

DOI: 10.5846/stxb201304170730

赵泽, 王鹏云, 郑有飞, 吴荣军, 张金恩. O_3 胁迫对冬小麦籽粒果皮光合能力及灌浆的影响. 生态学报, 2015, 35(3): 796-804.

Zhao ZWang P Y, Zheng Y F, Wu R J, Zhang J E. Effects of long-term ozone exposure on the photosynthesis capacity of grain pericarp and grain-filling of winter-wheat. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(3): 796-804.

O_3 胁迫对冬小麦籽粒果皮光合能力及灌浆的影响

赵 泽^{1,2}, 王鹏云^{2,*}, 郑有飞², 吴荣军², 张金恩²

1 云南省气候中心, 昆明 650034

2 云南省昆明农业气象试验站, 昆明 650228

摘要: 为揭示高浓度 O_3 对冬小麦籽粒发育和干物质累积的影响, 通过 OTC 设置了活性炭过滤空气 (CF, 4—28 nL/L)、不通风 (5H, 15—68 nL/L)、环境空气 (NF, 7—78 nL/L)、100 nL/L O_3 (CF100, 96—108 nL/L) 和 150 nL/L O_3 (CF150, 145—160 nL/L) 等 5 种 O_3 熏蒸处理, 测量了籽粒干物质累积、光合色素含量及果皮的叶绿素荧光特性 (IMAGING-PAM)。结果显示, CF100 和 CF150 处理显著降低了冬小麦籽粒的长度、最大宽度、最大厚度、10 粒体积、穗粒数、灌浆持续时间和灌浆高峰结束前的平均灌浆速率, 其千粒重在整个灌浆过程中均显著低于 NF, 收获时分别下降了 10.7% 和 17.8%; CF100 和 CF150 的光合色素含量在扬花后 8—16d 内显著高于其余 3 组 (伴随着较强的光合能力), 扬花 16d 后迅速下降 18d 后差异达到显著水平。穗粒重下降的主要原因是籽粒体积缩小、灌浆持续时间缩短和穗粒数下降; 高浓度 O_3 在灌浆前期延缓了冬小麦的生育进度, 在灌浆后期使得植株迅速衰老, 灌浆持续时间大幅缩短; 籽粒果皮的最高光合能力在灌浆初期受到一定抑制, 在灌浆中期表现出较好的适应性, 在中后期由于籽粒衰老提前而迅速下降。高浓度 O_3 条件下, 果皮绿色层在籽粒干物质累积和营养物合成过程中发挥着更加重要的作用。

关键词: 臭氧; 冬小麦; 籽粒; 光合作用; 叶绿素 a 荧光

Effects of long-term ozone exposure on the photosynthesis capacity of grain pericarp and grain-filling of winter-wheat

ZHAO Ze^{1,2}, WANG Pengyun^{2,*}, ZHENG Youfei², WU Rongjun², ZHANG Jin'en²

1 Yunnan Climate Center, Kunming 650034, China

2 Kunming Agrometeorological Station, Kunming 650228, China

Abstract: Dry matter accumulation, photosynthetic pigments content and chlorophyll a fluorescence parameters (via IMAGING-PAM, H. Walz, Effeltrich, Germany) in the pericarp were studied in developing wheat grains in response to varying ozone concentration: charcoal filtered air (CF, O_3 ranging over 4—28 nL/L), ambient air (NF, O_3 ranging over 7—78 nL/L), 100 nL/L O_3 (CF100, O_3 ranging over 96—108 nL/L) and 150 nL/L O_3 (CF150, O_3 ranging over 145—160 nL/L) and beside, a closed Open Top Chamber (5H, O_3 ranging over 15—68 nL/L) was set up for comparison. It was observed that CF100 and CF150 treatment significantly reduced the length of winter wheat grain along with its maximum width, maximum thickness, volume, number of grain per ear, grain filling duration and the average filling rate before the end of peak compared with NF. Their 1000-grain weight of CF100 and CF150 was constantly lower than NF (and CF), finally, there was 10.7% and 17.8% decline, respectively. From 8th to 16th day after anthesis, CF100 and CF150 were significantly higher than other three groups, yet after 16 days, they declined rapidly to the extent that they lag the other

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41075114); 云南省科技计划项目 (2010CA017); 江苏省高校自然科学研究重大项目 (09KJA170004); 南京信息工程大学科研基金项目 (90215)

收稿日期: 2013-04-17; **网络出版日期:** 2014-04-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: info9988@gmail.com

groups significantly after 18th day. Under enhanced O₃, grain yield decrease resulted mainly from the declining of volume, grain filling duration and number of grain per ear. In conclusion, high concentration of O₃ delayed the grain development process at the earlier period of grain filling but advances senescence at the later period which sharply shorted the grain filling duration. The potential electron transport rate, equivalent to the parameter ETR_{max} , was suppressed at the beginning of grain filling stage but promoted in middle stage. And then it fell rapidly due to the grain aging in advance. In addition, under high concentration of O₃, the green layer of pericarp played a more important role in dry matter accumulation and nutrient synthesis.

Key Words: ozone; winter-wheat; caryopsis; photosynthesis; chlorophyll a fluorescence

自 20 世纪中叶以来,地面 O₃ 浓度不断升高,已经导致全球许多地区的冬小麦产量显著下降^[1-4]。高浓度 O₃ 可导致冬小麦小麦穗长、千粒重、粒重和穗粒数明显降低^[5-6]。籽粒灌浆期缩短、灌浆物质来源不足、库容变小、充实度降低、粒重变小是高浓度 O₃ 条件下小麦籽粒产量下降的主要原因^[6,7]。所有影响最终产量的因素,都是通过源/库系统的变化来调节的。高浓度 O₃ 会严重损伤冬小麦叶片,降低其对单茎产量的贡献率,同时使得非叶绿色器官的贡献率均呈上升趋势^[8]。

小麦籽粒果皮的绿色层具有较强的光合能力,对籽粒最终淀粉含量的贡献约为 2%^[9-11]。过去研究高浓度 O₃ 对冬小麦生长和生产的影响时,较少考虑到籽粒自身的健康状况和干物质累积的具体过程^[7,11-13]。因此,本文通过开顶式熏气室(OTC)对冬小麦进行 O₃ 胁迫处理,用 IMAGING-PAM 调制荧光仪测量了籽粒发育过程中果皮的光合能力,结合单位质量籽粒光合色素含量和籽粒干物质累积情况,深入分析了高浓度 O₃ 对冬小麦籽粒发育和产量形成的影响,为全面评估高浓度 O₃ 对冬小麦生产的影响提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点与试验材料

试验于 2008 年 10 月至 2009 年 7 月在中国气象局固城生态与农业气象综合试验站(39°08'N,115°40'E,海拔高度 15.2m)进行。实验区位于华北平原北部高产农业区,属暖温带大陆性季风气候,冬小麦生育期内降水量为 150mm,地下水位低于 20m。试验区主要作物为冬小麦和夏玉米,土壤以潮土和砂壤土为主,0—30cm 平均全氮 0.98g/kg、全磷 1.02 g/kg、全钾 17.26 g/kg。

试验所用冬小麦为中国农业科学院培育的丰抗 13 号(*Triticum aestivum* L.Feng Kang 13)。于 2008 年 10 月 17 日条播,行距 25cm,播种量为 285kg/hm²。气室周围也按照相同方式播种及施肥。水肥管理与当地种植习惯一致,冬小麦未受到病虫害及杂草的影响。小麦生育期由实验站专业人员观测。2009 年 5 月 5 日全部进入灌浆期,6 月 4—13 日收获完毕。

1.2 开顶式熏气室(OTC)设计

试验所用 OTC 由“中国气象科学研究院生态环境与农业气象研究所”于 2008 年设计建造。气室主体为八边形柱体,由镀锌钢管框架和高透光石英玻璃室壁组成,柱体高 2.5 m,各边长 1.5 m 左右,顶部设有 1 个高 0.50 m,与水平面成 45°角的锥型台体。气室与气室之间相距 3.5 m,东西向布置。气室底部设有紧贴室壁的八边形布气管,布气管外径 160 mm,壁厚 3.5 mm,管上交错分布着两行孔径 13 mm、相距 10cm(同行)的布气孔,其中 1 行沿水平方向布置,另一行斜向上与水平面成 45°角;在气室中线两侧增加两根直径 75 mm、相距 75 cm 的东西向布气管,管上沿水平和垂直方向分布着 4 行布气孔。气室地下部分为混凝土浇筑而成的八边形基座,基座深入地下 2m 做防渗处理。

1.3 O₃熏气处理

试验设活性炭过滤空气(CF,4—28 nL/L)、不通风(5H,15—68 nL/L)、自然空气(NF,7—78 nL/L)、100

nL/L O_3 (CF100, 96—108 nL/L) 和 150nL/L O_3 (CF150, 145—160nL/L) 等 5 种处理水平, 每个处理水平 3 个重复, 其 AOT_{40} 分别为 0、3264、3808、32096 和 60928 nL $L^{-1} h^{-1}$ 。监测结果显示, 试验地 O_3 浓度 (9:00—17:00) 为 7—75 nL/L, 8h 平均 O_3 浓度为 45.60 nL/L。浓度 100nL/L 和 150nL/L 具有特别的意义, 大致为农田本底浓度的 2 倍和 3 倍, 也是一般所认为的 O_3 对作物伤害阈值 (美国 SUM06 的 60 nL/L 和世界卫生组织 (WHO) AOT_{40} 的 40 nL/L) 的 2—3 倍^[14-15]。2009 年 3 月 17 日 (返青期) 开始熏气, 雨雪天除外, 至 6 月 2 日 CF100 和 CF150 黄熟为止, 共熏气 67d, 每天熏气 8h (9:00—17:00)。

O_3 发生器 (CF-YG5, 北京山美水美环保高科技有限公司) 产生的 O_3 与活性炭过滤后的清洁空气混匀后通过布气管路输入气室。采用流量计对 O_3 浓度进行调节, 用 BF-8810 型 O_3 分析仪 (北京北分瑞利分析仪器有限公司) 连续监测气室内的 O_3 浓度, 并根据测定结果, 每 3h 对 CF100 和 CF150 的 O_3 浓度进行一次调节。

1.4 果皮光合能力的测量

于 5 月 13 日 18:00 开始, 在水下将冬小麦穗剪下带回室内^[16]。将籽粒用双面胶贴在硫酸纸上 (3 行×4 列), 放到浸水后的黑色海绵下进行 30min 的暗适应。然后用 IMAGING-PAM (H. Walz, Effeltrich, Germany) 调制荧光仪 (Mini 探头) 测量暗适应后的最小荧光产额 F_o 和最大荧光产额 F_m , 间隔 1min 后打开活化光 ($297 \mu mol m^{-2} s^{-1}$) 诱导光合作用 (诱导 6min), 每隔 30s 测量 1 次实时荧光 F_t 和光下最大荧光 F_m' 。测量诱导曲线后 2min 后测量快速光曲线 (rapid light curve, RLC): 在 $0-922 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 间设置 18 个梯度, 相邻梯度间隔 10s (图 1)。

用 $P = P_m \cdot \alpha \cdot PAR / \sqrt{P_m^2 + (\alpha \cdot PAR)^2}$ 对光合电子传递速率 (ETR) 进行拟合, 式中 P_m 为最大光合电子传递速率, PAR 为光合有效辐射, α 是快速光曲线的初始斜率, P_m/α 为半饱和光强^[17]。 F_o 、 F_m 、PS II 的最大光量子产额 F_v/F_m 等参数由仪器输出^[18-20]。

1.5 其他指标的测量与计算

(1) 干物质累积

于每个处理组的扬花期, 标记出有代表性的 500 穗, 自开花后第 4 天 (各处理组开花时间不一致, CF100、CF150 和 5H 均晚于 NF, 分别于扬花后第 4 天开始试验) 起, 每次随机选取 15 穗 (分 3 组), 剥出籽粒后测量鲜重和干物重 (105℃ 杀青 40min, 70℃ 烘干至恒重), 然后计算千粒干物重和籽粒含水率。以上测量每 2d 进行 1 次。

(2) 灌浆速率

用 Logistic 方程 $y = K / (1 + a \cdot e^{-bt})$ 对千粒干物重进行拟合, 以开花后天数 (t) 为自变量, 千粒干物重 (y) 为因变量, 式中 K 为理论最大千粒重, a 、 b 为待定系数^[21]。由 Logistic 方程的一阶和二阶导数可得出以下参数: 最大灌浆速率 V_{max} , V_{max} 对应的时间 T_{max} ; 灌浆高峰开始时间 t_1 , 灌浆高峰结束时间 t_2 , 灌浆高峰结束前的平均灌浆速率 V_{t_2} ^[21]。以 y 达到 K 的 99% 为灌浆终止时间, 可得出灌浆持续时间 t_3 , 进而得出整个灌浆期的平均灌浆速率 V_{mean} ^[21]。

(3) 光合色素

自开花后第 6 天开始, 每组随机选取已标记好的、大小相近的 5 穗, 剥出籽粒混匀后, 称取 1g 籽粒并用乙醇法测量叶绿素与类胡萝卜素含量 (3 个重复)^[22]。

(4) 籽粒形态

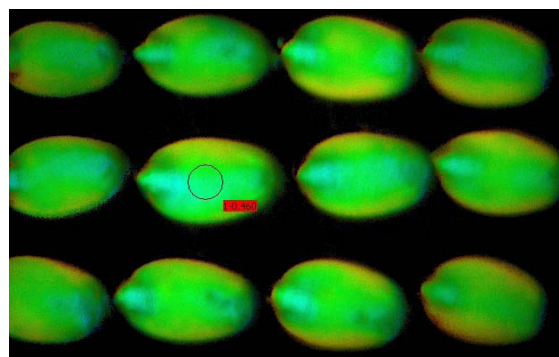


图 1 自然空气组扬花后第 16 天籽粒果皮 PS II 的实际光化学效率 (PAR 为 $165 \mu mol m^{-2} s^{-1}$)

Fig.1 Quantum yield of photochemical energy conversion in PS II in grain pericarp under $165 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ PAR in the 16th day after anthesis of ambient air treatment

收获后,每个处理水平随机选取 100 粒,用游标卡尺测量籽粒的长度、最大宽度和最大厚度。然后随机选取 200 粒,平均分为 20 组,用排水法(半微量滴定管)测量籽粒体积。擦干后称量各组重量并计算籽粒密度^[23]。

(5) 穗粒数和穗粒重

收获后,每个处理水平选取有代表性的 100 穗统计穗粒数并称量穗粒重。

1.6 曲线拟合与数据处理

用 Origin8.0 进行曲线拟合;用 SPSS16.0 进行数据统计与差异分析, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著;用多元线性回归的标准化系数判定不同影响因素的主次。

2 结果与分析

2.1 O₃胁迫对籽粒叶绿素与类胡萝卜素含量的影响

灌浆过程中籽粒光合色素与类胡萝卜素含量的变化情况如图 2 所示。叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量具有相似的变化规律(图 2),CF、NF 和 CF100 均由最大值逐渐下降,5H 和 CF150 先从一个较低水平迅速上升再逐渐下降;CF100 和 CF150 在扬花后的 8—16d 内显著高于 CF 与 NF;扬花 16d 后迅速下降,20d 后显著低于其余 3 组($P < 0.01$)。由图 2 可见,扬花后 8—14d 内类胡萝卜素含量的变化较为平稳,第 14d 后迅速下降。

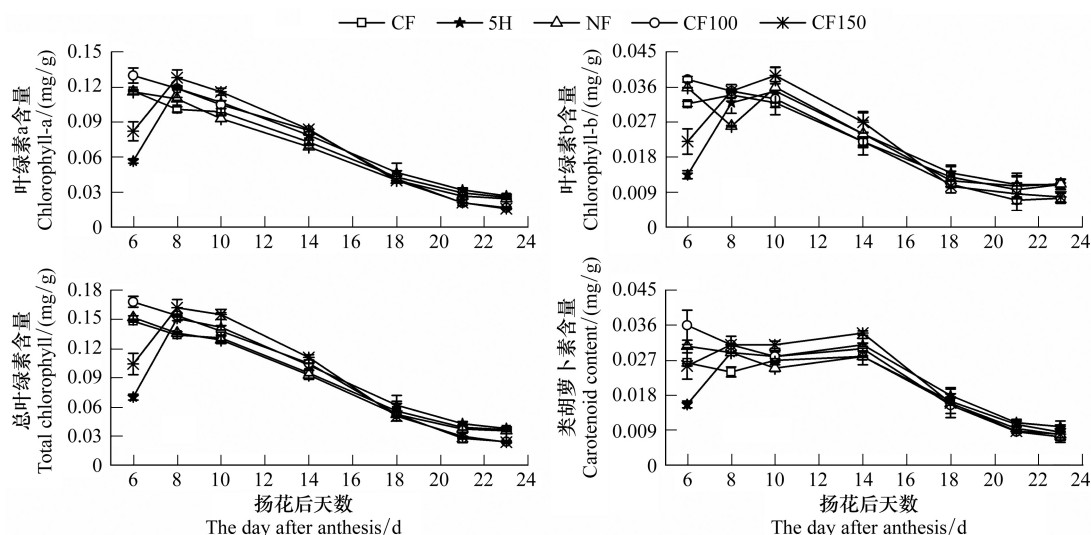


图 2 O₃胁迫对籽粒光合色素和类胡萝卜素含量的影响

Fig.2 Effects of O₃ stress on photosynthetic pigments and carotenoid content of developing grains

CF: 活性炭过滤空气, 5H: 不通风, NF: 环境空气, CF100: 100 nL/L O₃, CF150: 150 nL/L O₃; 图中数据为 mean±SD, $n = 3$

2.2 O₃胁迫对果皮 F_v/F_m 和快速光响应能力的影响

由图 3 可见,各组 PS II 的最大光量子效率(F_v/F_m)、最大光合电子传递速率(P_m)以及半饱和光强(P_m/α)均在扬花后第 10 天达到最大值。由图 3 可见,CF100 的 F_v/F_m 在扬花后第 10 天和 13 天显著低于 NF,第 7 天和 23 天显著高于 NF;CF150 在扬花后第 7 天、16 天和 23 天显著低于 NF,第 19 天显著高于 NF。CF100 和 CF150 的 P_m 与 P_m/α 均在扬花后第 7 天、19 天和 23 天显著低于 NF; P_m 均在第 13 天显著高于 NF。CF100 快速光曲线的初始斜率(α) 在扬花后第 13 天和 19 天显著高于 NF;CF150 在第 7 天和 13 天显著高于 NF,在第 16 天和 23 天显著低于 NF(图 3)。综上所述,高浓度 O₃ 在灌浆初期和后期对籽粒果皮的光合能力有一定抑制作用,在灌浆中期显著提高了果皮绿色层的光合能力。

2.3 O₃胁迫对籽粒干物质累积和含水率的影响

千粒干物重的变化情况见图4所示,CF100和CF150在整个灌浆过程中均显著低于NF;CF与NF高度一致;扬花24d后,5H迅速上升,最终与NF处于同一水平。收获时,CF100和CF150的千粒干物重分别比NF下降了10.7%和17.8%(均为 $P<0.01$)。籽粒含水率的变化情况如图4所示,5H的含水率始终高于其余4组;CF100和CF150在扬花后26d迅速下降,其余3组在扬花后32d才快速下降;收获时,籽粒含水量均处于20%左右。

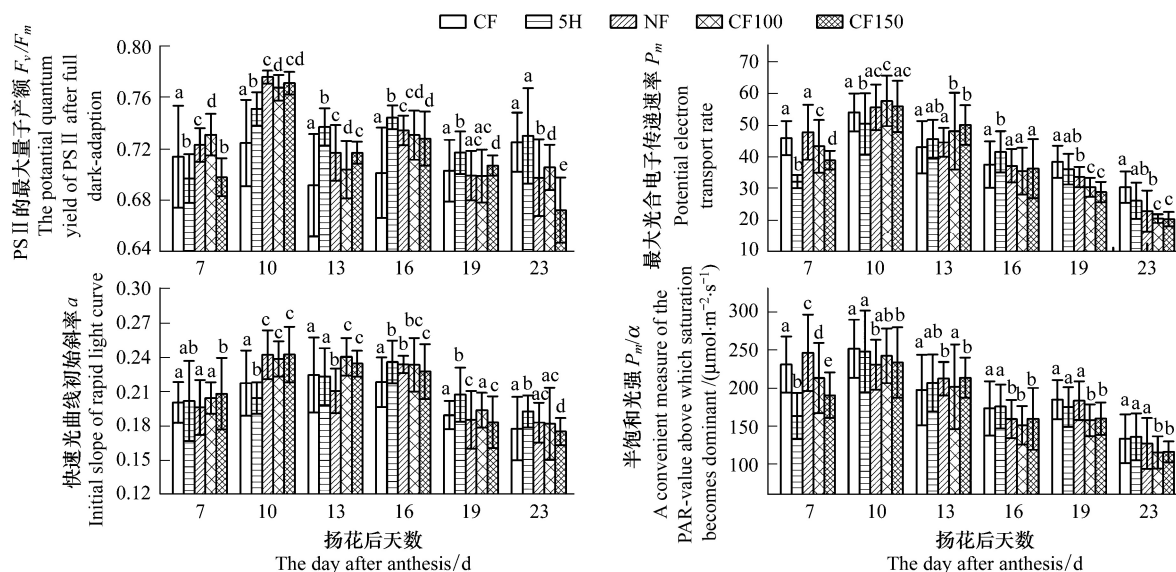


图3 O_3 胁迫对冬小麦籽粒果皮PS II最大光量子产额和快速光响应能力的影响

Fig.3 Effects of O_3 stress on potential quantum yield of PS II (F_v/F_m) and the capacity of rapid light response in the pericarp of winter-wheat grains

图中数据为 $\text{mean} \pm \text{SD}$, $n = 72$, 图形上方小写字母不同表示差异显著

扬花后4—18d内,NF的灌浆速率显著高于CF100和CF150,5H的灌浆速率与CF100高度一致;扬花18d之后,CF100的灌浆速率迅速下降,扬花24d后略低于CF150;灌浆高峰出现后,5H的灌浆速率下降较慢,扬花24d后显著高于NF(图5)。扬花26d后,NF的灌浆速率已下降到CF100和CF150之下($P>0.05$)。

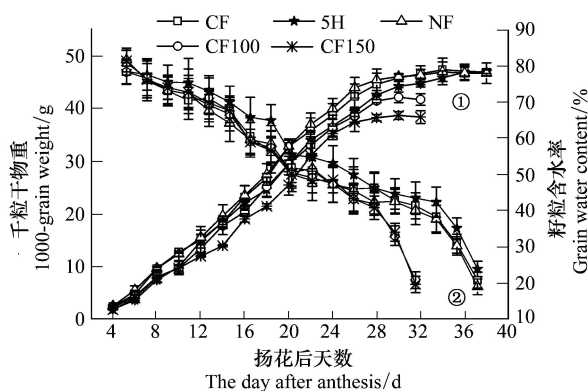


图4 O_3 胁迫对冬小麦籽粒干物质累积与含水率的影响

Fig.4 Effects of O_3 stress on dry matter accumulation and water content of winter-wheat grains

图中数据为 $\text{mean} \pm \text{SD}$, $n = 3$

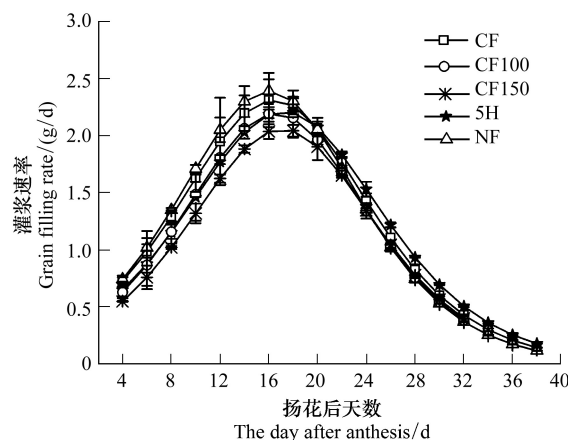


图5 O_3 胁迫对冬小麦灌浆速率的影响

Fig.5 Effects of O_3 stress on grain filling rate of winter-wheat grains

与NF相比,CF100的扬花期延迟了2d,CF150延迟了3d(表1)。NF的理论最大千粒干物重(K)和最大

灌浆速率($V_{\max}$)均显著高于 CF100 和 CF150,整个灌浆过程的平均灌浆速率(V_{mean})比 CF100 低 1.1% ($P>0.05$),比 CF150 高 2.3% ($P<0.05$)。CF150 和 5H 的最大灌浆速率出现时间、灌浆高峰开始时间和灌浆高峰结束时间均显著晚于 NF。CF100 和 CF150 灌浆高峰结束前的平均灌浆速率(V_{t_2})、灌浆持续时间(t_3)较 NF 分别下降了 9.3%和 14.7%、11.5%和 15.3%。

2.4 O₃胁迫对籽粒形态和粒重的影响

与 NF 相比,CF100 和 CF150 处理下籽粒的长度、最大宽度、最大厚度和体积的变化分别为-8.3%和-8.9%、-6.9%和-11.3%、-6.3%和-9.5%、-9.7%和-24.3% ($P<0.01$),差异均达到显著水平(表 2)。此外,CF150 的厚度显著低于 CF100;5H 的宽度和体积显著高于另外 4 组。CF100 和 CF150 的粒数分别较 NF 下降 5.6% ($P>0.05$)和 13.9% ($P<0.05$)。与 NF 相比,CF、5H、CF100、CF150 的粒重变化依次为 3.1% ($P>0.05$)、13.3% ($P<0.05$)、-16.0% ($P<0.01$)、-33.8% ($P<0.01$)。

多元线性回归结果表明,粒重影响因素的重要性依次为体积、灌浆持续时间(t_3)、灌浆高峰结束前的平均灌浆速率(V_{t_2})。体积影响因素的重要性依次为最大宽度、最大厚度和长度。

表 1 O₃胁迫对冬小麦灌浆进程的影响

Table 1 Effects of ozone stress on the process of grain filling of winter-wheat

项目 Item	碳滤空气(CF) Charcoal filtered air	不通风(5H) Closed open top chamber	自然空气(NF) Ambient air	100 nL/L O ₃ (CF100) charcoal filtered air add 100 nL/L O ₃	150 nL/L O ₃ CF150) charcoal filtered air add 150 nL/L O ₃
扬花期 Date	04-30	05-02	04-29	05-01	05-02
最大千粒重 K/g	46.909 ± 0.351a	47.017 ± 0.153a	46.737 ± 0.749a	41.738 ± 0.720b	38.401 ± 0.809c
最大灌浆速率 $V_{\max}/(g/d)$	2.316 ± 0.075a	2.215 ± 0.042b	2.378 ± 0.186a	2.199 ± 0.171b	2.060 ± 0.064c
$V_{\max}$ 对应的时间 $T_{\max}/d$	16.420 ± 0.510a	17.222 ± 0.343b	16.108 ± 0.924a	16.567 ± 0.815a	17.087 ± 0.615b
灌浆高峰开始时间 t_1/d	9.499 ± 0.312a	10.093 ± 0.534b	9.354 ± 0.411a	9.869 ± 0.324ab	10.339 ± 0.212bc
灌浆高峰结束时间 t_2/d	23.340 ± 0.421a	24.350 ± 0.612b	22.672 ± 0.724c	23.265 ± 0.321a	23.836 ± 0.232a
t_2 前的平均灌浆速率 $V_{t_2}/(g/d)$	1.382 ± 0.022a	1.347 ± 0.031a	1.416 ± 0.031b	1.283 ± 0.027c	1.207 ± 0.024d
灌浆持续时间 t_3/d	36.438 ± 0.425a	37.107 ± 0.765b	35.942 ± 0.312a	31.804 ± 0.163c	30.441 ± 0.232d
平均灌浆速率 $V_{\text{mean}}/(g/d)$	1.221 ± 0.017a	1.218 ± 0.019ab	1.231 ± 0.021a	1.245 ± 0.022a	1.204 ± 0.016b

表中数据为 mean±SD, $n=3$; 数字后字母不同表示差异显著 ($P<0.05$)

表 2 O₃胁迫对冬小麦籽粒形态和单穗产量的影响

Table 2 Effects of ozone stress on grain morphological and yield per spike of winter-wheat

项目 Item	碳滤空气(CF) Charcoal filtered air	不通风(5H) Closed open top chamber	自然空气(NF) Ambient air	100 nL/L O ₃ (CF100) charcoal filtered air add 100 nL/L O ₃	150 nL/L O ₃ CF150) charcoal filtered air add 150 nL/L O ₃
长/mm	6.367±0.359a	6.434±0.623a	6.358±0.288a	5.830±0.917b	5.795±0.856b
最大宽度/mm	3.499 ± 0.189a	3.736 ± 0.576b	3.537 ± 0.192a	3.294 ± 0.192c	3.137 ± 0.205c
最大厚度/mm	3.152 ± 0.151a	3.295 ± 0.172ab	3.215 ± 0.183ab	3.013 ± 0.183c	2.911 ± 0.140d
体积/(mL/10 粒)	3.63 ± 0.29a	4.08 ± 0.21b	3.70 ± 0.32a	3.34 ± 0.33c	2.80 ± 0.27d
穗粒数/粒	36.600 ± 5.62a	41.952 ± 5.945b	36.750 ± 4.266a	33.950 ± 3.706a	31.350 ± 5.724c
单穗重/g	1.744 ± 0.271ab	1.917 ± 0.264a	1.693 ± 0.202b	1.421 ± 0.176c	1.121 ± 0.222d
籽粒密度/(g/cm ³)	0.131 ± 0.020a	0.112 ± 0.015b	0.125 ± 0.015a	0.125 ± 0.016a	0.127 ± 0.025a

表中数据为 mean±SD, 体积重复 20 次, 其他参数重复 100 次

3 讨论

作物对 CO₂ 的同化及同化物向籽粒运输、分配和积累是决定作物产量的两个关键过程。在库的准备阶段,源是限制因素,在经济产量的决定阶段,库起主要限制作用;当源受到外界环境限制时,其限制将居于主导

地位^[24]。研究表明,高浓度 O_3 对冬小麦的源和库的发育与功能均有明显的抑制^[2,5-7]。随着小麦颖果生长,果皮内侧发育出一层富含叶绿体与叶绿素的绿色组织,该绿色层细胞在弱光条件下仍能进行正常的光合作用并迅速将光合产物输送到内部胚珠,对籽粒淀粉干重的贡献率约为 2%,为籽粒的营养来源与生长发育增添了一个复杂因素^[9,25-26]。

3.1 高浓度 O_3 对单位质量籽粒光合色素含量的影响

早期的颖果果皮肥厚,外表皮为乳白色,内表皮一侧呈浅绿色(仅含 2—3 层绿色细胞)^[27]。扬花 6d 后,CF150 和 5H 的单位质量籽粒光合色素含量显著低于其余 3 组,是其生育进程延迟(表 1)、绿色层未充分发育的结果。籽粒生长中期(长度为终长的 1/2—2/3 时)是果皮绿色层生长最旺盛的阶段,细胞数量和体积明显增加,叶绿体数量与叶绿素含量均显著高于旗叶^[10,27]。扬花后 9—11d 内籽粒的长度增加很快,末期可达最大长度的 3/4,但厚度和干重增长缓慢,含水量在 70% 以上^[28]。以上论述与图 1 中单位质量籽粒的叶绿素含量在扬花后 6—8d 达到最大值相符。籽粒长度达到终长的 3/4 并接近膨大完成时,子房壁明显变薄,绿色层也变得松散,部分叶绿体衰退瓦解,基粒减少,片层结构紊乱或散失,有些叶绿体已被淀粉粒充满^[27]。扬花 8d 后单位质量籽粒果皮叶绿素含量持续下降,以及 8—14d 内籽粒干物重增长迅速而类胡萝卜素含量变化平缓,既是籽粒干物质累积的结果,也是果皮是叶绿体衰老(类胡萝卜素含量增加)的结果。灌浆高峰期开始至最大灌浆速率出现期间(扬花后 8—16d),CF100 和 CF150 单位质量籽粒的叶绿素含量显著高于 NF,果皮绿色层对产量形成的影响也应大于 NF。这与高浓度 O_3 下小麦叶片对单茎产量的贡献率降低,非叶绿色器官(源)的贡献率均呈上升趋势的结论一致^[8]。

3.2 高浓度 O_3 对籽粒果皮绿色层光合能力的影响

尽管果皮绿色层被数层细胞和组织包裹,但仍能够接受到 1/8—1/4 的自然光照;离体绿色层的叶绿体数量、叶绿素含量与光合放氧速率均显著高于旗叶^[10,27]。果皮绿色层在特殊的生态条件下发育并执行其功能,其光合作用以 C_4 途径为主^[27,29]。在灌浆初期,颖片、稃片和表皮透明层(无气孔)等组织限制了胚乳及果皮绿色层与外界的气体交换,绿色层可以充分吸收胚乳等内部组织呼吸释放的 CO_2 ,并为内部组织提供所需的 O_2 ,除了直接向胚乳输出淀粉外,对胚乳将糖分转化为淀粉以及蛋白质合成等耗能过程具有重要意义^[11,30]。本试验结果表明,CF100 和 CF150 果皮绿色层的最大光合能力在灌浆初期和后期显著低于 NF,在灌浆高峰开始至峰值出现时段内显著高于 NF(与单位质量籽粒叶绿素含量的差异情况一致)。显然,高浓度 O_3 下籽粒果皮的最高光合能力在灌浆初期受到一定抑制,在灌浆中期表现出较好的适应性,在中后期由于籽粒发育进程快于 NF,果皮衰老而迅速下降。

3.3 高浓度 O_3 对籽粒干物质累积的影响

高浓度 O_3 显著降低了籽粒的几何尺度与穗粒数,导致库强大幅下降(表 2)。CF100 和 CF150 灌浆高峰结束前的平均灌浆速率(V_{t_2})和灌浆持续时间(t_3 与最大千粒重 K 显著正相关, $r^2 = 0.956$, $P = 0.003$)显著低于 NF,可见,灌浆高峰结束前(t_2)灌浆速率降低、灌浆持续时间缩短(t_2 后植株迅速衰老)是千粒重下降的主要原因。

籽粒在胚乳核具有生命活动时主要累积蛋白质,核解体后(扬花后半个月左右)才大量合成并累积淀粉^[28]。籽粒中小分子的糖向淀粉转化,氨基酸向蛋白质转化都要消耗一定的能量(ATP)^[28]。在灌浆高峰开始至峰值出现时段内,CF100 和 CF150 单位质量籽粒叶绿素含量(图 1)和果皮绿色层最大光合能力(图 2)均显著高于 NF,可为胚乳呼吸代谢提供更多的 O_2 ,从而促进蛋白质的合成与累积。这可能是籽粒中谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合酶(GOGAT)活性下降而籽粒蛋白质浓度反而上升的原因^[7,12]。当籽粒进入以淀粉累积为主的阶段后,CF100 和 CF150 的籽粒果皮已经衰老(扬花 19d 后),单位质量籽粒叶绿素含量与果皮绿色层光合潜力均显著下降,难以为小分子的糖向淀粉转化提供足够的能量,且后期籽粒迅速衰老,也缩短了淀粉累积时间^[11,28]。高浓度 O_3 可导致籽粒中直链淀粉、破碎淀粉含量上升,支链淀粉和总淀粉含量下降,蛋白质和氨基酸含量大幅增加,果皮绿色层在其中扮演着独特而重要的角色^[31-32]。结合叶绿素含量与最大光合

能力的变化情况可见,CF100 和 CF150 果皮绿色层对籽粒淀粉与蛋白质累积等耗能过程的影响要大于 NF。

4 结论

(1) 高浓度 O₃显著降低了籽粒的几何尺度与粒数,籽粒体积缩小对粒重的影响大于粒数下降。

(2) 高浓度 O₃在灌浆前期延缓了冬小麦的生育进度,在灌浆后期使得植株迅速衰老,灌浆持续时间大幅缩短。

(3) 籽粒果皮的最高光合能力在灌浆初期受到一定抑制,在灌浆中期表现出较好的适应性,在中后期由于籽粒衰老而迅速下降。

(4) 高浓度 O₃条件下,果皮绿色层在籽粒干物质累积和营养物合成过程中发挥着更加重要的作用。

参考文献(References):

- [1] Feng Z Z, Kobayashi K, Ainsworth E A. Impact of elevated ozone concentration on growth, physiology, and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.): a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2008, 14(11): 2696-2708.
- [2] Liu F, Wang X K, Zhu Y G. Assessing current and future ozone-induced yield reductions for rice and winter wheat in Chongqing and the Yangtze River Delta of China. *Environmental Pollution*, 2009, 157(2): 707-709.
- [3] Pleijel H. Reduced ozone by air filtration consistently improved grain yield in wheat. *Environmental Pollution*, 2011, 159(4): 879-902.
- [4] Grünhage L, Pleijel H, Mills G, Bender J, Danielsson H, Lehmann L, Castell J F, Bethenod O. Updated stomatal flux and flux-effect models for wheat for quantifying effects of ozone on grain yield, grain mass and protein yield. *Environmental Pollution*, 2013, 165: 147-157.
- [5] 胡莹莹, 赵天宏, 徐玲, 孙加伟, 付宇, 马建, 周密. 臭氧浓度升高对小麦光合作用和产量构成的影响. *农业现代化研究*, 2008, 29(4): 498-502.
- [6] 王春乙, 白月明. 臭氧和气溶胶浓度变化对农作物的影响研究. 北京: 气象出版社, 2007: 26-59.
- [7] 刘晓成. FACE 条件下 O₃浓度增高对小麦籽粒产量和品质的影响 [D]. 扬州: 扬州大学, 2010.
- [8] Zhu Y, Zhao Z, Zheng Y F, Wu R J, Zhang J E. Contribution rate to yield per spike of different green organs of winter-wheat under ozone stress. *Acta Ecologica Sinica*, 待发表
- [9] Caley C Y, Duffus C M, Jeffcoat B. Photosynthesis in the pericarp of developing wheat grains. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41(3): 303-307.
- [10] 匡廷云, 卢从明, 李良璧. 作物光能利用效率与调控. 济南: 山东科学技术出版社, 2004: 90-115.
- [11] 陈娟, 莫亿伟, 孙鉴昆, 方元平. 小麦和大麦果皮的光合功能研究. *湖北农业科学*, 2009, 48(5): 1073-1075.
- [12] 郭文善, 朱新开, 赵正, 高春艳, 张如标, 胡海娟, 刘晓成, 孙陶芳, 朱建国, Kobayashi K. 大气 O₃浓度升高对小麦籽粒产量和品质影响的生理机制 // 第十五次中国小麦栽培科学学术研讨会论文集. 北京: 中国作物学会, 2012.
- [13] 郑有飞, 胡会芳, 吴荣军, 徐卫民, 李建, 孙健, 石茗化, 古康乐, 王云龙. 地表太阳辐射减弱和臭氧浓度增加对冬小麦生长和产量的影响. *生态学报*, 2013, 33(2): 532-541.
- [14] US Environmental Protection Agency, Office of Air Quality Planning and Standards, Research Triangle Park. Air quality criteria for ozone and related photochemical oxidants. Vol. II. NC. US EPA Report No. EPA600/P-93/004bF. Washington DC, 1996.
- [15] Fuhrer J, Skärby L, Ashmore M R. Critical levels for ozone effects on vegetation in Europe. *Environmental Pollution*, 1997, 97(1/2): 91-106.
- [16] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 57-61.
- [17] Smith E L. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1936, 22(8): 504-511.
- [18] Demmig-Adams B, Adams W W, Barker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoeven A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98(2): 253-264.
- [19] Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview // Papageorgiou G C, Govindjee. *Chlorophyll a Fluorescence: a Signature of Photosynthesis*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004: 279-319.
- [20] Kramer D M, Johnson G, Kiirats O. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 2004, 79(2): 209-218.
- [21] 乔旭, 张宏芝, 雷钧杰, 王美, 赵奇, 薛丽华, 赛力汗·赛, 陈兴武. 遮阴强度对小麦光合及籽粒灌浆特性的影响. *西北农业学报*, 2013, 22(8): 9-14.
- [22] 张立军, 樊金娟. 植物生理学实验教程. 北京: 中国农业大学出版社, 2007: 36-39.

- [23] 董连生, 潘艳秋, 赵秋霞, 常成, 张海萍, 司红起, 卢杰, 马传喜. 油菜素内酯代谢相关基因 BAS1 等位变异影响小麦籽粒密度及粒重表型. 分子植物育种, 2012, 10(1): 92-96.
- [24] 刘晓冰, 王光华, 金剑, 张秋英. 作物根际和产量生理研究. 北京: 科学出版社. 2010: 159-276.
- [25] 王新鼎, 金仕萍, 张伟成. 小麦果皮绿色层中¹⁴C 标记同化物在胚珠内的分配与定位. 植物生理学报, 1989, 15(4): 340-347.
- [26] O'Brien T P, Sammut M E, Lee J W. The vascular system of the wheat spikelet. Australian Journal of Plant Physiology, 1985, 12(5): 487-511.
- [27] 王新鼎, 金仕萍, 张伟成. 小麦颖果果皮绿色层内同化物的合成与分配. 植物生理学报, 1989, 15(1): 69-75.
- [28] 黄祥辉, 胡茂兴. 小麦栽培生理. 上海: 上海科学技术出版社, 1984. 143-188.
- [29] Nutbeam A R, Duffus C M. Evidence for C₄ photosynthesis in barley pericarp tissue. Biochemical and Biophysical Research Communications, 1976, 70(4): 1198-1203.
- [30] Wirth E, Kelly G J, Fischbeck G, Latzko E. Enzyme activities and products of CO₂ fixation in various photosynthetic organs of wheat and oat. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie, 1977, 82(1): 78-87.
- [31] Sild E. Impact of Increasing Concentrations of O₃ and CO₂ on Wheat, Clover and Pasture. Tartu: Tartu University Press, 1999.
- [32] Piikki K, De Temmerman L, Ojanperä K, Danielsson H, Pleijel H. The grain quality of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in relation to elevated ozone uptake and carbon dioxide exposure. European Journal of Agronomy, 2008, 28(3): 245-254.