

太阳辐射减弱对冬小麦灌浆期叶绿素荧光及气体交换的影响

郑有飞^{1,2}, 倪艳利², 麦博儒^{1,2}, 冯 妍², 孙 健², 李 健², 徐静馨²

(1.江苏省大气环境监测与污染控制高技术研究重点实验室, 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:以冬小麦为供试材料,在大田试验条件下研究了模拟太阳辐射减弱对冬小麦旗叶光合色素、叶绿素荧光参数及气体交换的影响。试验中设计了 15%、20%、40%、60%和 100%(CK)自然太阳总辐射 5 种太阳总辐射处理,同时采用 Diving-PAM 叶绿素荧光仪和 LCpro+光合仪测定了不同灌浆阶段作物叶绿素荧光及气体交换参数的动态变化。结果表明,太阳辐射减弱效应显著提高了冬小麦各灌浆期的叶绿素、叶黄素含量,但降低了 Chla/Chlb 和光合速率(P_n)。 F_v/F_m 、 qP 、 $Y(NO)$ 、 $(1-qP)/NPQ$ 及实际光量子效率($Yield$)均随太阳辐射强度下降而呈现下降的趋势,而 NPQ 、 $Y(NPQ)$ 和 $L_{(PFD)}$ 呈上升趋势。可见,太阳辐射减弱时冬小麦叶片会下调 PS II 原初光化学反应的电子传递效率来适应光能不足的逆境胁迫(光化学猝灭系数 qP 的下降),同时降低电子传递体(PQ)的活性(量子效率 $Yield$ 降低),增加叶片热耗散,导致光合能力降低。

关键词:太阳辐射减弱;冬小麦;光合作用;叶绿素荧光;光系统 II;气体交换

中图分类号:X503.231 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2011)08-1489-11

Effects of Reduced Solar Radiation on Chlorophyll Fluorescence Parameters and Gas Exchange in Winter Wheat of Grain Filling Periods

ZHENG You-fei^{1,2}, NI Yan-li², MAI Bo-ru^{1,2}, FENG Yan², SUN Jian², LI Jian², XU Jing-xin²

(1.Jiangsu Key Laboratory of Atmospheric Environment Monitoring and Pollution Control, Nanjing 210044, China; 2.School of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: In the recent years, global dimming of solar irradiance is growing due to the increase of aerosols, air pollutants and population density. In order to elucidate the effects of reduced solar irradiance on chlorophyll fluorescence parameters and gas exchange of winter wheat cultivar, we conducted a field experiment in Nanjing city by using the *Triticum aestivum* L. (cv. Yang mai 13) as the experimental plants. Five reduced solar radiation treatments were set up in the experiments, including 15% (T4), 20% (T3), 40% (T2), 60% (T1) and 100% (CK) of natural solar radiation, while using Diving-PAM chlorophyll fluorometer and LCpro+ photosynthesis to measured at different grain filling stages of crop chlorophyll fluorescence and gas exchange of the dynamic changes. The results showed that reducing solar radiation significantly increased chlorophyll and lutein content of winter wheat in the grain filling stage, but the Chla/Chlb and photosynthetic rate (P_n) continued to decrease. F_v/F_m , qP , $Y(NO)$, $(1-qP)/NPQ$ and the actual photochemical efficiency ($Yield$) increased with solar radiation intensity decreased, and show a downward trend, but NPQ , $Y(NPQ)$ and $L(PFD)$ rised. Visible, less solar radiation is cut in winter wheat leaves, when the primary photochemical reaction of PS II electron transfers efficiency met the energy shortage of stress (a decline in photochemical quenching qP). Meanwhile, reducing the electronic delivery of the body (PQ) activity (quantum efficiency $Yield$ was lower), was to increase the heat dissipation leaves, resulting in reduced photosynthetic capacity.

Keywords: reduced solar radiation; winter wheat; photosynthetic; chlorophyll fluorescence; PS II; gas exchange

收稿日期:2011-01-26

基金项目:国家自然科学基金项目(41075114);江苏省高校自然科学研究重大项目(09KJA170 004);江苏省普通高校毕业生科研创新计划项目(CX10B_291z)

作者简介:郑有飞(1959—),男,博士,教授,主要从事环境气候变化和农业气象研究。E-mail:zhengyf@nuist.edu.cn

工业化革命以来,人类活动不断地向大气排放大量有害粒子,人为气溶胶的增加和其他空气污染物已经改变了大气的光学性能,特别是云的光学性能,导致到达地球表面的太阳辐射大幅减少。尤其是在过去的50年里,到达地球表面的太阳辐射强度大幅度减少。全球每年平均减少 $(0.51 \pm 0.05) \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$,相当于每10 a减少2.7%,现已达到 $20 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 。在亚洲地区,到达地表的太阳辐射的相对平均降幅亦超过 $2\% \cdot (10 \text{ a})^{-1}$ 。全球变暗(辐射量减少,如太阳直接辐射量和大气散射)已经成为作物产量的降低主要挑战^[9]。作为我国冬小麦的主要种植基地之一的长江中下游地区,为大型工业集中地区^[4-5],是气溶胶光学厚度高值区,太阳辐射强度每10 a减少超过6%^[6]。因此,开展太阳辐射强度减弱对冬小麦光合作用的影响具有重大的现实意义。

有关太阳辐射减弱对农作物的影响,国内外主要通过遮阴方法进行模拟研究。前人研究表明,太阳辐射减弱会使植物产生一系列的生态适应性反应,这些反应包括形态、结构、生理生化过程和基因表达等方面^[7-10]。大量研究表明^[11-14],太阳辐射减弱会降低植物单叶的净光合速率,在光饱和点以下时,随着太阳辐射的减弱,净光合速率和蒸腾速率逐渐降低,下降幅度受温度、 CO_2 浓度、相对湿度等因素的影响^[11,15]。对作物的光合能力具有决定性意义的光系统II(PS II)是进行光合作用原初光能转化过程的场所,人们对光照减少植物的光合作用降低等已有广泛而深入的认识。然而,前人研究均是在短期的辐射减弱条件下完成的,且有关长期太阳辐射强度减少条件下对植物光合能力的影响机制、PS II反应中心能量利用情况的报道较少,不便于准确评价太阳辐射减少对作物光合生长与生产产量的影响^[16-17]。同时测量叶绿素荧光与气体交换既能全面了解光合器官的状态,还能定位损伤最初发生的部位^[18]。不难发现,过去利用叶绿素荧光评估光照强度减弱对作物的胁迫效应时,较少配合测定气体交换指标。鉴于此,本研究通过遮阴棚对大田生长的冬小麦进行太阳辐射强度减弱处理,用Diving-PAM叶绿素荧光仪和LCpro+光合仪集中研究了太阳辐射强度减弱处理对冬小麦灌浆期光合作用的影响,并结合国内外相关研究结果,为深入探讨大气气溶胶浓度变化下我国小麦生产提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验地点位于南京信息工程大学农业气象试验

站($118^{\circ}42'E, 32^{\circ}14'N$),海拔高度22 m。属亚热带季风气候,温暖湿润。年均降水量1 107 mm,年均气温 15.6°C ,试验地前茬为水稻,供试土壤为黄棕壤,土质细腻均匀,土壤肥力的测定于播种前进行,0~30 cm土层有机质含量 $12.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全氮 $0.99 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,碱解氮 $57.9 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷 $70.94 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 $50.39 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,pH 7.26,肥力中等偏上。供试作物为扬麦13号(*Triticum aestivum* L. Yang Mai 13),为当地主栽品种,由江苏里下河地区农业科学研究所提供。

1.2 太阳辐射减弱处理

在大田试验条件下,采用完全随机区组设计10个小区,各小区均为 $4 \text{ m} \times 4 \text{ m}$,小区间设1.5 m的缓冲带,以防止相互干扰。分别为对照(自然光,CK),60%自然光(T1),40%自然光(T2),20%自然光(T3),15%自然光(T4)5个处理,每处理2次重复。选择颗粒饱满、均匀的种子,于2009年11月4日大田采用均匀撒播方式播种,2010年3月开始进行太阳辐射减弱处理,至2010年6月10日结束。从拔节期开始进行太阳辐射减弱处理,根据冬小麦实际生长情况,及时调整遮阳网高度,使之与冬小麦冠层始终保持0.5 m左右的距离,以保证冠层通风条件良好及便于田间观测及取样。施肥及病虫害防治同于当地大田管理。

1.3 光合色素的测量

叶绿素含量采用乙醇溶解法进行测定^[19]。取新鲜小麦旗叶,剪碎后称取0.2 g,用少量石英砂和碳酸钙粉及2~3 mL 95%乙醇研磨成匀浆后,用10 mL乙醇继续研磨至组织变白,过滤至25 mL容量瓶,用乙醇定容。取叶绿素提取液,以95%乙醇为空白,在波长665、649 nm和470 nm下测定吸光度。每个处理3个重复。叶黄素的测定采用紫外可见分光光度法^[20]。

采样时间选择于早上8:00左右,取冬小麦旗叶全部展开叶片,每处理重复测定4次。

1.4 叶绿素荧光参数的测量与计算

采用德国WALZ公司的Diving-PAM测量冬小麦的叶绿素荧光,于10:00开始在遮蔽自然光条件下测量快速光曲线,光强依次为0、189、257、375、503、745、1 061、1 533、2 045 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,间隔10 s,每种处理5个重复。从21:00开始对叶片进行30 min的暗适应后测量诱导曲线,光化光强度为375 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。每种处理3个重复,测量顺序为T4、T3、T2、T1、CK。

光系统的最大光量子产量、实际光化学效率、相对电子传递速率、光化学淬灭系数、非光化学淬灭系

数,由仪器输出,按以下公式计算相关参数:

PS II 的最大光量子产额 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, 非胁迫条件下 F_v/F_m 的变化极小,在 0.8~0.85 之间,不受物种和生长条件影响^[21]; PS II 的实际光化学效率 $Yield = (F_m' - F_t)/F_m'^{[21]}$; 非循环电子传递速率 $ETR = Yield \cdot PAR \cdot I_A \times 0.5^{[21]}$; 非光化学淬灭系数 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'^{[22]}$; PS II 处调节性能量耗散的量子产额: $Y(NPQ) = F_t/F_m' - F_t/F_m'^{[23]}$; PS II 处非调节性能量耗散的量子产额: $Y(NO) = F_t/F_m'^{[23]}$ 。

以上各式中 F_o 、 F_m 分别为暗适应后的最小、最大荧光产额, F_t 为光照下的实时荧光产额, F_m' 为光照下的最大荧光产额。

用 $P = P_m \cdot \alpha \cdot PAR / \sqrt{P_m^2 + \alpha \cdot PAR}$ 对 ETR 进行拟合,式中 P_m 为无光抑制时的最大光合速率, 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^[24]。

1.5 气体交换参数的测定与计算

于 10:00 开始采用英国 ADC 公司的 LC pro+ 光合仪原位测定冬小麦旗叶的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)。仪器设置条件如下:叶室温度为 $(25 \pm 1.3)^\circ C$, CO_2 浓度为 $400 \mu L \cdot L^{-1}$, 空气相对湿度为 $65\% \pm 5\%$ 。叶片在夜室中适应 10 min 后纪录数据 3 次,每种处理水平测定 5 次,测量顺序与叶绿素荧光相同。

1.6 曲线拟合与数据处理

曲线拟合采用最小二乘法,用 Origin8.0 进行,差异分析用 SPSS16.0 进行, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著。

2 结果与分析

2.1 太阳辐射减少对冬小麦灌浆期光合色素含量的影响

辐射减弱处理后冬小麦旗叶叶绿素 a、叶绿素 b 和叶黄素含量都呈增加的趋势,增加幅度随辐射减弱强度的增强而加大。如图 1 所示,叶绿素 b 上升幅度最大, T1、T2、T3、T4 分别比 CK 上升 90.2%、83.1%、50.8%、31.8%。同时,辐射减弱处理使得冬小麦叶绿素 a/b 比值降低,降低幅度也随遮阴强度的增加而加大。CK 与 4 种减弱处理均达到显著水平 ($P < 0.05$),但各减弱处理间叶绿素 a/b 的减弱程度却不相同,其中 T1 与 T2 间表现差异不显著, T3 与 T4 间差异不显著 ($P > 0.05$),但 T1、T2 与 T3、T4 间差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 太阳辐射减少对冬小麦灌浆期快速光曲线(RLC, 自然光下测量)中相关参数的影响

随着太阳辐射减弱程度的增加,自然光照下 PS 的实际光化学效率($Yield$)呈增加趋势(图 2a),其中 T4 较 CK 升高 5%~18%,差异显著 ($P < 0.05$),灌浆后期降幅最大,灌浆前期降幅最小,灌浆各期太阳辐射减弱处理均显著高于 CK。可见,太阳辐射减弱处理显著升高了自然光照下冬小麦 PS 反应中心电荷分离的实际效率。

随着太阳辐射减弱程度的增加,无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率(P_m)逐渐降低(图 2b)。T1 较 CK 升高 6%~19%,但偏差较大,差异不显著; T2 与 T1 趋势一致,而 T3、T4 相比较 CK 则分别降低 24%~28%、32%~45%,差异极显著 ($P < 0.01$)。较大程度减弱太阳辐射则会显著降低 PS 将电子传递到 PS I 的最大潜在速率。

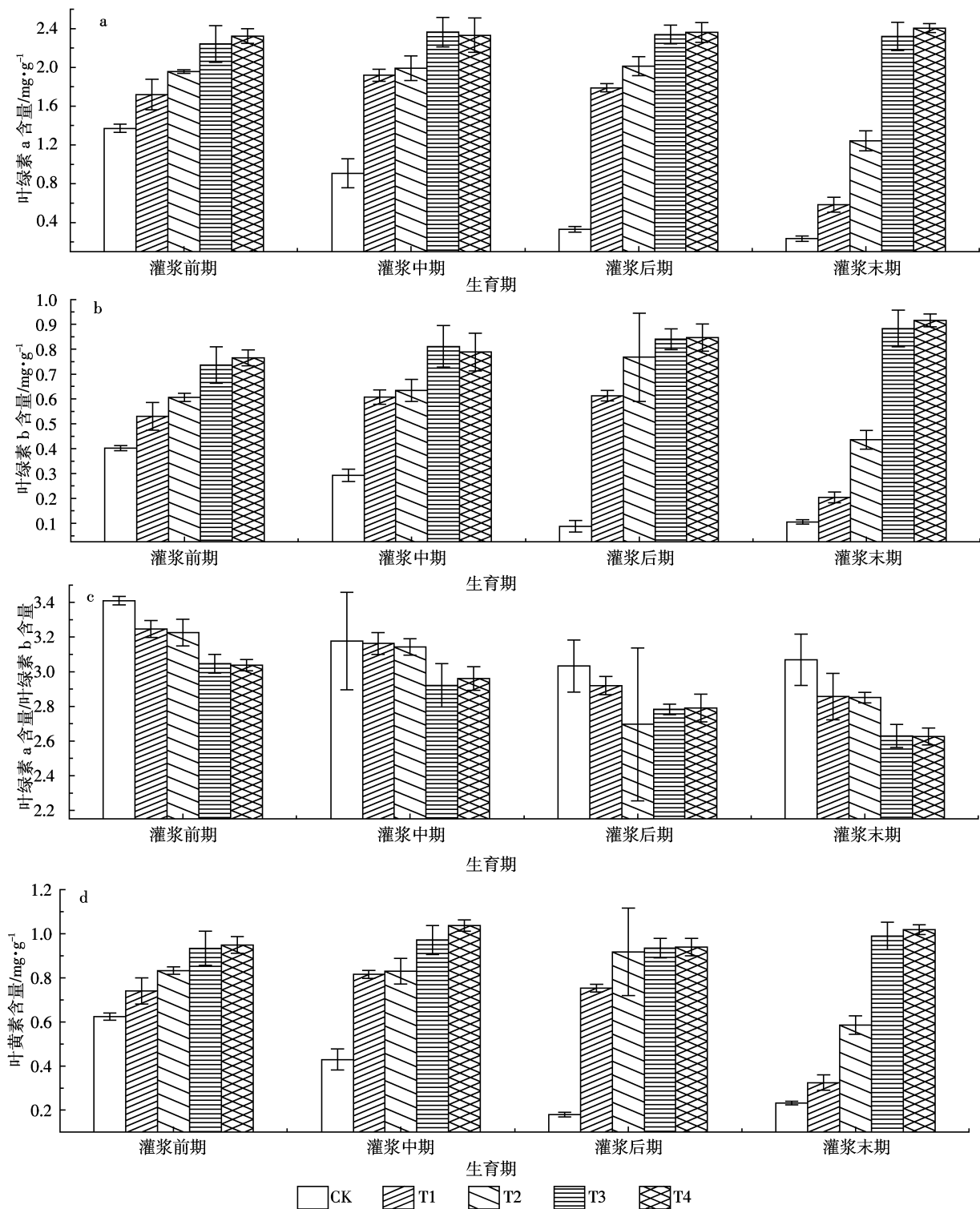
随着太阳辐射强度的减弱,快速光响应曲线的初始斜率(α)呈下降趋势, T1、T2、T3、T4 分别较 CK 下降 39.4%、62.2%、72.9%和 73.6%,其中灌浆末期降幅最大,但偏差较大,各组与 CK 间差异显著(图 2c)。太阳辐射强度减弱,影响到冬小麦捕光色素的原初光能捕获效率,降低其原初光能捕获效率。

灌浆前中期随着太阳辐射强度减弱,半饱和光强(I_k)逐渐下降(图 2d)。T1 较 CK 下降 13%~27%, T1 较 CK 差异不显著; T2 较 CK 下降 15%~32%, T2 较 CK 差异不显著; T3 较 CK 下降 30%~38%, T3 较 CK 差异显著; T4 较 CK 下降 37%~57%, T4 较 CK 差异显著。灌浆后期半饱和光强随着太阳辐射强度的减弱,则表现为 T3 减弱程度较高, T4 的 I_k 明显高于其余几组。太阳辐射减弱处理降低了冬小麦对强光的耐受能力。

2.3 太阳辐射减少对冬小麦灌浆期诱导曲线(IC, 夜间暗适应后测量)达稳态时相关参数的影响

2.3.1 对冬小麦灌浆期光合活性的影响

F_v/F_m 值是最为重要的叶绿素荧光参数,它反应开放的 PS II 反应中心捕获激发能的效率,即原初光化学效率。随着太阳辐射强度的减弱, PS II 的最大光量子产额 F_v/F_m 逐渐上升(图 3a)。T1 较 CK 上升 6%~11%,灌浆后期和灌浆末期升高幅度最大,其相对于 CK 而言,达到极显著水平 ($P < 0.01$); T2 较 CK 上升 8%~12%,灌浆过程 4 个生育期均显著高于 CK ($P < 0.01$),但相对于 T1,差异不显著; T3 较 CK 上升 6%~10%, T4 较 CK 上升 7%~9%。太阳辐射减弱效应显著升高了 PS II 反应中心的最大光量子产量。



图中数据为 $\text{mean} \pm \text{SD}$, $n=10$

图 1 太阳辐射减弱对冬小麦叶绿素 a(a)和叶绿素 b(b)、叶绿素 a/b(c)和叶黄素(d)含量的影响

Figure 1 Effects of reduced solar radiation on the contents of chlorophyll a(a) and chlorophyll b(b), chl a/chl b(c) and lutein content(d) of different grain filling periods of winter-wheat leaves

图 2b 为经过充分暗适应后, 光合作用速率在 $375 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光化光下逐渐上升至稳态时 PS II 反应中心的实际光化学效率($Yield$)。T1 较 CK 下降

4%~11%(灌浆后期降幅最大), 整个灌浆期均显著低于 CK ($P < 0.01$); T2 较 CK 下降 6%~14%, 与 T1 变化一致; T3 与 T4 变化一致, 分别较 CK 下降 20%~34%

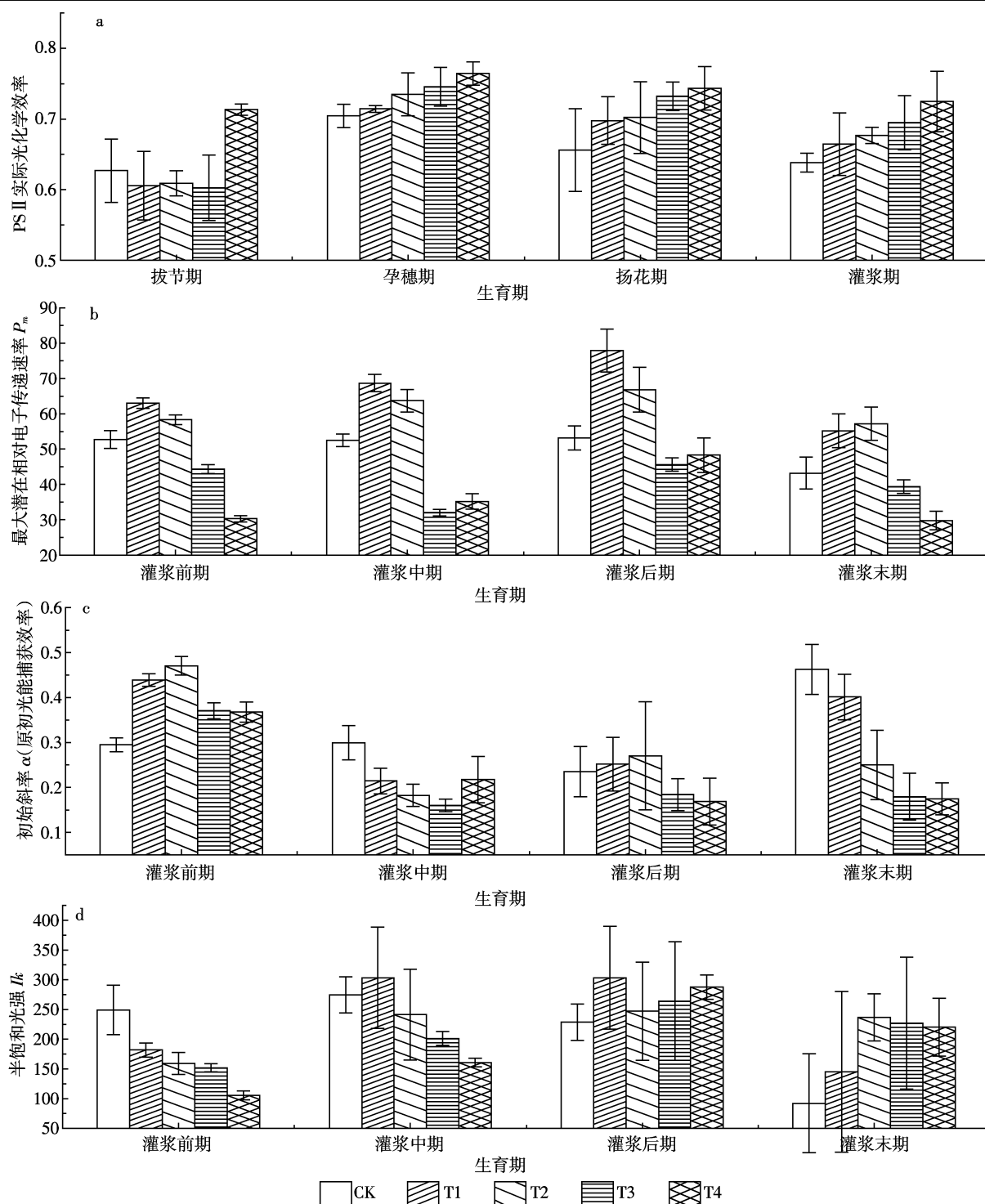
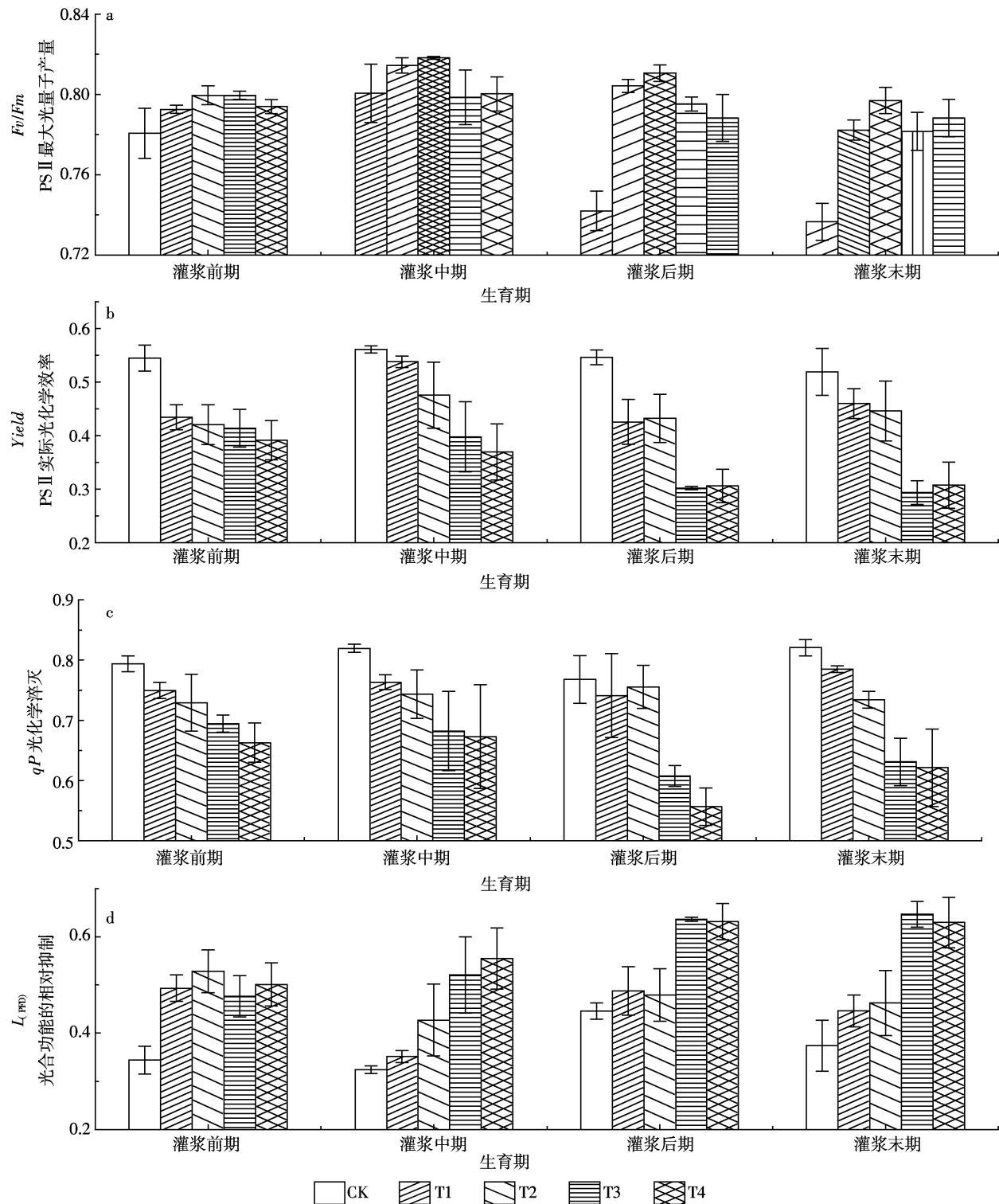


图2 太阳辐射减弱对冬小麦 PS II 最大量子产额(a)和最大电子传递速率(b)、快速光曲线初始斜率(c)和半饱和光强(d)的影响
Figure 2 Effects of reduced solar radiation on potential quantum yield of PS II (F_v/F_m)(a), the potential electron transport rate (P_m , equivalent to $ETR_{\max}$)(b), the initial slope of rapid light curve(α)(c) and P_m/α which is a convenient measure of the PAR-value above which saturation becomes dominant(d) of winter-wheat

和 24%~40%, 与 CK 差异为极显著($P<0.01$), 随着灌浆过程的进行, 与 T1、T2 差异逐渐显著。太阳辐射减弱效应显著降低了光合诱导阶段 PS II 反应中心电荷

分离的实际效率。

随着太阳辐射强度的减弱, 光化学淬灭系数 qP 逐渐降低(图 3c)。T1 较 CK 下降 3%~6%, T2 较 CK



图中数据为 $\text{mean} \pm \text{SD}$, $n = 10$

图3 太阳辐射减弱对冬小麦灌浆各期叶片光合活性参数的影响

Figure 3 Effects of reduced solar radiation on photosynthetic activity of different grain filling periods of winter-wheat leaves

下降 9%~12%, T3 较 CK 下降 16%~24%, T4 较 CK 下降 20%~25%。由此可见, T3, T4 处理使 PS II 受体侧原初醌受体(Q_A)的重新氧化受限, 显著降低了 PS II

反应中心的开放程度。

冬小麦的光合作用相对其最适状态 ($qP=1, F_v'/F_m'=0.83$) 所受到的限制 ($L_{(PFD)}$) 如图 2d 所示。随着太阳辐

射强度的减弱, L_{PD} 逐渐增大。T1 较 CK 上升 8%~19%, 灌浆过程中均显著高于 CK ($P<0.05$), 灌浆初期和灌浆末期增幅最大; T2 较 CK 上升 23%~31%, 灌浆期均显著高于 CK ($P<0.05$), 灌浆初期和灌浆末期增

幅最大; T3 及 T4 变化情况与 T1, T2 一致, 而 T4 比 CK 上升达到 45%~71% 其在整个灌浆过程中均显著高于 CK, 然而与 T1, T2 相比较而言, 其差异随着灌浆的持续进行而逐渐增大, 由灌浆初期差异不显著, 增

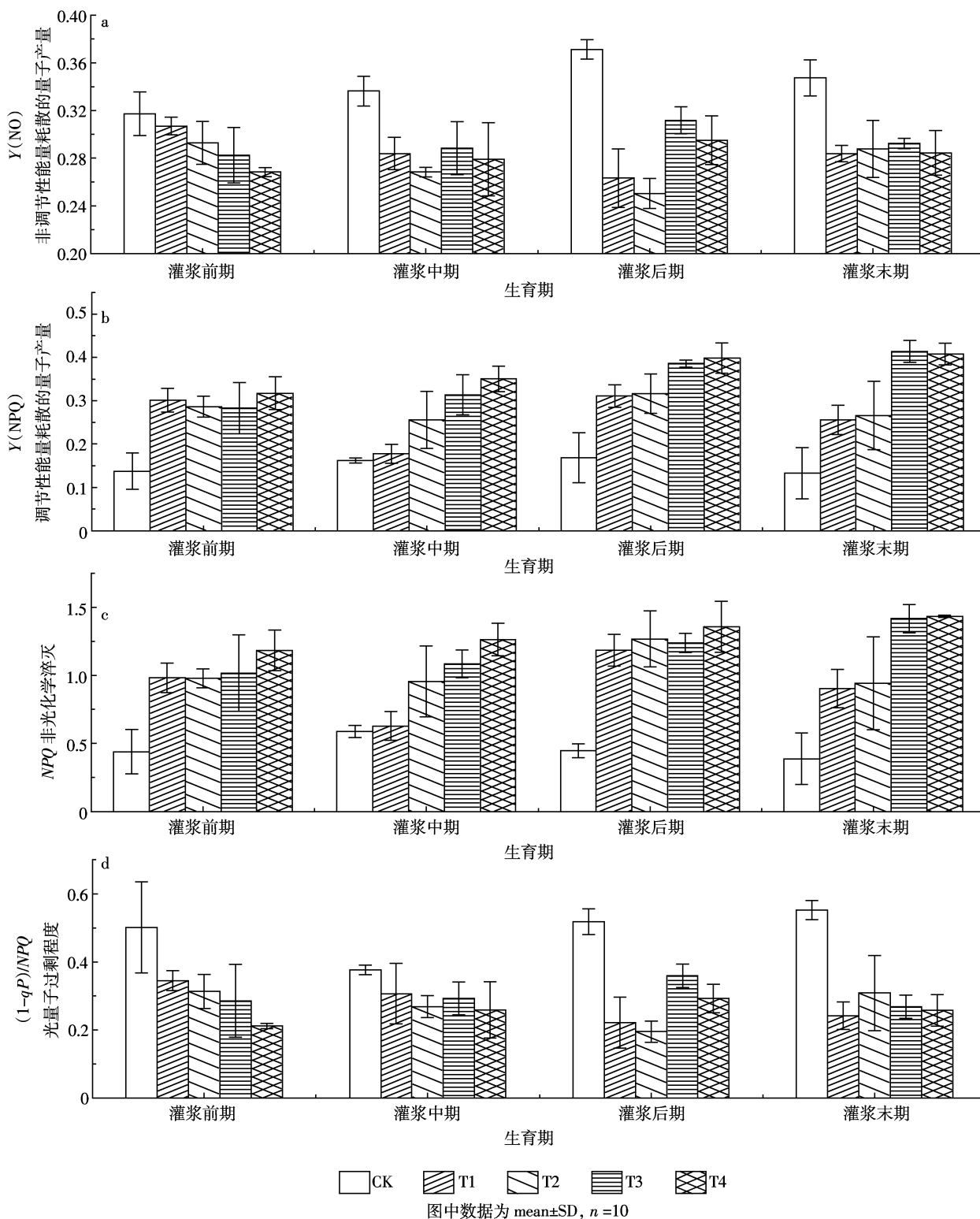


图4 太阳辐射减弱对冬小麦灌浆各期叶片能量耗散机制的影响

Figure 4 Effects of reduced solar radiation on energy dissipation mechanisms of different grain filling periods of winter-wheat leaves

大至灌浆末期差异显著($P<0.05$)。太阳辐射强度的减弱处理,对冬小麦造成了严重的光合作用抑制。

2.3.2 对冬小麦灌浆期能量耗散机制的影响

随着太阳辐射减弱程度的增大,非光化学淬灭系数 NPQ 逐渐升高(图 4c)。T1 较 CK 上升 123%~133%,灌浆过程中均极显著高于 CK($P<0.01$),灌浆初期和灌浆末期增幅最大;T2 较 CK 上升 122%~142%,灌浆期均极显著高于 CK($P<0.01$),灌浆初期和灌浆末期增幅最大;T3 及 T4 变化情况与 T1、T2 一致,分别比 CK 上升 131%~177%、168%~204%,其在整个灌浆过程中均极显著高于 CK,然而与 T1、T2 相比较而言,其差异随着灌浆的持续进行而逐渐增大,由灌浆初期差异不显著增大至灌浆末期差异显著($P<0.05$)。辐射减弱处理没有影响冬小麦的热耗散机制,相反的使冬小麦的热耗散能力显著增强。PS II 处调节性能量耗散的量子产量($Y(NO)$)如图 4b 所示。灌浆初期,各处理与 CK 间差异不大,至灌浆后期和末期,CK 显著高于各处理组,表明辐射减弱各处理并未严重破坏冬小麦的光化学能量转换系统和保护性的调节机制,CK 叶片极可能受到过剩光能伤害。

随着辐射减弱处理程度的增大,PS II 处非调节性能量耗散的量子产量($Y(NPQ)$)呈增加趋势,如图 4b 所示。T1、T2、T3、T4 分别较 CK 上升 59%~84%、87%~100%、93%~128%和 116%~136%,4 个生育期来看,各处理组均显著高于 CK($P<0.05$)。可见,太阳辐射减弱处理显著增强了冬小麦的调节性热耗散。

图 4d 为光量子过剩程度 $(1-qP)/NPQ$ 。辐射减弱各处理(T1、T2、T3、T4)在灌浆整个生育期内均显著低于 CK($P<0.05$),4 个处理均与 CK 差异显著,但各处理间差异不显著。可见,太阳辐射减弱的情况下,显著降低了同一光强下的光量子过剩程度。

2.4 太阳辐射减少对冬小麦灌浆期气体交换的影响

随着太阳辐射强度减弱强度的增加,冬小麦灌浆期内叶片的气体交换参数呈动态变化,如图 5 所示。净光合速率(P_n)在整个灌浆期内均表现为 $CK>T1>T2>T3>T4$,且 T3、T4 均显著低于 CK($P<0.01$)。CK 的气孔导度(G_s)在灌浆前期末期均显著高于各太阳辐射减弱处理各组,灌浆中期虽然高于处理组,但差异不显著。胞间 CO_2 浓度(C_i)在灌浆前、中期均显著低于辐射减弱处理组,但在灌浆结束的末期略低于其他组,差异不显著。蒸腾速率(Tr)在灌浆过程中与其他各组差异不大,可见虽然降低了到达叶片的太阳辐射强度,但却并未影响冬小麦植株内部水分的蒸腾作用

和正常生理活动。

3 讨论

3.1 模拟太阳辐射减弱下冬小麦灌浆期光合色素的影响

叶绿素在植株体内负责光能的吸收、传递和转化,类胡萝卜素则行使光能捕获和光破坏防御两大功能。它们在光合作用中起着非常重要的作用,是植物进行光合作用的主要色素。叶绿素的高低直接影响光合作用的强弱^[25]。植物主要通过调整光反应中心和捕光天线色素蛋白复合体的比例以及两个光系统的比值来调整色素含量和构成,以适应不同的光照条件^[26]。本试验中太阳辐射减弱处理下冬小麦叶片的叶绿素 a、b 及 a+b 含量升高,对叶绿素 b 的影响大于叶绿素 a,致使叶绿素 a/b 比值变小,以适应弱光环境,光照强度越低对其影响越显著。且叶绿素含量增加越多,叶绿素 a/b 比值就越小,光合速率降低的幅度越大。表现出叶绿素 a 与叶绿素 b 含量的协调性,反应了叶片光合器官的自我调节机制^[17]。同时,由于光合有效辐射(PAR)较小,光反应过程中需要更多的天线色素(Chlb)以捕捉光能,而不是太多与热耗散相关的色素成分^[27]。与本试验结论一致,太阳辐射强度减弱增加了冬小麦捕光色素的含量,同时增加了冬小麦叶黄素含量。

3.2 模拟太阳辐射减弱下冬小麦灌浆期叶片光合活性的影响

光合作用是植物生理的核心功能,其运转状况可用来表征植物的健康状况与活力^[18],叶绿素荧光是研究植物光合作用的快速、无损探针^[28]。高等植物的光合电子传递需要两个色素系统(PS II 和 PSI)以串联方式协同动作,还需要类囊体膜中各种电子递体(QA、QB、PQ 等)参与^[29],而两个光系统的这种分离,可能使进行卡尔文循环的 PSI 及进行暗反应的 PS II 反应中心更易受到电子递体活性大小的影响^[30]。 P_m 表征无光抑制时光合机构的最大光合能力,与 PS II 的电荷分离效率、电子递体的活性及 CO_2 同化密切相关。由图 2b 可知,太阳辐射强度减弱处理显著降低了冬小麦的最大光合能力(P_m)。前人研究发现,遮阴条件影响植物的两种光系统和光合酶的活性变化^[29]。本试验中太阳辐射减弱下 P_m 降低,极可能与光合电子递体及酶活性减小导致 CO_2 同化受限及气孔导度下降等因素有关。电子递体活性的降低,导致电子活性子不能将 PS II 反应中心能量快速传递到质体醌,表现

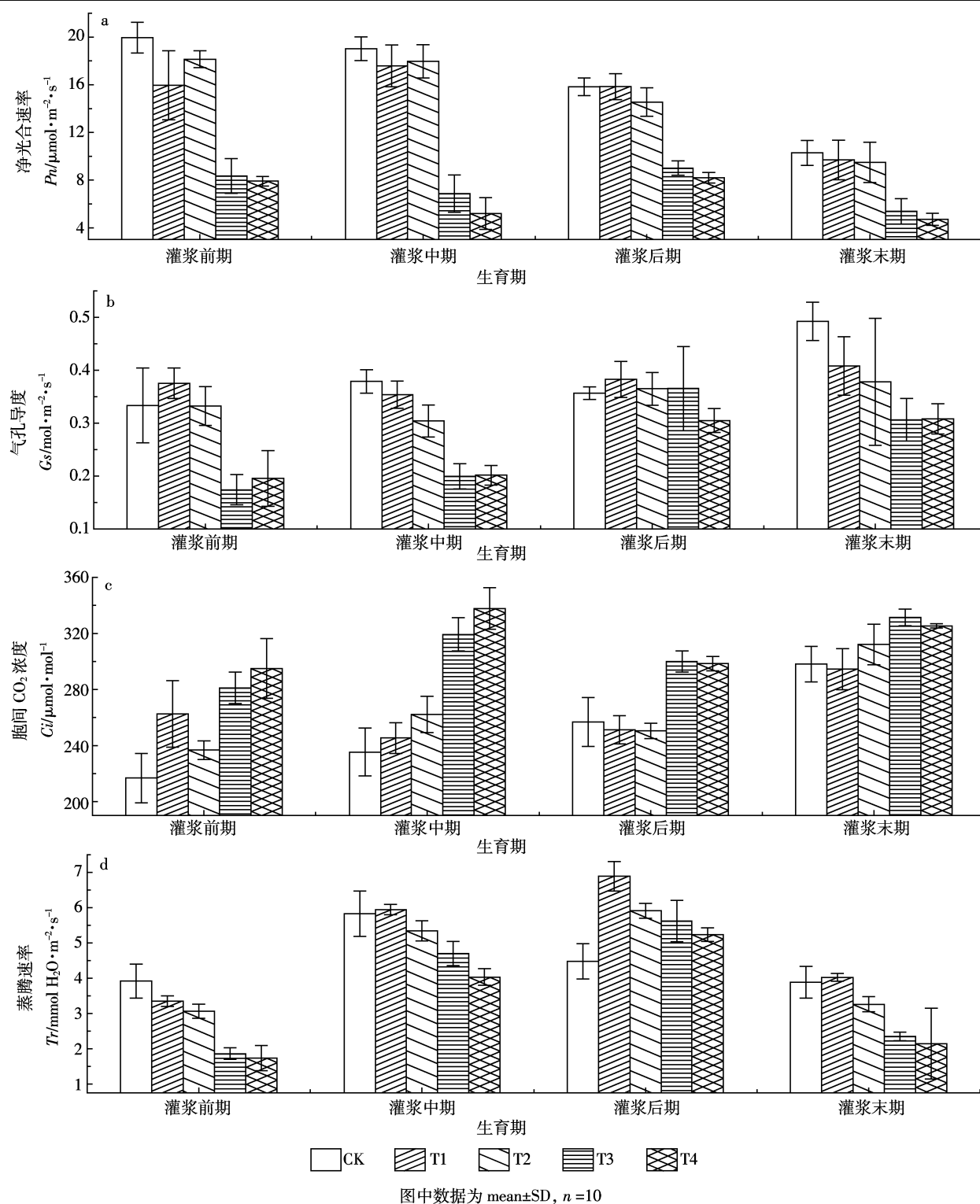


图5 太阳辐射减弱对冬小麦光合作用气体交换的影响

Figure 5 Effects of reduced solar radiation on gas exchange of photosynthetic activity of different grain filling periods of winter-wheat leaves

为在较低太阳辐射强度下($<200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)光能更多地被有活性的PS II反应中心吸收,故太阳辐射减弱处理下各组PS II的实际光化学效率($Yield$)均显著高于自然光照组。

太阳辐射强度减少条件下生长的冬小麦 CO_2 同化能力相对较弱,造成ATP和NADPH的需求减少,PS II原初光化学反应通过下调电子传递效率来做相应的匹配,在试验中表现为光化学猝灭系数 qP 的下

降。同时冬小麦叶片的非光化学猝灭系数 NPQ 的变化显示,在光化光($375 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)诱导的后期,太阳辐射强度减少条件下生长的叶片 NPQ 却仍保持相对高的水平,其热耗散能力高于自然光照下的叶片。 NPQ 的大小一定程度上反映了植株的热耗散能力,同时也反映了光能分配比例情况^[28],即经过长期辐射强度减少处理下的冬小麦已经适应了较低光照强度的生存条件,其更善于将过剩光能分配至热耗散体系,防止机体受到过剩光能的伤害。

3.3 模拟太阳辐射减弱下冬小麦灌浆期 PS II 光能分配的影响

植物可通过跨类囊体膜的质子梯度(ΔpH)、叶黄素循环、PS II 反应中心的可逆失活、围绕 PS II 的循环电子传递等多种方式将过剩光能耗散出去以保护 PS II 反应中心免遭光伤害^[30,32]。降低太阳辐射强度,可降低电子递体(PQ)的活性来限制跨类囊体膜质子梯度(ΔpH)的形成, ΔpH 降低不利于 ATP 合成,可能使 ATP 与 NADPH 的比例失去平衡,导致光合磷酸化循环加强(其代价是量子效率 $Yield$ 降低),从而促进光能向热耗散途径分配^[30]。本文结果表现为,经过太阳辐射减弱处理之后的冬小麦量子效率 $Yield$ 降低,光能更多的想热耗散途径分配,即 NPQ 显著增加。另外, ΔpH 不仅是对过剩光能响应最快的热耗散机制,还是其他热耗散机制(如冬小麦主要的热耗散途径——叶黄素循环)运转的前提^[33]。

用叶绿素荧光来评估 PS II 吸收光能去向的关键是准确测定吸光系数和非光化学猝灭部分的分配^[34]。 $Y(NPQ)$ 为通过光保护途径以热的形式耗散掉的光能所占的比例,是光保护的重要指标,反映 PS II 处理过剩光能的能力,是 NPQ 保护机制的组成部分。 $Y(NO)$ 表示因 PS II 反应中心关闭引起的以热和荧光的形式耗散掉的过剩光能所占的比例。饱和光强下较高的 $Y(NO)$ 和较低的 $Y(NPQ)$ 意味着光保护能力下降,是冬小麦受到光伤害的有效指示^[35]。本试验中, T_1 、 T_2 、 T_3 、 T_4 较自然光下生长的 CK 而言, $Y(NO)$ 较低,而 $Y(NPQ)$ 较高,即太阳辐射不同程度减弱处理下,冬小麦 PS II 反应中心的光保护机制仍在高效运行,且经过太阳辐射减弱处理使冬小麦光保护能力上升,这是其对于低光照强度的适应性生长的结果。

4 结论

(1)太阳辐射减弱处理下提高冬小麦捕光色素含

量,同时提高叶黄素的含量。

(2)太阳辐射减弱处理显著降低了冬小麦 PS II 反应中心的最大量子效率、吸收与利用光能的能力以及最大光合能力,增加了 PS II 吸收的光能向热耗散途径分配的比例。

(3)降低太阳辐射强度,可降低电子递体(PQ)的活性,表现为冬小麦量子效率 $Yield$ 降低;降低 PS II 原初光化学反应电子传递效率来做相应的匹配,即光化学猝灭系数 qP 的下降,光能更多的向热耗散途径分配。

(4)适度减弱太阳辐射可提高冬小麦对极端强光的耐受能力,增强冬小麦的光保护能力,减弱光抑制,使光合机构受到免于受到强光的伤害。

参考文献:

- [1] Stanhill G, Cohen S. Global dimming: A review of the evidence for a widespread and significant reduction in global radiation with discussion of its probable causes and possible agricultural consequences[J]. *Agric Forest Meteorol*, 2001, 107: 255–278.
- [2] Forster P, et al. Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing[M]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom/ New York, USA, 2007.
- [3] Li H, et al. Effects of shading on morphology, physiology and grain yield of winter wheat[J]. *European Journal of Agronomy*, 2010, 33(4): 267–275.
- [4] Chen H Z, Shi G Y, Zhang X Y, et al. Analysis of 40 years of solar radiation data from China, 1961–2000[J]. *Geophys Res Lett*, 2005, 2: 4.
- [5] Qian Y, Wang W, Leung L R, et al. Variability of solar radiation under cloud-free skies in China: The role of aerosols[J]. *Geophys Res Lett*, 2007, 34: 5.
- [6] 施晓晖, 徐祥德, 谢立安. 暖季中国东部气溶胶“影响显著区”的气候变化特征[J]. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2008, 38(4): 519–528.
SHI Xiao-hui, XU Xiang-de, XIE Li-an. "significant influence on aerosol" characteristics of climate of east China region change in the warm season[J]. *Chinese Science D Series Geoscience*, 2008, 38(4): 519–528.
- [7] Bierhuizen J F, Slatyer R O. Effect of atmospheric concentration of water vapor and CO_2 in determining transpiration of cotton leaves[J]. *Agric Meteorol*, 1965, 2: 259–270.
- [8] 王绍辉, 郝翠玲, 张振贤. 植物遮荫效应的研究与进展[J]. 山东农业大学学报, 1998, 3(1): 130–134.
WANG Shao-hui, HAO Cui-ling, ZHANG Zhen-xian. Plant research and development of shading effects[J]. *Journal of Shandong Agricultural University*, 1998, 3(1): 130–134.
- [9] 邹奇. 作物抗旱生理生态研究[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 1994: 155–242.
ZOU Qi. Research of crop physiology and ecology of drought[M]. Jinan: Shandong Science and Technology Press, 1994: 155–242.
- [10] Zhang M N, Jiang L. The preliminary study on ecological characters of

- photosynthesis in rice[J]. *Journal of Anhui University Natural Science Edition*, 1996, 20(1):88-94.
- [11] 伍恩华, 李燕华, 王敏英. 青皮苗木在不同光照处理下的光合作用日变化特征[J]. 海南师范大学学报(自然科学版), 2009, 22(2): 185-203.
- WU En-hua, LI Yan-Hua, WANG Min-ying. Peel seedlings under different light conditions in the diurnal variation of photosynthesis[J]. *Journal of Hainan Normal University(Natural Science)*, 2009, 22(2): 185-203.
- [12] 丁小涛, 金海军, 张红梅. 遮荫处理对温室四种蔬菜生长及光合作用日变化的影响[J]. 浙江农业学报, 2010, 22(1):51-56.
- DING Xiao-tao, JIN Hai-jun, ZHANG Hong-mei. Effect of shading on growth and photosynthesis diurnal changes of four greenhouse vegetables[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Science*, 2010, 22(1):51-56.
- [13] Fay P A, Knapp A K. Photosynthetic and stomatal responses of *A venasativa* to a variable light environment[J]. *Am J Bot*, 1993, 80: 1369-1373.
- [14] Knapp A K, Smith W K. Contrasting stomatal responses to variable sunlight in two subalpine herbs[J]. *Am J Bot*, 1990a, 77:226-231.
- [15] Knapp A K, Smith W K. Gas exchange response to variable sunlight in two sonoran desert herbs: comparison with subalpine species[J]. *Bot Gaz*, 1991, 152:269-274.
- [16] PearcyRW. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1990, 41:421-453.
- [17] 郭翠花, 高志强, 等. 花后遮阴对小麦旗叶光合特性及籽粒产量和品质的影响[J]. 作物学报, 2010(4):673-679.
- GUO Cui-hua, GAO Zhi-qiang, et al. Effects on the shade of wheat flag leaf photosynthesis and grain yield and quality after flowering[J]. *Journal of Crops*, 2010(4):673-679.
- [18] 郭峰, 田纪春, 等. 遮阴后不同小麦品种(系)旗叶光系统II(PS II)对强光的响应[J]. 山东农业科学, 2008(8):40-43.
- GUO Feng, Tian Ji-chun, et al. Response of shading at different wheat varieties (lines) of flag leaf photosystem II (PS II) on the light[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2008(8):40-43.
- [19] Calatayud A, Iglesias D J, Talon M, et al. Effects of long-term ozone exposure on citrus: Chlorophyll a fluorescence and gas exchange[J]. *Photosynthe*, 2006, 44(4):548-554.
- [20] 李合生. 叶绿素含量的测定, 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- LI He-sheng. Determination of chlorophyll content: Plant physiological and biochemical principles and techniques[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [21] 夏树林, 季本华, 马秉鹏, 等. 从万寿菊花中提取叶黄素的工艺研究[J]. 安徽农业科学, 2006, 34(19):5029-5030.
- XIA Shu-lin, JI Ben-hua, MA Bing-peng, et al. Technology of Lutein extracted from marigold flowers[J]. *Anhui Agricultural Sciences*, 2006, 34(19):5029-5030.
- [22] Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation(PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview[M]// Papageorgiou G C, Govindjee. Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. Dordrecht: Springer, 2004:279-319.23.
- [23] Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis* [J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25:173-186.
- [24] Genty B, Harbinson J, Cailly A L, et al. Fate of excitation at PS II in leaves: The non-photochemical side[C]//The Third BBSRC Robert Hill Symposium on Photosynthesis, 1996, University of Sheffield, Department of Molecular Biology and Biotechnology, Western Bank, Sheffield, UK.
- [25] Smith E L. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1936, 22:504-511.26.
- [26] 袁杰, 王登伟, 黄春燕, 等. 基于高光谱数据的棉花叶绿素密度定量提取研究[J]. 干旱地区农业研究, 2007, 25(3):89-93.
- YUAN Jie, WANG Deng-wei, HUANG Chun-yan, et al. Research of hyperspectral data based on the density of cotton quantitative extraction of chlorophyll[J]. *Agricultural Research in Arid*, 2007, 25(3):89-93.
- [27] 孙小玲, 许岳飞, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报, 2010(8):989-999.
- SUN Xiao-ling, XU Yue-fei, et al. Response of leaf photosynthetic pigment composition of the shade[J]. *Plant Ecology*, 2010(8):989-999.
- [28] Grunhage L, Jager H J. From critical levels to critical loads for ozone: A discussion of a new experimental and modelling approach for establishing flux-response relationships for agricultural crops and native plant species[J]. *Environ Pollut*, 2003, 235(1):99-110.
- [29] 周忆堂, 马红群, 等. 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[J]. 中国农业科学, 2008, 11:3589-3595.
- ZHOU Yi-tang, MA Hong-qun, et al. Characteristics of roseus under different light conditions of photosynthesis and chlorophyll fluorescence kinetics[J]. *Agricultural Sciences in China*, 2008, 11:3589-3595.
- [30] 尹丽. 遮阴度对黄连生理生化特性的影响研究[D]. 重庆: 西南农业大学, 2005.
- YIN Li. Study of Characteristics on coptis reasonable degree Biochemical of shading[D]. Chongqing: Southwest Agricultural University, 2005.
- [31] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002, 57-61.
- XU Da-quan. photosynthetic efficiency[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 2002, 57-61.
- [32] Kuang T Y. Mechanism and regulation of primary energy conversion process in photosynthesis[M]. Nanjing: Jiangsu Scientific & Technical Publishers, 2003:3-43.
- [33] Kuang T Y, Lu C M, Li L B. Photosynthetic efficiency of crops and its regulations[M]. Jinan: Shandong Scientific & Technical Publishers, 2004:90-115.
- [34] Kramer D M, Johnson G, Kiirats O, et al. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 79:209-218.
- [35] Hendrickson L, Furbank R T, Chow W S. A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence[J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 82:73-81.