

# 遮阴和臭氧浓度增加对冬小麦叶片光合作用的影响

郑有飞<sup>1,2</sup>, 石茗化<sup>1\*</sup>, 吴荣军<sup>2</sup>, 徐静馨<sup>1</sup>, 古康乐<sup>1</sup>, 胡会芳<sup>2</sup>

(1.南京信息工程大学大气物理学院, 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:**基于开顶式气室(OTC),开展了遮阴和不同臭氧熏蒸水平的大田试验(不遮阴+空气,CK;不遮阴+100 nL·L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub>,T1;不遮阴+150 nL·L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub>,T2;20%遮阴+空气,T3;20%遮阴+100 nL·L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub>,T4;20%遮阴+150 nL·L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub>,T5),并采用 Diving-PAM 叶绿素荧光仪测定了冬小麦(扬麦 13)灌浆期不同叶位叶片的荧光参数,研究了遮阴和臭氧浓度增加对冬小麦灌浆期不同叶位叶片光合荧光特性的影响。结果表明,臭氧浓度增加显著降低了冬小麦灌浆期的  $F_v/F_m$ 、 $P_m$ 、 $I_k$ 、 $qP$  和实际光量子效率  $Yield$ ,提高了  $Y(NO)$ 、 $L_{(PFD)}$  和  $(1-qP)/NPQ$ ,并使  $NPQ$  和  $Y(NPQ)$  先升高后降低;遮阴处理下的臭氧胁迫对冬小麦的影响程度则显著低于未遮阴下的臭氧胁迫,遮阴缓解了臭氧胁迫对冬小麦叶片造成的损伤。可见,臭氧浓度增加抑制了 PS II 的电子传递活性,损伤了捕光系统和耗散保护机制,导致光合能力降低;遮阴则在一定程度上提高了 PS II 的电子传递速率和处理过剩光的能力,缓解了臭氧对冬小麦光保护机制的破坏。另外,由于臭氧沉降的影响导致植株下部臭氧浓度过高,倒三叶受到胁迫影响最为严重,热耗散机制受到严重损伤。

**关键词:**遮阴;臭氧;冬小麦;叶绿素荧光;光合作用

**中图分类号:**S161.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2013)10-1925-09 **doi:**10.11654/jaes.2013.10.004

## Effect of Elevated O<sub>3</sub> Concentration and Shading on Photosynthesis of Winter Wheat's Leaves

ZHENG You-fei<sup>1,2</sup>, SHI Ming-hua<sup>1\*</sup>, WU Rong-jun<sup>2</sup>, XU Jing-xin<sup>1</sup>, GU Kang-le<sup>1</sup>, HU Hui-fang<sup>2</sup>

(1.College of Atmospheric Physics, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; 2.College of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

**Abstract:** In order to research the effect of elevated O<sub>3</sub> concentration and shading on photosynthetic fluorescence parameters of the winter wheat's different leaves at grain filling stage, the different O<sub>3</sub> fumigation and shading conditions (natural light and ambient air, CK; natural light and 100 nL·L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub>, T1; natural light and 150 nL·L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub>, T2; 20% natural light and ambient air, T3; 20% natural light and 100 nL·L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub>, T4; 20% natural light and 150 nL·L<sup>-1</sup> O<sub>3</sub>, T5) on chlorophyll fluorescence of winter wheat's (YangMai 13) different leaves at grain filling stage were conducted via open-top chamber technique in conjunction with Diving-PAM fluorometer. The results showed that elevating O<sub>3</sub> concentration significantly decreased  $F_v/F_m$ 、 $P_m$ 、 $I_k$ 、 $qP$  and the actual photochemical efficiency  $Yield$  of winter wheat at grain filling stage,  $Y(NO)$ 、 $L_{(PFD)}$  and  $(1-qP)/NPQ$  rised,  $NPQ$  and  $Y(NPQ)$  increased and then decreased; the elevated O<sub>3</sub> concentration with shading has significantly less effect on wheat than never shading, shading alleviate the damage caused by O<sub>3</sub> stress on winter wheat leaves. Visible, elevated O<sub>3</sub> concentration inhibited electron transport activity of PS II, injured light harvesting systems and dissipative protection mechanisms, resulting in reduced photosynthetic capacity; shading enhanced the PS II electron transfer rate and the capability of treating the excess light, alleviate the destruction caused by O<sub>3</sub> stress on photoprotective mechanisms. Moreover, due to the impact of O<sub>3</sub> settlement, the O<sub>3</sub> concentration on the bottom of plant was too high, thus, the third leaf and the heat dissipation mechanism have been most severely damaged by O<sub>3</sub>.

**Keywords:** shading; ozone; winter wheat; chlorophyll fluorescence; photosynthesis

收稿日期:2013-02-16

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,江苏无锡人,教授,博士生导师,主要研究方向为环境气候变化和农业气象。E-mail:zhengyf@nuist.edu.cn

\*通信作者:石茗化 E-mail:minghuashi1988@126.com

大气气溶胶的存在减弱了到达地表的太阳辐射量。研究表明,在1960—2000年间,中国东部地区到达地表的太阳总辐射量每10年减少3.3%<sup>[1-2]</sup>;大多数植物对光照比较敏感,弱光条件下植株会表现出光合速率下降,实际光化学效率和光化学淬灭系数降低<sup>[3-4]</sup>,光合物质生产受到严重抑制,干物质积累量降低,最终导致产量下降等现象<sup>[5-8]</sup>。同时臭氧是一种对植物有很强烈毒害作用的气态污染物<sup>[9]</sup>,近几十年来,对流层O<sub>3</sub>浓度以每年0.5%~2.5%的速率增加<sup>[10]</sup>,目前全球已经达到平均50 nL·L<sup>-1</sup>左右(8 h 平均值)<sup>[11]</sup>,我国长三角地区O<sub>3</sub>浓度日平均值已达60 nL·L<sup>-1</sup>,极值可达160 nL·L<sup>-1</sup><sup>[12-13]</sup>。高浓度臭氧可增加作物气孔阻力,使PS II 天线色素吸收光能分配结构发生改变,抑制光合电子传递,从而降低光合速率,导致作物干物质积累和经济产量下降<sup>[14-20]</sup>。

前人关于太阳辐射减弱对农作物的影响多做遮阴处理来模拟实现,国内外关于遮阴或臭氧单一胁迫因子对农作物的影响已有诸多研究<sup>[3-8,14-20]</sup>,但对于遮阴和臭氧浓度增加对冬小麦不同叶位叶片的影响研究有待于进一步拓展,不同叶位叶片在复合因子共同作用下的影响机理仍然不清楚。因此本研究以扬麦13为研究对象,利用OTC气室,系统地开展了遮阴和不同臭氧熏蒸水平的大田试验,分析了遮阴和臭氧浓度增加下冬小麦灌浆期不同叶位叶片叶绿素荧光变化特征,旨在探讨遮阴和臭氧胁迫复合作用对冬小麦不同叶位叶片光合机制的影响规律,以客观评价光照条件对作物臭氧胁迫的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验于南京信息工程大学生态与农业气象试验站(32°03'N,118°51'E)稻麦轮作区进行。当地属于亚热带湿润气候,海拔约22 m,平均温度15.3℃,年降水总量1106.5 mm,土壤为潮土,肥力中等。试验田长约40 m,宽约20 m。供试作物扬麦13号,为当地常规品种。于2011年11月中旬条播,2012年6月15日收获。水肥管理与当地种植习惯一致。

### 1.2 试验设计

OTC由通风系统、O<sub>3</sub>发生与加入系统、开顶式熏气室3部分组成。气室由不锈钢框架构成,下部为边长1.5 m、高1.9 m的正八棱体,上部为高0.25 m,上台面为下台面面积的30%的正八棱台。气室壁用透光率超过90%的聚乙烯薄膜包裹(向下深埋0.5 m做

防渗处理)。OTC气室曝气系统用与垂直主供气管相接的8根水平布气管,每根管下侧面平均分布气孔,气孔与水平面呈45°夹角。布气装置的高度可以根据小麦的高度调整,这样可以更真实模拟气流的状况,使曝气更均匀。熏气所用的臭氧由WJ-H-Y5型高频臭氧发生器生成,借助轴流式风机(沈阳沈力牌SF2-2型),经过硅胶管和曝气系统均匀的吹送到气室内作物冠层。

遮阴棚的钢架采用内径40 mm,厚2 mm,长4 m镀锌钢管,将其埋入地下0.8 m,地上部分3.2 m,钢管分布于各气室四周,距离气室边缘0.5 m左右。遮阴棚搭建完成后,用竹竿在顶部做横梁,用以支撑遮阴网。遮阴网的遮阴率为20%(即透光率为80%)。采用锦州阳光气象科技有限公司生产的TBQ-2总辐射表作遮阴效果检验。遮阴网距气室顶部约0.5 m,保持气室的通透性。

试验于6个相同OTC气室,CK(只通空气)、T1(无遮阴+100 nL·L<sup>-1</sup>臭氧浓度)、T2(无遮阴+150 nL·L<sup>-1</sup>臭氧浓度)、T3(遮阴20%+空气)、T4(遮阴20%+100 nL·L<sup>-1</sup>臭氧浓度)、T5(遮阴20%+150 nL·L<sup>-1</sup>臭氧浓度)。臭氧是将臭氧发生器产生的臭氧与背景大气混合,通过流量计通入气室内,气室内臭氧浓度用S-200型手持式臭氧检测仪(新西兰AeroQual公司)进行监测,以保证各个气室内的臭氧浓度与设定的浓度一致,均在误差范围之内。试验期间,每隔2 h对气室内的臭氧浓度重新监测,防止出现异常变化。于2012年3月15日开始对气室内冬小麦进行O<sub>3</sub>熏蒸和遮阴处理,每天持续通入臭氧8 h(09:00—17:00),雨天不通气,整个生长季共处理65 d。

### 1.3 叶绿素荧光参数的测量与计算

利用德国WALZ公司的Diving-PAM仪器测量冬小麦灌浆期(5月10日)的叶绿素荧光。测量期间于09:30在遮蔽自然光条件下测量冬小麦植株旗叶、倒二叶及倒三叶快速光曲线(Rapid light curve, RLC),光强依次为0、120、280、447、580、790、1050、1300、1487  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,间隔10 s,每组处理5个重复。并于20:30进行30 min的暗适应后测量诱导曲线(Induction curve, IC),光强度为447  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,每组处理4个重复。

光系统II(photosystem II, PS II)的瞬时荧光 $F$ 、光适应下的最大荧光 $F_m'$ 、实际光化学效率(Yield)、光合有效辐射(PAR)、相对电子传递速率(ETR)、光化学淬灭系数( $qP$ )及非光化学淬灭系数(NPQ)由仪

器输出,其他参数按以下公式进行计算:

PS II 的最大光量子产量<sup>[21]</sup>:

$$F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$$

式中, $F_m$  为充分暗适应后的最大荧光, $F_0$  为充分暗适应后的最小荧光。

PS II 处调节性能量耗散的量子产量<sup>[22]</sup>:

$$Y(NPQ)=F_t/F_m'-F_t/F_m'$$

式中, $F_t$  为稳态实时荧光, $F_m$  及  $F_m'$  同上;

PS II 处非调节性能量耗散的量子产量:

$$Y(NO)=F_t/F_m$$

式中, $F_t$  及  $F_m$  同上。

光合功能的相对限制<sup>[23]</sup>:

$$L_{(FDD)}=1-(qP \times F_v'/F_m')/0.83$$

式中,1 为  $qP$  的最适值,0.83 为  $F_v'/F_m'$  的最适值,其中, $F_v'=F_m'-F_0$ , $F_m'$  和  $F_0$  同上。

量子子过剩程度<sup>[24]</sup>:

$$(1-qP)/NPQ$$

式中, $qP$  为光化学淬灭系数, $NPQ$  为非光化学淬灭系数。

#### 1.4 快速光曲线(RLC)的拟合

快速光曲线的拟合采用最小二乘法,拟合采用 Smith 的公式<sup>[25]</sup>:

$$P=P_m \times \alpha \times PAR / \sqrt{P_m^2 + (\alpha \times PAR)^2}$$

式中, $P$  为相对电子传递速率, $PAR$  为光合有效辐射, $P_m$  为无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率, $\alpha$  是快速光曲线的初始斜率, $\sqrt{}$  为平方根函数,半饱和光强  $I_k=P_m/\alpha$ 。

#### 1.5 统计分析

快速光曲线用 Origin8.0 进行拟合,用 SPSS17.0 进行差异分析,运用单因素方差分析法 (one-way ANOVA) 进行平均数的差异显著性检验, $P<0.05$  为差异显著,LSD 法进行多重比较。

### 2 结果与分析

#### 2.1 遮阴条件与臭氧浓度变化对冬小麦叶片 RLC 相关参数的影响

表 1 给出了遮阴和不遮阴条件下,臭氧浓度增加对冬小麦灌浆期不同叶位叶片快速光曲线 (RLC) 中 PS II 的实际光化学效率  $Yield$ 、最大潜在相对电子传递速率  $P_m$ 、初始斜率  $\alpha$  和半饱和光强  $I_k$  各项参数随不同处理的变化。

由表 1 可以看出,随着臭氧浓度增加,不同处理组各叶位叶片 PS II 的实际光化学效率  $Yield$  大体呈现降低的趋势。T1 组各叶位叶片的  $Y$  值较 CK 组降低了 7.3%~26.9%,旗叶降幅最大;T2 组与 CK 组相比,降低了 24.6%~32.3%,差异显著;T2 组各叶位叶片  $Y$  值均低于 T1 组,且达到显著性差异 ( $P<0.05$ )。在遮阴条件下,T3 组较 CK 组升高了 10.2%~36.7%,T4 组与 CK 组相比升高了 6.4%~45.4%,但倒二叶和倒三叶差异不显著 ( $P>0.05$ ),T5 组相比与 CK 组则显著降低 ( $P<0.05$ ),降幅为 0.6%~9.2%。同一处理组中,叶片从上到下 PS II 的实际光化学效率  $Yield$  大致表现出逐渐下降的趋势。臭氧胁迫显著降低 PS II 反应中心电荷分离的实际效率,适度的遮阴处理减缓了臭氧

表 1 遮阴和臭氧浓度增加对冬小麦灌浆期不同叶位叶片  $Y$ 、 $P_m$ 、 $\alpha$  和  $I_k$  的影响

Table 1 Effect of elevated  $O_3$  concentration and shading on  $Y$ 、 $P_m$ 、 $\alpha$  and  $I_k$  of the winter wheat's different leaves at grain filling stage

| 项目       |     | CK            | T1            | T2            | T3            | T4            | T5            |
|----------|-----|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| $Y$      | 旗叶  | 0.480±0.076a  | 0.351±0.009b  | 0.325±0.030b  | 0.529±0.056c  | 0.371±0.008b  | 0.436±0.006d  |
|          | 倒二叶 | 0.422±0.128a  | 0.374±0.007b  | 0.318±0.002c  | 0.475±0.015d  | 0.449±0.015d  | 0.413±0.005a  |
|          | 倒三叶 | 0.313±0.123a  | 0.290±0.045a  | 0.231±0.025b  | 0.428±0.038c  | 0.455±0.001c  | 0.311±0.004a  |
| $P_m$    | 旗叶  | 183.29±12.33a | 209.41±0.29b  | 137.43±0.28c  | 227.33±36.39d | 150.79±4.09e  | 145.38±0.03e  |
|          | 倒二叶 | 117.83±6.91a  | 100.94±15.11b | 126.68±2.71c  | 192.26±34.29d | 134.55±4.46c  | 175.24±6.19e  |
|          | 倒三叶 | 115.70±31.96a | 101.96±30.47b | 90.98±0.01c   | 142.78±20.44d | 143.20±0.27d  | 89.07±6.55c   |
| $\alpha$ | 旗叶  | 0.257±0.034a  | 0.206±0.010b  | 0.185±0.033c  | 0.298±0.023d  | 0.216±0.009b  | 0.277±0.008a  |
|          | 倒二叶 | 0.153±0.042a  | 0.293±0.018b  | 0.283±0.003b  | 0.255±0.003c  | 0.315±0.018d  | 0.294±0.015b  |
|          | 倒三叶 | 0.143±0.038a  | 0.113±0.025b  | 0.081±0.041c  | 0.309±0.007d  | 0.319±0.006d  | 0.233±0.006e  |
| $I_k$    | 旗叶  | 713.28±68.85a | 639.69±50.12b | 553.34±3.86c  | 742.34±29.55a | 662.91±25.25b | 587.64±20.95d |
|          | 倒二叶 | 715.60±61.11a | 429.81±7.82b  | 342.21±1.70c  | 733.74±7.74a  | 427.68±13.35b | 396.83±51.08d |
|          | 倒三叶 | 725.41±64.06a | 436.05±8.30b  | 404.49±11.92c | 742.29±15.71d | 449.51±9.45b  | 407.74±48.97c |

注:同行间 a、b、c、d、e 字母不同,表示处理间差异显著 ( $P<0.05$ )。下同。

Note: The different letters mean significant difference among treatments at 0.05 level, the same below.

对小麦叶片的伤害;且随着叶位的降低,PS II 的实际光化学效率  $Yield$  也显著降低。

最大潜在相对电子传递速率  $P_m$  随臭氧浓度的增加逐渐降低,与 CK 组相比,T1 和 T2 组  $P_m$  降低幅度分别为 11.9%~14.3%和 21.4%~25%,差异显著。在遮阴条件下,T3 组升高幅度为 23.4%~63.2%;T4 和 T5 旗叶降幅分别为 17.7%和 20.7%,T3、T4、T5 处理组的旗叶和倒二叶与 CK 组相比, $P_m$  值均表现出显著差异 ( $P<0.05$ ),T3 与 T4 处理组倒三叶的  $P_m$  值差异不显著 ( $P>0.05$ )。同一处理组中,叶片从上到下大致表现为逐渐下降。臭氧胁迫显著降低了 PS II 将电子传递到 PS I 的最大潜在速率,20%遮阴则提高了电子传递速率。

快速光曲线的初始斜率  $\alpha$  随着臭氧浓度的增加,大体呈现出降低的变化趋势。T1 和 T2 组分别较 CK 组降低了 19.8%~21%和 28%~43.4%;T3、T4 和 T5 组则较 CK 组分别升高了 16%~116.1%、16%~105.9%和 7.8%~92.2%;各处理组倒三叶增幅均最大,差异显著 ( $P<0.05$ )。T4、T5 组与 T3 组相比,均显著降低 ( $P<0.05$ )。

随着臭氧浓度增加,半饱和光强  $I_k$  也逐渐下降。T1 和 T2 组与 CK 组相比分别降低了 10.3%~39.9%和 22.4%~52.2%;T3 处理组较 CK 组上升了 2.3%~4.1%,差异不显著 ( $P>0.05$ );T4 和 T5 处理组分别较 CK 组下降 7.1%~40.2%和 17.6%~44.5%,各叶位叶片的半饱和光强  $I_k$  均显著低于 CK 组 ( $P<0.05$ )。适度的遮阴对冬小麦叶片的半饱和光强影响不大,臭氧增加则显著降低了冬小麦对强光的耐受能力。

## 2.2 不同遮阴条件和臭氧浓度变化对冬小麦叶片 IC

### 达稳态时相关参数的影响

#### 2.2.1 对冬小麦灌浆期不同叶位叶片光合活性的影响

表 2 给出了不同遮阴条件和臭氧浓度增加对冬小麦灌浆期不同叶位叶片的 PS II 的最大光量子产量  $F_v/F_m$ 、PS II 的实际光化学效率  $Yield$ 、光化学淬灭系数  $qP$  和光合功能的相对限制  $L_{(PFD)}$  各项光合活性参数的变化。

从表 2 可以看出,随着臭氧浓度升高,PS II 的最大光量子产量  $F_v/F_m$  下降的趋势。T1 和 T2 组较 CK 组分别降低了 0.1%~3.4%和 5.0%~7.2%,倒三叶降幅最大,差异显著 ( $P<0.05$ )。T1 组旗叶和倒二叶较 CK 组无显著差异 ( $P>0.05$ );在遮阴条件下,T3 组较 CK 组升高了 0.5%~2.5%,T4 和 T5 组与 CK 组相比分别降低了 0.2%~1.1%和 2.9%~5.9%,其中 T4 处理组各叶位同 CK 组、T3 处理组差异不显著 ( $P>0.05$ ),T5 处理组同 CK 组、T3 和 T4 处理组比差异显著 ( $P<0.05$ )。同一处理组中,叶片的 PS II 的最大光量子产量  $F_v/F_m$  从上到下呈现下降的趋势。臭氧胁迫显著降低了 PS II 反应中心的最大光量子产量,而适度的遮阴会增加 PS II 反应中心的开放程度。

$Y$  为经过充分暗适应后,光合作用速率在  $447 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的光化光强下逐渐上升至稳定时 PS II 反应中心的实际光化学效率。随着臭氧浓度升高, $Y$  值逐渐降低。T1 和 T2 组较 CK 组分别下降了 2.2%~5.8%和 1.7%~24.4%,各叶位叶片均显著低于 CK 组 ( $P<0.05$ );遮阴条件下,T3 组较 CK 组比下降了 18.1%~21.4%;T4 组较 CK 组降低了 6.6%~25.1%,其中倒二叶  $Y$  值与 CK 组无显著差异 ( $P>0.05$ );T5 处理

表 2 遮阴和臭氧浓度增加对冬小麦灌浆期不同叶位叶片  $F_v/F_m$ 、 $Y$ 、 $qP$  和  $L_{(PFD)}$  的影响

Table 2 Effect of elevated  $\text{O}_3$  concentration and shading on  $F_v/F_m$ 、 $Y$ 、 $qP$  and  $L_{(PFD)}$  of the winter wheat's different leaves at grain filling stage

| 项目          |     | CK           | T1           | T2           | T3            | T4            | T5           |
|-------------|-----|--------------|--------------|--------------|---------------|---------------|--------------|
| $F_v/F_m$   | 旗叶  | 0.818±0.010a | 0.811±0.008a | 0.768±0.014b | 0.817±0.002a  | 0.816±0.007a  | 0.770±0.008b |
|             | 倒二叶 | 0.802±0.010a | 0.801±0.011a | 0.744±0.010b | 0.822±0.004c  | 0.811±0.010ac | 0.766±0.014d |
|             | 倒三叶 | 0.786±0.022a | 0.759±0.009b | 0.747±0.026c | 0.790±0.012a  | 0.777±0.026a  | 0.763±0.013b |
| $Y$         | 旗叶  | 0.594±0.025a | 0.581±0.009b | 0.449±0.001c | 0.467±0.005c  | 0.555±0.015d  | 0.410±0.008e |
|             | 倒二叶 | 0.526±0.013a | 0.544±0.017b | 0.517±0.064c | 0.567±0.019b  | 0.526±0.064a  | 0.493±0.021d |
|             | 倒三叶 | 0.530±0.028a | 0.499±0.002b | 0.467±0.042c | 0.434±0.021d  | 0.397±0.042e  | 0.464±0.016c |
| $qP$        | 旗叶  | 0.752±0.017a | 0.727±0.010b | 0.698±0.025c | 0.714±0.020bc | 0.784±0.025d  | 0.815±0.025e |
|             | 倒二叶 | 0.749±0.024a | 0.661±0.023b | 0.586±0.016c | 0.753±0.024a  | 0.776±0.016a  | 0.857±0.005d |
|             | 倒三叶 | 0.777±0.008a | 0.677±0.021b | 0.550±0.048c | 0.757±0.032a  | 0.750±0.048a  | 0.850±0.080d |
| $L_{(PFD)}$ | 旗叶  | 0.312±0.052a | 0.320±0.034a | 0.460±0.001b | 0.437±0.007c  | 0.331±0.018a  | 0.507±0.009d |
|             | 倒二叶 | 0.366±0.016a | 0.427±0.015b | 0.494±0.025c | 0.317±0.022d  | 0.294±0.025d  | 0.406±0.026b |
|             | 倒三叶 | 0.387±0.050a | 0.417±0.020b | 0.474±0.091c | 0.477±0.026c  | 0.474±0.091c  | 0.460±0.035d |

组较 CK 组比下降了 6.3%~31%, 与 CK、T3 和 T4 处理组均有显著差异 ( $P<0.05$ )。遮阴和臭氧胁迫均显著降低光合诱导阶段 PS II 反应中心的电荷分离实际效率。

光化学淬灭系数  $qP$  随着臭氧浓度升高呈逐渐降低的趋势。T1 和 T2 组较 CK 组分别降低了 3.3%~12.9%, 各叶位叶片均与 CK 组有显著差异 ( $P<0.05$ ); T3 组与 CK 组相比降低了 2.6%~5.1%; T4 和 T5 组与 CK 组比分别升高了 3.6%~4.3% 和 8.4%~14.4%, T4 组各叶位叶片与 CK 和 T3 处理组无显著差异 ( $P>0.05$ ), T3 组与 CK 组差异显著 ( $P<0.05$ )。同一处理组内各叶位叶片无明显规律。臭氧浓度升高使冬小麦叶片捕获的光能用于光化学反应的比例降低, 但遮阴会将捕获的光能更多地用于光化学反应。

$L_{(PD)}$  为冬小麦的光合作用相对其最适状态 ( $qP=1, F_v'/F_m'=0.83$ ) 受到的限制。由表 2 可知, 光合功能的相对限制  $L_{(PD)}$  随着臭氧浓度的升高逐渐增大。T1 和 T2 组较 CK 组分别上升了 2.6%~16.7% 和 22.5%~47.4%, 且各叶位叶片显著高于 CK 组 ( $P<0.05$ ); T3 处理组较 CK 组上升了 23.3%~40.1%, 各叶位叶片均显著高于 CK 组; T4 和 T5 组较 CK 组上升了 6.1%~22.5% 和 10.9%~62.5%, 除倒三叶与 T3 和 T4 处理组差异不大外, T5 处理组均显著高于其他处理组 ( $P<0.05$ )。遮阴和臭氧胁迫均对冬小麦的光合作用造成了严重限制。

## 2.2.2 对冬小麦灌浆期不同叶位叶片能量耗散机制的影响

表 3 给出了不同遮阴条件和臭氧浓度增加对冬

小麦灌浆期不同叶位叶片的非光化学淬灭系数  $NPQ$ 、PS II 处非调节性能量耗散的量子产量  $Y(NO)$ 、PS II 处调节性能量耗散的量子产量  $Y(NPQ)$  和光量子过剩程度  $(1-qP)/NPQ$  各项参数随不同处理的变化。

由表 3 可知, 随着臭氧浓度增加, 叶片的  $NPQ$  大致呈先升高后降低的趋势。T1 组较 CK 组上升了 13.1%~62.8%, 且显著高于 CK 组 ( $P<0.05$ ); T2 组较 CK 组降低了 2.7%~37.9%, 各叶位叶片均与 CK 和 T1 处理组有显著差异 ( $P<0.05$ ); T4 和 T5 组与 CK 组相比增幅分别达 28.4%~55.5% 和 48.2%~180.4%, 其中 T5 组增幅最大。同一处理组内,  $NPQ$  随叶位降低而下降。臭氧胁迫显著降低了冬小麦的热耗散能力, 遮阴在一定程度上缓解了臭氧胁迫对叶片造成的损害。

PS II 处非调节性能量耗散的量子产量  $Y(NO)$  大致呈逐渐升高的趋势。T1 和 T2 组较 CK 组分别升高了 6.0%~10.8% 和 16.9%~31.9%, 差异显著; T3 组与 CK 组相比降低了 0~9.9%, 其中旗叶与 CK 组相比差异不显著 ( $P>0.05$ ), 倒二叶和倒三叶与 CK 组差异显著 ( $P<0.05$ ); T4 组较 CK 组下降了 9.6%~11.7%, 除倒三叶与 CK 差异不显著外, 其他叶片均与 CK 组差异显著 ( $P<0.05$ ); T5 组较 CK 组比降低了 10.7%~18.3%, 旗叶和倒二叶与 CK、T3 组差异显著 ( $P<0.05$ ), 和 T4 组差异不显著 ( $P>0.05$ ), 倒三叶与 T3 组无显著差异 ( $P>0.05$ ), 与其他组有显著差异 ( $P<0.05$ )。臭氧胁迫使光系统受到损伤, 遮阴会减缓损伤程度。

PS II 处调节性能量耗散的量子产量  $Y(NPQ)$  总体呈现先升高后降低的趋势, 但均高于 CK 组。T1、T2 处理组与 CK 组比增幅分别为 39.8%~81.2% 和 13%~

表 3 遮阴和臭氧浓度增加对冬小麦灌浆期不同叶位叶片  $NPQ$ 、 $Y(NO)$ 、 $Y(NPQ)$  和  $(1-qP)/NPQ$  的影响

Table 3 Effect of elevated  $O_3$  concentration and shading on  $NPQ$ 、 $Y(NO)$ 、 $Y(NPQ)$  and  $(1-qP)/NPQ$  of the winter wheat's different leaves at grain filling stage

| 项目           |     | CK           | T1           | T2           | T3           | T4           | T5           |
|--------------|-----|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| $NPQ$        | 旗 叶 | 0.514±0.014a | 0.300±0.115b | 0.651±0.001c | 0.898±0.09d  | 0.660±0.081c | 1.160±0.063e |
|              | 倒二叶 | 0.291±0.060a | 0.329±0.027b | 0.283±0.119a | 0.418±0.035c | 0.383±0.119c | 0.816±0.227d |
|              | 倒三叶 | 0.535±0.094a | 0.871±0.033b | 0.212±0.018c | 0.738±0.051d | 0.832±0.018e | 0.793±0.047e |
| $Y(NO)$      | 旗 叶 | 0.314±0.001a | 0.348±0.009b | 0.367±0.010c | 0.314±0.029a | 0.284±0.022d | 0.273±0.005d |
|              | 倒二叶 | 0.334±0.014a | 0.354±0.002a | 0.435±0.011b | 0.312±0.012c | 0.295±0.011d | 0.273±0.020d |
|              | 倒三叶 | 0.335±0.009a | 0.326±0.009b | 0.442±0.001c | 0.302±0.023d | 0.342±0.001a | 0.299±0.001d |
| $Y(NPQ)$     | 旗 叶 | 0.146±0.018a | 0.067±0.014b | 0.327±0.022c | 0.252±0.012d | 0.179±0.019e | 0.317±0.012c |
|              | 倒二叶 | 0.093±0.003a | 0.130±0.011b | 0.114±0.032b | 0.121±0.018b | 0.114±0.032b | 0.226±0.045c |
|              | 倒三叶 | 0.154±0.008a | 0.279±0.013b | 0.174±0.023a | 0.256±0.003c | 0.274±0.023b | 0.237±0.015d |
| $(1-qP)/NPQ$ | 旗 叶 | 0.594±0.111a | 0.643±0.002b | 0.745±0.015b | 0.319±0.065d | 0.310±0.052d | 0.549±0.008e |
|              | 倒二叶 | 0.482±0.023a | 0.533±0.012b | 0.782±0.123c | 0.479±0.027a | 0.382±0.123d | 0.511±0.019e |
|              | 倒三叶 | 0.428±0.042a | 0.417±0.014a | 0.755±0.129b | 0.309±0.009c | 0.355±0.129d | 0.639±0.056e |

124%, T1 组与 CK 组差异显著 ( $P < 0.05$ ), 但 T2 组除旗叶与 T1 组差异显著 ( $P < 0.05$ ) 外, 倒二叶和倒三叶与 T1 组均无显著差异 ( $P > 0.05$ ); T3 处理组较 CK 组上升了 30.1%~72.6%, T4 和 T5 组与 CK 组相比分别升高了 22.6%~77.9% 和 53.9%~143%, 差异显著。臭氧胁迫下冬小麦的调节性热耗散显著增强。T1 组调节性热耗散显著增强, 遮阴对调节性热耗散有促进作用。

光量子过剩程度  $(1-qP)/NPQ$  在灌浆期逐渐增加。T1 和 T2 组较 CK 组分别下降了 8.2%~10.6% 和 25.4%~76.4%, 差异显著; T3 和 T4 组较 CK 组降低了 0.6%~46.3% 和 17.1%~47.8%; T5 组较 CK 组升高了 6%~49.3%, 与其他处理组差异显著 ( $P < 0.05$ )。同一处理组内, 倒三叶的光量子过剩程度最大, 倒二叶次之。臭氧胁迫显著提高了同一光强下的光量子过剩程度, 遮阴会减缓叶片内光量子过剩。

### 3 讨论

光合作用是植物生理的核心功能, 其运转状况可以用来表征植物的健康状况与活力<sup>[26]</sup>。冬小麦的光合作用对地表臭氧浓度增加和辐射减弱非常敏感, 而叶绿素荧光探测法是分析作物光合生理及各种外界环境因素对作物影响的一门新型、灵敏、无损伤的植物活体原位测定和诊断分析新技术<sup>[27]</sup>。叶绿素荧光对各种胁迫因子十分敏感, 经常被用于评价光合机构的功能和环境胁迫对其产生的影响<sup>[28-29]</sup>。

PS II 的实际光化学效率  $Yield$  反映了 PS II 反应中心在部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率<sup>[24]</sup>, 表示光化学反应能量的消耗比例<sup>[30]</sup>。本研究中, 臭氧浓度增加导致 PS II 系统的原初光能捕获效率降低, 但遮阴后 PS II 的实际光化学效率  $Yield$  比未遮阴处理组下降幅度要小得多, 表明遮阴会减缓臭氧胁迫对光系统原初光能捕获效率的影响。对  $qP$  研究发现, 其值随着臭氧浓度的升高显著下降, 说明 PS II 原初电子受体  $Q_A$  重新氧化形成  $Q_A$  的量减少<sup>[31-32]</sup>, 而氧化态  $Q_A$  是 PS II 电子传递的原初醌受体, 它决定 PS II 的激发能捕获效率<sup>[27]</sup>。PS II 的激发能捕获效率受到抑制, 造成臭氧胁迫下的  $Yield$  的降低, 而遮阴会提高  $qP$  的值即缓解臭氧胁迫对激发能捕获效率造成的伤害。另外, 由于臭氧的沉降效果, 随着叶位的降低, 臭氧浓度也逐渐升高, 使得同一处理组下位叶片的实际光化学效率  $Yield$  较上位叶片低。

快速光曲线中荧光参数的变化可以提供受损植

物光合作用的信息<sup>[33]</sup>, 通过快速光曲线不仅能够判断当前状态下植物的光合作用能力, 而且能够评估环境中光强对植物潜在的光合作用能力的影响<sup>[34]</sup>。 $P_m$ 、 $\alpha$  和  $I_k$  反映了光耐受能力、光能利用效率和电子传递能力<sup>[26]</sup>。本研究中, 随着臭氧浓度升高,  $P_m$ 、 $\alpha$  和  $I_k$  均显著降低, 表明在臭氧胁迫下, 各叶位叶片的光耐受能力、光能利用效率和电子传递的能力显著下降; 电子传递能力的下降可能是因为臭氧胁迫破坏了质体醌受体功能、酪氨酸氧化还原能力、放氧化合物及 D1 蛋白<sup>[35]</sup>, 光耐受能力的下降则可能是臭氧胁迫降低了小麦光合碳同化的关键酶 Rbisco 活性, 使其羧化速率下降引起的。遮阴后,  $P_m$  和  $I_k$  较未遮阴的臭氧处理增大, 遮阴会显著提高冬小麦各叶位叶片的光耐受性和电子传递能力。这可能是由于在遮阴环境下, 冬小麦叶片捕获光量子用于光合作用的能力得到增强并大幅降低了呼吸消耗, 来维持植株正常生长<sup>[36]</sup>, 表明遮阴缓解了臭氧胁迫对 PS II 系统内电子传递速率的抑制。

最大光量子产量  $F_v/F_m$  反映 PS II 反应中心内光能转换效率 (Intrinsic PS II efficiency) 或称最大 PS II 的光能转换效率 (Optimal/maximal PS II efficiency), 在叶片暗适应后测得。非逆境条件下该参数的变化极小, 在  $0.832 \pm 0.004$  左右, 不受物种和生长条件影响, 逆境或者受损伤条件下该参数明显降低<sup>[28-29, 37-38]</sup>。 $F_v/F_m$  降低包括 PS II 反应中心的光化学伤害和系统提高热耗散, 后者实际上就是保护机制<sup>[39]</sup>。一个稳定  $F_v/F_m$  的维持表示植物 PS II 光化学反应未受到破坏<sup>[40]</sup>。Calatayud A 等<sup>[15, 41]</sup>研究发现, PS II 补光天线的  $NPQ$  增加、 $qP$  下降或 PS II 反应中心的光损伤都可能造成  $F_v/F_m$  的下降。本研究中, 随着臭氧浓度的增加,  $F_v/F_m$  呈逐渐下降的态势。表明在臭氧胁迫下冬小麦 PS II 光化学反应中心的光能转化效率受到抑制, 反应中心受到光化学伤害<sup>[42-43]</sup>。进一步研究发现, 在臭氧浓度为  $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  时, 除倒三叶外  $F_v/F_m$  均高于 0.8, 当臭氧浓度增加到  $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  时  $F_v/F_m$  则降低到 0.8 以下, 这与郑有飞等<sup>[44]</sup>的研究结果一致; 前者的降低可能是 PS II 补光天线的  $NPQ$  增加的结果, 后者则可能是由于 PS II 原初电子受体  $Q_A$  重新氧化形成  $Q_A$  的量减少, 导致电子传递活性受到抑制所引起。遮阴后, 虽然  $F_v/F_m$  随着臭氧胁迫而下降, 但降低幅度远小于未遮阴处理, 表明遮阴会一定程度提高 PS II 光化学反应中心的开放程度, 但  $qP$  显著降低、 $NPQ$  显著升高, 表明冬小麦叶片捕获的光能用于光化反应的比例显著降低, 而转化为热能消耗的比例增高, 为碳同化积累的能量

减少,这可能是小麦叶片对弱光适应而形成的一种保护机制<sup>[45]</sup>。随着叶位的降低,小麦叶片的  $F_v/F_m$  也逐渐减少,尤其是倒三叶远小于 0.8,表明由于臭氧沉降的影响,小麦植株下部用于热耗散的机制严重损伤,以提高热耗散来保护光合系统的功能已经失效。

$Y(NPQ)$ 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<sup>[46]</sup>。 $Y(NO)$ 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,是光伤害的重要指标,其升高表明光化学能量转换和保护性的调节机制已不足以将植物吸收的过剩光能完全耗散掉,此时植物可能已经受到损伤,或继续照光将受到损伤<sup>[43]</sup>。本研究中,随着臭氧浓度的增加, $Y(NPQ)$ 和  $NPQ$  先增加后降低, $Y(NO)$ 逐渐升高。研究发现臭氧浓度为  $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  时  $Y(NPQ)$ 和  $NPQ$  显著高于 CK 组;臭氧浓度为  $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  时  $Y(NPQ)$ 和  $NPQ$  则显著低于 CK 组, $Y(NO)$ 显著高于 CK 组,表明臭氧浓度为  $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  的处理下光保护机制仍然在正常运行;但臭氧浓度为  $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  处理光保护机制受到了破坏,且随着叶位的降低破坏越严重。遮阴后,旗叶叶片的  $NPQ$  和  $Y(NPQ)$ 随着臭氧浓度的升高而升高, $Y(NO)$ 下降,表明遮阴缓解了臭氧对冬小麦光保护机制的破坏,可能是因为遮阴导致 PS II 系统光化学反应中心开放的比例增加,处理过剩光能力增强所引起的。另外, $qP$ 随着臭氧浓度的升高而降低, $NPQ$ 在臭氧浓度为  $100 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  时较 CK 升高,由此可以看出,随着臭氧浓度升高,光系统捕获的光能用于光化学反应的比例降低,多余的光能通过天线热耗散散出。在臭氧浓度为  $150 \text{ nL} \cdot \text{L}^{-1}$  时天线热耗散已经不足以耗散掉全部光能,引起光合系统破坏<sup>[47]</sup>。倒二叶和倒三叶由于臭氧浓度过大,导致光保护机制严重损伤,通过热耗散途径保护光合机构功能被严重破坏。

#### 4 结论

(1) 臭氧浓度增加导致冬小麦 PS II 反应中心受到光化学伤害,降低了 PS II 反应中心光能捕获效率和转化效率,造成最大光化学量子产量的降低。破坏了光化学淬灭( $qP$ )和非光化学淬灭( $NPQ$ )机制,使捕获的光能用于光化学反应的比例减少,增加了 PS II 吸收的光能向热耗散途径分配的比例。

(2) 遮阴和臭氧胁迫共同作用下,遮阴处理可以减缓臭氧胁迫对冬小麦叶片造成的损伤;遮阴在一定

程度上可以提高 PS II 反应中心的开放程度和电荷分离效率,增强小麦的光耐受能力,增强处理过剩光的能力,缓解臭氧对冬小麦光保护机制的破坏。

(3) 各处理组的各叶位叶片荧光参数呈现明显的动态变化,大致表现为随叶位的下降呈逐渐下降的趋势,由于臭氧沉降的影响导致植株下部臭氧浓度过高,倒三叶所受到的胁迫影响最为严重。

#### 参考文献:

- [1] Xia X G, Li Z Q, Brent holben. Aerosol optical properties and radiative effects in the Yangtze Delta Region of China[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2007, 22(12):1-16.
- [2] Srinivasan J, Sulochana Gadgil. Asian brown cloud fact and fantasy[J]. *Current Science*, 2008, 83(5):586-592.
- [3] 牟会荣,姜东,戴廷波,等.遮荫对小麦旗叶光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2008, 41(2):599-606.  
MU Hui-rong, JIANG Dong, DAI Ting-bo, et al. Effect of shading on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characters in wheat flag leaves[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(2):599-606.
- [4] 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.
- [5] 董琦,王爱萍,贺文强,等.不同遮阴强度对小麦产量的影响[J]. *山西农业科学*, 2007, 35(10):29-30.  
DONG Qi, WANG Ai-ping, HE Wen-qiang, et al. Effect of shading on physiological and yield of winter wheat[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2007, 35(10):29-30.
- [6] 贺明荣,王振林,高淑萍.不同小麦品种千粒重对灌浆期弱光的适应性分析[J]. *作物学报*, 2001, 27(5):640-644.  
HE Ming-rong, WANG Zhen-lin, GAO Shu-ping. Analysis on adaptability of wheat cultivars to low light intensity during grain filling[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(5):640-644.
- [7] Li huawei, Dong Jiang, Bernd Wollenweber, et al. Effects of shading on morphology, physiology and grain yield of winter wheat[J]. *European Journal of Agronomy*, 2010, 33(4):267-275.
- [8] Lakshmi P M, Vanangamudi M. Effect of low light on yield and physiological attributes of rice[J]. *Crop Management and Physiology*, 2004, 29(2):71-73.
- [9] Groth J V, Krupa S V. Crop ecosystem response to climate change: Interactive effects of ozone, ultraviolet-B radiation, sulphur dioxide and carbon dioxide on crops[M]//Reddy K R, Hodges H F. climate change and global crop productivity. CABI International, Wallingford, 2000: 387-405.
- [10] 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.
- [11] Fiscus E L, Booker F L, Burkey K O. Crop responses to ozone: Uptake,

- modes of action, carbon assimilate-on and partitioning[J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, 28(8):997-1011.
- [12] 刘建栋, 周秀骥, 于强, 等. 近地层大气臭氧对水稻光合作用影响的数值模拟[J]. 环境科学学报, 2003, 23(3):289-294.
- LIU Jian-dong, ZHOU Xiu-ji, YU Qiang, et al. Simulation of the impact of ozone on rice canopy photosynthesis [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2003, 23(3):289-294.
- [13] 白月明, 霍治国, 王春乙, 等. 臭氧浓度增加对冬小麦叶片影响的试验研究[J]. 中国农业气象, 2000, 11(4):20-27.
- BAI Yue-ming, HUO Zhi-guo, WANG Chun-yi, et al. The experimental study on influence of increasing O<sub>3</sub> concentration on winter wheat leaf[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2000, 11(4):20-27.
- [14] Keller F, Bassin S, Ammann C, et al. High-resolution modelling of AOT40 and stomatal ozone uptake in wheat and grassland: A comparison between 2000 and the hot summer of 2003 in Switzerland [J]. *Environmental Pollution*, 2007, 146(3):671-677.
- [15] 谢居清, 郑启伟, 王效科, 等. 臭氧对原位条件下水稻叶片光合、穗部性状及产量构成的影响[J]. 西北农业学报, 2006, 15(3):27-30.
- XIE Ju-qing, ZHENG Qi-wei, WANG Xiao-ke, et al. Effect of ozone on photosynthesis of rice leaves, ear character and yield component in situ[J]. *Acta Agriculture Boreali-occidentalis Sinica*, 2006, 15(3):27-30.
- [16] Vandermeiren K, Black C, Pleijel H, et al. Impact of rising tropospheric ozone on potato: Effects on photosynthesis, growth, productivity and yield quality[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28:982-996.
- [17] 金东艳, 赵天宏, 付宇, 等. 臭氧浓度升高对大豆光合作用及产量的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(4):632-635.
- JIN Dong-yan, ZHAO Tian-hong, FU Yu, et al. Effects of elevated ozone concentration on soybean photosynthesis and yield [J]. *Soybean Science*, 2009, 28(4):632-635.
- [18] Endol R, Omasa K. 3-D cell-level chlorophyll fluorescence imaging of ozone injured sunflower leaves using a new passive light microscope system[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(4):765-772.
- [19] 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.
- [20] 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. The effect of ozone and aerosol concentration on crop[M]. Beijing: China Meteorological Press, 2007.
- [21] Kitajima M, Butler W L. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1975, 376(1):105-115.
- [22] Genty B, Harbinson J, Cailly A L, et al. Fate of excitation at PSII in leaves: The nonphotochemical side[R]. Presented at The Third BB-SRC Robert Hill Symposium on Photosynthesis, March 31 to April 3, 1996, University of Sheffield, Department of Molecular Biology and Biotechnology, Western Bank, Sheffield, UK, Abstract No.:28.
- [23] Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis[M]. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer, Berlin, 1994:49-70.
- [24] Park Y, Chow W S, Anderson J M. The quantum yield of photoinactivation of photosystem II in pea leaves is greater at low than at high photon exposure[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1995, 36(6):1163-1167.
- [25] Smith E L. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1936, 22(8):504-511.
- [26] Calatayud A, Iglesias D J, Talón M, et al. Effects of long term ozone exposure on citrus chlorophyll a fluorescence and gas exchange[J]. *Photosynthe*, 2006, 44(4):548-554.
- [27] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002:157-261.
- XU Da-quan. The efficiency of photosynthesis[M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2002:157-261.
- [28] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345):659-668.
- [29] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4):444-448.
- ZHANG Shou-ren. Chlorophyll Fluorescence of the meaning and discussion[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4):444-448.
- [30] Govidjee. A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photo protection[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14:1663-1667.
- [31] 王可珍, 许春辉, 赵福洪, 等. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. 生物物理学报, 1997, 13(2):273-278.
- WANG Ke-fen, XU Chun-hui, ZHAO Fu-hong, et al. The effect of water stress on some in vivo chlorophyll a fluorescence parameters of wheat flag leaves[J]. *Acta Biophysica Sinica*, 1997, 13(2):273-278.
- [32] 郑有飞, 胡程达, 吴荣军, 等. 地表臭氧浓度升高对冬小麦光合作用的影响[J]. 生态学报, 2010b, 30(4):847-855.
- ZHENG You-fei, HU Cheng-da, WU Rong-jun, et al. Experiment with effects of increased surface ozone concentration upon winter wheat photosynthesis[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010b, 30(4):847-855.
- [33] Van-Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology[J]. *Photosynth Research*, 1990, 25(3):147-150.
- [34] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity[J]. *Aquat Bot*, 2005, 82(3):222-237.
- [35] Gustavo C R, Marcel A K J, Maria E N, et al. Evidence for the semi-reduced primary quinone electron acceptor of photosystem II being a photosensitizer for UVB damage to the photosynthetic apparatus[J]. *Plant Sci*, 2006, 170:283-290.
- [36] 王建华, 任士福, 史宝胜, 等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(7):1811-1817.
- WANG Jian-hua, REN Shi-fu, SHI Bao-sheng, et al. Effect of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspense* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(7):1811-1817.
- [37] Lavinsky A O, SantAna C S, Mielke M S, et al. Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa Americana* L. seedlings[J]. *New Forests*, 2007, 34(1):41-50.
- [38] Ball M C, Butterworth J A, Roden J S, et al. Applications of chlorophyll

- fluorescence to forest ecology[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1994, 22(2):311-319.
- [39] 陈贻竹, 李晓萍, 夏 丽, 等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用[J]. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(4):79-86.
- CHEN Yi-zhu, LI Xiao-ping, XIA Li, et al. The application of chlorophyll fluorescence technique in the study of responses of plants to environmental stresses [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1995, 3(4):79-86.
- [40] Mielke M S, Amleida A F, Gomes F P, et al. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 50(3):221-231.
- [41] Osmond C B, Ramus J, Levavasseur G, et al. Fluorescence quenching during photosynthesis and photoinhibition of *Ulva rotundata* blind[J]. *Planta*, 1993, 190(1):97-106.
- [42] 梁 晶, 曾 青, 朱建国, 等. 开放式臭氧浓度升高对水稻叶片气体交换和叶绿素荧光的影响[J]. *光谱学与光谱分析*, 2010, 30(4):991-995.
- LIANG Jing, ZENG Qing, ZHU Jian-guo, et al. Effects of O<sub>3</sub>-FACE on gas exchange and chlorophyll fluorescence of rice leaf[J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2010, 30(4):991-995.
- [43] Klughammer C, Schreiber U. Complementary PSII quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method[J]. *PAM Application Notes*, 2008, 1:27-35.
- [44] 郑有飞, 赵 泽, 吴荣军, 等. 臭氧胁迫对冬小麦叶绿素荧光及气体交换的影响[J]. *环境科学*, 2010, 31(2):472-479.
- ZHENG You-fei, ZHAO Ze, WU Rong-jun, et al. Effects of long-term ozone exposure on chlorophyll a fluorescence and gas exchange of winter-wheat leaves[J]. *Environmental Science*, 2010, 31(2):472-479.
- [45] 刘建峰, 杨文娟, 江泽平, 等. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(20):5999-6004.
- LIU Jian-feng, YANG Wen-juan, JIANG Ze-ping, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of endangered plant *Thuja sutchuenensis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(20):5999-6004.
- [46] Cailly A L, Rizza F, Genty B, et al. Fate of excitation at PS II in leaves: The non-photochemical side[J]. *Plant Physiol Biochemistry*, 1996 (special issue):86.
- [47] 王 亮, 曾 青, 冯兆忠, 等. 开放式臭氧浓度升高对 2 个冬小麦品种光合损伤的研究[J]. *环境科学*, 2009, 30(2):527-534.
- WANG Liang, ZENG Qing, FENG Zhao-zhong, et al. Photosynthetic damage induced by elevated O<sub>3</sub> in two varieties of winter wheat with free air controlled enrichment approach[J]. *Environmental Science*, 2009, 30(2):527-534.

## 欢迎订阅 2014 年 《农业资源与环境学报》(原《农业环境与发展》)

《农业资源与环境学报》(原《农业环境与发展》)创刊于 1984 年,由农业部主管、农业部环境保护科研监测所与中国农业生态环境保护协会联合主办,为中国科技核心期刊。

《农业资源与环境学报》Journal of Agricultural Resources and Environment 主要报道农业生物生产活动中的基本资源问题及其与生态、环境之间的相互关系的研究论文,土壤、水、气候和养分资源的高效利用是本刊报道的主要方面,同时也涉及生态与环境方面的研究工作。所设栏目:

一、战略与综述  
二、耕地可持续利用  
三、重金属污染防治  
四、水资源与水环境  
五、生物质资源利用  
六、农产品质量安全

七、生态农业  
八、面源污染防治  
九、乡村环境  
十、生物多样性保护  
十一、检测分析方法

《农业资源与环境学报》为双月刊,大 16 开,96 页,逢双月 25 日出版,每册定价 12.00 元,全年 72.00 元。国际标准刊号:ISSN 1005-4944,国内统一刊号:CN 12-1437/S,国内外公开发行,各地邮电局(所)均可订阅,邮发代号:6-40,国外发行代号:BM3272。有漏订者可直接与编辑部联系订阅。

编辑部地址:天津市南开区复康路 31 号  
邮政编码:300191

电话:022-23611149  
邮箱:caed@vip.163.com

传真:022-23674336  
网址:www.aed.org.cn