



UV-A对黄瓜嫁接苗质量及生理特性的影响

许亚良^{1, #}, 刘新颖^{1, #}, 崔寿广², 孙启颖², 马重阳², 郑胤建^{1, *}, 李清明^{1, *}

¹中国农业科学院都市农业研究所, 国家成都农业科技中心, 成都610299

²山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安271018

[#]并列第一作者

^{*}共同通信作者: 郑胤建(zhengyinjian@caas.cn)、李清明(liqingming@caas.cn)。

摘要: 以‘津优35号’黄瓜为接穗, ‘日本青藤台木’南瓜为砧木, 选用光质及光强可调节的LED智能调光台, 以光强为150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的白红蓝混合光(UV0, W:R:B=50:70:30)为对照, 依次以光照强度为10 (UV10)、20 (UV20)、30 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (UV30)的UV-A取代相等强度的白光照射黄瓜嫁接苗, 探究其对黄瓜嫁接苗生长、光合生理及抗氧化能力的影响。结果表明: 与对照相比, UV20处理下黄瓜嫁接苗接穗茎粗、全株干重、鲜重、根系指标、壮苗指数、 G 值、气孔导度(G_s)及叶绿素含量均显著增加。UV10和UV20处理下的叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(qP)和电子传递速率(ETR)均显著高于对照, 胞间 CO_2 浓度(C_i)和非光化学淬灭系数(NPQ)均显著低于对照。UV10、UV20和UV30处理均促进黄瓜嫁接苗活性氧积累, 诱导超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性提高, 并增加了总酚和类黄酮的含量, 提高植株总抗氧化能力。综上所述, 添加适量的UV-A能够促进黄瓜嫁接苗的生长, 提高光合能力, 促进抗氧化物质的积累, 有利于嫁接苗壮苗的形成。

关键词: 黄瓜嫁接苗; UV-A; 光合特性; 抗氧化能力

Effects of UV-A on quality and physiological characteristics of cucumber grafted seedlings

XU Yaliang^{1, #}, LIU Xinying^{1, #}, CUI Shouguang², SUN Qiyang², MA Chongyang², ZHENG Yinjian^{1, *}, LI Qingming^{1, *}

¹Institute of Urban Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, National Chengdu Agricultural Science and Technology Center, Chengdu 610299, China

²College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agriculture University, Taian, Shandong 271018, China

[#]Co-first authors

^{*}Co-corresponding authors: Zheng YJ (zhengyinjian@caas.cn), Li QM (liqingming@caas.cn)

Abstract: The experiment was conducted in a closed artificial climate chamber with artificial light, ‘Jinyou 35’ cucumber and ‘Sinomenium japonicum’ pumpkin were used as scion and rootstock, respectively, and the light intensity and quality were both adjustable. White, red and blue mixed light with light intensity of 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (UV0, W:R:B=50:70:30) was regarded as control, and UV-A with light intensity of 10 (UV10), 20 (UV20) and 30 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (UV30) was respectively used instead of equal white light. The growth, pho-

收稿 2022-10-26 修定 2023-03-16

资助 国家自然科学基金(31872154和31902092)、中国农业科学院科技创新工程项目(34-IUA-03和34-IUA-01)和成都农业科技中心地方财政专项资金项目(NASC2020AR10、NASC2020KR01和NASC2022KR01)。

tosynthetic physiology and antioxidant capacity of cucumber grafted seedlings were determined. The results showed that, compared with UV0, scion stem diameter, whole plant dry weight, fresh weight, root index, strong seedling index, G value, stomatal conductance (G_s) and chlorophyll content of cucumber grafted seedlings were significantly increased under UV20. The net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), actual photochemical quantum efficiency (Φ_{PSII}), photochemical quenching coefficient (qP) and electron transport rate (ETR) of UV10 and UV20 were higher than those of the UV0, but the intercellular CO_2 concentration (C_i) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) were lower than those of UV0. UV10, UV20 and UV30 treatments all promoted the accumulation of reactive oxygen species, induced the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT), increased the contents of total phenols and flavonoids, and improved the total antioxidant capacity of cucumber grafted seedlings. In conclusion, moderate addition of UV-A can promote the growth of cucumber grafted seedlings, improve photosynthetic capacity, promote the accumulation of antioxidants, and facilitate the formation of strong grafted seedlings.

Key words: cucumber grafted seedlings; UV-A; photosynthetic characteristics; antioxidant capacity

黄瓜(*Cucumis sativus*)是中国设施栽培的主要蔬菜品种之一。受我国稀缺耕地资源的影响,黄瓜通常只能在相对固定的区域生产,连作障碍问题非常突出。此外,黄瓜浅根性的生物学特性,决定了其对土壤栽培条件要求较高(李仪曼等2019),低温、干旱、盐碱等胁迫条件极易阻碍黄瓜产量和品质的提升。嫁接是指将一种植物的枝或芽(接穗),嫁接到另一种根系发达植物的茎或根上(砧木),使二者长成一个完整的植株(Tirupathamma等2019)。不仅可以防治瓜类和茄果类蔬菜的土传病害,增强其在生物、非生物胁迫下的耐受性,还具有增产增收的作用(Lee等2010)。随着我国设施农业和嫁接育苗技术的高速发展,高效大规模培育优质嫁接苗已经成为保证黄瓜产业稳定生产和可持续发展的重要途径。

在设施蔬菜栽培过程中,对其内部光环境进行精准调控是提高蔬菜生产综合效益的一项关键技术手段(Demotes-Mainard等2016; Mitchell等2015)。紫外光(ultraviolet, UV)为波长小于380 nm的光,是自然光重要的组成部分,按照其波长长短可分为:UV-A (315~400 nm)、UV-B (280~315 nm)和UV-C (100~280 nm)三类(许大全等2015)。研究表明,紫外光在植物形态建成(Choudhary和Agrawal 2014)、光合作用(Martínez-Lüscher等2013)和次生代谢(Ángeles等2016)方面均能起到一定的调控作用,在农业生产中极具应用价值。受覆盖材料或密闭式建

筑结构的影响,人工设施可控环境内的UV辐射水平往往低于设施外的,此类UV辐射缺乏会对设施蔬菜生长发育产生抑制效果(高美芳和刘厚诚2020)。当然,设施内UV辐射水平过高也会造成负面效应。例如:高强度的UV-B是逆境胁迫因子,会对植物体产生多水平损伤(陈慧泽等2021),还会导致植株株型紧凑矮小,生物量降低(Yin和Ulm 2017)。因此根据设施蔬菜生产需求及其对UV辐射的响应规律适当调控UV辐射水平是提高其产量和品质,增加生产效益的有效措施(刘文科和杨其长2014)。

光是植物生长发育的重要调控因素,在嫁接苗培育领域,光照不仅是促进砧木与接穗之间维管束重新连接所必须的(Li等2021; Muneer等2017),还在嫁接苗光形态建成与品质形成方面发挥关键作用(Wei等2019)。随着光电技术的发展,高光效低能耗的LED光源可实现植物生理有效辐射单色光质和组合光质的精准调制(刘文科2018),有望作为一种有效促进嫁接苗愈合和生长的新型光源,在嫁接苗培育领域得到广泛应用。如今,设施光环境调控和光配方优化主要以LED白、红、蓝光为主(Chen和Yang 2018; Chen等2017),同时,已经利用LED光源对番茄(Yousef等2021)、辣椒(Nguyen等2014)、西瓜(Bantis等2019)以及黄瓜(Gon等2019)嫁接苗培育最优光质条件进行广泛研究,且发现含有红光成分的混合光源似乎更适合用于嫁接苗的培育(徐博娅等2020)。然而,相比于其他波段(如:

UV-B、蓝光、红光和远红光), 有关于植物对UV-A响应的研究较为少见, 且结果往往相互矛盾(Verdaguer等2017)。这些相互矛盾的研究结果可能与试验设计有关, 例如: UV-A可能与其他环境因素如温度、湿度、背景光源相互作用, UV-A照射时间、辐射强度和波段也是影响试验结果的一大因素, 此外不同物种或品种也会产生不同的UV-A辐射响应, 如: 对UV-A敏感的物种通过降低株高、叶面积来减少UV-A在叶片的截获量; 而对UV-A不敏感的物种则通过其他方式来适应UV-A辐射(Yang和Yao 2008)。截止至目前, 关于补充UV-A对黄瓜嫁接苗影响的研究报道较少, 而以UV-A取代背景光的研究更是鲜见报道。本研究在确保黄瓜嫁接苗正常生长的前提下, 以白红蓝混合光为基础光, 以波段为380~400 nm的不同强度的UV-A取代同等强度的白光照射嫁接苗, 探究不同强度的UV-A对黄瓜嫁接苗生长、光合生理及抗氧化能力的影响, 以及在相同能耗的条件下, 适宜于嫁接苗生长的最佳UV-A强度。以期为UV-A光源在黄瓜嫁接苗壮苗培育的应用中提供理论基础, 为生产中光源能效的提升提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试黄瓜(*Cucumis sativus* L.)接穗品种为‘津优35号’, 南瓜[*Cucurbita moschata* (Duch. ex Lam.) Duch. ex Poiret]砧木品种为‘日本青藤台木’。待黄瓜接穗子叶和南瓜砧木第一片真叶均展平时, 采用顶插固定法进行嫁接。

1.2 试验设计

试验于2020年5月—2021年1月在山东农业大学科技创新园人工气候室进行。选用UH-BL300

型LED智能调光台(可道科技股份有限公司)作为本次试验的人工光源。该装置含红光(650~660 nm)、蓝光(450~460 nm)、紫外光(380~400 nm)和白光4种光质, 每种光质的灯珠均匀分布, 光照强度及供光时间可以单独设定和调控。嫁接后第1~2天照射40 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 白光, 嫁接后第3天开始进行光质处理(表1)。光周期设为12 $\text{h}\cdot\text{d}^{-1}$, 总光子通量密度设为150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 采用3415FX光度计(Spectrum Technologies, 美国)进行测定。昼夜温度为27°C/20°C, 0~3 d、4~6 d、7~14 d空气相对湿度分别为(95±5)%、(85±5)%、(65±5)%。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 形态指标的测定

待嫁接后14 d (即光处理后12 d), 每个处理随机选取长势具有代表性的3株嫁接苗测定生长指标。用游标卡尺测量接穗茎粗(接穗子叶下方基部的直径); 用直尺测量接穗高度(接穗子叶基部至生长点)及全株株高(砧木基部至接穗生长点); 同时, 用直尺测定完全展开叶片的单叶叶长(L_L), 利用公式 $SL=L_L^2$ 计算单叶叶面积, 单株叶面积为所有完全展开叶叶面积之和(崔寿广2021); 用根系扫描仪及WinRHIZO分析软件对根系长度、表面积、体积以及根尖数进行扫描分析; 用TTC法对不同光质处理下的黄瓜嫁接苗根系活力进行测定(李合生等2000); 用感量为0.001 g的分析天平称取嫁接苗地上、地下部分鲜重, 牛皮纸袋装好后放入烘箱, 先设置105°C对嫁接苗进行杀青处理, 时间设置为15 min, 随后烘箱调至85°C, 将嫁接苗烘干至恒重, 最后用分析天平称量地上、地下部分干物质重量。壮苗指数和生长速率(G 值)计算方法如下:

壮苗指数=接穗茎粗/接穗高度×全株干重×100% (1)
 G 值=全株干重/育苗天数(廖自月等2020)。 (2)

表1 不同处理的UV-A强度设置

Table 1 The setting of UV-A light intensity in different treatment

处理	红光(R)强度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	蓝光(B)强度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	白光(W)强度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	紫外光(UV-A)强度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
UV0	70	30	50	0
UV10	70	30	40	10
UV20	70	30	30	20
UV30	70	30	20	30

1.2.2 叶绿素和光合作用参数的测定

采用乙醇浸提法测定叶绿素和类胡萝卜素含量(曹建康等2007); 采用CIRAS-3便携式植物光合作用测定仪(PP Systems, 美国)测定光合气体交换参数。设置测定条件: 光强为1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度约为(400±10) $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 温度为25℃, 湿度为60%。采用FM-2型调制式叶绿素荧光仪(Hansatech, UK)测定叶绿素荧光参数。具体操作方法如下: 黄瓜嫁接苗叶片经过充分暗适应后, 照射小于0.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的检测光, 测定其初始荧光(F_0); 照射12 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和脉冲光, 测定其最大荧光(F_m); 对嫁接苗叶片照射连续的作用光, 测定稳态荧光(F_s); 之后叠加一个饱和脉冲光, 测定光适应下最大荧光(F_m'); 最后关闭作用光, 并立即打开远红光, 测定光适应下最小荧光(F_0')。根据Roháček (2002)提出的相关荧光参数计算方法, 对暗适应下PSII的最大量子产额(F_v/F_m)、光适应下PSII的最大量子产额(F_v'/F_m')、光适应下PSII实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)和电子传递速率(ETR)等参数进行计算。

1.2.3 抗氧化参数的测定

采用羟胺氧化法(王爱国和罗广华1990)测定超氧阴离子产生速率, 采用硫代巴比妥酸显色法(李合生等2000)测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量。相关抗氧化酶: 如过氧化氢酶(catalase, CAT)活性采用紫外吸收法(曹建康等2007)测定, 过氧化物酶(peroxidase, POD)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性分别采用愈创木酚比色法和氮蓝四唑光还原法进行测定(李合生等2000)。

使用试剂盒测定过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)、类黄酮、总酚含量以及嫁接苗总抗氧化能

力, 操作方法参照试剂盒使用说明书, 试剂盒均购自科铭生物科技有限公司(中国苏州)。

1.3 数据处理

采用Microsoft Excel 2019和SPSS 26.0软件对试验数据进行统计学分析, 各光质处理之间的显著性差异采用Duncan新复极差法进行检验分析($P<0.05$), 使用Graphpad prism 9.0软件进行数据绘图。

2 实验结果

2.1 不同强度UV-A处理对黄瓜嫁接苗形态指标的影响

由表2可知, UV-A处理对黄瓜嫁接苗形态指标影响很大, 不同强度的UV-A处理下, 黄瓜嫁接苗展现出不同的形态特征。与对照(UV0)相比, UV-A处理均可显著提高黄瓜嫁接苗接穗茎粗, UV10和UV20处理提升效果最为显著, 接穗茎粗分别较对照提高24.9%、18.8%。此外, 与对照相比, UV-A处理均显著降低全株株高及叶面积, 且在保持总光照强度(150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)不变的情况下, 随着UV-A强度的升高和白光强度的降低, 全株株高及叶面积逐渐降低。在全株鲜重和干重方面, UV20处理显著提高了黄瓜嫁接苗的鲜重和干重, 分别提高了10.2%和26.1%, UV10、UV30处理与对照相比没有显著差异。以上数据表明: 适量添加UV-A能够显著提高黄瓜嫁接苗接穗茎粗、全株鲜重、干重, 降低接穗高度、全株株高以及叶面积, 其中UV20处理对黄瓜嫁接苗生长和形态的影响最为显著。

壮苗指数、G值可作为复合指标较客观地反映种苗质量(华斌等2014)。由图1-A可知, 不同强度的UV-A处理可以显著提高黄瓜嫁接苗的壮苗指数, 在保持总光照强度(150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)不变的情

表2 不同强度UV-A处理对嫁接黄瓜形态指标的影响
Table 2 Effects of different intensities of UV-A on morphological indexes of grafted cucumber

处理	接穗茎粗/cm	接穗高度/cm	全株株高/cm	全株鲜重/g	全株干重/g	叶面积/cm ²
UV0	0.329±0.011 ^c	4.633±0.153 ^a	10.767±0.058 ^a	7.973±0.060 ^{bc}	0.470±0.010 ^{bc}	93.177±2.914 ^a
UV10	0.411±0.032 ^a	4.333±0.208 ^a	9.933±0.493 ^b	8.373±0.148 ^{ab}	0.517±0.006 ^{ab}	83.470±2.564 ^b
UV20	0.391±0.031 ^a	3.833±0.153 ^b	9.367±0.058 ^c	8.787±0.493 ^a	0.593±0.076 ^a	83.130±5.145 ^b
UV30	0.361±0.011 ^b	3.467±0.058 ^c	9.000±0.100 ^c	7.713±0.189 ^c	0.430±0.036 ^c	68.600±6.118 ^c

同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$), 表中每个值均以平均值±标准差表示($n=3$); 下表同此。

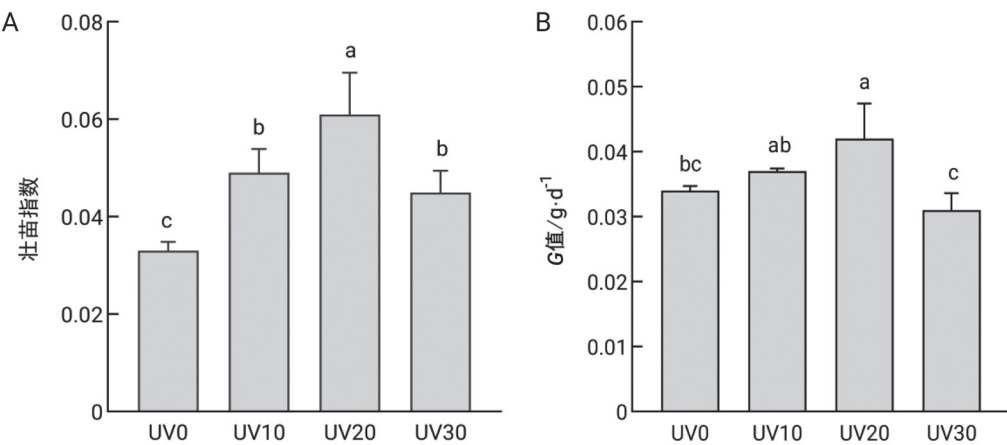


图1 不同强度UV-A处理对壮苗指数(A)及G值(B)的影响
Fig. 1 Effect of different intensities of UV-A on seedling index (A) and G value (B)

况下, UV10、UV20和UV30处理与UV0相比分别提高了48.5%、81.8%、36.4%。各处理间嫁接苗G值的变化趋势为: UV20>UV10>UV0>UV30 (图1-B), 其中以UV20处理效果最佳, 比UV0显著增加23.5%。UV10和UV30处理下黄瓜嫁接苗G值与UV0相比差异不显著。以上数据表明: 20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的UV-A处理最有利于黄瓜嫁接苗壮苗的形成。

根据表3所示, UV-A处理对黄瓜嫁接苗根系指标有积极影响。随着UV-A强度的增加, 嫁接苗根系长度呈现先增加后减小的趋势, UV20处理下的根系长度最高, 分别比UV0、UV10、UV30处理增加了82.5%、33.2%、69.6%。同时, 与UV10和UV30处理相比, UV20处理对嫁接苗其他根系指标的提升效果也较为明显, 各项指标均显著高于对照 (UV0), 其中根系体积、根尖数和根系活力分别比UV0处理提高了226.7%、80.7%和91.0%。UV10和UV30处理对根系表面积的影响与UV0处理相比差异不显著, UV20处理则是显著提高了根系表面

积。以上数据表明: 添加适量的UV-A有利于改善根系形态, 提高根系活力。

2.2 不同强度UV-A处理对黄瓜嫁接苗光合生理的影响

2.2.1 光合特性

为进一步明确UV-A处理促进黄瓜嫁接苗生长的生理机制, 本研究对各处理的光合生理指标和光合性能进行评估测定。由图2-A~D可知, 黄瓜嫁接苗的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)均受UV-A强度的显著影响。UV10和UV20处理对嫁接苗 P_n 和 T_r 的提升效果较为显著, 与UV0处理相比, UV10处理下的 P_n 和 T_r 显著提高了38.4%、19.0%, UV20处理显著提高了44.3%、17.2%。UV10处理还可以显著提高黄瓜嫁接苗的 G_s , 分别比UV0和UV30处理提高了15.3%和26.2%, 但与UV20处理相比无显著性差异。另外, UV30处理下的嫁接苗具有较高的 C_i , 显著高于UV10和UV20处理, 但与UV0处理无显著差异。

表3 不同强度UV-A处理对根系指标的影响
Table 3 Effects of different intensities of UV-A on root indexes

处理	根系长度/cm	根系表面积/cm ²	根系体积/cm ³	根尖数/条	根系活力/ $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})\cdot\text{h}^{-1}$
UV0	402.976±32.765 ^c	65.235±16.982 ^b	0.386±0.103 ^b	1 838.667±244.246 ^c	12.950±0.574 ^c
UV10	552.326±58.146 ^b	93.124±14.269 ^{ab}	1.260±0.554 ^a	2 633.667±387.737 ^b	19.200±1.273 ^b
UV20	735.488±59.605 ^a	119.066±27.110 ^a	1.261±0.166 ^a	3 321.667±107.825 ^a	24.740±0.715 ^a
UV30	433.734±49.200 ^c	61.358±18.932 ^b	0.712±0.357 ^{ab}	2 019.000±427.593 ^{bc}	20.762±0.715 ^b

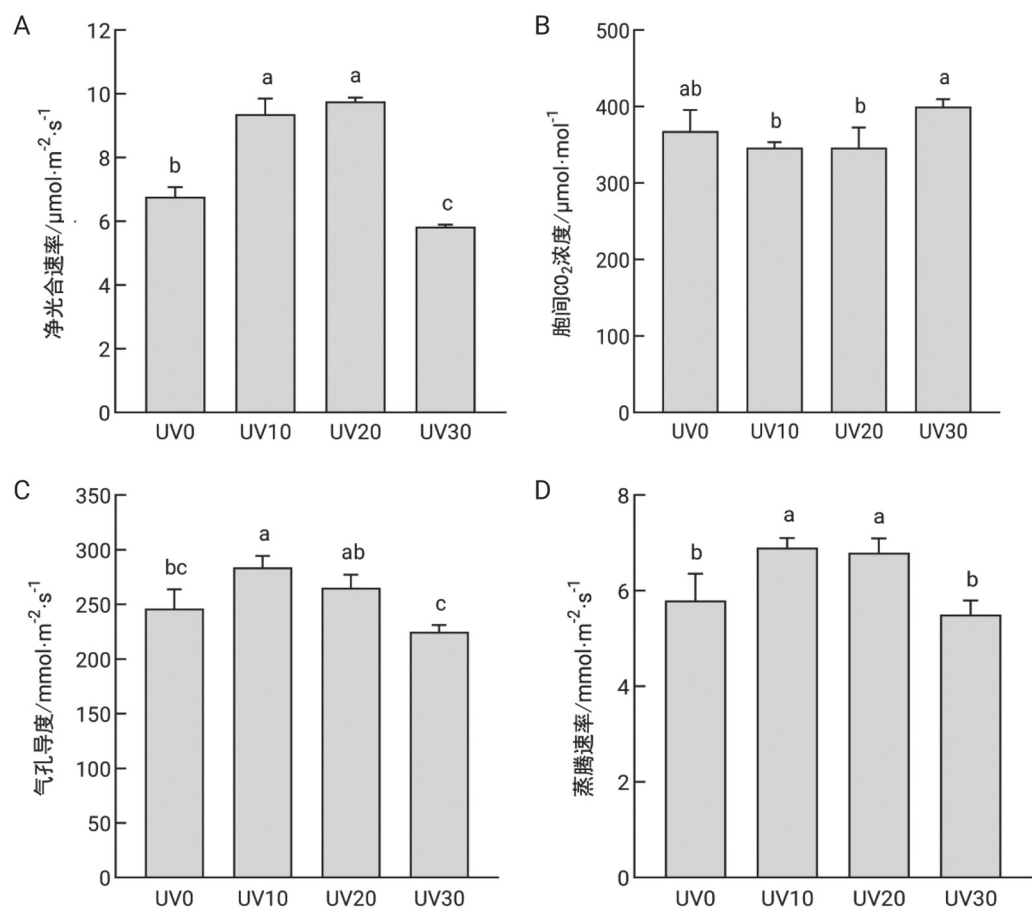


图2 不同强度UV-A处理对光合气体交换参数的影响
Fig. 2 Effects of different intensities of UV-A on photosynthetic gas exchange parameters

2.2.2 光合色素含量

如表4所示, 黄瓜嫁接苗叶片中叶绿素含量受不同强度UV-A处理的影响。与UV0处理相比, UV30处理显著降低叶绿素a含量, UV10和UV20处理则提高了叶绿素a含量, UV20处理提升效果最佳, 比UV0处理高11.0%。UV10、UV20和UV30处

理均可显著提高叶绿素b的含量, 分别比UV0处理提高了16.8%、25.1%和14.6%。综合来看, UV10和UV20处理下的叶绿素a+b含量显著高于UV0处理, 但UV30处理与UV0处理相比无显著差异。黄瓜嫁接苗类胡萝卜素含量在UV10处理下最高, 但与UV0和UV20处理无显著差异, 在UV30处理下最

表4 不同强度UV-A处理对光合色素的影响
Table 4 Effects of different intensities of UV-A on photosynthetic pigments

处理	叶绿素a含量/ mg·g ⁻¹ (FW)	叶绿素b含量/ mg·g ⁻¹ (FW)	叶绿素a+b含量/ mg·g ⁻¹ (FW)	类胡萝卜素含量/ mg·g ⁻¹ (FW)	叶绿素a/b
UV0	1.252±0.034 ^b	0.363±0.004 ^c	1.616±0.037 ^b	0.240±0.007 ^a	3.448±0.066 ^a
UV10	1.348±0.044 ^{ab}	0.424±0.016 ^b	1.772±0.060 ^a	0.260±0.003 ^a	3.176±0.034 ^{ab}
UV20	1.390±0.084 ^a	0.454±0.026 ^a	1.844±0.104 ^a	0.250±0.031 ^a	3.060±0.132 ^b
UV30	1.113±0.046 ^c	0.416±0.027 ^b	1.530±0.028 ^b	0.201±0.024 ^b	2.686±0.281 ^c

低, 显著低于其他处理。以上数据表明: 适量添加UV-A有助于光合色素在嫁接苗叶片中的合成。

2.2.3 叶绿素荧光参数

由表5可以看出, UV-A对黄瓜嫁接苗叶片叶绿素荧光参数具有显著影响。各处理暗适应下PSII的最大量子产额(F_v/F_m)均无显著差异, 然而光适应下PSII的最大量子产额(F_v'/F_m')随着UV-A强度的增加显著提升。光适应下PSII实际光化学量子效率(Φ_{PSII})及电子传递速率(ETR)的变化趋势一致, 随着UV-A强度的增加呈现先升高后降低的趋势, UV10和UV20处理显著提高了 Φ_{PSII} 和ETR, UV30处理提升效果不明显。此外, UV10和UV20处理还显著提高了嫁接苗叶片光化学淬灭系数(qP), 同时降低了非光化学淬灭系数(NPQ)。表明适度添加UV-A能够增强PSII中心活性, 提高PSII的电子传递速率, 降低黄瓜嫁接苗的热损耗。

2.3 不同强度UV-A处理对黄瓜嫁接苗抗氧化物质及其相关酶活性的影响

抗氧化特性是秧苗抗性评价的重要指标, 本研究从抗氧化物质含量及其相关酶活性等方面对UV-A处理下嫁接苗的抗性进行了评估。如图3-A和B所示, 黄瓜嫁接苗的类黄酮和总酚含量受到不同强度UV-A处理的影响。UV10和UV20处理可显著提升类黄酮含量, 其中UV20处理提升效果最为显著, 类黄酮含量比UV0处理高19.2%, UV30处理则与UV0处理相比无显著差异。总酚含量表现出类似的趋势, UV20处理下的黄瓜嫁接苗总酚含量最高, 且比UV0处理提高了6.0%。

添加不同强度的UV-A均可提升黄瓜嫁接苗超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性以及总抗氧化能力(图4-A~D)。各处理间嫁接苗SOD活性的变化趋势为: UV30>U-

表5 不同强度UV-A处理对叶绿素荧光参数的影响
Table 5 Effects of different intensities of UV-A on fluorescence parameters

处理	暗适应下PSII 的最大量子 产额(F_v/F_m)	光适应下PSII 的最大量子 产额(F_v'/F_m')	光适应下PSII 实际光化学量 子效率(Φ_{PSII})	光化学淬灭 系数(qP)	非光化学淬 灭系数(NPQ)	电子传递速率 (ETR)
UV0	0.820±0.004 ^a	0.641±0.020 ^c	0.561±0.006 ^c	0.792±0.010 ^b	0.532±0.017 ^a	188.578±2.094 ^c
UV10	0.821±0.007 ^a	0.666±0.014 ^{bc}	0.580±0.007 ^b	0.847±0.009 ^a	0.467±0.023 ^b	194.999±2.279 ^b
UV20	0.816±0.013 ^a	0.685±0.012 ^{ab}	0.612±0.004 ^a	0.865±0.009 ^a	0.453±0.007 ^b	205.576±1.455 ^a
UV30	0.810±0.006 ^a	0.713±0.002 ^a	0.562±0.008 ^c	0.789±0.010 ^b	0.518±0.008 ^a	188.982±2.668 ^c

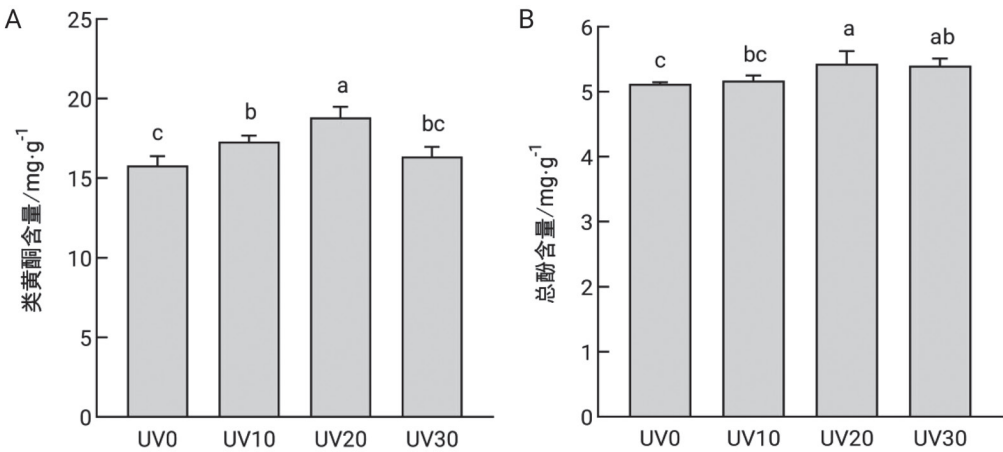


图3 不同强度UV-A处理对类黄酮和总酚含量的影响

Fig. 3 Effects of different intensities of UV-A on the contents of flavonoids and total phenols

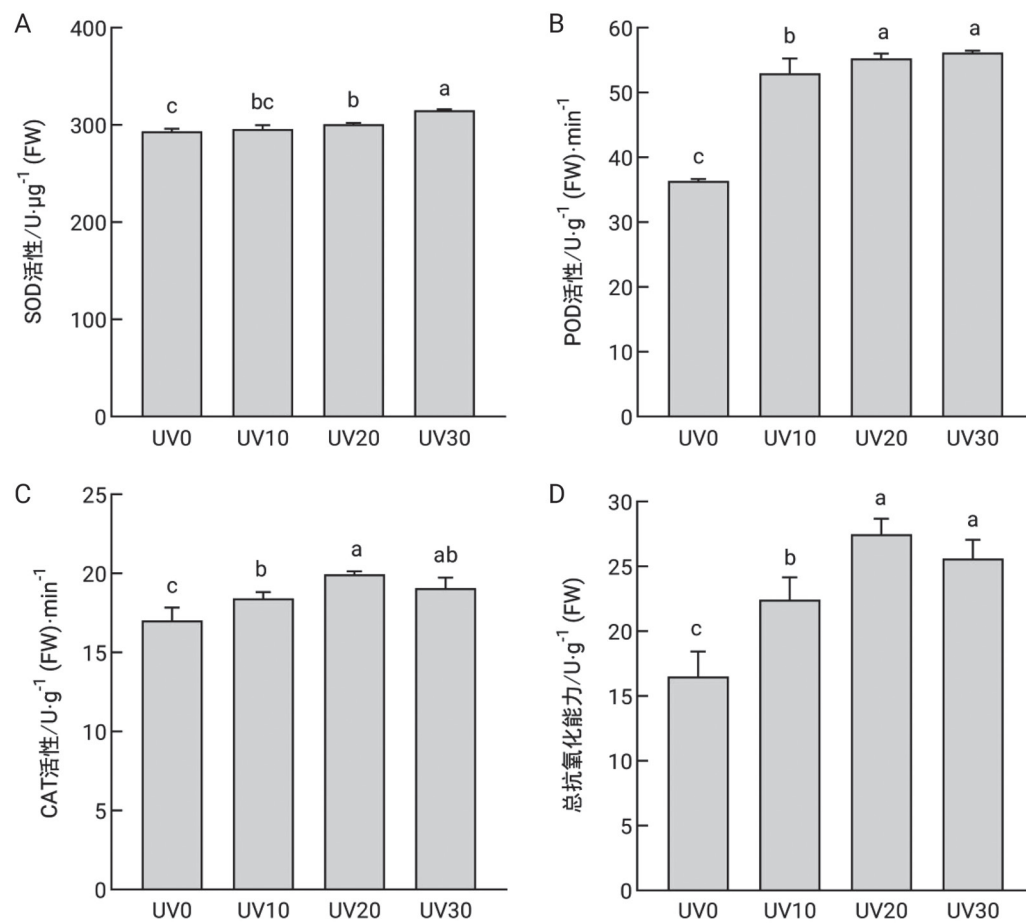


图4 不同强度UV-A处理对抗氧化酶活性及总抗氧化能力的影响

Fig. 4 Effects of different intensities of UV-A on antioxidant enzymes activities and total antioxidant capacity

V20>UV10>UV0, 其中UV30处理下SOD活性最高, 与UV0相比增加了7.4%, UV10与UV0之间SOD活性无显著差异。UV20和UV30处理之间POD活性差异不显著, 但均显著高于UV0处理。黄瓜嫁接苗中CAT活性和总抗氧化能力对不同强度UV-A处理的响应大体一致, 变化趋势均为: UV20>UV30>UV10>UV0, UV20处理提升效果最为显著, 分别比UV0处理提升了17.1%、66.3%。

如图5-A~C所示, 与UV0处理相比, 不同强度UV-A处理下黄瓜嫁接苗中超氧阴离子(O_2^-)产生速率、丙二醛(MDA)和过氧化氢(H_2O_2)含量均呈上升趋势, 且UV30处理对这三项指标的提升效果最为显著, 分别比UV0处理增加了38.4%、55.4%和161.8%。UV10和UV20处理下超氧阴离子(O_2^-)产生速率及丙二醛含量均显著高于UV0处理, 但二者

之间没有显著差异。此外, 与UV0处理相比, UV10和UV20处理下的过氧化氢含量均有所提高, UV20处理下的过氧化氢含量显著高于UV0处理, UV10处理略高于UV0处理, 但是差异不显著。以上结果表明, 添加UV-A能够促进黄瓜嫁接苗活性氧物质的积累。

3 讨论

光照是设施栽培的关键环境因子之一, 可作为能量来源或者信号分子, 在植物的生长发育过程中发挥重要作用(段青青等2021; Huber等2020)。随着UV光源材料的不断突破, 人工UV光在设施栽培领域的应用逐渐增加, 并在壮苗培育、作物抗性提升和品质改善方面表现出明显优势。本试验设置3种不同强度的UV-A处理, 结果显示, 随着UV-A

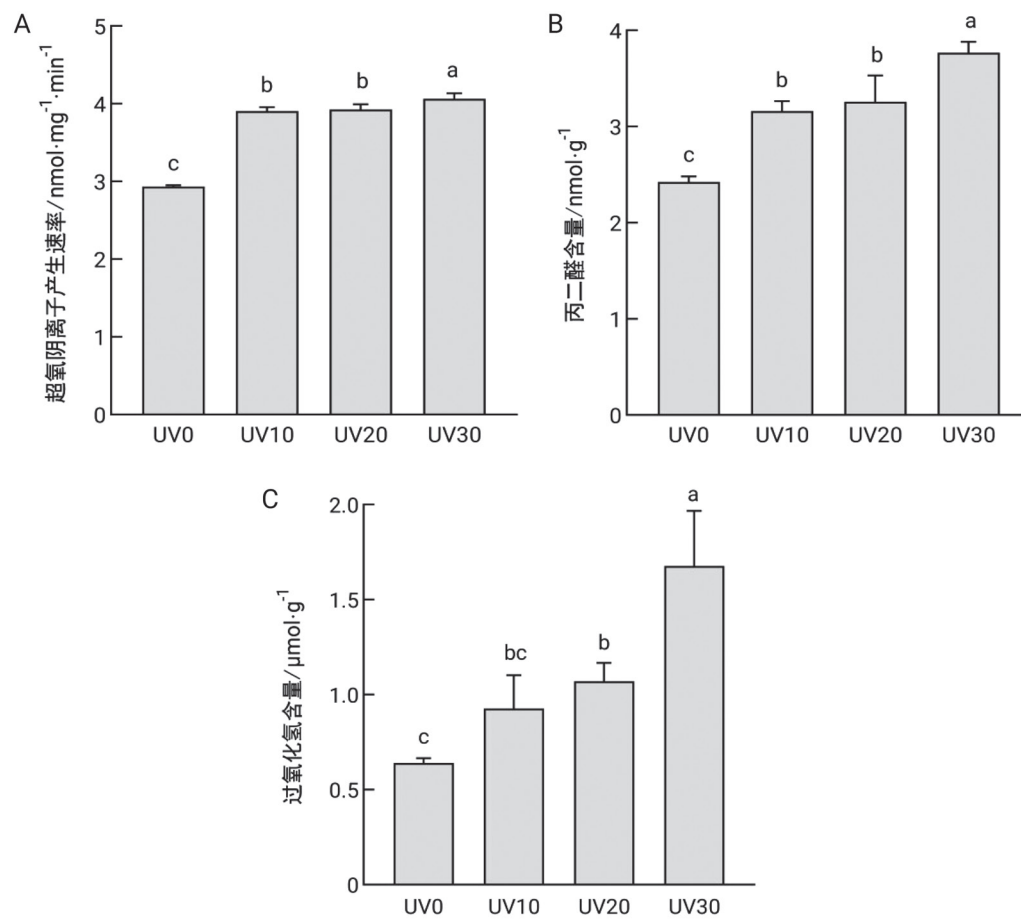


图5 不同强度UV-A处理对超氧阴离子产生速率、丙二醛及过氧化氢含量的影响

Fig. 5 Effect of different intensities of UV-A on superoxide anion production rate, MDA and H_2O_2 contents

强度的增加, 黄瓜嫁接苗的干鲜重呈现先增加后降低的趋势。具体表现为: 当UV-A强度为10或20 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 黄瓜嫁接苗的干鲜重显著高于对照(UV0), 而UV-A强度增加至30 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 生长量有所减小, 但与对照相比无显著差异。表明一定强度(10~20 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的UV-A对黄瓜嫁接苗生长及干物质积累具有积极影响, 这与前人发现UV-A对植物的生长有促进作用的研究是一致的(Chen等2019; Lee等2019)。

植物可利用光受体感知外界光环境, 以调控其光形态建成(Ahmad和Cashmore 1993)。Zhang等(2020)对番茄幼苗的研究表明, 在抑制茎秆伸长方面, UV-A能够产生与蓝光类似的效果, 但抑制程度弱于蓝光。Qian等(2020)等发现, 在自然光和人工光背景下, 适当补充一定量UV-A有助于培育出节

间更短、茎秆更粗、株型更紧凑的植株。本试验结果与之类似, UV10、UV20和UV30处理均不同程度地降低了黄瓜嫁接苗株高及叶面积, 并提高其茎粗(表2)。此外, 经过UV-A处理后, 黄瓜嫁接苗壮苗指数也显著提高(图1-A), 说明一定强度的UV-A可有效调控嫁接苗形态, 将来有望替代植物生长调节剂成为低成本培育壮苗的有效工具。

植物光合产物积累主要受冠层光照截获能力及其叶片光合能力的调控(Li等2014)。UV-A处理下的形态特征(低矮, 叶面积小)意味着嫁接苗拥有更低的光截获能力。因此, UV-A处理引起的形态变化并非其干鲜重增加的主要原因。植物光合能力是影响其同化能力和最终产量的关键因素(李伟等2008)。前人在不同物种上研究表明, UV-A对植物光合能力具有一定的促进作用(Turnbull等2013;

Sullivan等2003; Mantha等2001), 特别是在遮荫、日出、日落、多云等低光照环境下(Verdaguer等2017)。本试验中, UV10、UV20处理下嫁接苗的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均显著提高(图2-A~D), 而UV30处理下叶片 P_n 却显著降低, 且伴随胞间 CO_2 浓度(C_i)的提高和 G_s 的降低, 符合Farquhar和Sharkey (1982)所提出的“非气孔因素—如叶肉细胞对 CO_2 的利用效率较低, 导致的光合能力减弱”。说明适当UV-A辐射水平可以促进气孔开放, 提高光合效率, 最终促进植株生物量的积累, 而过量的UV-A可能会抑制光合作用。

光合色素具有吸收、传递和转化光能的作用, 是植物进行光合作用的基础, 其含量与组成直接影响叶片的光合速率(郑洁等2008)。以往研究表明, UV-A对植株光合色素积累的影响与其辐射强度有关。较低的UV-A光照强度($6\sim 18\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)显著提高了的生菜(He等2021)、小白菜(Brazaityte等2015)和羽衣甘蓝(Jiang等2022)的叶绿素含量, 较高的UV-A强度($40\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)则导致生菜光合色素含量显著降低(Chen等2021)。本试验得出类似结论, 当UV-A强度为 $20\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 叶绿素a、b及叶绿素a+b含量最高, 但UV-A强度增加至 $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 这三项指标数值显著降低。当UV-A强度为10或 $20\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 类胡萝卜素含量略高于对照但无显著差异, 当UV-A强度为 $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 类胡萝卜素含量显著低于其他处理。由此可见, 一定光量的UV-A ($10\sim 20\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)有利于黄瓜嫁接苗光合色素的积累, 而过量($30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的UV-A则会产生抑制效应。

叶绿素荧光参数可体现植物光系统II (PSII)反应中心的运行状况(李燕等2022), 是探究光能吸收利用、传递及耗散过程的重要指标。传统认为, 太阳光中UV-A成分会破坏植物光合电子传递链中光系统II (PSII)复合物, 引起水解复合物的催化Mn团簇结构异变, 降低植物光合电子传递效率(Ivanova等2008; Imre等2002), 从而抑制植物光合作用。然而, 本试验研究发现, UV10和UV20处理显著提高了光适应下PSII实际光化学量子效率 Φ_{PSII} 及电子传递速率ETR, 表明适当的UV-A处理可以提高黄瓜嫁接苗叶片的光能转化效率和总电子传递效率。

qP 即光化学淬灭系数, 反映PSII天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额及植物光合活性的高低, NPQ指PSII天线色素吸收的光能以热能的方式耗散掉而非光合电子传递(潘可可等2022)。研究发现, 黄瓜嫁接苗在UV10和UV20处理下, qP 显著升高, NPQ显著降低, 说明由色素吸收的光能大部分用来进行光合电子传递而非热耗散, 也间接佐证了UV10和UV20处理下较高的电子传递效率。但是UV-A的这种促进能力是有一定限度的, 当UV-A为 $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, Φ_{PSII} 、ETR、 qP 及NPQ与对照相比无显著差异。

紫外辐射属于一种胁迫光源, 植物对其响应程度通常取决于光谱范围和强度。与UV-C或UV-B相比, UV-A胁迫效果更弱, 但过量UV-A水平(高于外界环境)也会导致植物细胞坏死或光合机构受损(Bidel等2015)。本研究发现, UV-A处理后, 黄瓜嫁接苗的超氧阴离子产生速率和 H_2O_2 含量均显著提高, 并在UV-A强度为 $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到高峰。MDA含量通常被用作氧化损伤的指标(Mittler 2002), UV30处理下的MDA含量显著高于其他处理, 推测 $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的UV-A增强了黄瓜嫁接苗的膜质过氧化作用, 对嫁接苗伤害程度相对较大, 不利于植株的生长。最大光化学量子效率(F_v/F_m)能反映PSII原初光能转换效率的高低, 是环境胁迫较为敏感的指标之一。在正常生理条件下, 绝大多数 C_3 植物的 F_v/F_m 值在 $0.80\sim 0.84$ 之间, 当 F_v/F_m 值低于0.8时, 表明植物受到了光胁迫, 光系统II反应中心遭受损害(Shao等2020)。然而, 在本研究中, UV-A处理和对照之间黄瓜嫁接苗的 F_v/F_m 无显著差异且均大于0.8, 说明10、20和 $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的UV-A处理下活性氧的增加并非光胁迫引起的, 另一方面说明了UV30处理导致的植物光合能力下降也并非光胁迫所造成的(查凌雁和刘文科2017)。Ren等(2010)对高寒地区苔藓的研究发现, UV-B会降低 F_v/F_m , 但UV-A对其影响较小。Kang等(2018)对番茄幼苗的研究也发现 F_v/F_m 并未受到UV-A辐射的影响, 与本文研究结果相似。

植物拥有一套精细的抗氧化系统, 用来维持胁迫环境下活性氧产生与清除的动态平衡, 保证其正常生长代谢(Sgherri等2017; Albert等2009)。低

剂量紫外辐射属于一种良性胁迫,可激活抗氧化防御机制,提高植物在生物、非生物胁迫环境下的耐受性(Hideg等2013)。本试验结果表明,不同强度的UV-A处理下,SOD、POD和CAT活性均有所提高(图4-A~C),以清除大量积累的H₂O₂和超氧阴离子。除了抗氧化酶系统外,植物还可以通过合成抗坏血酸、总酚、类黄酮等抗氧化物质,清除氧化应激反应产生的活性氧。UV-A对总酚、类黄酮等化学物质的积累具有一定的促进作用(He等2021),可在不明显抑制生菜生长的情况下,显著增加酚类化合物和抗氧化物含量(Lee等2014)。本研究发现,UV-A处理后黄瓜嫁接苗的类黄酮和总酚含量均有不同程度的提升,其中UV20处理提升效果最为显著(图3-A和B)。说明一定量的UV-A可激活植物抗氧化防御机制,促进抗氧化物质的生成(Brazaitytė等2010; Tsormpatsidis等2007)。

参考文献(References)

- Ahmad M, Cashmore AR (1993). *HY4* gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor. *Nature*, 366 (6451): 162–166
- Albert NW, Lewis DH, Zhang H, et al (2009). Light-induced vegetative anthocyanin pigmentation in *Petunia*. *J Exp Bot*, 60 (7): 2191–2202
- Ángeles DM, Antonella C, Kristóf C, et al (2016). Environmental factors correlated with the metabolite profile of *Vitis vinifera* cv. Pinot Noir berry skins along a European latitudinal gradient. *J Agric Food Chem*, 64 (46): 8722–8734
- Bantis F, Koukounaras A, Siomos AS, et al (2019). Bichromatic red and blue LEDs during healing enhance the vegetative growth and quality of grafted watermelon seedlings. *Sci Hortic*, 261: 109000
- Bidel LP, Chomicki G, Bonini F, et al (2015). Dynamics of flavonol accumulation in leaf tissues under different UV-B regimes in *Centella asiatica* (Apiaceae). *Planta*, 242 (3): 545–559
- Brazaitytė A, Duchovskis P, Urbonavičiūtė A, et al (2010). The effect of light-emitting diodes lighting on the growth of tomato transplants. *Zemdirbyste*, 97 (2): 89–98
- Brazaitytė A, Virsile A, Jankauskiene J, et al (2015). Effect of supplemental UV-A irradiation in solid-state lighting on the growth and phytochemical content of microgreens. *Int Agrophys*, 29 (1): 13–22
- Cao JK, Jiang WW, Zhao YM (2007). Guidance of Postharvest Physiological and Biochemical Experiments of Fruits and Vegetables. Beijing: China Light Industry Press (in Chinese) [曹建康, 姜微波, 赵玉梅(2007). 果蔬采后生理生化实验指导. 北京: 中国轻工业出版社]
- Chen HZ, Niu JR, Han R (2021). Signal transduction pathway of plant ultraviolet B receptor UVR8. *Plant Physiol J*, 57 (6): 1179–1188 (in Chinese with English abstract) [陈慧泽, 牛靖蓉, 韩榕(2021). 植物紫外光B受体UVR8的信号转导途径. 植物生理学报, 57 (6): 1179–1188]
- Chen X, Yang Q (2018). Effects of intermittent light exposure with red and blue light emitting diodes on growth and carbohydrate accumulation of lettuce. *Sci Hortic*, 234: 220–226
- Chen X, Yang Q, Song W, et al (2017). Growth and nutritional properties of lettuce affected by different alternating intervals of red and blue LED irradiation. *Sci Hortic*, 223: 111–118
- Chen Y, Fanourakis D, Tsaniklidis G, et al (2021). Low UVA intensity during cultivation improves the lettuce shelf-life, an effect that is not sustained at higher intensity. *Postharvest Biol Technol*, 172: 111376
- Chen Y, Li T, Yang Q, et al (2019). UVA radiation is beneficial for yield and quality of indoor cultivated lettuce. *Front Plant Sci*, 10: 1563
- Choudhary KK, Agrawal SB (2014). Ultraviolet-B induced changes in morphological, physiological and biochemical parameters of two cultivars of pea (*Pisum sativum* L.). *Ecotox Environ Safe*, 100: 178–187
- Cui SG (2021). Effects of UV-A on the quality and drought resistance of grafted cucumber seedlings (dissertation). Taian, Shangdong: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [崔寿广(2021). UV-A对黄瓜嫁接苗质量及抗旱性的影响(学位论文). 山东泰安: 山东农业大学]
- Demotes-Mainard S, Péron T, Corot A, et al (2016). Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environ Exp Bot*, 121: 4–21
- Duan QQ, Zhang LQ, Zhang ZK (2021). Effects of supplemental light at different growth stages on growth, yield and quality of sweet pepper in greenhouse. *Plant Physiol J*, 57 (4): 950–962 (in Chinese with English abstract) [段青青, 张禄祺, 张自坤(2021). 不同生育期补光对温室甜椒生长、产量及品质的影响. 植物生理学报, 57 (4): 950–962]
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Biol*, 33 (1): 317–345
- Gao MF, Liu HC (2020). Effects of UVA radiation on growth, physiology and biochemistry of facility crops. *China Illuminating Eng J*, 31 (5): 9–16 (in Chinese with English abstract) [高美芳, 刘厚诚(2020). UVA辐射对设施作物生长及生理生化的影响. 照明工程学报, 31 (5): 9–16]

- He R, Zhang Y, Song S, et al (2021). UV-A and FR irradiation improves growth and nutritional properties of lettuce grown in an artificial light plant factory. *Food Chem*, 345: 128727
- Hideg É, Jansen MAK, Strid Å (2013). UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends Plant Sci*, 37: 121–130
- Hua B, Huang Y, Wan ZJ, et al (2014). Effects of different day temperature and light intensity on the growth and physiological characteristics of watermelon grafted seedlings. *J Changjiang Veget*, (4): 27–30 (in Chinese with English abstract) [华斌, 黄远, 万正杰等(2014). 不同昼温和光照强度对西瓜断根嫁接苗生长和生理特性的影响. *长江蔬菜*, (4): 27–30]
- Huber M, Nieuwendijk NM, Pantazopoulou CK, et al (2020). Light signalling shapes plant-plant interactions in dense canopies. *Plant Cell Environ*, 44 (4): 1014–1029
- Ivanova PI, Dobrikova AG, Taneva SG, et al (2008). Sensitivity of the photosynthetic apparatus to UV-A radiation: role of light-harvesting complex II-photosystem II supercomplex organization. *Radiat Environ Bioph*, 47 (1): 169–177
- Jiang H, Li Y, He R, et al (2022). Effect of supplemental UV-A intensity on growth and quality of Kale under red and blue light. *Int J Mol Sci*, 23 (12): 6819
- Kang S, Zhang Y, Zhang Z, et al (2018). Ultraviolet-A radiation stimulates growth of indoor cultivated tomato (*Solanum lycopersicum*) seedlings. *HortScience*, 53 (10): 1429–1433
- Kim GH, Choi YH, Kim YH (2019). Graft-taking and growth characteristics of grafted cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings as affected by light quality and blink cycle of LED modules. *Protected Hort Plant Fac*, 28 (2): 143–149
- Lee J, Kubota C, Tsao SJ, et al (2010). Current status of vegetable grafting: diffusion, grafting techniques, automation. *Sci Hortic*, 127 (2): 93–105
- Lee J, Oh M, Son K (2019). Short-term ultraviolet (UV)-A light-emitting diode (LED) radiation improves biomass and bioactive compounds of kale. *Front Plant Sci*, 10: 1042
- Lee MJ, Son JE, Oh MM (2014). Growth and phenolic compounds of *Lactuca sativa* L. grown in a closed-type plant production system with UV-A, -B, or -C lamp. *J Sci Food Agric*, 94 (2): 197–204
- Li F, Li Y, Li S, et al (2021). Green light promotes healing and root regeneration in double-root-cutting grafted tomato seedlings. *Sci Hortic*, 289: 110503
- Li HS, Sun Q, Zhao SJ (2000). Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [李合生, 孙群, 赵世杰(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社]
- Li T, Heuvelink E, Dueck TA, et al (2014). Enhancement of crop photosynthesis by diffuse light: quantifying the contributing factors. *Ann Bot-London*, 114 (1): 145–156
- Li W, Sui XL, Wang SH (2008). Effects of low light on photosynthetic characteristics of different position leaves of cucumber seedlings. *Sci Agric Sin*, 41 (11): 3698–3707 (in Chinese with English abstract) [李伟, 眭晓蕾, 王绍辉等(2008). 黄瓜幼苗不同叶位叶片光合特性对弱光的响应. *中国农业科学*, 41 (11): 3698–3707]
- Li Y, Zhang M, Ning P, et al (2022). Effects of exogenous NO on physiological characteristics of *Hedera nepalensis* var. *sinensis* under salt stress. *Plant Physiol J*, 58 (1): 207–213 (in Chinese with English abstract) [李燕, 张敏, 宁朋等(2022). 外源NO对盐胁迫下中华常春藤生理特性的影响. *植物生理学报*, 58 (1): 207–213]
- Li YM, He XR, Li QM, et al (2019). Effects of CO₂ enrichment on antioxidant system of cucumber seedlings under drought stress. *Plant Physiol J*, 55 (7): 1011–1019 (in Chinese with English abstract) [李仪曼, 贺新蕊, 李清明等(2019). CO₂加富对于干旱胁迫下黄瓜幼苗根系抗氧化系统的影响. *植物生理学报*, 55 (7): 1011–1019]
- Liao ZY, Lin BY, Wang Y, et al (2020). Effects of different gradient light intensity on healing growing and quality of grafted cucumber seedlings. *Chin J Tropic Crops*, 41 (4): 701–708 (in Chinese with English abstract) [廖自月, 林碧英, 王悦等(2020). 不同梯度光照强度对黄瓜嫁接苗愈合及幼苗质量影响. *热带作物学报*, 41 (4): 701–708]
- Liu WK (2018). Research on spectral biology of plant factory with LED lighting and application status. *J Agric Sci Technol*, 20 (10): 9–14 (in Chinese with English abstract) [刘文科(2018). LED植物工厂光质生物学研究与应用现状. *中国农业科技导报*, 20 (10): 9–14]
- Liu WK, Yang QC (2014). Distribution characteristics and regulation of ultraviolet light in plant factory production. *Sci Technol Rev*, 32 (10): 29–31 (in Chinese with English abstract) [刘文科, 杨其长(2014). 紫外光在植物工厂中的分布特征及应用前景. *科技导报*, 32 (10): 29–31]
- Mantha SV, Johnson GA, Day TA (2001). Evidence from action and fluorescence spectra that UV-induced violet-blue-green fluorescence enhances leaf photosynthesis II. *Photochem Photobiol*, 73 (3): 249–256
- Martínez-Lüscher J, Morales F, Delrot S, et al (2013). Short- and long-term physiological responses of grapevine leaves to UV-B radiation. *Plant Sci*, 213: 114–122
- Mitchell C, Dzakovich MP, Gomez C, et al (2015). Light-emitting diodes in horticulture. *Hortic Rev*, 43: 1–88
- Mittler R (2002). Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci*, 7 (9): 405–410
- Muneer S, Ko CH, Soundararajan P, et al (2017). Proteomic study related to vascular connections in watermelon sci-

- ons grafted onto bottle-gourd rootstock under different light intensities. PLOS One, 10 (3): e0120899.
- Nguyen TH, Pham TD, Dong HG, et al (2014). Effect of light-emitting diode irradiation during healing and acclimatization period on the survival rate and seedlings quality of grafted pepper. J Agric Life Environ Sci, 26 (3): 39–47
- Pan KK, Wang KL, Li BQ, et al (2022). Effects of different proportions of red and blue light and light intensity on physiology and chlorophyll fluorescence characteristics of *Lyceum auriculata*. Chin J Tropical Crops, 43 (8): 1628–1635 (in Chinese with English abstract) [潘可可, 王克磊, 李斌奇等(2022). 不同比例红蓝光及光照强度对金线莲生理及叶绿素荧光特性的影响. 热带作物学报, 43 (8): 1628–1635]
- Qian M, Rosenqvist E, Flygare A, et al (2020). UV-A light induces a robust and dwarfed phenotype in cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) without affecting fruit yield. Sci Hortic, 263: 109110
- Ren W, Tan H, Wu J, et al (2010). UV light spectral response of photosynthetic photochemical efficiency in alpine mosses. J Plant Ecol, 3 (1): 17–24
- Roháček K (2002). Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. Photosynthetica, 40 (1): 13–29
- Sgherri C, Pérez-López U, Micaelli F, et al (2017). Elevated CO₂ and salinity are responsible for phenolics-enrichment in two differently pigmented lettuces. Plant Physiol Biochem, 115: 269–278
- Shao M, Liu W, Zha L, et al (2020). Differential effects of high light duration on growth, nutritional quality, and oxidative stress of hydroponic lettuce under red and blue LED irradiation. Sci Hortic, 268: 109366
- Sullivan JH, Gitz DC, Peek MS, et al (2003). Response of three eastern tree species to supplemental UV-B radiation: leaf chemistry and gas exchange. Agric For Meteorol, 120 (1-4): 219–228
- Tirupathamma TL, Ramana CV, Naidu LN, et al (2019). Vegetable grafting: a multiple crop improvement methodology. Curr J Appl Sci Technol, 33: 1–10
- Tsormpatzidis E, Henbest RGC, Davis FJ, et al (2007). UV irradiance as a major influence on growth, development and secondary products of commercial importance in Lollo Rosso lettuce 'Revolution' grown under polyethylene films. Environ Exp Bot, 63 (1-3): 232–239
- Turnbull TL, Barlow AM, Adams MA (2013). Photosynthetic benefits of ultraviolet-A to *Pimelea ligustrina*, a woody shrub of sub-alpine Australia. Oecologia, 173 (2): 375–385
- Vass I, Turcsányi E, Touloupakis E, et al (2002). The mechanism of UV-A radiation-induced inhibition of photosystem II electron transport studied by EPR and chlorophyll fluorescence. Biochemistry, 41 (32): 10200–10208
- Verdaguer D, Jansen MAK, Llorens L, et al (2017). UV-A radiation effects on higher plants: exploring the known unknown. Plant Sci, 255: 72–81
- Wang AG, Luo GH (1990). Quantitative relationship between superoxide radicals and hydroxylamine reactions in plants. Plant Physiol Commun, (6): 55–57 (in Chinese) [王爱国, 罗广华(1990). 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系. 植物生理学通讯, (6): 55–57]
- Wei H, Zhao J, Hu J, et al (2019). Effect of supplementary light intensity on quality of grafted tomato seedlings and expression of two photosynthetic genes and proteins. Agronomy, 9 (6): 339
- Xu BY, Zhong C, Liu SH, et al (2020). Effects of LED light on survival rate of tomato grafting and physiological response of tomato seedlings. J South Agricult, 51 (3): 608–616 (in Chinese with English abstract) [徐博娅, 钟川, 刘斯晗等(2020). LED光源对番茄嫁接成活率及幼苗生理响应的影响. 南方农业学报, 51 (3): 608–616]
- Xu DQ, Gao W, Ruan J (2015). Effects of light quality on plant growth and development. Plant Physiol J, 51 (8): 1217–1234 (in Chinese with English abstract) [许大全, 高伟, 阮军(2015). 光质对植物生长发育的影响. 植物生理学报, 51 (8): 1217–1234]
- Yang YQ, Yao Y (2008). Photosynthetic responses to solar UV-A and UV-B radiation in low-and high-altitude populations of *Hippophae rhamnoides*. Photosynthetica, 46 (2): 307–311
- Yin R, Ulm R (2017). How plants cope with UV-B: from perception to response. Curr Opin Plant Biol, 37: 42–48
- Yousef AF, Ali MM, Rizwan HM, et al (2021). Effects of light spectrum on morpho-physiological traits of grafted tomato seedlings. PLOS One, 16 (5): e250210
- Zha LY, Liu WK (2017). Effects of continuous light with red and blue LED lamps on growth and characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of five lettuce cultivars. Plant Physiol J, 53 (9): 1735–1741 (in Chinese with English abstract) [查凌雁, 刘文科(2017). LED红蓝光连续光照对五种生菜生长、光合和叶绿素荧光特性的影响. 植物生理学报, 53 (9): 1735–1741]
- Zhang Y, Kaiser E, Zhang Y, et al (2020). UVA radiation promotes tomato growth through morphological adaptation leading to increased light interception. Environ Exp Bot, 176: 104073
- Zheng J, Hu MJ, Guo YP (2008). Regulation of photosynthesis by light quality and its mechanism in plants. J Appl Ecol, 19 (7): 1619–1624 (in Chinese with English abstract) [郑洁, 胡美君, 郭延平(2008). 光质对植物光合作用的调控及其机理. 应用生态学报, 19 (7): 1619–1624]