

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

郑有飞^{1,2}, 冯妍², 麦博儒², 倪艳利², 李健², 孙健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:为了探究气溶胶的太阳辐射减弱效应对农作物叶片生理特性及同化物累积的影响,以扬麦13为供试材料,在大田试验条件下系统研究了不同辐射减弱处理(100%、60%、40%、20%、15%)对冬小麦叶片光合作用、膜脂过氧化水平和同化物累积的影响。结果表明:太阳辐射减弱至自然光的60%~15%时,冬小麦叶片净光合速率减少15.8%~70.1%,光合色素的含量(叶绿素a、b和类胡萝卜素)显著提高,其中叶绿素b含量的增加最明显。太阳辐射减弱会抑制冬小麦叶片膜脂过氧化程度,减少细胞膜透性,且辐射减弱的程度越高,影响越大。当太阳辐射为自然光的60%~15%时,冬小麦叶片的可溶性糖含量比对照降低了32.22%~76.45%,可溶性蛋白含量降低了19.02%~48.12%,但总游离氨基酸含量比对照增加了47.46%~177.87%。上述结果表明,太阳辐射减弱后会减弱冬小麦光合作用,增加光合色素含量,抑制膜脂过氧化程度,从而导致作物体内同化物的累积受阻,糖类及蛋白质的含量显著降低,必然会影响作物的产量及品质形成。

关键词:太阳辐射减弱;冬小麦;光合作用;膜脂过氧化;同化物

中图分类号:X503.231 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2011)07-1267-09

Effect of Reduced Solar Irradiance on Leaf Photosynthesis, Membrane Lipid Peroxidation, and Photosynthate Accumulation of Winter Wheat

ZHENG You-fei^{1,2}, FENG Yan², MAI Bo-ru², NI Yan-li², LI Jian², SUN Jian², XU Jing-xin²

(1.Jiangsu Key Laboratory of Atmospheric environmental monitoring and Pollution control high-tech research, Nanjing 210044, China; 2.School of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: In recent years, the increase of aerosol loading has resulted in obviously global dimming of solar light, which can adversely affect the growth and physiological properties of crops. In order to investigate the effects of reduced solar irradiance on photosynthesis, membrane lipid peroxidation and photosynthate accumulation characteristics of winter wheat cultivar, we conducted a field experiment in Nanjing area by using the *Triticum aestivum* L. (cv. Yang mai 13) as the experimental plants. Starting from jointing to maturity, the plants were subjected to 5 shading treatments, i.e. 100%, 60% (T1), 40% (T2), 20% (T3) and 15% (T4) of total incident solar irradiation, with the first one as control (CK). Results indicated that 60%~15% of natural solar irradiance significantly restrained the net photosynthetic rate of winter wheat, which was decreased by 15.8%~70.1% of CK. However, the pigment contents (Chlorophyll a, Chlorophyll b and carotenoid) increased under the reduced solar irradiance treatments, and the increment of Chlorophyll b was more obviously. With decreasing intensity of solar irradiance was, significant reduction of membrane lipid peroxidation and cell membrane permeability was observed, and the lower the solar irradiance was, the stronger the impact was. When the solar irradiance decreased to 60%~15% of natural light, the contents of soluble sugar and soluble protein were respectively decreased by 32.22%~76.45% and 19.02%~48.12%, as compared to CK. However, under the same solar irradiance the total free amino acid increased by as much as 47.46%~177.87% of CK. In conclusion, reduced solar irradiance could significantly decrease the leaf photosynthesis of winter wheat, increase the contents of leaf photosynthetic pigments, restrain the membrane lipid peroxidation. As a result, the accumulation of sugar and protein was impaired, which would further influence the yield and nutritional quality of crops.

Keywords: reduced solar irradiance; winter wheat; photosynthesis; membrane lipid peroxidation; photosynthate

收稿日期: 2010-12-21

基金项目: 国家自然科学基金(41075114); 江苏省高校自然科学研究重大项目(09KJA170004); 江苏省普通高校研究生科研创新计划(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

近年来,气溶胶的环境效应越来越引起人们的关注^[1]。大气棕色云团会增加反射回太空的太阳辐射,减少达到地表的太阳辐射^[2],降低农作物的太阳辐射吸收量,因而不利于作物的生长发育及产量形成。此外,地表太阳辐射减弱所引起的地面温、湿度下降也会对农作物产生间接影响。UNEP^[3]的有关报告指出,大气棕色云通过直接和间接效应对农业有着显著影响。目前普遍认为:地表太阳辐射减少会使作物叶面积指数升高^[4],茎秆变细、植株变高^[5],生长减慢、生育期推迟^[6],减少叶绿素含量、降低电子传递能力^[7],干物质积累速率降低,植株 N、P、K 养分吸收量减少^[8],促进植物对 Ca、S、Cu、Fe、Mg 等元素的吸收^[9],影响自由基和各种生物酶活性^[7],降低分蘖数,减少开花率^[10],降低作物生物量与产量^[11-12],同时改善作物品质^[13-14]等。

我国是农业大国,小麦是我国的重要粮食作物之一。长三角地区是我国重要的粮食生产基地,近年来该地区污染物排放量显著上升。罗云峰等^[15]发现,20 世纪 80 年代以来,长江中下游成为我国光学厚度增加较快的区域之一。研究表明^[1],绝大部分气溶胶粒子(包括硫酸盐、硝酸盐以及矿物沙尘等)总的直接辐射强迫和间接辐射强迫分别为 $(-0.50 \pm 0.40) \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $-0.70^{+0.4}_{-0.3} \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$,二者总计达到 -1.2 W/m^2 。作物响应模型模拟认为,太阳总辐射每下降一个单位,水稻或小麦的产量就下降一个单位^[16]。因此,深入分析气溶胶的太阳辐射减弱效应对农作物的影响具有重要的现实意义。然而,以往的研究大多集中在光照减弱对农作物生长发育、矿质营养吸收及产量形成的短期影响等方面,有关气溶胶的太阳辐射减弱效应对作物叶片膜脂过氧化及同化物累积的影响鲜见报道。本研究以扬麦 13 为供试材料,通过大田试验方法,系统研究了气溶胶的太阳辐射减弱效应对农作物叶片光合特性、膜脂过氧化水平以及叶片糖类、蛋白质、氨基酸等同化物的影响,为更好地应对气候变化对我国农作物的不利影响提供基础理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验作物与土壤

本试验于 2009 年 10 月至 2010 年 6 月在南京信息工程大学生态与农业气象试验站(32°14'N, 118°42'E)进行,该地属亚热带湿润气候,海拔约 22 m,年平均温度 15.3℃,年均降水量 1 106.5 mm。供试土壤为黄棕壤,质地均匀细腻,肥力中等,0~30 cm 土壤 pH 为 7.37,有机质含量为 10.35 g·kg⁻¹,全氮含量为

0.55 g·kg⁻¹,全磷含量为 0.47 g·kg⁻¹,全钾含量为 0.21 g·kg⁻¹,速效磷含量为 4.46 mg·kg⁻¹,速效钾含量为 59.38 mg·kg⁻¹。供试作物为冬小麦(*Triticum aestivum* ca. Yangmai 13),由国家小麦改良中心扬州分中心和江苏里下河地区农科所提供。该品种系春性,中早熟,耐肥抗倒,耐寒、耐湿性较好。

1.2 试验设计及作物处理

采用均匀设计方法,建立了 10 个小区(每小区 4 m×4 m),小区之间预留 1.5 m 的缓冲区,以防相互干扰。以自然光为对照(CK),通过黑色遮荫网分别设置 4 个处理组:70%自然光(T1)、50%自然光(T2)、30%自然光(T3)及 10%自然光(T4),每处理 2 个重复。随着作物长高,定期调节遮荫网高度,使其与作物冠层距离保持在 0.5 m 左右,从而保证小区内部的空气流通与太阳辐射环境一致。整个试验期间对到达作物冠层的总辐射(TBQ-2 型总辐射表,上海杰韦弗仪器公司生产)、空气温度、相对湿度(HOBO U23-001 环境温度/相对湿度数据记录仪,美国 Onset 公司生产)进行连续动态观测。遮荫棚内总辐射的变化与气溶胶导致的地表辐射减弱相似^[16-17],其中太阳光偏向蓝紫光的部分辐射增加,而偏向红光的部分下降^[18-19]。各处理的环境变量差异见表 1。

表 1 环境因子的变化状况

Table 1 Status of environmental factors

处理	太阳辐射 减弱处理	实际到达作物 冠层的总辐射	日平均 气温/℃	日平均相对 湿度
CK	100%	100%	15.10	76.51%
T1	70%	60%	14.80	77.73%
T2	50%	40%	14.66	78.23%
T3	30%	20%	14.63	78.14%
T4	10%	15%	14.69	77.60%

播前挑选饱满均匀种子,用 1.0 g·L⁻¹ 的 HgCl₂ 消毒 10 min,再用去离子水反复洗净,于 2009 年 11 月 4 日播种,播种量为 11.54 kg·666.7 m⁻²;播种前施足底肥,有机-无机复混肥料 46.15 kg·666.7 m⁻²,其中 N、P、K 总养分(N8-P₂O₅6-K₂O6)约为 20%,有机质为 20%,腐植酸为 4%。从 2010 年 2 月 26 日开始(返青期)进行持续遮荫处理,至成熟期结束。整个生长期间的农田管理与一般大田措施相同,使虫害及杂草等不成为限制因子。

1.3 测定指标与方法

试验期间对小麦生长发育状况进行调查,于灌浆初期(CK 为 5 月 5 日,T1、T2、T3 组均为 5 月 11 日,

T4组为5月18日)早上8:00按照五分法采取小麦旗叶,分别测定冬小麦叶片光合色素含量、电导率、丙二醛(MDA)含量及可溶性糖、可溶性蛋白、总游离氨基酸等同化物含量,每处理4次重复。

1.3.1 光合色素含量的测定

采用乙醇提取法^[20]。称取0.2 g小麦叶片,加入少许石英砂、碳酸钙及95%乙醇研磨成匀浆,过滤至25 mL容量瓶中。在分光光度计665、649、470 nm波长下测定吸光度值。

1.3.2 可溶性糖含量的测定

采用苯酚法^[20]。称取小麦叶片0.2 g于试管中,加入10 mL蒸馏水,于沸水中提取90 min。提取液过滤至25 mL容量瓶。取0.5 mL提取液,分别加入1.5 mL蒸馏水,1 mL 9%苯酚溶液,5 mL浓硫酸摇匀显色,在485 nm波长下读取吸光度。

1.3.3 可溶性蛋白含量的测定

采用紫外吸收法^[20]。称取叶片0.3 g,用5 mL蒸馏水研磨成匀浆后,3 000 r·min⁻¹离心10 min。取1 mL上清液于试管中,再加入14 mL 0.1 mol·L⁻¹ pH7.0磷酸缓冲液进行适当稀释。用紫外分光在280、260 nm下读取吸光度。

1.3.4 游离氨基酸总量的测定

采用茚三酮溶液显色法^[20]。称取小麦叶片0.5 g,用5 mL 10%乙酸研磨成匀浆,3 000 r·min⁻¹下离心10 min,将上清液转移至25 mL容量瓶。吸取样品滤液1 mL,分别加入无氨蒸馏水1 mL,水合茚三酮3 mL,抗坏血酸0.1 mL,置于沸水中加热10 min,溶液由淡黄色变为蓝紫色。取出后迅速冷却,用60%乙醇定容至20 mL。混匀后在570 nm波长下测定吸光度。

1.3.5 膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量的测定

采用硫代巴比妥酸(TBA)法^[20]。称取小麦叶片0.3 g,用5 mL 10%三氯乙酸研磨成匀浆,匀浆在3 000 r·min⁻¹下离心10 min。取2支试管,一支加入2 mL MDA提取液,一支加入2 mL 10%三氯乙酸,再分别加入2 mL 0.6%硫代巴比妥酸,置于沸水上反应15 min,反应后离心10 min。以加入三氯乙酸的溶液为对照,取上清液分别在600、532、450 nm波长下测定吸光度值。

1.3.6 相对电导率的测定

按电导率仪测定法^[20]。打出直径为1 cm的小麦圆片,置入抽滤瓶中抽滤至真空。取干净的小试管,每支试管中放入3片冬小麦叶片,再加入10 mL去离子水,静置1 h,测定煮前电导率。之后放入沸水中煮2

h,测定煮后电导率。

1.3.7 冬小麦灌浆期净光合速率的测定

利用英国ADC公司的LC pro+光合仪,在设定了恒定的光照强度、温度、CO₂浓度、空气湿度的条件下,原位测定冬小麦各处理灌浆期的净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)。具体测量条件如下:叶片表面光合有效辐射(PAR)设定为1 056 μmol·m⁻²·s⁻¹(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1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹),叶室温度为25℃±0.4℃,CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹,空气相对湿度为60%±5%。为减少外界环境因子的干扰,均于8:00开始测量,叶片在叶室中适应至稳定状态后每隔20 s记录1次数据,重复3次,每个处理水平共测量15次。

1.4 数据分析

用Excel软件对数据进行处理,求出各测定指标的方差、平均值及标准差(SD);用Origin软件对处理数据进行绘图;用SPSS软件的LSD法多个处理差异进行多重比较,采用Pearson相关分析法进行相关分析。

2 结果与分析

2.1 太阳辐射减弱对冬小麦叶片光合色素及光合速率的影响

由表2可以看出,随着太阳辐射减弱,叶绿素a含量明显增加,并与辐射强度呈极显著负相关($r=-0.988^{**}$)。T2处理较对照的冬小麦叶绿素含量上升了45.19%,T4处理较对照叶绿素a增加了72.01%,各处理均与对照差异极显著($P<0.01$)。随着太阳辐射的减少,叶绿素b含量也呈增加趋势,且与辐射强度呈极显著负相关($r=-0.981^{**}$),T2处理组的叶绿素b比对照增加了57.71%,而至T4组时,叶绿素b含量比对照增加了110.70%。随着太阳辐射的减少,冬小麦叶绿素a/b值逐渐下降。可见,辐射减弱胁迫会引起冬小麦叶绿素解体,其中叶绿素a增加幅度小于叶绿素b,即辐射减弱主要影响冬小麦叶片中叶绿素b含量。

弱光胁迫下叶绿素总量显著降低,且与太阳辐射强度呈极显著负相关($r=-0.987^{**}$),当太阳辐射率低于60%时,各处理与对照差异极显著($P<0.01$),且辐射强度越小,影响越大。T2组的冬小麦叶片叶绿素总量比对照增加了48.03%,T4处理组则相对对照增加了80.78%。说明较低的辐射强度下,植物叶片叶绿素含量的增加可能属于某种保护性反应。作物通过产生

表 2 太阳辐射减弱对冬小麦叶片光合色素含量及组分的影响

Table 2 Effects of reduced solar irradiance on leaf photosynthetic pigment and its composition of winter wheat(mean±SD,n=4)

太阳辐射	叶绿素 a Chla/mg·g ⁻¹	叶绿素 b Chlb/mg·g ⁻¹	叶绿素总量 Chl/mg·g ⁻¹	类胡萝卜素 Car/mg·g ⁻¹	叶绿素 a/b Chla/chlb
CK	1.372±0.043cC	0.402±0.010cC	1.774±0.053cC	0.331±0.007cC	3.410
T1	1.920±0.061bB	0.607±0.029bB	2.527±0.089bB	0.392±0.007bAB	3.164
T2	1.992±0.125bB	0.634±0.044bB	2.626±0.169bB	0.384±0.027bAB	3.143
T3	2.363±0.151aA	0.812±0.083aA	3.175±0.232aA	0.418±0.019aA	2.921
T4	2.360±0.101aA	0.847±0.055aA	3.207±0.155aA	0.381±0.018bB	2.791

注:同列内不同小、大写字母分别表示处理间差异达显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)水平。下同。

Note:Different small or capital letters with in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 or 0.01 levels, respectively. The same below.

较多的叶绿素来获取有限的光照,尽可能满足光合作用的正常运转。类胡萝卜素既是植物的光合色素,又是重要的抗氧化剂,在吸收光能、保护叶绿素及猝灭活性氧(ROS)方面起着重要作用。由表 2 可知,各处理冬小麦叶片类胡萝卜素含量均与对照差异极显著($P<0.01$),其中,T3 处理类胡萝卜素含量最大,较对照上升了 26.28%,说明弱光胁迫会增加叶绿体中类胡萝卜素含量。

随着太阳辐射减弱程度增加,冬小麦叶片净光合速率显著降低(图 1),与辐射强度呈显著正相关($r=0.925^*$)。自然光照下的冬小麦叶片净光合速率为 $16.30\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,T1 处理较对照组叶片净光合速率下降了 15.80%,T3 处理组的叶片净光合速率仅为 $5.98\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,仅为 CK 处理组的 36.71%。说明过度遮荫引起光合有效辐射显著减少,从而降低冬小麦叶片的光合能力。

2.2 太阳辐射减弱对冬小麦叶片膜脂过氧化程度的影响

丙二醛(MDA)是植物膜脂过氧化作用的最终产物,是膜系统受伤害的重要标志之一。由图 2 可以看出,

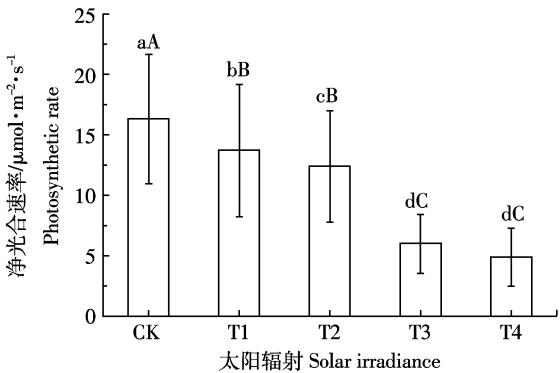


图 1 太阳辐射减弱对冬小麦叶片净光合速率的影响
Figure 1 Effects of reduced solar irradiance on net photosynthetic rate of winter wheat(mean±SD,n=4)

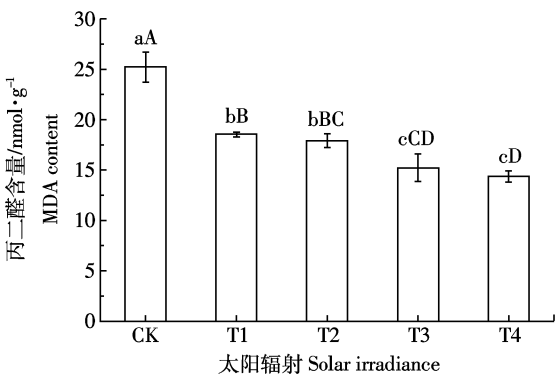


图 2 太阳辐射减弱对冬小麦叶片丙二醛含量的影响
Figure 2 Effects of reduced solar irradiance on contents of MDA in winter wheat leaves(mean±SD,n=4)

随着太阳辐射减弱程度的增加,MDA 含量逐渐减弱,且与辐射强度呈极显著正相关($r=0.984^{**}$)。从 T1 开始就出现极显著差异($P<0.01$),MDA 含量较对照下降达 26.53%。各遮阴处理 MDA 含量均与对照差异极显著($P<0.01$)。说明在弱光环境胁迫下植物叶片中活性氧自由基产生减少,从而减缓植物叶片膜脂过氧化程度。

相对电导率的大小可以反映植物叶片的细胞膜透性,相对电导率越小,说明细胞液外渗较少,细胞膜透性较小。随着辐射减弱程度的加深,相对电导率含量减少(图 3),与辐射强度呈极显著正相关($r=0.974^{**}$)。T1 处理相对电导率大小与对照不显著,其余均达显著水平($P<0.05$),T4 处理降幅最大,降幅达到 64.90%。进一步分析发现 MDA 含量与相对电导率大小呈显著正相关($r=0.933^*$),说明辐射减弱减少了冬小麦叶片膜脂过氧化程度,降低了细胞膜透性,致使电解质和某些小分子有机物外渗减少。

2.3 太阳辐射减弱对冬小麦叶片同化物的影响

太阳辐射减少会影响冬小麦叶片可溶性糖含量。由图 4 可知,冬小麦叶片可溶性糖含量随着太阳辐射减弱而降低,且与其呈极显著正相关($r=0.978^{**}$)。各

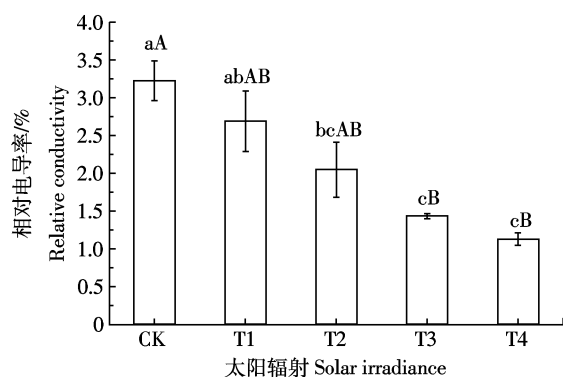


图3 太阳辐射减弱对冬小麦叶片相对电导率的影响

Figure 3 Effects of reduced solar irradiance on contents of relative conductivity in winter wheat leaves (mean ± SD, n=4)

处理与对照均达差异极显著水平 ($P < 0.01$), 但 T1 与 T2 间的可溶性糖含量差异不显著, T3 与 T4 间的差异也不显著。T4 与对照处理的差异最大, 其含量降低高达 76.45%。表明辐射减弱会抑制作物叶片可溶性糖的合成, 且太阳辐射愈低, 抑制作用愈大。

植物叶片中许多可溶性蛋白的合成受光调控。如图 5 所示, 随着太阳辐射减弱, 冬小麦叶片可溶性蛋白含量显著降低, 并于辐射强度呈极显著正相关 ($r = 0.971^{**}$)。T1~T4 处理的冬小麦叶片可溶性蛋白含量比对照下降了 19.02%~48.12%, 均达差异极显著水平 ($P < 0.01$)。说明辐射减弱会抑制作物可溶性蛋白的合成, 当太阳辐射低于自然光的 60% 时抑制作用较明显。

氨基酸是小麦植株氮化物的基本单位, 是源库间实现氮素分配、转运、再分配的基础物质, 在作物生长发育过程中起着非常重要的作用。冬小麦叶片总游离氨基酸含量随着太阳辐射的逐渐减弱而增加 (图 6), 且与辐射强度呈极显著负相关 ($r = -0.974^{**}$)。各处理总游离氨基酸含量均与对照差异极显著 ($P < 0.01$), T2

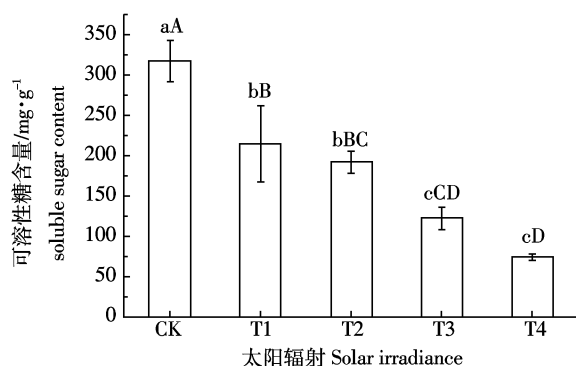


图4 太阳辐射减弱对冬小麦叶片可溶性糖含量的影响

Figure 4 Effects of reduced solar irradiance on contents of soluble sugar in winter wheat leaves (mean ± SD, n=4)

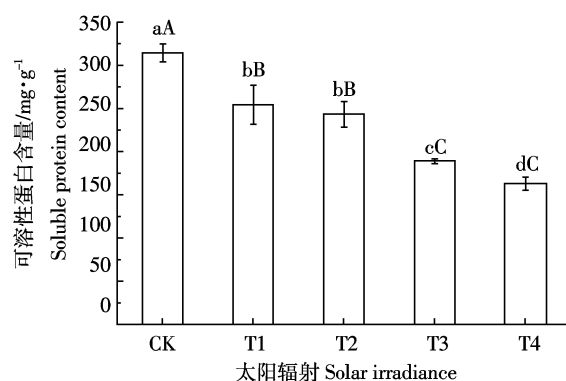


图5 太阳辐射减弱对冬小麦叶片可溶性蛋白含量的影响

Figure 5 Effects of reduced solar irradiance on contents of soluble protein in winter wheat leaves (mean ± SD, n=4)

处理含量比对照上升了 103.25%, T4 处理总游离氨基酸含量则较对照组增加了 177.87%。可见, 辐射减弱明显促进作物氨基酸的合成, 当太阳辐射率低于 60% 时促进作用已经明显, 且辐射愈低, 促进作用愈明显。

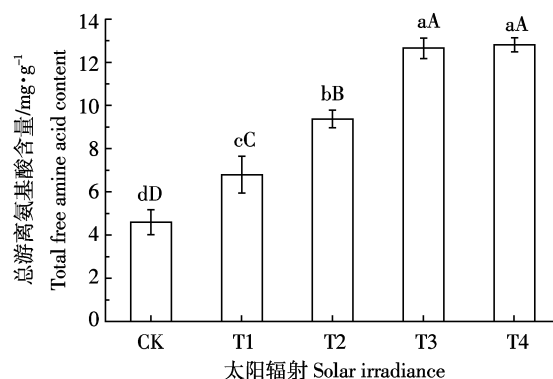


图6 太阳辐射减弱对冬小麦叶片总游离氨基酸含量的影响

Figure 6 Effects of reduced solar irradiance on contents of total free amine acid in winter wheat leaves (mean ± SD, n=4)

3 讨论

大量的观测结果表明, 北美、欧洲和东亚已成为全球 SO_2 和硫酸盐高值中心, 其中东亚地区是全球经济发展最决、污染排放增长最快的地区, 其大气中硫化物含量的增长也最快^[21]。早在 1976 年, Bolin 和 Charlson^[22]就估计了硫酸盐气溶胶辐射强迫可使全球平均温度下降 0.03~0.06 K。Kiehl 和 Briegleb^[23]计算了硫酸盐气溶胶直接辐射强迫的大小: 全球平均为 $-0.29 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, 北半球为 $-0.43 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 。王喜红、石广玉^[24]估算出东亚地区年平均的人为硫酸盐直接辐射强迫约为 $-0.7 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 。大气气溶胶的辐射强迫作用直

接导致地表接收到的太阳总辐射减少。我国是农业大国,长江三角洲地区又是重要的粮食生产基地,因此研究气溶胶导致的太阳辐射减弱对农作物的影响具有重要意义。

叶绿素是光合作用的光敏催化剂,与光合作用密切相关,其含量和比例是植物适应和利用环境因子的重要指标。太阳辐射减弱后叶绿素总量呈上升趋势,这与大多数人研究结果一致^[25]。本研究表明,叶绿素总量和类胡萝卜素含量随辐射减弱而增加,这可能是因为遮荫后光强减弱,冬小麦在低光强下为吸收相对较多的日光能,产生更多的叶绿素以提高光合效能,这是对不同弱光环境的一种生理响应和适应。另外也说明,冬小麦在弱光下生长叶片成熟不落黄,延长了生育期。本研究表明,叶绿素含量与MDA值呈显著负相关($r=-0.989^{**}$),表明在自然光照条件下的冬小麦体内产生了大量活性氧,并由此加剧了膜脂过氧化,造成膜系统损害,叶绿素降解,叶片老化。叶绿素重要的性质是选择性的吸收光,叶绿素中的两个主要成分Chl a和Chl b有不同的吸收光谱。Chl a主要存在于PS I、PS II核心复合物及天线色素中,主要吸收红光部分偏向长波方面;Chl b是两个光系统的天线组成成分,在蓝紫光部分吸收带较宽^[26]。叶绿素a/b成为评价植物耐阴能力的重要指标^[27]。一般认为,辐射减弱后作物叶绿素含量增高,但Chl a/Chl b会下降^[28-29]。本研究也得到了相似的结果,其中太阳辐射减弱对Chl b的影响更显著,因此Chl a/Chl b明显低于对照。有研究表明,遮光后到达作物冠层的光照含蓝紫光比例偏高^[30],叶绿素b的增加有利于吸收环境中的蓝紫光,维持PS I、PS II之间的能量平衡,是植物对弱光环境的生态适应。由此可见,太阳辐射减弱后冬小麦可通过增加的光合色素含量,提高对散射光的利用率,以满足作物正常的新陈代谢及物质合成的需求,对辐射减弱胁迫表现出明显的适应性。

MDA含量与相对电导率结合可综合反映作物叶片细胞膜的受损程度。本试验表明,太阳辐射减弱后冬小麦叶片MDA含量减少,降低了叶片的膜脂过氧化水平,表现为对低光强环境的高度适应性。这说明辐射减弱后,植物叶片 $O_2\cdot$ 生成速率降低, H_2O_2 含量减少^[31],从而提高了叶片膜保护酶系统如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等的活性和含量^[32],从而使其膜脂过氧化维持在较低的水平。

目前普遍认为,在光饱和点以下时随着光照强度

的减弱,植物净光合速率会下降,其降低幅度受温度、 CO_2 浓度、相对湿度等因素影响^[33]。王惠哲^[34]认为弱光条件下植物净光合速率的降低是由气孔限制因子造成的,但也有研究认为光合速率下降并不一定是由于气孔导度发生变化的结果,当辐射减弱时,植物叶片的光合速率和气孔导度大致呈平行下降时,如果气孔限制值(L_s)降低、胞间二氧化碳浓度(C_i)提高,则说明在弱光下光合作用的主要限制部位不是在气孔,而是在叶肉细胞之间,是光能不足限制了叶绿体光合潜力的发挥^[35]。本研究中,随着太阳辐射减弱,叶片的叶绿素含量显著升高,而净光合速率却在下降,这说明植物叶片通过增加光合色素含量所获取的光能不足以弥补太阳辐射减少所带来的损失,最终导致光合速率下降。此外,辐射减弱后叶片光合速率的下降还可能与叶片光能利用率如Fv/Fm, $\Phi_{ps II}$, ETR, AQY等的降低有关^[36-37],还可能由于光合暗反应中碳素同化效率的下降而引起^[38]。

小麦叶片是以合成蔗糖为主的典型的“糖叶”^[39],其可溶性糖含量高低反映了叶片合成光合产物的能力^[40],较多的可溶性总糖、叶片蔗糖含量有利于籽粒淀粉的积累^[41]。有研究表明随辐射减弱,叶片可溶性糖含量显著下降^[42],本研究结果表明,辐射减弱胁迫会抑制冬小麦叶片可溶性糖的合成,当太阳辐射率低于60%时抑制作用较强,且辐射减弱程度愈高,抑制作用愈明显。究其原因可能是因为辐射减弱后冬小麦叶片净光合速率降低(如图1),叶片光合产物积累减少;此外,乔新荣等^[43]研究表明,遮光后到达作物冠层的光照主要为散射光,含蓝紫光比例偏高,而有利于碳水化合物积累的红光减少,这也是遮荫后冬小麦叶片中可溶性糖含量降低的原因之一。另一方面可能是由于叶片所累积的同化物向其他器官输送速率的增加所引起。

蛋白质是生命活动的体现者,可直接表明植物对逆境的抵抗和耐受能力。叶片中许多可溶性蛋白合成受光控制,生长于阴生条件下叶片的可溶性蛋白质含量通常低于正常条件下的叶片^[44],但也有人发现阴生条件下蛋白质在光合单位中的相对含量增加,并且认为是由于叶绿素b主要存在集光色素蛋白中,因此叶绿素b在叶绿素中相对含量的增加可能与集光色素蛋白相对含量的上升有关^[45-46]。本研究结果表明,在太阳辐射减弱条件下,冬小麦叶片可溶性蛋白含量降低,其原因可能有以下几方面造成:(1)氮代谢途径中关键酶活性降低,使氨离子补偿能力减弱,造成蛋白

质含量下降。Osuji 和 Cuezol^[47]指出植物蛋白质含量降低与氮代谢功能酶谷酰胺合成酶(GS)和谷氨酸脱氢酶(GDH)活性受抑有关。(2)蛋白水解酶活性升高导致蛋白质的水解加强。(3)辐射减弱增强了植物叶片对其他器官的蛋白质的输送量。

游离氨基酸是细胞质中渗透调节的重要有机溶质,是逆境条件下植物抗逆性的重要物质基础^[48]。本试验结果表明,一定辐射减弱胁迫下,冬小麦叶片总游离氨基酸含量随着辐射减弱强度的增加而增加,处理间差异显著。这与在大豆上的研究结果相似^[35]。作物叶片总游离氨基酸含量增加的原因,一方面由于遮阴处理后叶片质膜受损程度,使得叶片中游离氨基酸流失变少,从而辐射减弱下的冬小麦叶片总游离氨基酸含量相对于自然光照下的含量增加。本试验中游离氨基酸含量与膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)和电导率含量呈显著负相关,其相关系数分别为 $r=-0.930^*$ 、 $r=-0.994^{**}$ 。另一方面,由于弱光条件下叶片合成碳水化合物的能力急剧下降,抑制了同化物的正常积累与运转,使植株各器官消长不协调,植株的代谢由碳代谢为主转向氮代谢为主^[49],氮含量显著增加。对甜菜的研究发现,遮荫后,总游离氨基酸含量变化趋势与总氮相同,呈增加趋势^[50]。本研究中,可溶性糖含量与总游离氨基酸含量呈极显著负相关($r=-0.966^{**}$)也证明了这一点。辐射降低后有利于植物体内氨基酸的积累,但未能提高蛋白质含量,反而使其含量降低,其原因有待进一步的研究。

4 结论

太阳辐射减弱后会引引起冬小麦光合速率下降,光合色素增加,其中叶绿素 b 含量的增加最明显。同时会抑制冬小麦叶片膜脂过氧化程度,减少细胞膜透性。光合速率的下降会直接导致作物体内同化物的累积受到影响,冬小麦叶片中可溶性糖类及可溶性蛋白质含量显著减少,总游离氨基酸含量增加,进而影响作物体内的碳氮代谢,势必会影响冬小麦的产量及品质形成。

参考文献:

- [1] 石广玉,王 标,张 华,等.大气气溶胶的辐射与气候效应[J]. 大气科学, 2008, 32(4):826-840.
- [2] Srinivasan J, Sulochana Gadgil. Asian brown cloud-fact and fantasy[J]. *Cerrent Science*, 2002, 83(5):586-592.
- [3] UNEP. Assessment report, center for clouds, chemistry and climate(C4) University of California. San Diego, 2002[R/OL]. <http://www.rrcac.unep.org/abc/impactstudy/>.
- [4] 袁玉欣,王 颖,裴保华.模拟林木遮荫对小麦生长和产量的影响[J]. 华北农业学报, 1999, 14(增刊):54-59.
- [5] 刘金根,刘红霞,丁奎敏,等.遮光对香根草生长发育的影响研究[J]. 草业科学, 2006, 23(4):36-39.
- [6] Chaturvedi G S, Ingram K T. Growth and yield of low land rice in response to shade and drainage[J]. *Crop Science*, 1989, 14:61-67.
- [7] Ward D A, Woolhouse H W. Comparative effects of light during growth on the photosynthetic properties of NADP-ME type C4 grasses from open and shade habitats. Photosynthetic enzyme activities and metabolism[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1986, 9(4):271-277.
- [8] 蔡昆争,骆世明.不同生育期遮光对水稻生长发育和产量形成的影响[J]. 应用生态学报, 1999, 10(2):193-196.
- [9] 刘贤赵,康绍忠,周吉福.遮阴对作物生长影响的研究进展 [J]. 干旱地区农业研究, 2001, 19(4):65-73.
- [10] Thangaraj M, Sivasubramanian V. Effects of low light intensity on growth and productivity of irrigated rice[J]. *Madras Agriculture*, 1990, 77: 220-224.
- [11] Struik P C. The effects of short and long shading, applied during different stages of growth, on the development, productivity and quality of forage maize(*Zea mays* L.)[J]. *Neth J Agric Sci*, 1983, 31(2):101-124.
- [12] 汤又悦.遮荫对水稻生长发育和产量构成因素的影响(简报)[J]. 植物生理学通讯, 1988(2):50-53.
- [13] Combell C A, Selles F, et al. Factors influencing grain N concentration of hard red spring wheat in the semiarid prairie, Can[J]. *J Soil Sci*, 1997, 57:311-327.
- [14] 任万军,杨文钰,徐精文,等.弱光对水稻籽粒生长及品质的影响[J]. 作物学报, 2003, 29(5):785-790.
- [15] 罗云峰,吕达仁,周秀骥,等.30年来我国大气气溶胶光学厚度平均分布特征分析[J]. 大气科学, 2002, 26(6):721-730.
- [15] YUAN Yu-xin, WANG Ying, PEI Bao-hua. Effect of simulating tree shading on wheat development and output[J]. *Acta Agriculturae Boreali-sinica*, 1999, 14(suppl):54-59.
- [15] LIU Jin-gen, LIU Hong-xia, DING Kui-min, et al. Effects of shading on growth and development of *Vetiveria zizanioides*[J]. *Pratacultural Science*, 2006, 23(4):36-39.
- [15] CAI Kun-zheng, LUO Shi-ming. Effects of shading on growth, development and yield formation of rice[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(2):193-196.
- [15] LIU Xian-zhao, KANG Shao-zhong, ZHOU Ji-fu. Development of re-search on the effects of shading on crop growth[J]. *Agriculture Research in the Arid Areas*, 2001, 19(4):65-73.
- [15] TANG You-yue. Effects of shading on growth, development and yield-constituting factors of rice[J]. *Plant Physiology Communications*, 1988 (2):50-53.
- [15] REN Wan-jun, YANG Wen-yu, XU Jing-wen, et al. Effects of low light on grains growth and quality in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(5):785-790.

- LUO Yun-feng, LV Da-ren, ZHOU Xiu-ji, et al. Analyses on the spatial distribution of aerosol optical depth over china in recent 30 years [J]. *Chinese Journal of Atmospheric Sciences*, 2002, 26(6): 721-730.
- [16] Chameides W L, Yu H, Liu S C, et al. Case study of the effects of atmospheric aerosols and regional haze on agriculture: An opportunity to enhance crop yield in china through emission controls? [J] *National Acad Science*, 1999, 96(24): 13626-13633.
- [17] Xia Xiangao, Li Zhangqing, Holben Brent, et al, Aerosol optical properties and radiative effects in the Yangtze Delta region of China [J]. *Journal of Geophysical Research*, 2007, 112: 1-16.
- [18] Li Huawei, Jiang Dong, Wollenweber Bernd, et al. Effects of shading on morphology, physiology and grain yield of winter wheat [J]. *European Journal of Agronomy*, 2010, 33: 267-275.
- [19] Bell G E, Danneberger T K, McMahon M J. Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade [J]. *Crop Sci*, 2000, 40: 189-195.
- [20] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术 [J]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- LI He-sheng. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [J]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [21] Fu C B, Kim J W, Zhao Z C. Impacts of global change on Asia, Asian Change in the Context of Global Change, edited by Galloy J N and Melillo J. Cambridge University Press, 1996.
- [22] Bolin B, Charlson R J. On the role of the tropospheric sulfur cycle in the short wave radiative climate of the earth [J]. *Ambio*, 1976, 5: 47-54.
- [23] Kiehl J T, Briegleb B P. The relative roles of sulfate aerosol and greenhouse gases in climate forcing [J]. *Science*, 1993, 260: 311-314.
- [24] 王喜红, 石广玉. 东亚地区人为硫酸盐的直接辐射强迫 [J]. 高原气象, 2001, 20(3): 258-263.
- WANG Xi-hong, SHI Guang-yu. Estimation of the direct radiative forcing due to anthropogenic sulfate over eastern Asia [J]. *Plateau Meteorology*, 2001, 20(3): 258-263.
- [25] 李霞, 严建民, 季本华, 等. 光氧化和遮荫条件下水稻的光合生理特性的品种差异. 作物学报, 1999, 25(3): 301-308.
- LI Xia, YAN Jian-min, JI Ben-hua, et al. Varietal difference in photosynthetic characteristics of rice under photooxidation and shading [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1999, 25(3): 301-308.
- [26] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响 [J]. 生态学报, 2007, 27(8): 3457-3463.
- LIU Yue-qiu, SUN Xiang-yang, WANG Yong, et al. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3457-3463.
- [27] 沈允钢, 施教耐, 许大全. 动态光合作用 [J]. 北京: 科学出版社, 1998.
- SHEN Yun-gang, SHI Jiao-nai, XU Da-quan. Dynamic photosynthesis [J]. Beijing: Science Press, 1998.
- [28] 李长缨, 朱其杰. 光强对黄瓜光合特性及亚适温下生长的影响 [J]. 园艺学报, 1997, 24(1): 97-99.
- LI Chang-ying, ZHU Qi-jie. Effects of light intensity on the photosynthetic characters and growth of cucumber cultivars under suboptimal temperature [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1997, 24(1): 97-99.
- [29] 李军超, 苏陕民, 李文华. 光强对黄花草植株生长效应的研究 [J]. 西北植物学报, 1995, 15(1): 78-81.
- LI Jun-chao, SU Shan-min, LI Wen-hua. Effects of light intensity on the plant growth in *H. citrina* [J]. *Acta Bot Boreal*, 1995, 15(1): 78-81.
- [30] 郭晓荣, 曹坤芳, 许再富. 热带雨林不同生态习性树种幼苗光合作用和抗氧化酶对生长光环境的反应 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(3): 377-381.
- GUO Xiao-rong, CAO Kun-fang, XU Zai-fu. Response of photosynthesis and antioxidant enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3): 377-381.
- [31] 黄俊, 郭世荣, 蒋芳玲, 等. 遮荫处理及恢复光照对白菜生长及活性氧代谢的影响 [J]. 园艺学报, 2008, 35(5): 753-756.
- HUANG Jun, GUO Shi-rong, JIANG Fang-ling, et al. Effects of shading treatment and regular light recovery on growth and reactive oxygen metabolism of pak-choi [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2008, 35(5): 753-756.
- [32] 鲍思伟, 谈锋. 不同光强对曼地亚红豆杉扦插叶片膜脂过氧化和膜保护酶活性的影响 [J]. 西部林业科学, 2009, 38(1): 1-7.
- BAO Si-wei, TAN Feng. Effects of light intensity on membrane lipid peroxidation and protective enzyme activities in leaf of *Taxus media* [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2009, 38(1): 1-7.
- [33] Ody Y. Effects of light intensity, CO₂ concentration and leaf temperature on gas exchange of strawberry plants: Feasibility studies on CO₂ enrichment in Japanese conditions [J]. *Acta Horticulturae*, 1997(439): 563-573.
- [34] 王惠哲, 庞金安, 李淑菊, 等. 弱光对春季温室黄瓜生长发育的影响 [J]. 华北农学报, 2005, 20(1): 55-58.
- WANG Hui-zhe, PANG Jin-an, LI Shu-ju, et al. Effects of low light on growth and development of cucumber in spring greenhouse [J]. *Acta Agriculturae Boreali-sinica*, 2005, 20(1): 55-58.
- [35] 宋艳霞. 套作遮荫及复光对不同大豆品种光合、氮代谢及产量、品质的影响 [J]. 四川农业大学, 2009.
- SONG Yan-xia. Effects of shading and restoration light intensity on photosynthetic characteristics, nitrogen metabolism, yield and quality in various varieties relay cropping soybean [J]. *Sichuan Agricultural University*, 2009.
- [36] 刘文海, 高东升, 束怀瑞. 不同光强处理对设施桃树光合及荧光特性的影响 [J]. 中国农业科学, 2006, 39(10): 2069-2075.
- LIU Wen-hai, GAO Dong-sheng, SHU Huai-rui. Effects of different photon flux density on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of peach trees in protected culture [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(10): 2069-2075.
- [37] Zhao Ming, Ding Zai-song, Ishihara R, et al. The changes and components of non-photochemical quenching under drought and shade conditions in maize [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(1): 59-62.
- [38] 睦晓蕾, 张宝玺, 张振贤, 等. 不同品种辣椒幼苗光合特性及弱光耐受性的差异 [J]. 园艺学报, 2005, 32(2): 222-227.
- SUI Xiao-lei, ZHANG Bao-xi, ZHANG Zhen-xian, et al. Differences of photosynthetic characteristics and low light-tolerance in seedling of

- four pepper cultivars[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2005, 32(2):222-227.
- [39] 夏叔芳, 与新建, 张振清. 叶片光合产物输出的抑制与淀粉和蔗糖的积累[J]. *植物生理学报*, 1981(7):135-142.
- XIA Shu-fang, YU Xin-jian, ZHANG Zhen-qing. Inhibition of export of photosynthetes and accumulation of starch and sucrose in leaves[J]. *Acta Phytophysiologia Sinica*, 1981(7):135-142.
- [40] 邵庆勤, 杨文钰, 樊高琼. 不同氮肥水平下烯效唑对小麦可溶性糖和淀粉含量的影响[J]. *安徽科技学院学报*, 2006, 20(4):12-15.
- SHAO Qing-qin, YANG Wen-yu, FAN Gao-qiong. The effects of uniconazole on the wheat soluble sugar and grain starch content under different nitrogen levels[J]. *Journal of Anhui Science and Technology University*, 2006, 20(4):12-15.
- [41] 李友军, 熊 瑛, 吕 强, 等. 不同类型专用小麦叶、茎、粒可溶性糖变化与淀粉含量的关系[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(11):2219-2226.
- LI You-jun, XIONG Ying, LV Qiang, et al. Studies on the dynamic changes of soluble sugar contents in leaf, stem and grain in different winter wheats and the relationship with grain starch contents[J]. *Scientia Agriculture Sinica*, 2005, 38(11):2219-2226.
- [42] 彭尽晖, 唐前瑞, 于晓英, 等. 遮荫对四季桂光合特性的影响 [J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2002, 28(3):218-219.
- PENG Jin-hui, TANG Qian-rui, YU Xiao-ying, et al. Effects of shading treatment on the photosynthesis in *Osmanthus fragans* var. *Semperflorens*[J]. *Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences)*, 2002, 28(3):218-219.
- [43] 乔新荣. 光照强度对烤烟生长发育、光合特性及品质的影响[J]. *河南农业大学学报*, 2007.
- QIAO Xin-rong. Effects of light intensity on the growth, photosynthetic characteristics and quality of flue-cured tobacco[J]. *Henan Agricultural University*, 2007.
- [44] Boardman N K. Photosynthesis on sun and shading plant[C]//Winslow R B. *Annu Rev Plant Physiology*. Californias: Annal Reviews Inc, 1977, 28:355-371.
- [45] 迟 伟, 王荣富, 张成林. 遮荫条件下草莓的光合特性变化[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(4):566-568.
- CHI Wei, WANG Rong-fu, ZHANG Cheng-lin. Changes of photosynthetic characteristics of strawberry leaf under shading[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(4):566-568.
- [46] Chow W S, Andesron J M. Light regulation of photosystem II and photosystem I reaction centers of plant thylakoid membrane [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 1996:325-336.
- [47] Osuji G O, Cuezio R G. N-carboxymethyl chitosan enhancement of the storage protein contents of maize seeds [J]. *Food Bio Technology*, 1992, 6(2):105-126.
- [48] 张明生, 彭忠华, 谢 波, 等. 甘薯离体叶片失水速率及渗透调节物质与品种抗旱性的关系[J]. *中国农业科学*, 2004, 37(1):152-156.
- ZHANG Ming-sheng, PENG Zhong-hua, XIE Bo, et al. Relationship between water loss rate of cutting leaves and osmotic regulators under water stress and drought resistance in sweet potato[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(1):152-156.
- [49] 李 林, 张更生. 阴害影响水稻产量的机制及其调控技术 II. 灌浆期模拟阴害影响水稻产量的机制[J]. *中国农业气象*, 1994, 15(3):5-9.
- LI Lin, ZHANG Geng-sheng. Mechanism of insufficient illumination impact on rice yield and its controlling technology II: Mechanism of impact of simulated insufficient illumination during the grain-filling period on rice yield[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 1994, 15(3):5-9.
- [50] 孙国琴, 蔡 葆. 甜菜糖分积累期遮光灌水对植株形态及生理指标影响的研究[J]. *中国甜菜*, 1990(4):17-23.
- SUN Guo-qin, CAI Bao. A study on the effect of sunshading and irrigating on the plant morphological and physiological quota during sugar content accumulated stage in sugarbeet[J]. *China Beet & Sugar*, 1990(4):17-23.