

外源一氧化氮对模拟酸雨胁迫下箬竹 (*Indocalamus barbatus*) 光合特性的影响

谢寅峰, 杨万红, 杨 阳, 蔡贤雷, 周 坚

(南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037)

摘要:为了探讨外源一氧化氮对酸胁迫下植物生理响应的调节作用,以髯毛箬竹为试验材料,以硝普钠(SNP)为一氧化氮供体,研究了一氧化氮对模拟酸雨胁迫下叶片叶绿素相对含量、光合作用日变化以及叶绿素荧光特性等的影响。结果表明:(1)外源一氧化氮(50~450mg/L SNP)预处理可不同程度地缓解 pH3.0 酸雨胁迫下叶绿素含量的下降,其中以 450mg/L SNP 处理效果最明显;(2)酸雨胁迫下,箬竹叶片光合“午休”现象加重,日均净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和气孔限制值(L_s)均明显降低,而细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)增大,经过外源 SNP 预处理后 P_n 、 G_s 、 T_r 和 L_s 不同程度增加,而 C_i 有所降低,以 450mg/L SNP 预处理的效果最好;(3)酸雨胁迫下,箬竹叶片的最大荧光(F_m)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、有效光化学效率(F_v'/F_m')、最大荧光产额(F_m')、稳态荧光产额(F_s')、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)、PSII 实际光化学效率(Φ_{PSII})及表观光合电子传递速率(ETR)均降低,而暗适应下最小荧光(F_0)、光适应下最小荧光产额(F_0')则升高;经 450mg/L SNP 预处理后,上述荧光参数在胁迫下的变化均受到不同程度的抑制。可见,一氧化氮预处理能够不同程度地缓解酸雨胁迫下非气孔因素引起的箬竹叶片光合速率的下降以及对光合系统的破坏作用,提高胁迫下光合能力。光化学效率的提高和过剩光能的非光合耗散的增强可能是一氧化氮缓解胁迫对光合机构破坏的机制之一。

关键词:模拟酸雨;一氧化氮;髯毛箬竹;光合作用;叶绿素荧光

文章编号:1000-0933(2007)12-5193-09 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Effects of exogenous nitric oxide on photosynthetic characteristic of *Indocalamus barbatus* under a simulated acid rain stress condition

XIE Yin-Feng, YANG Wan-Hong, YANG Yang, CAI Xian-Lei, ZHOU Jian

College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5193 ~ 5201.

Abstract: To understand the regulating effect of exogenous nitric oxide on the plant physiological response on the stress condition of simulated acid rain, we examined the effects of exogenous nitric oxide with the donor of sodium nitroprusside i. e. SNP on the relative chlorophyll content, diurnal variations of photosynthesis and chlorophyll fluorescence with the experimental materials of *Indocalamus barbatus* McClure in 2007

The results showed as follows: (1) By treatment with exogenous nitric oxide (50—450 mg/L SNP), the decreases of relative chlorophyll content were significantly alleviated at the stress condition of pH 3.0 simulated acid rain, especially the

基金项目:江苏省高校自然科学基金资助项目(05KJB220053);南京林业大学“十五”人才培养对象基金资助项目(PG2003-02)

收稿日期:2007-08-10;修订日期:2007-10-30

作者简介:谢寅峰(1966~),男,浙江余杭人,博士生,副教授,主要从事树木生理生化、生理生态研究。E-mail:xyyff@njfu.com.cn

Foundation item: This work was financially supported by Natural Science Foundation of Jiangsu Provincial University (No. 05KJB220053); The Foundation of “Tenth Five Year talent cultivation Plan” of Nanjing Forestry University (No. PG2003-02)

Received date: 2007-08-10; **Accepted date:** 2007-10-30

Biography: XIE Yin-Feng, Ph. D. candidate, Associate professors, mainly engaged in physiology biochemistry and ecology of forest. E-mail:xyyff@njfu.com.cn

treatment with 450mg/L sodium nitroprusside was the best. (2) Under the stress of simulated acid rain, the midday depression of photosynthesis became more serious. The daily average of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (Tr) and stomatal limitation value (L_s) all were decreased significantly, while intercellular CO_2 concentration (C_i) was increased. By treated with exogenous nitric oxide, P_n , G_s , Tr and L_s was increased at different extent, while C_i was decreased, especially the treatment with 450mg/L sodium nitroprusside was the most obvious. (3) Under the stress condition of simulated acid rain, the maximum fluorescence of dark adaptation (F_m), PSII maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), PSII effective photochemical efficiency (F_v'/F_m'), maximum fluorescence of light adaptation (F_m'), stable fluorescence (F_s) photochemical quench (qP), non-photochemical quench (NPQ), PSII actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) and acyclic electron transfer rate (ETR) were all decreased, but the minimum fluorescence of dark adaptation (F_0), and minimum fluorescence of light adaptation (F_0') were increased. After treated with 450 mg/L sodium nitroprusside, the changes of all the above fluorescence parameters under the stress condition were inhibited in different degree. The results suggest that, nitric oxide treatment can alleviate the decrease of photosynthetic rate induced by non-stomata factors and the damage of photosynthesis system, and improve the foliar photosynthetic ability under a acid rain stress condition. Increasing of photochemical efficiency and the non-photochemical dissipation of excess light energy is probably one of mechanisms which nitric oxide alleviates the damage of photosynthetic apparatus by acid rain.

Key Words: simulated acid rain; nitric oxide; *Indocalamus barbatus* McClures; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

酸雨已成为一个国际性的环境污染问题,20 世纪 80 年代中期以后,中国的酸雨区也日益扩大,从西南、华南逐步向北推移,且以南京、上海、杭州、福州和厦门为代表的华东沿海也成为中国主要酸雨区,酸雨中心地区雨水 pH 值也越来越低^[1],是我国面临的重大生态环境问题之一。特别是长江以南地区,随着工业的发展,大气污染和酸雨污染已日益剧增,局部地区已经比较严重^[2]。酸雨胁迫对植物的生长发育会产生严重的不利影响,导致植物膜系统损伤,引起生理代谢紊乱,主要表现为叶片膜脂过氧化加剧,膜透性增加,叶绿素含量下降,光合能力降低,呼吸代谢加强,蒸腾强度下降等^[3,4]。不同类型植物对不同酸度酸雨胁迫的反应敏感性不同,园林绿化植物是改善城市环境、维护生态平衡的重要物质基础,城市区域也往往是酸雨的频发区,因此研究酸雨对园林植物生长的伤害效应和有关生理过程的变化,将有助于了解生理代谢机制和反应敏感性为工程应用和栽培管理提供依据。

一氧化氮(Nitric oxide NO)是广泛存在于生物体内的一种气体分子^[5],也是生物体中一种重要的信号分子和毒性分子^[6]。在植物体内主要通过一氧化氮合酶和硝酸还原酶催化形成^[7]。近年来研究表明 NO 作为重要的信号分子参与植物抗逆等生理反应^[8],如调节盐胁迫、干旱胁迫,病原体反应^[9],细胞程序化死亡^[10]等,它在植物体内具有双重性,一方面,低浓度 NO 对植物具有保护作用,另一方面,高浓度 NO 会诱发超氧自由基($O_2^{\cdot-}$)和过氧化氢(H_2O_2)大量产生,从而对组织有破坏性^[11]。研究发现低浓度的 NO 预处理能延缓水稻在盐胁迫和高温胁迫下叶片叶绿素的降解、维持光系统的高活性等^[12],能有效缓解盐胁迫引起的细胞的氧化损伤^[13,14]; NO 能通过提高盐胁迫下芦苇愈伤组织中质膜 H^+ -ATPase 的表达和活性,进而提高组织中 K^+ / Na^+ 而提高抗盐性^[15]。但 NO 在这些生理过程中的作用机理基本上还是空白^[16]。目前化控调节酸雨胁迫的研究多用钙^[17,18]、硅^[18]、稀土元素^[19]以及一些有机调节剂如苯乙酰胺、多胺^[20]等,而用 NO 来调控酸雨胁迫对植物伤害的研究目前国内外尚未见报道。NO 对酸胁迫是否具有缓解效应? 对胁迫下光合特性的调节作用及其机理如何? 尚待进一步研究。

竹类植物作为重要的禾本科经济植物,具有用途广、繁殖快、适应力强,资源丰富,经济效益、社会效益和生态效益显著的优点。箬竹系多年生禾本科竹亚科箬竹属(*Indocalamus barbatus*)植物,常绿灌木,地下茎复轴型,繁殖能力强,叶长而宽大,具药用价值。近年来,箬竹在观赏园艺、水土保持等方面的功能愈来愈受到人们的重视^[21]。本文以髯毛箬竹为试验材料探讨一氧化氮对酸雨胁迫下箬竹光合特性的影响,为 NO 缓解酸

胁迫机理的研究提供理论依据,同时也为园林观赏竹种酸雨地区生态应用提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地及材料

试验于 2007 年 5 月至 6 月在南京林业大学竹类植物标本园进行,选用髯毛箬竹(*Indocalamus barbatus* McClure)为试材。试验地处于北纬 31°18′、东经 118°20′。年平均温度为 15.4℃,极端最高温度 40.7℃,极端最低温度 -14.0℃,年均降水量 1026.1mm,无霜期 237d,属北亚热带季风气候区,土壤为下蜀系黄棕壤。在样地上设置 5 种处理:S0(清水对照),S1(pH3.0 模拟酸雨处理),S1 + N1(50mg/L SNP 预处理后再经 pH3.0 模拟酸雨处理),S1 + N2(150mg/L SNP 预处理后再经 pH3.0 模拟酸雨处理),S1 + N3(450mg/L SNP 预处理后再经 pH3.0 模拟酸雨处理),每种处理设置 3 个重复试验小区,随机区组排列,每小区选取年龄、高度及生长状况较为一致健壮竹株 3 株,对当年生第 3 分枝(由上往下)充分伸展且生长良好的叶片进行定位标记,用以各项指标的测定及外部观察。

1.2 处理方法

1.2.1 一氧化氮预处理

以硝普钠($[\text{Na}_2\text{Fe}(\text{CN})_5] \cdot \text{NO}$, Sodium Nitroprusside, SNP)作为外源一氧化氮供体,浓度梯度设置参照王森等^[22],用蒸馏水分别配制不同浓度(50 ~ 450mg/L, pH6.2 ~ 6.4),现用现配。于 2007 年 5 月 23 日至 25 日连续 3 天 17:00 左右对 S1 + N1 区, S1 + N2 区, S1 + N3 区的箬竹采用喷雾器进行叶面喷施,每次均喷至叶片滴液为度,每小区每次喷洒量为 150ml, S0 区与 S1 区喷施等量蒸馏水。

1.2.2 模拟酸雨处理

根据江苏环境监测酸雨的结果,并参照童贯和^[23]等方法配制, $\text{SO}_4^{2-}:\text{NO}_3^-$ 摩尔比为 5:1,每升水中加入 KNO_3 1.52mg/L、 NaNO_3 0.51mg/L、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 5.35mg/L,用蒸馏水配制成 pH 3.0 的模拟酸雨。于 2007 年 5 月 26 日 ~ 28 日连续 3d 8:00 和 17:00 左右对 S1 区, S1 + N1 区, S1 + N2 区, S1 + N3 区的箬竹进行叶面喷施,每次均喷至叶片滴液为度,每试验小区每次喷洒量为 150ml, S0 区喷施等量蒸馏水。

1.3 生理指标测定的方法

1.3.1 外部形态观察及叶绿素相对含量的测定

酸雨胁迫处理后 1 个半月内定期观察叶片受伤害及恢复情况,包括叶色、斑点数及大小等。叶片叶绿素相对含量采用 SPAD-502 叶绿素仪进行联体测定,以 SPAD 读数(精确至小数点后 1 位)直接表示叶绿素含量。各处理每次测定 20 张叶片,每张叶片测定上、中、下部 3 点取平均值^[24]。

1.3.2 光合作用日进程的测定

胁迫处理结束后第 2d(晴)对试验标记的叶片进行测定,利用美国 LI-6400R 便携式荧光-光合作用测量系统的标准叶室,在自然条件下测定叶片的净光合速率(P_n)、大气 CO_2 浓度(C_a)、细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)、气孔限制值(L_s 为 $1 - C_i/C_a$ 计算所得)、光量子通量密度(PFD)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)等光合指标。测定时间为 6:00 ~ 18:00,每 2h 测定 1 次。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定

于胁迫处理结束后第 3 天(晴)对缓解酸胁迫效果较明显的 S1 + N3 加上 S0, S1 处理的标记叶片进行测定,利用美国 LI-6400R 便携式荧光-光合作用测量系统的 6400-40 荧光叶室按操作规程要求进行各荧光参数的测定。测定暗适应最大荧光 F_m 及最小荧光 F_0 时,叶片至少需要暗适应 20min,然后将测完暗适应的叶片经过光适应后再测定稳态荧光 F_s 、最大荧光 F_m' 、最小荧光 F_0' 。相关的荧光参数按如下公式进行计算:PS II 潜在量子效率(F_v/F_m) = $(F_m - F_0)/F_m$ 、PS II 光下最大量子效率(F_v'/F_m') = $(F_m' - F_0')/F_m'$ 、PS II 实际光化学效率($\text{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$),光化学猝灭系数 $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$,非光化学猝灭系数 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$,表观光合电子传递速率 $ETR = 0.84 \times 0.5 \times \Phi\text{PSII} \times \Phi PFD$ 。

1.4 统计分析

利用 Excel 及 stst 统计分析软件作标准误和差异性分析。

2 结果与分析

2.1 酸雨胁迫下外源 NO 对箬竹叶片叶绿素含量的影响

由图 1 可知,与对照(S0)相比,酸雨胁迫下,各处理的箬竹叶绿素相对含量均有不同程度的下降。S1, S1 + N1, S1 + N2 和 S1 + N3 5 月 29 日的叶绿素相对含量分别比 S0 降低 9.17%、8.45%、8.67% 和 -0.41%; 6 月 8 日的分别比 S0 降低 19.36%、15.24%、11.26% 和 3.34%。由此可见,经过外源 NO 预处理后明显抑制了酸雨胁迫下叶绿素含量的下降,尤以 S1 + N3 处理的最为明显,其含量基本接近于 S0 的水平,与 S1 差异显著 ($p < 0.05$)。

2.2 酸雨胁迫下外源 NO 对箬竹叶片气体交换参数日变化的影响

由图 2 可知:与 S0 相比,S1 的日均 P_n 、 G_s 、 T_r 均呈现不同程度的下降,而 C_i 则有所增加。S0 的 P_n 日变化呈不明显的双峰形,而酸胁迫各处理 P_n 日变化则呈明显的不对称双峰形,在 12:00 左右表现明显的“光合午休”现象。

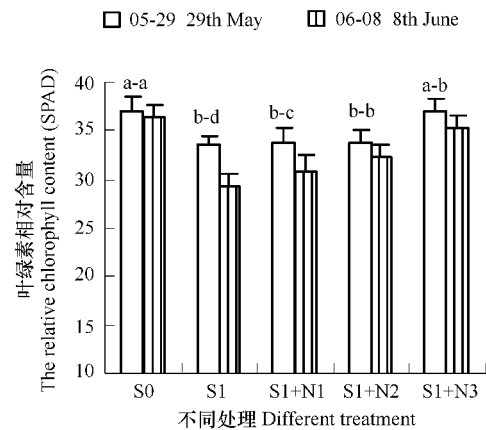


图 1 不同浓度 NO 处理对髻毛箬竹叶绿素相对含量的影响

Fig. 1 Effect of different concentrations of nitric oxide treatments on the Chlorophyll relative content of *Indocalamus barbatus* McClure. Different letters within the different treatment indicate significant difference at 5% level; the same below

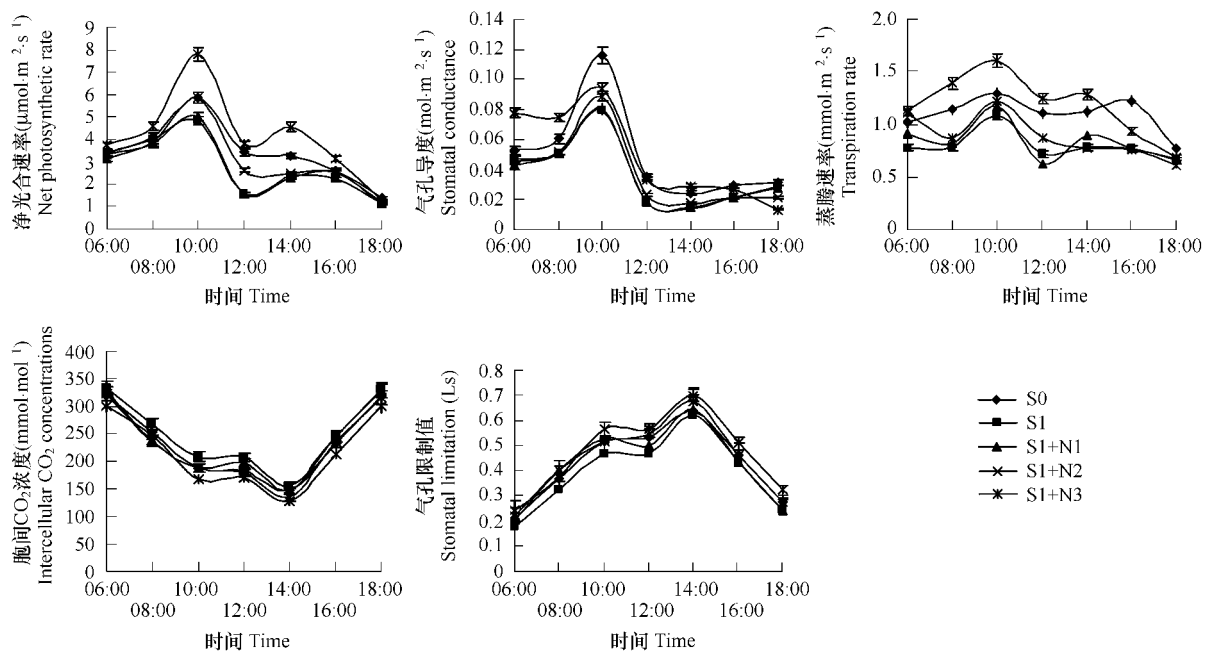


图 2 不同浓度 NO 处理对箬竹净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率、气孔限制值日变化的影响

Fig. 2 Effects of different concentrations of nitric oxide treatments on diurnal variations of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ concentrations (C_i), transpiration rate (T_r), and stomatal limitation (L_s) in *Indocalamus barbatus* McClure

各处理上午 8:00 ~ 10:00 的 P_n 都迅速增加,第一个高峰均出现在 10:00 左右,是全天 P_n 的最高值,各处理分别为 5.872、4.835、5.022、5.872 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 7.798 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;而在 10:00 以后 P_n 开始下降,10:00 ~ 12:00 下降较快,12:00 以后又出现缓慢回升的趋势,S0, S1, S1 + N1 和 S1 + N3 14:00 再次达到高峰,此时的 P_n 分别为 3.255、2.375、2.325 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 4.560 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,仅 S1 + N2 的下午高峰出现在

16:00, P_n 为 $2.528 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。从不同处理 P_n 日均值来看,经过外源 SNP 预处理的可以缓解酸雨胁迫下的光合速率的下降,其中以 S1 + N3 的效果最明显,其 P_n 甚至超过 S0。

G_s 和 T_r 的变化曲线与 P_n 的趋势基本一致。在 C_i 日进程曲线中,各处理 6:00 与 18:00 的 C_i 浓度最高,从 6:00 至 10:00 C_i 值均呈下降趋势;而从 14:00 至 18:00, C_i 值又呈上升趋势。10:00 与 14:00 的 C_i 出现了两个低谷值。模拟酸雨胁迫增大了箬竹 C_i 最小值和日均值,减小了 C_i 最大值,而经过外源 SNP 预处理后 C_i 日均值和最小值均降低。

气孔限制值 L_s 因胞间 CO_2 浓度和大气 CO_2 浓度的变化发生改变,由图 2 可以看出从 6:00 ~ 10:00 L_s 迅速上升,10:00 ~ 12:00 有缓慢下降趋势,12:00 ~ 14:00 L_s 又持续上升,之后至 18:00 逐渐下降至接近于 6:00 起始值。酸雨胁迫下 S1 的 L_s 值降低,日均变化幅度较 S0 降低了 9.06%,而 S1 + N1, S1 + N2 与 S1 + N3 的 L_s 值较 S0 则分别增大了 1.94%、3.15% 和 9.18%。

2.3 酸雨胁迫下外源 NO 对箬竹叶片荧光参数的影响

从叶绿素相对含量、光合日变化指标测定结果及外观观察表明 450mg/L SNP 处理缓解酸雨胁迫效果最明显,因此叶绿素荧光参数测定采用此调控浓度。

2.3.1 酸雨胁迫下外源 NO 对箬竹暗适应叶绿素荧光产额的影响

F_0 是由激发了的叶绿素在将激发能传递到反应中心之前发射出去的,它与光合活性无关, F_0 增加通常被看作是 PSII 反应中心不可逆破坏或可逆失活的结果; F_m 的大小则反映了通过 PSII 的电子传递情况。由图 3 可知 S1 的 F_0 较 S0 升高了 8.19%, F_m 则降低了 39.61%。而外源 NO 预处理可缓解酸胁迫下 F_0 的升高及 F_m 的降低。

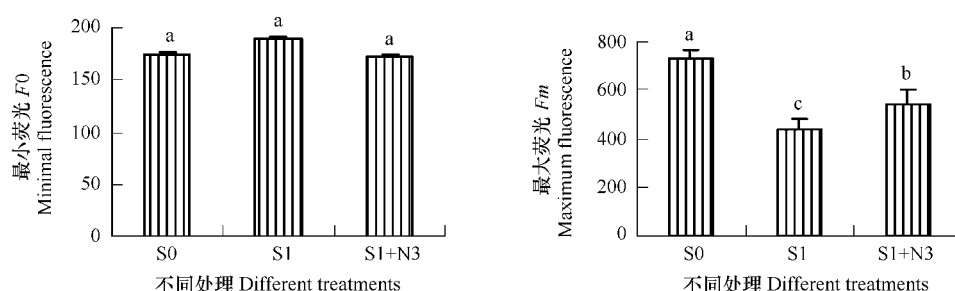


图3 不同处理对箬竹叶片暗适应下最小荧光 F_0 、最大荧光 F_m 的影响

Fig.3 Effects of different treatments on the minimum fluorescence F_0 , and the maximum fluorescence F_m of dark adaption in *Indocalamus barbatus* McClure

2.3.2 酸雨胁迫下外源 NO 对箬竹 F_v/F_m 和 F_v'/F_m' 的影响

F_v/F_m 反映的是 PSII 原初光能转化效率^[25],图 4 表明:酸雨处理后 S1, S1 + N3 的 F_v/F_m 下降,而 S1 +

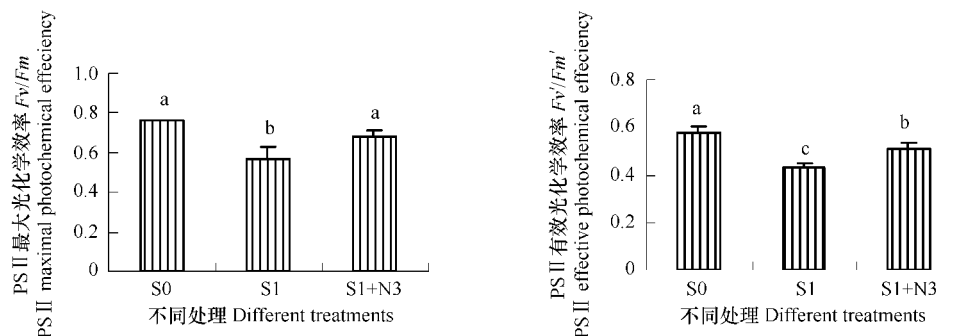


图4 不同处理对箬竹 PSII 最大光化学效率 F_v/F_m 与有效光化学效率 F_v'/F_m' 的影响

Fig.4 Effects of different treatments on the PSII maximal photochemical efficiency F_v/F_m , and the PSII effective photochemical efficiency F_v'/F_m' in *Indocalamus barbatus* McClure

N3 相对于 S1 增加了 19.79%, 差异显著; F_v'/F_m' 反映的是 PS II 有效光化学效率, 在酸雨胁迫下 (S1) 明显下降, 而 S1 + N3 处理显著抑制了 F_v'/F_m' 的降低, 两者差异显著。NO 预处理对酸雨胁迫下箬竹 PS II 反应中心 F_v/F_m 和 F_v'/F_m' 的下降均有显著抑制作用。

2.3.3 酸雨胁迫下外源 NO 对箬竹光适应叶绿素荧光产额的影响

酸雨胁迫下箬竹 F_0' 升高, S1、S1 + N3 分别比 S0 升高了 10.84% 和 0.31%; 而 F_m' 与 F_s 均降低, S1、S1 + N3 的 F_m' 分别比 S0 降低了 34.32% 和 23.61%, 对 F_s 的影响差异不显著。表明外源 NO 对抑制酸雨胁迫下箬竹的 F_0' 的升高和 F_m' 的下降有显著作用, 但对 F_s 影响不大。

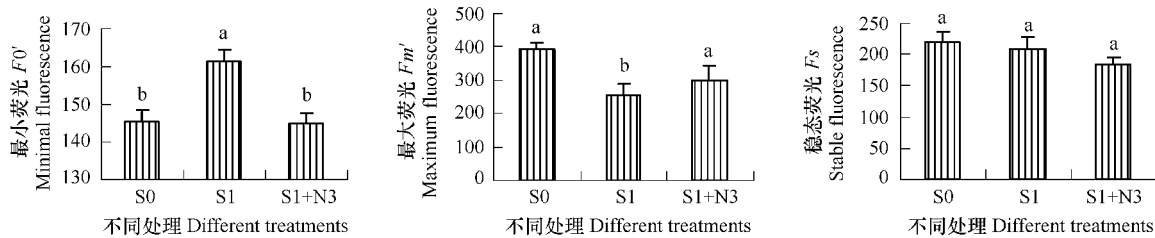


图5 不同处理对箬竹叶片光适应下最小荧光 F_0' 、最大荧光 F_m' 和稳态荧光 F_s 的影响

Fig. 5 Effects of different treatments on the minimum fluorescence F_0' , the maximum fluorescence F_m' and the stable fluorescence F_s of light adaption in *Indocalamus barbatus* McClure

2.3.4 酸雨胁迫下外源 NO 对箬竹荧光淬灭的影响

qP 反映的是 PSII 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, 在一定程度上反映了 PSII 反应中心的开放程度; NPQ 表示 PSII 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的部分。由图 6 可知: 与 S0 相比, S1 的 qP 和 NPQ 分别降低了 30.73% 和 16.63%; 而 S1 + N3 的 qP 则提高 6.26%, NPQ 仅降低 4.28%。表明经过外源 NO 的处理可以提高酸雨胁迫下箬竹的 qP 与 NPQ 。

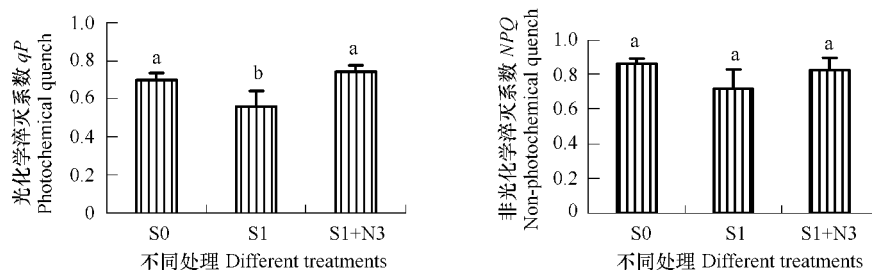


图6 不同处理对箬竹光化学淬灭系数 qP 、非光化学淬灭系数 NPQ 的影响

Fig. 6 Effects of different treatments on the Photochemical quench, and non-photochemical quench in *Indocalamus barbatus* McClure

2.3.5 酸雨胁迫下外源 NO 对箬竹 $\Phi PS II$ 和 ETR 的影响

$\Phi PS II$ 和 ETR 反映了 PS II 反应中心在环境胁迫中有部分关闭情况下的实际光化学反应效率和电子传递速率^[26]。图 7 表明: 酸胁迫后, $\Phi PS II$ 、 ETR 明显下降, S1 比 S0 分别降低 19.14% 和 19.13%, 而 S1 + N3 能显著提高胁迫下 $\Phi PS II$ 和 ETR , 达到甚至超过 S0 水平, 统计分析表明 S1 + N3 与 S1 差异显著。

3 讨论

(1) 叶绿素作为光合色素, 参与光合作用中光能的吸收、传递和转化, 在植物光合作用中起着关键性的作用。酸雨胁迫引起了叶片中叶绿素降解加强、生物合成减弱、光合器官受到损伤, 叶绿素含量的降低是光合作用减弱的主要原因之一。外源 NO 处理后抑制了受酸损伤的箬竹叶片叶绿素含量的降低, 缓解了叶片受伤害的症状, 其中以 450mg/L 外源 SNP 处理后的效果最好, 缓解作用显著, NO 抑制酸胁迫下叶绿素含量下降是通过保护叶绿素免遭破坏还是促进其合成, 具体机制尚待进一步研究。

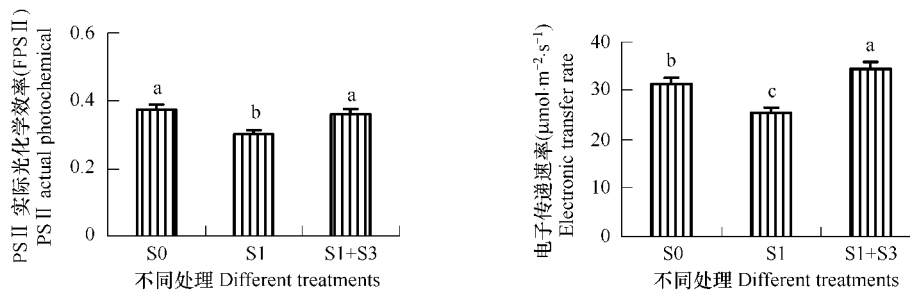


图7 不同处理对箬竹PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})和光合电子传递速率(ETR)的影响

Fig. 7 Effects of different treatments on the PSII actual photochemical efficiency, and the acyclic electron transfer rate in *Indocalamus barbatus* McClure

(2)由试验的净光合速率日进程可知未经酸雨胁迫箬竹叶片的 P_n 呈不明显的双峰型(近似单峰型),而在酸雨胁迫下各处理均表现出明显的双峰型,出现明显的“午休”现象,说明酸雨胁迫使箬竹对高温强光的适应能力受到影响。影响光合“午休”的原因主要有两种:一种是气孔因素,即气孔的关闭, L_s 增大引起 CO_2 供应不足;另一种是非气孔限制因素,即叶肉细胞光合活性降低引起同化力不足而限制了光合碳同化。根据Far-quha和Sharkey^[27]的观点和目前国内外学者常用的光合速率降低分析方法^[28],判断引起叶片净光合速率降低的原因是气孔因素还是非气孔因素的两个标准是当 C_i 减小, L_s 增大时,气孔的部分关闭成为光合下降的主要原因。而当 C_i 增加, L_s 减小时,非气孔限制成为光合下降的主要原因。从本研究中可以看出12:00即箬竹表现“光合午休”时不同处理的 C_i 值均较10:00 C_i 值有不同程度的提高,但是12:00 L_s 值较10:00 L_s 值均有一定的下降,说明箬竹的“光合午休”是由酸胁迫所导致的非气孔因素引起,与付晓萍等^[29]研究结果类似。从日变化整体看,胁迫下叶片的日均 P_n 、 G_s 和 L_s 显著降低, C_i 显著升高,也反映了胁迫下箬竹光合能力的下降主要由受非气孔因素即叶肉细胞的光合活性降低所致;外源SNP处理不同程度提高了胁迫下箬竹叶片的 P_n 、 Tr 、 G_s 和 L_s ,而 C_i 显著下降,说明NO缓解了胁迫造成的叶肉细胞光合活性的下降,提高了胁迫下的光合能力,与樊怀福等^[30]的外源一氧化氮对NaCl胁迫下黄瓜幼苗光合特性的影响的试验结果一致。较高的 G_s 说明具有较高的光合底物传导能力,为叶片同化更多的光合产物提供了生理基础,而 Tr 的提高增强了植株吸水及运输的动力,有利于植株光合作用的进行和抗酸性的提高。

(3)叶绿素荧光猝灭分析技术常用于检测植物光合机构对环境胁迫的响应^[31~34]。模拟酸雨处理使箬竹的 F_v/F_m 下降而 F_0 增加,揭示箬竹叶绿体的PSII反应中心受到伤害,活性下降。 qP 、 Φ_{PSII} 、ETR的降低亦证实了光合电子传递的受阻^[35],而植物在进行光合作用时电子传递总是与光合磷酸化相偶联,形成碳同化合成有机物的能量ATP,非循环光合磷酸化以NADP接受Z链电子还原成NADPH,胁迫下光合电子传递受抑,会抑制为光合碳同化提供ATP和NADPH,从而影响箬竹的正常光合作用。本试验经450mg/L外源NO的预处理后,上述叶绿素荧光参数的相应指标即可恢复至接近对照,进一步证明NO可以提高酸雨胁迫下叶肉细胞光合活性,缓解胁迫下光合系统的破坏。从NO提高 qP 和 NPQ 推测,光化学效率的提高和过剩光能的非光化学耗散的增强可能是NO缓解酸胁迫下光合器官破坏的机制之一。NO究竟是如何作为信号分子参与酸胁迫下保护作用,其分子调控机制有待进一步研究。

(4)已知NO对植物胁迫的调节具有两重性,一方面,低浓度NO对植物具有保护作用,另一方面,高浓度NO会诱发超氧自由基($O_2^{\cdot-}$)和过氧化氢(H_2O_2)大量产生,从而对组织有破坏性^[11]。本文对酸雨胁迫下外源一氧化氮对箬竹光合特性的影响只是进行了探讨,试验的浓度曾参照王森等^[22]用外源一氧化氮调节干旱胁迫下杨树光合作用的研究而设置,本试验的合适浓度是450mg/L外源SNP的预处理的效果较好,这与王森等采用150mg/LSNP(水培处理)缓解盐胁迫效果最佳、而过高浓度产生反作用的研究结果有所不同,可能是由于胁迫类型、处理方式、试验材料及其生理状态等不同而产生的差异,其最适浓度还有待于进一步探讨。此

外,本试验是在 pH3.0 酸胁迫强度下进行的,对于其他胁迫强度下效果如何也需进一步验证。

目前,有关 NO 调控酸胁迫的研究国内外尚未见报道,本研究初步表明了 NO 对缓解酸雨胁迫下箬竹叶片伤害、提高光合能力具有良好的效果,由于 NO 是植物正常代谢所产生的副产物,低浓度的外源应用是安全的,SNP 作为 NO 常用供体,在植物胁迫及果蔬保鲜调控方面的研究已有不少的报道,在野外条件下的应用在技术上也是切实可行的,但对于 NO 及其供体在高浓度下的毒副作用尚需进一步研究,同时还需加强植物组织内源 NO 浓度准确简便测定方法的研究,为 NO 调控应用提供更科学的量化依据。此外,如果能从调节体内 NO 合成有关酶的活性入手,适当提高内源 NO 水平,对于环境胁迫伤害调节将更具有实践意义。

References:

- [1] Li Z K, Wang T J, Jin L S. Study on the modeling of acid rain and the control counter-measures in China. *Scientia Meteorologica Sinica*, 2000, 20 (3): 339—347.
- [2] Han M. Present and future situation of air pollution and acid rain in Jiangsu Province. *Pollution Control Technology*, 2003, 16(2): 17—20.
- [3] Qi Z M, Wang X D, Song G Y. The Research Progress of the Effect of Acid Rain on Plant. *World Sci-tech R&D*, 2004, 26(2): 36—41.
- [4] Wyrwicka A, Sklodowska M. Influence of repeated acid rain treatment on antioxidative enzyme activities and on lipid peroxidation in cucumber leaves, *Electronic. Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(2): 198—204.
- [5] Lamattina L, Gatz a-Mata C, Gtaziano M, *et al.* Nitric oxide: The versatility of an extensive signal molecule, *Annu Rev Plant Biol*, 2003, 54: 109—136.
- [6] Arasimowicz, M. Floryszak-Wieczorek J. Nitric oxide as a bioactive signalling molecule in plant stress responses. *Plant Science*, 2007, 172(5): 876—887.
- [7] Wendehenne D, Pugin A, Klessing D F. Nitric oxide comparative synthesis and signaling in animal and plant cells. *Trend Plant Sci*, 2001, 6(4): 177—183.
- [8] Zhao M G, Tian Q Y, Zhang W H. Nitric Oxide Synthase-Dependent Nitric Oxide: Production is associated with salt tolerance in arabidopsis. *Plant Physiology*, 2007, 144(1): 206—217.
- [9] Delledonne M, Xia Y J, Dixon R A, *et al.* Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. *Nature*, 1998, 394: 585—588.
- [10] Pedroso M C, Durzan D J. Effect of different gravity environments on DNA fragmentation and cell death in *Kalanchoe* leaves. *Ann Bot*, 2000, 86: 983—994.
- [11] Zhang Y Y, Liu Y L. Source and function of nitric oxide in plants. *Acta Bot Boreal Occident Sin*, 2004, 24(5): 921—929.
- [12] Akio U, Andre T J, Takashi H, *et al.* Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. *Plant Sci*, 2002, 163: 515—523.
- [13] Chen M, Shen W B, Ruan H H, *et al.* Effect of nitric oxide on root growth and its oxidative damage in wheat seedling under salt stress. *Acta Photophysiological Sinica*, 2004, 30(5): 569—576.
- [14] Zhao M, Zhao X, Wu Y, *et al.* Enhanced sensitivity to oxidative stress in an Arabidopsis nitric oxide synthase mutant. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(6): 737—745.
- [15] Zhao L Q, Zhang F, Guo J K, *et al.* Nitric oxide functions as a signal in salt resistance in the calluses from two ecotypes of reed. *Plant Physiol*, 2004, 134: 849—857.
- [16] Grun S, Lindermayr C, Sell S, *et al.* Nitric oxide and gene regulation in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57(3): 507—516.
- [17] Jiang T H, Zhan X H, Xu Y C, *et al.* Roles of calcium in stress-tolerance of plants and its ecological significance. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(5): 971—976.
- [18] Liang Y C, Shen Q R, Zhang A G, *et al.* Effect of calcium and silicon on growth of and nutrient uptake by wheat exposed to simulated acid rain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(5): 589—592.
- [19] Yan C L, Hong Y T, Lin P, *et al.* Response of spinach to acid rain and conservation of rare earth elements to the plant. *Acta Horticulturae Sinica*, 1999, 26(1): 54—56.
- [20] Velikova V, Yordanov I, Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain-treated bean plants protective role of exogenous polyamines. *Plant Science*, 2000, 151(1): 59—66.
- [21] Tian H T, Gao P J, Wen G S. Comparative study of cold resistance characteristics in seven *Indocalamus* spp. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2006, 23(6): 641—646.
- [22] Wang M, Li Q R, Fu S L, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on photosynthetic characteristics of poplar leaves under water stress. *Chinese*

- Journal of Applied Ecology, 2005, 16(2): 218—222.
- [23] Tong G H, Liu T J, Huang W. Effect of simulated acid rain and its acidified soil on lipid peroxidation of wheat seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1510—1518.
- [24] Xu G W, Wu C F, Liu H, *et al.* Effects of wheat residue incorporation and nitrogen management techniques on formation of the grain yield of rice. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(2): 284—291.
- [25] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659—668.
- [26] Carrasco R M, Rodriguez J S, Perez P. Changes in chlorophyll fluorescence during the course of photoperiod and in response to drought in *Casuarina equisetifolia* forst. *Photosynthetica*, 2002, 40(3): 363—368.
- [27] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant, Physiol*, 1982, 33: 317—345.
- [28] Guan Y X, Dai J Y, Lin Y. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31(4): 293—297.
- [29] Fu X P, Tian D L, Yan W D. The effects of simulated acid rain on the diurnal changes of *Cinnamomum camphora* photosynthesis. *Journal of Central South Forestry University*, 2006, 26(6): 38—43.
- [30] Fan H F, Guo S R, Jiao Y S, *et al.* The effects of exogenous nitric oxide on growth, active oxygen metabolism and photosynthetic characteristics in cucumber seedlings under NaCl stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2): 546—553.
- [31] Wu C, Wang Z Q, Sun H L, *et al.* Effects of different concentrations of nitrogen and phosphorus on chlorophyll biosynthesis, chlorophyll a fluorescence, and photosynthetic rate in *Larix olgensis* seedlings. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(4): 31—36.
- [32] LUO J, Zhang M Q, Lin Y Q, *et al.* Studies on the relationship of chlorophyll fluorescence characters and drought tolerance in seedling of sugarcane under water stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(11): 1718—1721.
- [33] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L, *et al.* Effects of nocturnal chilling temperature on photosynthesis in seedlings of two tropical tree species grown under different light intensities. *Acta Photophysiological Sinica*, 2002, 28(6): 433—440.
- [34] Wang P, Duan W, Takabayashi A, *et al.* Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress. *Plant Physiology*, 2006, 141(2): 465—474.
- [35] Griffin J J, Ranney T G, Pharr D M. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and carbohydrate content of *Illicium taxa* grown under varied irradiance. *Journal of the America Society for Horticultural Science*, 2004, 129(1): 46—53.

参考文献:

- [1] 李宗恺. 中国的酸雨模拟及控制对策研究. *气象科学*, 2000, 20(3): 339~347.
- [2] 韩敏. 江苏省大气污染和酸雨的现状及预测. *环境污染技术*, 2003, 16(2): 17~20.
- [3] 齐泽民, 王玄德, 宋光煜. 酸雨对植物影响的研究进展. *世界科技研究与发展*, 2004, 26(2): 36~41.
- [13] 陈明, 沈文彪, 阮海华, 等. 一氧化氮对盐胁迫下小麦幼苗根生长和氧化损伤的影响. *植物生理与分子生物学报*, 2004, 30(5): 569~576.
- [18] 梁永超, 沈其荣, 张爱国, 等. 钙、硅对酸雨胁迫下小麦生长和养分吸收的影响. *应用生态学报*, 1999, 10(5): 589~592.
- [19] 严重玲, 洪业汤, 林鹏, 等. 菠菜对酸雨胁迫的响应及稀土元素的作用. *园艺学报*, 1999, 26(1): 54~56.
- [21] 田海涛, 高培军, 温国胜. 7种箬竹抗寒特性比较. *浙江林学院学报*, 2006, 23(6): 641~646.
- [22] 王森, 李秋荣, 付士磊, 等. 外源一氧化氮对干旱胁迫下杨树光合作用的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(2): 218~222.
- [23] 童贯和, 刘天骄, 黄伟. 模拟酸雨及其酸化土壤对小麦幼苗膜脂过氧化水平的影响. *生态学报*, 2005, 25(6): 1510~1518.
- [24] 徐国伟, 吴长付, 刘辉, 等. 麦秸还田及氮肥管理技术对水稻产量的影响. *作物学报*, 2007, 33(2): 284~291.
- [28] 关义新. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4): 293~297.
- [29] 付晓萍, 田大伦, 闫文德. 模拟酸雨对樟树光合日变化的影响. *中南林学院学报*, 2006, 26(6): 38~43.
- [30] 樊怀福, 郭世荣, 焦彦生, 等. 外源一氧化氮对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗生长、活性氧代谢和光合特性的影响. *生态学报*, 2007, 27(2): 546~553.
- [31] 吴楚, 王政权, 孙海龙, 等. 氮磷供给对长白落叶松叶绿素合成、叶绿素荧光和光合速率的影响. *林业科学*, 2005, 41(4): 31~36.
- [32] 罗俊, 张木清, 林彦铨, 等. 甘蔗苗期叶绿素荧光参数与抗旱性关系研究. *中国农业科学*, 2004, 37(11): 1718~1721.
- [33] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 夜间低温对不同光强下生长的两种热带树苗光合作用的影响. *植物生理与分子生物学报*, 2002, 28(6): 433~440.