

光质对植物生长发育的影响

许大全^{1*}, 高伟², 阮军³

¹中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所, 上海200032; ²北京半导体照明科技促进中心/半导体照明联合创新国家重点实验室, 北京100083; ³常州市武进区半导体照明应用技术研究院, 江苏常州213161

摘要: 1943年Emerson和Lewis报告小球藻光合量子效率对光波长的依赖以来数十年中, 人们对植物生长发育的光质(波长或光谱构成)效应进行了大量研究, 出版了不少关于蓝光或紫外辐射等单色辐射生物学效应的综述文章和论文集, 可是迄今还没有见到同时涉及多种光质效应的综述文章和书籍。这篇综述简要介绍红、蓝、黄、绿等多种光和红外、紫外辐射的植物生物学效应、生物化学机制和实际应用等方面的主要研究进展, 提出一些需要回答的问题, 以便认识不同光质效应的分子机制、推广发光二极管(light-emitting diode, LED)新型光源和提高作物产量及品质。

关键词: 波长; 发光二极管; 光质; 光合作用; 生物化学机制; 生长发育; 作用光谱

Effects of Light Quality on Plant Growth and Development

XU Da-Quan^{1*}, GAO Wei², RUAN Jun³

¹Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China; ²Beijing Solid State Lighting Science & Technology Promotion Center/State Key Laboratory of Solid State Lighting, Beijing 100083, China; ³Changzhou Institute of Technology Research for Solid State Lighting, Changzhou, Jiangsu 213161, China

Abstract: Since Emerson and Lewis reported the dependence of quantum yield of *Chlorella* photosynthesis on wavelength of light in 1943, there have been many studies on effects of light quality (wavelength or spectrum composition) on plant growth and development, and published some reviews and books about biological effects of single color such as blue light or ultraviolet radiation. However, so far there has been no review or book introducing simultaneously the effects of many kind lights and irradiations on plants. This review briefly discusses the research progress in plant biological effects of many kind lights including red, blue, yellow and green colors as well as infrared and ultraviolet radiations, biochemical mechanisms of these effects and their practical applications, and suggests some questions to be answered in order to understand the molecular mechanisms for different light quality effects, spread the LEDs as new light sources, and improve crop yield and quality.

Key words: action spectra; light-emitting diode (LED); light quality; photosynthesis; biochemical mechanism; growth and development; wavelength

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。植物的生长发育不仅受光量或光强(光子通量密度, photon flux density, PFD)的制约, 而且受光质即不同波长的光与辐射及它们不同组成比例的影响。

太阳光谱可以粗分为紫外辐射(ultraviolet, UV<400 nm, 包括UV-A 320~400 nm; UV-B 280~320 nm; UV-C<280 nm, 100~280 nm)、可见光或光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR, 400~700 nm, 其中蓝光400~500 nm; 绿光500~600 nm; 红光600~700 nm)和红外辐射(700~800 nm)三大部分。由于平流层(同温层)内臭氧的吸收, UV-C和大部分UV-B到达不了地球表

面。到达地面的UV-B辐射强度因地理的(海拔高度和纬度)、时间的(日时间、季节变化)、气象的(云层有无、厚薄等)和其他环境因素如大气污染的不同而发生变化。

植物能够察觉生长环境中光质、光强、光照时间长短和方向的微妙变化, 启动在这个环境中生存所必需的生理的和形态结构的变化。蓝光、红光和远红光在控制植物光形态建成中发挥关键作用。光敏素(phytochrome, Phy)、隐花素(crypto-

收稿 2015-05-12 修定 2015-07-20

资助 国家国际科技合作专项(2015DFG52110)和常州市重大公共技术平台建设项目(CZ2013001)。

* 通讯作者(E-mail: dqxu@sippe.ac.cn; Tel: 021-54155972)。

chrome, Cry)和向光素(向光蛋白, phototropin, Phot)这些光受体接受光信号,并通过信号转导引发植物的生长发育变化。

自从Emerson和Lewis (1943)报告小球藻光合量子效率对光波长的依赖以来,在半个多世纪特别是近30年内,关于不同光质影响植物生长发育的研究报告很多,可是除了分别关于蓝光、绿光和紫外辐射这些单色辐射的综述文章和论文集(Harm 1980; Senger 1980, 1984; Richter 1984; Jagger 1985; Lumsden 1997)以外,同时包括各种光质影响的综述文章和书籍却罕见。为了深刻认识光质效应的本质或机制,同时也为在生命科学研究和农、林与园艺业生产及航天事业中推广使用单色性好、电-光转换效率高和寿命长的发光二极管新光源提供理论依据与参考,本文试图从光质影响植物生长发育的生物学效应、生物化学机制和实际应用等方面简要介绍多种光质对植物生长发育影响的主要研究进展。

1 不同光质的植物生物学效应

不同光质或波长的光具有明显不同的生物学效应,包括对植物的形态结构与化学组成、光合作用和器官生长发育的不同影响。植物的干物质生产是这些效应的总结果,植株干重的大小是反映光质效应正负、大小的最重要、最有说服力的指标。可惜,由于各自特殊的实验目的所限,不少研究没有观测这个指标。

1.1 单色光

这里所说的单色光,是指一个特定波段范围内的光。不同实验所用同一种单色光的波段范围并不完全一致,而且往往与波长相近的其他单色光有不同程度的波段重叠,特别是在单色性好的LED光源出现以前更是如此。这样,自然会产生不同甚至相互矛盾的结果。

1.1.1 红光

红光(R)抑制节间伸长,促进横向分枝和分蘖,延迟花分化,增加花色素苷、叶绿素和类胡萝卜素。红光可以引起拟南芥根系的正向光性运动(Ruppel等2001)。红光在植物对生物和非生物胁迫的抗性上具有积极作用(Wang等2010; Kreslavski等2013)。

远红光(FR)在许多情况下可以抵消红光效

应。低R/FR比值导致菜豆光合能力降低(Barreiro等1992)。在生长室内以白色荧光灯为主要光源、用LEDs补充远红辐射(发射峰734 nm)使花色素苷、类胡萝卜素和叶绿素含量降低,而使植株鲜重、干重、茎长、叶长和叶宽增加。补加FR对生长的促进作用可能是由于叶面积增加而导致的对光吸收的增加(Li和Kubota 2009)。低R/FR条件下生长的拟南芥比高R/FR下生长的植物叶片大而厚、生物量数量大,冷适应能力强(Patel等2013)。不同比例的R/FR还可以改变植物的抗盐性(杨有新等2014)。

1.1.2 蓝光

于1970年代末和1980年代初召开题为“植物和微生物的蓝光效应”的两次国际会议后出版的2本论文集(Senger 1980, 1984),收入110多篇综述和研究报告,涉及光受体、信号转导、色素生物合成、碳代谢、氮代谢、叶绿体发育、形态建成、气孔运动、分子生物学和生态学等蓝光效应的各个方面,反映了当时的研究进展。

一般来说,增加白光中的蓝光份额可以缩短节间、缩小叶面积、降低相对生长速率和提高氮/碳(N/C)比率(Thomas 1981)。

高等植物叶绿素合成和叶绿体形成以及具有高叶绿素 a/b 比与低类胡萝卜素水平的阳生叶绿体都需要蓝光(Thomas 1981)。在红光下伞藻细胞的光合速率逐渐降低,转到蓝光下或在连续红光下增加一些蓝光后光合速率迅速恢复。当暗生长的烟草细胞被转移到连续蓝光下3 d后,二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(rubulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)总量和叶绿素含量急剧增加。与此相一致,单位培养液体积内细胞干重也急剧增加,而在连续红光下则极缓慢地微有增加(Richter 1984)。

显然,对于植物的光合作用及生长发育而言,仅仅有红光是不够的。在单一红光LEDs光源下小麦可以完成生命周期,但是要想获得高大植株和大量种子,必须补充适量的蓝光(Goins等1997)(表1)。在单一红光下生长的莴苣、菠菜和萝卜产量低于红蓝组合光下生长的植株,而含适量蓝光的红蓝组合光下生长的植株产量比得上冷白荧光灯下生长的植株(Yorio等1998)。与此相类似,在单一

红光下拟南芥可以产生种子, 但是与冷白荧光灯下生长的植株相比, 随着蓝光比例的减少(10%~1%), 红蓝组合光下生长的植株抽苔、开花与结果都延迟。但是, 在含10%蓝光的红蓝组合光下生长的植株种子产量仅为冷白荧光灯下生长的植株的一半(Goins等1998)。过量的蓝光抑制植物生长, 节间变短、分枝减少、叶面积变小和总干重降低(Oyaert等1999)。植物对蓝光的需要存在明显的物种差异(Dougher和Bugbee 2001a)。

需要指出, 虽然一些用不同类型光源所作的研究表明植物形态与生长发育差别与光谱中蓝光比例不同有关, 可是由于所用不同类型灯发射的非蓝色光的组成也不同, 其结论还是成问题的。例如, 虽然在同样光强日光灯下生长的大豆和高粱植株干重和以单位叶面积计的净光合速率明显高于低压钠灯下生长的植株(Britz和Sager 1990), 但是这些结果不能完全归因于低压钠灯下蓝光的缺乏, 恐怕也与低压钠灯下黄、绿光过多而橙红光过少有关。

1.1.3 绿光

在白光(含红、蓝和绿光)下生长的番茄幼苗干重明显低于红、蓝光下生长的幼苗(Went 1957)。在组织培养中生长抑制的光谱检测结果表明, 最有害的光质是绿光, 峰值在550 nm (Klein 1964)。在除掉绿光的光下生长的万寿菊株高、鲜、干重比全谱光下生长的植株增加30%~50%。全谱光补绿光导致植株矮小和干、鲜重减少。去除绿光加强万寿菊开花, 而补加绿光则抑制石竹和莴苣开花。关于绿光(500~600 nm)对植物生长发育的抑制, 可以参阅Klein (1992)的综述文章。

然而, 也有绿光促进生长的研究报告。Kim等(2006)总结红蓝组合光(LEDs)补充绿光的实验结果得出结论: 在绿光超过50%时抑制植物生长, 而

在绿光比例低于24%时则加强植物生长。虽然在LED提供的红蓝组合光背景上通过绿色荧光灯补加绿光导致莴苣地上部干重增加, 但是补加绿光加强生长、比冷白光下生产更多生物质的结论(Kim等2004a)是成问题的: (1)他们观测的生物质干重仅仅是地上部的干重, 如果包括地下根系的干重, 结果可能会不一样; (2)红、蓝和绿三色灯下生长的莴苣地上部的干重大于冷白荧光灯下生长的植株很可能是这三色灯含的绿光(24%)远少于冷白荧光灯(51%)的结果, 即冷白荧光灯的绿光抑制作用大于三色灯的结果; (3)红蓝组合光下生长的植株光合速率明显高于绿光下生长的植株的结果支持前面的推测。

绿光效应通常与红、蓝光效应相对立。绿光可以逆转蓝光促进的气孔开放(Frechilla等1999)。然而, 用绿色激光器处理种子却可以使萝卜和胡萝卜长至对照的2倍大(Sommer和Franke 2006)。一个暗淡的绿光脉冲可以使黑暗中生长的幼苗加速伸长, 即促进茎伸长(Folta 2004)。用来自LED光源的单个绿光(525 nm±16 nm)脉冲(11.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 9 s)处理拟南芥白化苗, 导致质体转录物的减少和茎生长速率的增高(Dhingra等2006)。

Folta和Maruhnich (2007)根据过去50多年植物光生物学研究资料, 讨论了绿光在植物发育、开花、气孔开放、茎生长、叶绿体基因表达和植物成长状况调节上的作用, 认为绿光感知系统与红、蓝光传感器和谐地调节植物的生长发育。需要注意, 在这篇评论中, 绿光(500~600 nm)被扩展为包括光谱的黄色部分(580~600 nm)。

1.1.4 黄光

黄光(580~600 nm)抑制莴苣生长。用叶绿素含量和干重分别对不同比例红、远红、蓝、紫外

表1 红光背景下补充蓝光对小麦光合速率及种子产量的影响

Table 1 Effects of supplementing blue light on the photosynthetic rate and seed yield in wheat under red light

光源	光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$			产量/籽粒数·株 ⁻¹
	种植后15 d	种植后25 d	种植后40 d	
白光	8.4 ^a	9.3 ^a	7.5 ^a	23.8 ^a
红+蓝(10%)	8.3 ^a	6.7 ^b	6.7 ^a	22.3 ^{ab}
红+蓝(1%)	5.3 ^b	5.1 ^c	5.0 ^{ab}	12.8 ^{ab}
红光	3.8 ^c	2.9 ^d	3.2 ^b	11.5 ^b

小麦生长在350 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 总光强下; 同列数字后不同小写字母表示差异达到显著水平。根据Goins等(1997)的资料制表。

和黄光作图结果表明,只有黄光(580~600 nm)可以解释高压钠灯和金属卤灯两种灯生长效应的差异,即黄光抑制生长(Dougher和Bugbee 2001b)。并且,黄光(峰值在595 nm)对黄瓜的生长抑制强于绿光(峰值在520 nm)(Al-Wakeel和Hamed 1996)。

一些关于黄/绿光效应相互矛盾的结论,可能是由于那些研究中所用光波长范围不一致。并且,由于一些研究者把500~600 nm的光都归类为绿光,所以关于黄光(580~600 nm)对植物生长发育影响的文献很少(Dougher和Bugbee 2001b)。

1.1.5 紫外辐射

紫外辐射减少植物叶面积、抑制下胚轴伸长、降低光合作用和生产力,使植物易受病原体攻击,但是可以诱导类黄酮合成及防御机制(Rajapakse和Shahak 2007)。UV-B可以降低抗坏血酸和 β -胡萝卜素的含量,但可以有效地促进花色苷合成。UV-B辐射导致矮小的植物表型、小而厚的叶片、短叶柄、增加腋生的分枝以及根/冠比的变化(Ballare等2011)。

对温室内生长的来自中国、印度、菲律宾、尼泊尔、泰国、越南和斯里兰卡7个不同地区16个水稻栽培种的考察结果表明,补加UV-B导致总生物量数量增加的有4个栽培种(其中达到显著水平的仅1个,来自斯里兰卡),减少的有12个栽培种(其中达到显著水平的6个);那些对UV-B敏感的栽培种叶面积和分蘖数都明显减少;叶绿素含量增加的有6个栽培种(其中达到显著水平的2个);叶片光合速率明显降低的有5个栽培种,而明显提高的有1个栽培种(它的总生物量数量也明显增加)(Teramura等1991)。

UV-B/PAR的比例是植物对UV-B响应的一个重要的决定因素。例如,UV-B和PAR共同影响薄荷的形态和油产量,高质量油的生产需要高水平的未经过滤的自然光(Behn等2010)。

需要指出,UV-B影响的实验室研究,虽然在鉴定转录因子和另一些分子的、生理的因素上是有作用的,但是由于使用较高的UV-B水平、没有UV-A相伴随和往往很低的背景PAR(Xu和Sullivan 2010),所得结果通常不能机械地外推到自然环境中去。田间研究通常利用UV灯提高或用滤器降低UV-B水平。

关于UV-B和植物的关系,可以参阅有关的综述文章和书籍(Lumsden 1997; Jansen等1998; Frohnmeyer和Staiger 2003)。

1.2 不同波段光效应的比较

对于光质的植物生物学效应,许多研究比较了2个或多个不同波段的光对光合作用和生长发育的影响。

1.2.1 红与蓝两种光比较

在引起气孔开放上,蓝光的效能几乎是红光的10倍(Sharkey和Raschke 1981)。与红光相比,蓝光下生长的小球藻单位时间的干重生产力强,可溶性蛋白含量高,以单位干重计的叶绿素含量少,但是细胞色素 f 浓度高,以每分子叶绿素计的光合速率高(Wilhelm等1985)。

与蓝光、白光下生长的植物相比,红光下生长的植物叶绿素含量(以叶面积计)少,但以单位叶绿素计的光系统II(photosystem II, PSII)反应中心、细胞色素 f 和耦联因子活性水平高,以单位叶面积计的 CO_2 同化速率低,而以单位叶绿素计的 CO_2 同化速率高(Leong等1985)。

蓝光下生长的白桦树组织培养苗叶绿素含量和以单位叶面积计的光合速率最高,而红光下生长的树苗的这些指标最小(Sæbø等1995)。在相同光强下生长并于相同光强白光下测定的大麦苗叶片光合速率,都是蓝光(400~700 nm,峰大约470 nm)下生长的明显高于红光(600~700 nm,峰大约670 nm)下生长的植株(Bukhov等1999)。这可能部分是因为该研究中所谓的“蓝光”的光谱范围较宽(包括红光)而更适合光合机构正常生长发育的缘故。

蓝光下生长的番茄、莴苣和菊植株干重小于红光下的植株(Mortensen和Strømme 1987)。然而,蓝光促进小萝卜贮存器官发育(胚轴膨大),而红光有利于叶柄和茎生长,但是延迟块根形成,减少块根重量;蓝光下生长的植株块根、叶片和整株干重都高于红光下生长的植株(Kara等1997)。

从上述有限的资料可以看出,蓝光似乎比红光更有利于高光合能力的形成,但是由于叶面积的减少,这种光合能力优势未必导致更多的干物质积累。然而,最近一项用LED光源和芹菜所作的研究表明,在相同的光合有效的光子通量密

度(photosynthetic photon flux density, PPF)下, 与白色背景光相比, 增加红光比例显著提高净光合速率、总糖含量和植株干重, 但是显著降低蛋白质含量, 而增加蓝光比例结果则恰恰相反, 显著降低净光合速率、总糖含量和植株干重, 但是显著提高蛋白质含量(宁宇等2015)。

1.2.2 多种光相比较

在不同颜色荧光灯下生长的番茄苗干重大小顺序是: 蓝光(410~480 nm)>桃红光(580~660 nm)>红光(630~700 nm)>金黄光(550~620 nm)>绿光(510~570 nm); 光使用效率(弱光下干重积累量随光强增加而直线性增加的直线斜率)大小顺序是: 红+蓝>蓝>红>暖白>绿荧光灯下生长的番茄苗(Went 1957)。

用红光LED (660 nm)、红光LED+蓝荧光灯(350~550 nm)、红光LED+远红光(735 nm)和广谱的金属卤灯4种不同光源在相同光强(大约 $300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)光下培养胡椒的结果表明, 红光LED下生长的植株干重和叶面积都明显低于含有蓝光光源下生长的植株。因此, 与蓝光适当组合的红光LED适用于控制环境例如空间植物培养系统(Brown等1995)。

在相同光强、不同光质光下生长的黄瓜叶片光合放氧速率高低顺序为红光>白光>蓝光(储钟稀等1999)。

不同LEDs光源与白荧光灯的比较结果表明, 在红蓝组合光(RB) LEDs下生长的菊花叶片净光合速率最高, 白光(W)下生长的次之, 蓝光(B)和蓝光+远红光(BFR)下生长的最低; W和RB下生长的植株干重和叶面积最大, 而BFR下生长的植株最小; R和RFR (红光+远红光)下生长的植株茎最长, 但最脆弱; RB和W下生长的植株地上部最大(Kim等2004b)。

在相同光强和不同光质(蓝、绿、黄、红和白光, 光谱范围分别为360~500、500~600、520~620、600~680和400~700 nm)灯下生长的番茄光合、生长与果实产量明显不同: 红光下生长的植株光合速率、叶绿素含量、糖含量和单株干重最高; 绿光下生长的植株光合速率、单株干重和果实产量最低; 蓝光下生长的植株光合速率、单株干重和果实产量以及茎粗、叶面积、根系活

力、糖含量、蛋白含量都高于白光下生长的植株(蒲高斌等2005)。

与相同强度(PPFD为 $350 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)白光下生长的黄瓜相比, 在来自LED的紫(395 nm)、蓝(453 nm)、绿(523 nm)、黄(595 nm)和红(629 nm)等单色光下生长的植株干重、净光合速率、PSII电子传递的量子效率和叶绿素含量都减少, 绿、黄和红光下生长的植株减少更明显。但是, 紫光和蓝光下生长的植株气孔导度、Rubisco初始与总活性、光合关键基因的转录水平、总可溶性糖和蔗糖、淀粉含量以及叶绿素a/b比都高于白光下生长的植株, 而绿、黄和红光下生长的植株这些参数都降低(Wang等2009)。

在光强相同(PPFD为 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)而波长不同的几种光下生长的红叶莴苣植株总干重大小顺序为蓝光(470 nm)>蓝光+红光(660 nm)>红光>白光, 而总叶绿素含量大小顺序则为白光>红光>蓝光+红光>蓝光, 但是蓝光有利于根系生长, 促进花色素苷积累和抗氧化活性(Johkan等2010)。

通过在太阳光下覆盖不同颜色聚乙烯树脂膜(透光率68%~72%)获得白、红(600~720 nm)、黄(540~630 nm)、蓝(450~500 nm)和紫(400~470 nm)色光。与白膜下生长的烟草相比, 红膜和蓝膜下生长的烟草叶片较厚, 比叶面积较小, 叶绿素a/b、 P_n (净光合速率)、 F_v/F_m (PSII最大光化学效率)、 Φ_{PSII} (PSII实际光化学效率)、饱和光强和 CO_2 饱和浓度均比较高, 而紫色膜下仅 P_n 和 F_v/F_m 较白膜下生长的烟草高; 黄膜下生长的烟草叶片较薄, 上述参数均较低, 表明红、蓝和紫光因促进光合而促进生长, 而黄光则对光合和生长具有抑制作用(柯学等2011)。

在光强相同而波长不同的光(分别来自发出不同颜色光的荧光灯)下生长的霍山石斛试管苗叶片的叶绿素含量、 P_n 、 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 值大小顺序为红光(600~700 nm)>蓝光(410~540 nm)>白光(410~690 nm)>黄光(520~650 nm)。与白光相比, 红光和蓝光促进光合作用, 以红光最佳, 而黄光抑制光合作用。叶绿素a/b比值红光下最小, 而蓝光下最大; 红光下植株干重最大, 而叶面积最小; 蓝光下植株最矮、茎最粗; 黄光下植株最高, 干重和茎粗均最小(李玲等2014)。

上述诸多研究所用的光源种类、植物种类和实验条件,特别是光质波长范围以及考察的生长发育指标等多有不同,难以严格相互比较,似乎有如下总趋势:在多种波段光相互比较时,最有利的是比例合适的红蓝组合光,其次是白光,最合适的是黄光、绿光。然而,也有研究结果表明白光下的几种植物生长最好。在同样光强($300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下菠菜、小萝卜和莴苣生长21 d后,在白光(冷白荧光灯)下生长的植株叶片光合速率、气孔导度和植株总干重都高于红光(LED)、红光(LED)+蓝光(荧光灯, 10%蓝光)下生长的植株,好像红光补充蓝光还不足以实现最大生长(Yorio等2001)。看来,比例合适的红蓝组合光 and 全光谱的白光到底哪个更有利于植物的光合作用和生长发育,还值得深入研究。此外,红光与蓝光相比,到底哪个更有利于植物光合与生长,也值得进一步探讨。

光质除了影响植物的生长发育和形态结构以外,还对植物的多种化学成分含量有明显的影 响。例如,蓝色荧光灯或蓝色荧光灯+红色荧光灯下生长的莴苣营养物质抗坏血酸含量高于而有害物质硝酸盐含量低于白色荧光灯下生长的莴苣,但是前者的产量比后者低30%~40%。并且,光质对作物生产力和品质的影响因物种不同而异。因此提出控制光质可以改变作物生产力和商用作物的营养品质(Ohashi-Kaneko等2007)。此外,红光与蓝光比远红光、绿光有利于羽衣甘蓝积累次生代谢物质芥子油苷(glucosinolates, 十字花科植物中一组含硫的糖苷,最大积累在640 nm)和类胡萝卜素(最大积累在440 nm)。饮食中的这些物质有利于降低人体罹患癌症的风险(Lefsrud等2008)。与单纯的红、蓝光相比,红蓝组合光和白光有利于提高豌豆苗的营养品质(刘文科等2012a)。

1.3 光合作用的作用光谱(action spectra for photosynthesis)

在考察植物对辐射波长(在可见光范围内可以称为光质)变化的响应时,往往涉及所谓的“植物响应曲线”或“相对量子效率曲线”。其实,描述这种曲线的更确切的术语是“光合作用的作用光谱”。这种曲线或图谱有如下3种不同的表达形式。

1.3.1 干重-波长图谱(横轴为波长,纵轴为植株干重)

早在1957年,就有学者在出版的书籍中展示

了这种图谱,展示的是不同波段上高度不同的柱(番茄植株干重),而不是连续的曲线:柱形高度依次为蓝光(410~490 nm)>粉红光(580~670 nm)>红光(630~700 nm)>金黄光(550~620 nm)>绿光(510~570 nm) (Went 1957)。该研究所用不同波段的光来自不同颜色的荧光灯,不同光质之间波长多有重叠,即单色性比较差。由于植株干重90%以上来自光合作用,所以它实际上也是一种光合作用的作用光谱。这种图谱虽然简单,但是它能够说明不同波段光影响植物生长发育的总结果。

1.3.2 光合速率-波长图谱(横轴为波长,纵轴为光合速率)

菜豆叶片光合作用的作用光谱(图1)有如下3个特征:(1)光合速率在红光区(580~680 nm)和蓝光区(425~450 nm)分别有一个高峰,基本上与叶片对这两个区域光的强吸收相一致,蓝峰明显低于红峰,两峰之间有一低谷(450~580 nm);(2)光合速率在远红光区(>680 nm)急剧降低;(3)光合速率在蓝峰(437 nm)以后随波长变短迅速降低,但是在400 nm处还远高于700 nm处(Balegh和Biddulph 1970)。后来,在分属17个科的33种高等植物(其中草本植物和乔木分别为26和7种)观测到大体类似的结果(Inada 1976):在蓝光、红光波段各有一高峰,而在绿光波段有一低谷。当纵轴以单位入射的能量表示光合速率时,蓝光峰明显低于红光峰,

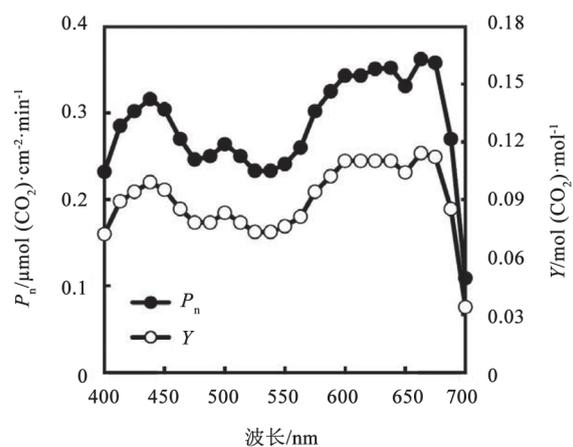


图1 菜豆叶片光合作用的作用光谱

Fig.1 The photosynthetic action spectra of the bean plant

P_n 和 Y 分别代表净光合速率和光合量子效率,在光子通量密度为 $19.8 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光下测定并计算得到。根据Balegh和Biddulph (1970)资料绘制。

这是由于蓝光量子所含能量远高于红光量子的缘故; 当纵轴以单位入射的量子表示光合速率时, 则两个峰高大体上相同; 当纵轴以量子效率(按吸收的量子数计算)表示时, 蓝光峰也低于红光峰, 这可能与叶片中非光合色素花色素苷等对蓝光的较多吸收有关。

从图1可以看出, 在弱光(光合速率随光强增大而直线地增高)下观测的净光合速率-波长曲线图形与光合量子效率-波长曲线的图形基本上是一致的。这是因为, 量子效率值都是从 P_n/PFD 比值直接计算得来的。

1.3.3 量子效率-波长图谱(横轴为波长, 纵轴为光合量子效率)

早在1943年, 美国学者Emerson和Lewis就用减压法观测了小球藻(*Chlorella*)光合作用放氧量子效率对光波长的依赖, 发现在580~685 nm光下量子效率基本恒定, 大约为 $0.09 \text{ mol (O}_2\text{)} \cdot \text{mol}^{-1}$ (光量子); 在685~730 nm光下量子效率随波长增大而急剧下降, 于730 nm光下接近0; 在580~490 nm光下量子效率随波长缩短逐步降低, 于485 nm光下为 $0.065 \text{ mol (O}_2\text{)} \cdot \text{mol}^{-1}$ (光量子); 在490~400 nm光下量子效率随波长缩短又逐步增高, 于400 nm光下为 $0.08 \text{ mol (O}_2\text{)} \cdot \text{mol}^{-1}$ (光量子)。在685~730 nm光下量子效率随波长增大而急剧下降是因为红外辐射量子的能量水平太低, 不足以激发叶绿素分子引起光化学反应, 而在580~490 nm光下量子效率随波长缩短逐步降低很可能是由于非叶绿素色素如胡萝卜素吸收的光能传递效率低。后来其他学者(McCree 1972; Sager等1982; Evance 1987)用高等植物也观测得到大同小异的曲线。

红光(600 nm)下光呼吸被高 CO_2 或低 O_2 浓度抑制时的最大量子效率为 $0.111 \text{ mol (O}_2\text{)} \cdot \text{mol}^{-1}$ (光量子), 而在不同种类灯和太阳的白色光下测定的量子效率仅为红光下最大值的80%左右(Evance 1987)。白光下光合量子效率低的原因, 除了白光中黄、绿光的不良影响外, 其中蓝光导致光合量子效率低的可能原因是表皮细胞吸收的400~450 nm的光不能用于光合作用和与PSII相联系的叶绿素 b 大量吸收390~500 nm的光(photosystem I, PSI吸收少)导致2个光系统(PSII和PSI)之间光吸收以及光化学反应的不平衡。虽然类囊体膜的状态转换

可以平衡PSII和PSI之间光吸收及光激发的不平衡(许大全2013; Xu等2015), 可是由于测定量子效率时每个资料点所用时间很短, 状态转换还来不及使这种不平衡重新达到平衡。

2 光质效应的生物化学机制

不同波段的光引起不同生物学效应的机制是相互不同的, 所以不得不分别加以叙述。然而, 由于研究资料的不足, 人们对这些机制的认识还是不清楚的, 大多只是鉴定了涉及的光受体。在植物的光形态建成过程中, 蓝光、红光和远红光发挥关键的作用。作为光受体的光敏素、隐花素和向光素捕捉这些光信号, 然后经过信号转导引起植物生长发育变化。若想深刻而全面地认识其中的分子机制, 明了植物接收光信息后从信号转导到生化、生理和形态响应过程中一系列事件的确切顺序, 还有许多研究工作要做。

2.1 红光

由于植物的基本光合作用色素叶绿素主要吸收、转化红光和蓝光, 红光和蓝光是光合作用的基本能源。同时, 红光/远红光(R/FR)是植物生长发育的调节者。植物的光形态建成基本上由吸收R/FR的光敏素和吸收蓝光/UV-A的隐花素控制(Batschauer 1999; Quail 2002)。早在1930年代光敏素就被发现, 可是到1950年代末它才被部分纯化、命名, 是迄今被研究最多的一种光受体。拟南芥有5个光敏素基因, 编码PhyA~E五个脱辅基蛋白。这些蛋白各以共价的硫酯键结合一分子载色体——植物后胆色素(phytochromobilin)。天然光敏素分子质量约为120 kDa。高等植物的光敏素晶体结构还没有被解析。它的细胞内定位依赖不同的光质, 失活型 P_r 位于细胞溶质, 而活化型 P_{fr} 被输入细胞核, 这是光敏素信号转导的必要步骤(Hiltbrunner等2007)。它能够吸收300~800 nm的辐射, 其最大敏感性在辐射谱的红光区(600~700 nm, 吸收峰665 nm)和远红光区(700~800 nm, 吸收峰730 nm)。 P_r 吸收红光后转化为活化的 P_{fr} , P_{fr} 吸收远红光后转化为失活的 P_r 。细胞内 $P_{fr}/(P_r+P_{fr})$ 比值控制光形态建成响应。环境中高R/FR比例使该比值增高, 饱和红光使它达到最大值0.85 (Rajapakse和Shahak 2007)。红光抑制植物节间伸长, 增加侧枝和分蘖, 阻止黑暗引起的叶片脱落, 延迟开花, 增

加叶绿素、类胡萝卜素和花色素苷形成, 而远红光则消除这些红光效应。红光、远红光的这些正、负效应都是受光敏素调节的。

PSII优先吸收红光(波长<700 nm, 例如640 nm), 而PSI优先吸收远红光(波长>700 nm, 例如720 nm)。将豌豆植株从PSI优先吸收的光下转移到PSII优先吸收的光下20 h后, 叶绿体内PSII/PSI比例从原来的2.5降低到1.25; 相反, 从PSII优先吸收的光下转移到PSI优先吸收的光下30 h后, 叶绿体内PSII/PSI比例从原来的1.25提升到2.2 (Kim等1993)。有趣的是, 缺乏叶绿素*b*的大麦突变体对这种光质转换不响应, 表明光合辅助色素是光质转换的感知分子。在荧光灯的白光(360~720 nm, 主峰在580 nm)下用LED补红光(660 nm±20 nm)而保持总光强基本不变的条件下生长的豌豆叶片的PSII光化学效率(F_v/F_m 、 q_p 和 Φ_{PSII})提高, 非光化学猝灭(non-photochemistry quenching, NPQ)降低, 寡聚体/单体比例提高, 表明补充红光、改善光谱组成可以提高光合机构的光能利用效率(Topchiy等2005)。

在密集的冠层下和高密度群体中生长的植物感知R/FR比例的减少, 表现避阴综合症: 茎伸长、加速开花。在这个过程中, 5种光敏素中的PhyB所起的作用最大。Cerdan和Chory (2003)鉴定了一个在引起开花的PhyB信号转导途径中起作用的核蛋白, 在PhyB下游调节开花基因座的表达, 为调节开花的光质途径的存在提供了证据。

与红光或白光下生长的玉米相比, 红光+远红光下生长的玉米叶肉细胞和维管束鞘细胞中PSI反应中心蛋白的形成被抑制, 而PSII反应中心的形成被加强(Glick等1985; Eskins等1985)。在白色荧光灯(12 h)补加远红光(700~740 nm, 短期: 光期结束后15 min; 长期: 整个光期)条件下生长的豌豆苗与对照有明显差异: 短期远红光处理导致光敏素调节, 植株节间增长, 小叶面积减少, 单位叶面积叶绿素含量增加, 以单位叶绿素计的叶绿体主要组分Rubisco、ATP合酶、细胞色素*b/f*(cytochrome *b/f*, Cyt *b/f*)和PSII含量以及光合能力不变。长期远红光处理不涉及光敏素效应, 但是因明显增加以单位叶绿素计的上述叶绿体主要组分含量而明显提高以单位叶绿素和单位叶面积表示的光合能

力。因此提出, 两个光系统本身, 而不是光敏素, 是远红光的优势传感器, 调节叶绿体组分的化学计量, 从而改变光合能力(Chow等1990)。

2.2 蓝光

蓝光抑制下胚轴伸长, 控制向光性、气孔开放、叶绿体运动和分蘖。蓝光引导植物器官定位、细胞器定位和与捕光相联系的基因表达(Spalding和Folta 2005)。这些响应由感知蓝光的Phot和Cry介导。

Phot是调节植物运动的光受体。拟南芥含有Phot1和Phot2, 都参与调节胚轴的向光性运动和气孔开放的蓝光响应。在对叶绿体运动的调节中, 两者都参与弱光下的叶绿体积累(accumulation)光运动, 而强光下的叶绿体避(avoidance)光运动却完全由Phot2控制。另外, 向光素还与子叶扩展、叶片扩展等伸展生长控制相联系。向光素是一种黄素蛋白, 它包括两部分: N-端的光传感区和C-端的丝氨酸/苏氨酸激酶区。N-端的光传感区有大约110个氨基酸残基的重复区域, 因受外界光、氧和电压调节而得名LOV1和LOV2。每个LOV区都结合1分子黄素单核苷酸(flavin mononucleotide, FMN), 成为可以调节的光开关。这些区域可以在活化型(LOV₃₉₀)和失活型(LOV₄₄₇)之间循环。在对弱、中强度蓝光的响应中, 通过与14-3-3蛋白的结合, Phot1磷酸化开始蓝光的信号转导。并且, 向光素的活化导致细胞溶质中Ca²⁺浓度增高。人们现在对向光素光活化下游发生的信息传导事件还知之不多(Christie 2007)。

Cry是UV-A和蓝光下运转的光受体。它存在于植物、细菌、真菌、动物和人类等所有的生物体, 几乎调节植物生长和分化的一切过程。自1993年被发现以来, 被广泛研究。其蛋白质的氨基酸序列类似脱氧核糖核酸(deoxyribonucleic acid, DNA)修复酶——DNA光裂合酶, 并且具有同样的载体, 但是没有该酶活性。植物具有不止一种隐花素。植物隐花素分子中的载体黄素腺嘌呤二核苷酸(flavin adenine dinucleotide, FAD)与蛋白以1:1的比例非共价结合, 其晶体结构已被成功解析。蓝光可以引起其分子磷酸化, 并影响其活性和稳定性。光引起的植物隐花素分子内电子向FAD的传递和构象变化是开始信号转导的原初事

件。在向光性和气孔开放上隐花素也发挥作用。隐花素是蓝光下参与基因表达调节的主要光受体。隐花素通过抑制生长素和赤霉素等途径影响激素生物合成和信号转导(Batschauer等2007)。

红蓝组合光中合适的蓝光比例有利于高光合能力的形成(Bukhov等1992)。在红(660 nm)蓝(470 nm) LEDs组合光下生长的水稻叶片光合速率高于单一红光下生长的叶片(Matsuda等2004)。红蓝组合光下生长的2个水稻栽培种的生物质数量高于单一红光下生长的植株。这种生长的加强是由于净同化速率的增高, 而高净同化速率是与高叶片氮、叶绿素和Rubisco含量相联系的(Ohashi-Kaneiko等2006)。单一红光下生长的黄瓜叶片光合功能失常, 主要特征是碳同化的量子效率降低; 红蓝组合光中含7%蓝光就足以防止光合功能失常; 叶片光合能力随着蓝光比例从0到50%增加而增高, 光合能力增高与以单位叶面积计的叶质量、氮含量、叶绿素含量和气孔导度的增加相联系, 而蓝光超过50%后光合能力降低(Hogewoning等2010)。

蓝光调节多种绿藻叶绿素生物合成的最初步骤。蓝光促进而红光抑制PSII反应中心复合体的核心蛋白D1 (Q_B)蛋白的从头合成(Richter和Wessel 1985)。当弱白光(400~700 nm)下生长的菜豆被转移到蓝光(<500 nm 68%, 峰440 nm)下以后, Rubisco小亚基表达明显增加, 而转移到对推动光合作用同样有效且同样光强的红光(>500 nm, 峰600 nm, 无蓝光)下以后却没有这样的效果, 表明光合色素吸收的光不介导这种效应(Sawbridge等1994)。

白光下生长的伞藻被转移到红光下3周后光合活性(O_2 释放和 CO_2 固定)降低20%, 再转移到蓝光下3~5 d后光合活性完全恢复到原来水平。PSII核心天线CP43和CP47量变化的动力学与光合活性相类似。因此猜想蓝光缺乏(即红光下生长)会伤害PSII天线功能, 而蓝光则有恢复作用。也就是长期红光处理后这些核心天线(可能还有CP29)的缺乏导致外周天线与反应中心的解耦联(Schmid等1990)。

蓝光可以直接和间接地改变一些酶活性。蓝光的直接作用是因为一些酶以吸收蓝光的FMN或FAD为辅基, 这些辅基吸收蓝光导致酶活化(例如硝酸还原酶)或失活[例如乙醇酸氧化酶和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(nicotinamide adenine dinucleotide,

NAD)-苹果酸脱氢酶](Thomas 1981)。蓝光的间接作用是促进酶合成, 例如光合碳同化关键酶Rubisco、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC)和磷酸甘油醛脱氢酶以及硝酸还原酶等(Poyarkova等1973)。蓝光不仅活化碳水化合物降解、光合碳同化和光呼吸以及叶绿素合成途径中许多种酶, 而且诱导Rubisco (Hundrieser和Richter 1982; Roscher和Zetsche 1986)、尿苷二磷酸葡萄糖(uridine diphosphate glucose, UDPG)-焦磷酸化酶和PEPC (Kamiya和Miyachi 1975)等的合成, 增强Rubisco和依赖烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADP)的磷酸甘油醛脱氢酶能力(Conradt和Ruyters 1980)。与相同强度红光下生长的绿藻相比, 蓝光下生长的同种绿藻叶绿素含量增加, 而叶绿素a/b比降低(表明叶绿素b合成增强); PSII反应中心和捕光复合体增加, 而PSI反应中心和捕光复合体减少(Hunbeck等1984)。

植物叶细胞内叶绿体重排运动的最大活性发生在波长为450~480 nm的蓝光下, 作用光谱的主峰通常在450 nm, 并且在近紫外区大约360 nm有一个次高峰。这种叶绿体运动以黄素为蓝光受体色素, 光激发使其还原, 而其重新氧化导致电子经过细胞色素传递给氧分子(Zurzycki 1980)。利用拟南芥突变体已经鉴定了专门介导蓝光响应的4个光受体: 隐花素Cry1、Cry2和向光素Phot1、Phot2。

在诱导气孔开放上, 蓝光和红光具有协同作用, 红光通过光合作用经由两条途径引起气孔开放, 一是保卫细胞光合作用产生的ATP满足 K^+ 流入保卫细胞时对ATP的需要, 二是叶肉细胞光合作用降低气孔下腔内 CO_2 浓度, 减轻 CO_2 对气孔开放的抑制作用; 蓝光则活化PEPC, 加强气孔开放所需要的苹果酸的合成, 从而加速气孔开放(Ogawa 1980)。保卫细胞和胚芽鞘叶绿体对蓝光响应的作用光谱与依赖蓝光的气孔开放和胚芽鞘向光性的作用光谱密切一致(主、次峰都分别在450 nm和470 nm), 并且与玉米黄质(zeaxanthin)的吸收光谱相匹配的实验结果表明, 玉米黄质是保卫细胞和胚芽鞘的蓝光受体(Quinones等1996)。在控制气孔开放和花色素苷生物合成上蓝光受体与光敏素系统相互协调。

双突变体*phot1phot2*气孔对蓝光不响应, 尽管单突变体的表型正常, 证明Phot1和Phot2作为丰富的蓝光受体介导气孔开放(Kinoshita等2001)。拟南芥至少有4个独立的蓝光活化的信号转导途径, 涉及蓝光受体隐花素Cry1、Cry2和Phot1及以玉米黄质为载色体诱导气孔开放的蓝光受体(Lasceve等1999)。

在红色背景光下低强度蓝光可以引起生理节律的相变。植物已经演化出测知日长或光周期的能力, 以便根据预测的季节变化调整发育。测定日长需要整合始于专门光受体分辨光/暗的节律系统提供时间信息。拟南芥的这种整合发生在转录活化因子, 这个因子加速长日条件下的开花过程。以该因子的mRNA水平的节律控制和该因子功能的光调节构成植物开花时间日长调节的分子基础(Yanovsky和Kay 2002)。拟南芥的蓝光受体Cry2主要参与控制开花时间和光形态建成。番茄Cry2基因的过表达导致高色素含量表型, 叶片花色素苷和叶绿素以及果实类黄酮含量增加, 开花延迟, 而病毒诱导的该基因沉默则逆转这些效应(Giliberto等2005)。

2.3 紫外辐射

长时间暴露于紫外辐射之下会引起遗传物质的不可逆破坏(Jagger 1985)。在到达地球生物圈的所有太阳辐射中, UV-B量子具有最高能量水平, 可以直接促使DNA、蛋白质和脂分子发生光修饰。DNA吸收UV-B导致环丁烷嘧啶二聚体(cyclobutane pyrimidine dimer, CPD)等的形成(Britt 2004)。这些产物阻断DNA和RNA聚合酶沿着DNA分子链前行, 结果抑制复制和转录以至于生长。例如, 在温室条件下, UV介导的CPD积累的增加伴随叶片扩展的抑制(Giordano等2004)。CPD光裂合酶可以通过其载色体吸收蓝光或UV-A有效地修复这种DNA破坏。光能还用于推动电子传递和打开DNA二聚体的共价键。并且, 这种酶的表达也是依赖光的(Britt 2004)。过表达CPD光裂合酶的拟南芥暴露于UV时, 积累的CPD明显减少, 并且更抗UV (Kaiser等2009)。

Teramura和Sullivan (1994)将UV-B对陆生植物光合作用和生长的影响分为直接的原初影响(降低PSII反应中心活性、Rubisco活性和D1周转速

率)、次级影响[降低CO₂同化和二磷酸核酮糖(ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)再生]和间接影响(叶片增厚、表面腊质增加, 光合色素减少, 冠层形态改变等)。UV-B降低气孔导度, 抑制PSII光化学反应, 减少Rubisco和景天庚酮糖二磷酸酯酶(sedoheptulose-1,7-bisphosphate phosphatase, SBPase)含量。气孔导度的降低不足以解释CO₂同化的更大降低。在暴露于高水平UV-B下时, 叶片中决定CO₂同化降低的主要因素是Rubisco和SBPase以及另一些C₃碳还原循环酶的损失(Allen等1998)。然而, 也有研究表明, 紫外辐射可以引起气孔开放, 其作用的峰值大约在280 nm, 在饱和红光(650 nm)下施加280 nm辐射可以增加气孔开放, 表明两种光的作用通过不同的光受体; 而在饱和蓝光(459 nm)下施加280 nm辐射不能增加气孔开放, 表明两种辐射激发同一种光受体。因此猜想紫外辐射的气孔开放效应是通过蓝光受体, 而不是通过光合作用实现的(Eisinger等2000)。在提高UV-B水平的5年田间试验中, 4种阔叶树叶片的净光合速率和羧化效率明显下降, 同时胞间CO₂浓度明显提高, 而F_v/F_m和最大电子传递速率以及光合量子效率没有明显变化(Keiller和Holmes 2001)。这些结果表明, 光合速率的降低主要是由于Rubisco受到伤害。除了对叶片光合作用的直接影响外, UV-B还通过改变发育间接影响光合功能。特别是在幼苗发育的早期对UV-B特别敏感。UV-B通过减小叶片大小而不是减少叶片数降低植物的总叶面积, 表明发育中的叶细胞分裂和/或细胞扩展被抑制。

根据一个UV-B感知和信号转导工作模型, 主要有3条不同的信号转导途径: 一是非专一的, 涉及氧化胁迫→超氧化物和/或过氧化氢→茉莉酸(jasmonic acid, JA)、乙烯; 二是致病蛋白专一的, 涉及UV-B受体→NADPH氧化酶→超氧化物→过氧化氢→水杨酸(salicylic acid, SA); 三是苯基苯乙烯酮合酶(chalcone synthase)专一的, 涉及UV-B受体→氧化氮→Ca²⁺/钙调蛋白(calmodulin, CaM)→磷酸化→转录因子, 最后都导致一些基因表达的变化(Brosche和Strid 2003)。高水平的UV-B可能通过第一条途径引起细胞破坏和氧化胁迫, 其响应类似病原体攻击和其他胁迫。低水平的UV-B可能通过后2条途径引起基因表达以致代谢变化如保

护性色素和抗氧化酶的合成等。UV-B可以引起分子、代谢、生理和形态水平的广泛响应, 涉及几百个基因表达的改变。已经有评论文章介绍了两个UV-B信号转导途径的研究进展(Jenkins 2009)。

酚类化合物类黄酮(flavonoid)在防御紫外辐射伤害上发挥重要作用。UV-B可以诱导类黄酮的积累, 不能积累类黄酮的拟南芥突变体对紫外辐射高度敏感(Lois和Buchanan 1994), 而能够积累高水平类黄酮的拟南芥突变体可以抗致死剂量的UV-B (Bieza和Lois 2001)。植物对UV-B适应的一个明显特征, 是细胞内包括类黄酮和花色苷在内的多种酚类化合物的积累。它们不仅能吸收UV, 而且能够清除活性氧, 从而防御UV (Agati和Tattini 2010)。

需要指出, 人为提高的UV-B水平和自然条件下实际的UV-B水平对植物生长发育的影响是不同的, 前者可能引起遗传物质和光合机构的破坏, 而后者则未必。过去的大部分生长室、温室和田间实验是在过高的即非现实的或不确定的UV-B水平下进行的, 所以导致高估了其对光合作用和产量的不利影响。在非常高的UV-B水平下, 可以观察到光合机构任何部分的破坏, 而在自然界UV-B水平下, 由于修复机制和防御机制(例如增加可以吸收UV-B的化合物积累)的运转, 可以大大减轻以至防止这种破坏。所以, 在田间的光合有效辐射和紫外辐射水平下很难发现植物光合作用降低或光合机构破坏(Fiscus和Booker 1995)。这个观点后来被新的、实际的田间研究所证明, 因此被广泛接受。据估计, 由于臭氧层变薄而增加的UV-B引起的作物产量损失不超过6%, 由于对UV-B的适应即抗性提高, 这种损失可能低得多(Ballare等2011)。

实际上, 人们对紫外辐射效应的认识有一个变化过程。起初认为它是植物生长发育的严重抑制、破坏因素。后来经过深入研究认为, 在实际的UV-B暴露条件下, UV引起的破坏是很罕见的事件, 如今理解UV-B是一个控制植物代谢、发育和胁迫防御过程的特殊的环境调节因子, 控制植物的形态建成、营养价值和对病虫害的抗性等, 以致影响营养关系和生态系统的功能(Jansen 2012)。

2.4 黄光

PSII破坏的太阳光作用光谱研究表明,

PSII破坏基本上与紫外辐射及黄光相联系, 这些非光合有效辐射直接激发放氧复合体中的锰离子(Takahashi等2010), 导致放氧复合体和反应中心的先后破坏(Ohnishi等2005)。

2.5 绿光

虽然绿光对植物生长的抑制作用已经被一些实验所证明, 但是其作用机制还不清楚。由于在许多有关绿光效应的早期研究中, 所谓的绿光(500~600 nm), 实际上包括黄光(580~600 nm)在内, 所以有理由推测, 那些所谓绿光对生长的抑制作用很可能只是其中黄光的作用, 而不是绿光(500~580 nm)的作用。而且, 光合辅助色素类胡萝卜素可以吸收(420~560 nm)绿光并且传递给叶绿素, 用于光合作用。所以, 绿光(500~580 nm)不大可能抑制植物生长。

另一方面, 绿光又参与生长发育的调节。缺少玉米黄质的拟南芥突变体的气孔缺乏对蓝光的响应(Frechilla等1999)。Frechilla等(2000)的研究表明, 30 s的绿光脉冲可以逆转蚕豆表皮上蓝光促进的气孔开放, 之后的一个蓝光脉冲可以恢复气孔开放; 绿光效应的峰值在540 nm; 但是绿光对红光促进的气孔开放没有影响。他们提出, 蓝/绿光调节的可逆性可以用一对内转换的玉米黄质同等型来解释。一个吸收蓝光, 一个吸收绿光, 因分别吸收蓝光和绿光而在活化态与失活态之间转换, 吸收绿光者为生理活性型。绿光的这种使玉米黄质失活从而导致气孔关闭的效应普遍存在于植物界。绿光脉冲也可以阻止紫外辐射的气孔开放效应(Eisinger等2003)。绿光导致拟南芥白化苗生长速率迅速提高, 这种响应在 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 前达到饱和。在绿光+红光+蓝光下生长的幼苗长于红光+蓝光下生长的幼苗。Cry和Phot不参与这种响应, 而Phy影响这种响应的大小和时间(Folta 2004)。一种黄素蛋白(与黄素单核苷酸结合的水通道蛋白)也可能是绿光受体(Hertel 2005)。

3 光质效应的应用

光质效应不仅在作物生产上具有广泛的实际应用价值, 而且对于新型光源LED照明系统的推广也有重要的理论参考意义。

3.1 在作物生产上的应用

周围环境中光强和光质的变化可以改变植物

特性如生长习性、叶品质和花生产以及控制病虫害危害。因此,在作物栽培中,可以用发射特定波段辐射的电照明补光系统或通过具有光谱过滤功能的温室覆盖物吸收或反射特定波长的辐射,可以在田间生产中用选择性反光的表面覆盖物改变植物小环境的光质,从而提高作物产量和产物品质。

3.1.1 人工光源补光

在现代温室作物生产中,往往使用高强度金属卤灯和高压钠灯。这些灯发射的光中富有红光、蓝光,而缺乏远红光。为了减轻这种光谱组成不平衡对植物生长的异常效应,常常用富有远红光的白炽灯补光。植物开花和种子发芽等都受光周期调节,并处于光敏素控制之下。光调节的最早商业使用是在保护地对日长敏感的开花植物。延长光周期只需要弱光。一般,在促进开花上具有低R/FR比的白炽灯比具有高R/FR比的荧光灯有效(Runklel和Heins 2003)。在自然的日光周期结束时补加荧光灯的红光可以减少西瓜苗的茎伸长,而补加白炽灯的远红光可以促进其茎伸长(Hatt-Graham和Decoteau 1997)。

3.1.2 温室覆盖滤光器材

日光温室上方充满蓝色溶液的平板式透明容器可以吸收太阳光中的红外辐射,减少热累积,从而减少通气对能量的需求。通过在生长室上方安装充满硫酸铜溶液的滤光板以提高生长光的R/FR比例和光敏素平衡值 $[P_r/(P_r+P_f)]$,使株高降低、节长变短,而叶绿素含量增高,获得株形紧凑、叶色浓绿的菊花。这种方法在番茄、矮牵牛、三色紫罗兰和小型玫瑰等10多种植物产生类似的效应(Rajapakse和Shahak 2007)。由于液体管理的困难,这种覆盖物的使用还是有限的。

日本和英国的学者研发含有吸收远红光染料色素的温室用塑料膜,并特别关注苗床作物的株高控制(Fletcher等2005)。通常,这种对光具有选择作用的塑料膜同时吸收红光(600~700 nm)和远红光(700~800 nm),由于吸收远红光更多些,结果可以提高透射光的R/FR比例,明显降低(11%~62%)其下面生长的黄瓜、西瓜、番茄、菜豆和菊花等10多种植物的株高(Rajapakse和Shahak 2007)。这种远红光吸收膜对日中性植物的开花期没有什么影响,但是可以延迟短日植物的开花期1~2 d,延迟

长日植物的开花期7~13 d (Runklel和Heins 2003; Fletcher等2005)。

温室光质调节还被用于控制温室作物的病虫害。例如,对蓝光和UV-B透射能力高的温室聚乙烯膜可以减少病菌孢子形成,从而使温室番茄灰霉病的发展慢下来。在减少白苍蝇和蚜虫等害虫数量上,能阻断380 nm以下紫外辐射的温室塑料膜比能阻断360 nm以下紫外辐射的温室塑料膜有效(Antignus等1996; Costa等2002)。这种温室塑料膜的使用可以减少化学杀虫剂的使用,有益于发展有机作物生产。

另外,由于叶绿素a和b吸收蓝光和红光(峰值分别在430 nm和660 nm),作物的光合作用和总生产力因环境中蓝光、红光的增加而加强。因此人们正在研究通过掺入能够将很少使用的UV和绿光转变为蓝光和红光的光致发光色素(它吸收UV和绿光后可以发射蓝光和红光)来增加温室里面的蓝光和红光。

3.1.3 作物上方覆盖网

作物上方覆盖网状物可以保护作物免于过量光、大风、冰雹和飞虫、飞鸟等环境灾害。黑色网常常用于遮阳,降低光强,而透明网则用于防灾,其他颜色网则可以改变作物生长的光质和光强。含有不同色素的网分别可以吸收紫外辐射、蓝光、绿光、黄光、红光和远红光,而含有散射要素的网则可以增加漫射光,利于光进入植物冠层内部。与透光率相同的黑色网相比,红、黄网促进营养生长,蓝色网使植物矮化;吸收红外和近红外辐射的灰色网抑制顶端优势,加强分枝;红网还可以提前开花期。红网的效应在于它增加红光和远红光,同时减少紫外和蓝光、绿光;蓝网的效应在于它增加蓝光,同时减少紫外和红光、远红光;黄网的效应在于它减少紫外和蓝光(Rajapakse和Shahak 2007)。这些网的效应类似于对光质具有选择性的塑料膜。

与那些需要遮光50%~80%才能生长良好的植物不同,大部分结果实作物遮阳会导致生产力降低。不过,低度(30%以下)遮阳可以改善一些作物的果实生产。与传统的黑色网或无网的果园相比,有色网对结果、果实大小、果实颜色和成熟时间等具有明显不同的影响(Shahak等2004)。红色网

可以增加桃和苹果结实(Shahak等2004), 增加莴苣等叶菜产量。

3.1.4 地面覆盖物

在培养作物的苗床, 常常使用塑料覆盖物覆盖地面以保水、抑草、保持果实清洁和促使早日结出成熟的果实。自1960年代起, 聚乙烯塑料覆盖物就被用于园艺业提高田间蔬菜作物产量与品质。黑色塑料覆盖物吸收大部分太阳辐射, 并且以热的形式把能量重新发射出去, 这种覆盖物可以在春季增高土壤温度, 并抑制杂草生长; 无色塑料覆盖物可以透过大部分太阳辐射, 增温效果好于黑色塑料覆盖物, 但是不能抑制杂草生长; 白色塑料覆盖物则可以反射大部分太阳辐射, 改善作物冠层内的光分布, 加强果实生长与着色。

在田间实验中, 使用可以反射较高FR/R比例的红色塑料覆盖物覆盖地面, 草莓单株产量和果实大小以及糖/有机酸比例、释放芳香化合物的浓度都明显高于用黑色塑料覆盖物覆盖地面的草莓(Kasperbauer等2001)。另外, 蓝色覆盖物上面生长的芜菁植株含有高浓度的芥子油苷和抗坏血酸; 地面反光覆盖物可以改善富士苹果的颜色, 增加早期果实产量; 能够反射紫外辐射的塑料覆盖物可以干扰昆虫运动, 减缓虫媒病毒病的蔓延(Summers等2004)。

3.1.5 紫外辐射的利用

近年来, 人们越来越认识到, UV-B是植物生长发育的调节者, UV-B研究的热点逐渐从对破坏的限制转变为潜在的利用(Jansen 2012)。UV-B诱导的对非生物胁迫的耐受性, 启发人们将UV-B处理作为发展可持续园艺业的一个方法。例如, UV-B处理可以增强植物对干旱(Poulson等2006)、寒冷(Chalker-Scott和Scott 2004)和热胁迫(Teklemariam和Blake 2003)的抗性。有可能通过利用近年研发的能够调控辐射环境的选择波长的包层材料, 将UV-B处理用于保护地种植或者温室植物对室外条件的预适应(Paul等2005)。

3.2 LED光源的应用

研究表明, 在冷白色荧光灯+白炽灯和LED系统(红光LED, 600~700 nm, 峰660 nm+9%蓝光, 400~500 nm, 来自蓝色荧光灯)两种光源(PPFD同

为325 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下生长的莴苣鲜重、干重和植株形态特征如叶色、叶形等都没有明显差异, 但是红光LED系统的电能转换为光能的效率是冷白色荧光灯+白炽灯系统的2倍。因此提出用LED作为植物生长的光源(Bula等1991)。

由于具有安全、质量轻、体积小、波长专一和寿命长等优点, 一些学者提出LEDs是外层空间飞行系统中培养植物用的潜在的光源(Barta等1992)。

因为在光合有效辐射PPFD相同(1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的红光(656 nm \pm 5 nm) LED灯和白光氙弧灯下观测到植物类似的光合-光响应、CO₂响应和气孔导度以及异戊二烯(ATP状况的敏感指示剂)发射, 并且在可靠性、可重复性和便携性等方面均优于传统光源, LED灯被推荐作为光合作用研究的光源(Tennessen等1994)。

上述这些早期研究展示了LED光源在植物科学基础研究、外层空间飞行系统研究和农业、园艺生产中应用的潜力和有希望的前景。目前LED光源与植物有关的产业推广主要用于植物工厂, 大批量组培育苗, 生产经济价值高的经济作物, 如稀缺水果蓝莓、花卉(兰花)和铁皮石斛等。日本、美国等偏重于植物工厂, 而荷兰、比利时等比较偏重于温室补光。国内主要用于设施农业, 生产高产值的蔬菜作物西红柿、黄瓜和生菜等。国外一些学者正在研究植物正常生长所需要的蓝光比例、补给绿光以改善植物生长、缺乏紫外辐射对植物生长的限制以及旨在改善电能使用效率的光投放方法等(Massa等2008)。最近有专门的书籍出版, 介绍LED光源及其在设施园艺上的应用(刘文科等2012b)。有学者设想, 利用LED灯发射单色光的优势, 寻找植物生长发育的最佳光质及其组合, 解析光质对植物生长发育和产量品质影响的机制, 筛选对外界多种生物或/和非生物胁迫抗性高的作物品种, 为农业生产高产、优质、抗逆和环境友好提供新的战略(杨有新等2014)。

4 结束语

从上述介绍可以看出, 众多关于光质对植物生长发育影响研究的目的和方法以及所使用的光源、植物种类等都多种多样, 多种光质的强度特别是纯度都往往不同, 尤其是1990年代以前, 人们还没有单色性好的LED光源可用, 只好用各种灯和

滤光材料,以致结果和对结果的解释及结论也不尽相同,甚至有相互矛盾之处。如今有了单色性好、电-光转换效率高和寿命长的LED光源,有可能也很有必要精细、深入地考察光质影响植物生长发育的生物学效应,并努力揭示其分子机制。

为了深入认识光质效应的分子机制,加速推广使用LED光源,至少需要首先研究解决如下重要问题: (1)到达地球表面的太阳光谱组成对植物的生长发育是不是最优的?如果不是,那么最优的光谱组成是什么? (2)比例合适的红光与蓝光组合对植物最佳的生长发育是不是足够的?如果不是,还应当增加哪种(或几种)光? (3)对于植物的光合作用和干物质积累,蓝光是否优于红光?如果是,为什么? (4)双光增益效应(Emerson等1957)是否只限于红光和远红光,红光和蓝光是否也能产生这种效应? (5)获得植物或作物最大的花、果实和种子产量的光谱组成是什么? (6)绿光(500~580 nm)是否抑制植物生长? (7)是否可以从植物的生长环境中完全删除黄光?

为了所得结果的可靠性和不同研究结果之间的可比性,实验设计与实验方法的正确、合理十分重要。比如,在研究中应当优先考察那些最重要即最能说明问题的指标或参数,例如植物的生物量总量(根、茎、叶、花、果实和种子的总干重)、种子产量和净光合速率。没有这些基本参数,观测的次要参数再多,也难以说明问题。其中,生物量总量是最基本的,在叶面积相同时,光合速率高,生物量总量也必定高,因为干物质的90%以上来自光合作用。又如,要想确切知道某一种光的生物学效应,最好的办法是用单色滤光材料从白光中滤除那种光,同时设法用中性滤光材料保持处理和对照总光强的一致,而不是在白光的基础上增加那种光。欲知自然界太阳光中UV-B对植物的影响,最好是用滤光材料滤除UV-B,而不是在太阳光的基础上增加UV-B。补加UV-B的办法,只适用于预测未来因臭氧层变薄或臭氧层空洞导致的到达地面的太阳光中UV-B增加的效应。此外,在研究中应该使用合适的测量工具与参数或指标单位。

需要强调指出,一些研究者根据光合量子效率-波长曲线(McCree 1972; Sager等1982),将光合有效辐射(PAR, 400~700 nm)的范围扩大到

360~760 nm (Barnes等1993)甚至320~780 nm (Costa和Cuello 2006),是不妥当的。对于陆生植物来说,波长短于400 nm的辐射对光合机构是有害的,而波长长于700 nm的辐射不易被光合作用所利用。尽管在观测植物对光质变化的响应时可以将所用光的波长扩展到这样的范围,但是不能因此就将光合有效辐射的定义扩展到这些范围。

几种测定光合量子通量(photosynthetic photon flux, PPF, 400~700 nm, 例如LI-COR)和效率量子通量(yield photon flux, YPF, 360~760 nm, 例如Skye)的量子传感器比较结果(Barnes等1993)表明, LI-COR传感器用于测定太阳光、冷白荧光灯和金属卤灯三种最普通的辐射源没有明显的误差。同时,为测定YPF而设计的量子传感器只适用于太阳光、白炽灯和冷白荧光灯辐射源,而用于测定金属卤灯、高压钠灯、低压钠灯和红光LED则会产生较大误差,需要使用分光辐射计测定资料计算的校正系数。

对于植物光合作用和生长发育研究来说,用量子或摩尔单位(1摩尔=1爱因斯坦)比用能量单位(瓦、尔格和焦耳等)表示光或辐射强度更合理、更方便,因为在光合作用过程中光能总是以量子为单位参与光化学反应的。如果弱光下的光合速率和光强都用同样单位($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)表示,则很容易直接计算光合量子效率,而如果用能量单位表示光强,则必须换算后才可以计算光合量子效率。另外,用能量单位表示的不同波长光的光强相同时,换算成量子单位后则不同波长的光强大为不同,因为不同波长的光子具有的能量不同,波长越短,光子的能量水平越高。当然,从事照明工程的技术人员也许对量子单位不熟悉,使用不方便。因此,为了便于不同工作领域人员使用,有必要建议有关厂家在生产LED光源产品上同时标明光强的量子单位值和能量单位值以及发射的波长范围。

参考文献

- 储钟稀,童哲,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: 867~870
- 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: 512~520
- 李玲,贾书华,金青,汪曙,蔡永萍,林毅(2014). 光对霍山石斛试管

- 苗光合特性、生长及有效成分积累的影响. 植物生理学报, 50: 989-994
- 刘文科, 杨其长, 邱志平, 赵姣姣(2012a). LED光质对豌豆苗生长、光合色素和营养品质的影响. 中国农业气象, 33: 500-504
- 刘文科, 杨其长, 魏灵灵(2012b). LED光源及其设施园艺应用. 北京: 中国农业科学技术出版社
- 宁宇, 邓惠惠, 李清明, 米庆华, 韩彬, 艾希珍(2015). 红蓝光质对芹菜碳代谢及其关键酶活性的影响. 植物生理学报, 51: 112-118
- 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: 420-425
- 许大全(2013). 光合作用学. 北京: 科学出版社
- 杨有新, 王峰, 蔡加星, 喻景权, 周艳红(2014). 光质和光敏色素在植物逆境响应中的作用研究. 园艺学报, 41: 1861-1872
- Agati G, Tattini M (2010). Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. *New Phytol*, 186: 786-793
- Allen DJ, Nogue S, Baker NR (1998). Ozone depletion and increased UV-B radiation: Is there a real threat to photosynthesis? *J Exp Bot*, 328: 1775-1788
- Al-Wakeel SAM, Hamed AA (1996). Light-quality effect on growth and some biochemical aspects of mild-stressed *Cucurbita pepo* L. *Egyptian J Bot*, 36: 217-233
- Antignus Y, Lapidot M, Mor N, Ben-Joseph R, Cohen S (1996). Ultraviolet absorbing plasticsheets protect crops from insect pests and virus diseases vectored by insects. *Environ Entomol*, 25: 919-924
- Balegh SE, Biddulph O (1970). The photosynthetic action spectrum of the bean plant. *Plant Physiol*, 46: 1-5
- Ballare CL, Caldwell MM, Flint SD, Robinson SA, Bornman JF (2011). Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochem Photobiol Sci*, 10: 226
- Barnes C, Tibbitts T, Sager J, Deitzer G, Bubenheim D, Koerner G, Bugbee B (1993). Accuracy of quantum sensors measuring yield photon flux and photosynthetic photon flux. *HortScience*, 28: 1197-1200
- Barreiro R, Guamet JJ, Beltrano J, Montaldi ER (1992). Regulation of the photosynthetic capacity of primary bean leaves by the red: far-red ratio and photosynthetic photon flux density of incident light. *Physiol Plant*, 85: 97-101
- Barta DJ, Tibbitts TW, Bula RJ, Morrow RC (1992). Evaluation of light-emitting diode characteristics for a space-based plant irradiation source. *Adv Space Res*, 12: 141-149
- Batschauer A (1999). Light perception in higher plants. *Cell Mol Life Sci*, 55: 153-165
- Batschauer A, Banerjee R, Pokorny R (2007). Cryptochromes. In: Whitelam GC, Halliday KJ (eds). *Light and Plant Development*. Singapore: Blackwell Publishing, 17-48
- Behn H, Albert A, Marx F, Noga G, Ulbrich A (2010). Ultraviolet-B and photosynthetically active radiation interactively affect yield and pattern of monoterpenes in leaves of peppermint (*Mentha x piperita* L.). *J Agric Food Chem*, 58: 7361-7367
- Bieza K, Lois R (2001). An *Arabidopsis* mutant tolerant to lethal ultraviolet-B levels shows constitutively elevated accumulation of flavonoids and other phenolics. *Plant Physiol*, 126: 1105-1115
- Britt AB (2004). Repair of DNA damage induced by solar UV. *Photosynth Res*, 81: 105-112
- Britz SJ, Sager JC (1990). Photomorphogenesis and photoassimilation in soybean and soghum grown under broad spectrum or blue-deficient light sources. *Plant Physiol*, 94: 448-454
- Brosche M, Strid Å (2003). Molecular events following perception of ultraviolet-B radiation by plants. *Physiol Plant*, 117: 1-10
- Brown CS, Schuerger AC, Sager JC (1995). Growth and photomorphogenesis of pepper plants under red light-emitting diodes with supplemental blue or far-red lighting. *J Amer Soc Hort Sci*, 120: 808-813
- Bukhov NG, Drozdova IS, Bondar VV, Mokronosov AT (1992). Blue, red and blue plus red light control of chlorophyll content and CO₂ gas exchange in barley leaves: Quantitative description of the effects of light quality and fluence rate. *Physiol Plant*, 85: 632-638
- Bukhov N, Makarova V, Bondar V, Drozdova I, Egorova E, Kotova L, Kotov A, Krendeleva T (1999). Photosynthetic apparatus in primary leaves of barley seedlings grown under blue or red light of very low photon flux densities. *Photosynth Res*, 60: 179-189
- Bula RJ, Morrow RC, Tibbitts TW, Barta DJ, Ignatius RW, Martin TS (1991). Light-emitting diodes as a radiation source for plants. *HortScience*, 26: 203-205
- Cerdan PD, Chory J (2003). Regulation of flowering time by light quality. *Nature*, 423: 881-885
- Chalker-Scott L, Scott J (2004). Elevated ultraviolet-B radiation induces cross-protection to cold in leaves of *Rhododendron* under field conditions. *Photochem Photobiol*, 79: 199-204
- Chow WS, Goodchild DJ, Miller C, Anderson JM (1990). The influence of high level of brief or prolonged supplementary far-red illumination during growth on the photosynthetic characteristics, composition and morphology of *Pisum sativum* chloroplasts. *Plant Cell Environ*, 13: 135-145
- Christie JM (2007). Phototropins and other LOV-containing proteins. In: Whitelam GC, Halliday KJ (eds). *Light and Plant Development*. Singapore: Blackwell Publishing, 49-78
- Conradt W, Ruyters G (1980). Blue light-effects on enzymes of the carbohydrate metabolism in *Chlorella*. 2. Glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase (NADP-dependent). In: Senger H (ed). *The Blue Light Syndrome*. Berlin: Springer-Verlag, 368-371
- Costa GJC, Cuello JL (2006). Using a correct Watt-based measurement of light for plant applications. In: Teixeira da Silva JA (ed). *Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology Vol IV*. London: Global Science Books, 23-29
- Costa HS, Robb KL, Wilen CA (2002). Field trials measuring the effects of ultraviolet-absorbing greenhouse plastic films on insect population. *J Econ Entomol*, 5: 113-120
- Dhingra A, Bies DH, Lehner KR, Folta KM (2006). Green light adjusts the plastid transcriptome during early photomorphogenic development. *Plant Physiol*, 142: 1256-1266
- Dougher TAO, Bugbee BG (2001a). Differences in the response of wheat, soybean and lettuce to reduced blue radiation. *Photochem Photobiol*, 73: 199-207

- Dougher TAO, Bugbee BG (2001b). Evidence for yellow light suppression of lettuce growth. *Photochem Photobiol*, 73: 208~212
- Eisinger WR, Bogomolni RA, Taiz L (2003). Interactions between a blue-green reversible photoreceptor and a separate UV-B receptor in stomatal guard cells. *Am J Bot*, 90: 1560~1566
- Eisinger W, Swartz TE, Bogomolni RA, Taiz L (2000). The ultraviolet action spectrum for stomatal opening in broad bean. *Plant Physiol*, 122: 99~106
- Emerson R, Lewis CM (1943). The dependence of quantum yield of *Chlorella* photosynthesis on wavelength of light. *Am J Bot*, 30: 165~178
- Emerson R, Chalmers RV, Cederstrand CN (1957). Some factors influencing the long wave limit of photosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA*, 43: 133~143
- Eskins K, Duysen M, Dybas L, Carthy S (1985). Light quality effects on corn chloroplast development. *Plant Physiol*, 77: 29~34
- Evance JR (1987). The dependence of quantum yield on wavelength and growth irradiance. *Aust J Plant Physiol*, 14: 69~79
- Fiscus EL, Booker FL (1995). Is increased UV-B a threat to crop photosynthesis and productivity? *Photosynth Res*, 43: 81~92
- Fletcher JM, Tasiopoulou A, Mpezamihigo M, Carew JG, Henbest RGC, Hadley P (2005). Far-red light filtering by plastic film, greenhouse-cladding materials: effects on growth and flowering in petunia and impatiens. *J Hort Sci Biotech*, 80: 303~306
- Folta KM (2004). Green light stimulates early stem elongation, antagonizing light-mediated growth inhibition. *Plant Physiol*, 135: 1407~1416
- Folta KM, Maruhnich SA (2007). Green light: a signal to slow down or stop. *J Exp Bot*, 58: 3099~3111
- Frechilla S, Talbott LD, Bogomolni RA, Zeiger E (2000). Reversal of blue light-stimulated stomatal opening by green light. *Plant Cell Physiol*, 41: 171~176
- Frechilla S, Zhu J, Talbott LD, Zeiger E (1999). Stomata from *npq1*, a zeaxanthin-less *Arabidopsis* mutant, lack a specific response to blue light. *Plant Cell Physiol*, 40: 949~954
- Frohmeyer H, Staiger D (2003). Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection. *Plant Physiol*, 133: 1420~1428
- Giliberto L, Perrotta G, Pallara P, Weller JL, Fraser PD, Bramley PM, Fiore A, Tavazza M, Giuliano G (2005). Manipulation of the blue light photoreceptor cryptochrome 2 in tomato affects vegetative development, flowering time, and fruit antioxidant content. *Plant Physiol*, 137: 199~208
- Giordano CV, Galatro A, Puntaruo S, Ballare CL (2004). The inhibitory effects of UV-B radiation (280~315 nm) on *Gunnera magellanica* growth correlate with increased DNA damage but not with oxidative damage to lipids. *Plant Cell Environ*, 27: 1415~1428
- Glick RE, McCauley SW, Melis A (1985). Effect of light quality on chloroplast-membrane organization and function in pea. *Planta*, 164: 487~494
- Goins GD, Yorio NC, Sanwo-Lewandowski MM, Brown CS (1997). Photomorphogenesis, photosynthesis, and seed yield of wheat plants grown under red-light-emitting diodes (LEDs) with and without supplemental blue lighting. *J Exp Bot*, 48: 1407~1413
- Goins GD, Yorio NC, Sanwo-Lewandowski MM, Brown CS (1998). Life cycle experiments with *Arabidopsis* grown under red light-emitting diodes (LEDs). *Life Support Biosph Sci*, 5: 143~149
- Harm W (1980). *Biological Effects of Ultraviolet Radiation*. New York: Cambridge University Press
- Hatt-Graham HA, Decoteau DR (1997). Young watermelon plant growth responses to end-of-day red and far red light are affected by direction of exposure and plant part exposed. *Sci Hortic*, 69: 41~49
- Hertel R (2005). A flavin mononucleotide-binding aquaporin in the plant plasma membrane: a candidate for photoreceptor? In: Wada M, Shimazaki K, Iino M (eds). *Light Sensing in Plants*. Tokyo: Springer-Verlag, 231~238
- Hiltbrunner A, Nagy F, Schäfer E (2007). Phytochromes. In: Whitelam GC, Halliday KJ (eds). *Light and Plant Development*. Singapore: Blackwell Publishing, 3~16
- Hogewoning SW, Trouwborst G, Maljaars H, Poorter H, van Ieperen W, Harbinson J (2010). Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. *J Exp Bot*, 61: 3107~3117
- Humbeck K, Schumann R, Senger H (1984). The influence of blue light on the formation of chlorophyll-protein complexes in *Scenedesmus*. In: Senger H (ed). *Blue Light Effects in Biological Systems*. Berlin: Springer-Verlag, 359~365
- Hundrieser J, Richter G (1982). Blue light-induced synthesis of ribulose biphosphate carboxylase in cultured plant cells. *Plant Cell Rep*, 1: 115~118
- Inada K (1976). Action spectra for photosynthesis in higher plants. *Plant Cell Physiol*, 17: 355~365
- Jagger J (1985). *Solar-UV Actions on Living Cells*. New York: Praeger Publishers
- Jansen MAK (2012). Ultraviolet-B radiation: from stressor to regulatory signal. In: Shabala S (ed). *Plant Stress Physiology*. Croydon, UK: CAB International, 266~290
- Jansen MAK, Gaba V, Greenberg BM (1998). Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends Plant Sci*, 3: 131~135
- Jenkins GI (2009). Signal transduction in responses to UV-B radiation. *Annu Rev Plant Biol*, 60: 407~431
- Johkan M, Shoji K, Goto F, Hashida S-N, Yoshihara T (2010). Blue light-emitting diode light irradiation of seedlings improves seedling quality and growth after transplanting in red leaf lettuce. *HortScience*, 45: 1809~1814
- Kaiser G, Kleiner O, Beisswenger C, Batschauer A (2009). Increased DNA repair in *Arabidopsis* plants overexpressing CPD photolase. *Planta*, 230: 505~515
- Kamiya A, Miyachi S (1975). Blue light-induced formation of phosphoenolpyruvate carboxylase in colorless *Chlorella* mutant cells. *Plant Cell Physiol*, 16: 729~736
- Kara AN, Kotov AA, Bukhov NG (1997). Specific distribution of gibberellins, cytokinins, indole-3-acetic acid, and abscisic acid

- in radish plants closely correlates with photomorphogenetic responses to blue or red light. *J Plant Physiol*, 151: 51~59
- Kasperbauer MJ, Loughrin JH, Wang SY (2001). Light reflected from red mulch to ripening strawberries affects aroma, sugar and organic acid concentrations. *Photochem Photobiol*, 74: 103~107
- Keiller DR, Holmes MG (2001). Effects of long-term exposure to elevated UV-B radiation on the photosynthetic performance of five broad-leaves tree species. *Photosynth Res*, 67: 229~240
- Kim H-H, Goins G, Wheeler RM, Sager JC (2004a). Green light supplementation for enhanced lettuce growth under red and blue light-emitting diodes. *HortScience*, 39: 1617~1622
- Kim H-H, Goins G, Wheeler RM, Sager JC (2004b). A comparison of growth and photosynthetic characteristics of lettuce grown under red and blue light-emitting diodes (LEDs) with and without supplemental green LEDs. *Acta Hort*, 659: 467~475
- Kim HH, Wheeler RM, Sager JC, Goins GD, Norikane JH (2006). Evaluation of lettuce growth using supplemental green light with red and blue light-emitting diodes in a controlled environment. A review of research at Kennedy Space Center. *Acta Hort*, 711: 111~119
- Kim JH, Glick RE, Melis A (1993). Dynamics of photosystem stoichiometry adjustment by light quality in chloroplasts. *Plant Physiol*, 102: 181~190
- Kinoshita T, Doi M, Suetsugu N, Kagawa T, Wada M, Shimazaki K-I (2001). Phot1 and phot2 mediate blue light regulation of stomatal opening. *Nature*, 414: 656~660
- Klein RM (1964). Repression of tissue culture growth by visible and near visible radiation. *Plant Physiol*, 39: 539~546
- Klein RM (1992). Effect of green light on biological systems. *Biol Rev Camb Philos Soc*, 67: 199~284
- Kreslavski VD, Lyubimov VY, Shirshikova GN, Shmarev AN, Kosobryukhov AA, Schmitt FJ, Friedrich T, Allakhverdiev SI (2013). Preillumination of lettuce seedlings with red light enhances the resistance of photosynthetic apparatus to UV-A. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 133: 1~6
- Lasceve G, Leymare J, Olney MA, Liscum E, Christie JM, Vavasseur A, Briggs WR (1999). *Arabidopsis* contains at least four independent blue-light-activated signal transduction pathways. *Plant Physiol*, 120: 605~614
- Lefsrud MG, Kopsell DA, Sams CE (2008). Irradiance from distinct wavelength light-emitting diodes affects secondary metabolites in kale. *HortScience*, 43: 2243~2244
- Leong T-Y, Goodchild DJ, Anderson JM (1985). Effect of light quality on the composition, function, and structure of photosynthetic thylakoid membranes of *Asplenium australasium* (Sm.) Hook. *Plant Physiol*, 78: 561~567
- Li Q, Kubota C (2009). Effects of supplemental light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce. *Environ Exp Bot*, 67: 59~64
- Lois R, Buchanan BB (1994). Severe sensitivity to ultraviolet radiation in an *Arabidopsis* mutant deficient in flavonoid accumulation. *Planta*, 4: 504~509
- Lumsden PJ (1997). *Plants and UV-B: Responses to Environmental Change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press
- Massa GD, Kim H-H, Wheeler RM, Mitchell CA (2008). Plant productivity in response to LED lighting. *HortScience*, 43: 1951~1956
- Matsuda R, Ohashi-Kaneko K, Fujiwara K, Goto E, Kurata K (2004). Photosynthetic characteristics of rice leaves grown under red light with or without supplemental blue light. *Plant Cell Physiol*, 45: 1870~1874
- McCree KJ (1972). The action spectrum, absorbance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agr Meteorol*, 9: 191~216
- Mortensen LM, Strømme E (1987). Effects of light quality on some green house crops. *Sci Hortic*, 33: 27~36
- Ogawa T (1980). Synergistic action of red and blue light on stomatal opening of *Vicia faba* leaves. In: Senger H (ed). *The Blue Light Syndrome*. Berlin: Springer-Verlag, 622~628
- 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: 444~452
- Ohashi-Kaneko K, Takase M, Kon N, Fujiwara K, Kurata K (2007). Effect of light quality on growth and vegetable quantity in leaf lettuce, spinach and komatsuna. *Environ Control Biol*, 45: 189~198
- Ohnishi N, Allakhverdiev SI, Takahashi S, Higashi S, Watanabe M, Nishiyama Y, Murata N (2005). Two-step mechanism of photodamage to photosystem II: step 1 occurs at the oxygen-evolving complex and step 2 occurs at the photochemical reaction center. *Biochemistry*, 44: 8494~8499
- Oyaert E, Volckert E, Debergh PC (1999). Growth of *Chrysanthemum* under coloured plastic films with different light qualities and quantities. *Sci Hortic*, 79: 195~205
- Patel D, Basu M, Hayes S, Majlath I, Hetherington FM, Tachaplinski TJ, Franklin KA (2013). Temperature-dependent shade avoidance involves the receptor-like kinase ERELTA. *Plant J*, 73: 980~992
- Paul ND, Jacobson RJ, Taylor A, Wargent J J, Moore JP (2005). The use of wavelength-selective plastic cladding materials in horticulture: understanding of crop and fungal responses through the assessment of biological spectral weighting functions. *Photochem Photobiol*, 81: 1052~1060
- Poulson ME, Boeger MR, Donahue RA (2006). Response of photosynthesis to high light and drought for *Arabidopsis thaliana* grown under a UV-B enhanced light regime. *Photosynth Res*, 90: 79~90
- Poyarkova NM, Drozdova IS, Voskresenskaja NP (1973). Effects of blue light on the activity of carboxylating enzymes and NADP⁺-dependent glyceraldehydes 3-phosphate dehydrogenase in bean and maize plants. *Photosynthetica*, 7: 58~66
- Quail PH (2002). Phytochrome photosensory signaling networks. *Nat Rev Mol Cell Biol*, 3: 85~93
- Quinones MA, Lu Z, Zeiger E (1996). Close correspondence between the action spectra for the blue light responses of the guard cell and coleoptile chloroplasts, and the spectra for blue light-dependent stomatal opening and coleoptile phototropism. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93: 2224~2228
- Rajapakse NC, Shahak Y (2007). Light-Quality manipulation by horticulture industry. In: Whitelam GC, Halliday KJ (eds). *Light*

- and Plant Development. Oxford, UK: Blackwell Publishing Ltd, 290~312
- Richter G (1984). Blue light effects on the level of translation and transcription. Berlin: Springer-Verlag, 253~263
- Richter G, Wessel K (1985). Red light inhibits blue light-induced chloroplast development in cultured plant cells at the mRNA level. *Plant Mol Biol*, 5: 175~182
- Roscher E, Zetsche K (1986). The effects of light quality and intensity on the synthesis of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase and its mRNAs in the green alga *Chlorogonium elongatum*. *Planta*, 167: 582~586
- Runkle ES, Heins RD (2003). Photocontrol of flowering and extension growth in the long-day plant pansy. *J Amer Soc Hortic Sci*, 128: 497~485
- Ruppel NJ, Hangarter RP, Kiss JZ (2001). Red-light-induced positive phototropism in *Arabidopsis* roots. *Planta*, 212: 424~430
- Sæbø A, Krekling T, Appelgren M (1995). Light quality affects photosynthesis and leaf anatomy of birch plantlets *in vitro*. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 41: 177~185
- Sager JC, Edwards JL, Klein WH (1982). Light energy utilization efficiency for photosynthesis. *Trans Amer Soc Agr Eng*, 25: 1737~1746
- Sawbridge TI, Lopez-Juez E, Knight MR (1994). A blue-light photoreceptor mediates the fluence rate-dependent expression of genes encoding the small subunit of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in light-grown *Phaseolus vulgaris* leaves. *Planta*, 192: 1~8
- Schmid R, Wennicke R, Fleischhauer S (1990). Quantitative correlation of peripheral and intrinsic core polypeptides of photosystem II with photosynthetic electron transport activity of *Acetabularia mediterranea* in red and blue light. *Planta*, 182: 391~398
- Senger H (1980). The Blue Light Syndrome. Berlin: Springer-Verlag
- Senger H (1984). Blue Light Effects in Biological Systems. Berlin: Springer-Verlag
- Shahak Y, Gussakovskiy EE, Cohen Y, Lurie S (2004). ColorNets: a new approach for light manipulation in fruit trees. *Acta Hortic*, 636: 609~616
- Sharkey TD, Raschke K (1981). Effect of light quality on stomatal opening in leaves of *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiol*, 68: 1170~1174
- Sommer AP, Franke RP (2006). Plants grow better if seeds see green. *Naturwissenschaften*, 93: 334~337
- Spalding EP, Folta KM (2005). Illuminating topics in plant photobiology. *Plant Cell Environ*, 28: 39~53
- Summers CG, Mitchell JP, Stapleton JJ (2004). Non-chemical insect and disease management in cucurbit production systems. *Acta Hortic*, 638: 119~125
- Takahashi S, Milward SE, Yamori W, Evans JR, Hillier W, Badger MR (2010). The solar action spectrum of photosystem II damage. *Plant Physiol*, 153: 988~993
- Teklemariam T, Blake TJ (2003). Effects of UV-B preconditioning on heat tolerance of cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Environ Exp Bot*, 50: 169~182
- Tennessen DJ, Singsaas EL, Sharkey TD (1994). Light-emitting diodes as a light source for photosynthesis research. *Photosynth Res*, 39: 85~92
- Teramura AH, Sullivan JH (1994). Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants. *Photosynth Res*, 39: 463~473
- Teramura AH, Ziska LH, Szein AE (1991). Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation. *Physiol Plant*, 83: 373~380
- Thomas B (1981). Specific effects of blue light on plant growth and development. In: Smith H (ed). *Plants and the Daylight Spectrum*. London: Academic Press, 443~459
- Topchiy NM, Sytnik SK, Syvash OO, Zolotareva OK (2005). The effect of additional red irradiation on the photosynthetic apparatus of *Pisum sativum*. *Photosynthetica*, 43: 451~456
- Wang H, Gu M, Cui J, Shi K, Zhou YH, Yu JQ (2009). Effects of light quality on CO₂ assimilation, chlorophyll-fluorescence quenching, expression of Calvin cycle genes and carbohydrate accumulation in *Cucumis sativus*. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 96: 30~37
- Wang H, Jiang YP, Yu HJ, Xia XJ, Shi K, Zhou YH, Yu JQ (2010). Light quality affects incidence of powdery mildew, expression of defence-related genes and associated metabolism in cucumber plants. *Euro J Plant Pathol*, 127: 125~135
- Went F (1957). Photosynthesis. In: Went F (ed). *The Experimental Control of Plant Growth*. Waltham, Mass, USA: Chronica Botanica Company, 267~289
- Wilhelm C, Krämer P, Wild A (1985). Effect of different light qualities on the ultrastructure, thylakoid membrane composition and assimilation metabolism of *Chlorella fusca*. *Physiol Plant*, 64: 359~364
- Xu C, Sullivan JH (2010). Reviewing the technical designs for experiments with ultraviolet-B radiation and impact on photosynthesis, DNA and secondary metabolism. *J Integr Plant Biol*, 52: 377~387
- Xu D-Q, Chen Y, Chen G-Y (2015). Light-harvesting regulation from leaf to molecule with the emphasis on rapid changes in antenna size. *Photosynth Res*, 124: 137~158
- Yanovsky MJ, Kay SA (2002). Molecular basis of seasonal time measurement in *Arabidopsis*. *Nature*, 419: 308~312
- Yorio NC, Goins GD, Kagie HR (2001). Improving spinach, radish, and lettuce growth under red light emitting diodes (LEDs) with blue light supplementation. *HortScience*, 36: 380~383
- Yorio NC, Wheeler RM, Goins GD, Sanwo-Lewandowski MM, MacKowiak CL, Brown CS, Sager JC, Stutte GW (1998). Blue light requirements for crop plants used in bioregenerative life support systems. *Life Support Biosph Sci*, 5: 119~128
- Zurzycki J (1980). Blue light-induced intracellular movements. In: Senger H (ed). *The Blue Light Syndrome*. Berlin: Springer-Verlag, 50~68