

doi:10.11937/bfyy.20170782

占空比对频闪光下番茄叶片光合机构的动态影响

薛占军¹, 朱翠敏¹, 高志奎¹, 高荣孚²

(1. 河北农业大学 园艺学院, 河北 保定 071001; 2. 北京林业大学 生物科学与技术学院, 北京 100083)

摘 要:以番茄幼苗为试材, 采用光合测试系统(CIRAS-2)和光纤光谱仪(QE65000), 同步测定了不同占空比对 0.04 Hz 和 0.40 Hz 频闪光照射下番茄叶片光合机构的动态影响。结果表明:与连续光相比, 超低频(0.04 Hz)不同占空比频闪光照射处理增加了番茄叶片 RuBP 底物的相对同化负荷(rAC), 破坏了 RuBP 底物消耗与再生间的平衡和缓冲性能, 降低了叶绿素荧光的光化学淬灭效率, 抑制了光系统中电子传递活性, 减少了脉冲驱动形成的同化力(NADPH 和 ATP), 光合碳吸收呈现峰谷振荡的弛豫进程; 此外, 随着占空比的增加, 番茄叶片实际光合光能转化效率($aLCE$)呈现迅速上升至趋饱和的变化趋势, 其中 0.04 Hz 和 0.40 Hz 频闪光下最大 $aLCE$ 分别出现在 60% 和 40% 占空比下, 但是当占空比小于 60%, 0.40 Hz 下各占空比的 $aLCE$ 明显高于 0.04 Hz 下的。

关键词:频闪光; 占空比; 光能转化效率; 叶绿素荧光

中图分类号:S 641.2 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)13-0001-06

光不仅可以通过信号效应调控作物种子萌发、趋光性、叶绿体运动和成花时期, 还可为作物体内有机物合成提供能量^[1-2]。为了促进植物的快速生长发育, 给予连续光照便成为了室内植物培养和设施栽培生产首要考虑的环境因子, 但是当连续光照强度达到一定范围之后, 光合效率便开始降低, 若继续增大光照强度和延长光照时间, Rubisco 羧化速率、电子传递速率和光合性能明显降低, 形成明显的光合光抑制甚至光损伤现象^[3-4]。于是, 从光能自身的供给方式和平衡角度出发进行作物光能利用效率的研究就显得尤为重要。

与连续光相比, 频闪光被认为是既可充分发挥植物现有基因型的光合动力学效能, 又能在避免能量过剩的基础上实现光能高效转化利用的一种光能供给方式, 特别是在大功率 LED 灯及驱动电源进入快速发展期后^[5], 基本实现了由不同频率、脉冲光强和占空比组成的频闪光的自动化调控^[2], 保障了频闪光下作物叶片的光合碳吸收及光合机构动态响应机制的探索研究, 丰富作物光能吸收、转化、传递和耗散理论^[6-7]。

因此, 该研究在 LED 闪光频率和脉冲光强对番茄叶片光合碳吸收影响研究的基础上^[8-9], 进一步通过对不同占空比下番茄叶片光合碳吸收速率和光系统 II 光化学活性的测试, 分析不同占空比的频闪光下番茄叶片光合系统的动态响应特征, 探索不同占空比的频闪光下光合系统的动态响应机制, 以期充实频闪光下的动态光合作用研究, 为改善作物光合光能转化效率和挖掘高产潜力提供参考依据, 进一步指导植物工厂生产中 LED 供光方式以及高效节能补光技术的应用。

第一作者简介:薛占军(1983-), 男, 博士, 讲师, 研究方向为设施蔬菜生理生态及生长调控。E-mail: xzj_0117@126.com.

责任作者:高志奎(1963-), 男, 博士, 教授, 现主要从事设施蔬菜生理生态及生长调控等研究工作。E-mail: gaozhikui2005@163.com.

基金项目:河北省科技支撑计划资助项目(11220701D)。

收稿日期:2017-04-06

1 材料与方法

1.1 试验材料

将浸种催芽的番茄‘繁荣 872’播种在 50 穴的育苗穴盘中(每穴 1 粒),共 2 穴盘,随后将育苗穴盘置于河北农业大学东校区标本园日光温室内,进行常规的育苗管理。待番茄幼苗生理苗龄达到五叶一心时,去除病苗和弱苗,将剩余的番茄幼苗定植在装有等质量(0.6 kg)育苗基质的黑色塑料营养钵中(30 cm×30 cm),常规栽培管理,6 月 8 日选取长势健壮、整齐一致的番茄秧苗进行试验处理及测试。

1.2 试验方法

将番茄顶数第 3 片叶片置于光合叶室(Ciras-2, PP systems)中,将二氧化碳浓度、叶片温度和气体流速分别设定为 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、 28°C 和 $200 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$,并通过外接 YZQ-402A 智能 LED 光源(峰值为 622 nm,北京翼鬃麒麟科技有限公司)来供光。试验处理开始前先将供光模式设定为连续光,强度为 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,当番茄叶片光合碳吸收速率趋于稳定后(约 40 min),再将供光模式设定为频闪光。

在闪光频率为 0.40 Hz 和 0.04 Hz 下,按照占空比(即一次光脉冲时间占频闪光光周期的百分比)逐渐递减的顺序,分别进行 100% (连续光,CK)、80%、60%、40%、20% 占空比照光处理,每个占空比处理完成后,番茄叶片均需在 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的连续供光模式下进行短时间恢复后,再进行下一个占空比的闪光处理,如此接续进行,共重复测定 3 棵植株。

1.3 项目测定

1.3.1 动态光合速率

番茄叶片由预照连续光转换到频闪光后的动态光合碳吸收速率 P_n 由光合测试仪 CIRAS-2 自动记录,每个样点的记录时间为 2 s,且每个处理连续自动记录 4~5 min。由于在连续光刚转换到频闪光之后的 60~100 s 属于番茄叶片对不同占空比的频闪光适应阶段,因此在后续的数据整理及分析时只对不同占空比处理下第 100~300 s 所对应的相对稳定的动态光合速率 P_n 进行。

1.3.2 实际光合光能转化效率

为了能够评价不同占空比处理下番茄叶片的光能转化利用状况,该试验进行了实际光合光能转化效率 $aLCE$ 的计算^[8],公式如下: $aLCE = aP_n / (aPAR \times 0.65)$,其中, aP_n 为一次闪光光周期内 CIRAS-2 所自动记录 P_n 的平均值; $aPAR$ 为对应的一次闪光光周期内 CIRAS-2 所自动记录的表观光合有效辐射强度 PAR 的平均值;0.65 为番茄叶片对 YZQ-402A 智能光源所产生的 LED 红光吸收率。

1.3.3 相对同化负荷

为了反映不同占空比频闪光处理下番茄叶片叶绿体内的核酮糖 1,5-二磷酸(ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)存贮量的变化情况,该试验进行了同化负荷变化量 rAC 的计算^[8,10],公式如下:

$$rAC = \frac{t_{P_{n\max}(a)} - t_{P_{n\max}(a+1)}}{t_{P_{n\max}(a)} + t_{P_{n\max}(a+1)}} [(P_{n_k} + P_{n_{k+1}} - 2P_{n_{\max}})(t_{k+1} - t_k) / 2]$$

其中, $t_{P_{n\max}(a)}$ 和 $t_{P_{n\max}(a+1)}$ 为一个光周期内脉冲光由关(光后光合碳吸收衰减)到开(光后光合碳吸收再启动)过程中相继出现的 2 次最大光合碳吸收速率 P_n 的时间; P_{n_k} 和 $P_{n_{k+1}}$ 为一个光周期内脉冲光由关到开过程中 Ciras-2 自动记录的相邻 2 个点的动态光合速率 P_n ,其对应的时间分别为 t_k 和 t_{k+1} ; $P_{n_{\max}}$ 为该光周期内最大的光合碳吸收速率 P_n ,且 $t_{P_{n\max}(a)} \leq t_k, t_{k+1} \leq t_{P_{n\max}(a+1)}$ 。

1.3.4 叶绿素荧光动力学曲线的测定

先将 QP400-2-SR 高级抗紫外曝光“一”字光纤的一端与光纤光谱仪(QE65000, Spectrometer Ocean Optics, Inc. USA)信号接收口相连,再将其另一端连接在 YZQ-402A 智能 LED 光源中心位置,并保持光纤端口与 CIRAS-2 光合叶室窗口中心垂直,且距离保持在 1 cm,最后在 20 ms 积分时间下同步记录波长为 725~745 nm 范围内的叶绿素荧光动力学曲线。

2 结果与分析

2.1 占空比对频闪光下番茄叶片光合碳吸收速率的影响

在不同占空比频闪光连续照射下,番茄叶片光合碳吸收速率 P_n 呈现波动式(峰谷振荡式)(0.04 Hz,图 1A)或近似直线式的连续变化趋势

(0.40 Hz, 图 1B)。随着占空比的增加, 0.04 Hz 频闪光照射下番茄叶片 P_n 峰值呈先迅速上升而后逐渐趋于饱和的双曲线型变化趋势, 而 P_n 谷

值则呈现缓慢上升而后迅速上升的指数型变化趋势, 且占空比为 40% 下的 P_n 峰谷差值, 即振荡幅度最大(约 $19.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

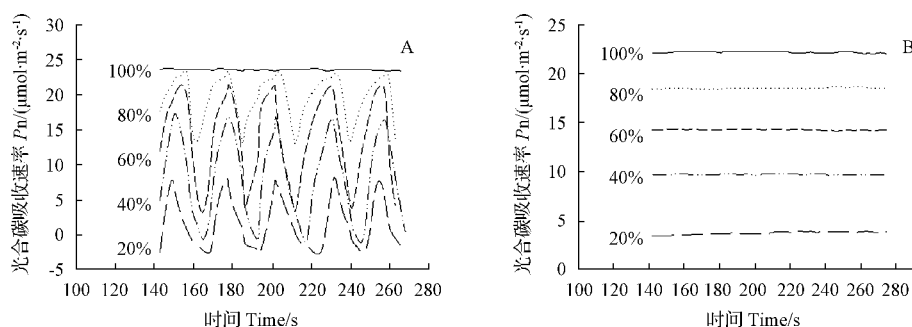


图 1 占空比对频闪光下番茄叶片光合碳吸收速率动态变化过程的影响

Fig. 1 Effect of pulsed light with different duty cycles on dynamic of photosynthetic CO_2 uptake rate of tomato leaf

从 P_n 转化为平均光合碳吸收速率 aP_n 的结果又发现, 不同频率频闪光下番茄叶片 aP_n 均随着占空比的增加而呈现近似线性增长的变化趋势(图 2), 且在占空比为 20%~60%, 0.40 Hz 下番茄叶片的 aP_n 略高于 0.04 Hz 下的, 但是当占空比大于 60% 以后, 0.40 Hz 下番茄叶片的 aP_n 略低于 0.04 Hz 下的。

0.40 Hz 频闪光照射下番茄叶片 $aLCE$ 则呈现迅速增加而后又缓慢降低的变化趋势, 其中在占空比增加至 40% 时, $aLCE$ 达最大值(3.2%), 且较连续光(CK)下的 $aLCE$ 增加了 15.01%(图 3)。此外, 当占空比的变化范围在 20%~60% 时, 0.40 Hz 下的 $aLCE$ 始终大于 0.04 Hz 下的, 增幅达 8.40%~126.32%。

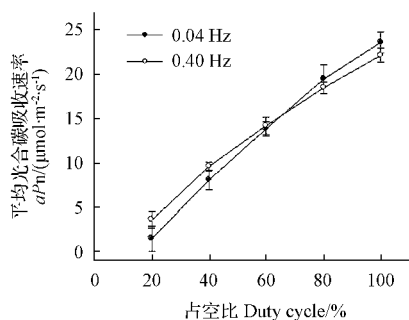


图 2 占空比对频闪光下番茄叶片平均光合碳吸收速率的影响

Fig. 2 Effect of pulsed light with different duty cycles on average photosynthetic CO_2 uptake rate(aP_n) of tomato leaf

2.2 占空比对频闪光下番茄叶片实际光合光能转化效率的影响

随着占空比的增加, 0.04 Hz 频闪光照射下番茄叶片实际光合光能转化效率 $aLCE$ 呈现迅速增加至趋饱和的变化趋势, 其中在占空比增加至 60% 时, $aLCE$ 接近最大值(2.8%)(图 3); 而

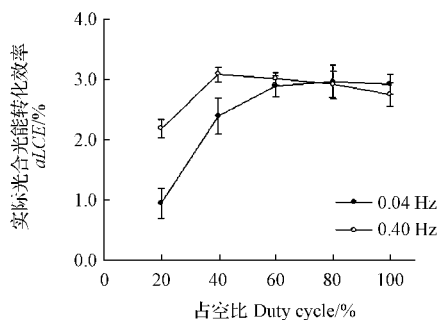


图 3 占空比对频闪光下番茄叶片实际光合光能转化效率的影响

Fig. 3 Effect of pulsed light with different duty cycles on actual photosynthetic light energy conversion efficiency ($aLCE$) of tomato leaf

2.3 占空比对频闪光下番茄叶片相对同化负荷的影响

为了反映频闪光下番茄叶片 CO_2 同化底物池中 RuBP 的消耗与再生间的平衡性和缓冲性, 课题组对 0.04 Hz 频闪光下的相对同化负荷 rAC 进行了计算。结果显示, rAC 随着占空比的

增加而呈现抛物线形变化趋势,其中在占空比为40%时, rAC 达最大值,表明 RuBP 消耗与再生间的平衡性和缓冲性则呈现先降低后增加的变化趋势,直接影响着番茄叶片光合碳吸收进程,即底物池中 RuBP 的平衡性和缓冲性越弱,光合碳吸收震荡幅度越大,反之亦然(图 4)。

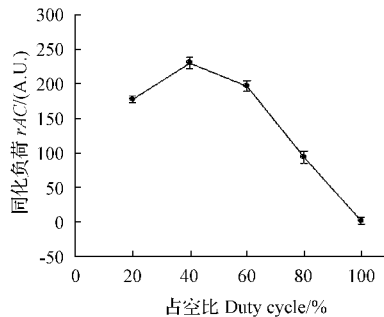


图4 占空比对频闪光(0.04 Hz)照射下番茄叶片相对同化负荷的影响

Fig. 4 Effect of pulsed light (0.04 Hz) with different duty cycles on relative assimilatory charge (rAC) of RuBP in tomato leaf

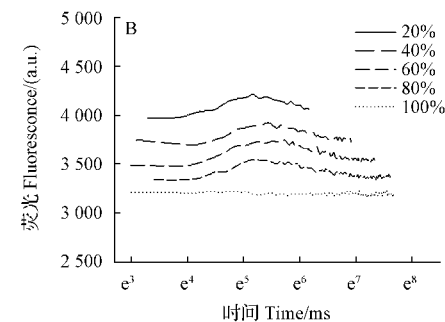
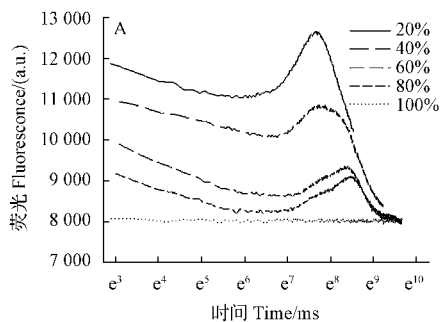


图5 占空比对频闪光下番茄叶片叶绿素荧光动力学曲线的影响(A:0.04 Hz;B:0.40 Hz)

Fig. 5 Effect of pulsed light with different duty cycles on chlorophyll fluorescence of tomato leaf

3 讨论

采用“高光合效能+杂交育种+基因工程”的理论基础和“理想株型+群体优化+生态调节”的农艺栽培技术相结合的方法,对挖掘作物高效光合潜力及提高产量发挥了重要作用^[3,11-13]。

YONEDA 等^[14]指出 10 kHz 和 50% 占空比组合下的频闪光处理能提高生菜叶片的光合能力和植株鲜质量。KLUETER 等^[15]发现,10 Hz 和 25% 占空比组合照光下的黄瓜叶片具有较高的光能利用效率。OLVERA-GONZÁLEZ 等^[2]证实 50% 占空比的 0.1、1.0 Hz 频闪光照射处理提高了番茄叶片的实际光化学效率和光合电子传递速率。此外,对于低等藻类植物如球等鞭金藻的生

长和繁殖也受不同光源照光频率和占空比的影响,其中 10 kHz 和 50% 占空比蓝光照射培养 6 d 后其总脂肪及各组分含量均得到显著提升^[16]。由此可见,供光系统的照光频率、占空比、光质和脉冲光强均与作物光合机构运转性能密切相连,直接影响着作物碳水化合物合成所需的同化力供给水平,间接决定了作物生长发育进程。

2.4 占空比对频闪光下番茄叶片叶绿素荧光动力学曲线的影响

与连续光相比,不同占空比的频闪光照射处理对番茄叶片叶绿素荧光动力学曲线产生了显著的影响,其中 0.04 Hz 频闪光下的叶绿素荧光诱导曲线呈现倒‘S’型的变化趋势,且逐步增加的占空比在降低荧光产量的同时,还延迟了荧光峰、谷出现的时间(图 5A)。但是,当闪光频率增加至 0.40 Hz,进一步降低番茄叶片荧光产量,且抛物线型诱导曲线在 170~220 ms 出现峰值,增幅仅有 4%~6%,提高番茄叶片光系统中电子传递活性及能力,为 RuBP 底物同化提供稳定的同化力。

该试验研究了低频率 LED 照光下不同占空比对番茄叶片光合性能的影响,结果发现由于较低频率(0.04 Hz)频闪光中循环存在较长时间的暗期(5~20 s)间隔,电子受体 Q_A 处于再还原-再氧化的慢速转换状态(图 5),电子传递链中形成低频的脉冲式电子流,驱动形成的 NADPH 和 ATP 难以维持 RuBP 消耗与再生间的平衡状态

和缓冲性能(图 4),降低光反应与暗反应之间的能量供应稳定性,导致番茄叶片光合碳吸收呈现出在光弛豫时程内迅速升高和暗弛豫时程内快速衰减的光合振荡现象(图 1A)。

但是,当闪光频率增加到 0.40 Hz,即将频闪光中循环存在的暗期间隔缩短至 2 s 之内,并配合较强的单脉冲光强来提高光合电子传递能力^[13],促进光合暗反应所需同化力的快速形成及累积,增强 RuBP 消耗与再生间的缓冲性能和平衡能力,接续频闪光由光期向暗转换后光合暗反应的连续稳定进行,保证光合机构的正常运转,光合碳吸收进程呈现非振荡现象(图 1B)。

对于如何实现作物对频闪光的高效转化利用而言,首先需要通过较强的脉冲光强来最大程度地激活 Rubisco 酶活性,并保证 RuBP 底物同化所需的 Rubisco 酶数量^[17-19];其次通过调节闪光频率和占空比的组配来实现脉冲式电子流与 RuBP 底物同化之间的紧密偶联^[13,15]。该研究发现在较高强度的频闪光恒定照射处理下,番茄叶片实际光合光能转化效率密切关联着闪光频率和占空比(图 3),通过较高的闪光频率组配较低的占空比(如:0.40 Hz+20%)或较低的闪光频率组配较高的占空比(如:0.04 Hz+80%)即可获得高于或等于连续光照下的光能利用效率,为高效节能的植物工厂化 LED 补光或照光技术提供参考。

参考文献

- [1] SPALDING E P, FOLTA K M. Illuminating topics in plant photobiology[J]. *Plant Cell Environ*, 2005(28):39-53.
- [2] OLIVERA-GONZÁLEZ E, ALANIZ-LUMBRERA D, IVANOV-TSONCHEV R, et al. Chlorophyll fluorescence emission of tomato plants as a response to pulsed light based LEDs[J]. *Plant Growth Regul*, 2013, 69:117-123.
- [3] 许大全. 光合作用学[M]. 北京: 科学出版社, 2013: 187-419.
- [4] CAEMMERER S V. Biochemical models of leaf photosynthesis[M]. Australia: CSIRO publishing, 2000: 29-90.
- [5] YEH N, CHUNG J P. High-brightness LEDs-energy efficient lighting sources and their potential in indoor plant cultivation[J]. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2009, 13: 2175-2180.
- [6] SARVIKAS P, HAKALA-YATKIN M, DÖNMEZ S, et al. Short flashes and continuous light have similar photo inhibition efficiency in intact leaves[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(15):4239-4247.
- [7] JISHI T, MATSUDA R, FUJIWARA K. A kinetic model for estimating net photosynthetic rates of cos lettuce leaves under pulsed light[J]. *Photosynthesis Research*, 2015, 124(1):107-166.
- [8] 朱翠敏, 薛占军, 高志奎, 等. 闪光频率对番茄叶片光合系统动态响应的影响[J]. *生物物理学报*, 2014, 30(3):216-226.
- [9] 朱翠敏, 薛占军, 高志奎. 强弱频闪光对番茄叶片光合光能转化效率的影响[J]. *河北农业大学学报*, 2015, 38(1):35-40.
- [10] LAISK A, OJA V. Dynamics of leaf photosynthesis: Rapid-response measurements and their interpretations[M]. Australia: CSIRO Publishing, 1998: 71-75.
- [11] 匡廷云. 光合作用高效光能转化的机理及其在农业中的应用[J]. *中国科学院院刊*, 2002(1):43-44, 36.
- [12] 王梅, 高志奎, 边江. 剪叶对日光温室硬果型番茄群体光能利用性能的调控效应[J]. *河北农业大学学报*, 2011, 34(2):53-56.
- [13] TENNESSEN D J, BULA R J, SHARKEY T D. Efficiency of photosynthesis in continuous and pulsed light emitting diode irradiation[J]. *Photosynthesis Research*, 1995, 44:261-269.
- [14] YONEDA K, MORI Y. Method of cultivating plant and illuminator for cultivating plant; EP1374665A1[P]. European Patent Office, 2004.
- [15] KLUETER H H, BAILEY W A, ZACHARIAH G L, et al. Photosynthesis in cucumbers with pulsed or continuous light[J]. *ASAE*, 1980, 23(2):437-442.
- [16] YOSHIOKA M, YAGO T, YOSHIE-STARK Y, et al. Effect of high frequency of intermittent light on the growth and fatty acid profile of *Isochrysis galbana* [J]. *Aquaculture*, 2012, 1(5):111-117.
- [17] GROBBELAAR J U. Turbulence in mass algal cultures and the role of light/dark fluctuations[J]. *Journal of Applied Phycology*, 1994, 6(3):331-335.
- [18] PEARCY R W, WAY D A. Two decades of sunfleck research: Looking back to move forward[J]. *Tree Physiology*, 2012, 32(9):1059-1061.
- [19] 蒋德安, 翁晓燕, 陆庆, 等. 光暗处理对水稻叶片光合关键酶的影响[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2001, 27(4):355-360.

Dynamic of Photosynthetic Apparatus in Tomato Leaf as a Response to Duty Cycle of Pulsed Light

XUE Zhanjun¹, ZHU Cuimin¹, GAO Zhikui¹, GAO Rongfu²

(1. College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001; 2. College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: The dynamic process of net photosynthetic rate (P_n) accompanied chlorophyll a fluorescence was measured by using portable photosynthesis system (CIRAS-2) and fiber optical spectrometer (QE65000) when tomato leaf was illuminated with different duty cycles of pulsed light (frequencies of 0.04 Hz and 0.40 Hz) from lightemitting diodes (LEDs, peak wavelength of about 622 nm). The results showed that, the oscillation phenomenon of P_n showed peak-valley type only in 0.04 Hz pulsed light with different duty cycle. With increasing of duty cycle, actual light conversion efficiency ($aLCE$) gradually increased to maximal value at 40% duty cycle for 0.40 Hz and 60% duty cycle for 0.04 Hz, respectively. However, the higher $aLCE$ associated with lower duty cycle ($<60\%$) was present for 0.04 Hz than 0.40 Hz. Under 0.04 Hz pulsed light illumination with 30%—40% duty cycle, the maximum value of relative variable quantity of assimilatory charge (rAC), which related to RuBP consumption and regeneration, played an important role in its photosynthetic oscillation. Furthermore, the peak size and its emerged time of chlorophyll a fluorescence (CF) gradually reduced and delayed when duty cycle of pulsed light varied from 20% to 80% at 0.04 Hz and 0.40 Hz. Consequently, the duty cycle of pulsed light at lower frequency (e. g. 0.04 Hz) directly maintained poorer buffering capacity and storage capacity of RuBP pool, which was regulated by smaller assimilatory power (NADPH and ATP) due to discontinuous electron current drive. Then, the smaller relative quantity and bigger variation rate of RuBP regeneration and consumption determined instability of photosynthetic oscillation in pulsed light.

Keywords: pulsed light; duty cycle; light conversion efficiency; chlorophyll a fluorescence

蔬菜施用微肥注意把握剂量

信息广角

之所以称为微肥,就是因为其需求量少、用量少,但缺了还不行。然而,不少菜农对微肥的用量不是很了解,有的菜农甚至像施用复合肥一样,不但造成了严重浪费,还对蔬菜产生了毒害。下面介绍几种主要微肥的使用剂量:

1. 硼肥。主要有硼砂、硼酸,其次还有硼镁肥等。硼砂、硼酸为常用硼肥,每 667 m² 土壤底施或追施 0.50~0.75 kg,叶面喷施浓度 0.1%~0.3%,浸种浓度 0.01%~0.10%,拌种为每公斤种子用肥 0.2~0.5 g。

2. 锌肥。主要有硫酸锌,另外还有氧化锌、氯化锌、螯合态锌等。硫酸锌为常用锌肥,土壤底施或每 667 m² 追施 1~2 kg,叶面喷施浓度 0.01%~0.05%,浸种浓度 0.02%~0.05%,拌种为每公斤种子用肥 1~3 g。

3. 钼肥。主要有钼酸铵,其次还有钼酸钠、三氧化钼等。钼酸铵是常用的钼肥,每 667 m² 土壤底施或追施 50~150 g,喷施浓度 0.01%~0.10%,浸种浓度 0.05%~0.10%,拌种为每公斤种子用肥 2~5 g。

微肥用量极少,如何均匀施用是困扰很多菜农的问题。有菜农觉得肥料实在太少了,根本没法用,所以才不用或加大了微肥用量,对蔬菜正常生长不利。其实,微肥均匀施用也非常简单,因为绝大多数的微肥都是可溶性的,菜农可以在底肥施好后,将溶解的肥液喷洒到地面上,与底肥一起翻耕入土壤;或者将微肥溶解在水桶内,在浇水时随水冲施。

(摘自:中国农业网)