DOI: 10.5846/stxb201402200299

张金恩,肖洪,郑有飞,吴荣军,赵泽,陆魁东.开顶式气室内外冬小麦光合特性差异比较研究.生态学报,2015,35(21): - . Zhang J E, Xiao H, Zheng Y F, Wu R J, Zhao Z, Lu K D.Comparative study of the photosynthetic characteristics of winter wheat grown inside and outside open-top chambers.Acta Ecologica Sinica,2015,35(21): - .

开顶式气室内外冬小麦光合特性差异比较研究

张金恩1,肖 洪2,郑有飞3,*,吴荣军3,赵 泽4,陆魁东5

1 江西省气象科学研究所,南昌 330046
2 江西省农业气象试验站,南昌 330200
3 江苏省气象灾害重点试验室,南京 210044
4 云南省气候中心,昆明 650034
5 气象防灾减灾湖南省重点实验室,长沙 410007

摘要:为探明开顶式气室(OTC)内外冬小麦光合特性的差异,测定了 OTC 内(T1 处理组,冬小麦整个生育期生长在 OTC 内)和 OTC 外(T2 处理组,大田自然环境组)冬小麦(扬麦 16)不同生育期的气体交换参数、光合色素含量和叶绿素荧光参数。结果表明,T1 处理的净光合速率 *P_n*、气孔导度 *G_s、*胞间 CO₂浓度 *C_i、*最大光合速率 *P_m*和半饱和光强 *I_k*大部分生育期均大于 T2;灌浆之前 T1 的表观量子效率 *AQY* 较高,蒸腾速率 *T*,和暗呼吸速率 *R_a*较低,灌浆之后则出现逆转。大部分生育期 T1 处理叶绿素和类 胡萝卜素含量均显著大于 T2。T1 处理的初始荧光 *F_a*和最大荧光 *F_m*均大于 T2,而两者最大光量子产量 *F_e/F_m*大部分生育期无 显著差异,孕穗期和扬花期 T1 处理光化学淬灭系数 *qP* 显著低于 T2。T1 和 T2 处理 PSII 的实际光化学量子效率 *Y(II)*大部分 生育期无显著差异,但灌浆期以后 T1 的非光化学淬灭系数 *NPQ* 和 PS II 处调节性能量耗散的量子产量 *Y(NPQ)*显著大于 T2,而 PS II 处非调节性能量耗散的量子产量 *Y(NO)*显著低于 T2。由此可见,OTC 内冬小麦的气体交换能力和光响应能力均优于 OTC 外,光合色素含量也更高;OTC 内外冬小麦内禀光能转换效率和实际光化学量子效率相当,但 OTC 内冬小麦过剩光能向调 节性热耗散分配的比例较高而向非调节性热耗散分配的比例较低,其光保护能力更强,光能分配也更加合理。 关键词;OTC;气体交换;光合色素;叶绿素荧光

Comparative study of the photosynthetic characteristics of winter wheat grown inside and outside open-top chambers

ZHANG Jinen¹, XIAO Hong², ZHENG Youfei^{3,*}, WU Rongjun³, ZHAO Ze⁴, LU Kuidong⁵

1 Meteorological Research Institute of Jiangxi Province, Nanchang 330046, China

2 Agro-meteorological Experiment Station of Jiangxi Province, Nanchang 330200, China

3 Jiangsu Key Laboratory of Meteorological Disaster, Nanjing 210044, China

4 Yunnan Climate Center, Kunming 650034, China

5 Key Lab of Hunan Province for Meteorological Disaster Prevention and Mitigation, Changsha 410007, China

Abstract: The open-top chamber (OTC) is an important device used to study the impact of climate change on ecosystems. These chambers have been widely used in climate change simulation and pollution ecology research. Compared to the conventional closed artificial climate chamber or the newly developed free-air concentration enrichment (FACE) method, the OTC creates a microclimate that is more similar to the atmospheric environment. Moreover, its test gas concentration control is more precise, and its construction and operating costs are lower. Our research results indicated that microclimatic

基金项目:国家自然科学基金(41075114)

收稿日期:2014-02-20; 网络出版日期:2015-04-14

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

elements inside and outside the OTC are different. Although much research has been carried out on microclimatic elements inside and outside the OTC, and improvements have been made based on these research results, there are only a few reports on the growth and photosynthetic response of plants to these microclimatic differences.

This study aimed to evaluate the photosynthetic response of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) grown inside (T1) and outside (T2) an OTC, using the plants of a modern cultivar, 'YangMai16.' Gas exchange, photosynthetic pigment content, and chlorophyll fluorescence parameters were evaluated. The test field was located at the Agricultural Meteorological Experiment Station of Nanjing University of Information Science and Technology, China ($32^{\circ}03'N$, $118^{\circ}51'E$). The seeds were sown on November 5, 2009, by drilling, with a seeding rate of 220.5 kg/hm², and plants were harvested on May 31, 2010. The daily mean temperature and relative humidity inside the OTC used in our experiments were 8.9% and 3.3% higher, respectively, than those of the atmospheric environment; however, total radiation was 20.4% lower. The differences in microclimatic elements inside and outside the OTC used in this study were similar to those recorded by other groups.

Our results indicated that the net photosynthetic rate (P_n) , stomatal conductance (G_s) , intercellular CO₂ concentration (C_i) , max photo-synthetic rate (P_m) , and half-saturation light intensity (I_k) of T1 were significantly higher than those of T2 (P < 0.05). Before the filling stage, the apparent quantum yield (AQY) of T1 was significantly higher than that of T2, whereas transpiration rate (T_c) and dark respiratory rate (R_d) were significantly lower (P<0.05). After the filling stage, the results reversed. The chlorophyll and carotenoid contents of T1 were significantly higher than those of T2 during most of the growth stages P < 0.05). The basic fluorescence yield (F_a) and dark-adapted maximum fluorescence yield (F_m) values of T1 were higher than those of T2, but there was no difference in the maximum photochemical capacity of PSII (photosystem II) (F_{μ}/F_{μ}) between T1 and T2 during most of the growth stages. In the booting and flowering stages, the photochemical quenching coefficient (qP) of T1 was significantly lower than that of T2 (P < 0.05). There was no difference in the quantum yield of photochemical energy conversion in PSII [Y(H)] of T1 and T2 during most of the growth stages. The non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and quantum yield of regulated non-photochemical energy loss in PSII [Y(NPQ)] of T1 were significantly higher than those of T2 after the filling stage (P<0.05), whereas the quantum yield of non-regulated non-photochemical energy loss in PSII [Y(NO)] was lower. Our results indicate that the gas exchange capability, light response capability, and photosynthetic pigment content of winter wheat grown inside the OTC were higher than those of wheat grown outside. There were no differences in the maximum photochemical capacity and quantum yield of photochemical energy conversion in the PSII of winter wheat grown inside and outside the OTC. In contrast, the fraction of energy dissipated as heat via the regulated photo-protective NPQ mechanism was higher, while the fraction that was passively dissipated in the form of heat and fluorescence was lower, for winter wheat grown inside the OTC. Photo-protection of the photosynthetic apparatus from excess energy in PSII was also better in the winter wheat grown inside the OTC. Our results are expected to help improve OTCs, including the evaluation of data from controversial ecology projects and the application of research knowledge obtained from OTCs to field conditions.

Key Words: open-top chamber; gas exchange; photosynthetic pigment; chlorophyll fluorescence

开顶式气室(OTC, open-top chamber)是研究环境变化对生态系统影响的重要技术手段,在模拟气候变化^[1-4]和污染生态^[5-10]等方面具有广泛的应用前景。由于 OTC 本身的特性,气室内外环境条件存在一定差异。针对 OTC 内外环境条件的差异国内外开展了广泛的研究,研究表明 OTC 内日平均气温较 OTC 外高 1—3 ℃(约5%—10.6%)^[11-15],总辐射减少 10%—25%^[11,14,16-17],湿度增加 3%—5%^[8,11-12]。但相关研究主要 探讨 OTC 内外环境条件本身的差异,针对环境条件差异在作物的整个发育期层面累积时,作物生长发育和光 合生理特性等方面响应情况的研究少见报道^[14,18]。因此,本文借助 LCpro+光合仪及 DIVING-PAM 叶绿素荧

光仪,较为系统地比较了 OTC 内外冬小麦全生育期的气体交换和叶绿素荧光特征等的差异,从而为气室改进、OTC 在逆境生态研究中的适用性评价和相关研究结果的校正等提供依据,以更好地将 OTC 内开展的研究 结果推广到大田环境。

1 材料与方法

1.1 实验设计

试验场地设于南京信息工程大学农业气象试验站(32°03′N, 118°51′E),耕作层土壤为壤质黏土,黏粒含量26.1%,pH值7.26,肥力中等。供试作物"扬麦16"(*Triticum aestivum*L., YangMai16)为当地普播品种,2009年11月5日采用条播方式播种,播种量220.5 kg/hm²,2010年5月31号收获。试验设置2组处理:T1(OTC内处理组,冬小麦整个生育期生长在3个相同设计的OTC内),T2(OTC外大田环境组,选三个小区取样)。水肥管理等保持一致。

试验所用 OTC 主要由王春乙设计的 OTC-1 型气室^[5]改进而成(图1)。OTC 主体为不锈钢框架构成的圆 柱体,直径2 m、高 1.5 m;顶部为倾角 45°的锥形收口,收缩口高 0.4 m,上台面为下台面面积的 30%,以减少外 界风从顶部灌入;整个 OTC 体积为 5.3 m³,室壁采用聚乙烯塑料膜,并向下埋深 0.5 m 作防渗处理。OTC 布气 系统在郑启伟等^[6]设计基础上改进,8 根水平布气管垂直相接于主供气管,呈"米"字形,"米"字形布气盘直 径 180 cm,单根管长 80 cm,内径 30 mm,外径 32 mm,管下侧面分布两排气孔,气孔与水平面呈 45°夹角,气孔 密度从中心向四周由稀向密分布,以使整个气室空间单位面积气孔数量基本相等,同时考虑气压的平衡等因 素,最终使 OTC 内布气均匀。借助该 OTC 已开展过 O₃、UV-B 及太阳辐射等因子复合对作物影响的研 究^[8,19-21]。对 OTC 内外的气温、湿度及辐射等观测显示,OTC 内日平均气温和日平均相对湿度较 OTC 外分别 提高了 8.9%和 3.3%,总辐射下降了 20.4%,OTC 内外环境条件的差异与国内外同类型气室处于同等水平,代 表性较好^[8]。



Fig. 1 the design of open-top chambers

1.2 测量项目和方法

1.2.1 气体交换参数

采用英国 ADC 公司的 LCpro+光合仪在设定光强(1056 μ mol m⁻² s⁻¹)、气体流速(200 mL/min)和自然温湿度及 CO₂浓度下,于晴好天气上午 9:00—11:00 选取有代表性的叶片原位测定不同生育期冬小麦叶片的气体交换参数,每处理重复测量 6 次,取平均值分析,其中拔节期到孕穗期测定倒二叶,扬花期到乳熟期测定旗叶(下同)。获得参数包括净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s)、胞

间 CO_2 浓度(Intercellular CO_2 concentration, C_i)和蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)等。

同时用此仪器测定光响应曲线,每处理重复测量4次,取平均值分析。光强序列设置为1760、1320、880、616、440、176、132、88、44、18、0μmol・m⁻²・s⁻¹,气体流速为200 mL/min,温湿度、CO₂浓度为自然条件。采用 Michaelis-Menten 方程^[22]对曲线进行拟合:

$$P_n = \frac{AQY \cdot PAR \cdot P_m}{AQY \cdot PAR + P_m} - R_d \tag{1}$$

式中, P_m (Max photo-synthetic rate)为最大净光合速率,AQY(Apparent quantum yield)为表观量子效率, R_d (Dark respiratory rate)为暗呼吸速率,PAR(Photosynthetically active radiation)为入射到叶片上的光量子通量密度,并计算半饱和光强 $I_k = P_m / AQY$ (Half-saturation light intensity)。

1.2.2 光合色素含量测定

采用改进的 Arnon 法于主要生育期测定冬小麦叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量^[23],每处理重复测量 3 次,取平均值分析,每个 OTC 和小区多点随机取样混合为一个样品测定。

1.2.3 荧光动力学参数

叶绿素荧光动力学采用德国 WALZ 公司的 DIVING-PAM 测定,每处理重复测量 4 次,取平均值分析。诱导曲线(Induction Curve, IC)于 21:00 叶片暗适应 30 min 后开始测量,获得参数包括初始荧光 F_o (Basic fluorescence yield)、最大荧光 F_m (Dark-adapted maximum fluorescence yield)和 PSII的最大光量子产量 F_v/F_m (Maximum photochemical capacity of PSII)。仪器直接输出参数还包括:光下最大荧光 F_m '(Maximal fluorescence yield in light)、稳态实时荧光 F_s (Steady-state fluorescence yield)、光化学淬灭系数 qP (Photochemical quenching coefficient)、非光化学淬灭系数 NPQ(Non-photochemical quenching coefficient)。根据上述参数可计算:PSII的实际光化学量子产量 $Y(II) = (F_m' - F_s)/F_m'$ (Quantum yield of photochemical energy conversion in PSII),PSII 处调节性能量耗散的量子产量 $Y(NPQ) = F_s/F_m$ (Quantum yield of regulated non-photochemical energy loss in PSII).

1.3 数据统计分析

曲线拟合采用最小二乘法,用 Origin8.0 进行;平均数的差异显著性检验运用 SPSS16.0 的 One-Way ANOVA 进行(P<0.05 差异显著,P<0.01 差异极显著)。

2 结果与分析

2.1 OTC 内外冬小麦气体交换能力的对比分析

图 2 显示,在整个生育期,冬小麦的净光合速率 *P_n*(图 2a)、气孔导度 *G_s*(图 2b)和胞间 CO₂浓度 *C_i*(图 2c)均呈 T1>T2 的趋势。从拔节期到扬花期,T1 和 T2 的 *P_n*无显著差异(*P*>0.05),而从灌浆期到乳熟期 T1 较 T2 极显著高出 11.2%—24.0%(*P*<0.01)。从拔节期到孕穗期,T1 和 T2 的 *G_s*无显著差异,而从扬花期到乳熟 期,T1 较 T2 极显著高 32.9%—54.6%。对 *C_i*而言,除扬花期和灌浆期无显著差异外,其余生育期 T1 较 T2 显著高 8.0%—12.8%(*P*<0.05)。从拔节期到扬花期,T1 处理蒸腾速率 *T_r*(图 2d)显著低于 T2(14.5%—30.3%);而灌浆期以后 T1 明显大于 T2(11.4%—23.0%)。由此可见,OTC 内生长的冬小麦相比 OTC 外大田 生长的具有更高的净光合速率、气孔导度和胞间 CO₂浓度,灌浆之后蒸腾也更强,有利于延缓叶片衰老。

图 3 显示,在整个生育期,T1 处理的最大光合速率 *P_m*(图 3a)均显著大于 T2(19.1%—32.5%)。从拔节 期到灌浆期表观量子效率 *AQY*(图 3b)呈 T1<T2 的趋势,而从灌浆期 II 到乳熟期,呈 T1>T2 的趋势,其中灌浆 期和灌浆期 II 差异显著。除拔节期和灌浆期外,T1 的半饱和光强 *I_k*(图 3c)均显著大于 T2(32.3%—36.4%)。 拔节期 T1 的暗呼吸速率 *R_d*(图 3d)极显著低于 T2,灌浆期以后呈 T1>T2 的趋势,其中灌浆期 II 达差异极显 著。可见,OTC 内生长的冬小麦相比大田生长的具有更高的最大潜在光合能力和对强光的耐受能力,灌浆之 前光能的原初捕获效率较高,暗呼吸速率较低,灌浆之后则出现逆转。



图 2 不同生育期 OTC 内外冬小麦气体交换参数

Fig. 2 Gas exchange parameters of winter wheat grew inside and outside the OTC in different growth periods

注:图中误差线为 SD(Standard deviation),同一生育期内处理组间字母不同表示 P<0.05,带*表示 P<0.01;T1 为冬小麦生长在 OTC 内的处理组,T2 为冬小麦生长在 OTC 外的大田环境组;拔节期 4 月 3 号,孕穗期 4 月 16 号,扬花期 4 月 24,灌浆期 5 月 1 号,灌浆期 II 5 月 7 号,乳 熟期 5 月 19 号,下同





Fig. 3 light response parameters of winter wheat grew inside and outside the OTC in different growth periods

2.3 OTC 内外冬小麦光合色素含量对比分析

图 4 显示,随着生长发育进程,OTC 内外冬小麦叶片叶绿素 a(图 4a)、叶绿素 b(图 4b)和总叶绿素含量 (图 4c)均在灌浆期达到峰值。在整个生育期,T1 处理的 Chla 含量均显著大于 T2(4.2%—60.0%)。Chlb 含 量和 Chl 含量呈相同变化规律,扬花期和灌浆期 T1 和 T2 无显著差异,其余生育期 T1 均显著大于 T2(Chlb 含 量 T1 较 T2 高 11.0%—63.4%,Chl 含量 T1 较 T2 高 8.6%—60.8%)。类胡萝卜素含量 Car(图 4d)也在灌浆期 达到峰值,总体呈 T1>T2 的趋势,但仅扬花期和乳熟期差异显著。可见,OTC 内生长的冬小麦叶片的叶绿素 和类胡萝卜素含量均比大田生长的高。





Fig. 4 Photosynthetic pigment content of winter wheat grew inside and outside the OTC in different growth periods 注:3月14号为拔节前期,3月28号为拔节期,4月14号孕穗期,4月23号为扬花期,5月1号为灌浆期,5月15号为灌浆期Ⅲ,5月21号为 乳熟期

2.4 OTC 内外冬小麦 PSⅡ光合活性对比分析

图 5 显示,在整个生育期暗适应后的初始荧光 $F_o(图 5a)$ 和最大荧光 $F_m(图 5b)$ 均呈 T1<T2 的趋势;其中 F_o 只在扬花期达差异显著,而 F_m 在扬花期之后 T1 均极显著大于 T2(13.4%—22.0%)。除扬花期外,T1 和 T2PSII 的最大光量子产量 $F_v/F_m(图 5c)$ 均无显著差异。在扬花期之前光化学淬灭系数 qP(图 5d)呈 T1<T2 的变化趋势,其中孕穗期和扬花期差异显著(4.3%—8.5%),在灌浆期以后呈 T1>T2 的趋势,但差异均不 显著。

2.5 OTC 内外冬小麦 PSⅡ光保护机制和光能分配对比分析

图 6 显示,随着生长发育非光化学淬灭系数 NPQ(图 6a)均呈单峰变化趋势,T1 在灌浆期达峰值,而T2 在扬花期达峰值;从拔节期到孕穗期T1 的 NPQ 显著低于T2(5.4%—6.3%),而灌浆之后T1 显著大于T2(13. 5%—20.0%)。除拔节期和扬花期外,T1 处理 PS II 处调节性能量耗散的量子产量 Y(NPQ)(图 6b)均显著大于T2(5.6%—11.9%)。从拔节期到孕穗期 PS II 处非调节性能量耗散的量子产量 Y(NO)(图 6c)呈T1>T2 的 趋势,其中孕穗期差异显著,而扬花期以后均呈T1<T2 的趋势,其中灌浆期和乳熟期差异极显著。除孕穗期 T2 显著大于T1 外,在其余生育期T1 和 T2PS II 实际光化学量子产量 Y(II)(图 6d)无显著差异。由此可见, 灌浆之后,OTC 内生长的冬小麦具有更高的非光化学淬灭系数,光能向调节性能量耗散分配的比例较高,向 非调节性能量耗散分配的比例较低,而实际光化学量子产量 OTC 内外无差异。



图 6 不同生育期 OTC 内外冬小麦 PSII 光保护机制和能量分配

Fig. 6 Photo-protective mechanism and absorbed-energy distribution of PSII of winter wheat grew inside and outside the OTC in different growth periods

- 3 讨论
- 3.1 OTC 对冬小麦气体交换能力的影响

气孔是植物叶片水气交换的主要通道,对光合、蒸腾和呼吸作用等都有影响。本试验显示,灌浆之前 OTC

对冬小麦净光合速率影响较小,灌浆期以后 OTC 内冬小麦净光合速率显著大于 OTC 外;结合气孔导度和胞间 CO₂浓度分析显示,OTC 外冬小麦的光合作用相对 OTC 内呈现出一种典型的气孔限制状态,其气孔开放程度 显著低于 OTC 内冬小麦。此外,灌浆之后 OTC 内冬小麦蒸腾作用也显著增强,而较高的蒸腾对光合机构有保 护作用,有利于延缓叶片衰老^[25]。对发育期的观测显示,OTC 内外冬小麦灌浆期之前的发育期较为一致,而 乳熟到成熟的时间 OTC 内相比 OTC 外延长了 7 d,加之其气孔导度也显著大于 OTC 外,因此可以推测 OTC 内 冬小麦对 O₃等污染气体的吸收通量要大于大田环境下的^[26],从而导致 OTC 高估 O₃等污染气体对冬小麦干 物质累积和产量的影响^[25-27]。但 O₃等污染气体的吸收通量不完全取决于气孔导度的大小,还受光合有效辐射、温度、水汽压差 VPD、作物代谢活性等因素制约^[8],污染气体本身也会对气孔开度产生影响,因为仅从气 孔角度无法准确评价 OTC 的影响,还需结合作物的生长发育和光合生理特征情况分析。

分析最大光合速率和半饱和光强显示,OTC 内冬小麦最大潜在光合能力在整个生育期均显著大于 OTC 外,对强光的耐受能力在大部分生育期也显著大于 OTC 外。这与 OTC 室壁对 UV-B 辐射一定程度的阻挡和 过滤作用有关(试验监测数据显示 OTC 内 UV-B 辐射强度比 OTC 外低 15.1%—17.3%),而 UV-B 辐射增强会 导致冬小麦潜在光合能力和对强光耐受性下降^[8]。AQY 表征植物对光能的原初捕获效率,是在光强小于十 分之一全日光强的弱光(光量子通量密度<200 μmol m⁻² s⁻¹)下测得,这时光是唯一的外界环境限制因子^[28]。 在灌浆之前 OTC 内冬小麦的 AQY 较高,这可能是冬小麦对气室内总辐射下降了 20.4%的一种自我调节;对冬 小麦的遮荫试验研究也表明^[20],在总辐射下降 20.0%情况下,冬小麦倒二叶快速光曲线的初始斜率 α 值(同 样表征捕光色素的原初光能捕获效率)会显著增加。灌浆期 II 之后,OTC 内冬小麦的原初光能捕获效率显著 降低,由于后期叶片的衰老导致光合机构极易遭受过剩光能损伤,因此较低的 AQY 值反而可能降低光合机构 受损几率。

3.2 OTC 对冬小麦叶绿素荧光特征的影响

研究表明太阳辐射减弱会导致叶片叶绿素和类胡萝卜素含量大幅增加,以适应辐射减弱胁迫影响,提高 光能利用能力^[19,29-30]。本试验显示,大部分生育期 OTC 内冬小麦叶绿素和类胡萝卜素含量均显著大于 OTC 外。这可能与 OTC 对小环境的光照、气温和水汽条件等的改变有关。观测显示 OTC 内总辐射下降了 20.4%, 冬小麦叶绿素含量的增加可能是作物对弱光的一种生态适应。在扬花期和灌浆期,OTC 内叶绿素 a 含量偏高 而叶绿素 b 含量偏低,导致 *Chla/Chlb* 值显著增大,表明冬小麦对长波光的光能利用率增强以利于光能的固 定、贮藏^[29],OTC 可能改变了小环境的辐射波普分布情况。另一方面,到生育后期尤其是乳熟期以后,由于 OTC 延缓了冬小麦的衰老进程,也导致其叶绿素含量较 OTC 外明显偏高。此外,试验也显示 OTC 内冬小麦 类胡萝卜素含量较高,而类胡萝卜素能耗散过剩光能,对光合机构起到保护作用^[31]。

F_v/*F_m*为 PS II 反应中心的内禀光能转换效率,表征 PS II 的最大光化学能力,非胁迫条件绝大多是 C₃植物 *F_v*/*F_m*值在 0.8—0.85 之间^[28],胁迫条件下该参数明显下降。本试验显示,OTC 内冬小麦 *F_o、F_m*均呈增加趋 势,表明 PSII 天线色素吸收的光能以荧光形式散失的部分均增加^[25],但 *F_v*/*F_m*除扬花期外均无差异,OTC 对 内禀光能转换效率影响较小。光化学淬灭系数 *qP* 代表 PS II 反应中心开放的比率,与原初电子受体 *Q_A*的氧 化还原状态有关^[32]。虽然从孕穗期到扬花期 OTC 内冬小麦 *qP* 显著低于 OTC 外,意味着 OTC 内冬小麦重新 氧化 *Q_A*的能力相比 OTC 外弱,PS II 反应中心的激发压和反应中心关闭的比例更高^[32-33];但从 *F_v*/*F_m*和 *Y*(*II*) 值来看,OTC 内冬小麦内禀光能转换效率和实际光化学量子效率并未受影响,扬花期甚至更高,即 OTC 内外 冬小麦 *qP* 值均在适宜范围内,未达胁迫水平。

非光化学淬灭系数 NPQ 表征植物耗散过剩光能为热的能力,即光保护能力,其值增加表示光系统热耗散 增强,同时也说明光保护机制仍能在高效运行^[34]。本试验显示,到灌浆期 OTC 内冬小麦的光保护机制仍在 高效运转,而 OTC 外在扬花期以后即呈下降趋势;灌浆以后 OTC 内 NPQ 还显著大于 OTC 外,光能向调节性 能量耗散方向的分配 Y(NPQ)较高而向非调剂性能量耗散方向的分配 Y(NO)较低,表明 OTC 内冬小麦过剩 光能耗散机制运转更为良好,光保护能力更强。但 OTC 内外冬小麦 PS II 的实际光化学量子产量 Y(II)和内 禀光能转化效率 F_v/F_m值在大部分生育期均无显著差异,表明 OTC 外冬小麦的光保护机制也足以将叶片吸收的过剩光能完全耗散掉而不影响光合量子效率。

PSII 天线色素吸收的光能分为光化学反应利用、调节性热耗散和非调节性热耗散三部分,三部分满足 Y (*II*)+Y(*NPQ*)+Y(*NO*)=1,光能在三种途径中分配比例的变化是光合机构运行状态的有效指示^[24,35]。从光能分配看,孕穗期 OTC 内冬小麦较低的 Y(*II*)主要是光能向调节性热耗散 Y(*NPQ*)和非调节性热耗散 Y(*NO*) 均显著大于 OTC 外的结果;而到灌浆期以后,OTC 内冬小麦光能向调节性热耗散分配较高,而向非调节性热耗散分配的比例较低,光能分配更加合理。因此,虽然从总的光能分配效果来看,OTC 内外 PSII 的实际光化学量子效率 Y(*II*)无差别,但从内部分配比例来看,OTC 内冬小麦的光能分配更加合理,光合机构运行状态更为良好,因此 OTC 可能会低估 O₃等污染气体对冬小麦光合作用等的影响,已有的相关研究也支持这一推论^[21,36-37]

4 结论

(1) OTC 内冬小麦具有更高的净光合速率、气孔导度和胞间 CO₂浓度,最大潜在光合能力和对强光的耐受性更强,灌浆之后还具有更高的蒸腾速率和暗呼吸速率,其气体交换能力和光响应能力均优于 OTC 外冬小麦。

(2) OTC 内冬小麦比 OTC 外具有更高的叶绿素和类胡萝卜素含量。OTC 内外冬小麦内禀光能转换效率 和 PSII 的实际光化学量子效率无差别,但 OTC 内冬小麦过剩光能耗散机制运转更为良好,光能分配更加合 理,其光保护能力更强,光合机构运行状态更为良好。

(3)根据上述分析,OTC可能会低估 0,等污染气体对冬小麦干物质累积和产量等的影响。

致谢:感谢南京信息工程大学农业气象试验站张富存老师在试验进行中给予的大力支持和悉心指导;感谢环 境科学与工程学院硕士生刘瑞娜、徐为民、赵春霞、徐静馨等在试验进行中给予的无私帮助。

参考文献(References):

- [1] 谭凯炎,周广胜,任三学.冬小麦叶片暗呼吸对 CO₂浓度和温度协同作用的响应.科学通报, 2013, 58(12): 1158-1163.
- [2] 张绪成,于显枫,马一凡.施氮和大气 CO₂浓度升高对小麦旗叶光合电子传递和分配的影响.应用生态学报,2011,22(3):673-680.
- [3] De Costa W A J M, Weerakoon W M W, Herath H M L K, Amaratunga K S P, Abeywardena R M I. Physiology of yield determination of rice under elevated carbon dioxide at high temperatures in a subhumid tropical climate. Field Crops Research, 2006, 96(2-3): 336-347.
- [4] Centritto M. Photosynthetic limitations and carbon partitioning in cherry in response to water deficit and elevated [CO₂]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2005, 106(2-3); 233-242.
- [5] 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: 9-16.
- [6] 郑启伟,王效科,冯兆忠,宋文质,冯宗炜,欧阳志云.用旋转布气法开顶式气室研究臭氧对水稻生物量和产量的影响.环境科学, 2007,28(1):170-175.
- [7] 赵天宏,孙加伟,赵艺欣,付宇,王岩,史奕. CO₂和 O₃浓度升高及其复合作用对玉米(Zea mays L.)活性氧代谢及抗氧化酶活性的影响. 生态学报, 2008, 28(8): 3644-3653.
- [8] 郑有飞,吴荣军. 地表臭氧变化特征及其作物响应. 北京:气象出版社, 2012: 26-135.
- [9] Riikonen J, Syrjälä L, Tulva I, Mänd P, Oksanen E, Poteri M, Vapaavuori E. Stomatal characteristics and infection biology of *Pyrenopeziza betulicola* in *Betula pendula* trees grown under elevated CO₂ and O₃. Environmental Pollution, 2008, 156(2): 536-543.
- [10] Kanerva T, Regina K, Rämö K, Ojanperä K, Manninen S. Fluxes of N₂O, CH₄ and CO₂ in a meadow ecosystem exposed to elevated ozone and carbon dioxide for three years. Environmental Pollution, 2007, 145(3): 818-828.
- [11] 耿春梅,杨文,殷宝辉,王宗爽,刘红杰,王效科,王玮.田间原位开顶式臭氧熏蒸系统研究.环境科学研究,2011,24(6):593-600.
- [12] 王春乙, 白月明, 郑昌玲, 郭建平, 温民, 高素华, 黄辉. CO₂和 O₃浓度倍增对作物影响的研究进展. 气象学报, 2004, 62(6): 875-881.
- [13] Perssom K, Danielssoon H, Sellden G, Pleijel H. The effects of tropospheric ozone and elevated carbon dioxide on potato (*Solanum tuverosum* L. cv. Bintje) growth and yield. The Science of the Total Environment, 2003, 310(1-3): 191-201.

[14]	Leadley P W, Drake B G. Open top chambers for exposing plant canopies to elevated CO_2 concentration and for measuring net gas exchange. Vegetatio, 1993, $104-105(1) \cdot 3-15$.
[15]	Hogseff W E. A programmable exposure control system for determination of the effects of pollutant exposure regimes on plant growth. Atmospheric Environment, 1985, 19(7): 1135-1145.
[16]	Lawson T, Craigon J, Black C R, Colls J J, Tulloch A M, Landon G. Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the growth and yield of potatoes (<i>Solanum tuberosum</i>) grown in open-top chambers. Environmental Pollution, 2001, 111(3): 479-491.
[17]	Fuhrer J. Effects of ozone on managed pasture: I. effects of open-top chambers on microclimate, ozone flux, and plant growth. Environmental Pollution, 1994, 86(3): 297-305.
[18]	Sanders G E, Clark A G, Coils J J. The influence of open-top chambers on the growth and development of field bean. New Phytologist, 1991, 117 (3): 439-448.
[19]	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.
[20]	郑有飞, 石茗化, 吴荣车, 徐静馨, 古康乐, 胡会芳. 遮阴和臭氧浓度增加对冬小麦叶片光合作用的影响. 农业外境科学学报, 2013, 32 (10): 1925-1933.
[21]	关朱平,动有飞,赵伴,朝柱达,土珪著,基丁飞孔寻皮和吴氧吸收模型的令小麦干初顶系积顶天叶钻,生态学报,2010,30(11); 2799-2808. 王建林 王書瑞 房全孝 美德锋 齐华 王秋凤 不同植物叶片水分利用效率对光和 CO 的响应与模拟 生态尝报 2008 28(2).
[22]	125-533. 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: 36-37.
[24]	Klughammer C, Schreiber U. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. PAM Application Notes, 2008, 1: 27-35.
[25]	曹际玲, 王亮, 曾青, 梁晶, 唐吴冶, 谢祖彬, 刘钢, 朱建国, 小林和彦. 开放式臭氧浓度升高条件下不同敏感型小麦品种的光合特性. 作物学报, 2009, 35(8): 1500-1507.
[26] [27]	杨连新,王云霞,赵秩鹏,朱建国,Sun J D,王余龙.自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响.生态学报,2010,30(23):6635-6645. Elagöz V, Manning W J. Responses of sensitive and tolerant bush beans (<i>Phaseolus vulgaris L.</i>) to ozone in open-top chambers are influenced by phenotypic differences, morphological characteristics and the chamber environment. Environmental Pollution, 2005, 136(3): 371-383.
[28] [29]	用尺室, 元音作用效率, 工海: 工海科学技术出版社, 2002; 13-40. 周忆堂, 马红群, 梁丽娇, 洪鸿, 胡丽涛, 孙敏, 吴能表. 不同光照条件下长春花的光合作用和叶绿素荧光动力学特征. 中国农业科学, 2008, 41(11): 3589-3595.
[30]	郑有飞,冯妍,麦博儒,孙健,徐静馨.太阳辐射减弱对冬小麦叶片光合作用膜脂过氧化及同化物累积的影响.农业环境科学学报,2011,30(7):1267-1275.
[31]	张其德, 卢从明, 刘丽娜, 白克智, 匡廷云. CO ₂ 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.
[32]	Kramer D M, Johnson G, Kiirats O, Edwards G E. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. Photosynthesis Research, 2004, 79(2): 209-218.
[33]	Calatayud A, Iglesias D J, Talón M, Barrenoa E. Effects of 2-month ozone exposure in spinach leaves on photosynthesis, antioxidant systems and lipid peroxidation. Plant Physiology and Biochemistry, 2003, 41(9): 839-845.
[34] [35]	Muller P, Li X P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching, a response to excess light energy. Plant Physiology, 2001, 125(4): 1558-1566. Hendrickson L, Furbank R T, Chow W S. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. Photosynthesis Research, 2004, 82(1): 73-81.
[36]	Pleijel H, Danielsson H, Emberson L, Ashmored M R, Millse G. Ozone risk assessment for agricultural crops in Europe: Further development of stomatal flux and flux-response relationships for European wheat and potato. Atmospheric Environment, 2007, 41(14): 3022-3040.
[37]	Morgan P B, Mies T A, Bollera G A, Nelson R L, Long S P. Season-long elevation of ozone concentration to projected 2050 levels under fully open-air conditions substantially decreases the growth and production of soybean. New Phytologist, 2006, 170(2): 333-343.