

不同光质对辣椒叶色黄化突变体光合生理特性的影响研究

戴云花, 刘周斌, 杨 莎, 毛莲珍, 邹学校, 欧立军*

(湖南农业大学 园艺学院, 园艺作物种质创新与新品种选育教育部工程研究中心, 蔬菜生物学湖南重点实验室, 长沙 410128)

摘 要:以辣椒叶色黄化突变体 *yl1* 及其野生型 6421 为试材, 用白光、蓝光、红光、绿光、紫光、黄光和远红光不同光质进行处理, 考察其表型、生理及光合特性的变化特征, 探究光质对黄叶辣椒植株生长发育的影响。结果显示: (1) 蓝光与红光对辣椒幼苗的生长有促进作用, 黄光和远红光则会显著抑制幼苗生长, 6421 生长受不同光质的抑制影响比 *yl1* 更大。(2) 两个辣椒材料光合色素含量在不同光质下均不同程度降低; 6421 叶绿素总含量和类胡萝卜素含量在不同光质下均高于 *yl1*, *yl1* 和 6421 叶片的光合色素含量分别在紫光和黄光下最低。(3) 蓝光和绿光能显著提高 *yl1* 的净光合速率(P_n), 而不同光质处理均显著降低了 6421 的 P_n 。(4) 紫光处理使 *yl1* 的 PSII 潜在活性(F_v/F_o)和最大光化学效率(F_v/F_m)值均显著降低且显著低于 6421, 但升高了光化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ)。(5) 蓝光、红光和绿光均能提高辣椒的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性, 而黄光处理的作用则相反。研究发现, 蓝光和红光对辣椒的生长发育具有促进作用, 而黄光和远红光具有显著抑制作用, 辣椒叶色黄化突变体 *yl1* 抵抗光胁迫环境能力更强, 尤其是在紫光下比野生型 6421 有更强的适应性。

关键词:光质; 辣椒; 叶色黄化; 突变体; 生理特性

中图分类号: Q945.79; S641.3

文献标志码: A

Photosynthetic Characteristics and Physicochemical Properties of Pepper Leaf Yellowing Mutants under Different Light Quality

DAI Yunhua, LIU Zhubin, YANG Sha, MAO Lianzhen, ZOU Xuexiao, OU Lijun*

(Engineering Research Center for Germplasm Innovation and New Variety Breeding of Horticultural Crops, Ministry of Education, Hunan Key Laboratory of Vegetable Biology, College of Horticulture, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract: In order to explore the effect of light quality on the growth and development of yellow-leaf pepper plants, we used pepper leaf yellowing mutant *yl1* and its wild type 6421 as test materials and treated with different light qualities (white light, blue light, red light, green light, purple light, yellow light and far red light). The changes of phenotypic, physiological and photosynthetic characteristics were studied. The results showed that: (1) blue light and red light promoted the growth of pepper seedlings, while yellow light and far red light significantly inhibited the growth of seedlings. Compared with *yl1*, 6421 was more affected by different light qualities. (2) The photosynthetic pigment content of the two pepper mate-

收稿日期: 2022-07-20; 修改稿收到日期: 2023-02-21

基金项目: 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系 (CARS-24-A05); 国家自然科学基金面上项目 (32072672)

作者简介: 戴云花 (1996—), 女, 硕士研究生, 主要从事蔬菜生理生化和分子生物学研究。E-mail: daiyunhua5@163.com

* 通信作者: 欧立军, 男, 教授, 主要从事蔬菜生理生化和分子生物学研究。E-mail: ou9572@hunau.edu.cn

rials decreased to varying degrees under different light qualities; the total chlorophyll content and carotenoid content of 6421 were higher than those of *y11* under different light qualities. The photosynthetic pigment content of *y11* and 6421 leaves was the lowest under purple light and yellow light, respectively. (3) Blue and green light could significantly increase the net photosynthetic rate (P_n) of *y11*, while different light quality treatments significantly reduced the P_n of 6421. (4) Purple light treatment significantly reduced the PSII potential activity (F_v/F_o) and maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) of *y11* and significantly lower than that of 6421, but increased the photochemical quenching coefficient (qP) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) to resist photoinhibition damage. (5) Blue, red and green light can improve the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) in pepper, while yellow light is the opposite. In summary, blue light and red light can promote the growth and development of pepper, while yellow light and far red light have a significant inhibitory effect. *y11* has a stronger ability to resist light stress, especially under purple light than 6421.

Key words: light quality; pepper; leaf yellow; mutants; physiological characteristics

辣椒(*Capsicum annuum* L.)为茄科辣椒属一年生或多年生蔬菜作物,目前是中国重要的经济作物之一,在世界蔬菜作物种植中占据重要地位^[1]。辣椒叶色突变类型多样,其中叶色黄化突变最为常见。叶色发生变异是类胡萝卜素等色素的积累、叶绿素的降解等原因造成的。早期人们认为叶色突变体因叶绿体结构上有缺陷,光合作用较弱会造成作物低产,故对叶色突变体研究并不深入。但近年来发现,叶色黄化突变在育种上是一种重要的性状选择标记,可以简化种子纯度鉴定程序;同时叶色黄化突变体是一种优质的种质资源^[2],且具有新的光合作用特征,充分利用这一特征能够为选育植物抵抗光逆境提供助力。

光照在植物的生长发育过程中占据十分重要的地位,参与植物茎叶生长、叶绿素合成、光合作用和花芽分化等。Philip 等^[3]对欧洲银杉的研究发现,遮光率的增加与总叶绿素含量呈正相关。刘国顺等^[4]对‘NC89’烟草品种逐步进行遮光处理时发现,随光强的减弱,净光合速率先升高后降低,胞间CO₂浓度逐渐升高,且当遮荫率大于50%时,叶干重迅速下降。与此同时,前人在光照强度影响植株叶色黄化突变体理化性质方面取得了一些研究进展。赵春梅等^[5]研究发现甜瓜叶色黄化突变体在轻度遮光(90%光照)条件下叶绿素含量最多,而全光照及中度以上遮光都会影响叶绿素的积累。靳丰璐等^[6]在对糜子叶色黄化突变体的研究中发现,黄化突变体与野生型相比,在苗期的生长发育受到明显抑制,而适当增加光照强度能够促进黄化突变体的生长。

此外,在光环境中,除了光照强度和光照时间的改变会影响植物的光形态建成、生长发育和生理代

谢外,光质的变化对植物的生长发育也有显著影响,如生理特性、光合特性、光合色素合成和叶片颜色变化等方面。现阶段光质对植物影响的研究主要集中在红、蓝两种光质上,Mengxi Liu 等^[8]发现蓝光处理下的桔梗(*Platycodon grandiflorus*)在诱导叶片面积和叶片厚度的发生上优于红光处理或全日光处理,叶片面积增加60%,叶片厚度增加30%。蒲高斌等^[9]就不同光质对‘宝粉’番茄生长的研究发现,红光处理的幼苗干物质积累多、且叶面积扩展快。张谨薇等研究结果表明光强100 μmol·m⁻²·s⁻¹和红蓝光比例为5:1时,辣椒幼苗的株高、茎粗、叶片数等生长指标均为最高,光合能力也为最强^[10];Li 等^[11]研究发现红蓝光比蓝光更能提高辣椒光合电子传输能力,从而使光合速率显著升高。叶绿素荧光动力学技术作为植物光合能力的探针,其参数能够有效反映植物对光质的响应机制。Gangadhar 等^[12]发现在不同LED处理下辣椒最大光化学效率 F_v/F_m 值以红蓝光处理最高,蓝光处理次之,从而认为红或蓝光能有效促进辣椒叶片的光合作用。

但现阶段关于光质的研究主要集中在红光、蓝光或红蓝混合光对辣椒等植物的发育影响上,缺乏绿、紫、黄和远红光等光质对辣椒生理特性的影响研究,且关于不同光质对植物叶色黄化突变体,特别是辣椒叶色黄化突变体生理特性的研究尚未见报道。因此,本研究拟选择前期钴60辐射诱变获得的一个光敏感叶片黄化突变体 *y11* 及其野生型 6421 为试验材料,考察不同光质对辣椒叶色黄化突变体 *y11* 表型、生理及其光合特性的影响,探讨辣椒叶色对不同光质的响应机理,从而为改善辣椒设施栽培中的供光环境、促进辣椒生长提供了理论依据和实践指导。

1 材料和方法

1.1 材料培养与处理

辣椒叶色突变材料 *yl1* 及其野生型 6421 由湖南农业大学园艺学院辣椒团队提供, *yl1* 由 6421 经钴 60 辐照诱变得来。将种子温汤浸种后放于人工气候箱催芽,萌发后再播于 50 孔穴盘育苗(28 ℃光照 16 h,20 ℃黑暗 8 h)。正常肥水管理,幼苗长至两叶一心时,选取长势整齐一致的苗子移栽人工气候室,缓苗后分别置于白光、蓝光、红光、绿光、紫光、黄光、和远红光 7 种不同光质下处理(图 1),每个处理 50 株,每个处理进行 3 次重复。控制各处理下冠层光量子通量密度(PPFD)均为 $(60 \pm 5) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;光周期设置为 16 h/8 h(昼/夜),温度为 28 ℃/20 ℃,湿度控制在 $(65 \pm 5)\%$ 。连续处理 15 d 后观察叶色变化,并取样测定相关指标。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 植株表型指标 用直尺测量株高(植株茎基部至生长点的高度),游标卡尺测量茎粗(统一测量子叶与第一片真叶的中间部位),清水洗净根部并用纸吸干多余的水分后,用万分之一的天平称取整株的鲜重,将鲜样于 60 ℃烘箱烘 3 d 后再称取整株干重。

1.2.2 叶片光合色素含量 选取倒数第 3~4 片完全展开功能叶,每个处理选取 3 株,3 次重复。参照 Arnon^[13]报道的方法,采用 80%丙酮浸提至材料发白后,用紫外可见分光光度计(上海奥析科学仪器有限公司)测定浸提液的吸光度值,并据此计算叶绿素

a 含量(Cha)、叶绿素 b 含量(Chb)、叶绿素总含量(Chl)和类胡萝卜素含量(Car)。

1.2.3 叶片光合气体交换参数 选在晴天的 9:00—11:00,使用 LI-6400 光合仪测定辣椒幼苗功能叶片的光合气体交换参数,并参照罗鑫辉等^[14]方法将光合仪叶室中的红蓝光源的光强设为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,CO₂ 浓度设为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$,每个处理选取 3 株,3 次重复。测量参数包括净光合速率(*P_n*)、气孔导度(*G_s*)、胞间 CO₂ 浓度(*C_i*)和蒸腾速率(*T_r*)。

1.2.4 叶绿素荧光参数 先对各光质处理下的辣椒功能叶片进行暗适应 30 min 后,再使用 Fluorpen 便携式叶绿素荧光仪测量。测量时饱和光强为 $2\,400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光化光的强度为 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,照射时间为 300 s;测量参数包括初始荧光(*F_o*)、最大荧光(*F_m*)、光化学淬灭系数(*qP*)、非光化学淬灭系数(NPQ)、光适应最大荧光(*F'_m*)、稳态荧光(*F_s*)和可变荧光(*F_v*),以上指标均重复 5 次。最后参照 Schreiber 等^[15]的公式计算相关参数。

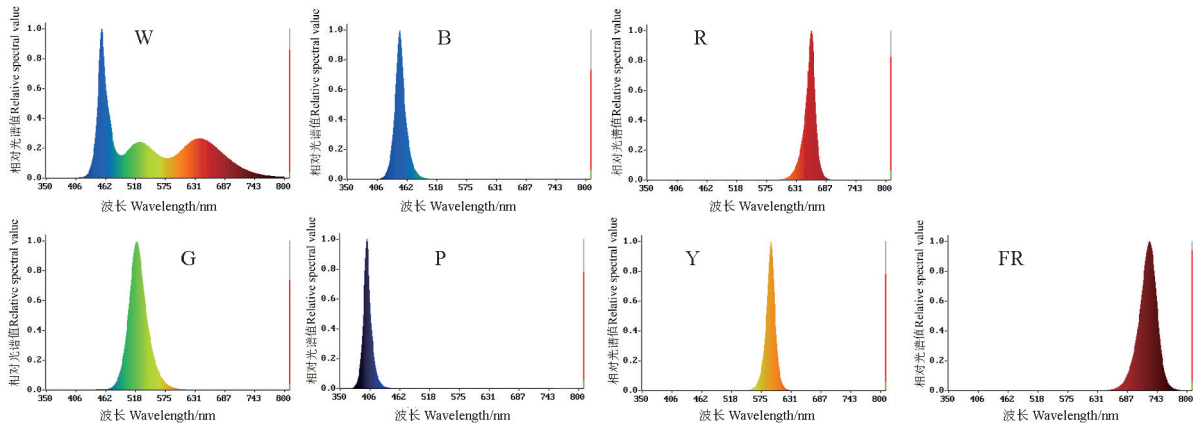
可变荧光 $F_v = (F_m - F_o) / F_o$;

光系统 II 最大光化学效率 $F_v / F_m = (F_m - F_o) / F_m$;

光化学淬灭系数 $qP = (F'_m - F_s) / (F'_m - F'_o)$;

非光化学淬灭系数 $NPQ = F_m / F'_m - 1$ 。

1.2.5 抗氧化酶活性和抗坏血酸含量 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性和抗坏血酸含量(AsA)均采用上海茁彩生物科技有限公司生产的试剂盒方法测定。



W. 白光;B. 蓝光;R. 红光;G. 绿光;P. 紫光;Y. 黄光;FR. 远红光。下同

图 1 不同光质处理的光质谱图

W. White light; B. Blue light; R. Red light; G. Green light; P. Purple light; Y. Yellow light; FR. Far-red light. The same as below

Fig. 1 Photomass spectrometry with different light qualities

1.3 数据处理

使用 Microsoft Excel 2010、Spss 23.0 和 Sig-maplot 12.2 对数据进行统计分析和作图,采用 Duncan’s 检验法对显著性差异($P<0.05$)进行多重性比较,所有试验均重复 3 次以上。

2 结果与分析

2.1 不同光质对辣椒叶色黄化突变体幼苗生长的影响

图 2 显示,在不同光质处理 15 d 后,相比辣椒野生型 6421,辣椒黄化突变体 *yl1* 在不同光质下有显著的叶色差异变化;与白光处理(W)相比,*yl1* 叶色在蓝光(B)和红光(R)下表现为绿色,而在紫光(P)下显著变黄;而 6421 叶色仅在远红光(FR)处理下表现为稍黄,在其他光质处理下均为绿色。两个辣椒材料植株在黄光(Y)和远红光下长势均不良。

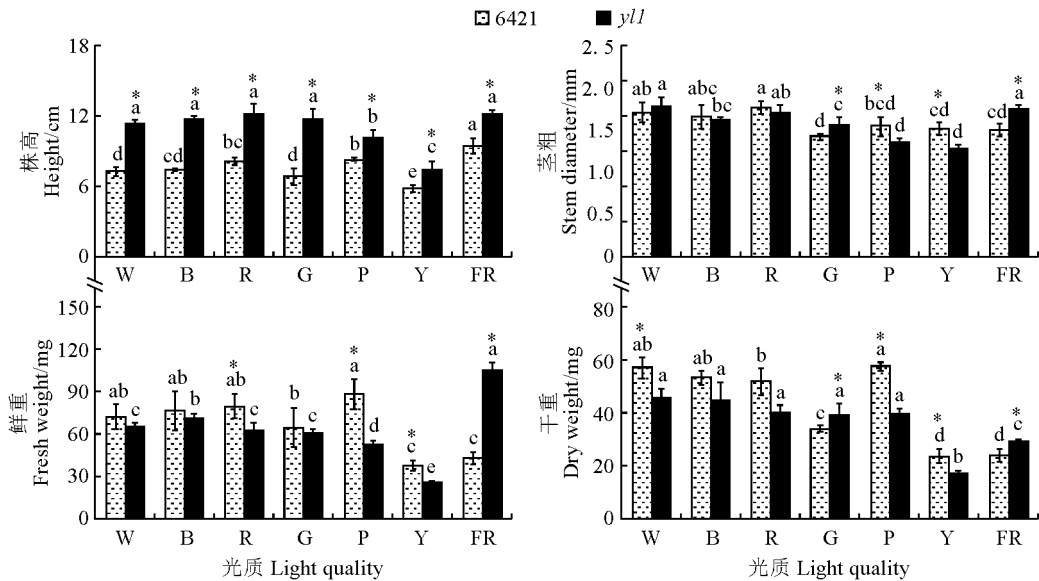
同时,从图 3 可知,在相同光质处理下,与辣椒野生型 6421 相比,叶色黄化突变体 *yl1* 的株高在各光质下均显著增加;其茎粗在绿光和远红光下显著增加,而在蓝光和黄光下显著降低;单株鲜重仅在远红光处理下显著增加,而在红光、蓝光和黄光处理下均显著降低;单株干重在绿光和远红光下显著增加,在其余光处理下大多显著降低。

另外,与白光处理相比较,*yl1* 株高在蓝光和紫光下,而 6421 株高在红光、蓝光和远红外光下均显著增加,在黄光下显著降低;*yl1* 茎粗在蓝光、绿光、紫光、黄光下均显著降低,而 6421 茎粗在绿光、黄光和远红外光下均显著降低,它们在其余光质处理下均无显著差异;*yl1* 单株鲜重在紫光、黄光下显著降低,在远红光、蓝光下显著增加,而 6421 单株鲜重在黄光、远红光下显著降低;*yl1* 单株干重在黄光和远红光下显著降低,6421 单株干重在绿光、黄光和远



图 2 不同光质处理 15 d 后野生型 6421 和叶色黄化突变体 *yl1* 的叶色变化

Fig. 2 Leaf color changes of wild type 6421 and yellow leaf color mutant *yl1* after 15 days of different light quality treatments



* 代表相同光质下两个材料间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);同一材料内不同小写字母代表不同光质处理间在 0.05 水平存在显著性差异。下同

图 3 不同光质处理下野生型 6421 和叶色黄化突变体 *yl1* 表型的变化

* represents the significant difference between the two materials under same light qualities at 0.05 level ($P<0.05$); The different normal letters within same material represent the significant difference among different light qualities at 0.05 level. The same as below

Fig. 3 The phenotypes of wild-type 6421 and yellow leaf color mutant *yl1* under different light quality treatments

红光下也均显著降低,它们在其余光质下均无显著变化。

此外,各光质处理之间相比较,*yl1* 和野生型 6421 的各生长指标均在黄光处理下降至最低值,而在白光、蓝光和红光处理下均具有较高值,如黄光处理 *yl1* 的株高、茎粗、单株鲜重、干重较白光处理分别显著下降 34.69%、28.36%、60.51% 和 62.77%。这表明不同光质对两类材料生长的影响存在明显差异,黄光对植物的生长,特别是对黄化突变体 *yl1* 的生长具有显著的抑制作用,而蓝光和红光的影响相对较小。

2.2 不同光质对辣椒叶色黄化突变体幼苗光合色素含量的影响

在不同光质处理下,辣椒幼苗的光合色素含量均有不同程度降低(图 4),且黄化突变体 *yl1* 的降幅明显高于野生型材料,其叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量和类胡萝卜素含量均显著低于野生型 6421。各不同光质处理中,紫光处理下 *yl1* 的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量最低,分别较白光处理显著降低 81.78%、68.69% 和 75.81%,而其含量在远红光和蓝光处理下较低;与白光处理相比,野生型 6421 的叶绿素含量和类胡萝卜素含量在其他光质处理下均呈下降趋势,而其叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量在紫光、远红光和蓝光处理下均处于较高水平;黄化突变体 *yl1* 的光合色素含量均显著低于野生型材料,并在紫光下两者差异最大,

yl1 的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总量和类胡萝卜素含量分别较野生型 6421 显著降低 82.63%、70.30%、78.14%、78.55%。这说明相较于其他光质而言,紫光对黄化突变体 *yl1* 光合色素的合成具有重要的抑制作用,这种紫光诱导的突变体和野生型光合色素含量的差异可能是导致紫光下突变体黄化表型的最主要因素。

2.3 不同光质对辣椒叶色黄化突变体幼苗叶片气体交换参数的影响

在可见光谱中,不同光质对植物的光合作用调控不同,且黄化突变体 *yl1* 在光合特性方面对各不同光质的响应差异明显高于野生型 6421(图 5)。其中,*yl1* 的净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率在白光处理下分别比野生型 6421 显著降低 25.65%、54.34%、18.54% 和 46.25%;*yl1* 的净光合速率在蓝光和绿光处理下得到明显提高,其较相应的 6421 分别显著升高 22.17% 和 81.62%,而在紫光 and 黄光处理下的表现则相反。*yl1* 叶片的净光合速率在蓝光和绿光处理下均比白光处理显著提高,在其他光质处理下则显著降低;*yl1* 叶片的气孔导度在蓝、绿、紫光处理下均比白光显著提高,而其胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率在除紫光 and 绿光外的光质处理下均显著低于白光处理;各光质处理下 6421 的净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率总体上均显著低于白光处理。黄光和远红光均会显著降低 *yl1* 和 6421 的净光合速率、气孔导度、胞间

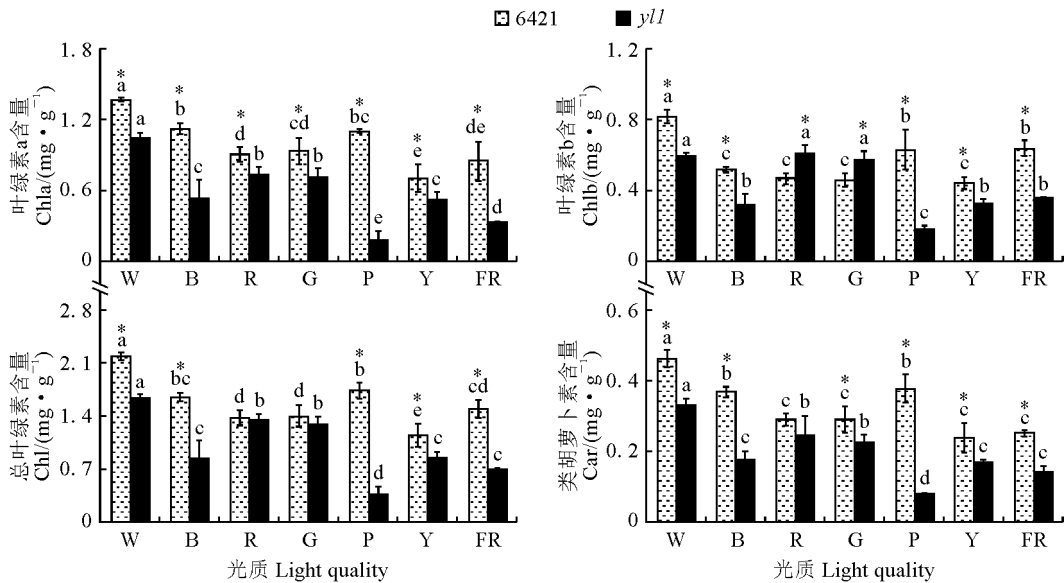


图 4 不同光质处理下野生型 6421 和叶色黄化突变体 *yl1* 叶片光合色素含量的变化
Fig. 4 The photosynthetic pigment content in leaves of wild-type 6421 and yellow leaf color mutant *yl1* under different light quality treatments

CO₂ 浓度和蒸腾速率;但紫光 and 绿光处理会显著提高 *y1l* 的气孔导度和蒸腾速率,导致其显著高于相应处理的 6421,且显著高于其他各光质处理组。这说明黄光和远红光可能不利于植物进行光合作用,而紫光 and 绿光对黄化突变体 *y1l* 的气孔开放程度具有显著的促进作用。

2.4 不同光质对辣椒叶色黄化突变体幼苗叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光作为光合作用的探针,它能反映植

物对生长环境变化因子的适应及耐受能力。图 6 显示,在相同光质处理下, *y1l* 和 6421 叶片的 F_v/F_o 和 F_v/F_m 值在白光、蓝光、红光和黄光处理之间均差异较小,且基本维持稳定;但黄化突变体 *y1l* 叶片的 F_v/F_o 和 F_v/F_m 值在绿光、紫光 and 远红光处理下会较白光和其他光质处理发生显著性改变,其中在紫光处理下 F_v/F_o 和 F_v/F_m 值会显著降低,且显著低于 6421,在绿光和远红光处理下则显著升高,同时显著高于 6421,而 6421 则相对变化较小。同时,

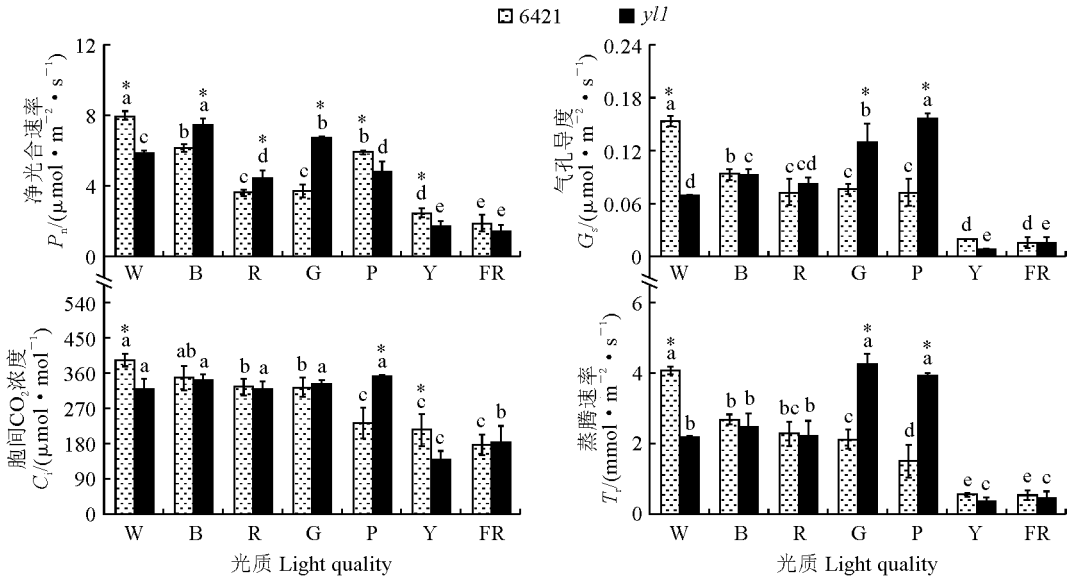


图 5 不同光质下野生型 6421 和叶色黄化突变体 *y1l* 叶片气体交换参数的变化

Fig. 5 Photosynthetic gas exchange parameters in leaves of wild-type 6421 and yellow leaf color mutant *y1l* under different light quality treatments

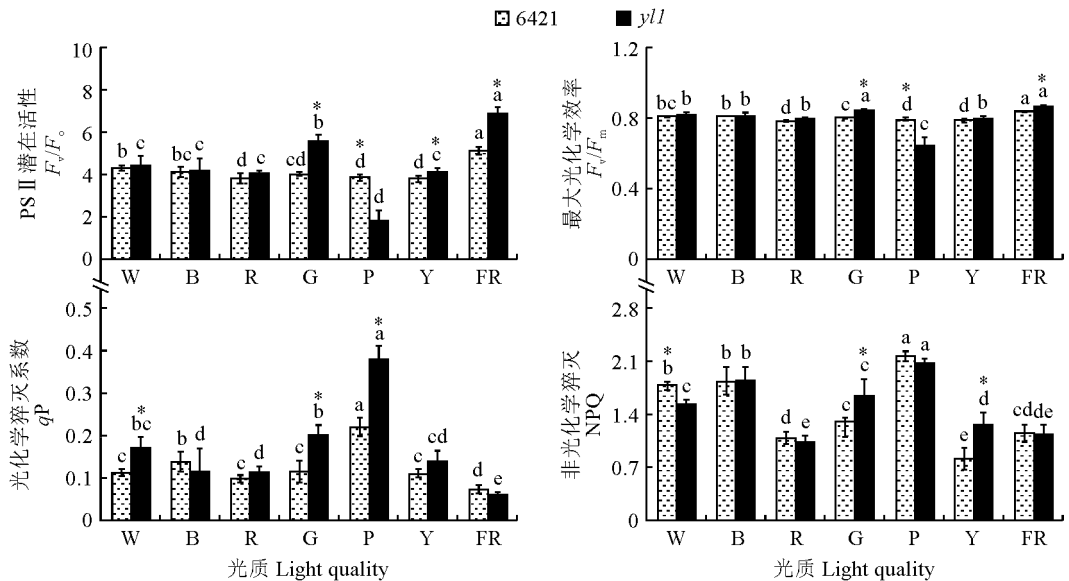


图 6 不同光质处理下野生型 6421 和叶色黄化突变体 *y1l* 叶片叶绿素荧光参数的变化

Fig. 6 The chlorophyll fluorescence parameters in leaves of wild-type 6421 and yellow leaf color mutant *y1l* under different light quality treatments

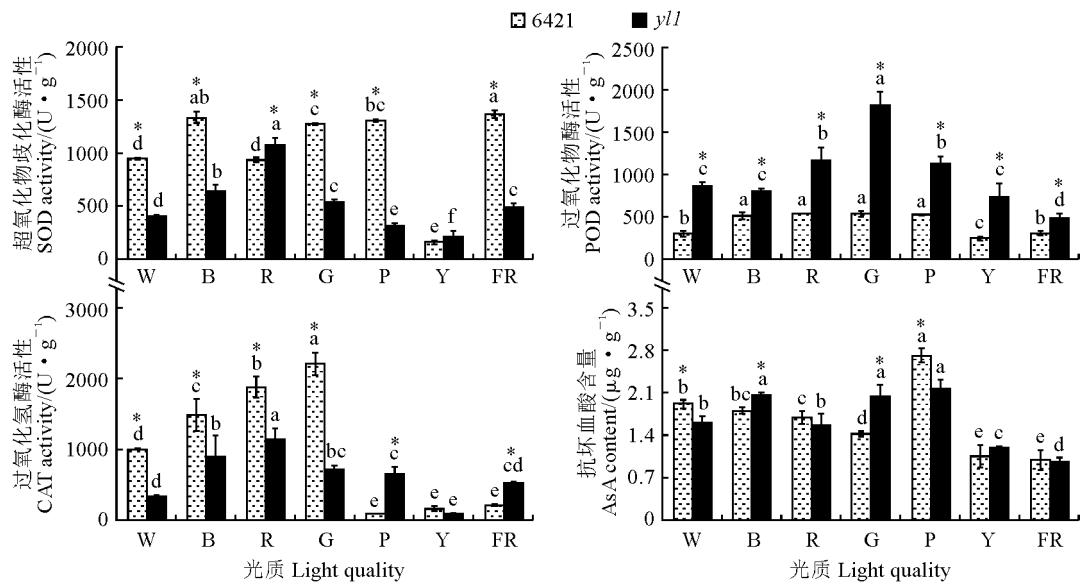


图 7 不同光质处理下野生型 6421 和叶色黄化突变体 *y1l* 叶片抗氧化酶活性和抗坏血酸含量的变化

Fig. 7 The antioxidant enzyme activities and AsA content in leaves of wild-type 6421 and yellow leaf color mutant *y1l* under different light quality treatments

紫光对辣椒材料光化学淬灭系数 qP 值的影响显著高于白光和其他光质处理,导致 *y1l* 和 6421 的 qP 较白光及其他光质处理均显著升高,且对 *y1l* 的促进作用更强,使其较 6421 还高出 73.64%;*y1l* 叶片的 qP 值在蓝、红、远红光处理下显著低于白光处理,而 6421 叶片的 qP 值在蓝光和紫光处理下比白光处理显著提高,在远红光处理下比白光处理显著降低。另外,与白光处理相比,辣椒叶片的非化学淬灭系数 NPQ 在红光、黄光和远红光处理下会降低,但在紫光处理下能够有效提高,此时 *y1l* 和 6421 分别较白光处理显著升高 34.63%和 21.79%。这些结果均表明在不同光质中紫光处理对辣椒叶片,特别是黄化突变体 *y1l* 叶绿素荧光参数的影响效应最大。

2.5 不同光质对叶色黄化突变体抗氧化酶活性和抗坏血酸含量的影响

不同光质处理会对辣椒叶片抗氧化酶系统均产生重要影响(图 7)。其中,与野生型 6421 相比,黄化突变体 *y1l* 叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性在红光处理下显著提高,在其他光质处理下均显著降低;而 *y1l* 叶片过氧化物酶(POD)活性在各光质处理下均显著高于 6421;*y1l* 叶片过氧化氢酶(CAT)活性仅在蓝光和远红光下显著高于 6421,在其他光质处理下均比 6421 显著降低;*y1l* 的抗坏血酸含量 AsA 在白光和紫光处理下显著低于 6421,在蓝光和绿光处理下则表现相反,在其他光质处理下与 6421 无显

著性差异。

与白光处理相比,蓝光、红光和绿光处理均会显著提高 *y1l* 和 6421 叶片的 SOD、POD 和 CAT 活性,黄光处理则会显著降低 *y1l* 和 6421 叶片的 SOD 和 CAT 活性。但蓝光和远红光处理对这 3 种酶活性的影响在 *y1l* 和 6421 间存在一定差异。其中,*y1l* 叶片的 SOD 和 CAT 活性在紫光处理下较白光处理分别显著下降 22.69%和升高 91.13%,6421 叶片的 SOD 和 CAT 活性表现则相反,分别较白光处理显著升高 39.17%和下降 92.40%;远红光处理导致 *y1l* 和 6421 叶片的 SOD 活性较白光处理分别显著升高 19.20%和 45.18%,也使 *y1l* 叶片的 POD 活性显著下降 43.23%,而对 6421 无显著影响。同时,与白光处理相比,紫光处理会显著升高 *y1l* 和 6421 叶片的抗坏血酸含量,而黄光和远红光处理则表现相反,会导致其抗坏血酸含量显著降低。

3 讨论与结论

光质是影响植物生长发育的重要环境因素之一,不同光质对蔬菜的生长有显著影响且存在差异。前人在甘蓝、生菜和番茄等作物的研究中均发现蓝光和红光处理会增加植物的生物量,研究中发现蓝光能促进甘蓝叶柄的伸长^[16],同时能促进生菜根系生物量的积累,并促进生菜移栽后的生长^[17];在不同光质配比中随着红光比例的增加,生菜的叶幅、茎粗和叶片数等生物量呈现提高趋势,同时红光能有

效地提高番茄产量;本研究中黄化突变体 *y1l* 和野生型 6421 材料在蓝光和红光下的生物量与白光处理均无显著性差异,这说明红光和蓝光不仅是植物所必需的光质条件,同样也是叶色黄化植株生长所必需的光质条件。目前对黄光的研究较少,彭亮等^[19]发现远志(*Polygala tenuifolia* Willd)的叶长、叶宽在黄光处理下小于红光、白光、蓝光处理。这与本研究中黄光下黄化突变体及野生型的生长量受到显著抑制的研究结果一致,表明黄光同样不利于辣椒的生物量增加。至于造成生长抑制的原因,则可能是由于黄光抑制了根系的生长,使根系长势弱,根系活力降低,最终导致生长减弱^[20-21]。

光合色素是植物光合作用的基础,而光质直接影响光合色素的合成,从而影响植物的光合作用^[22]。孟霖在对烤烟的研究中发现红、蓝等不同光质处理的叶片中叶绿素和类胡萝卜素含量均低于白光处理^[23]。王虹^[24]在对黄瓜的研究中也发现白光处理的叶绿素含量最高,其次分别是紫光、蓝光和红光,再次为绿光,而黄光处理最低。本研究中各不同光质下辣椒叶片光合色素大幅降低的趋势与之一致,说明单色光质光源可能不利于植物光合色素的合成。同时有研究发现蓝光处理后番茄的叶绿素含量要低于红光处理^[9],Anna 等^[25]则发现蓝光有利于风信子愈伤组织叶绿素的合成,而红光处理则相反。这表明不同光质调节叶绿素含量可能因植物种类、组织器官不同而异。本研究中紫光处理下黄化突变体光合色素含量最低,且与其野生型含量差异最大,表明紫光对黄化突变体 *y1l* 叶绿素和类胡萝卜素的合成具有明显的抑制效应,这可能是导致紫光处理下 *y1l* 叶色黄化的重要原因。

光合速率可以反映植物光合作用强度大小^[26],不同光质影响着植物叶片的光合速率。Doughep 和 Bugbee^[27]研究发现黄光显著抑制莴苣生长的同时也抑制其光合能力,且黄光处理后植株的净光合速率较低的原因与较低的气孔传导特性有关。这与本研究中黄光和远红光下极低的气孔导度导致辣椒极低的净光合速率结果一致。但其他光质处理下辣椒叶片,特别是突变体 *y1l* 中的叶片净光合速率与其气孔导度的变化趋势不一致,表明除了气孔导度,还存在其他因素影响净光合速率。与此同时,本研究还发现叶色黄化突变体 *y1l* 在蓝光、绿光和紫光中的净光合速率与其叶绿素含量存在巨大差异,而植物叶片是进行光合作用的主要部分,叶绿素是捕获光能的物质基础,造成这种差异的原因可能与不

同光质对叶片叶绿素荧光参数的不同影响有关。

叶绿素荧光参数 F_v/F_m 和 F_v/F 是表征植物叶片 PSⅡ 原初光能转化效率和 PSⅡ 潜在活性的重要参数,是衡量光抑制程度的重要指标,在逆境环境条件下该参数会明显下降。在本研究中,紫光处理下 *y1l* 叶片的 F_v/F 和 F_v/F_m 显著低于其他光质处理,说明紫光处理对 *y1l* 的 PSⅡ 反应中心造成了一定损伤。光化学猝灭系数 qP 表示光合作用引起的光化学猝灭,反映了 PSⅡ 进行光化学反应的能力;非光化学猝灭系数 NPQ 反映植物将过多的光能以热能的形式耗散,在逆境环境下是对自身一种保护机制^[27]。前人研究发现紫膜处理下烟草叶片的 NPQ 显著高于其他处理,说明以热耗散的形式从 PSⅡ 反应中心及天线色素损失的能量较高,紫膜处理后使得光波变短,叶片所接受到的光子能量较高,较高的热耗散使紫膜下的叶片在保持较高光合效率的同时避免了光合机构的光损伤^[28]。本研究中,辣椒叶色黄化突变体 *y1l* 在蓝光、绿光或紫光处理相较于其他光质处理保持着较高的 qP 或 NPQ 参数,以热耗散的形式避免了光合机构的损伤,使其 PSⅡ 反应中心保持较高的开放程度,从而维持较高的净光合速率,但红光、黄光和远红光处理使 *y1l* 叶片的 qP 和 NPQ 参数降低,无法通过热耗散的形式消耗过高的能量而造成光合机构损伤,最终导致红光、黄光和远红光处理下其净光合速率大幅下降。这些结果表明不同光质处理引起黄化突变体 *y1l* 叶绿素荧光参数的改变是影响其净光合速率的另一个重要原因。

光质不仅能影响植物的光形态建成、光合色素合成,而且可以激活植物抗氧化系统。前人研究发现不同光质对黄瓜^[30]和烟草^[31]等的 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性均产生不同程度的影响。蒲高斌等^[32]在番茄中发现,与白光相比红光和蓝光能显著提高番茄的 SOD 和 POD 活性。杜洪涛等^[33]在彩椒研究中也发现绿光、蓝光和红光处理能够提高其 SOD 活性。这与本研究中,蓝光、红光和绿光能够显著提高突变体 *y1l* 及其野生型的 SOD、POD、CAT 活性的研究结果一致。有研究认为,叶肉细胞的叶绿体中 H_2O_2 的清除主要是以抗坏血酸为电子供体在 POD 催化下完成,过氧化体中的 H_2O_2 则是 CAT 直接清除^[30]。本研究中紫光处理下突变体及其野生型辣椒叶片抗坏血酸含量显著升高,同时紫光处理下突变体中 CAT 和 POD 活性显著高于其野生型。这可能是由于紫光处理对辣椒叶

片,特别是对黄化突变体 *y1l* 叶片产生了光抑制伤害,促使 *y1l* 叶片中 CAT、POD 和抗坏血酸含量大幅升高来维持正常生理功能。但本研究中黄光和远红光下的辣椒叶片 SOD、POD、CAT 和抗坏血酸含量均较低,这可能是因为黄光和远红光对辣椒造成的叶片衰老程度过高,而造成抗氧化酶活代谢的失调,抑制了抗氧化酶的活性。

综上所述,与其他光质相比,蓝光和红光能促进对辣椒幼苗的生长,在促进辣椒幼苗生物量积累的同时还提高了辣椒幼苗的净光合速率和抗氧化酶活

性,蓝光和紫光的作用次之。而黄光和远红光处理的表现则相反,不仅会抑制辣椒幼苗的生长或造成徒长,同时还会显著降低光合作用效率和抗氧化酶活性,不利于辣椒幼苗的生长。各种光质处理相比较,紫光对叶色突变体 *y1l* 和野生型的影响差异最大,会显著降低突变体 *y1l* 中叶绿素及类胡萝卜素的含量,在降低 F_v/F_m 和 F_v/F_m 参数的同时,还通过显著升高 qP 、NPQ 和抗氧化酶活性来抵御光抑制伤害,从而提升光合作用强度来维持植株正常生长。

参考文献:

[1] 马艳青. 我国辣椒产业形势分析[J]. 辣椒杂志, 2011, **9**(1): 1-5.
MA Y Q. Analysis on the situation of pepper industry in China [J]. *Journal of China Capsicum*, 2011, **9**(1): 1-5.

[2] DENG X J, ZHANG H Q, WANG Y, *et al.* Mapped clone and functional analysis of leaf-color gene *Ygl7* in a rice hybrid (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) [J]. *PLoS One*, 2014, **9** (6): e99564.

[3] ROBAKOWSKI P, MONTPIED P, DREYER E. Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill) [J]. *Trees*, 2003, **17**(5): 431-441.

[4] 刘国顺, 乔新荣, 王芳, 等. 光照强度对烤烟光合特性及其生长和品质的影响[J]. 西北植物学报, 2007, **27**(9): 1 833-1 837.
LIU G S, QIAO X R, WANG F, *et al.* Effects of light intensity on photosynthetic capabilities, growth and quality of flue-cured tobacco[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, **27**(9): 1 833-1 837.

[5] 赵春梅, 陈柏杰, 金荣荣. 不同光照强度对甜瓜叶色黄化突变体幼苗生理指标的影响[J]. 蔬菜, 2019, (5): 18-23.
ZHAO C M, CHEN B J, JIN R R. Effects of different illumination intensity on physiological indexes of yellow leaves melon mutant [J]. *Vegetables*, 2019, (5): 18-23.

[6] 靳丰璐, 陈利青, 张晋丽, 等. 不同光照强度对糜子叶色黄化突变体幼苗的影响[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2021, **41**(5): 26-34.
JIN F L, CHEN L Q, ZHANG J L, *et al.* Effects of different illumination intensities on yellow leaf mutant seedlings of broomcorn millet[J]. *Journal of Shanxi Agricultural University* (Natural Science Edition), 2021, **41**(5): 26-34.

[7] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 等. 胡杨异形叶光合系统 II 叶绿素荧光特性[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(10): 1 795-1 804.
WANG H Z, HAN L, XU Y L, *et al.* Chlorophyll fluorescence characteristics of photosystem II of *Populus euphratica* heteromorphic leaves [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia*

Sinica, 2019, **39**(10): 1 795-1 804.

[8] MENGXI, LIU. Evaluation of leaf morphology, structure and biochemical substance of balloon flower [*Platycodon grandiflorum* (Jacq.) A. DC.] plantlets *in vitro* under different light spectra [J]. *Scientia Horticulturae*, 2014, **174** (1): 112-118.

[9] 蒲高斌, 刘世琦, 刘磊, 等. 不同光质对番茄幼苗生长和生理特性的影响[J]. 园艺学报, 2005, **32**(3): 420-425.
PU G B, LIU S Q, LIU L, *et al.* Effects of different light qualities on growth and physiological characteristics of tomato seedlings [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, **32** (3): 420-425.

[10] 张谨薇, 孟清波, 马万成, 等. LED 光源对辣椒幼苗生长和光合特性的影响[J]. 中国瓜菜, 2021, **34**(6): 60-63.
ZHANG J W, MENG Q B, MA W C, *et al.* Effects of LED light on the growth and photosynthetic characteristics of pepper seedling[J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2021, **34** (6): 60-63.

[11] LI Y, XIN G F, LIU C, *et al.* Effects of red and blue light on leaf anatomy, CO₂ assimilation and the photosynthetic electron transport capacity of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings [J]. *BMC Plant Biology*, 2020, **20** (1): 318.

[12] GANGADHAR B H, MISHRA R K, PANDIAN G, *et al.* Comparative study of color, pungency, and biochemical composition in chili pepper (*Capsicum annuum*) under different light-emitting diode treatments[J]. *HortScience*, 2012, **47** (12): 1 729-1 735.

[13] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. polyphenoloxidase in beta *Vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1949, **24**(1): 1-15.

[14] 罗鑫辉, 刘明月, 刘玉兵, 等. 光质对辣椒幼苗生长、光合特性及氮代谢的影响[J]. 中国蔬菜, 2020, (8): 33-40.
LUO X H, LIU M Y, LIU Y B, *et al.* Effects of light quality on growth, photosynthetic characteristics and nitrogen metabolism of pepper seedlings[J]. *China Vegetables*, 2020, (8): 33-40.

[15] SCHREIBER U, SCHLIWA U, BILGER W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer[J]. *Photosynthesis Research*, 1986, **10**(1): 51-62.

[16] MIZUNO T, AMAKI W, WATANABE H. Effects of monochromatic light irradiation by LED on the growth and anthocyanin contents in leaves of cabbage seedlings[J]. *Acta Horticulturae*, 2011,(907): 179-184.

[17] JOHKAN M, SHOJI K, GOTO F, *et al.* Blue light-emitting diode light irradiation of seedlings improves seedling quality and growth after transplanting in red leaf lettuce[J]. *HortScience*, 2010, **45**(12): 1 809-1 814.

[18] LU N, MARUO T, JOHKAN M, *et al.* Effects of supplemental lighting with light-emitting diodes (LEDs) on tomato yield and quality of single-truss tomato plants grown at high planting density[J]. *Environment Control in Biology*, 2012, **50**(1): 63-74.

[19] 彭 亮, 赵 停, 杨冰月, 等. 不同光质光强对远志生长和相关酶活性及成分的影响[J]. *中草药*, 2018, **49**(21): 5 004-5 009.

PENG L, ZHAO T, YANG B Y, *et al.* Effects of light quality and intensity on growth, and related enzymes activity, and components of *Polygala tenuifolia* [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*. 2018, **49**(21): 5 004-5 009.

[20] OLLE M, VIRŠILE A. The effects of light-emitting diode lighting on greenhouse plant growth and quality[J]. *Agricultural and Food Science*, 2013, **22**(2): 223-234.

[21] 周 文, 梁社往, 蔡虎铭, 等. LED 白橙光不同配比对滇重楼叶片光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. *山东农业科学*, 2017, **49**(11): 52-55.

ZHOU W, LIANG S W, CAI H M, *et al.* Effects of different ratios of white and orange LED on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Paris polyphylla* var. *yunannensis* leaves[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2017, **49**(11): 52-55.

[22] 王方琳, 柴成武, 赵 鹏, 等. 3 种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. *西北植物学报*, 2021, **41**(10): 1 755-1 765.

WANG F L, CHAI C W, ZHAO P, *et al.* Photosynthetic and chlorophyll fluorescence responses of three desert species to drought stress and evaluation of drought resistance[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(10): 1 755-1 765.

[23] 孟 霖. 光质对烤烟叶片代谢物质积累及烟苗发育的影响[D]. 北京:中国农业科学院, 2015.

[24] 王 虹. 光质对黄瓜幼苗光合效率和白粉病抗性的调控机理[D]. 杭州:浙江大学, 2009.

[25] BACH A, KROL A. Effect of light quality on somatic embryogenesis in *Hyacinthus orientalis* L. Delft's Blue[J]. *Biological Bulletin of Poznań*, 2001, **38**(1): 103-107.

[26] 巩志勇, 辛建华, 商小雨, 等. 盐碱胁迫下香椿幼苗光合及抗逆生理特性[J]. *西北植物学报*, 2021, **41**(7): 1 199-1 209.

GONG Z Y, XIN J H, SHANG X Y, *et al.* Photosynthetic characteristics and stress tolerance physiology of *Toona sinensis* seedlings under saline-alkali stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(7): 1 199-1 209.

[27] DOUGHER T A, BUGBEE B. Evidence for yellow light suppression of lettuce growth[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2001, **73**(2): 208-212.

[28] BERNARD, GENTY. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) -General Subjects*, 1989, **990**(1): 87-92.

[29] LEFEBVRE S, LAWSON T, FRYER M, *et al.* Increased sedoheptulose-1, 7-bisphosphatase activity in transgenic tobacco plants stimulates photosynthesis and growth from an early stage in development[J]. *Plant Physiology*, 2005, **138**(1): 451-460.

[30] 王 虹, 姜玉萍, 师 恺, 等. 光质对黄瓜叶片衰老与抗氧化酶系统的影响[J]. *中国农业科学*, 2010, **43**(3): 529-534.

WANG H, JIANG Y P, SHI K, *et al.* Effects of light quality on leaf senescence and activities of antioxidant enzymes in cucumber plants[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, **43**(3): 529-534.

[31] 文锦芬, 柯 学, 徐超华, 等. 光质对烟草叶片生长发育过程中抗氧化系统的影响[J]. *西北植物学报*, 2011, **31**(9): 1 799-1 804.

WEN J F, KE X, XU C H, *et al.* Effect of light quality on antioxidant defense system during growth and development of tobacco leaves[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2011, **31**(9): 1 799-1 804.

[32] 蒲高斌, 刘世琦, 张 珍, 等. 光质对番茄幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J]. *中国蔬菜*, 2005,(9): 21-23.

PU G B, LIU S Q, ZHANG Z, *et al.* Effects of light quality on growth and antioxidant enzyme activity of tomato seedlings[J]. *China Vegetables*, 2005,(9): 21-23.

[33] 杜洪涛, 刘世琦, 张 珍. 光质对彩色甜椒幼苗生长及酶活性影响[J]. *华北农学报*, 2005, **20**(2): 45-48.

DU H T, LIU S Q, ZHANG Z. Effects of light qualities on growth and activity of enzymes in leaves of color pimientos seedlings[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2005, **20**(2): 45-48.

(编辑:裴阿卫)