

孟力力, 宋江峰, 柏宗春, 等. 远红光对生菜光合作用及叶绿素荧光特性的影响[ J ]. 江苏农业学报, 2022, 38( 1 ): 181-189.  
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2022.01.022

## 远红光对生菜光合作用及叶绿素荧光特性的影响

孟力力<sup>1,2</sup>, 宋江峰<sup>3</sup>, 柏宗春<sup>1,2</sup>, 曹 凯<sup>1,2</sup>, 张 义<sup>4</sup>, 杨其长<sup>4</sup>

(1.江苏省农业科学院农业设施与装备研究所, 江苏 南京 210014; 2.农业农村部长江中下游设施农业工程重点实验室, 江苏 南京 210014; 3.江苏省农业科学院农产品加工研究所, 江苏 南京 210014; 4.农业农村部设施农业节能与废弃物处理重点实验室, 北京 100089)

**摘要:** 以植物工厂中水培生菜为试验对象, 白光 LED 光源处理作为对照, 在对照基础上添加不同光照度的远红光设置 FR1 处理[添加 10  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  远红光]和 FR2 处理[添加 20  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  远红光], 研究不同远红光光照度对生菜生长、光合作用及叶绿素荧光特性的影响。结果表明: 与对照相比, FR1 处理显著提高了生菜株高、最大叶面积、根系长度及干鲜质量; FR2 处理的株高、根系长度与对照间差异不显著, 且生菜干鲜质量随着远红光光照度的增加呈增长变缓趋势。FR2、FR1 处理均显著降低了叶片净光合速率, 但同时提高了光饱和点及降低了暗呼吸速率, 有利于生菜干物质的累积。远红光处理增加了单位面积活性反应中心数量, 增加了吸收与捕获的光能; 随着远红光强度的增加, FR2 处理的 PS II 供体侧放氧复合体(OEC)遭受严重破坏, 用于电子传递的能量显著降低, 即吸收的光能用于光化学反应的比例降低; 且 FR2 处理用于热耗散的能量比例显著大于 FR1 处理。综上所述, 在白光 LED 上添加 10  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  远红光可提高生菜产量。

**关键词:** 生菜; LED 补光; 远红光; 生长; 光合作用; 叶绿素荧光特性

**中图分类号:** S636.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2022)01-0181-09

## Effects of far-red light on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of lettuce

MENG Li-li<sup>1,2</sup>, SONG Jiang-feng<sup>3</sup>, BAI Zong-chun<sup>1,2</sup>, CAO Kai<sup>1,2</sup>, ZHANG Yi<sup>4</sup>, YANG Qi-chang<sup>4</sup>

(1. Institute of Agricultural Facilities and Equipment, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 2. Key Laboratory of Protected Agriculture Engineering in the Middle and Lower Reaches of Yangtze River, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Nanjing 210014, China; 3. Institute of Agro-product Processing, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 4. Key Laboratory of Energy Conservation & Waste Management of Agricultural Structures, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100089, China)

**Abstract:** The effects of different far-red light intensities on the growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of hydroponic lettuce in plant factories were studied, and white LED light source treatment was used as control. The FR1 treatment and FR2 treatment were set by adding different intensities of far-red light on the basis of control. The results showed that compared with control, the plant height, leaf area, root length, dry and fresh weight of lettuce were significantly increased in FR1 treatment. There was no significant difference in plant height and root length between FR2 treatment and control, and with the increase of far-red light intensity, the dry and fresh weight of lettuce increased slowly. The net photosynthetic rate of leaves was significantly decreased, however, light saturation

收稿日期: 2021-06-16

**基金项目:** 江苏省农业科技自主创新基金项目[ CX(21)2022 ]; 江苏省政策引导类计划(苏北科技专项)项目(SZ-SQ2021009); 江苏省科技项目-现代农业-重点及面上项目(BE2021379); 上合现代农业发展研究院项目(SC021B002)

**作者简介:** 孟力力(1982-), 女, 山西晋中人, 硕士, 副研究员, 主要从事设施农业环境工程研究。(E-mail) menglili90@163.com

**通讯作者:** 宋江峰, (E-mail) songjiangfeng102@163.com; 柏宗春, (E-mail) vipmaple@126.com

tion point was increased and dark absorption rate was decreased in FR2 and FR1 treatments, which was beneficial to the accumulation of dry matter in lettuce. The number of active reaction centers per unit area, and the light energy of absorption and capture were increased under treatments of FR1 and FR2. With the increase of far-red light intensity, the oxygen-evolving complex (OEC) at donor side of PS II in FR2 treatment was severely destroyed, and the energy used for electron transfer was decreased significantly, indicating that the proportion of absorbed light energy used for photochemical reaction was decreased. The heat dissipation rate of FR2 treatment was significantly higher than that of FR1 treatment. Above all, adding  $10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  far-red light on the basis of white LED can increase the yield of lettuce.

**Key words:** lettuce; LED supplementary lighting; far-red light; growth; photosynthesis; chlorophyll fluorescence characteristics

近年来,植物工厂因配备有精准的环境调控系统,可实现周年稳定清洁生产,在世界各国得到迅速发展<sup>[1]</sup>。生菜(*Lactuca sativa* L. var. *ramosa* Hort.) 又称叶用莴苣,为菊科莴苣属草本作物。生菜具有生长期短、产量高、鲜食口感好等优势,还能降血压、抗氧化和减肥瘦身,深受消费者青睐,也是当今植物工厂主栽品种之一<sup>[2]</sup>。

植物 90% 以上的干物质积累和产量来自叶片的光合作用。光能为植物的生长及发育提供能源和营养,同时也是调控植物光周期反应、植物形态建成以及植物体生长代谢等生命活动的重要信号,影响其几乎全部的生命周期<sup>[3]</sup>。目前植物工厂中替代太阳光的产品以 LED 光源为主,已有学者对不同光照度<sup>[4]</sup>、不同光源<sup>[5-6]</sup> 及配比<sup>[7]</sup>、光周期<sup>[8]</sup>、补光方式<sup>[9]</sup> 对生菜生长发育、光合作用及品质营养等方面的影响进行了研究,结果表明,不同 LED 光处理对植物影响各不相同,其中,730 nm 左右的远红光可以间接地以一种环境信号来对植物的生长发育进行调节。

已有研究结果表明,远红光给植物造成光环境减弱的假象,起到不同程度的避荫作用<sup>[10]</sup>。远红光既可以促进植物茎伸长、叶片伸展及提前开花<sup>[11]</sup> 并可降低植物的光合速率,增加植物叶片的扩展度和叶面积<sup>[12-13]</sup>。远红光能促进植物体分泌赤霉素,从而增加节间长度和植株高度<sup>[14]</sup>;远红光还可影响水稻或小麦中的酶活性<sup>[15]</sup>。但远红光对植物光合及荧光特性的影响研究较少,本试验以水培生菜为试材,针对不同光照度远红光处理下水培生菜的光响应曲线进行分析,并通过模型计算生菜的光响应特征参数等指标,探讨生菜叶片叶绿素荧光诱导动力学曲线及其参数的变化特征和响应机制,旨在为植物工厂水培生菜不同光源配比的优化提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验地位于江苏省南京市玄武区江苏省农业科学院装备所( $118^{\circ}88'52''\text{E}$ ,  $32^{\circ}04'12''\text{N}$ )。植物工厂由装备所自行设计,采用 20 英尺集装箱改造而成,其内部铺设 5 cm 聚氨酯彩钢板封装以起到保温隔热作用,底部铺设 PVC 地胶板及安装配套保温门,铺设通风管道。集装箱内部共设 6 个培养架,每个 3 层,每层长 140 cm、宽 60 cm、高 45 cm。培养架上布置的 LED 灯泡由广州市力依照明技术有限公司生产,白光 LED 灯泡功率 18 W,远红光 LED 灯泡功率是 30 W。

### 1.2 试验材料

试验品种为意大利生菜,生菜种子经浸种、催芽后,在人工气候箱中播种于育苗海绵内。气候箱明暗周期分别为 12 h/12 h,明暗期温度分别为  $25^{\circ}\text{C}/18^{\circ}\text{C}$ ,湿度均为 60%,内部荧光灯光照度为  $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。生菜生根后添加育苗营养液,采用 Hogland 配方,  $\text{pH} \approx 6.0$ ,电导率( $EC$ )  $\approx 0.6 \text{ mS}/\text{cm}$ 。当生菜幼苗生长至四叶一心时,选取生长健壮、无病虫害的生菜植株,采用流动纯水清洗其根分泌物,后定植于集装箱植物工厂多层栽培架上的深液流动水培(Deep flow technique, DFT)装置中,定植密度为  $1 \text{ m}^2$  45 株。白天温度为  $25^{\circ}\text{C}$ ,夜间温度为  $18^{\circ}\text{C}$ ,光照时间为 12 h/d,光照度为  $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

### 1.3 试验设计

试验设 3 个处理,以白光 LED 作为对照,在白光 LED 中添加  $10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  和  $20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的远红光设置远红处理 1(FR1)和远红处理 2(FR2)。采用光谱仪 PS-100(美国 Apogee 公司产品)测定不同光处理下的光谱分布及光照

度。由图 1 可知,白光 LED 的光照度为  $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,有 2 个波峰,分别在 455 和 605 nm 处,不同强度的远红光波峰均在 730 nm 处。每个处理种植 15 株生菜,重复 3 次。

1.4 测定指标与方法

1.4.1 光响应曲线 采用便携式光合仪 LI-6800(美国 LI-COR 公司产品)测量生菜叶片的光合光响应曲线。每个处理随机选择 3 株长势良好的植株,选取自上而下第 2 片完全展开的生菜叶片进行光合测定,每个叶片重复 3 次,取平均值。经充分光诱导后,将光合仪自带的红蓝光源设置为不同光照度的光合有效辐射强度(PAR)梯度,分别为  $1\,800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $1\,500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $1\,200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $900 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $150 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $70 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,测定时  $\text{CO}_2$  浓度为  $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$ ,叶室环境温度为  $25\text{ }^\circ\text{C}$ ,相对湿度为 65%。

1.4.2 光响应曲线的拟合模型 光响应曲线的拟合模型采用直角双曲线修正模型<sup>[16]</sup>,可求解出生菜的光响应特征系列参数,模型表达式如下: $P_n = \frac{\alpha(1-\beta PAR)}{1+\gamma PAR} PAR - R_d$ ,式中, $P_n$ 为净光合速率,PAR 为光合有效辐射强度, $R_d$ 为暗呼吸速率, $\alpha$ 为初始量子效率, $\beta$ 为修正系数, $\gamma = \alpha/P_{n\max}$ , $P_{n\max}$ 为最大净光合速率。

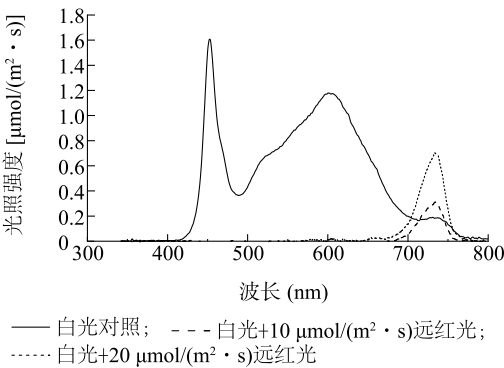


图 1 白光 LED 和远红光 LED 的光照度和光谱分布  
Fig.1 Light intensity and spectrum distribution of white LED and far red LED

1.4.3 叶绿素荧光动力学曲线与荧光参数计算 采用便携式植物效率分析仪 Handy-PEA(英国 Hansatech 公司产品)进行生菜叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP 曲线)测定。每个处理随机选取 3 株长势良好的植株,并对其自上而下第 2 片完全展开的叶片进行测定,每个叶片重复 3 次,取平均值。测定前将叶片置于叶夹中,避开叶脉位置,暗适应 0.5 h,动力学曲线由  $1\,500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  红光诱导。为降低外界因素对曲线的影响,按照 Zhang 等<sup>[17]</sup>的方法绘制标准化曲线,标准化计算公式如下: $V_{o-p} = (F_t - F_o)/(F_m - F_o)$ ,  $V_{o-j} = (F_t - F_o)/(F_t - F_o)$ 。曲线差值计算公式如下: $\Delta V_{o-p} = V_{o-p}(\text{FR}) - V_{o-p}(\text{CK})$ ,  $\Delta V_{o-j} = V_{o-j}(\text{FR}) - V_{o-j}(\text{CK})$ 。并参照李鹏民等<sup>[18]</sup>和 Strasser 等<sup>[19]</sup>的 JIP-test 分析方法计算出诸多叶绿素荧光参数,相关参数及注释见表 1。

表 1 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 JIP-test 分析中的常见参数及释义

Table 1 Formulae and terms used in the analysis of the O-J-I-P fluorescence induction dynamics curve

参数	表达的含义	参数	表达的含义
$F_o$	初始荧光	Area	荧光曲线与 $F_m$ 所围面积
$F_m$	最大荧光	$S_m$	标准化后的 OJIP 荧光诱导曲线及与 y 轴围成的面积
$F_v/F_m$	PS II 最大光化学效率	$\psi_o$	捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过 $Q_A$ 的其他电子受体的概率
$F_v/F_o$	PS II 潜在光化学效率	$\phi_{Eo}$	反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额
$PI_{\text{ABS}}$	以吸收光能为基础的光合性能指数	$\phi_{Do}$	用于热耗散的量子比率
$PI_{\text{cs}}$	以单位面积为基础的性能指数	ABS/RC	单位反应中心吸收的光能
$V_j$	OJIP 曲线上 2 ms 时的相对可变荧光强度	$TR_o/RC$	单位反应中心捕获的用于还原 $Q_A$ 的能量
$V_k$	OJIP 曲线上 0.3 ms 时的相对可变荧光强度	$ET_o/RC$	单位反应中心捕获的用于电子传递的能量
$V_i$	OJIP 曲线上 30 ms 时的相对可变荧光强度	$DI_o/RC$	单位反应中心耗散掉的能量
$M_o$	OJIP 荧光诱导曲线的初始斜率	$RE_o/RC$	单位反应中心电子传递到 PS I 最终电子受体的能量
$N$	$Q_A$ 被氧化还原次数	RC/ $CS_o$	单位面积有活性反应中心的数量

## 1.5 数据处理与分析

采用 Excel 2016 进行数据统计,采用 SPSS 25.0 进行数据处理,依据 LSD 方法进行显著性分析( $P < 0.05$ ),采用 OriginPro 2016 绘制图形。

## 2 结果与分析

### 2.1 远红光处理对生菜叶片生长指标的影响

幼苗的株高和叶面积可反映植株的形态,干鲜质量则表示植物的最终产量。不同远红光处理对生菜植株生长的影响如表 2 所示。随着远红光光照度的增加,整体上生菜植株高度、叶面积、叶鲜质量及干质量均有所增加。FR1 处理的株高比 CK 显著增

加 10.83%,FR2 处理与 FR1 处理间差异不显著。FR2 及 FR1 处理的最大叶面积分别比 CK 显著增加 39.34%及 33.17%,FR2 处理与 FR1 处理间差异不显著。各处理的叶片数差异不显著。FR1 处理的根系长度比 CK 显著增加 28.84%,FR2 处理与 CK 间差异不显著。FR2 处理及 FR1 处理的叶片鲜质量分别比 CK 显著增加 18.56%及 29.91%,且远红光处理间差异显著。FR2、FR1 处理的叶片干质量分别比 CK 显著增加 36.42%及 34.28%,且远红光处理间差异不显著。由此可知,适当增加光源中远红光光照度有利于生菜生长及产量增加。

表 2 不同远红光处理对生菜生长指标的影响

Table 2 Effects of different far-red light treatments on growth of lettuce

处理	株高 (cm)	最大叶面积 (cm <sup>2</sup> )	叶片数	根系长度 (cm)	叶片鲜质量 (g)	叶片干质量 (g)
CK	25.23±0.78b	199.23±8.90b	26.00±1.73a	44.27±1.29b	118.23±2.40c	3.99±0.08b
FR1	27.97±1.01a	275.62±6.61a	26.33±0.58a	57.03±3.15a	153.60±1.29a	5.37±0.31a
FR2	27.30±1.22ab	265.32±4.60a	26.00±1.00a	47.53±2.27b	140.18±4.68b	5.45±0.33a

CK:白光对照;FR1:白光+10  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  远红光;FR2:白光+20  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  远红光。各处理见图 1 注。同一列数据后不同小写字母表示处理间差异显著( $P < 0.05$ )。

### 2.2 远红光处理对生菜叶片光合-光响应特征的影响

从图 2a 可知,当  $0 < PAR \leq 300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,各处理的净光合速率( $P_n$ )均呈快速上升趋势,处理间差异较小。当  $PAR > 300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,CK 的  $P_n$  继续上升至最高点后有小幅下降现象,FR2 和 FR1 处理的  $P_n$  逐渐趋于平稳且显著低于 CK。

从图 2b 可知,当  $0 < PAR \leq 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,CK 和 FR1 处理的的气孔导度( $G_s$ )急速上升。当  $PAR > 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,CK 和 FR1 处理的  $G_s$  开始下降,且 2 个处理的  $G_s$  曲线基本呈平行状态。FR2 处理的  $G_s$  随  $PAR$  的升高总体呈先快速后变缓的上升趋势。当  $0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) < PAR \leq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,  $G_s$  的大小顺序为 CK > FR2 > FR1; 当  $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) < PAR \leq 1800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,  $G_s$  的大小顺序为 FR2 > CK > FR1。各处理的蒸腾速率( $T_r$ )与  $G_s$  的光响应特征类似(图 2c),说明二者具有很高的相关性,气孔导度是植物蒸腾的关键因素<sup>[20]</sup>。

$C_i$  是细胞间的  $\text{CO}_2$  浓度,是外界  $\text{CO}_2$  气体进入叶肉细胞过程中所受各种驱动力和阻力以及叶片内部光合作用和呼吸作用的最终平衡结果<sup>[21-22]</sup>。由图 2d

可知,当  $0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) < PAR \leq 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,各处理的  $C_i$  快速下降;当  $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) < PAR \leq 1800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,  $C_i$  开始缓慢下降并达到平稳状态。整体上 FR2 处理的  $C_i$  显著高于 CK 和 FR1 处理,因为该阶段 FR2 处理的  $G_s$  显著高于 CK 和 FR1 处理的  $G_s$ 。

水分利用效率( $WUE$ )可代表植物的适应能力。各处理的  $WUE$  整体呈上升趋势,当  $0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) < PAR \leq 300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,  $WUE$  增加速度较快,大小依次为 CK > FR1 > FR2(图 3)。当  $300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) < PAR \leq 1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,  $WUE$  呈缓慢增加趋势,大小依次为 CK > FR1 > FR2。当  $1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) < PAR \leq 1800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,CK 和 FR2 处理的  $WUE$  基本呈平缓趋势,FR1 呈增加趋势,并最终与 CK 不相上下。

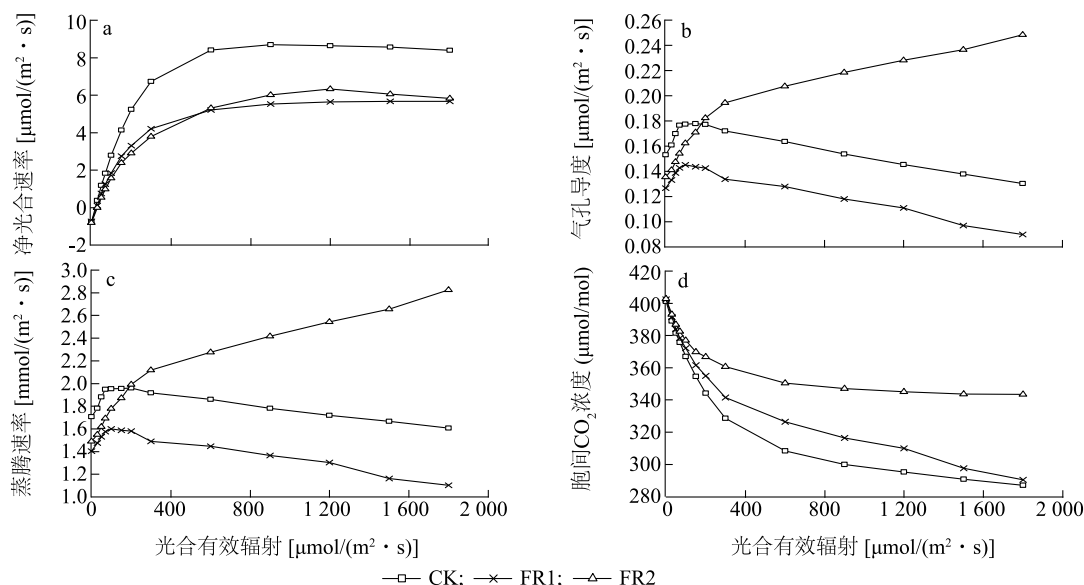
### 2.3 远红光处理对生菜叶片光响应曲线特征参数的影响

叶片的最大光合速率  $P_{n\text{max}}$  代表植物的光合潜能,值越大,表示植株在同等光照条件下合成的光合产物越多。从表 3 可知,FR2 处理及 FR1 处理的  $P_{n\text{max}}$  分别比 CK 显著降低 30.22%及 35.77%,且处



理间差异显著。FR2 处理及 FR1 处理的光补偿点 ( $LCP$ ) 分别比 CK 显著增加 43.28% 及 17.84%, 且处理间差异显著。光饱和点可反映植物对强光的利用能力, 其值越高, 植物利用强光的能力越强<sup>[23]</sup>。FR2 处理及 FR1 处理的光饱和点 ( $LSP$ ) 分别比 CK 显著增加 16.10% 及 23.01%, 且处理间差异显著,

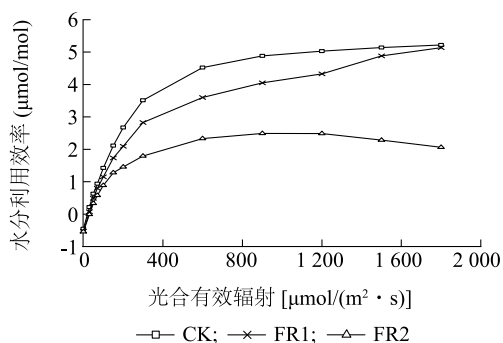
表明远红光处理下生菜的光饱和点升高, 植株忍受强光的能力增加。FR2 处理及 FR1 处理的暗呼吸速率 ( $R_d$ ) 分别比 CK 显著降低 25.61% 及 14.30%, 且处理间差异显著。FR2 处理及 FR1 处理的表观量子效率 ( $\alpha$ ) 分别比 CK 显著降低 48.15% 及 24.79%, 且处理间差异显著。



CK、FR1、FR2 见表 2 注。

图 2 不同远红光处理的净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ ) 和胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 的光响应曲线

Fig.2 Effects of different far-red light treatments on light response curves of net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), transpiration rate ( $T_r$ ) and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ )



CK、FR1、FR2 见表 2 注。

图 3 不同远红光处理的水分利用效率 (WUE) 光响应曲线

Fig.3 Effects of different far-red light treatments on light response curves of water use efficiency (WUE)

## 2.4 远红光处理对生菜叶片 OJIP 曲线的影响

由图 4 可知, FR2、FR1 处理的初始荧光强度 ( $F_0$ ) 分别比 CK 显著增加 119.59%、29.90%, 表明反应中心失活或者遭到破坏, 其中 FR2 处理的失活程度显著增高。FR2、FR1 处理的最大荧光强度

( $F_m$ ) 分别比 CK 增加 10.87% 及 4.17%, 且随着远红处理强度的增加, J 点荧光强度增加, I 点荧光强度增加, P 点荧光强度增加但处理间差异逐渐变小。

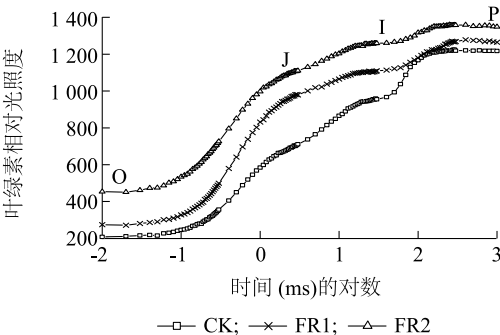
将 OJIP 曲线经 O-P、O-J 标准化后 (图 5a、图 5b) 可以发现, 随着远红光强度的增加, FR2、FR1 处理的 J、I 点荧光强度显著高于 CK。图 5c 和图 5d 显示, 不同远红光处理和 CK 的标准化荧光强度差值  $\Delta V_{O-P}$  和  $\Delta V_{O-J}$  变化呈现 L-band 和 K-band 曲线形式, 随着远红光强度的增加, 0.3 ms (K 相) 特征位点 K 点荧光强度增加值 ( $\Delta V_K$ ) 变得更为明显。表明随着远红光强度的增强生菜叶片天线复合体和 PS II 反应中心复合体之间的能量传递受到了抑制<sup>[24]</sup>, 这与前人在谷子<sup>[25]</sup>、玉米<sup>[26]</sup>等作物上的研究结论一致。而且 FR2 处理下的  $\Delta V_K$ 、 $\Delta V_J$ 、 $\Delta V_I$  均高于 FR1 处理, 说明 FR2 处理对生菜叶片放氧复合体 (OEC) 的影响高于 FR1 处理, FR1 处理对生菜叶片 PS II 反应中心复合体造成的抑制较轻。

表 3 不同远红处理对生菜光响应曲线特征参数的影响

Table 3 Effects of different far-red light treatments on characteristic parameters of light response curves

处理	最大净光合速率 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	光饱和点 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	光补偿点 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	暗呼吸速率 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]	表观量子效率
CK	$8.66 \pm 0.20\text{a}$	$1\ 050.72 \pm 19.23\text{c}$	$19.64 \pm 1.00\text{c}$	$0.98 \pm 0.01\text{a}$	$0.056\ 7 \pm 0.002\ 9\text{a}$
FR1	$5.54 \pm 0.21\text{b}$	$1\ 294.58 \pm 8.70\text{a}$	$23.58 \pm 0.33\text{b}$	$0.86 \pm 0.01\text{b}$	$0.042\ 6 \pm 0.001\ 6\text{b}$
FR2	$6.15 \pm 0.18\text{c}$	$1\ 225.95 \pm 12.14\text{b}$	$28.02 \pm 0.24\text{a}$	$0.74 \pm 0.03\text{c}$	$0.028\ 1 \pm 0.002\ 6\text{c}$

CK、FR1、FR2 见表 2 注。同一列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )。



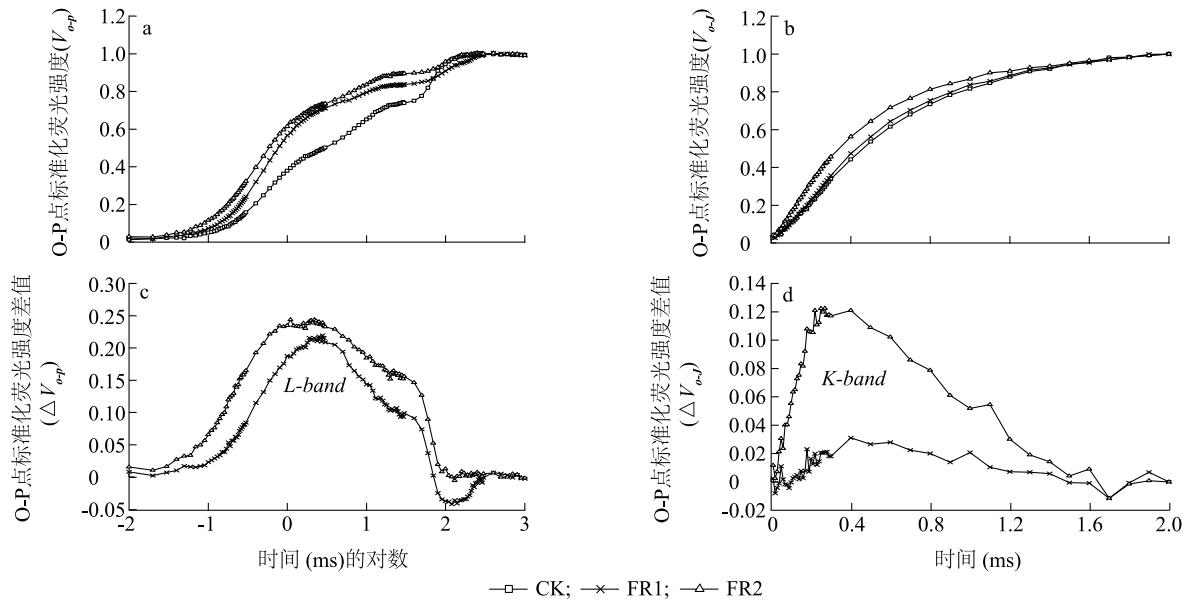
CK、FR1、FR2 见表 2 注。

图 4 不同远红光处理对生菜叶片 OJIP 曲线的影响

Fig.4 Effects of different far-red light treatments on OJIP curves of lettuce

2.5 远红光处理对生菜叶片 PS II 受体侧电子传递及反应中心活性的影响

如图 6 所示,FR2、FR1 处理的  $V_j$  分别比 CK 增加 52.29% 及 45.74%,说明在 J 相(2 ms)之前远红光处理下生菜叶片有活性的反应中心关闭程度高。FR2、FR1 处理的  $M_o$  分别比 CK 增加 104.88% 及 53.51%,表明受体侧电子传递被抑制的程度增加<sup>[27]</sup>。FR2、FR1 处理的  $S_m$  分别比 CK 降低了 46.73% 和 4.01%,表明 PS II 受体侧电子受体库的容量减小,将会影响电子传递的速率。FR2、FR1 处理的  $\psi_o$  分别比 CK 降低了 45.29% 和 39.62%,表示远红光处理降低了  $Q_A$  下游电子受体还原的驱动能力。FR2、FR1 处理的  $\phi_{E_o}$  分别比 CK 降低了 55.43% 和 42.48%,表明远红处光处理同时降低了用于受体侧电子传递的概率及能量额。



CK、FR1、FR2 见表 2 注。

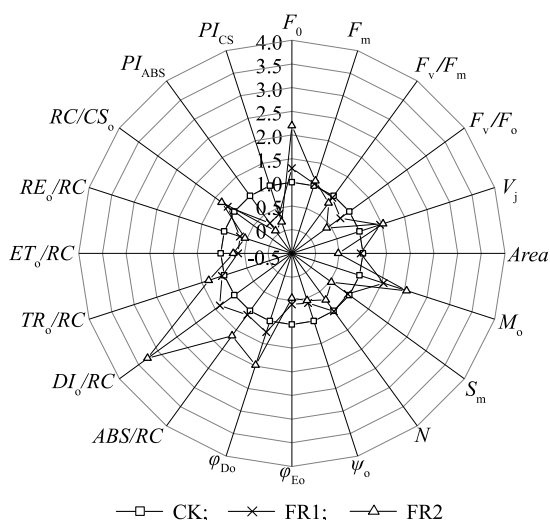
图 5 不同远红光处理对生菜叶片标准化 O-P 和 O-J 曲线及曲线差值的影响

Fig.5 Effects of different far-red light treatments on standardized O-P and O-J curves and curve difference of lettuce

FR2、FR1 处理的  $RC/CS_o$  分别比 CK 增加 169.94% 及 192.31%,FR2、FR1 处理的  $ABS/RC$  分别

比 CK 增加 65.01% 及 10.46%, FR2、FR1 处理的  $TR_o/RC$  分别比 CK 增加 34.53% 及 5.32%, FR2、FR1 处理的  $DI_o/RC$  分别比 CK 增加 226.79% 及 37.74%, FR2、FR1 处理的  $ET_o/RC$  分别比 CK 降低了 26.40% 和 36.41%。表明远红光处理虽增加了单位面积活性反应中心的数量以及反应中心吸收和捕获的光能,但用于热耗散的能量增加更多,整体来讲单位反应中心用于电子传递的能量降低。

性能指数 (PI) 是 JIP-test 各项荧光参数中最敏感的参数,在  $F_v/F_m$  及其他许多参数尚未发生变化时,PI 参数就会发生明显的波动。本试验中 FR2、FR1 处理的  $PI_{ABS}$  分别比 CK 降低了 91.04% 及 71.34%, FR2、FR1 处理的  $PI_{CS}$  分别比 CK 降低了 80.33% 及 62.77%,同时 FR2、FR1 处理的最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 分别比 CK 降低了 18.53% 及 4.75%。可见添加较强的远红光强度快速降低了生菜叶片的性能指数及光化学效率。



CK, FR1, FR2 见表 2 注。各参数释义见表 1。

图 6 不同远红光处理对生菜叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig.6 Effects of different far-red light treatments on chlorophyll fluorescence parameters of lettuce

### 3 讨论

在不同的光环境中,植物会通过形态和生理上的变化来适应所处的环境<sup>[28]</sup>。本试验结果表明,远红光处理下生菜株高和叶面积都呈增加趋势,这是远红光给植物带来的荫蔽效果,给植物造成光照减弱的假象<sup>[10]</sup>,植株通过增加株高和叶面积来争取更

多的光照从而来保证其正常生长,增大光合作用的叶面积从而获得更多的光照,这与前人在切花菊<sup>[11]</sup>、天竺葵和金鱼草<sup>[12]</sup>上的研究结果一致。增加远红光强度来降低  $R/FR$  值有利于生菜的产量增加,但添加  $10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  远红光效果好于添加  $20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  远红光,表明添加远红光的光照度与产量增加并不是始终呈正比关系,这与前人在温室切花菊<sup>[29]</sup>、黄瓜<sup>[24]</sup>、番茄<sup>[30]</sup>上的研究结论一致。

植物生长对远红光处理带来的遮荫效果反应较为敏感,有研究结果表明红蓝光上添加远红光可降低单叶的净光合速率,并造成叶尖灼烧现象<sup>[31]</sup>。本试验中远红光处理降低了生菜的净光合速率和潜在光合能力,但生菜产量却得到提升。一方面是因为远红处理导致生菜  $LSP$  升高,表明生菜对强光的利用能力加大<sup>[25]</sup>,远红光处理可通过提高植株的光饱和点来积累有机物质以达到生长的需要;另一方面是由于 FR2、FR1 处理的  $R_d$  显著低于 CK,说明远红光处理减少了植株在黑暗下暗呼吸速率,间接减少了植株在黑暗环境下对光合产物的消耗<sup>[32-33]</sup>,从而提高了生菜的产量。

OJIP 曲线包含大量信息,通过荧光参数分析可了解光合机构内部一系列重要的调节过程<sup>[34]</sup>,了解外部环境对植物光合机构 PS II 的影响以及 PS II 对环境的适应机制<sup>[18-19]</sup>。典型的 OJIP 曲线在荧光上升阶段有 O、J、I、P 相,若 0.3 ms 附近出现 K 点表明放氧复合体 (OEC) 活性受到抑制,且  $V_k$  的大小可以衡量 PS II 供体侧电子传递受损的程度<sup>[35]</sup>。本试验中,随着远红光处理强度的增加,生菜叶片电子供体与  $QA^-$  电子接收之间的平衡 (K-band) 和 PS II 各组分间的聚集性 (L-band) 均呈上升趋势,表示较强的远红光强度伤害了生菜叶片放氧复合体 OEC,且伤害程度与远红光强度呈线性增长关系。

依照能量流动模型,天线色素吸收的能量大部分被反应中心捕获并转化为还原能<sup>[36]</sup>,通过 PS II 反应中心受体侧的电子传递体氧化还原进行能量和电子传递<sup>[18]</sup>。本试验中,  $S_m$  减小、 $\psi_o$  降低,这说明远红光处理导致 PS II 受体侧 PQ 库容量下降,因此 PQ 库接受电子的能力下降,从而 PS II 所捕获的光能转化为还原能并驱动 PS II 受体侧电子传递能力下降。 $V_j$  升高,表明反应中心关闭程度增高,  $Q_A$  向  $Q_B$  电子传递受阻。单位反应中心吸收的光能为捕获光能及

热耗散光能之和<sup>[18-19]</sup>。本试验中,远红光处理导致  $ABS/RC$ 、 $TR_o/RC$  和  $DI_o/RC$  上升,但不同的远红光强度导致的各指标上升程度并不一致,其中 FR2 处理下  $ABS/RC$  比对照上升 65.01%,但  $TR_o/RC$  比对照只上升 34.53%且  $DI_o/RC$  比对照上升 226.79%,这意味着 FR2 处理增加了单位反应中心吸收、捕获的光能,但因电子传递  $ET_o/RC$  下降 36.41%,因此通过热耗散途径的能量增多。通过耗散进一步减少过剩激发能的累积,也是植物光合机构的自我保护机制的体现<sup>[18,37]</sup>。

## 4 结 论

在白光 LED 光源上添加远红光可显著影响水培生菜的生长,与 CK 相比,FR1 处理显著提高了生菜株高、最大叶面积、根系长度及干鲜质量。FR2 处理的株高、根系长度与 CK 间差异不显著,且生菜干鲜质量随着远红光强度的增加呈增长变缓趋势。FR2、FR1 处理均显著降低了生菜光合速率,但提高了光饱和点,降低了暗呼吸速率,均有利于生菜干物质的积累。随着远红光强度的增加,FR2 处理的 PS II 供体侧放氧复合体 OEC 的活性显著降低,受体侧电子传递能力降低,显著降低了生菜叶片的光合性能指数。综上所述,选取  $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  白光+ $10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  远红光的 LED 光源组合可有效提高植物工厂中生菜产量。

## 参考文献:

- [1] 杨其长. 植物工厂系统与与实践[M]. 北京:化学工业出版社, 2012: 5-30.
- [2] KOZAI T. Plant factory in Japan - Current situation and perspectives[J]. *Chronica Horticulturae*, 2013, 53(2): 8-11.
- [3] 唐朝荣,罗敏,吴乃虎. 高等植物光信号应答的分子基础[J]. *中国生物工程杂志*, 2003(9): 45-49.
- [4] 严宗山,张想平,王蕾. 不同光强和光质对管道水培生菜生长发育的影响[J]. *北方园艺*, 2020(21): 15-20.
- [5] 闫征南,贺冬仙,钮根花,等. 白红与红蓝 LED 光照环境对两种生菜生长、品质和能量利用效率的影响[J]. *农业工程技术*, 2020, 40(25): 40-46.
- [6] 周华,刘淑娟,王碧琴,等. 不同波长 LED 光源对生菜生长和品质的影响[J]. *江苏农业学报*, 2015, 31(2): 429-433.
- [7] 高勇,李清明,刘彬彬,等. 不同光质配比对紫叶生菜光合特性和品质的影响[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(11): 3649-3657.
- [8] 余意,刘文科. 弱光条件下光质和光周期对水培生菜生长与品质的影响[J]. *中国农业气象*, 2015, 36(6): 739-745.
- [9] 刘文科,张玉彬,查凌雁,等. 采收前连续光照光质对三种供氮水平的水培生菜营养元素含量的影响[J]. *光谱学与光谱分析*, 2020, 40(12): 238-243.
- [10] 陈文成. 730 nm 远红光 LED 在植物照明中的应用[J]. *中国照明电器*, 2015(8): 29-31.
- [11] 张继波,杨再强,张静,等. 红光与远红光比值对切花菊‘神马’发育和外观品质的影响[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(4): 816-822.
- [12] PARK Y, RUNKLE E S. Far-red radiation promotes growth of seedlings by increasing leaf expansion and whole-plant net assimilation[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 136: 41-49.
- [13] SEEVERS G P, SMITH H. The reflectance properties of plant internodes modify elongation responses to lateral far-red radiation[J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, 20(11): 1372-1380.
- [14] 李书民. 光质调控薄膜在设施园艺生产中的应用[J]. *中国蔬菜*, 2000(S1): 54-57.
- [15] 余让才,范燕萍,王声斌,等. 红光和远红光对黄化水稻和小麦幼苗乙醇酸氧化酶活性的影响[J]. *植物生理学通讯*, 2002, 38(5): 450.
- [16] YE Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*[J]. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 637-640.
- [17] ZHANG L T, GAO H Y, ZHANG Z S, et al. Multiple effects of inhibition of mitochondrial alternative oxidase pathway on photosynthetic apparatus in *Rumex* K-1 leaves[J]. *Biologia Plantarum*, 2012, 56(2): 365-368.
- [18] 李鹏民,高辉远,RETO J S. 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[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(6): 559-566.
- [19] STRASSERF R J, SRIVASTAVA A. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. *Photochemistry & Photobiology*, 1994, 61(1): 32-42.
- [20] 罗志鸿,何生根,洗锡金,等. 茄子切叶瓶插期间蒸腾速率、气孔导度和气孔开度的变化[J]. *仲恺农业工程学院学报*, 2015, 28(4): 12-15.
- [21] 陈根云,陈娟,许大全. 关于净光合速率和胞间  $\text{CO}_2$  浓度关系的思考[J]. *植物生理学报*, 2010, 46(1): 64-66.
- [22] 张迎辉,王雪梅,连巧霞. 5 个彩叶树种光响应曲线特性研究[J]. *热带作物学报*, 2019, 40(9): 73-77.
- [23] 孙燕,王怡琛,王全九. 增氧微咸水对小白菜光响应特征及产量的影响[J]. *农业工程学报*, 2020, 36(9): 124-131.
- [24] 李文龙. 远红光对黄瓜幼苗光能转化及物质累积的调控效应[D]. 保定:河北农业大学, 2019.
- [25] 时冉冉,郝洪波,崔海英,等. 遮光对谷子光合性能及快速叶绿素荧光动力学特征的影响[J]. *作物杂志*, 2019(5): 125-128.
- [26] 任作利,王振华,张继峰,等. 弱光胁迫对滴灌玉米叶绿素荧光及生长特性的影响[J]. *玉米科学*, 2020, 28(4): 96-104.
- [27] 孟力力,柳军,皮杰,等. 不同光质 LED 光源对彩叶草生长及叶绿素荧光参数的影响[J]. *江苏农业科学*, 2018, 46(20):



- 161-164.
- [28] 成向荣,邢文黎,苑海静,等. 披针叶茴香对变化光环境的表型可塑性[J]. 生态学报, 2019, 39(6): 62-71.
- [29] 杨再强,张继波,李永秀,等. 红光与远红光比值对温室切花菊形态指标、叶面积及干物质分配的影响[J]. 生态学报, 2012, 32(8): 2498-2505.
- [30] ZHANG Y T, ZHANG Y Q, YANG Q C, et al. Overhead supplemental far-red light stimulates tomato growth under intra-canopy lighting with LEDs [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18(1): 66-73.
- [31] LI L, TONG Y X, LU J L, et al. Lettuce growth, nutritional quality, and energy use efficiency as affected by red-blue light combined with different monochromatic wavelengths[J]. *HortScience*, 2020, 55(5): 613-620.
- [32] LARCHER W, BIEDERMAN-THORSON M A. *Physiological Plant Ecology*[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1980.
- [33] 段 萌,杨伟才,毛晓敏. 覆膜和水分亏缺对春小麦光合特性影响及模型比较[J]. 农业机械学报, 2018, 49(1): 219-227.
- [34] 罗 达,史彦江,宋锋惠,等. 盐胁迫对平欧杂种榛幼苗生长、光合荧光特性及根系构型的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(10): 3376-3384.
- [35] HUANG M Y, ZHU H H, ZHANG J, et al. Toxic effects of cadmium on tall fescue and different responses of the photosynthetic activities in the photosystem electron donor and acceptor sides[J]. *Sci Rep*, 2017, 7:14387.
- [36] 胡文海,李海超,周 兵. 阴生和阳生环境下空心莲子草叶片快速叶绿素荧光诱导动力学的比较[J]. 井冈山大学学报(自然科学版), 2021, 41(4): 38-42.
- [37] 宋 婷,张 谧,高吉喜,等. 快速叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 生物学杂志, 2011, 28(6): 81-86.

(责任编辑:张震林)