

# 地表臭氧胁迫对北方冬小麦光合及生理特征的影响

郑有飞<sup>1,2</sup>, 张金恩<sup>2</sup>, 吴荣军<sup>2</sup>, 赵 泽<sup>2</sup>, 胡程达<sup>2</sup>

(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:**为进一步探明北方地区地表臭氧( $O_3$ )浓度增加对冬小麦光合日变化、光响应能力和气体交换的影响,通过开顶式气室(OTC),利用 LI-6400 便携式光合仪,开展了 4 种  $O_3$  熏气水平下光合作用的原位测定(碳滤空气,CF;自然空气,NF;100  $nL \cdot L^{-1}$ ,CF100;150  $nL \cdot L^{-1}$ ,CF150)。结果表明,在拔节初期,4 个处理组间的净光合速率  $P_n$ 、气孔限制值  $L_s$  及胞间  $CO_2$  浓度  $C_i$  均无显著差异。在抽穗期,CF100、CF150 处理的  $P_n$  较 CF 降低了 37.0%~41.8%,气孔导度 Cond 下降了 35.7%~38.9%, $C_i$  上升了 6.7%~10.5%。在灌浆期,CF100 的最大光合速率  $P_m$ 、半饱和光强  $I_k$  较 CF 降低了 23.5%~46.7%,暗呼吸速率  $R_d$  增加了 8.6%;CF150 的  $P_m$ 、表观量子产额 AQY 和  $I_k$  较 CF 下降了 10.4%~26.1%,光补偿点 LCP 和  $R_d$  增加了 51.2%~88.0%。随着  $O_3$  浓度和熏蒸时间的增加,冬小麦叶片的叶绿素 Chl 和类胡萝卜素 Car 含量显著降低,而可溶性糖和丙二醛 MDA 含量明显增加,且均在灌浆期差异最显著。以上结果表明, $O_3$  对冬小麦光合作用的抑制作用具有明显的时间累积效应,且随熏气时间的延长,叶片光合作用的限制条件由气孔因素主导向非气孔因素主导转变;同时, $O_3$  胁迫使植株对强光的耐受性及对强、弱光的利用效率均下降。

**关键词:**光合日变化;光响应参数;气体交换参数

中图分类号:Q945.78 文献标志码:A 文章编号:1672-2043(2010)08-1429-08

## Effects of Ozone Stress on Photosynthesis and Physiological Characteristics of Winter Wheat in Northern China

ZHENG You-fei<sup>1,2</sup>, ZHANG Jin-en<sup>2</sup>, WU Rong-jun<sup>2</sup>, ZHAO Ze<sup>2</sup>, HU Cheng-da<sup>2</sup>

(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, China)

**Abstract:** Experiments designed to investigate the effects of ozone( $O_3$ ) stress on photosynthesis, gas exchange and physiological characteristics of winter wheat(*Triticum aestivum* L.Feng kang 13) were conducted in open-top chambers. The crops were exposed to charcoal-filtered air(CF), non-filtered air(NF) and filtered air plus extra ozone(CF100 or CF150, 100 or 150  $nL \cdot L^{-1}$   $O_3$ ), for 8 hours per day, totally 67 days in 2009. Results demonstrated that in jointing stage, the net photosynthetic rate( $P_n$ ), stomatal limitation( $L_s$ ) and intercellular  $CO_2$  concentration( $C_i$ ) of winter wheat leaves were not significant difference among the 4 treatments, but in heading stage, treatments with CF100 and CF150 caused 37.0%~41.8% reductions in  $P_n$ , 35.7%~38.9% in stomatal conductance(Cond), while 6.7%~10.5% increment for  $C_i$ , as compared to CF treatment. By filling stage, the maximum photosynthetic rate( $P_m$ ) and half-saturation light intensity( $I_k$ ) of CF100 reduced 23.5%~46.7% comparison with CF, while dark respiratory rate( $R_d$ ) increased 8.6%; When CF150 treatment was applied, the  $P_m$ , apparent quantum yield(AQY) and  $I_k$  decreased 10.4%~26.1%, light compensation point(LCP) and  $R_d$  increased 51.2%~88.0%. With increasing of concentration or time of  $O_3$  treatment, Chlorophyll and Carotenoids contents in winter wheat leaves were significantly decreased, while the soluble sugar and malondialdehyde(MDA) contents were obviously increased, which was mainly observed in filling stage and significant difference with CF treatment. We concluded that; the  $O_3$  stress had obvious impact on photosynthesis and physiological characteristics of winter wheat, and with the increase of time of  $O_3$  treatment, the time cumulative effect became stronger; at earlier growth stage, the photosynthesis capability was mainly restrained by stomatal factors, but at later growth stage, the non-stomatal limitation was more significant; the  $O_3$  stress also weak the endurance of plants to strong light, which result in declining of light used efficiency in leaves.

**Keywords:** Diurnal variation of photosynthesis; light response parameters; gas exchange parameters

收稿日期:2010-01-27

基金项目:国家自然科学基金项目(40775072);江苏省高校自然科学研究重大项目(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项目(AMF200904)

作者简介:郑有飞(1959—),男,江苏无锡人,教授,博士生导师。主要从事农业气象与气候变化方面的研究。E-mail:zhengyf@nuist.edu.cn

近地面臭氧( $O_3$ )是一种对陆地植被有很强毒害作用的气态污染物<sup>[1]</sup>。近几十年来,对流层  $O_3$  浓度以每年 0.5%~2.5% 的速率增长<sup>[2]</sup>。我国华北地区对流层  $O_3$  浓度日均值和极值逐年增加,且极值出现时间逐年提前<sup>[3]</sup>,如北京市和香河县的  $O_3$  浓度极值分别达到  $248 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  和  $149 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ <sup>[4-5]</sup>,地面  $O_3$  污染日趋严重。此外,由于长距离的输送,地面  $O_3$  浓度的最大值并不在城区而在农村及作物种植区<sup>[6-7]</sup>,对农业产生了更为严重的影响和伤害。

国内外研究表明, $O_3$  胁迫可抑制作物的生长发育,改变碳代谢库<sup>[8-9]</sup>,使植物叶片光合色素含量下降<sup>[10]</sup>,叶绿素组成和结构改变,丙二醛含量上升<sup>[11-12]</sup>。同时  $O_3$  也使作物气孔导度和蒸腾速率等气体交换参数下降<sup>[13-15]</sup>,最大光合速率等光响应参数降低<sup>[16]</sup>,从而显著降低净光合速率,导致产量下降<sup>[17-19]</sup>。目前,我国关于  $O_3$  胁迫对作物光合作用影响的研究,更多的集中在长三角地区,而华北地区光照充沛强烈、降水量较少、空气湿度低,气候特征显著不同于长三角地区,其已有研究也集中于生长和产量方面,在光合作用及其气体交换方面,限于当时的仪器条件,研究的系统性和深度尚有欠缺,尚需从光合作用层面进一步探讨冬小麦的  $O_3$  胁迫效应,为今后华北、华东等地区不同气候条件下作物  $O_3$  胁迫效应评估提供第一手实验数据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与设计

试验场地设于中国气象科学研究院固城生态与农业气象试验站 ( $39^{\circ}08'N$ ,  $115^{\circ}40'E$ ), 年平均气温  $12.2^{\circ}C$ , 降水量  $475.4 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$ , 日照时数  $2\,264 \text{ h} \cdot \text{a}^{-1}$ , 土壤类型为砂壤土, 全氮  $0.98 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 全磷  $1.02 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 全钾  $17.26 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , pH 值 8.19, 田间持水量平均为 23.4%。冬小麦品种为“丰抗 13 号”, 2008 年 10 月 17 日播种, 播种量  $285 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。2009 年 3 月 17 日开始熏气, 每天 8 h (9:00—17:00), 雨天不熏气, 6 月 2 日终止, 共熏气 67 d, 6 月 4—8 日收获。田间管理与大田一致, 每个气室施用底肥磷酸二铵 600 g (成分: 18%N、46%P, 总养分  $\geq 64\%$ ), 拔节期追肥 650 g; 出苗水 (2008 年 10 月 26 日) 每气室灌  $1.5 \text{ m}^3$ , 拔节水 (2009 年 4 月 5 日) 每气室  $1.0 \text{ m}^3$ 。

试验在 4 个完全相同的开顶式气室 (OTC) 内进行, 设置 4 组处理: CF (碳滤空气, 对照组,  $O_3$  浓度约为  $4\sim 28 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ )、NF (自然空气,  $O_3$  浓度约为  $7\sim 78 \text{ nL} \cdot$

$\text{L}^{-1}$ )、CF100 (碳滤空气与  $O_3$  混合, 调控  $O_3$  浓度约为  $96\sim 108 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 和 CF150 (调控  $O_3$  浓度约为  $145\sim 160 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$ )。 $O_3$  浓度设置主要依据: (1) 国外同类研究所认同; (2) 基于中国区域大气本底站瓦里关山、龙凤山和临安的实测结果<sup>[20-22]</sup>; (3) 试验田区域内较长时间的观测结果, 浓度分别为  $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  和  $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  大致为农田本底浓度的 2 倍和 3 倍, 也是一般认同的  $O_3$  对作物伤害阈值的 2~3 倍。

$O_3$  由 CF-YG5 型  $O_3$  发生器产生, 与碳滤空气混合后, 借助轴流式风机经布气系统输入气室。利用流量计对  $O_3$  浓度进行调节, 使用 BF-8810 型紫外吸收式  $O_3$  分析仪连续监测气室内的  $O_3$  浓度。根据冠层上方 10 cm 处多点的监测结果, 每 3 h 对气室内  $O_3$  浓度进行一次调节, 每周调节一次气室  $O_3$  浓度, 使其在设定值上下 10% 内浮动。

OTC 为八棱体台柱, 主体由镀锌钢管框架和高透光玻璃壁室组成。气室高 2.5 m, 各边长 1.5 m, 直径 3.75 m, 面积  $9.62 \text{ m}^2$ ; 顶部锥型台体高 0.5 m, 与柱体呈  $45^{\circ}$  夹角。气室之间间距 3.5 m。布气系统呈正八边形环绕气室底部, 布气管外径 160 mm, 内径 153 mm; 气室中央增加两根直径 75 mm、相距 74~75 cm 的东西向布气管; 布气管上均匀分布水平和  $45^{\circ}$  夹角的两排直径 13 mm 的布气孔, 气孔之间间距 10 cm。

### 1.2 测定指标及方法

#### 1.2.1 光合色素和丙二醛含量测定

叶绿素含量测定采用 Arnon 法, 丙二醛 (MDA) 采用硫代巴比妥酸法, 可溶性糖采用苯酚法<sup>[23]</sup>。按主要生育期取样, 每个气室采集 4~5 株有代表性植株的叶片进行重复测定。

#### 1.2.2 光合作用参数的测定

利用 LI-6400 便携式光合仪测定光合作用参数。在拔节初期 (3 月 27 日) 和灌浆期 (5 月 8 日), 利用内置 LED 红蓝光源在自然  $CO_2$  浓度和温度条件下测定光响应曲线, 采用 Michaelis-Menten 方程<sup>[24]</sup>对曲线进行拟合获得相关的气体交换参数。在拔节初期 (3 月 26 日)、抽穗期 (4 月 26 日) 和灌浆期 (5 月 6 日), 选择晴朗天气, 每处理选取有代表性的 4~5 片叶片并标记, 在自然大气和光照条件下, 每小时测定一次叶片的光合速率, 绘制光合日变化曲线。

#### 1.2.3 数据统计分析

曲线拟合采用最小二乘法, 用 Origin8.0 进行。差异显著性检验采用 One-Way ANOVA, 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

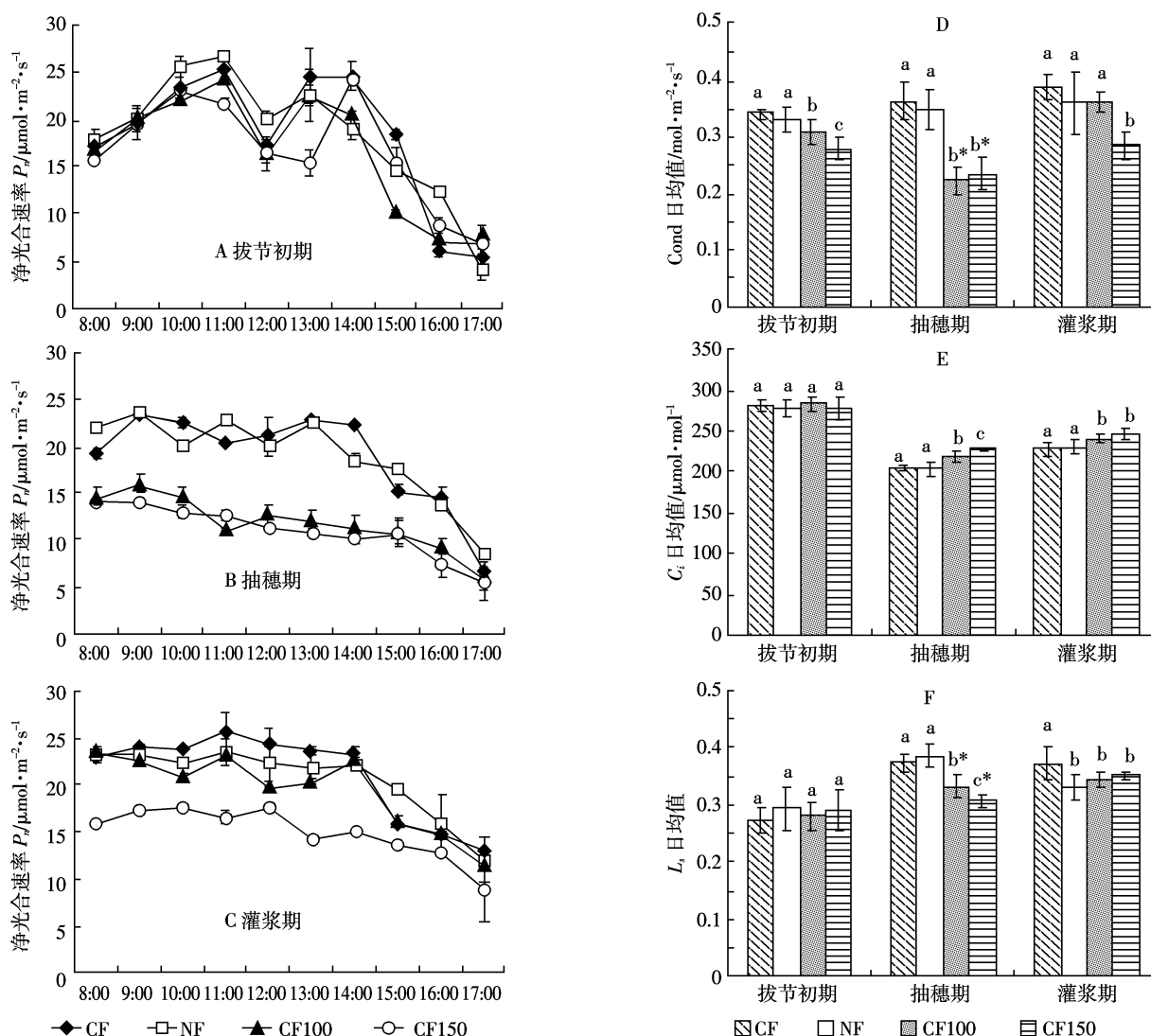
### 2.1 O<sub>3</sub>胁迫下冬小麦的光合日变化

图1给出了拔节初期、抽穗期和灌浆期各处理冬小麦的光合日变化曲线,及对应生育期的气孔导度 $Cond$ 、胞间CO<sub>2</sub>浓度 $C_i$ 和气孔限制值 $L_s$ 的日均值(在8:00—17:00间共10h的平均值,下同)。图1A显示,拔节初期各处理冬小麦的光合日变化曲线均为双峰型,峰值分别出现在11:00和14:00左右,“午睡”现象明显。净光合速率 $P_n$ 日均值 $NF > CF > CF100 > CF150$ ,但4组之间无显著差异( $P > 0.05$ )。CF100和CF150的 $Cond$ 日均值(图1D)较CF显著降低( $P < 0.05$ ),而 $C_i$ (图1E)和 $L_s$ 日均值(图1F)无统计性差

异( $P > 0.05$ )。CF和NF组之间 $Cond$ 、 $C_i$ 和 $L_s$ 日均值差异均不显著( $P > 0.05$ )。值得注意的是,CF150光合速率从上午10:00开始即呈下降趋势,下午14:00后才恢复至较高水平,表明短期O<sub>3</sub>熏气也会加重光抑制。

图1B为抽穗期冬小麦光合日变化曲线,4组处理均发生了明显的光抑制,这与试验所在地湿度低、光照强烈的环境有关。O<sub>3</sub>对冬小麦的光合作用产生了明显的抑制,CF100及CF150的 $P_n$ 日均值较CF分别下降了36.98%和41.79%,同时 $Cond$ 和 $L_s$ 日均值大幅下降( $P < 0.01$ ), $C_i$ 日均值极显著升高( $P < 0.01$ )。抽穗期CF和NF之间 $P_n$ 、 $Cond$ 、 $C_i$ 和 $L_s$ 的日均值差异均不显著( $P > 0.05$ )。

图1C为灌浆期冬小麦光合日变化曲线。CF、NF



注:不同字母表示与CF相比在5%水平上差异显著,带\*表示在1%水平上差异显著(下同)。

图1 拔节初期(A)、抽穗期(B)和灌浆期(C)冬小麦光合速率日变化曲线及 $Cond$ (D)、 $C_i$ (E)和 $L_s$ (F)的日均值

Figure 1 Diurnal variation of photosynthesis and daily means of  $Cond$ ,  $C_i$  and  $L_s$  of winter wheat at shooting stage, heading stage and filling stage

和 CF100 三者之间  $P_n$  和 Cond 日均值无显著差异 ( $P>0.05$ ), 但均极显著高于 CF150 ( $P<0.01$ )。CF100 与 CF150 的  $C_i$  日均值较 CF 大幅升高,  $L_s$  日均值则显著下降 ( $P<0.05$ )。

从图 1 还可以看出, 随  $O_3$  浓度增加和生育进程, 冬小麦光合日变化曲线由早期典型的双峰型向单峰型或中间过渡类型转变,  $O_3$  胁迫时 Cond 下降,  $C_i$  升高,  $L_s$  增大, 光合作用的非气孔限制增强。NF 处理除灌浆期  $L_s$  较 CF 明显下降外, 其余生育期的各项指标均与 CF 无差异 ( $P>0.05$ ), 表明试验所在地大气环境  $O_3$  浓度对冬小麦的光合速率和气体交换基本无影响。

## 2.2 $O_3$ 胁迫下冬小麦的光响应参数

表 1 给出了拔节初期和灌浆期各处理冬小麦的光响应参数及其统计结果。结果显示, 拔节初期, CF100 表观量子产额 AQY 较 CF 显著下降 ( $P<0.05$ ), 光能转化效率受影响, 但最大光合速率  $P_m$ 、半饱和光强  $I_k$ 、光补偿点 LCP 和暗呼吸速率  $R_d$  与 CF 相比均无显著差异 ( $P>0.05$ )。CF150 的 AQY 较 CF 显著下降, LCP 和  $R_d$  则明显升高 ( $P<0.05$ ), 即对弱光的利用能力减小, 暗代谢呼吸增强。NF 的  $P_m$  明显高于 CF, 但其 LCP 和  $R_d$  也明显上升。4 个处理组间的  $I_k$  无显著差异, 表明冬小麦对强光的耐受性并未受到影响。

到灌浆期,  $O_3$  熏气使  $P_m$  显著降低, 与 CF 相比, CF100 和 CF150 的  $P_m$  分别下降了 23.5% 和 26.1%。同时  $I_k$  显著降低,  $R_d$  明显增强, 此外, CF150 的 LCP 大幅升高, 表明长期的  $O_3$  熏气会降低冬小麦对光的生态适应能力, 使其对强光的耐受性和对弱光的利用能力下降, 同时增加暗呼吸代谢。与 CF 相比, NF 处理除 LCP 下降 ( $P<0.05$ ), 即对强光耐受性下降外, 其余各项指标均优于 CF, 如 LCP 和  $R_d$  较低 ( $P<0.01$ ), AQY 则显著升高 ( $P<0.01$ )。

## 2.3 $O_3$ 胁迫下冬小麦的气体交换参数

图 2 所示气体交换参数于冬小麦灌浆期测得。Cond ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 对光合作用、呼吸作用及蒸腾作用都有影响, 图 2A 显示在 PAR 小于  $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, Cond 随 PAR 的增加, 对气孔刺激增强而迅速增大。PAR 大于  $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以后, CF 和 NF 组 Cond 继续增加, 而 CF100 和 CF150 组 Cond 基本保持不变, 说明气孔基本上失去了调节作用。与 CF 相比,  $O_3$  胁迫下 CF100 和 CF150 组 Cond 显著下降 ( $P<0.01$ ), 气孔有关闭趋势。CF 和 NF 之间 Cond 无显著差异 ( $P>0.05$ )。

$C_i$  (图 2B) 在 PAR 为  $0 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  范围内, 随光强的增加迅速变小, 这是光合作用迅速消耗  $\text{CO}_2$  的结果; PAR 大于  $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  后, 光抑制作用增强, 除 CF150 组外,  $C_i$  又表现出上升的趋势。通过不同处理组对比发现,  $O_3$  使  $C_i$  有升高趋势。

$T_r$  (图 2C) 随 PAR 增强而升高。PAR 小于  $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时  $T_r$  增幅最大, 与 Cond 变化相对应。随  $O_3$  浓度升高, 叶片 Cond 下降, 水分由叶片向外排放的阻力增大,  $T_r$  有减小的趋势。

不同处理组 WUE (图 2D) 大小为 NF>CF100>CF>CF150。CF 的 Cond 和  $T_r$  均为最大, 因此水分利用效率较低; CF150 的 WUE 最低则可能是光合能力下降和气孔调节功能丧失引起的。

## 2.4 $O_3$ 胁迫下冬小麦的生理指标

图 3 给出了不同生育期和  $O_3$  浓度水平下, 冬小麦叶片 Chla (图 3A)、Chlb (图 3B)、Chl (图 3C) 和 Car (图 3D) 含量的变化情况, 其变化趋势基本一致。随生育进程, CF、NF 的 Chla、Chlb、Chl 和 Car 含量呈上升趋势, 灌浆期达到最大值, 乳熟期后迅速下降。而 CF100、CF150 的 Chla、Chl 和 Car 含量并没有一开始即下降, 而是在拔节期内迅速升高 ( $P<0.01$ ), 孕穗期

表 1 不同  $O_3$  处理下拔节初期和灌浆期冬小麦叶片的光响应参数

Table 1 Light response parameters of winter wheat leaves with different ozone treatments at shooting/filling stage

|      | 处理    | 最大光合速率 $P_m$ /<br>$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ | 表观量子产额 AQY /<br>$\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ | 半饱和光强 $I_k$ /<br>$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ | 光补偿点 LCP /<br>$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ | 暗呼吸速率 $R_d$ /<br>$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ |
|------|-------|---------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| 拔节初期 | CF    | 35.23±1.36 <sup>a</sup>                                                   | 0.076±0.005 <sup>a</sup>                                 | 468.9±47 <sup>a</sup>                                                    | 22.18±2.3 <sup>a</sup>                                                | 1.59±0.09 <sup>a*</sup>                                                  |
|      | NF    | 38.10±1.75 <sup>b</sup>                                                   | 0.072±0.005 <sup>ab</sup>                                | 530.6±22 <sup>a</sup>                                                    | 34.46±4.7 <sup>b*</sup>                                               | 2.32±0.09 <sup>b</sup>                                                   |
|      | CF100 | 33.01±0.59 <sup>a*</sup>                                                  | 0.066±0.004 <sup>b</sup>                                 | 500.6±25 <sup>a</sup>                                                    | 24.97±1.5 <sup>a</sup>                                                | 1.57±0.03 <sup>a*</sup>                                                  |
|      | CF150 | 33.07±0.74 <sup>a*</sup>                                                  | 0.064±0.005 <sup>b</sup>                                 | 518.9±52 <sup>a</sup>                                                    | 35.79±4.8 <sup>b*</sup>                                               | 2.13±0.12 <sup>c</sup>                                                   |
| 灌浆期  | CF    | 26.40±1.15 <sup>a</sup>                                                   | 0.048±0.05 <sup>a</sup>                                  | 549.3±69 <sup>a</sup>                                                    | 47.01±4.4 <sup>a</sup>                                                | 2.09±0.04 <sup>a</sup>                                                   |
|      | NF    | 28.36±1.55 <sup>a</sup>                                                   | 0.065±0.05 <sup>b*</sup>                                 | 438.6±61 <sup>b</sup>                                                    | 25.93±2.6 <sup>b*</sup>                                               | 1.59±0.03 <sup>b*</sup>                                                  |
|      | CF100 | 20.19±1.29 <sup>b*</sup>                                                  | 0.069±0.03 <sup>b*</sup>                                 | 292.8±7 <sup>c*</sup>                                                    | 37.05±1.3 <sup>c*</sup>                                               | 2.27±0.16 <sup>c*</sup>                                                  |
|      | CF150 | 19.51±0.54 <sup>b*</sup>                                                  | 0.043±0.02 <sup>a</sup>                                  | 457.2±35 <sup>b</sup>                                                    | 88.39±5.8 <sup>d*</sup>                                               | 3.16±0.06 <sup>d*</sup>                                                  |

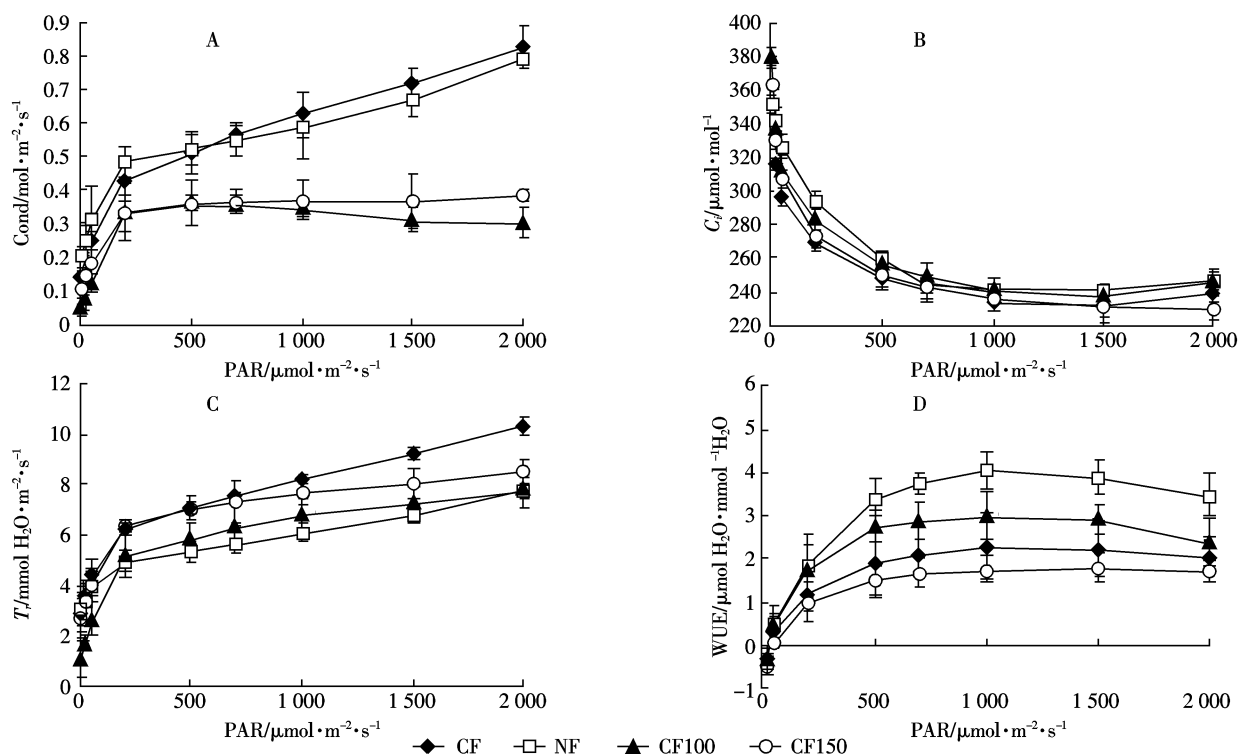
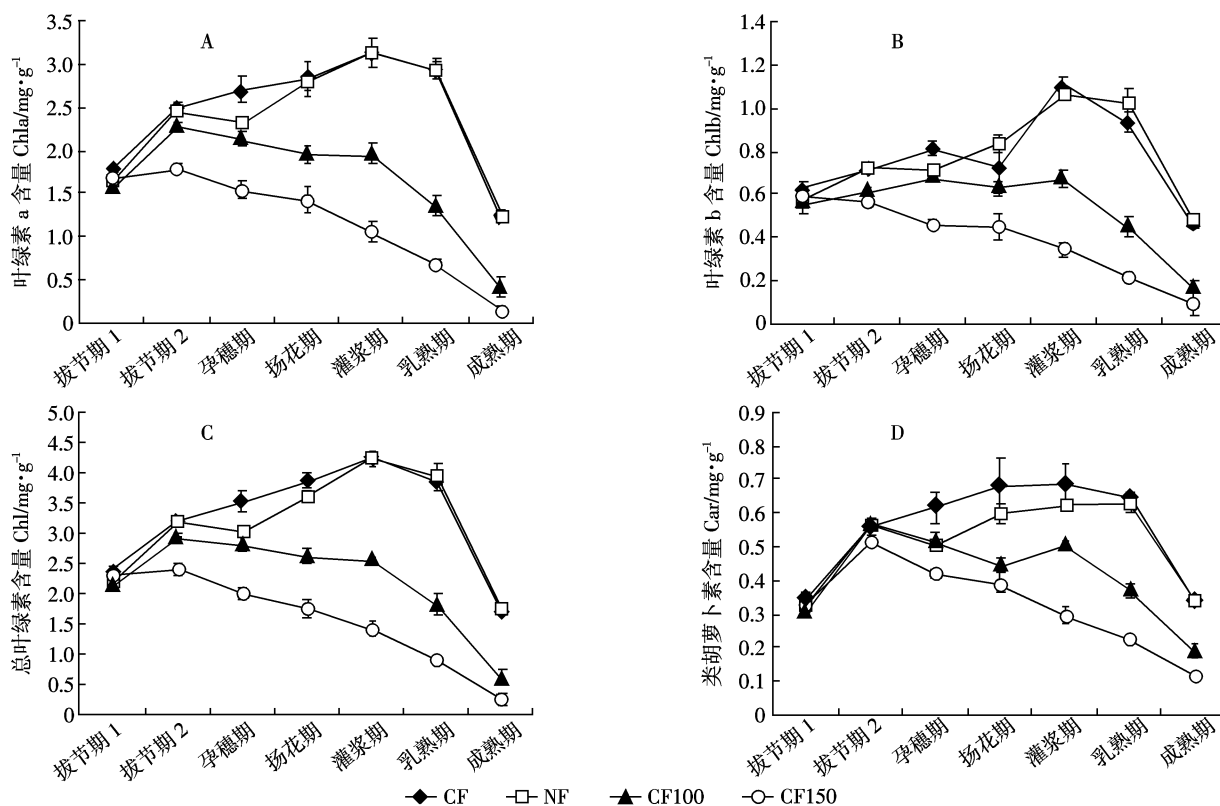


图2 灌浆期冬小麦叶片 Cond(A)、 $C_i$ (B)、 $T_r$ (C)和 WUE(D)对光合有效辐射 PAR 的响应曲线

Figure 2 The responses of Cond,  $C_i$ ,  $T_r$  and WUE to photosynthetic active radiation in filling stage



注:拔节期 1(4月3日),拔节期 2(4月9日),孕穗期(4月20日),扬花期(5月1日),灌浆期(5月17日),乳熟期(5月21日),成熟期(6月3日)(下同)。

图3  $\text{O}_3$  浓度升高对不同生育期冬小麦叶片 Chla(A)、Chlb(B)、Chl(C)和 Car(D)含量的影响

Figure 3 Effects of elevated ozone stress on photosynthetic pigment content of winter wheat at different growth stages

后呈直线下降趋势。 $O_3$ 胁迫使 CF100 和 CF150 的 Chl 和 Car 含量显著降低( $P<0.05$ ),且 Chla 下降的幅度较 Chlb 大,灌浆期 Chl 含量较 CF 分别下降39.5%和 66.6%,Car 含量分别下降了 26.2%和56.5%。与 CF 相比,NF 组除孕穗期 Chla、Chl、Car 及扬花期 Chlb 的含量有明显下降外( $P<0.01$ ),其余生育期两者之间均无显著差异。

图 4 给出了不同生育期和  $O_3$  浓度水平下,冬小麦叶片可溶性糖(图 4A)和 MDA(图 4B)含量变化情况。结果显示,随生育进程,可溶性糖含量在孕穗期有所下降,其后则一直升高,灌浆期达到最大。不同处理之间对比发现, $O_3$ 胁迫使 CF100 和 CF150 叶片可溶性糖含量大幅增加,且灌浆期差异最显著,较 CF 分别增加了 40.6%和 42.84%。与 CF 相比,NF 除抽穗期和灌浆期 2 可溶性糖含量明显升高外( $P<0.01$ ),其余生育期两者之间无差异( $P>0.05$ )。

图 4B 显示,随生长发育,MDA 含量呈不断增加趋势。与 CF 相比,CF100 和 CF150 叶片 MDA 含量显著升高( $P<0.01$ ),随生育进程组间差距不断拉大,在灌浆期差异达到最大,分别增加 78.34%和 113.41%。除灌浆期 2 外,各生育期 CF 和 NF 之间 MDA 含量差异均不显著( $P>0.05$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 $O_3$ 胁迫对冬小麦 Chl、Car、可溶性糖及 MDA 含量的影响

试验结果表明, $O_3$ 胁迫对 Chl、Car、可溶性糖及 MDA 含量的影响与  $O_3$  浓度水平和生育进程显著相关。 $O_3$ 熏气初期,Chl 和 Car 含量并没有立刻下降,反而升高(图 3,拔节期 1~拔节期 2),这可能与冬小麦的自我调节有关<sup>[25]</sup>,短期(约 10 d) $O_3$ 熏气时,植株能通过自身调节缓解  $O_3$  的毒害作用<sup>[26]</sup>。可溶性糖既是光合作用的直接产物,又是环境胁迫的指标,孕穗期之后, $O_3$ 胁迫使冬小麦叶片可溶性糖含量大幅升高,这可归因于植株累积可溶性糖抵御不良环境。此外, $O_3$ 胁迫使叶片 MDA 含量大大增加,膜结构及生理完整性遭到破坏<sup>[11]</sup>。Chl、Car 含量的降低和 MDA 含量的升高表明光合单位遭到破坏是 CF100 和 CF150 组冬小麦光合速率下降的主要原因,冬小麦光合作用主要受非气孔因素限制<sup>[27]</sup>。

#### 3.2 $O_3$ 胁迫对冬小麦光合作用的影响

试验表明,拔节初期(熏气约 10 d) $O_3$ 对冬小麦光合作用的抑制并不明显,这是植株通过自身调节缓

解  $O_3$  毒害作用的结果,Chl 和 Car 含量的增加(图 3)证明了这点,而且 CF100 和 CF150 处理的  $I_k$  升高(表 1),即对强光的耐受性增加<sup>[28]</sup>。但另一方面,CF100 和 CF150 处理的 AQY 显著下降,LCP 升高,MDA 含量大幅增加,光能转化效率<sup>[29]</sup>及对弱光利用能力下降<sup>[30]</sup>,膜脂发生过氧化,表现出这种调节能力的局限性。

进一步试验表明,随熏气时间的延长, $O_3$ 对冬小麦的光合作用产生了明显的抑制。主要是降低冬小麦的最大光合能力、光能转化效率、对强光的耐受性和对弱光的利用能力,以及增加呼吸代谢消耗(表 1),从而使光合产物积累减少。另外, $O_3$ 胁迫下冬小麦的 Cond 降低、 $C_i$  升高、 $L_s$  明显减小(图 1),光合作用的限制因素由气孔因素转变为非气孔因素,光合色素含量的显著降低和 MDA 含量的增加也证明了这点。

Matters 和 Scandalios<sup>[31]</sup>研究发现, $O_3$ 胁迫下农作物体内酶活性变化对  $O_3$  浓度具有阈值响应特征。本试验显示,在灌浆期,随  $O_3$  浓度增加, $P_m$  和 AQY 呈先升高后降低的趋势,而  $I_k$ 、LCP 和  $R_d$  则呈先降低后升高的趋势(表 1),表明在 NF 和 CF100(78~108 nL·L<sup>-1</sup>)之间可能存在一个阈值,当  $O_3$  浓度累积达到一定阈值后,冬小麦对强光的耐受性和对强、弱光的利用率即下降。

Finnan 和 Jones 等<sup>[32]</sup>研究发现,较低浓度  $O_3$  有利于作物生长和产量形成。本试验中,与活性炭过滤空气的 CF 处理对比发现,目前固城自然大气的  $O_3$  浓度(NF 处理)对冬小麦光合和生理无明显影响,与姚芳芳等<sup>[33]</sup>的研究结果相类似。从光合日变化看,拔节初期、抽穗期和灌浆期 NF 处理的光合速率日平均值均比 CF 高(图 1),虽然差异并不显著;从光响应参数看,拔节初期 NF 的最大光合能力、光能转化效率、对弱光利用效率均比 CF 高,暗呼吸代谢消耗却比 CF 低(表 1)。当然,随着 AOT40 累积值的增加,NF 组植株也受到了一定影响,如对强光的耐受性下降,Chl 和 Car 含量在某些生育期(孕穗期和扬花期)有较明显的减少(图 3),可溶性糖和 MDA 含量在灌浆后期增加等(图 4),最终使其产量并不比 CF 高。

### 4 结论

(1)熏气初期(约 10 d) $O_3$ 对冬小麦叶片光合速率影响不显著,光合作用主要受气孔限制;抽穗期以后(约 40 d), $O_3$ 使冬小麦光合速率大幅下降,光合膜结构及生理完整性遭到破坏,光合作用主要限制因素

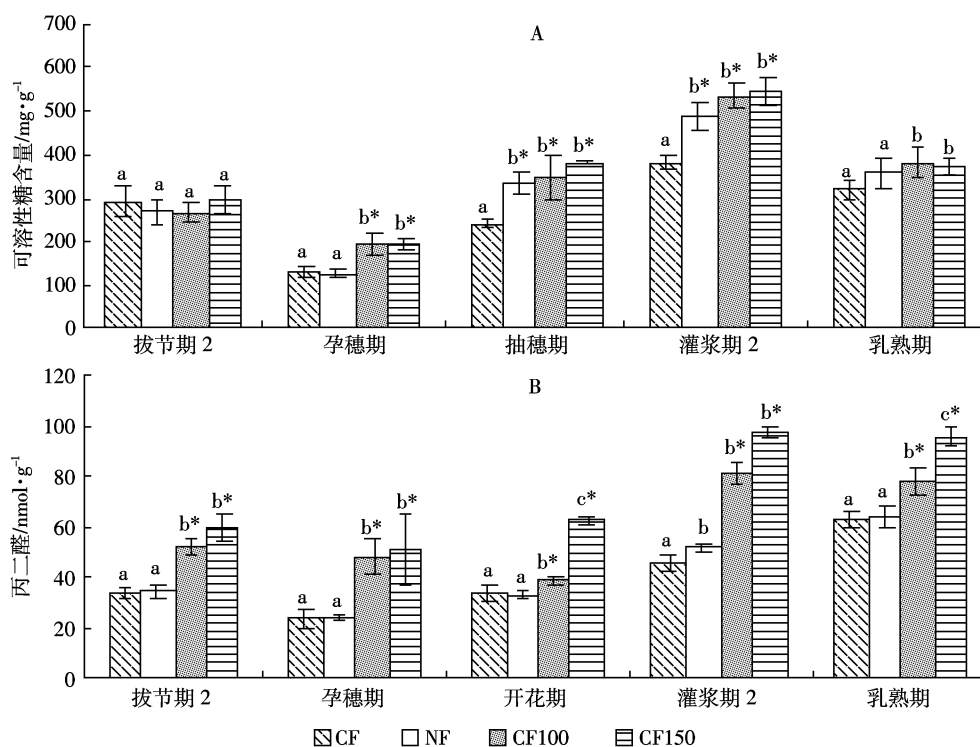


图4 O<sub>3</sub>浓度升高对不同生育期冬小麦叶片可溶性糖和丙二醛 MDA 含量的影响

Figure 4 Effects of elevated ozone stress on soluble sugar and MDA content of winter wheat leaves

转变为非气孔因素。

(2)短期(约10 d)O<sub>3</sub>熏气使冬小麦叶片光能转化效率及对弱光的利用能力降低,但对强光的耐受性无影响;长期(约40 d)O<sub>3</sub>胁迫则使冬小麦叶片光能转化效率、对强光的耐受性及对强、弱光的利用能力均降低,气孔调节功能丧失。

(3)对比CF和NF显示,固城自然大气O<sub>3</sub>浓度对冬小麦光合和生理无显著影响。在NF和CF100(78~108 nL·L<sup>-1</sup>)之间可能存在一个阈值,当O<sub>3</sub>浓度累积达到一定阈值后,即对冬小麦光合作用产生不利影响。

#### 参考文献:

- [1] Krupa S, McGrath M T, Andersen C P, et al. Ambient ozone and plant health[J]. *Plant Disease*, 2001, 85(1):4-12.
- [2] Stockwell W R, Kramm G, Scheel H E, et al. Ozone formation, destruction and exposure in Europe and the United States[M]. *Ecological Studies*, Berlin:Springer, 1997, 127:1-38.
- [3] 马一琳,张远航.北京市大气光化学氧化剂污染研究[J]. *环境科学研究*, 2000, 13(1):14-17.  
MA Yi-lin, ZHANG Yuan-hang. The study on pollution of atmospheric photochemical oxidants in Beijing[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2000, 13(1):14-17.
- [4] 刘峰,朱永官,王效科.我国地面臭氧污染及其生态环境效应[J]. *生态环境*, 2008, 17(4):1674-1679.
- [5] LIU Feng, ZHU Yong-guan, WANG Xiao-ke. Surface ozone pollution and its eco-environmental impacts in China[J]. *Ecology and Environment*, 2008, 17(4):1674-1679.
- [6] 马志强,王跃思,孙扬,等.北京市与香河县大气臭氧及氮氧化合物的变化特征[J]. *环境化学*, 2007, 26(6):832-837.  
MA Zhi-qiang, WANG Yue-si, SUN Yang, et al. Characteristics of ozone and oxides of nitrogen in Beijing and Xianghe[J]. *Environmental Chemistry*, 2007, 26(6):832-837.
- [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[J]. *环境科学学报*, 2004, 24(3):157-165.  
ZHAO Chun-sheng, PENG Li, SUN Ai-dong, et al. Numerical modeling of tropospheric ozone over Yangtze Delta region[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2004, 24(3):157-165.
- [8] Wang H X, Kiang C S, Tang X Y, et al. Surface ozone: A likely threat to crops in Yangtze Delta of China[J]. *Atmospheric Environment*, 2005, 39(21):3843-3850.
- [9] Calatayud A, Iglesias D J, Talón M, et al. Effects of 2-month ozone exposure in spinach leaves on photosynthesis, antioxidant systems and lipid peroxidation[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2003, 41(9):839-845.
- [10] Rich S, Hawkins A. The susceptibility of potato varieties to ozone in the field[J]. *Phytopathology*, 1970, 60:1309.
- [11] Donnelly A, Craigan J, Black C R, et al. Does elevated CO<sub>2</sub> ameliorate the impact of O<sub>3</sub> on chlorophyll content and photosynthesis in potato (*Solanum tuberosum*)?[J]. *Physiologia Plantarum*, 2001, 111(4):501-511.
- [12] 郑启伟,王效科,冯兆忠,等.臭氧对原位条件下冬小麦叶片光合色

- 素、脂质过氧化的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(11):2240-2244.
- ZHENG Qi-wei, WANG Xiao-ke, FENG Zhao-zhong, et al. Ozone effects on chlorophyll content and lipid peroxidation in the in situ leaves of winter wheat[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(11):2240-2244.
- [12] Kivimaenpää M, Sellden G, Sutinen S. Ozone-induced changes in the chloroplast structure of conifer needles, and their use in ozone diagnostics[J]. *Environmental Pollution*, 2005, 137(3):466-475.
- [13] 郑启伟, 王效科, 冯兆忠, 等. 臭氧和模拟酸雨对冬小麦气体交换、生长和产量的复合影响[J]. 环境科学学报, 2007, 27(9):1544-1548.
- ZHENG Qi-wei, WANG Xiao-ke, FENG Zhao-zhong. Combined impact of ozone and simulated acid rain on gas exchange, growth and yield of field-grown winter wheat[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2007, 27(9):1544-1548.
- [14] Morgan P B, Ainsworth E A, Long S P. How does elevated ozone impact soybean? A meta-analysis of photosynthesis, growth and yield[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26(8):1317-1328.
- [15] 郭建平, 王春乙, 白月明, 等. 大气中臭氧浓度变化对冬小麦生理过程和籽粒品质的影响[J]. 应用气象学报, 2001, 12(2):255-256.
- GUO Jian-ping, WANG Chun-yi, BAI Yue-ming, et al. Impact of changed atmosphere ozone concentration on winter wheat physiological processes and grain quality[J]. *Quarterly Journal of Applied Meteorology*, 2001, 12(2):255-256.
- [16] 姚芳芳, 王效科, 欧阳志云, 等. 臭氧胁迫下冬小麦物质生产与分配的数值模拟[J]. 应用生态学报, 2007, 18(11):2586-2593.
- YAO Fang-fang, WANG Xiao-ke, OUYANG Zhi-yun, et al. A simulation model of ozone stress on photosynthetic production and its allocation of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(11):2586-2593.
- [17] 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[M]. 北京:气象出版社, 2007.
- WANG Chun-yi, BAI Yue-ming. Impact studies of changed ozone and aerosol concentration on crops[M]. Beijing:China Meteorological Press, 2007.
- [18] Meyer U, Köllner B, Willenbrink J, et al. Effects of different ozone exposure regimes on photosynthesis, assimilates and thousand grain weight in spring wheat[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, 78(1):49-55.
- [19] Pleijel H, Skärby L, Wallin G, et al. Yield and grain quality of spring wheat exposed to different concentrations of ozone in open-top chambers[J]. *Environmental Pollution*, 1991, 69(2/3):151-168.
- [20] 周秀骥. 长江三角洲低层大气与生态系统相互作用研究[M]. 北京:气象出版社, 2004.
- ZHOU Xiu-ji. Studies of interaction between the lower atmosphere and ecosystem of Yangtze River Delta[M]. Beijing: Meteorological Press, 2004.
- [21] 杨关盈, 樊曙光, 汤洁, 等. 临安近地面臭氧变化特征分析[J]. 环境科学研究, 2008, 21(3):31-35.
- YANG Guan-ying, FAN Shu-xian, TANG Jie, et al. Characteristic of surface ozone concentrations at Lin'an[J]. *Research of Environmental Science*, 2008, 21(3):31-35.
- [22] 金赛花, 樊曙光, 王自发, 等. 青海瓦里关地面臭氧浓度的变化特征[J]. 中国环境科学, 2008, 28(3):198-202.
- JIN Sai-hua, FAN Shu-xian, WANG Zi-fa, et al. The variation characteristics of surface ozone concentration at Waliguan in Qinghai[J]. *China Environmental Science*, 2008, 28(3):198-202.
- [23] 张立军, 樊金娟. 植物生理学实验教程[M]. 北京:中国农业大学出版社, 2007.
- ZHANG Li-jun, FAN Jin-juan. Plant physiology experimental course [M]. Beijing:China Agricultural University Press, 2007.
- [24] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 等. 北方粳稻光合速率、气孔导度对光强和CO<sub>2</sub>浓度的响应[J]. 植物生态学报, 2001, 29(1):16-25.
- WANG Jian-lin, YU Gui-rui, WANG Bo-lun, et al. Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice to light intensity and CO<sub>2</sub> concentration in Northern China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 29(1):16-25.
- [25] Sandermann J H. Ozone and plant health[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1996, 34:347-366.
- [26] Eskling M, Arvidsson P O, Akerlund H E. The xanthophyll cycle, its regulation and components[J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, 100(4):806-816.
- [27] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33:317-345.
- [28] 韩志国, 邓培雁, 刘威. 砷胁迫下蜈蚣草光合作用的变化[J]. 生态环境, 2007, 16(3):775-778.
- HAN Zhi-guo, DENG Pei-yan, LIU Wei. Photosynthetic performance of pteris vittata under arsenic stress[J]. *Ecology and Environment*, 2007, 16(3):775-778.
- [29] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社, 2002.
- XU Da-quan. Photosynthetic efficiency[M]. Shanghai:Shanghai Science and Technology Press, 2002.
- [30] 伍维模, 李志军, 罗青红, 等. 土壤水分胁迫对胡杨、灰叶胡杨光合作用-光响应特性的影响[J]. 林业科学, 2007, 43(5):30-35.
- WU Wei-mo, LI Zhi-jun, LUO Qing-hong, et al. Effects of soil water stress on light response curves of photosynthesis of populus euphratica and populus pruinosa[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(5):30-35.
- [31] Matters G L, Scandalios J G. Synthesis of isozymes of superoxide dismutase in maize leaves in response to O<sub>3</sub>, SO<sub>2</sub> and elevated O<sub>2</sub> [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1986, 38(5):842-852.
- [32] Finnan J M, Jones M B, Burke J I. A time-concentration study on the effects of ozone on spring wheat (*Triticum aestivum* L.). I. Effects on yield [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1996, 57(2/3):159-167.
- [33] 姚芳芳, 王效科, 陈展, 等. 农田冬小麦生长和产量对臭氧动态暴露的响应[J]. 植物生态学报, 2008, 32(1):212-219.
- YAO Fang-fang, WANG Xiao-ke, CHEN Zhan, et al. Response of photosynthesis, growth and yield of field-grown winter wheat to ozone exposure[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(1):212-219.