

地表臭氧浓度增加对冬小麦光合作用的影响

郑有飞^{1,2}, 胡程达², 吴荣军², 赵 泽², 刘宏举², 石春红²

(1. 江苏省气象灾害重点试验室, 南京 210044; 2. 南京信息工程大学环境科学与工程学院, 南京 210044)

摘要:采用开顶式气室(OTC),在大田试验条件下系统研究了地表臭氧浓度增加对冬小麦光合作用的胁迫效应。结果表明,在(100 ± 8)nmol·mol⁻¹的O₃处理下,与对照相比,从抽穗期到成熟期冬小麦叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素含量均呈先上升后降低的变化趋势,而类胡萝卜素的含量和Chla/b的比值则分别持续升高和下降,净光合速率和气孔导度在抽穗初期无明显下降,但是随着熏蒸时间的增加下降幅逐步变大。在整个试验期间冬小麦表观量子产额、单位面积叶片活性以及PSII最大光量子效率均无明显降低,而蒸腾速率、暗呼吸速率、光补偿点以及最大光合速率却受到较大程度的抑制。当采用(150 ± 8)nmol·mol⁻¹O₃处理时,各生育期中小麦叶片类胡萝卜素含量、暗呼吸速率和光补偿点均显著高于对照组,其余参数均较对照组明显降低。以上结果表明,地表臭氧浓度增加对冬小麦光合作用的影响阈值在100—150 nmol·mol⁻¹之间,且随着熏蒸时间的增加,叶片光合作用受抑制的程度逐步增强。

关键词:光合作用;净光合速率;光补偿点;表观量子产额

Experiment with effects of increased surface ozone concentration upon winter wheat photosynthesis

ZHENG Youfei^{1,2}, HU Chengda², WU Rongjun², ZHAO Ze², LIU Hongju², SHI Chunhong²

1 Jiangsu Key Laboratory for Meteorological Disasters, Nanjing 210044, China

2 College of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044

Abstract: Studied are stress effects of surface increased ozone concentration on winter wheat photosynthesis in an open field in open top chambers (OTCs). Results show that results under the treatment of (100 ± 8) nmol·mol⁻¹ of ozone are compared to those from the control run (CK), indicating that from the heading to mature stage contents of chlorophylls a and b as well as the total increase first and then drop, but the carotenoid content and the value of chl a/b keep steadily rising and declining, respectively, there is no significant decrease in the net photosynthetic rate and stomatic conductance during the early stage of heading but their drops increase gradually with prolonged smoking time. In the whole experiment the apparent quantum yield and activation per unit area and PSII maximum light quantum efficiency of winter wheat display no perceptible reduction while the transpiration rate, dark respiratory rate, light compensation point and maximal photosynthetic rate are suppressed more greatly. For the treatment of (150 ± 8) nmol·mol⁻¹ of O₃ the leaf carotenoid content, dark respiratory rate and light compensation point are all well above those of the CK in all growth/development stages, the other parameters being significantly below. These results indicate that the increase in surface ozone concentration has its photosynthesis threshold range over 100—150 nmol·mol⁻¹ and as the smoking time increases, and the degree at which the leaf photosynthesis is suppressed becomes intensified step by step.

Key Words: photosynthesis; net photosynthetic rate; light compensation point; apparent quantum yield

基金项目:国家自然科学基金面上资助项目(40775072);江苏省高校自然科学研究重大资助项目(09KJA170004);中国气象局农业气象保障与应用技术重点开放实验室开放基金资助项目(AMF200904);南京信息工程大学科研基金资助项目(90215)

收稿日期:2008-12-17; 修订日期:2009-02-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhengyf@nuist.edu.cn

臭氧(O_3)是极具危害性的空气污染物,能对地表植被的生长发育产生一定危害^[1]。由于人类活动和生物源排放,使得 O_3 前体物和光氧化剂大量增加,造成对流层和地表 O_3 浓度不断升高。北半球中纬度地区的近地表 O_3 浓度以每年约0.5%—2.5%的速率增长,区域平均浓度已从工业革命前的 $10\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 上升到当前的近 $60\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$,预计到2100年,对流层中 O_3 浓度将增加1倍^[2]。近年来,随着我国经济的快速发展,土地利用方式发生了巨大的改变,使得臭氧前体物如 NO_x 、 HO 等的排放量显著升高,已与美国、欧洲同处一个数量级,并且排放大部分集中在长江三角洲、珠江三角洲、黄河流域和四川盆地^[3-5],导致 O_3 浓度相对较高并呈现出继续加重的趋势^[6],而长江三角洲是地面 O_3 污染较为严重的地区之一,对流层 O_3 浓度增加最为显著,并且由于长距离的输送,地面 O_3 浓度的最大值分布在农村和农业种植区,而不出现在城市区域^[7-9]。

研究表明,在高浓度 O_3 环境下,植物叶绿体结构发生改变^[10]、叶绿素和可溶性蛋白发生分解,活性氧清除酶及与碳素固定有关的酶的活性降低^[11]、叶片衰老加快^[12]、有机物向外运输受阻而导致的反馈抑制^[13-14],从而降低植物的光合能力。同时, O_3 也能改变植物类囊体膜的成分,从而导致叶绿素荧光产量发生变化^[15]。目前,国内外开展了较多的关于地表 O_3 胁迫条件下不同作物叶片的光合作用和产量损失状况研究^[16-19],以及水稻和冬小麦等作物光合作用的数值模拟研究等^[6, 20-23]。尽管前人已经获得了较多的臭氧浓度增加对农作物生理生化变化的有用信息,但有关地表 O_3 胁迫对冬小麦不同生育期光合作用的影响的机理研究仍有待进一步的深入分析。

本试验在我国地表 O_3 浓度较高的南京地区,开展了开顶式气室(OTC)内 O_3 浓度增加对冬小麦的影响研究,而本文结合冬小麦不同生育期叶片叶绿素含量、叶绿素荧光动力学特征及气孔导度的变化,深入的分析了 O_3 浓度升高对冬小麦不同生育时期叶片光合作用的影响作用及机理。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验所用臭氧由WJ-H-Y5型高频臭氧发生器生成,产量为每小时5g,并借助轴流式风机(沈阳沈力牌sf2-2型)经过硅胶管和布气盘进入开顶式气室。此气室主体由不锈钢框架构成,下部为边长1.15m、高1.9m的正八棱体,上部为高0.25m、上台面为下台面面积的30%的正八棱台,外包聚乙烯塑料膜。

9个开顶式气室分属3个处理组,分别为T1、T2和CK,每处理设置3个重复。臭氧背景浓度约为50 $\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (连续1个月测量值),即为对照组CK中臭氧浓度。处理组T1中臭氧浓度控制在100 $\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右,连续监测的实际浓度为 $(100 \pm 8)\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 之间,处理组T2中臭氧浓度控制在150 $\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右,连续监测的实际浓度为 $(150 \pm 8)\text{ nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。气室内臭氧浓度用新西兰生产的AeroQual S-200型臭氧检测仪进行监测,并调节气流调节阀使气室内臭氧浓度稳定在设定浓度的水平。用以上方法对各气室逐一进行调节,直至六个室内浓度均到达相对稳定为止,之后每两天对室内的 O_3 浓度检测1次,以防出现异常问题。

本次试验在南京信息工程大学生态与农业气象试验站($32^{\circ}14'N, 118^{\circ}42'E$)进行。土壤为潮土,质地均匀细腻,肥力中等。供试作物为冬小麦(扬麦12),为当地主栽品种。于2007年11月20日大田播种,2008年3月7日开始进行熏气,5月10日停止熏气。日熏蒸时间为08:00—16:00。整个冬小麦生育期,气室内水肥条件和田间管理与气室外大田保持一致。同时,开顶式气室内放置一台自动气象站,用于连续监测其空气温度、湿度以及太阳辐射等。

1.2 测定与计算方法

1.2.1 光响应曲线的测定及分析方法

从抽穗期开始进行净光合速率(Pn)的光合有效辐射(PAR)响应曲线测定,在此曲线的测定过程中,冬小麦叶片气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)以及胞间二氧化碳浓度(Ci)等气体光合参数均可得到。之后每个生育时期测量一次。在每个气室内,从冬小麦植株顶部完全展开的叶片中随机选取一片进行测量,每片叶片光合作用测量时间为2h。利用英国ABC公司的Lcrop+光合作用仪,设定恒定的 CO_2 浓度、空气湿度以及叶室内温度,在光强变化单因素影响的情况下测定光合速率的变化状况,并绘制 Pn -PAR光响应曲线。同时,将响

应曲线划分为直线上升、曲线上升和饱和三个阶段,并进行分段拟合。在 PAR 小于 $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 阶段,通过线性拟合得到直线上升段的方程,方程初始斜率 $dPn/dPAR$ 即为表观量子产额(AQY), Pn 为零时的光照强度即为光补偿点(LCP),当光照强度为零时对应的 Pn 值为暗呼吸速率(R_d)^[24]。然后通过式(1)来对光响应曲线的曲线上升阶段进行拟合并得出相应双曲线方程,再通过公式(2)求出最大光合效率 P_m ^[25]。

$$Pn = \frac{bI}{1 + aI} \quad (1)$$

$$P_m = \frac{b}{a} \quad (2)$$

式中, a 、 b 为常数, I 为光照强度, Pn 为光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), P_m 为最大光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)

光合速率、气孔导度、蒸腾速率以及胞间 CO_2 浓度等气体光合参数受外界条件影响较大。为避免外界环境因子干扰,了解不同生育期(抽穗、扬花、灌浆、成熟) O_3 单一因素对冬小麦的上述光合参数的影响,在 $Pn-PAR$ 光响应曲线中选取光合有效辐射强度为 $1056\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时(利用自动气象观测站测得 4 月份以及 5 月初日平均光照强度约为 $1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的上述相关参数的数据进行分析。

1.2.2 叶绿素与类胡萝卜素含量的测定

从进入抽穗期起,每个生育期取样 1 次。采样时间在 08:00 左右,取冬小麦上部全展叶片,进行叶绿素和类胡萝卜素含量的测定,每个水平的测定重复 3 次,测定方法详见文献^[26]。

1.2.3 叶绿素荧光动力学参数的测定

利用陆上叶绿素荧光仪(OPTI-SCIENCE OS-5P,美国)在 4 月 29 日(灌浆期)天黑后 2h 对冬小麦第 2 倒叶进行了叶绿素荧光动力学参数的测定,测量前 20min 先用叶夹夹住待测叶片,使之进行充分的暗适应。不同处理的每个水平重复测定 12 次,而后利用 Strasser 的 OJIP test 分析方法^[30]计算出荧光参数。

1.3 数据分析

运用双样本 t 检验和 ANOVA 进行相关性分析和平均数的差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 冬小麦叶片气体交换参数的变化

气孔是植物与外界交换的“大门”,是 O_3 和 CO_2 进入植物体内的主要通道。气孔导度大小直接影响着作物光合、蒸腾等重要生理过程,同时又和呼吸作用共同决定了对胞间 CO_2 浓度的高低。从图 1 可以看出, O_3 浓度越高的处理组,其冬小麦叶片 Pn (图 1a)、 Gs (图 1b)、 Tr (图 1c) 的值就越低,同时,其值也随冬小麦生育进程,即随熏蒸时间增加而降低,而 Ci 值的变化则较为复杂。通过开展不同 O_3 浓度处理和不同生育期的各参数的差异显著性检验,表明,在抽穗期,T1 组与 CK 组的 Pn 与 Gs 值差异不显著($P > 0.05$),降幅分别为 8.15% 和 4.10%,在扬花期也均没有达到显著性差异($P > 0.05$),而灌浆期和成熟期其差异均达到了显著水平($P < 0.05$);同时,4 个生育期中 T1 组的 Tr 值均显著的低于对照组($P < 0.05$);而 Ci 值除抽穗期外,其余几个生育期中 T1 组的值均较 CK 组有不同程度的下降,其中在成熟期下降幅度最大,为 16.92%,差异极显著($P < 0.01$),灌浆期次之,降幅为 8.73%,差异显著($P < 0.05$),扬花期降幅最小,为 1.52%,差异不显著($P > 0.05$)。以上研究表明,在这几项指标中,随着熏蒸时间的增加, Tr 值最早出现显著的差异,同时也体现出了臭氧对冬小麦的影响具有积累效应^[27]。此外,比较 T2 与 CK 的差异,可以看出,T2 组的 Pn 、 Gs 、 Tr 值在不同生育期较 CK 组均有极显著的下降($P < 0.01$),其最大降幅分别是 41.66%(灌浆期)、58.33%(灌浆期)、35.52%(成熟期);而 Ci 均较 CK 组有不同程度的上升,最大升幅为 20.17%(成熟期)。

2.2 臭氧胁迫对冬小麦叶片光响应参数的影响

通过光响应曲线的测定及光响应参数的计算,得到不同生育期不同处理的表观量子产额(图 2a)、暗呼吸速率(图 2b)、光补偿点(图 2c)和最大光合速率(图 2d)。其中,在抽穗期 T1 组的 AQY 较对照有所上升,升幅为 3.22%,差异不显著($P > 0.05$);而在其它生育期,T1 组较 CK 有所下降,但差异均没有达到显著水平($P > 0.05$)。而 T2 组与对照组相比,各生育期的 AQY 值均有不同程度的下降,其中,抽穗期降幅最小,为 4.43%,

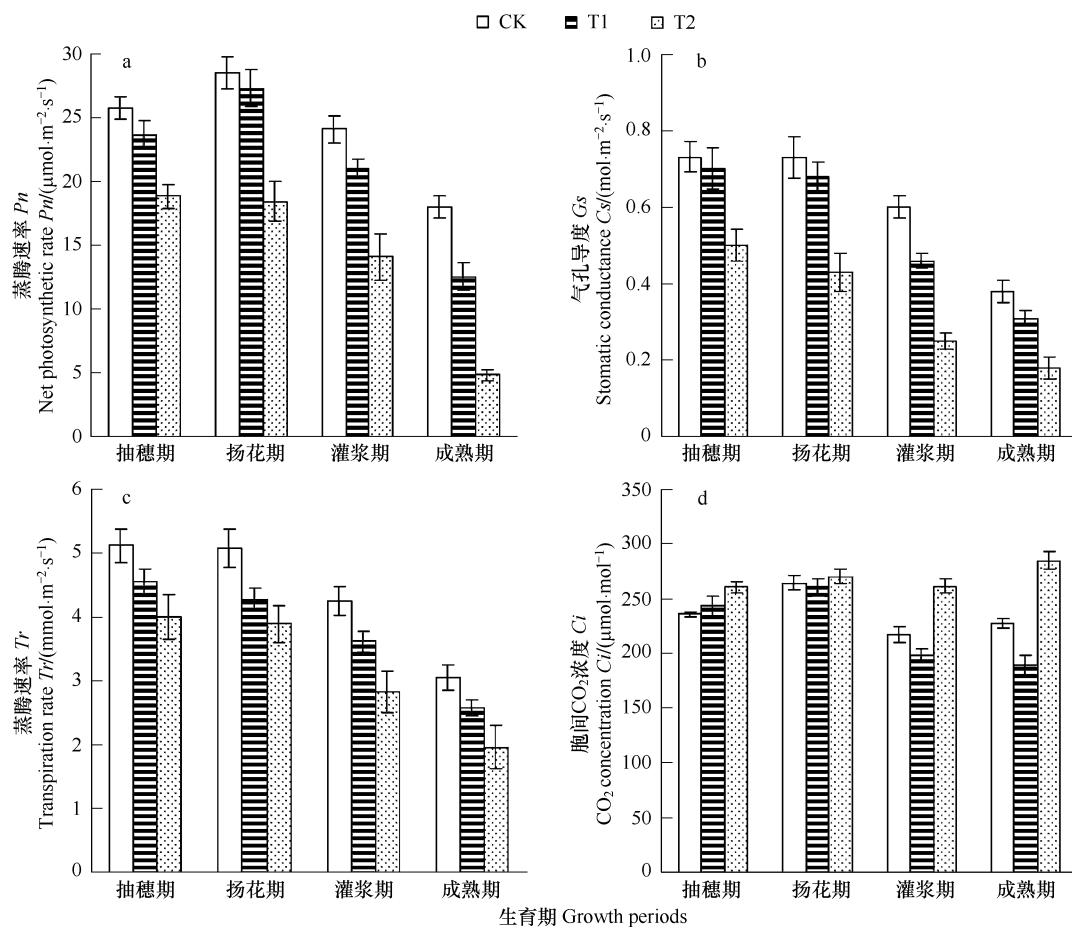


图1 臭氧浓度升高对冬小麦叶片 P_n 、 G_s 、 Tr 以及 C_i 的影响

Fig. 1 Effects of elevated ozone concentration on the P_n , G_s , Tr and C_i of winter wheat leaves

差异不显著($P > 0.05$),而在其它生育期,降幅较大,差异均达到显著水平($P < 0.05$),其中成熟期降幅最大,达27.47% (图2a)。对暗呼吸速率(R_d)来说,T1组在不同生育期与CK相比,均受到严重的抑制作用,且都达到显著水平($P < 0.01$),而T2组却在总体上不弱于CK,在扬花期和成熟期还比对照分别提高了34.74% 和30.78%,差异均达到极显著水平($P < 0.01$)。上述研究结果表明,在100nmol·mol⁻¹与150 nmol·mol⁻¹之间存在一个阈值,在O₃浓度达到这一阈值前,AQY没有明显降低,但 R_d 却受到了较大程度的抑制;O₃浓度一旦达到这个阈值后,冬小麦AQY明显降低,而 R_d 在整体上却并不弱于CK,这可能与冬小麦自身的调节与修复机制有关^[28]。这一阈值也可以体现在光补偿点变化过程中。

此外,对光补偿点(LCP)与暗呼吸(R_d)之间开展相关性分析,结果表明,两者之间具有很好的相关性($r = 0.90, P < 0.01$),因为 R_d 的强弱直接影响到LCP的高低,LCP与 R_d 对应相比出现的波动变化是由光能的吸收和利用效率不同所引起的。具体情况如下,T1组比CK组光补偿点明显的降低,在各生育期中,扬花期降幅最小,为18.01%,差异显著($P < 0.05$),而在灌浆期降幅最大,为56.83%,差异极为显著($P < 0.01$);而T2组除在灌浆期稍低于CK外,其余生育期均较CK组有不同程度的提高,抽穗期升幅最小,为17.86%,扬花期升幅最大,达34.74%。

O₃浓度升高对冬小麦叶片最大光合速率(P_m)产生了明显的影响。在各生育期中,T1组的叶片 P_m 值较CK组均有显著降低($P < 0.05$),其中,扬花期和灌浆期降幅较大,分别为21.65% 和20.78%。而T2组的叶片 P_m 值较CK组的降低程度均达到极显著水平($P < 0.01$),最大降幅发生在成熟期,为65.48%。这表明,O₃浓度升高对冬小麦叶片最大光合速率具有较大的影响,且随着熏蒸时间的增加而加重。

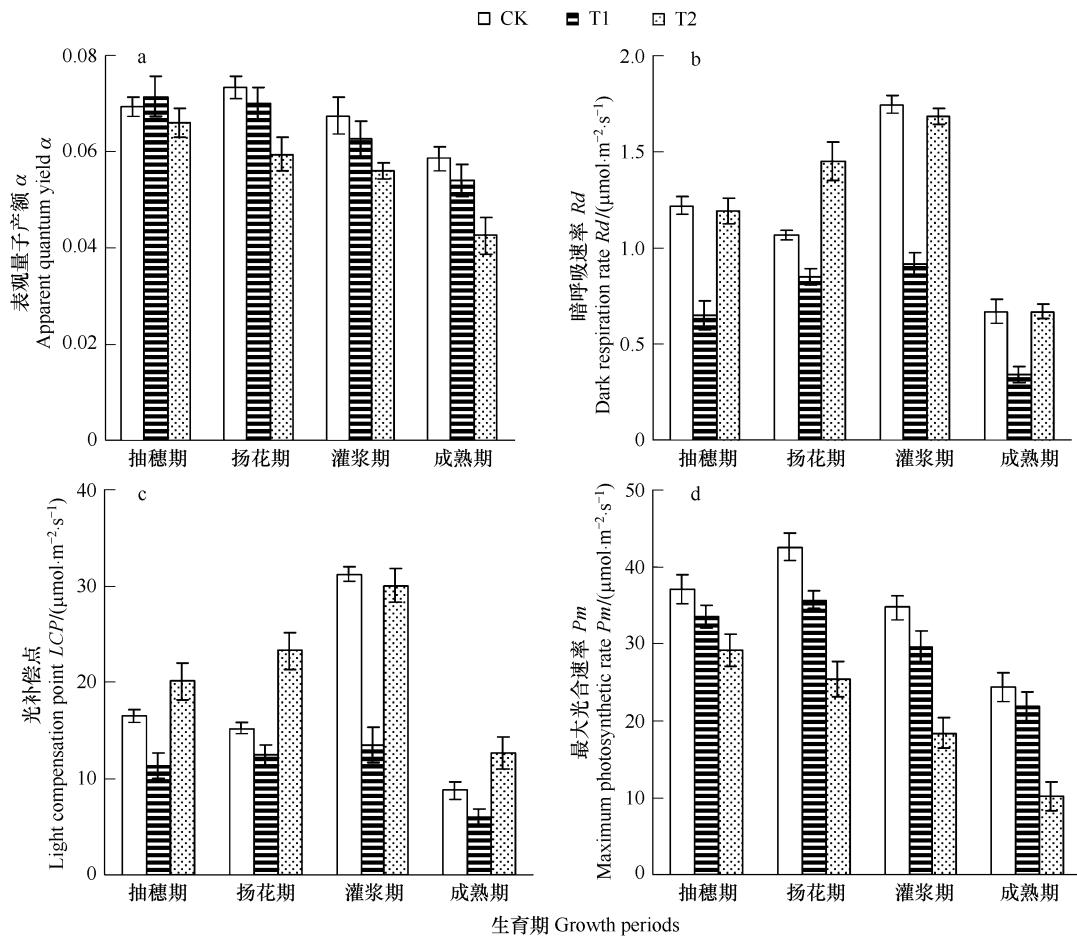


图2 臭氧浓度升高对冬小麦叶片光响应参数的影响

Fig. 2 Effects of elevated ozone concentration on photo-response parameters of winter wheat leaves

2.3 臭氧胁迫对冬小麦叶片叶绿素含量的影响

不同 O_3 浓度处理和对照组中叶片叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和叶绿素 a/b 值随冬小麦生育进程的变化由图 3 给出,可以看出,在熏蒸前,处理与对照组的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量以及叶绿素 a/b 值均无明显差别($P > 0.05$)。而在以后生育期内,上述叶绿素的四项指标在整体上均具有先升高后降低的单峰变化趋势。其中,T1 组叶绿素 a、叶绿素 b 以及总叶绿素含量在抽穗期比 CK 组分别上升了 2.36%、9.29% 和 4.07%,其中只有叶绿素 b 差异达到显著($P < 0.05$);而其余生育期内均较 CK 组有不同程度的降低。这说明短期内,冬小麦可能启动自身调节机制,从而使 T1 组冬小麦叶片叶绿素含量在抽穗期有所上升。此外,T2 组叶绿素 a 及总叶绿素含量在不同生育期均较 CK 有极显著的降低($P < 0.01$),而叶绿素 b 含量除在扬花期较 CK 组有所上升外,其余均低于 CK 组。这说明 O_3 浓度达到 $150\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,能够严重破坏叶绿体的结构,造成叶绿素含量下降。而对于反映植物叶片衰老的指标^[29]的叶绿素 a/b 值来说,经过平均数的差异显著性检验表明,T1 组中的叶绿素 a/b 值均比 CK 组小,但没有达到显著差异($P > 0.05$),其中,最小降幅发生在抽穗期,为 4.19%,最大降幅发生在成熟期,为 22.87%。而 T2 组各生育期叶绿素 a/b 的值较 CK 组显著降低($P < 0.05$),但其降幅呈波动变化,最小发生在抽穗期,为 8.63%,最大发生在成熟期,为 59.74%。这说明较高 O_3 浓度能加快冬小麦衰老。

2.4 臭氧胁迫对冬小麦叶片类胡萝卜素含量的影响

图 4 给出了不同 O_3 浓度处理和对照组中叶片类胡萝卜素随冬小麦生育进程的变化,可以看出,熏蒸前,组间无显著差异($P > 0.05$)。但在熏蒸的这 4 个生育期中,处理组与对照组均呈先升高后降低的相似变化趋

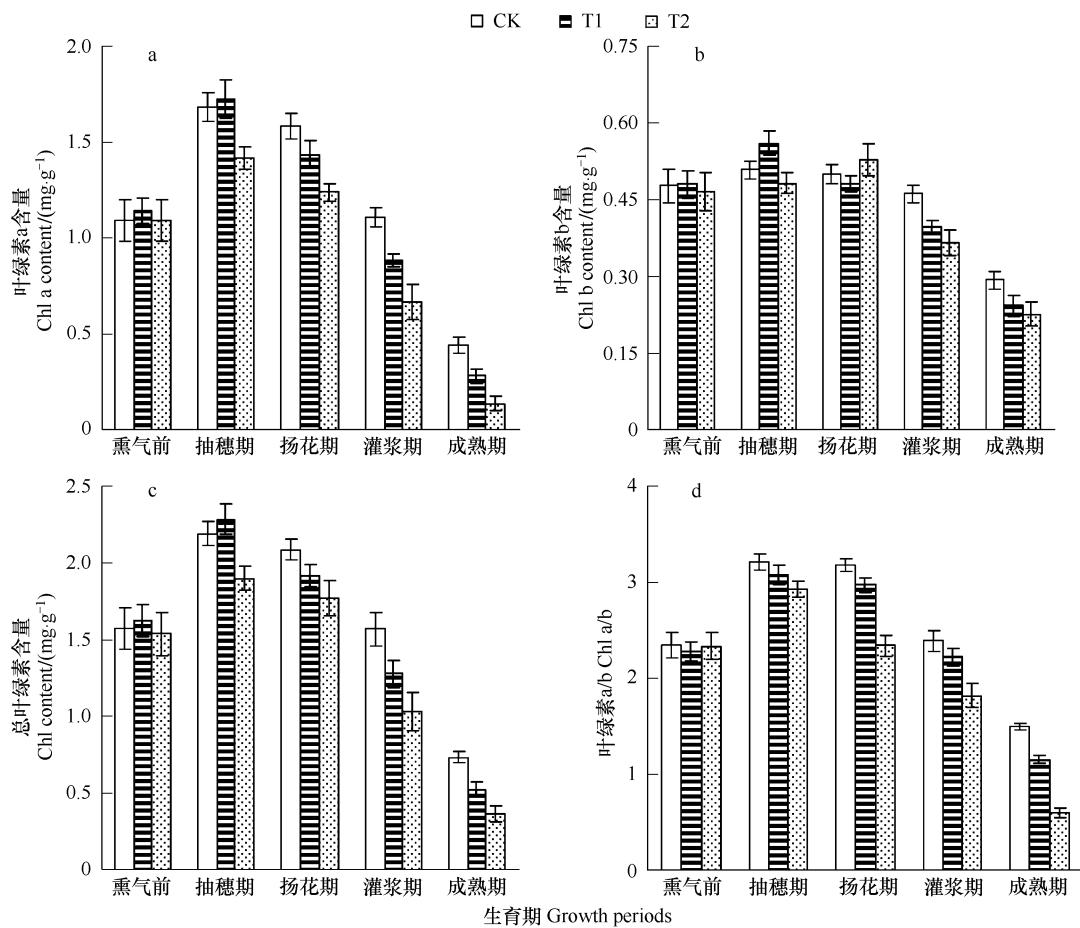


图3 臭氧浓度升高对冬小麦叶片叶绿素含量的影响

Fig. 3 Effects of elevated ozone concentration on the chlorophyll contents of winter wheat leaves

势。在这4个生育期中,T1组类胡萝卜素含量较对照组有显著的升高,其中在抽穗期差异达到显著($P < 0.05$),而在扬花、灌浆以及成熟期差异达到极显著($P < 0.01$),升幅分别为23.52%、32.11%和31.25%。而T2组类胡萝卜素含量均较对照组有较大幅度的提高,差异均达到显著水平($P < 0.05$),其中在抽穗期较CK组升幅最大,达27.66%,差异极显著($P < 0.01$),而在成熟期升幅最小为16.57%($P < 0.05$)。以上研究表明, O_3 浓度升高能引起类胡萝卜素含量升高。

2.5 臭氧胁迫对冬小麦叶片叶绿素荧光参数的影响

研究表明,单位面积吸收能量(ABS/CSo)、单位面积用于电子传递能量(ETo/CSo)和单位面积耗散(DIo/CSo)等指标能反映冬小麦的叶片单位面积活性^[30]。表1给出了对照与不同 O_3 浓度条件下冬小麦叶片叶绿素荧光参数的差异,可见,T1组冬小麦叶片的 ABS/CSo 、 ETo/CSo 、(DIo/CSo)/(ABS/CSo)和 φpo (PSII最大量子效率)均有所下降,但差异没有达到显著($P > 0.05$)。而对于T2组,上述指标均显著的低于对照组($P < 0.05$),且 φpo 和 ETo/CSo 差异均达到极显著水平($P <$

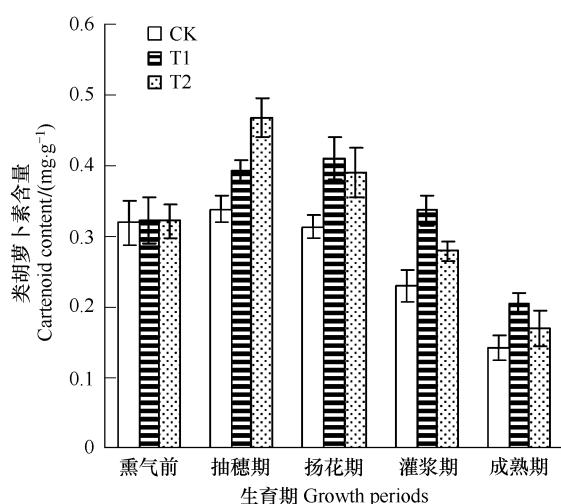


图4 臭氧浓度升高对冬小麦叶片类胡萝卜素含量的影响

Fig. 4 Effects of elevated ozone concentration on the carotenoid contents of winter wheat leaves

0.01), 分别比对照组降低了4.1%和28.13%。这表明, $150\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的O₃浓度能显著降低冬小麦单位面积叶片活性和最大光量子效率, 而在 $100\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 处理下则没有表现出显著的差异。由此, 可以推断, O₃浓度对冬小麦单位面积叶片活性和最大光量子效率产生显著影响的一个阈值可以确定在 100 与 $150\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 之间。

表1 不同O₃浓度条件下冬小麦叶片叶绿素荧光参数的差异

Table 1 Difference of chlorophyll a fluorescence in leaves of winter wheat under O₃ concentrations

处理水平 Treatment level	最大量子效率 φ_{po}	单位面积吸收能量 ABS/CSo	单位面积用于电子传递 能量 ETo/CSo	单位面积耗散 Dlo/CSo
CK	0.8118 ± 0.0114 a	191.4 ± 27.33 a	120.38 ± 20.06 a	35.96 ± 5.07 a
T1	0.8090 ± 0.0227 a	182.7 ± 17.40 a	106.68 ± 4.41 a	35.16 ± 7.09 a
T2	0.7785 ± 0.0043 b	164.1 ± 29.56 b *	86.51 ± 16.60 b *	36.30 ± 6.35 a

* 处理组(T1、T2)只与对照组(CK)比较差异性; 其中, aa: 差异性未通过显著性检验, ab: 差异性在5%水平上差异显著; ab * : 差异性在1%水平上差异显著

3 讨论

3.1 O₃对冬小麦叶绿素、类胡萝卜素以及荧光参数的影响

结果表明, O₃对冬小麦光合作用的影响程度与臭氧浓度水平、生长发育进程有很大关系。具体表现如下, T1组与CK相比, 叶绿素含量先升高后降低, 而类胡萝卜素含量则比CK有明显增加, 这与张巍巍等人^[31]的研究结果基本一致, 这样就可以解释叶绿素含量在扬花期出现异常的状况, 因为类胡萝卜素在叶绿体中既能传递光合能量又有保护受光激发的叶绿体免遭光氧化作用的破坏的功能, 在一定程度上保护光合膜, 使光合作用在受到胁迫因子影响下能顺利进行^[32]。而T2组冬小麦叶片叶绿素含量下降极为显著, 而类胡萝卜素含量较对照仍是有显著增加, 这就说明虽然冬小麦具有调节能力, 同时也表现出这种调节机制的局限性。同时荧光的数据又进一步的证实了这一状况, T1组冬小麦最大光量子效率较对照没有显著的降低, 反映单位面积叶片活性的ABS/CSo、ETo/CSo和Dlo/CSo均没有显著降低。而T2组上述参数除单位叶片面积热耗散没有明显下降以外, 其余差异均达到显著水平。这主要是当冬小麦受到O₃后, 其自身可以通过相对增强一些热耗散过程来对光合机构形成一定的保护作用。这与Eskling等人在研究叶黄素循环在耗散过剩光能所起的作用实验中所得结论基本一致^[33]。

3.2 O₃对光合速率影响及机理探讨

大量试验研究表明, O₃浓度升高造成光合速率较大程度的降低^[34-35]。本研究表明, T1组冬小麦叶片光合速率(Pn)初期并无显著下降, 但随着熏气时间的增加降低的幅度增大, 逐渐达到显著; 而T2组冬小麦光合速率(Pn)则从初期就表现出显著差异。究其原因, 国内外大量研究表明, 引起光合速率下降的因素较多, 如羧化酶RuBP的活性降低、细胞通透性增加、有机物质的转化和运输变慢、膜脂过氧化加剧等^[36-39], 均可以造成光合速率降低。而本试验对其降低的研究结果表明, 不同浓度水平、不同的生育期引起光合速率变化的关键因子有所不同。具体表现如下, 在 $100\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ O₃浓度下, 前期由于气孔导度没有明显的降低, 胞间CO₂浓度与对照差异不显著, 叶片单位面积活性也没有显著降低, 说明有足够的CO₂供给。虽然冬小麦叶绿素含量与对照相比, 有升高也有降低, 但并没有引起光合速率的波动变化, T1组冬小麦光合速率一直较对照组低。这说明了引起光合速率的降低的主要原因并不是叶绿素含量的变化, 可能与冬小麦叶片单位面积活性变化有关。这里必须指出, 叶绿素含量的减少会引起光合速率相对降低。但是随着熏气时间的增加, 造成了气孔导度的显著降低, 同时胞间CO₂浓度显著降低, 虽然此时小麦叶片单位面积活性没有明显的降低, 但由于CO₂的供给不足, 造成了光合速率显著降低。因此, 此时造成光合速率下降的主要原因是气孔导度的降低, 导致CO₂供给不足。这与Guidi^[15]等人研究结果基本一致。然而在O₃浓度 $150\text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 虽然气孔导度有显著的降低, 但胞间CO₂浓度却较对照有较大幅度的提高, 但是此时由于冬小麦单位叶片面积活性却得到较大幅度

的减弱,最终导致光合速率的明显降低。因此此时引起光合速率大幅下降的原因是冬小麦叶片单位面积活性的降低。这与 Miller^[40]等人研究结果基本一致。表观量子产额(*AQY*)一般用来表征植物对光能的利用效率,而光响应曲线的初始斜率可视为表观最大的光量子产额^[41],因此,本文研究得到的表观量子产额的变化进一步验证了这一个观点,T1 处理组表观量子产额与对照差异不显著,而 T2 处理组则差异显著。

3.3 O₃浓度升高对其它光合参数的影响

本试验研究表明,当 O₃浓度为 100 nmol·mol⁻¹时,冬小麦蒸腾速率降低显著(图 1c),这样就可以提高水分利用效率,以便进一步抵抗臭氧对其自身的伤害。这与 Guo 等^[42]的研究结果一致。而暗呼吸速率和光补偿点均受到较大的抑制,这可能是由于冬小麦受到 O₃胁迫后,其部分酶活性受到了一定程度的抑制^[11],从而使自身的代谢活动减弱,这样也有利于干物质的积累,这也可能是由于冬小麦对此浓度水平 O₃适应的一种表现形式。但当 O₃浓度为 150 nmol·mol⁻¹时,蒸腾速率(*Tr*)受到较大的影响,暗呼吸速率和光补偿点却均不低于对照组,出现这样的原因可能是在高浓度 O₃胁迫下,叶肉细胞尤其是栅栏组织的损伤造成了蒸腾速率下降显著,同时又引发植株修复代谢消耗的增加。另外,抗氧化系统的增强必然增加对能量的需求^[43]。这与 Glick^[44]的研究结果基本一致。

综上所述,可以从中发现,冬小麦不同光合作用指标受 O₃影响达到显著性差异的阈值均在 100 nmol·mol⁻¹和 150 nmol·mol⁻¹中间,这与 Matters 和 Scandalios^[28]在研究 O₃胁迫下农作物体内酶活性变化实验中所得结论基本一致。然而这些光合指标的阈值是否一致,以及每项指标的阈值究竟是多大还需进一步的研究。

4 结论

(1) O₃浓度为(100 ± 8) nmol·mol⁻¹时,冬小麦光合速率在 O₃熏蒸初期无明显的降低,但随着熏气时间的增加,光合速率降低的幅度逐渐达到显著。熏气初期叶片叶绿素含量和光量子产额不但没有降低,反而有所升高,气孔导度和胞间 CO₂浓度没有显著降低,单位叶片面积活性和与对照差异也没有达到显著。但到熏气后期冬小麦叶绿素含量、气孔导度、胞间 CO₂浓度等均显著的降低。

(2) O₃浓度为(150 ± 8) nmol·mol⁻¹时,冬小麦整个生育时期内的净光合速率、叶绿素含量、气孔导度、蒸腾速率、表观量子产额、单位面积叶片活性以及 PSII 最大光量子效率等均有显著的降低,而对冬小麦自身起到一定保护作用的指标却均有不同程度的提高,如类胡萝卜素含量、暗呼吸速率、单位叶片面积热耗散等。

不足之处还有本试验仅做一季冬小麦,没有连续几年的数据作相应比较,这样可能会造成所得结论和规律有一定的局限性。

References:

- [1] Fuhrer J, Booker F. Ecological issues related to ozone: Agricultural issues. *Environment International*, 2003, 29:141-154.
- [2] Prentice I, Farquhar G, Fasham M. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide in climate change. 2001. Cambridge, UK: Cambridge Univ Press, 2001, 183-238.
- [3] Luo C ST, John J C, Zhou XJ, Lan KS. A nonurban ozone air pollution episode over eastern China: observation and model simulations. *Journal of Geophysical Research*, 2000, 105: 1889-1908.
- [4] Wang X K, Ouyang Z Y, Miao H. DNDC simulation in the application of the yangtze river delta in the agro-ecosystem CH₄ and N₂O emissions estimation. *Environmental Science*, 2001, 22(3):15-19.
- [5] Wang X K, Zhuang Y H, Li C S. The distribution pattern study of chinese Farmland soil N₂O emission flux. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(8): 10-17.
- [6] Chameides W L, Kasibhatla P S, Yienger J. Growth of continental-scale metro-agro-plexes, regional ozone pollution, and world food production. *Science*, 1994, 264: 74-77.
- [7] Zhao C S, Peng L, Sun A D, Qin Y, Liu W L, Zhou X J. Numerical simulation of tropospheric ozone in the Yangtze River Delta region. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2004, 24(3): 157-165.
- [8] Wang H X, Kiang C S, Tang X Y, Zhou X J, Chameides W L. Surface ozone: A likely threat to crops in Yangtze delta of China. *Atmospheric*

- Environment, 2005, 39: 3843-3850.
- [9] Wang X K, Manning W, Feng Z W, Zhu Y G. Ground-level ozone in China: Distribution and effects on crop yields. Environmental Pollution, 2006, 1-7.
- [10] Kivimaenpaa M, Sellden G, Sutinen S. Ozone-induced changes in the chloroplast structure of conifer needles, and their use in ozone diagnostics. Environmental Pollution, 2005, 137: 466-475.
- [11] Reichenauer T, Goodman L. Stable free radicals in ozone-damaged wheat leaves. Free Radical Research, 2001, 35: 93-101.
- [12] Gelang J, Sild E, Danielsson H, Younis S, Pleijel H. Rate and duration of grain filling in relation to flag leaf senescence and grain yield in spring wheat exposed to different concentrations of ozone. Physiologia Plantarum, 2000, 110: 366-375.
- [13] Einig W, Lauxmann U, Hauch B, Hampf R, Landolt W, Maurer S, Matyssek R. Ozone-induced accumulation of carbohydrates changes enzyme activities of carbohydrate metabolism in birch leaves. New Phytologist, 1997, 137: 673-680.
- [14] Grantz D, Farrar J. Acute exposure to ozone inhibits rapid carbon translocation from source leaves of Pima cotton. Journal of Experimental Botany, 1999, 50: 1253 -1262.
- [15] Guidi L, Bongi G, Ciompi S, Soldatini GF. In vicia faba leaves photoinhibition from ozone fumigation in light precedes a decrease in quantum yield of functional PSII centres. Journal of Plant Physiology, 2001, 154: 167-172.
- [16] Wang C Y. The affect study of ozone on crop. Chinese Journal of Applied Ecology, 1995, 6 (3): 343-3491.
- [17] Guo J P, Wang C Y, Wen M. The effect plot study on the rice under ozone concentration change in the atmosphere. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27 (6): 822-826.
- [18] Jin M H. The effect plot study on the crop under ozone concentration change in the atmosphere. Beijing: China Academy of Sciences Ecological Environment Research Center, 2001.
- [19] Heck W C, Adams R M, Cure W W, Heagle A S, Heggestad H E, Kohut R J, Kerss L W, Taylor O C. A reassessment of crop loss from ozone. Environmental Science & Technology, 1983, 17: 572-581.
- [20] Liu J D, Zhou X J, Yu Q, Yan P, Guo J P, Ding G A. The numerical simulation study of ozone on photosynthesis of rice in Surface layer. Acta Scientiae Circumstantiae, 2003, 23(3): 289-294.
- [21] Zheng C L, Wang C Y. The numerical simulation of ozone and carbon dioxide concentration change effect on winter wheat in Surface layer: II simulation result and analysis. Acta Meteorologica Sinica, 2005, 63(2): 192-202.
- [22] King D A. A Model for Predicting the Influence of Moisture Stress on Crop Losses Caused by Ozone. Ecological Modelling, 1987, 35: 29-44.
- [23] Marin M J, Host G E, Lenz K E. Stimulating the growth response of aspen to elevated ozone: a mechanistic approach to scaling a leaf-level model of ozone effects on photosynthesis to a complex canopy architecture. Environmental Pollution, 2001, 115: 425-436.
- [24] Xu D Q. The efficiency of photosynthesis. Shanghai: Science Press, 2002: 39-40.
- [25] Feng X Z, Tao B Y. Principles of Agricultural Meteorology. Beijing: Meteorological Press, 2002: 39-40.
- [26] Zhang Z L, Qu W J. The guidance of plant physiology experiments. Beijing: Higher Education Press, 2003: 67-70.
- [27] Bai M Y, Wang C Y, Wen M, Guo J P. The effect of ozone concentration and fumigation time on growth and yield of spinach. Scientia Agricultura Sinica, 2004, 37(12): 1971-1975.
- [28] Matters G L, Scandalios J G. Synthesis of isozymes of superoxide dismutase in maize leaves in response to O₃, SO₂, and elevated O₂. Journal of Experimental Botany, 1986, 38: 842-852.
- [29] Bandurski R S, Nonhebel H M. In wilkins advanced plant physiology. London: Pitman Press, 1984: 1-16.
- [30] Strasser R J, Srivastava A, Govindjee. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. Photochem Photobiol, 1995, 61: 32-42.
- [31] Zhang W W, Zhao T H, Wang M Y, He XY, Fu SL. The effect of ginkgo photosynthesis to elevated ozone concentration. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26 (5): 645-649.
- [32] Zhang Q D, Lu C M, Liu L N. The effect of different genotype soybean photosynthetic pigments content and kinetic fluorescence parameters under carbon dioxide multiply. Journal of Plant, 1997, 39(10): 946-950.
- [33] Eskling M, Arvidsson P O, Akerlund H E. The xanthophyll cycle, its regulation and components. Physiologia Plantarum, 1997, 100: 806-816.
- [34] Farage P K, Long S P. The effect of O₃ fumigation during leaf development on photosynthesis of wheat and pea: an in vivo analysis. Photosynthesis Research, 1999, 59: 1-7.
- [35] Jin M H, Huang Y Z. The effect of ozone stress on growth and yield of crop. Ecological Environment, 2003, 12(4): 482-486.
- [36] Kangasjarvi J, Talvinen J, Utriainen M. Plant defense systems induced by ozone. Plant, Cell and Environment, 1994, 17: 783 -794.
- [37] Pell E J, Schlaginhaufen C D, Arteca R N. Ozone induced oxidative stress: mechanisms of action and reaction. Physiologia Plantarum, 1997, 100: 264-273.

- [38] Blokhina O B, Fagerstedt K V. Relationship between lipid peroxidation and anoxia tolerance in a range of species during post-anoxia reaeration. *Physiologia Plantarum*, 1999, 105: 625-632.
- [39] Calatayud A, Iglesias D J, Talón M, Barreno E. Effects of 2-month ozone exposure in spinach leaves on photosynthesis, antioxidant systems and lipid peroxidation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2003, 41: 839-845.
- [40] Miller J D, Arteca R N, Pell E J. Senescence-associated gene expression during ozone-induced leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol*, 1999, 120:1015-1023.
- [41] Feng Z Z, Wang X M, Zheng Q W, Feng Z W, Xie J Q, Chen Z. Response of gas exchange of rape to ozone concentration and exposure regimes. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(3):823-829.
- [42] Guo J P, Wang C Y, Wen M. The experimental study on the impact of atmospheric O₃ variation on rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27 (6) : 822-826.
- [43] Xu H, Yang J C, Chen S B, Jiang G M, Li Y G. Review of plant responses to ozone pollution. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(6) : 12051-213.
- [44] Glick R E, Schlaginhaufen C D, Arteca R N, Pell E J. Ozone-induced ethylene emission accelerates the loss of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and nuclear-encoded mRNAs in senescing potato leaves. *Plant Physiol*, 1995, 109 : 891-898.

参考文献:

- [4] 王效科, 欧阳志云, 苗鸿. DNDC 模拟在长江三角洲农田生态系统 CH₄ 和 N₂O 排放量估算中的应用. *环境科学*, 2001, 22(3):15-19.
- [5] 王效科, 庄亚辉, 李长生. 中国农田土壤 N₂O 排放通量分布格局研究. *生态学报*, 2001, 21(8) : 10-17.
- [7] 赵春生, 彭丽, 孙爱东, 等. 长江三角洲地区对流层臭氧的数值模拟研究. *环境科学学报*, 2004, 24(3) : 157-165.
- [16] 王春乙. 臭氧对农作物的影响研究. *应用气象学报*, 1995, 6 (3) : 343-3491.
- [17] 郭建平, 王春乙, 温民. 大气中 O₃ 浓度变化对水稻影响的试验研究. *作物学报*, 2001, 27 (6):822-826.
- [18] 金明红. 大气 O₃ 浓度变化对农作物影响的试验研究. 北京: 中国科学院生态环境研究中心, 2001.
- [20] 刘建栋, 周秀骥, 于强, 彦鹏, 郭建平 丁国安. 近地层大气臭氧对水稻光合作用影响的数值模拟研究. *环境科学学报*, 2003, 23(3) : 289-294.
- [21] 郑昌龄, 王春乙. 近地层 O₃ 和 CO₂ 浓度变化对冬小麦影响的数值模拟 II. 模拟结果和分析. *气象学报*, 2005, 63(2) : 192-202.
- [24] 许大全. 光合作用的效率. 上海: 科学出版社, 2002:39-40.
- [25] 冯秀藻, 陶炳炎. 农业气象学原理. 北京: 气象出版社, 1991 : 48-50.
- [26] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学试验指导. 北京: 高等教育出版社, 2003 : 67-70.
- [27] 白月明, 王春乙, 温民, 郭建平. 臭氧浓度和熏气时间对菠菜生长和产量的影响. *中国农业科学*, 2004, 37(12) : 1971-1975.
- [31] 张巍巍, 赵天宏, 王美玉, 何兴元, 付士磊. 臭氧浓度升高对银杏光合作用的影响. *生态学杂志*, 2007, 26 (5) : 645-649.
- [32] 张其德, 卢从明, 刘丽娜. CO₂ 倍增对不同基因型大豆光合色素含量和荧光诱导动力学参数的影响. *植物学报*, 1997, 39(10) : 946-950.
- [35] 金明红, 黄益宗. 臭氧污染胁迫对农作物生长与产量的影响. *生态环境*, 2003, 12(4):482-486.
- [41] 冯兆忠, 王效科, 郑启伟, 冯宗炜, 谢居清, 陈展. 油菜叶片气体交换对臭氧浓度和熏蒸方式的响应. *生态学报*, 2006, 26(3):823-829.
- [43] 许宏, 杨景成, 陈圣斌, 蒋高明, 李永庚. 植物的臭氧胁迫效应研究进展. *植物生态学报*, 2007, 31(6) : 12051-213.