

UV-B 辐射增强与 O₃ 胁迫对冬小麦光合特征的影响

郑有飞^{1,2}, 张金恩^{2*}, 吴荣军², 刘瑞娜², 赵泽², 胡程达², 徐卫民², 赵春霞², 姚娟²

(1. 江苏省气象灾害重点实验室, 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:为探明 UV-B 和 O₃ 复合胁迫对冬小麦光合作用的影响, 开展了 UV-B 和 O₃ 单因子及其复合的大田开顶式气室 (OTC) 试验 (CK, 自然空气和 UV-B 辐射强度; T1, O₃ 含量 100 nmol·mol⁻¹ ± 9 nmol·mol⁻¹; T2, UV-B 辐射强度相对 CK 增加 10% ~ 10.9%; T3, 复合处理组), 利用 LCpro + 光合仪和 DIVING-PAM 叶绿素荧光仪, 测定了不同生育期冬小麦 (扬麦 16) 的气体交换参数和叶绿素荧光参数. 结果表明, T1、T2 和 T3 处理冬小麦的 P_n 、 G_s 、 T_r 、 P_m 和 I_k 较 CK 均显著下降, 但 T3 与 T1 和 T2 之一或两者在大部分生育期均无显著差异. T2 对冬小麦气孔开放和蒸腾作用的抑制程度显著大于 T1, 而在拔节期 T1 的 G_s 和 T_r 还较 CK 均显著增加; 在整个生育期 T1 对冬小麦暗呼吸作用 (R_d) 均有促进, 而 T2、T3 的 R_d 在大部分时期与 CK 无差异. T1 和 T2 的 F_v/F_m 只在孕穗期显著下降, T3 除拔节期外均显著低于 CK; 而 T1、T2 和 T3 处理的 qP 较 CK 均显著下降, 且降幅满足 T3 > T1 > T2. T1、T2 和 T3 处理的 NPQ、Y(NPQ) 和 Y(NO) 较 CK 显著增加, 最大增幅满足 T3 > T1 > T2, 其中 T1 和 T2 的 NPQ 在灌浆期转而较 CK 显著下降, 而 T3 的 NPQ 在扬花期之后即显著下降, 且 T3 的降幅显著大于 T1 和 T2. T1、T2 和 T3 处理的 Y(II) 较 CK 均显著下降, 且降幅满足 T3 > T1 > T2. 由此可见, UV-B 和 O₃ 单因子及其复合胁迫下, 冬小麦的气体交换能力、潜在光合能力和光合活性显著下降, 光保护机制受到破坏, 光能向调节性尤其是向非调节性热耗散的方向分配的比例显著增加, 导致冬小麦受到 UV-B 和过剩光能、O₃ 和过剩光能的双重伤害, 并且 UV-B 和 O₃ 对 PS II 的光保护机制和光能分配存在较为明显复合效应, 但复合效应小于两者单独作用时负效应的累加.

关键词: 冬小麦; 气体交换; 光合活性; 光保护能力; 光能分配

中图分类号: X171 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2011)10-3023-10

Combination Effects of Enhanced UV-B Radiation and O₃ Stress on Photosynthetic Characteristics of Winter Wheat

ZHENG You-fei^{1,2}, ZHANG Jin-en², WU Rong-jun², LIU Rui-na², ZHAO Ze², HU Cheng-da², XU Wei-min², ZHAO Chun-xia², YAO Juan²

(1. Jiangsu Key Laboratory of Meteorological Disaster, Nanjing 210044, China; 2. School of Environmental Science and Engineering, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract: Experiments were conducted under open-top-chambers conditions to assess the photosynthetic responses of wheat plants (*Triticum aestivum* L., YangMai16) to supplemental UV-B radiation (10% - 10.9% higher than control group, T1) and enhanced ozone [(100 ± 9) nmol·mol⁻¹, T2], separately and in combination (combination treatment, T3), making use of LCpro + Portable Photosynthesis System and DIVING-PAM Fluorometer to determine gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters. Results indicated that P_n , G_s , T_r , P_m and I_k of T1, T2 and T3 treatments decreased significantly compared to CK (control group, natural air and UV-B radiant intensity condition), while there were no differences between T3 and T1 or T2 in major growth stages. UV-B fiercely inhibited the stomatal conductance and transpiration of plants, while T1 stimulated stomata opening and transpiration in jointing stage. Dark respiration (R_d) of T1 was increased, while no significance difference was found between T2 and CK or T3 and CK in most stages. T1 and T2 reduced F_v/F_m value only in booting stage, while T3 was significant lower than CK except jointing stage. qP value declined significantly in treatments of T1, T2 and T3 as compared to CK, with decreasing amplitude occurring in the order T3 > T1 > T2. NPQ, Y(NPQ), Y(NO) value of T1, T2 and T3 treatments increased significantly compared to CK, with maximum increasing amplitude occurring in the order T3 > T1 > T2, of which NPQ of T1 and T2 turned to decrease since filling stage, and T3 turned to decrease since flowering stage to a greater degree than T1 and T2. T1, T2 and T3 also caused significance reduction in Y(II), with reducing amplitude occurring in the order T3 > T1 > T2. Obviously, supplemental UV-B radiation and enhanced ozone caused a significant decrease in gas exchange capacity, maximum photochemical capacity and photosynthetic activity of winter wheat, and the photoprotective mechanism was damage, leading to greater proportion of excitation energy dissipated in the form of non-regulated heat and fluorescence. The photosystems of winter wheat were damaged by both excess energy and UV-B or excess energy and O₃, or excess energy, UV-B and O₃ together. UV-B and O₃ in combination enhanced the negative effects on photo-protective

收稿日期: 2010-11-23; 修订日期: 2011-01-06

基金项目: 国家自然科学基金项目 (40775072, 41075114); 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); 南京信息工程大学科研基金项目 (90215)

作者简介: 郑有飞 (1959 ~), 男, 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

* 通讯联系人, E-mail: jinenzhang@163.com

mechanisms and excitation energy distribution in PS II compared to UV-B or O₃ alone, while the interactive effects were less than addition.

Key words: winter wheat; gas exchange; photosynthetic activity; photoprotective mechanism; excitation energy distribution

对流层 O₃ 浓度和 UV-B 辐射强度分别以每年 0.5% ~ 2.5% 和 1.2% ~ 1.6% 的速度递增^[1,2]. 单因子 O₃ 和 UV-B 辐射对作物的生长发育及代谢过程都有较强的负效应,主要影响气孔导度、Rubisco 酶活性、叶绿体超微结构、光合电子传递和光能分配等^[3-10],从而导致作物光合能力下降,生物量和产量累积减少.

作物生长往往受多因子共同影响,单纯研究某一因子很难正确评价其实际的生物学效应^[11]. 地表 UV-B 辐射增强和 O₃ 浓度增加是逆境生态学研究应该加强研究的重要因素,其单因子的胁迫效应研究国内外开展得较为广泛^[3-5,12-20],部分研究还针对减轻 UV-B 辐射和 O₃ 胁迫伤害的途径和技术进行了探讨^[21-24]. UV-B 和 O₃ 复合作用对作物的影响在国外已有部分大田试验研究^[25-28],研究表明两因子存在一定复合效应,但小于两者单独作用时负效应的累加,而国内类似的研究则尚未见相关报道. 因此,本研究在大田开顶式气室(OTC)试验的基础上,借助 LCpro + 光合仪和 DIVING-PAM 叶绿素荧光仪,分析增强 UV-B 辐射和 O₃ 胁迫单因子及其复合作用下,冬小麦不同生育期气体交换能力、光合活性、光保护能力及 PS II 激发能分配的变化特征,以全面了解逆境条件下光合器官的状态,探讨复合作用的光合响应机制.

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验场地设于南京信息工程大学农业气象试验站(32°03'N, 118°51'E),耕作层土壤质地为壤质黏土,黏粒含量为 26.1%,pH 值为 7.26,0 ~ 30 cm 土层有机质含量为 12.1 g·kg⁻¹,速效氮 57.9 mg·kg⁻¹,有效磷 70.9 mg·kg⁻¹,有效钾 50.4 mg·kg⁻¹,肥力中等. 供试作物“扬麦 16”为当地普播品种,2009 年 11 月 5 日播种,播种量 220.5 kg·hm⁻²,2010 年 5 月 31 日收获. 水肥管理与气室外大田保持一致.

于 2010 年 3 月 20 日拔节初期开始对气室内冬小麦进行 O₃ 熏蒸和模拟 UV-B 辐射增强处理,每天 8 h(09:00 ~ 17:00),雨天中止,5 月 20 日结束,共计处理 50 d. 试验用 O₃ 经由 WJ-H-Y10 型高频 O₃

发生器生成,与背景大气混合后,借助轴流风机(沈力牌 SF2-2 型)经由 PVC 管和“米”字形不锈钢布气盘输入气室内,并利用玻璃转子流量计调节气室内 O₃ 浓度. 模拟 UV-B 辐射增强所用紫外灯管(上海德华光电源厂,峰值波长 313 nm,功率 40 W)悬挂于气室内作物冠层上方 75 cm 处,每气室 3 根,随作物生长定期调节灯架高度. 采用 S200 型手持式 O₃ 检测仪(新西兰 AeroQual 公司)和 UV-B 型紫外辐照计(北京师范大学光电仪器厂)对冬小麦冠层上方的 O₃ 浓度和 UV-B 辐射强度进行即时检测和调节,每 3 d 对气室内 O₃ 浓度和 UV-B 辐射水平进行一次检测,使其在预设范围内浮动.

试验在 4 个完全相同的 OTC 内进行,设置 4 组处理:CK(对照组,通自然空气,冠层上方 75 cm 处悬挂 3 根功率 40 W 植物生长灯,除紫外波段外可见光波段与紫外灯相近),T1(调控 O₃ 为 100 nmol·mol⁻¹ ± 9 nmol·mol⁻¹),T2(UV-B 辐射强度增加 15.8 ~ 17.2 μW·cm⁻²,相当于晴空条件下对照组气室内 09:00 ~ 17:00 平均 UV-B 辐射强度的 10.0% ~ 10.9%),T3(O₃ 为 100 nmol·mol⁻¹ ± 9 nmol·mol⁻¹与 UV-B 增强 10.0% ~ 10.9% 的复合处理组). 4 个开顶式气室均配备流量相同的轴流风机和设计相同的布气系统,以使气室内温度、湿度等环境条件一致.

本试验所使用 OTC 主要基于王春乙等^[4]设计的 OTC-1 改进而成. 气室主体为不锈钢框架构成的圆柱体,直径 2 m、高 1.5 m;顶部为倾角 45°的锥形收口,收缩口高 0.4 m,上台面为下台面面积的 30%,以减少外界的风从顶部灌入;整个气室体积为 5.3 m³,室壁采用聚乙烯塑料膜,并向下埋深 0.5 m 作防渗处理;气室间距离 2.5 m. OTC 布气系统在郑启伟等^[15]设计的基础上加以改进,8 根水平布气管垂直相接于主供气管,呈“米”字形,“米”字形布气盘的直径为 180 cm,单根管长 80 cm,内径 30 mm,外径 32 mm,管下侧面有两排气孔,气孔与水平面呈 45°夹角,气孔密度从中心向四周由稀向密分布,以使整个气室空间单位面积的气孔数量基本相等,同时考虑气压的平衡等因素,最终使室内 O₃ 分布均匀. 气室内置自动气象站,连续监测空气温度、湿度、土壤温度以及太阳辐射等. 根据气室内外的主

要气象观测数据如空气温度、湿度以及辐射等的对比研究显示,OTC 内日平均气温和日平均相对湿度比室外分别提高了 8.9% 和 3.3%,总辐射则下降了 20.4%,表明本试验所设计建造的 OTC 内外环境条件的变化在可控范围内,整体上符合试验的要求^[29]。

1.2 测量项目与方法

1.2.1 气体交换参数

采用英国 ADC 公司的 LCpro + 光合仪在设定光强 [$1\,056\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]、气体流速 ($200\ \text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$) 和自然温湿度、CO₂ 浓度条件下,于晴好天气上午 09:00 ~ 11:00 原位测定不同生育期冬小麦叶片的光合速率,每处理重复测量 6 次(在同一个 OTC 内选择不同的植株,进行多点取样监测的重复方式),其中拔节期和孕穗期选取倒三叶,扬花期和灌浆期选取旗叶(下同)。获得参数有净光合速率 (net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度 (stomatal conductance, G_s)、胞间 CO₂ 浓度 (intercellular CO₂ concentration, C_i)、及蒸腾速率 (transpiration rate, T_r) 等。

选择晴好天气和有代表性的植株叶片测定光响应曲线,光强序列设置为 1 760、1 320、880、616、440、176、132、88、44、18、0 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$,气体流速为 $200\ \text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$,温湿度、CO₂ 浓度为自然条件,每处理重复测量 4 次。采用 Michaelis-Menten 方程^[30]对曲线进行拟合:

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

式中, P_m 为最大净光合速率,AQY 为表观量子效率, R_d 为暗呼吸速率,PAR 为入射到叶片上的光量子通量密度,并计算半饱和光强 $I_k = P_m/\text{AQY}$ 。

1.2.2 荧光动力学参数

叶绿素荧光动力学采用德国 WALZ 公司的 DIVING-PAM 进行测定。诱导曲线(induction curve, IC)于 21:00 叶片暗适应 30 min 后开始测量,测量程序如下:先打开一次饱和脉冲,测定暗适应后的初始荧光 F_0 (basic fluorescence yield)、最大荧光 F_m (dark-adapted maximum fluorescence yield) 和 PS II 的最大光量子产量 F_v/F_m (maximum photochemical capacity of PS II),60 s 后打开强度为 $498\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 的光化光诱导荧光动力学,并以 30 s 为间隔连续打开 8 个饱和脉冲进行淬灭分析,以了解光系统 II (photosystem II, PS II) 对光能的吸收、分配和传递等情况,每处理重复测量 4 次,其中

拔节期和孕穗期选取倒三叶,扬花期和灌浆期选取旗叶,并避开叶片可视化伤害斑。仪器直接输出参数还包括:光下最大荧光 F_m' (maximal fluorescence yield in light)、稳态实时荧光 F_s (steady-state fluorescence yield)、光化学淬灭系数 qP (photochemical quenching coefficient)、非光化学淬灭系数 NPQ (non photochemical quenching coefficient)。根据上述参数可计算:PS II 的实际光化学量子产量 $Y(\text{II}) = (F_m' - F_s)/F_m'$,PS II 处调节性能量耗散的量子产量 $Y(\text{NPQ}) = F_s/F_m' - F_s/F_m$,PS II 处非调节性能量耗散的量子产量 $Y(\text{NO}) = F_s/F_m$ ^[31]。

1.3 数据统计分析

采用最小二乘法进行曲线拟合,运用 ANOVA 进行平均数的差异显著性检验 ($P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著),LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 对冬小麦气体交换能力的影响

图 1(a) 显示,随着生长发育,包括 CK 在内的 4 组处理的净光合速率 P_n 均呈下降趋势。具体表现为:拔节期 4 组处理之间 P_n 无显著差异 ($P > 0.05$);其后 3 个生育期,T1、T2 和 T3 较 CK 呈极显著下降 ($P < 0.01$),降幅分别为 20.1% ~ 29.8%、18.8% ~ 27.8% 和 23.3% ~ 30.1%,但三者之间均无显著差异,即在整体光合速率层面上 UV-B 和 O₃ 无明显的复合胁迫效应。

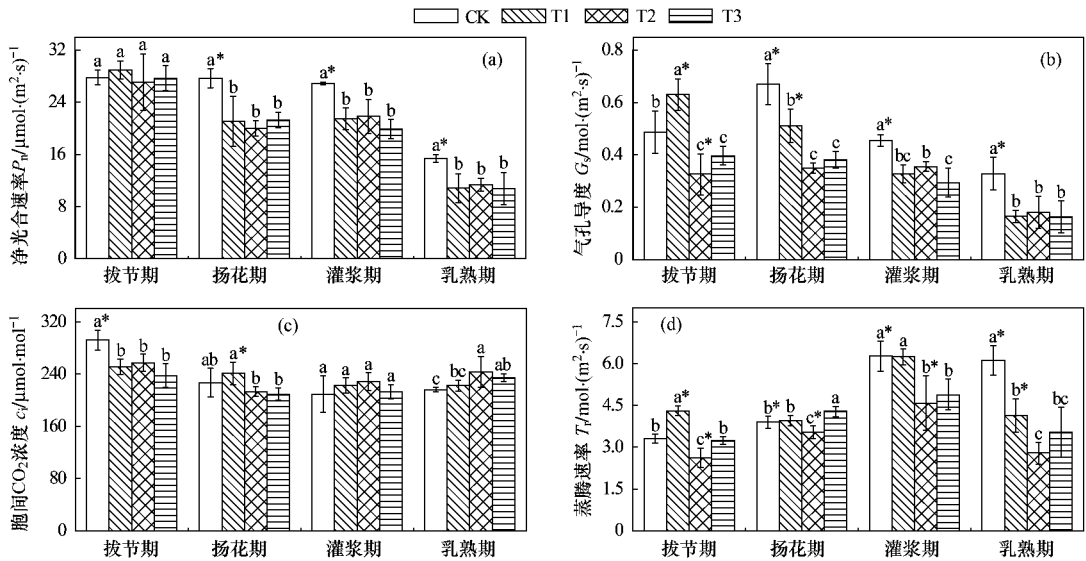
随生育进程 CK 的气孔导度 G_s 呈单峰变化趋势,而其余 3 组处理均呈下降趋势[图 1(b)]。T1 在拔节期较 CK 极显著升高,其后 3 个生育期则极显著下降了 23.8% ~ 49.8%,表明短期的中等浓度 O₃ 熏气会刺激气孔开放,而长期 O₃ 熏气则会产生抑制作用。T2 在 4 个生育期均极显著低于 CK,降幅为 22.1% ~ 47.8%,拔节期和孕穗期还极显著低于 T1。T3 在 4 个生育期均极显著低于 CK,降幅为 18.6% ~ 50.5%,拔节期和孕穗期还极显著低于 T1,灌浆期还显著低于 T2 ($P < 0.05$)。

随生育期 4 组处理的胞间 CO₂ 浓度 c_i 呈先降低后升高的趋势[图 1(c)]。T1 处理拔节期极显著低于 CK,而其余 3 个生育期均非显著性大于 CK (2.8% ~ 6.5%)。T2 除拔节期大幅下降外 ($P < 0.01$),灌浆期和乳熟期均大于 CK (9.5% ~ 12.4%),其中乳熟期达到显著水平;除扬花期外 T2 还大于 T1,其中乳熟期达到显著水平。T3 处理在拔

节期和扬花期低于 CK (其中拔节期差异显著),而在灌浆期和乳熟期高于 CK (2% ~ 8.6%, 其中乳熟期差异显著);除扬花期显著低于 T1 外, T3 与 T1、T2 之间均无显著差异。

蒸腾速率 T_r 随生长发育呈单峰变化趋势, 4 组处理均在灌浆期达到峰值 [图 1(d)]. 与 CK 相比, T1 在拔节期显著升高, 其后 2 个时期与 CK 无显著

差异, 乳熟期则大幅下降 (32.5%). T2 在 4 个生育期较 CK (降幅 9.2% ~ 54.4%) 和 T1 均极显著下降. T3 的变化趋势较复杂, 拔节期与 CK 无显著差异, 扬花期则显著升高, 其后 2 个时期则极显著下降 (22.1% ~ 42.2%); T1、T2 和 T3 三者大小关系总体呈 $T1 > T3 > T2$ 趋势, 表现出一定程度的拮抗效应。



同一生育期内处理组间字母不同表示在 5% 水平上差异显著 $P < 0.05$, 带 * 表示在 1% 水平上差异显著 $P < 0.01$;
拔节期 4 月 3 日, 扬花期 4 月 24 日, 灌浆期 5 月 1 日, 乳熟期 5 月 19 日, 下同; 图中数据为 $\text{mean} \pm \text{SD}$, n 为 6

图 1 UV-B 和 O_3 及其复合胁迫对不同生育期冬小麦气体交换能力的影响

Fig. 1 Effects of enhanced UV-B radiation and O_3 stress on gas exchange of winter wheat leaves at different growing periods separately and in combination

2.2 对冬小麦光响应能力的影响

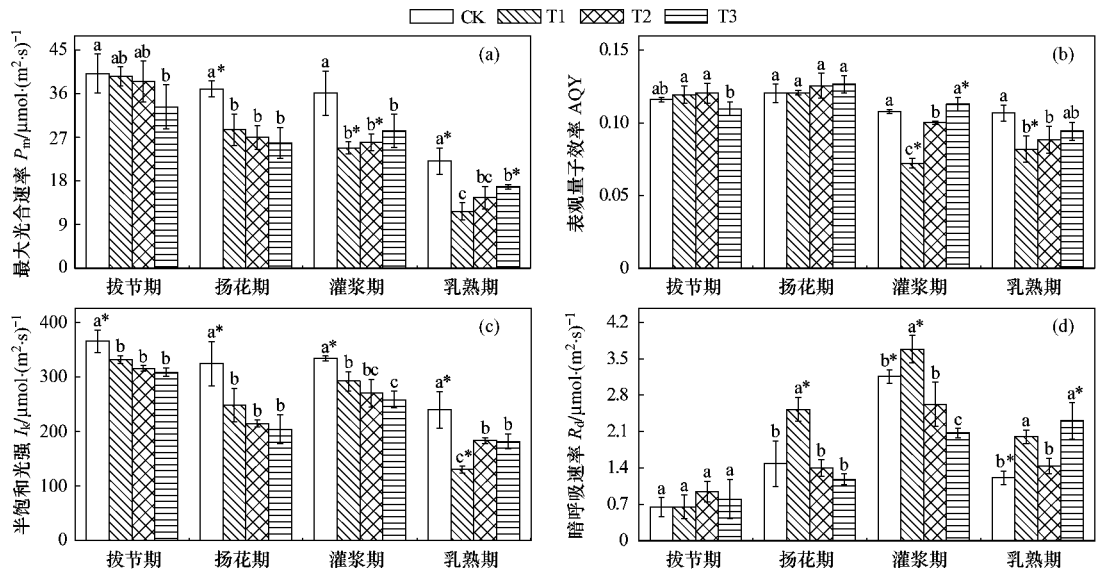
图 2(a) 显示, 随生育进程 4 组处理的最大光合速率 P_m 均呈下降趋势. 除拔节期外, T1 和 T2 处理的 P_m 较 CK 均极显著下降, 降幅分别为 22.8% ~ 46.7% 和 27.1% ~ 33.9%; 而 T3 在 4 个生育期均显著低于 CK, 降幅在 17% ~ 30.2% 之间. 从拔节期到扬花期, T1、T2 和 T3 之间 P_m 的大小关系为 $T1 > T2 > T3$, 但差异不显著; 其后 2 个生育期 P_m 的大小关系表现为 $T1 < T2 < T3$, 其中乳熟期 T3 极显著大于 T1 ($P < 0.01$).

4 组处理的表观量子效率 AQY 随生长发育无明显变化趋势 [图 2(b)]. T1 和 T2 在拔节期和扬花期均大于 CK, 但差异不显著, 而灌浆期和乳熟期则均显著小于 CK, 降幅分别达 23.3% ~ 33.1% 和 7.1% ~ 17.2%; 灌浆期 T1 还显著低于 T2. T3 在 4 个生育期与 CK 均无显著差异, 但在拔节期显著性

低于 T1 和 T2, 而在灌浆期则极显著大于两者。

半饱和光强 I_k 是植物对强光的耐受能力的表征, 随着生长发育 4 组处理的 I_k 均呈下降趋势 [图 2(c)]. 与 CK 相比在 4 个生育期, T1、T2 和 T3 均极显著下降, 降幅分别为 9.3% ~ 45.6%、13.7% ~ 33.8% 和 14.2% ~ 37%. 拔节期和扬花期 T1、T2 和 T3 三者之间无显著差异, 灌浆期 T3 则显著低于 T1, 乳熟期 T2 和 T3 之间无差异, 但均显著大于 T1。

4 组处理的暗呼吸速率 R_d 随生育期均呈单峰变化趋势, 且均在灌浆期达到峰值 [图 2(d)]. 除拔节期外, T1 较 CK 极显著增大了 16.7% ~ 71.8%. T2 在 4 个生育期与 CK 差异均不显著, 但除拔节期外均显著低于 T1. T3 在拔节期和扬花期与 CK 无差异, 灌浆期则极显著低于 CK、T1 和 T2, 此外在扬花期还低于 T1 ($P < 0.01$), 而乳熟期则极显著大于 CK 和 T2。



图中数据为 mean $\pm$ SD, n 为 4

图 2 UV-B 和 O₃ 及其复合胁迫对不同生育期冬小麦光响应参数的影响

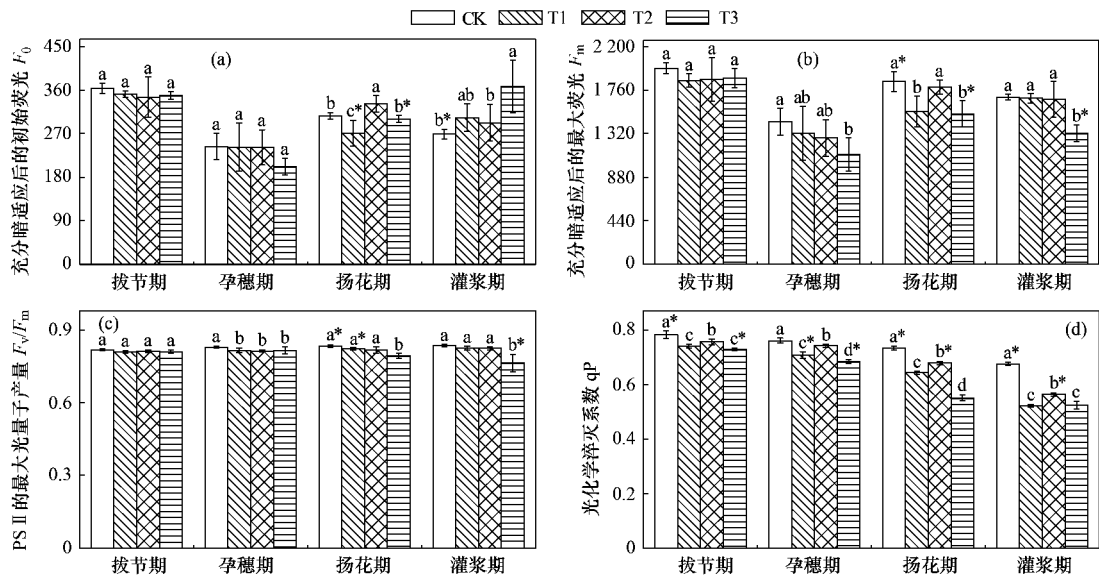
Fig. 2 Effects of enhanced UV-B radiation and O₃ stress on light response parameters of winter wheat leaves at different growing periods separately and in combination

2.3 对冬小麦 PS II 光合活性的影响

如图 3(a) 显示,随着生长发育暗适应后的初始荧光 F_0 无明显变化趋势. 从拔节期到孕穗期,4 组处理之间均无显著差异. 到扬花期,T1 较 CK 显著下降,而 T2 则明显大于 CK 和 T1,T3 与 CK 无差异,但极显著高于 T1 而极显著低于 T2. 到灌浆期,3 组

处理较 CK 均有升高趋势,但只有 T3 达到显著水平,此外 T3 还显著大于 T2.

4 个生育期 T1、T2 和 T3 暗适应后的最大荧光 F_m 较 CK 总体呈下降趋势[图 3(b)]. T1 较 CK 下降了 0.6% ~ 16.4%,但只有扬花期差异达显著. T2 在 4 个生育期较 CK 非显著性降低了 1.3% ~



拔节期 3 月 28 日,孕穗期 4 月 15 日,扬花期 4 月 26 日,灌浆期 5 月 1 日,下同;图中数据为 mean $\pm$ SD, n 为 4

图 3 UV-B 和 O₃ 及其复合胁迫对不同生育期冬小麦 IC 中相关参数的影响

Fig. 3 Effects of enhanced UV-B radiation and O₃ stress on Induction Curve parameters of winter wheat at different growing periods separately and in combination

11.5%,扬花期则显著大于 T1.除拔节期外,T3 较 CK 显著下降,降幅为 17.7%~23.2%,扬花期还显著低于 T2,灌浆期还显著低于 T1 和 T2.

图 3(c)显示,T1、T2 和 T3 处理 PS II 的最大量子产量 F_v/F_m 较 CK 总体呈下降趋势,降幅分别为 1%~1.6%、0.7%~2% 和 1%~8.6%.具体如下:拔节期 4 组处理无显著差异.到孕穗期,T1、T2 和 T3 较 CK 均显著下降,但三者之间无显著差异.扬花期和灌浆期变化规律一致,即 CK、T1 和 T2 三者之间无显著差异,但均显著大于 T3 处理,复合胁迫效应较明显.

光化学淬灭系数 qP 反映了叶片光活性的高低.图 3(d)显示,随着生长发育 4 组处理 qP 均显著下降,总体大小呈 CK>T2>T1>T3 的趋势.T1 较 CK 下降了 5.3%~22.9%,4 个生育期差异均极显著.T2 较 CK 显著下降了 2.5%~16.7%,但在 4 个生育期均显著大于 T1.T3 在 4 个生育期较 CK(降幅 6.9%~24.9%)和 T2 均极显著下降,孕穗期和扬花期还显著低于 T1,复合胁迫效应较为明显.

2.4 对冬小麦 PS II 光保护机制和光能分配的影响

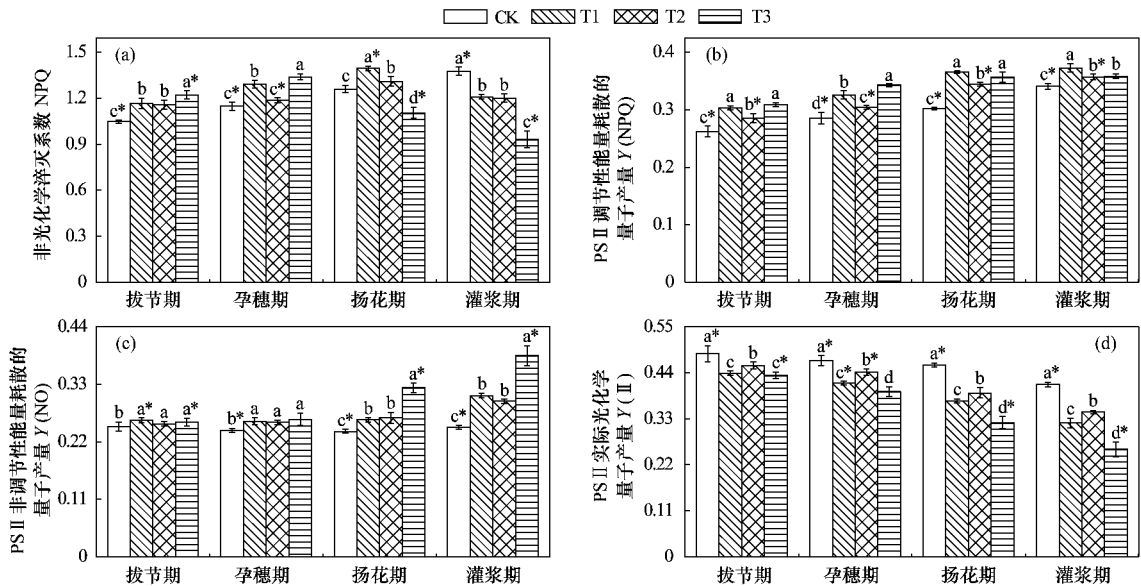
图 4(a)显示,CK 的非光化学淬灭系数 NPQ 随着生长发育一直呈增加趋势,而 T1 和 T2 在扬花期、T3 在孕穗期达到峰值后即呈下降趋势.从拔节期到扬花期,T1 较 CK 显著升高了 10.7%~12.4%,而灌浆期则极显著下降了 12%.T2 在拔节期和扬花期

较 CK 显著升高了 10.4% 和 4%,灌浆期则极显著下降了 12.7%;孕穗期和扬花期 T2 还极显著低于 T1.从拔节到孕穗期,T3 较 CK(升幅 16.6%~16.7%)、T1 和 T2 均显著升高,扬花和灌浆期则较 CK(降幅 12.4%~32.3%)、T1 和 T2 均极显著下降,复合胁迫效应较为明显.

图 4(b)显示,随着生长发育 4 组处理 PS II 处调节性能量耗散的量子产量 $Y(NPQ)$ 均呈升高趋势,且胁迫条件下 $Y(NPQ)$ 显著增大.具体如下:T1 和 T2 较 CK 分别增加了 9.4%~21% 和 4.8%~14%,且 4 个生育期差异均极显著,其中 T1 在 4 个生育期还极显著高于 T2;T3 在 4 个生育期较 CK 均极显著增加,增幅为 5.2%~21.3%,孕穗期还显著大于 T1,除灌浆期外还极显著大于 T2,而在灌浆期较 T1 显著下降.

图 4(c)显示,随着生育进程 CK 处理 PS II 处非调节性能量耗散的量子产量 $Y(NO)$ 没有明显的增加,而 T1、T2 和 T3 则显著升高,扬花之后 O_3 和 UV-B 的复合效应尤为明显.具体如下:T1 和 T2 在 4 个生育期均极显著高于 CK,增幅分别为 6.3%~24.3% 和 4.2%~20.1%,但 T1 与 T2 之间在 4 个时期均无显著差异;T3 在 4 个生育期较 CK 均极显著增加,增幅为 5%~55.5%,扬花期和灌浆期还极显著大于 T1 和 T2.

图 4(d)显示,随着生育进程,4 组处理 PS II 的实



图中数据为 mean ± SD, n 为 4

图 4 UV-B 和 O_3 及其复合胁迫对 PSII 光保护机制和能量分配的影响

Fig. 4 Effects of enhanced UV-B radiation and O_3 stress on photo-protective mechanism and absorbed-energy distribution of PSII at different growing periods separately and in combination

际光化学量子产量 $Y(\text{II})$ 均呈下降趋势,且胁迫条件下 $Y(\text{II})$ 明显降低.与 CK 相比,在 4 个生育期 T1、T2 和 T3 均极显著下降,降幅分别为 9.5% ~ 22.4%、5.7% ~ 16% 和 10.6% ~ 37.7%,但 T1 的降幅明显大于 T2 ($P < 0.05$),T3 的降幅又明显大于 T1 和 T2,UV-B 和 O₃ 之间的复合胁迫效应较为显著.

3 讨论

3.1 UV-B 和 O₃ 及其复合胁迫对冬小麦气体交换能力的影响

气孔是植物叶片水气交换和 O₃ 等污染气体进入植物体内的主要通道,对光合、蒸腾和呼吸作用等都有影响.本试验显示,短期的中等浓度 O₃ 熏气 [$(100 \pm 9) \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$] 对冬小麦的净光合速率没有明显影响,反而会刺激气孔开放和促进作物蒸腾(见图 1),而较高的蒸腾速率实际上能对叶片的光合系统起到一定的保护作用,是植物主动适应 O₃ 浓度升高维持较高光合速率的重要原因,这与曹际玲等^[32]的研究结论相符.另外,与 UV-B 不同,O₃ 在整个生育期对冬小麦的呼吸作用均起到促进作用,同样对光合机构起到一定保护作用^[33].

O₃ 和 UV-B 辐射都会抑制细胞膜上的 K⁺-ATPase(钾-腺苷三磷酸酶)活性,促进 K⁺ 从保卫细胞中溢出,降低保卫细胞膨压,从而使气孔阻力增大或关闭^[4,20].进一步 O₃ 胁迫和 UV-B 辐射都会诱导活性氧自由基产生和积累,破坏或降低抗氧化系统性能,导致膜脂质过氧化及 MDA 的积累,改变叶绿体超微结构并降低 Rubisco 活性^[4,6,20,34],从而形成光合作用的非气孔限制.根据 Farquhar 等^[35]的观点,由图 1 中 P_n 、 G_s 和 C_i 的变化规律判断,从扬花期到乳熟期,T1 的 P_n 下降主要是非气孔限制造成的,T1 处理的 qP 和 $Y(\text{II})$ 变化趋势也支持这一结论,表明 PS II 受损和非循环电子传递受阻等可能是光合速率下降的原因^[18];而 T2 和 T3 则只在灌浆期之后光合作用才表现明显的非气孔限制特征,即 T2 和 T3 出现非气孔限制的时间较 T1 晚 7 d 左右.这种差异并不代表 T2 和 T3 受到的伤害比 T1 轻(尤其是从光合活性和光能分配方面来看 T3 受损伤的程度明显大于 T1),而可能是 UV-B 对气孔的强烈抑制[见图 1(b)],导致进入作物体内 CO₂ 严重不足,掩盖了光合速率下降非气孔限制的本质.因此,扬花期之后,T1、T2 和 T3 光合作用的限制因素均为非气孔因素,即光合速率的下降主要是光合活性降低和光损伤的结果.

对 T3 与 T1、T2 之间的 P_n 和 P_m 进行差异显著性检验显示,虽然 UV-B 和 O₃ 都会对光合作用产生强烈抑制,但 T1、T2、T3 三者的 P_n 和 P_m 降幅相当,即在光合速率层面上 UV-B 和 O₃ 并没有出现明显的复合胁迫效应,Miller 等^[25]的研究结果也显示 UV-B 和 O₃ 对大豆产量构成没有任何复合效应(interactions).这可能是因为扬花期之前单因子 UV-B(T2) 对气孔的抑制程度远大于 O₃ [见图 1(b)],限制了进入植物体内的 O₃ 的 AOT₄₀ 累积总量,一定程度上缓解了 O₃ 的伤害,减弱了 UV-B 和 O₃ 的复合胁迫效应.对图 1 中 G_s 和 T_r 的降幅进行比较也显示,在复合试验的 2 个因子中,UV-B 对冬小麦的气孔导度和蒸腾作用起主导作用,而 O₃ 则能在一定程度上缓解 UV-B 对气孔和水汽蒸腾的严重抑制作用;水汽蒸腾的增加能保护植物免受伤害,但气孔开度的增加也会增加 O₃ 进入作物体的机会,从而使得两者的复合效应趋于复杂化,最终可能相互抵消,这种推测与 P_n 的变换趋势相符.除乳熟期外 P_m 的变化趋势也支持上述推论,而乳熟期 T2 和 T3 较高的 P_m (均大于 T1) 可能源于 UV-B 因子对冬小麦生育期的滞后效应^[20].此外,UV-B 对冬小麦的蒸腾作用的抑制在生育后期(主要是生殖生长阶段)显著大于生育前期(主要是营养生长阶段),这与 Mirecki 等^[36]的研究结论是一致的.

AQY 是表征植物对光能的原初捕获效率的参数,是在光强小于十分之一全日光强的弱光[光量子通量密度 $< 200 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$] 下测得,这时光是唯一的外界环境限制因子^[37].在扬花期 T1、T2、T3 及灌浆期 T3 处理 AQY 的变化趋势显示作物对光能的原初捕获效率并未受影响.这可能是由于失活的 PS II 反应中心不能将电子传递到质醌,而 UV-B 和 O₃ 胁迫导致了失活的反应中心大量损失,意味着在弱光下光能更多地被有活性的 PS II 反应中心吸收,提高了冬小麦对光强变化的敏感性^[38].因此较高的原初捕获效率和相对较低净光合速率及实际光化学效率 [$Y(\text{II})$] 反而意味着 PS II 反应中心更有可能受到过剩光能的严重损伤.

综上所述,UV-B 和 O₃ 单因子及其复合胁迫均显著降低了冬小麦的净光合速率、最大光合速率、气孔导度、蒸腾速率和半饱和光强等,导致作物的气体交换能力、最大潜在光合能力和对强光的耐受性显著下降,且 T1 和 T2 对冬小麦气体交换能力的影响程度相当,但两因子之间并无明显的复合胁迫效应.

3.2 UV-B 和 O_3 及其复合胁迫对 PS II 光合活性的影响

F_v/F_m 为 PS II 反应中心的内禀光能转换效率, 表征 PS II 的最大光化学能力, 非胁迫条件下绝大多数 C_3 植物 F_v/F_m 值在 0.8 ~ 0.85 之间^[18]. 从 F_0 、 F_m 的变化规律可知, T1 和 T2 处理 F_v/F_m 下降主要是因为 F_m 的降低; 而 T3 处理情况较为复杂, 孕穗期下降是由于 F_0 和 F_m 同时下降但 F_m 降幅更大, 扬花期则是单纯因为 F_m 降低, 而灌浆期则是因为 F_m 降低的同时 F_0 升高. 因而总体来说 F_v/F_m 下降主要是由 F_m 的降低引起的. F_v/F_m 下降可能源于天线色素热耗散增加和 PS II 反应中心失活^[39], 也可能与光化学淬灭 (qP) 下调引起的非光化学过程增加以及 PS II 反应中心的光破坏有关^[34]. T1、T2 和 T3 处理 F_v/F_m 下降 (孕穗期) 是 qP 降低和 $Y(NO)$ 增加的结果, 即与 Q_A 重新氧化受阻、热耗散增加及光损伤有关, 其中 T3 处理 $Y(NO)$ 增加尤为显著, 意味着其 PS II 反应中心可能受到了 UV-B、 O_3 和过剩光能的三重伤害.

光化学淬灭系数 qP 代表 PS II 反应中心开放的比率, 与原初电子受体 Q_A 的氧化还原状态有关^[40]. qP 下降意味着植物重新氧化 Q_A 的能力下降, PS II 反应中心关闭的比例加大, 反应中心激发压提高, 从而使光合电子传递受阻, 卡尔文循环活性受到了抑制^[40,41]. 由于 T1 和 T2 光化学量子产量 $Y(II)$ 的降幅与其 qP 的降幅相当, 因此 T1 和 T2 实际光化学效率的降低可能是 Q_A 不能进行稳定的电荷分离的结果, 而扬花之后 $Y(II)$ 的降低还可能与原初光能捕获效率下降 (AQY 降低) 有关 [见图 2(b)]. T3 处理 $Y(II)$ 的降幅远大于其 qP 的降幅, 而其原初光能捕获效率基本未受影响, 因此其实际光化学效率的降低可能是 O_3 和 UV-B 损伤冬小麦重新氧化 Q_A 的能力与过剩光能损伤 PS II 反应中心共同作用的结果, 从而形成了较为明显的复合胁迫效应 [尤其是扬花期, 见图 3(d)], 但仍小于两因子单独作用时的累加, 与 Ambasht 等^[28] 的研究结论相似.

综上所述, UV-B 和 O_3 单因子及其复合胁迫降低了冬小麦 PS II 的最大潜在光合能力, 并使 PS II 的光合活性显著下降, 在部分生育期 UV-B 和 O_3 对 PS II 的损伤存在明显的复合效应, 但复合效应小于两因子单独胁迫效应的简单累加. 此外, 需要指出的是, 当环境胁迫因子主要影响卡尔文循环时, 即使其他荧光参数有较显著的反应, F_v/F_m 也可能不受影响^[5,18,30], 事实上 T1 和 T2 的 F_v/F_m 除孕穗期外基

本与 CK 无差异也印证了这点.

3.3 UV-B 和 O_3 及其复合胁迫对 PS II 光保护能力和光能分配的影响

非光化学淬灭系数 NPQ 表征植物耗散过剩光能为热的能力, 即光保护能力^[42], 其值增加表示光系统热耗散增强, 同时也说明光保护机制仍能在高效运转. NPQ 的下调与跨膜质子梯度 ΔpH 形成受阻有关, 而 ΔpH 不仅是对光能过剩响应最快的保护机制, 还是高等植物关键热耗散机制叶黄素循环运转的前提^[37]. 由 NPQ 的变化规律可知 [图 4(a)], 整个生育期 CK 以及从拔节期到扬花期 T1 和 T2 的光保护机制仍在高效运转, NPQ 的增加主要是由于调节性能量耗散部分 $Y(NPQ)$ 增加引起的, 表明一方面植物接受的光能过剩, 另一方面则说明植物仍可以通过调节性机制来保护自身免遭光损伤^[40,43]; 而灌浆期 T1 和 T2 的 NPQ 以及扬花期之后 T3 的 NPQ 均极显著下降, 表明光化学能量转换和保护性的调节机制已经无法将过剩的激发能完全耗散掉, 实际光化学效率 $Y(II)$ 大幅下降的同时, 光能主要向破坏性的非调节性热耗散方向 $Y(NO)$ 分配, 此时植物可能已经受到过剩光能的光损伤^[18,31]. 此外, 复合胁迫处理 T3 的 NPQ 在扬花期即转而显著下降, 较 T1 和 T2 提前了一个生育期, 表明 UV-B 和 O_3 对光系统的能量耗散和光保护机制存在较为明显的复合胁迫效应, 但复合效应同样小于两因子单独作用时的简单累加^[28].

天线色素分子吸收的光能可分为光化学反应利用 $Y(II)$ 、调节性热耗散 $Y(NPQ)$ 和非调节性热耗散 $Y(NO)$ 三部分, 三部分满足 $Y(II) + Y(NPQ) + Y(NO) = 1$, 光能在 3 种途径中分配比例的变化是光合机构运行状态和处理过剩激发能能力的有效指示^[31,43]. 其中 $Y(NPQ)$ 表示通过调节性光保护机制 NPQ 以热的形式 (主动) 耗散的吸收光能部分; $Y(NO)$ 则是以热和荧光形式被动耗散掉的光能部分, 主要是由 PS II 反应中心关闭引起的^[18,31]. 在高的量子通量密度下, 当 $Y(II)$ 趋于零时, $Y(NPQ)$ 值较高表示植物具有较强的光保护能力, 而 $Y(NO)$ 较高则表示植物已经无力保护自身免受过剩光能的损伤. 图 4 显示, UV-B 和 O_3 导致光能向光化学反应利用方向的分配大幅下降, 而向调节性和非调节性热耗散方向的能量分配却大幅增加, 其中 T1 和 T2 在扬花期之前 $Y(NPQ)$ 的增幅远大于 $Y(NO)$, 表明前期植物仍有较强的光保护能力; 而到灌浆期, 过剩光能主要向非调节性热耗散方向分配, NPQ 的下降也表

明光保护机制已经无法正常运作,作物在生育后期可能遭受到过剩光能和 UV-B、过剩光能和 O₃ 的双重伤害.而 T3 处理在扬花之后 $Y(NO)$ 的增幅远大于 $Y(NPQ)$,且其 $Y(II)$ 的降幅和 $Y(NO)$ 的增幅都显著大于 T1 和 T2,复合胁迫效应最为显著,光保护机制可能已经瓦解,T3 很可能受到了 UV-B、O₃ 和过剩光能的三重伤害.

此外,冬小麦对 UV-B 和 O₃ 胁迫因子的响应方式也有所区别.从 PS II 光合活性方面来看,T1 的 qP 和 $Y(II)$ 在 4 个生育期均显著小于 T2,而从 PS II 光保护能力方面看,T1 的 $Y(NO)$ 与 T2 无显著差别,但 NPQ 和 $Y(NPQ)$ 却始终大于 T2;即 T1 的光合活性较 T2 弱,但其光保护能力却比 T2 强(T1 的 T_r 、 R_d 和 I_k 均大于 T2,也支持这一结论).以上结论可以推导出,UV-B 主要倾向于损伤 PS II 的光保护机制,而 O₃ 倾向于降低 PS II 的光合活性.按照上述推论,结合 T3 的 qP 、 $Y(II)$ 、NPQ 以及 $Y(NO)$ 的变化规律分析,复合处理组 PS II 的光合活性和光保护能力都应该是最弱的,且 UV-B 和 O₃ 存在一定程度的复合胁迫效应,但是 T3 的 P_n 和 P_m 与 T1、T2 相比却并没有显著差别,即在气体交换层面上 UV-B 和 O₃ 对冬小麦没有明显的复合胁迫效应.这可能是因为 UV-B 和 O₃ 虽然对光反应产生了显著抑制并存在一定程度的复合胁迫效应,但在实际光照条件下[晴好天气 08:00 ~ 17:00 的 PAR 普遍 $> 1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$]暗反应才是光合作用的限制步骤,尤其是 CO₂ 浓度和 Rubisco 酶活性;由于 UV-B 限制了 O₃ 的吸收通量,使得 T1、T2 和 T3 对 Rubisco 酶活性的影响相当,同时 O₃ 又能在一定程度上缓解 UV-B 对气孔开放和水汽蒸腾的严重抑制作用,使得 CO₂ 吸收量有所增加,因而总的结果是 T1、T2 和 T3 的 P_n 、 P_m 并没有出现显著差别.

综上所述,UV-B 和 O₃ 单因子及其复合胁迫均显著降低了冬小麦的光保护能力,导致光能向光化学反应利用方向的分配大幅下降,而向调节性尤其是向非调节性热耗散方向的能量分配大幅增加,从而使冬小麦受到 UV-B、O₃ 和过剩光能的三重伤害,两因子之间存在较为明显的复合胁迫效应,但同样小于两因子单独作用时的累加.此外,UV-B 主要倾向于损伤 PS II 的光保护机制,而 O₃ 倾向于降低 PS II 的光合活性.

4 结论

(1) UV-B 和 O₃ 单因子及其复合胁迫均显著降

低了冬小麦的气体交换能力和光响应能力,但复合胁迫对气体交换的抑制程度与单因子单独作用时相当,即在气体交换层面上 UV-B 和 O₃ 没有表现出明显的复合胁迫效应.且 UV-B 辐射强度增加 10% ~ 10.9% 和 O₃ 浓度为 $(100 \pm 9)\ \text{nmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 对冬小麦气体交换能力的影响程度相当.

(2) UV-B 和 O₃ 单因子及其复合胁迫显著降低了冬小麦 PS II 的光合活性和光保护能力,导致光能向光化学反应利用方向的分配大幅下降,而促进了光能向非调节性热耗散方向的分配,使冬小麦遭受 UV-B、O₃ 和过剩光能的三重伤害. UV-B 和 O₃ 对 PS II 的光保护机制和光能分配存在较为明显复合效应,但同样小于两者单独作用时负效应的累加.

(3) 冬小麦对 UV-B 和 O₃ 胁迫的响应方式有所区别,UV-B 主要倾向于损伤 PS II 的光保护机制,而 O₃ 倾向于降低 PS II 的光合活性.

参考文献:

- [1] Vingarzan R. A review of surface ozone background levels and trends [J]. *Atmospheric Environment*, 2004, **38**(21): 3431-3442.
- [2] Neale P J, Hayes D R, Goodrich V R, *et al.* Biologically effective UV-B in the mid-Atlantic region 1975-1997 [A]. In: Abstract 27th Annual Meeting of American Society of Photobiology [C]. *Photochemistry and Photobiology*, 1999. 69-79.
- [3] Calatayud A, Iglesias D J, Talón M, *et al.* Effects of long-term ozone exposure on citrus: chlorophyll a fluorescence and gas exchange [J]. *Photosynthetica*, 2006, **44**(4): 548-554.
- [4] 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. 26-59.
- [5] Degl'Innocenti E, Guidi L, Soldatini G F. Effects of elevated ozone on chlorophyll a fluorescence in symptomatic and asymptomatic leaves of two tomato genotypes [J]. *Biologia Plantarum*, 2007, **51**(2): 313-321.
- [6] Kakani V G, Reddy K R, Zhao D, *et al.* Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, **120**(1-4): 191-218.
- [7] 祭美菊,冯虎元,安黎哲,等. 增强的 UV-B 辐射对植物影响的研究[J]. *应用生态学报*, 2002, **13**(3): 359-364.
- [8] Bassman J H, Robberecht R, Edwards G E. Effects of enhanced UV-B radiation on growth and gas exchange in *Populus deltoides* Bartr. ex Marsh [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2001, **162**(1): 103-110.
- [9] Nedunchezian N, Kulandaivelu G. Effects of UV-B enhanced radiation on ribulose-1, 5-biophosphate carboxylase in leaves of *Vigna sinensis* L [J]. *Photosynthetica*, 1991, **25**(3): 431-435.
- [10] Brandle J R, Campbell W F, Sisson W B, *et al.* Net photosynthesis, electron transport capacity and ultrastructure of *Pisum sativum* L. exposed to ultraviolet-B radiation [J]. *Plant*

- Physiology, 1977, **60**(1):165-168.
- [11] UNEP. Environmental effects of ozone depletion and its interactions with climate change, 2002 assessment [M]. United Nations Environmental Programme, 2003.
- [12] 金明红, 冯宗炜, 张福珠. 臭氧对水稻叶片膜脂过氧化和抗氧化系统的影响[J]. 环境科学, 2000, **21**(3): 1-5.
- [13] 刘建栋, 周秀骥, 于强, 等. 近地层大气臭氧对作物光合作用影响的数值模拟研究[J]. 大气科学, 2004, **28**(1): 59-68.
- [14] Pleijel H, Danielsson H, Emberson L, *et al.* Ozone risk assessment for agricultural crops in Europe: Further development of stomatal flux and flux-response relationships for European wheat and potato [J]. Atmospheric Environment, 2007, **41**(14): 3022-3040.
- [15] 郑启伟, 王效科, 冯兆忠, 等. 用旋转布气法开顶式气室研究臭氧对水稻生物量和产量的影响[J]. 环境科学, 2007, **28**(1): 170-175.
- [16] 冯兆忠, 小林和彦, 王效科, 等. 小麦产量形成对大气臭氧浓度升高响应的整合分析[J]. 科学通报, 2008, **53**(24): 3080-3085.
- [17] 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.
- [18] 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.
- [19] 李元, 岳明. 紫外辐射生态学[M]. 中国环境科学出版社, 2000. 95-96.
- [20] 郑有飞, 吴荣军. 紫外辐射变化及其作物响应[M]. 北京: 气象出版社, 2009.
- [21] 周青, 黄晓华, 施国新, 等. 钙对紫外辐射 B 胁迫下小麦幼苗若干生物学特性的影响[J]. 环境科学, 2001, **22**(6): 79-82.
- [22] Tiwari S, Agrawal M, Manning W J. Assessing the impact of ambient ozone on growth and productivity of two cultivars of wheat in India using three rates of application of ethylenediurea (EDU) [J]. Environmental Pollution, 2005, **138**(1): 153-160.
- [23] 郑启伟, 王效科, 谢居清, 等. 外源抗坏血酸对臭氧胁迫下水稻叶片膜保护系统的影响[J]. 生态学报, 2006, **26**(4): 1131-1137.
- [24] Wang X K, Zheng Q W, Yao F F, *et al.* Assessing the impact of ambient ozone on growth and yield of a rice (*Oryza sativa* L.) and a wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar grown in the Yangtze Delta, China, using three rates of application of ethylenediurea (EDU) [J]. Environmental Pollution, 2007, **148**(2): 390-395.
- [25] Miller J E, Booker F L, Fiscus E L, *et al.* Ultraviolet-B radiation and ozone effects on growth, yield, and photosynthesis of soybean [J]. Journal of Environmental Quality, 1994, **23**(1): 83-91.
- [26] Zeuthen J, Mikkelsen T N, Paludan M G, *et al.* Effects of increased UV-B radiation and elevated levels of ozone on physiological processes in European beech (*Fagus sylvatica*): Plant response to stress [J]. Physiologia Plantarum, 1997, **100**(2): 281-290.
- [27] 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 [A]. In: Reddy K R, Hodges H F (Eds.). Climate Change and Global Crop Productivity [C]. CAB International, Wallingford, 2000. 387-405.
- [28] Ambasht N K, Agrawal M. Effects of enhanced UV-B radiation and tropospheric ozone on physiological and biochemical characteristics of field grown wheat [J]. Biologia Plantarum, 2003, **47**(4): 625-628.
- [29] 吴荣军. 地表臭氧胁迫下冬小麦生理生态效应及风险评估[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2009.
- [30] Thornley J H M. Mathematical models in plant physiology [M]. Beijing: Academic Press, 1983. 107-129.
- [31] Klughammer C, Schreiber U. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method [J]. PAM Application Notes, 2008, **1**: 27-35.
- [32] 曹际玲, 王亮, 曾青, 等. 开放式臭氧浓度升高条件下不同敏感型小麦品种的光合特性[J]. 作物学报, 2009, **35**(8): 1500-1507.
- [33] Shyam R, Raghavendra A S, Sane P V. Role of dark respiration in photoinhibition of photosynthesis and its reactivation in the cyanobacterium *Anacystis nidulans* [J]. Physiologia Plantarum, 1993, **88**(3): 446-452.
- [34] 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.
- [35] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, **33**: 317-345.
- [36] Mirecki R M, Teramura A H. Effect of ultraviolet-B irradiance on soybean [J]. Plant Physiology, 1984, **74**(3): 475-480.
- [37] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002. 39-96.
- [38] 匡廷云. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 2003.
- [39] Demmig-Adams B, Adams W W III. Photoprotection and other responses of plants to high light stress [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, **43**: 599-626.
- [40] Kramer D M, Johnson G, Kiirats O, *et al.* New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes [J]. Photosynthesis Research, 2004, **79**(2): 209-218.
- [41] Calatayud A, Barreno E. Chlorophyll a fluorescence, antioxidant enzymes and lipid peroxidation in tomato in response to ozone and benomyl [J]. Environmental Pollution, 2001, **115**(2): 283-289.
- [42] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-Photochemical Quenching. A response to excess light energy [J]. Plant Physiology, 2001, **125**(4): 1558-1566.
- [43] 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**(1): 73-81.