的。除了常见的光因素(光质、光强、光周期)之外,供光模式(渐变供光、交替供光、间歇供光)也对植物生长和生理过程产生较大的影响,并且有提高人工光源电能利用率的可能,因此,综合考虑植物产出效益和植物工厂系统电能利用效率,研究相同能耗条件下交替供光策略的潜在优势具有重要的实际应用价值。

本文设置不同交替间隔时长的红蓝交替光处

理,以红蓝光同时供光为对照,探究不同交替模式对生菜能量利用率及叶片光合特性、荧光特性的影响,以期揭示红、蓝光在作用于植物生长发育过程中的相互关系,为植物工厂高能量利用率的供光方式提供理论依据。

1 材料与方法

试验在北京农业智能装备技术研究中心的全人工光型植物工厂(长×宽×高:5 m×4 m×2.8 m)中进行,试验材料为奶油生菜(*Lactuca sativa* L.)。将生菜种子播种至海绵块中育苗,14 d 后定植到不同光环境的水培种植箱中,种植密度为 25 株/m²。植物工厂内昼/夜温度设置为 24℃/20℃,空气相对湿度 65%,CO₂ 摩尔比 700 μmol/mol,霍格兰营养液^[19] pH 值、EC 分别保持在 6.5 和 1.45 mS/cm 左右,营养液 7 d 更换一次。从播种日起第 54 天(即定植后 40 d)进行收获并测定收获指标。

试验共 8 个处理,试验光源采用北京农业智能装备技术研究中心研制的 LED 植物光配方调控系统,光源垂直悬挂于植物顶部。该系统可以设置不同光质、光量配比以及供光模式和照射频率。定植当天即开始不同的光处理照射。光处理如表 1 所示,共设 5 个红蓝交替光处理、1 个红蓝光同时供光处理以及纯红、纯蓝光处理。纯红光与纯蓝光的处理中,红光和蓝光光强度均为 200 μmol/(m²·s);其他处理中红、蓝光光强度分别设定为 180、20 μmol/(m²·s),即整个生育期内红光与蓝光的光量子数比为 9。

表 1 红蓝交替光试验处理

Tab.1 Light treatments of alternating red and blue lights

处理	红蓝光交替间隔		
R/B(5 m)	(R 5 m—B 5 m)···×96=16 h		暗期 8 h
R/B(10 m)	(R 10 m—B 10 m)···×48=16 h		暗期 8 h
R/B(15 m)	(R 15 m—B 15 m)···×32=16 h		暗期 8 h
R/B(30 m)	(R 30 m—B 30 m)···×16=16 h		暗期 8 h
R/B(60 m)	(R 60 m—B 60 m)···×8=16 h		暗期 8 h
R	R 16 h		暗期 8 h
B	B 16 h		暗期 8 h
RB	RB 8 h	暗期 8 h	暗期 8 h

关于红蓝光交替处理模式的设置和命名方法见表 1。在每天 16 h 的光周期里,红、蓝光每 5 min 切

换 1 次,交替频率为 96 次/d,处理记作 R/B(5 m),同理红、蓝光交替间隔时间为 10、15、30、60 min 分别记作 R/B(10 m)、R/B(15 m)、R/B(30 m)和 R/B(60 m),16 h 光期里对应的红蓝光交替频率则分别为 48、32、16、8 次。纯红光和纯蓝光处理分别记作 R、B,红蓝光同时供光的处理为对照,记为 RB。关于处理间的光量子数和耗电量见表 2。本试验中红蓝光同时供光的处理 RB 每天的光期为 8 h,这是为了该处理作为对照与其他交替红蓝光处理具有相等的总光量和总耗电量,以进行后期各种指标的对比。

表 2 不同处理下的日累积光量子数及耗电量
Tab.2 Daily integral photons and electric consumption in treatments

处理	日累积光量子数/(mol·m ⁻²)			日累积耗电量/MJ
	红光	蓝光	总光量子数	
R/B(5 m)	5.18	0.576	5.756	3.30
R/B(10 m)	5.18	0.576	5.756	3.30
R/B(15 m)	5.18	0.576	5.756	3.30
R/B(30 m)	5.18	0.576	5.756	3.30
R/B(60 m)	5.18	0.576	5.756	3.30
R	11.52	0	11.520	6.82
B	0	11.52	11.520	5.44
RB	5.18	0.576	5.756	3.30

2 测定与分析

2.1 光合色素测定

从播种日起第 54 天取样测定光合色素,每处理随机选取 6 株生菜植株作为待测样品。叶绿素和类胡萝卜素含量测定采用分光光度法^[20];数据处理采用 Microsoft Excel 2013,显著性差异分析采用 SAS 统计分析软件。

2.2 光合测定

采用便携式光合仪(CIRAS-3 型,PPSYSTEMS,美国),从播种日起第 54 天从各处理随机选取生菜植株,统一选定第 3 片完全展开叶供光合测定。

2.3 荧光测定

从播种日起第 54 天从各处理随机选取生菜植株,统一选定第 3 片完全展开叶供荧光测定。采用连续激发式荧光仪(Handy-PEA 型,Hansatech,英国)测量快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P 荧光诱导曲线)。叶片先暗适应 20 min,然后暴露在饱和脉冲光(3 000 μmol/(m²·s))下 1~2 s,分析获得的 O-J-I-P 荧光诱导曲线,读取并计算 PS II 反应中心光化学效率及能流分配参数等^[21-23],参数分别为: F_o (20 μs 时荧光, O 相)、 F_k (300 μs 时

荧光, K 相)、 F_j (2 ms 时荧光, J 相)、 F_m (最大荧光, P 相)、 R_c (反应中心)、 A_{BS} (天线色素吸收的光能)、 V_j (J 点的相对可变荧光)、 M_o (O-J-I-P 荧光诱导曲线的初始斜率)、 C_s (单位面积)。相关计算公式为:

暗适应下的 PS II 最大光化学效率

$$\varphi = (F_m - F_o) / F_m \tag{1}$$

捕获的激子将电子传递到电子传递链中 Q_A^- 下游其他电子受体的概率为

$$\Psi_o = 1 - V_j \tag{2}$$

单位面积吸收(A_{BS}/C_s)、捕获(T_{Ro}/C_s)、用于电子传递(E_{To}/C_s)和热耗散(D_{Io}/C_s)的光能

$$A_{BS}/C_s \approx F_o \tag{3}$$

$$T_{Ro}/C_s = \varphi (A_{BS}/C_s) \tag{4}$$

$$E_{To}/C_s = \Psi_o (T_{Ro}/C_s) \tag{5}$$

$$D_{Io}/C_s = A_{BS}/C_s - T_{Ro}/C_s \tag{6}$$

单位面积有活性的反应中心的密度

$$R_c/C_s = \varphi (V_j/M_o) (A_{BS}/C_s) \tag{7}$$

以吸收光能为基础的性能指数

$$P_{I\text{ abs}} = (R_c/A_{BS}) [\varphi / (1 - \varphi)] [\Psi_o / (1 - \Psi_o)] \tag{8}$$

2.4 能量利用率计算

电能利用率(EUE)的计算公式为

$$E_{UE_i} = \frac{(D_{W_i} - D_{W_{i-1}}) W_{che} S D_i}{P t} \times 100\% \tag{9}$$

式中 E_{UE_i} ——电能利用率
 D_{W_i} 、 $D_{W_{i-1}}$ ——第 i 、 $i-1$ 次取样时,生菜植株地上部分平均干质量, g/株(本试验将定植时幼苗干质量忽略不计,即 $D_{W_0} \approx 0$)

W_{che} ——每克干质量对应的化学能,取 2×10^4 J/g^[24]

S ——栽培面积, m²

D_i ——第 i 次取样时的栽培密度, 株/m²

P ——光源的实时工作功率, W

t ——第 i 次和第 $i-1$ 次取样之间的时间间隔, s

光能利用率(LUE)的计算公式为

$$L_{UE_i} = \frac{(D_{W_i} - D_{W_{i-1}}) W_{che} D_i}{W_r t} \times 100\% \tag{10}$$

式中 L_{UE_i} ——光能利用率
 W_r ——单位面积植株冠层接受到的光合有效辐射能, W/m²
单位面积里生产单位质量的生菜所需要的光量

子数 p ($\mu\text{mol/g}$) 计算公式为

$$p = \frac{P_{\text{PFD}} T}{W_j D} \tag{11}$$

式中 P_{PFD} ——光强度, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$
 T ——整个生育期对应光质的光照射时间, s
 W_j ——整个生育期生菜地上部分的平均干质量, g/株
 D ——栽培密度, $\text{株}/\text{m}^2$
单位面积里生产单位质量的生菜所消耗的电量 $K(\text{J/g})$ 计算公式为

$$K = \frac{pT}{W_j D} \tag{12}$$

3 结果与分析

3.1 交替红、蓝光照射下生菜的 L_{UE} 和 E_{UE}

由图 1(图中不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平差异显著, 短线表示标准误差, 下同) 可知, 交替红蓝光照射模式对生菜光能利用率 L_{UE} 有一定的影响, 较红蓝光同时供光的对照 RB 而言, 所有交替处理均显著提高了生菜 L_{UE} , 提高幅度为 34.3% ~ 78.6%。所有处理中, R/B(30 m) 下的生菜 L_{UE} 最高, 达到 5.84%, R/B(15 m) 次之, 与最大值无显著性差异; 其他处理下 L_{UE} 均显著小于最大值, 其中, 纯蓝光处理下 L_{UE} 为 2.26%, 显著低于其他任意处理。

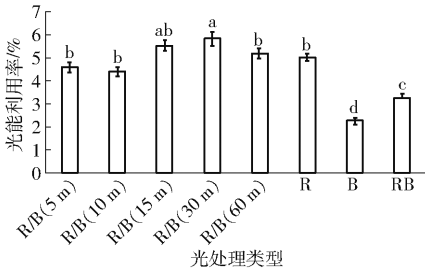


图 1 交替红蓝光对生菜 LUE 的影响

Fig. 1 Effects of alternating red and blue lights on LUE of lettuce

由图 2 可知, 较对照 RB 而言, 所有交替处理的生菜 E_{UE} 均显著提高, 提高幅度为 34.6% ~ 79.4%。所有处理中, R/B(30 m) 下的生菜 E_{UE} 最高, 达到 1.92%, R/B(15 m) 和 R/B(60 m) 次之, 与最大值无显著性差异。纯蓝光下 L_{UE} 显著低于其他处理, 但 E_{UE} 却不是最低的, 这可能是因为蓝光波长短、光子能量大, 造成 L_{UE} 计算时分母的值最大。

由表 3 可知, 本试验中, 每平方米种植面积里, 生产单位干、鲜质量生菜所需光量子数最少, 分别为 1.82、0.08 mol/g , 生产单位干、鲜质量生菜所需的耗电量最少, 分别为 1.04、0.05 MJ/g , 且 p 和 K 的最

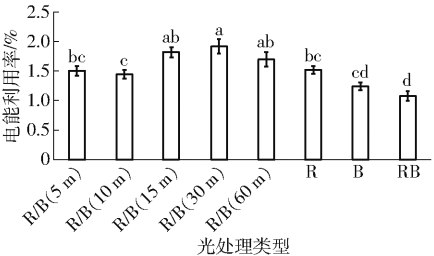


图 2 交替红蓝光对生菜 EUE 的影响

Fig. 2 Effects of alternating red and blue lights on EUE of lettuce

表 3 生产单位质量生菜所消耗的光量子数及电量

Tab. 3 Photons and electric power consumption for producing per unit weight of lettuce

处理	生菜地上部鲜质量/g	生菜地上部干质量/g	$p/(\text{mol} \cdot \text{g}^{-1})$		$K/(\text{MJ} \cdot \text{g}^{-1})$	
			干质量	鲜质量	干质量	鲜质量
R/B(5 m)	89.19 ^{bc}	3.97 ^{bc}	2.32 ^b	0.10 ^b	1.33 ^b	0.06 ^{ab}
R/B(10 m)	98.43 ^{bc}	3.81 ^{bc}	2.42 ^b	0.09 ^b	1.39 ^b	0.05 ^b
R/B(15 m)	103.74 ^b	4.80 ^b	1.92 ^c	0.09 ^b	1.10 ^c	0.05 ^b
R/B(30 m)	115.50 ^{ab}	5.06 ^b	1.82 ^c	0.08 ^b	1.04 ^c	0.05 ^b
R/B(60 m)	109.54 ^b	4.48 ^b	2.06 ^{bc}	0.08 ^b	1.18 ^c	0.05 ^b
R	145.40 ^a	8.29 ^a	2.22 ^b	0.13 ^{ab}	1.32 ^b	0.08 ^a
B	108.24 ^b	5.41 ^b	3.41 ^a	0.17 ^a	1.61 ^{ab}	0.08 ^a
RB	75.18 ^c	2.83 ^c	3.25 ^a	0.12 ^{ab}	1.86 ^a	0.07 ^{ab}

注: 同列不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平差异显著, 下同。

小值均出现在 R/B(30 m) 处理下, 最大值是最小值的 1.6 ~ 2.1 倍。与红蓝光同时供光的处理相比, 所有交替光处理下生菜地上部鲜质量均有所提高, 提高幅度为 18.6% ~ 53.6%。

3.2 交替红、蓝光照射下生菜光合色素含量

图 3 显示了不同交替红、蓝光照射下, 生菜叶片叶绿素 a、b 以及类胡萝卜素的含量。与红蓝光同时供光的处理 RB 相比, 交替光处理均显著提高了叶绿素和类胡萝卜素的含量; 交替光的 5 个处理之间, 红、蓝光交替间隔从 5 min 到 60 min 的变化过程中, 生菜叶绿素和类胡萝卜素含量均呈现先降低后升高的趋势, R/B(5 m) 处理下叶绿素和类胡萝卜素含量

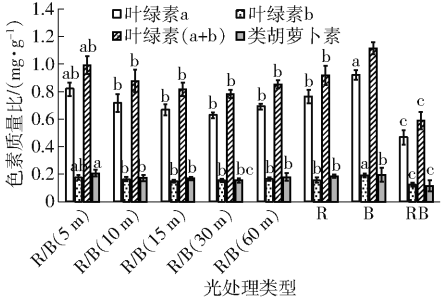


图 3 交替红蓝光对生菜叶片色素质量比的影响

Fig. 3 Effects of alternating red and blue lights on pigment content

均最高,而最低值均出现在 R/B(30 m)处理下;在所有处理之间对比可见,纯蓝光下叶片叶绿素 a、叶绿素 b 最高,但 R/B(5 m)处理下叶绿素 a、叶绿素 b 含量均与最大值之间无显著性差异,同时,R/B(5 m)处理下类胡萝卜素含量显著高于其他任意处理,这表明,高频次的红蓝光交替可能刺激了类胡萝卜素在叶片中的合成和积累。

3.3 交替红、蓝光照射下生菜叶片的光合及荧光特性

3.3.1 不同处理下生菜叶片的光合特性

由表 4 可见,叶片净光合速率在 R/B(30 m)下表现为最大,其次为 R/B(60 m)和 B 处理,三者之间叶片净光合速率无显著性差异;从 5 min 到 30 min

的红蓝光交替处理里,随交替间隔的延长,叶片净光合速率有逐渐提高的趋势。纯蓝光下叶片蒸腾速率、胞间 CO₂浓度以及气孔导度均最大,其中,叶片蒸腾速率显著高于其他任意处理;纯红光下胞间 CO₂浓度、气孔导度均最低,其中胞间 CO₂浓度显著低于其他任意处理;所有交替光处理下胞间 CO₂浓度无显著性差异。所有处理中,叶片光合作用水分利用效率在 R/B(30 m)处理下最高,在 B 处理下最低,最高和最低值与其他处理相比均达到显著水平。总体来看,较红蓝同时供光的对照 RB 而言,R/B(30 m)处理下生菜叶片净光合速率和水分利用效率均显著提高。

表 4 不同交替光处理下生菜叶片光合参数

Tab.4 Photosynthetic parameters of leaves with different treatments

处理	净光合速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率/ ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO ₂ 浓度/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	气孔导度/ ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	水分利用效率/ %
R/B(5 m)	6.6 ^b	1.95 ^{bc}	494 ^b	130 ^b	3.38 ^{bc}
R/B(10 m)	6.8 ^b	1.73 ^{bc}	475 ^b	124 ^{bc}	3.93 ^b
R/B(15 m)	7.3 ^b	2.21 ^b	480 ^b	127 ^b	3.30 ^{bc}
R/B(30 m)	8.1 ^a	1.48 ^c	465 ^b	121 ^{bc}	5.47 ^a
R/B(60 m)	7.7 ^{ab}	2.78 ^b	459 ^b	118 ^c	2.77 ^c
R	6.9 ^b	1.83 ^{bc}	429 ^c	107 ^c	3.77 ^b
B	7.6 ^{ab}	4.40 ^a	596 ^a	178 ^a	1.73 ^d
RB	7.1 ^b	1.75 ^{bc}	523 ^{ab}	140 ^b	4.06 ^b

3.3.2 不同处理下生菜叶片的荧光特性

植物体内叶绿素荧光的变化一定程度上反映了环境因子对植物的影响,通过对不同环境条件下快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的分析,可以深入探究环境差异对以 PS II 为主的光合机构的影响以及光合机构对环境的适应机制。

φ 反映了暗适应后的最大光化学效率,是能够表现植物生长胁迫和光抑制的一个指标。由表 5 可见,所有处理下生菜叶片 φ 均大于 0.8,说明不同处理下的植株均未受到生长胁迫。这表明,交替光环境对于生菜植株来说并没有构成光环境胁迫。 V_j 反映了照光 2 ms 时 PSII 有活性的反应中心的关闭程度, Ψ_o 则反映了照光 3 ms 时 PSII 有活性的反应中心的开放程度。结果表明,R/B(30 m)和 B 处理下 PSII 有活性的反应中心的开放程度最高,R/B(10 m)和 R/B(15 m)次之。 R_c/C_{s_o} 表示单位面积上的反应中心的数量,结果表明,R/B(30 m)和 B 处理下 R_c/C_{s_o} 最高,二者无显著差异,但显著高于其他处理。 $P_{I\text{ abs}}$ 是以吸收光能为基础的光合性能指数,能够反映植物光合机构的状态,由于 $P_{I\text{ abs}}$ 对某些胁迫的敏感度高于 φ ,因此 $P_{I\text{ abs}}$ 被认为是能够更好地反映环境对光合机构产生影响的综合指标。结果表明,

$P_{I\text{ abs}}$ 在纯蓝光处理下最大,显著高于其他处理,而在纯红光处理下最小,显著低于其他处理。这说明,蓝光有利于提高光合机构性能参数;交替光处理中,15、30、60 min 处理下的叶片 $P_{I\text{ abs}}$ 显著大于 5、10 min 的处理,这可能说明交替频率太高不利于光合机构的有效运转。总体来看,较红蓝同时供光的对照 RB 而言,R/B(30 m)处理下生菜叶片 Ψ_o 、 R_c/C_{s_o} 、 $P_{I\text{ abs}}$ 均显著提高。

表 5 不同交替光处理下生菜叶绿素荧光动力学参数

Tab.5 Chlorophyll fluorescence parameters of lettuce leaves under different treatments

处理	φ	V_j	Ψ_o	R_c/C_{s_o}	$P_{I\text{ abs}}$
R/B(5 m)	0.87 ^a	0.53 ^a	0.47 ^b	145.51 ^b	2.11 ^c
R/B(10 m)	0.87 ^a	0.50 ^{ab}	0.50 ^{ab}	114.89 ^c	2.00 ^c
R/B(15 m)	0.87 ^a	0.51 ^{ab}	0.49 ^{ab}	143.51 ^b	2.25 ^b
R/B(30 m)	0.85 ^b	0.48 ^b	0.52 ^a	160.35 ^a	2.25 ^b
R/B(60 m)	0.87 ^a	0.52 ^a	0.48 ^b	107.68 ^{cd}	2.18 ^b
R	0.86 ^{ab}	0.56 ^a	0.44 ^b	108.75 ^{cd}	1.67 ^d
B	0.87 ^a	0.48 ^b	0.52 ^a	159.33 ^a	2.85 ^a
RB	0.86 ^{ab}	0.54 ^a	0.46 ^b	141.56 ^b	1.83 ^{cd}

为了更确切地反映不同光处理下生菜植株光合器官对光能的吸收、耗散、传递以及转化等情况,本研究测定计算了光合机构的比活性,即单位受光面

积的各种量子效率,包括单位面积吸收(A_{BS}/C_S)、捕获(T_{Ro}/C_S)、用于电子传递(E_{To}/C_S)和热耗散(D_{Io}/C_S)的光量子效率等。结果表明(表6),R/B(30 m)处理下 A_{BS}/C_S 、 T_{Ro}/C_S 、 E_{To}/C_S 、 D_{Io}/C_S 均最高,尤其是最终用于电子传递的量子效率 E_{To}/C_S 显著高于其他处理。这可能表明,30 min 间隔的交替红光照射有效地提高了整个 PS II 光合机构的比活性。对比 A_{BS}/C_S 、 T_{Ro}/C_S 、 D_{Io}/C_S 与 E_{To}/C_S 可以发现,大部分处理下,光能的吸收、捕获、传递以及热耗散基本呈现一致趋势,也就是说吸收光能多的处理,一般而言捕获到的光能、用于电子传递的以及热耗散的光能均较高。但是,纯红光处理下,生菜叶片最终用于电子传递的光量子效率 E_{To}/C_S 明显低于吸收、捕获和热耗散的相对水平,相反,纯蓝光下 E_{To}/C_S 则有升高趋势,这表明,与红光相比,蓝光光量子的能量更有利于进入实质的光合电子传递链中。

表6 交替红蓝光对叶片 PS II 反应中心能流分配的影响
Tab.6 Effects of alternating red and blue lights on energy flow allocations in reaction center of PS II

处理	A_{BS}/C_S	D_{Io}/C_S	T_{Ro}/C_S	E_{To}/C_S
R/B(5 m)	397 ^b	52.19 ^{ab}	344.81 ^b	160.64 ^c
R/B(10 m)	368 ^{bc}	48.92 ^b	319.08 ^{bc}	158.08 ^c
R/B(15 m)	396 ^b	52.50 ^{ab}	343.50 ^b	167.18 ^c
R/B(30 m)	440 ^a	66.35 ^a	373.65 ^a	195.27 ^a
R/B(60 m)	310 ^c	40.46 ^c	269.54 ^c	130.66 ^d
R	317 ^c	44.05 ^{bc}	272.95 ^c	119.93 ^c
B	401 ^b	52.98 ^{ab}	348.02 ^b	181.67 ^b
RB	410 ^{ab}	57.04 ^{ab}	352.96 ^b	163.05 ^c

4 讨论

与红蓝光同时照射的处理 RB 相比,所有交替光处理下的生菜地上部鲜质量、 L_{UE} 、 E_{UE} 均有所提高,提高幅度与交替间隔时间有关,30 min 交替间隔的处理下 3 个指标均最大,这表明除了光质外,还可以通过交替照射来调节叶片内同化物质的积累。SHIMOKAWA 等^[17]的研究中,不同 R/B 交替间隔的生菜鲜质量从大到小顺序为 12 h/12 h、3 h/3 h、24 h/24 h、6 h/6 h、1 h/1 h、48 h/48 h。因此,可以推测,交替 R/B 可能影响生菜的生长,并且结果随交替间隔(即交替频率)不同而异。本试验中,在纯蓝光下生菜叶片净光合速率与最大值无显著差异,且 $P_{I\text{ abs}}$ 表现为所有处理间最大值,这说明蓝光量子的能量更有利于进入实质的光合电子传递链中,蓝光有利于提高光合机构的性能参数和单个叶片的光合能力,然而蓝光下生菜 L_{UE} 和 E_{UE} 却最低或与最低值无显著性差异,这可能是因

为蓝光下叶片数少,总叶面积及整体光合能力受到限制。此外,R/B(5 m)处理下生菜叶片类胡萝卜素含量显著高于其他任意处理,高频次的红蓝光交替可能刺激了类胡萝卜素在叶片中的的合成和积累,有利于对光合器官的保护。

在叶绿素荧光分析结果中可知,所有交替光处理下生菜叶片 ϕ 均大于 0.8,这说明交替变化的光环境对于生菜植株来说并没有构成光环境胁迫。与红蓝光同时供光的对照 RB 相比,R/B(30 m)处理下生菜叶片净光合速率、水分利用效率、 Ψ_o 、 R_C/C_{So} 、 $P_{I\text{ abs}}$ 、 A_{BS}/C_S 、 T_{Ro}/C_S 、 E_{To}/C_S 均得到显著提高,该处理下 PS II 光合机构的比活性整体最高,这可能是该处理下生菜鲜质量、 L_{UE} 、 E_{UE} 较大的原因之一。与红蓝光同时供光的对照 RB 相比,R/B(30 m)处理下生菜叶片净光合速率、水分利用效率、 Ψ_o 、 R_C/C_{So} 、 $P_{I\text{ abs}}$ 、 A_{BS}/C_S 、 T_{Ro}/C_S 、 E_{To}/C_S 均得到显著提高,该处理下 PS II 光合机构的比活性整体最高。交替光照射的处理之间,随交替间隔的延长,叶片净光合速率有逐渐提高的趋势。

红光和蓝光通过光受体影响植物的光反应,目前发现的红光受体有 5 种光敏色素(phyA ~ phyE),蓝光受体包括 3 种隐花色素(cry1、cry2、cry3)和 2 种向光素(phot1、phot2)^[25-27]。光受体之间的关系可能是协同的或者拮抗的,这与光环境及其特定的植物生理活动有关,也就是说,R 和 B 的信号转导途径在某些情况下是独立的,但在其他情况下是相互作用的,可能存在光受体信号转导途径的串扰。文献[17]认为,R 和 B 光受体的激活途径在交替模式和同时照射模式之间可能不同,因此,如果 R 和 B 之间的光受体响应存在一些冲突,则交替照射可以准确地解决冲突,只要不同的光以适当的间隔(例如,从红光切换到蓝光)照射可能使得单色 R 或 B 可以充分发挥其功能而没有负面效应,这可能是交替照射模式下产生栽培益处的一种可能的解释。

5 结论

- (1)与红蓝光同时供光的处理 RB 相比,所有交替光处理下的生菜地上部鲜质量、 L_{UE} 、 E_{UE} 均有所提高,其中 R/B(30 m)处理下鲜质量、 L_{UE} 、 E_{UE} 均最高,分别为 115.50g、5.84%、1.92%;纯红光下,生菜地上部生物量最大,但 L_{UE} 和 E_{UE} 均显著小于 R/B(30 m)处理;纯蓝光下,生菜地上部生物量在处理间居中,但 L_{UE} 和 E_{UE} 在处理间最低或与最低值无显著性差异。
- (2)所有交替光处理下生菜叶片 ϕ 均大于 0.8,说明交替变化的光环境对生菜植株并没有构成光环

境胁迫。与红蓝光同时供光的对照 RB 相比, R/B (30 m) 处理下生菜叶片净光合速率、水分利用效率、 Ψ_o 、 R_c/C_{So} 、 $P_{I\text{ abs}}$ 、 A_{BS}/C_S 、 T_{Ro}/C_S 、 E_{To}/C_S 均得到

显著提高, 该处理下 PS II 光合机构的比活性整体最高。交替光照射的处理之间, 随着交替时间间隔的延长, 叶片净光合速率有逐渐提高的趋势。

参 考 文 献

- [1] LIAN M L, MURTHY H N, PAEK K Y. Effects of light emitting diodes (LEDs) on the in vitro induction and growth of bulblets of liliun, oriental hybrid 'Pesaro' [J]. *Scientia Horticulturae*, 2002, 94(3-4): 365-370.
- [2] LEE S H, TEWARIR K, HAHN E J, et al. Photon flux density and light quality induce changes in growth, stomatal development, photosynthesis and transpiration of *Withania Somnifera* (L.) Dunal. plantlets [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2007, 90(2): 141-151.
- [3] NHUT D T, HONG L T A, WATANABE H, et al. Growth of banana plantlets cultured in vitro under red and blue light-emitting diode (LED) irradiation source [J]. *Acta Horticulturae*, 2002, 575: 117-124.
- [4] DOUGHER T, BUGBEE B. Differences in the response of wheat, soybean and lettuce to reduced blue radiation [J]. *Photochemistry & Photobiology*, 2001, 73(2): 199-207.
- [5] CHEN X L, GUO W Z, XUE X Z, et al. Growth and quality responses of 'Green Oak Leaf' lettuce as affected by monochromic or mixed radiation provided by fluorescent lamp (FL) and light-emitting diode (LED) [J]. *Scientia Horticulturae*, 2014, 172(1): 168-175.
- [6] 王忠. 植物生理学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2011.
- [7] TAIZ L, ZEIGER E. *Plant physiology* [M]. New York: Benjamin/Cummings Publishing Co., 1991.
- [8] MIZUNO T, AMAKI W, WATANABE H. Effect of monochromatic light irradiation by LED on the growth and anthocyanin contents in leaves of cabbage seedlings [J]. *Acta Horticulturae*, 2011, 907: 179-184.
- [9] LI H, TANG C, XU Z. The effects of different light qualities on rapeseed (*Brassica napus*, L.) plantlet growth and morphogenesis in vitro [J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 150(2): 117-124.
- [10] HERNÁNDEZ R, KUBOTA C. Physiological responses of cucumber seedlings under different blue and red photon flux ratios using LEDs [J]. *Environmental & Experimental Botany*, 2016, 121(1): 66-74.
- [11] WANG J, WEI L, TONG Y, et al. Leaf morphology, photosynthetic performance, chlorophyll fluorescence, stomatal development of lettuce (*Lactuca sativa* L.) exposed to different ratios of red light to blue light [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 250.
- [12] YANAGI T, OKAMOTO K, TAKITA S. Effects of blue, red, and blue/red lights of two different PPF levels on growth and morphogenesis of lettuce plants [J]. *Acta Horticulturae*, 1996, 440: 117-122.
- [13] 张立伟, 刘世琦, 张自坤, 等. 不同光质对豌豆苗品质的动态影响 [J]. *北方园艺*, 2010(8): 4-7.
- [13] ZHANG Liwei, LIU Shiqi, ZHANG Zikun, et al. Dynamic effects of different light qualities on pea sprouts quality [J]. *Northern Horticulture*, 2010(8): 4-7. (in Chinese)
- [14] 陈娟. 不同 LED 光源对韭菜生理特性及品质的影响 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
- [14] CHEN Xian. Effects of different light emitting diode on physiological characteristics and quality in Chinese chive [D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2012. (in Chinese)
- [15] YAMADA C, OHYAMA K, KOZAI T. Photosynthetic photon flux control for reducing electric energy consumption in a closed-type transplant production system [J]. *Environment Control in Biology*, 2000, 38(4): 253-261.
- [16] HOFFMANN-THOMA G, HINKEL K, NICOLAY P, et al. Sucrose accumulation in sweet sorghum stem internodes in relation to growth [J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 97(2): 277-284.
- [17] SHIMOKAWA A, TONOOKA Y, MATSUMOTO M, et al. Effect of alternating red and blue light irradiation generated by light emitting diodes on the growth of leaf lettuce [J]. *Biorxiv*, 2014: 003103.
- [18] CHEN X L, YANG Q C, SONG W P, et al. Growth and nutritional properties of lettuce affected by different alternating intervals of red and blue LED irradiation [J]. *Scientia Horticulturae*, 2017, 223(1): 44-52.
- [19] HOAGLAND D R, ARNON D I. The water culture method for growing plants without soil [J]. *California Agricultural Experiment Station Circular*, 1950, 347(5406): 357-359.
- [20] 闻婧, 杨其长, 魏灵玲, 等. 不同红蓝 LED 对生菜形态与生理品质的影响 [C] // 设施园艺创新与进展—第二届中国·寿光国际设施园艺高层学术论坛论文集, 中国农业科学技术出版社, 2011: 246-253.
- [20] WEN Jing, YANG Qichang, WEI Lingling, et al. Influence of R/B ratio in LED light quality on morphology and physiology of lettuce (*Lactuca sativa* L.) [C] // *Shouguang China*, China Agricultural Science and Technology Press, 2011: 246-253. (in Chinese)
- [21] SRIVASTAVA A, GUISSÉ B, GREPPIN H, et al. Regulation of antenna structure and electron transport in Photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient; OKJIP [J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1997, 1320(1): 95-106.
- [22] SCHANSKER G, TÓTH S Z, STRASSER R J. Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl *a* fluorescence rise OJIP [J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 2005, 1706(3): 250-261.
- [23] SNIDER J L, NUENGSA P, CRISTIANE P, et al. OJIP-fluorescence parameters as rapid indicators of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) seedling vigor under contrasting growth temperature regimes [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 132(4): 249-257.
- [24] KOZAI T, NIU G, TAKAGAKI M. *Plant factory: an indoor vertical farming system for efficient quality food production* [M]. Academic Press, 2015: 423.
- [25] SÁNCHEZ-LAMAS M, LORENZO C D, CERDÁN P D. Bottom-up assembly of the phytochrome network [J]. *Plos Genet*, 2016, 12(11): e1006413.
- [26] GÄRTNER W. In-plant expression: searching for the genuine chromophores of cryptochrome-3 from *Arabidopsis thaliana* [J]. *Photochem. Photobiol.*, 2017, 93(1): 382-384.
- [27] LISCUM E. Blue light-induced intracellular movement of phototropins: functional relevance or red herring? [J]. *Front. Plant Sci.*, 2016, 7: 827.