

大气 NH_3 和介质供氮水平对不同氮效率 玉米基因型叶绿素荧光参数的影响

陈小莉¹, 李世清^{1,2,*}, 任小龙², 李生秀²

(1. 中国科学院水利部水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨陵 712100;

2. 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨陵 712100)

摘要: 采用开顶式气室 (Open Top Chambers) 进行水培试验, 以两种氮效率玉米 (*Zea mays* L.) 基因型为供试作物, 通过不同大气 NH_3 浓度处理, 测定苗期各叶绿素荧光动力学参数。结果表明, 供氮介质和大气 NH_3 浓度升高对两种氮效率玉米基因型的初始荧光值 (F_o) 不存在显著影响。高供氮介质下, 在 NH_3 浓度升高时, 氮高效 5 号基因型的最大荧光产量 (F_m) 和可变荧光 (F_v) 均显著减小 ($p < 0.05$), 而氮低效基因型四单 19 的 F_m 、 F_v 值显著增加; 低供氮介质下, 大气 NH_3 浓度升高对 2 种基因型 F_m 、 F_v 值的影响结果与高供氮介质时相反。说明大气 NH_3 浓度升高对生长在高供氮介质下的氮高效 5 号基因型有一定的抑制作用, 而对氮低效基因型四单 19 有一定程度的促进作用。在不同供氮介质下, 大气 NH_3 浓度升高时, 两种氮效率玉米基因型的 qN 、 qP 值减小, 说明大气 NH_3 浓度升高时, 作物对光合机构的保护能力比大气背景 NH_3 浓度时弱。

关键词: NH_3 浓度升高; 供氮介质; 叶绿素荧光参数; 玉米基因型

文章编号: 1000-0933(2008)03-1026-08 中图分类号: Q493.99 文献标识码: A

Effect of atmospheric NH_3 and hydroponic solution nitrogen levels on chlorophyll fluorescence of corn genotypes with different nitrogen use efficiencies

CHEN Xiao-Li¹, LI Shi-Qing^{1,2,*}, REN Xiao-Long², LI Sheng-Xiu²

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming, Institute of Soil Erosion and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shanxi 712100, China

2 College of Resources and Environment Sciences, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shanxi 712100, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 1026 ~ 1033.

Abstract: The objective of this experiment was to compare the effect of atmospheric NH_3 and N levels in a hydroponic solution on the chlorophyll fluorescence of two corn genotypes with different nitrogen use efficiencies. The hydroponic experiments were carried out in open top chambers. Chlorophyll fluorescence measurements were made at the seedling stage. The results showed that the F_o value of the two corn genotypes was not significantly affected by nitrogen levels in the hydroponic solution or increased atmospheric NH_3 concentrations. Both the F_m and the F_v value of the high nitrogen use efficiency genotype (NE5) were significantly ($p < 0.05$) lower in the high solution N + high atmospheric NH_3 treatment compared to the high solution N + normal atmospheric NH_3 treatment. In contrast, F_m and F_v of the low nitrogen efficiency genotype (SD19) were significantly higher in the high solution N + high atmospheric NH_3 treatment compared to the high

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30571116 和 30670326)

收稿日期: 2006-12-20; 修订日期: 2007-07-02

作者简介: 陈小莉 (1978 ~), 女, 甘肃榆中人, 博士生, 主要从事植物营养生理生态研究. E-mail: cxlxli@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sqli@ms.iswc.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30571116 and 30670326)

Received date: 2006-12-20; **Accepted date:** 2007-07-02

Biography: CHEN Xiao-Li, Ph. D., mainly engaged in plant nutrition, physiology and ecology. E-mail: cxlxli@yahoo.com.cn

solution N + normal atmospheric NH₃ treatment. Both F_m and F_v in the low solution N + high atmospheric NH₃ treatment were lower compared to the high solution N + increased atmospheric NH₃ treatment. This indicated that at high solution N levels, increased atmospheric NH₃ concentrations had a negative effect on NE5, but a positive effect on SD19. The results also showed that the qN and qP value of the two corn genotypes decreased under different nitrogen levels and increased atmospheric NH₃ concentrations. This indicated that the protection function of crops on photosynthesis was lower under high atmospheric NH₃ compared to normal atmospheric NH₃ concentrations.

Key Words: increased atmospheric NH₃; nitrogen level; chlorophyll fluorescence; corn genotype

大气氨(NH₃)既是重要的环境污染物质,也是一些植物的重要氮素营养来源^[1,2]。Sommer 等^[3]指出,从土壤或肥料中挥发出来的 NH₃有一部分会被植物冠层吸收。植物对 NH₃的吸收与植物种类和发育期有关,一般认为玉米生长前期以吸收为主,后期则以释放为主^[4]。这一研究在国外开展较早,国内在近几年才逐步开展,资料相对贫乏^[5]。当前国内、外研究的对象以森林和草地生态系统为主,研究重点主要集中在植物与大气 NH₃交换的方向、强度和 NH₃补偿点等方面,而将大气 NH₃浓度增加与作物生长介质供氮和不同氮效率基因型联系起来的研究报道并不多见。叶绿素荧光动力学是以光合作用理论为基础,利用体内叶绿素 a 荧光,被用于研究和探测植物体内光合器官的运转状况及分析植物对环境胁迫的响应机理^[6~10]。与“表观性”气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”的特点。已有研究表明,植物受到一定干旱胁迫后,电子传递、光合磷酸化等均会受到不同程度的影响,使得可变荧光产量等荧光参数发生变化^[11~14];不同氮磷供应状况对叶绿素荧光动力学参数也会产生明显影响^[15~17],供应量不足会引起 PSII 功能下调。过去虽然对介质养分供应对叶绿素荧光的影响进行了大量研究工作,而将大气 NH₃ 营养与作物叶片叶绿素荧光动力学参数联系起来的研究,国内外相关报道较少。本文以大气 NH₃ 作为营养物质,在一定范围内浓度增加会改变禾本科植物氮素营养状况和同化产物分配,进而影响作物根冠特征及氮利用效率(影响程度取决于作物氮效率高低和介质供氮水平)为基本假设,采用水培试验,将大气 NH₃、介质供氮和作物氮效率基因型结合起来,研究大气 NH₃ 浓度升高对玉米叶片荧光特性的影响,其结果有助于进一步理解大气 NH₃ 营养对玉米光合作用的影响。

1 材料和方法

1.1 植物材料

试验在中国科学院水利部水土保持研究所试验场进行。以两种不同氮效率玉米基因型:氮高效 5 号(NE5)和氮低效四单 19(SD19)玉米品种为指示作物,进行水培试验。NE5 是中国农业大学资源与环境学院玉米研究课题组组配的氮高效杂交组合;SD19 是吉林省四平市农科院 1984 年以自选系 444 作母本,外引系 MO17 为父本,杂交育成的中熟高淀粉玉米单交种。

1.2 供 NH₃ 装置

试验采用开顶式气室(Open Top Chambers, OTCs)装置,这是目前应用较为广泛,比较接近自然条件的模拟装置。该装置由 NH₃ 气源、空气控制系统和开顶式气室三大部分组成,其中开顶式气室由风扇、框架、室壁和底座等 4 部分组成。

1.2.1 NH₃ 气源

以液氨钢瓶(内直径 600mm;总长度 1800mm)作为供气容器, NH₃ 纯度为 95 %。通过 YQA-441 型 NH₃ 减压表(压力范围为 0~4MPa,上海双盈船用减压器制造有限公司生产)和 48 型定压氧气管将 NH₃ 气送入开顶式气室。通过 LZB-2 防腐型玻璃转子流量计(测量范围 6~60ml min⁻¹;额定工作压力 ≤1MPa)控制进入气室的 NH₃ 流量。

1.2.2 空气控制系统

由 ZB-0.10/8 空气压缩机(排气量 0.1m³ min⁻¹;额定气压 0.8MPa)和 48 型定压氧气管将空气输入开顶

式气室。通过 LZB-10 型玻璃转子流量计(测量范围 $0.25 \sim 2.5 \text{ m}^3 \text{ h}^{-1}$; 额定工作压力 $\leq 1 \text{ MPa}$) 将空气以 1.7 L min^{-1} 的流量输入气室。

1.2.3 开顶式气室

气室设计为四面体柱型, 气室框架为镀锌铁结构, 正四边形, 高 1.5 m , 边长 1.2 m , 整个气室体积约为 3 m^3 。为减少外部气流从气室顶部侵入及保证气室内 NH_3 浓度的稳定性, 框架顶部为一开口平截的圆锥体, 面积为底面积的 $1/2$ 。为尽可能减少气室壁对有效光辐射吸收, 气室壁材料选用有机玻璃。气室内温度和湿度通过底部多孔管输入空气调控, NH_3 浓度通过底部 NH_3 输入多孔管控制。在气室内安装风扇, 以促进气室中 NH_3 的均匀分布, 同时起到降温作用, 气室内风速不超过 0.5 m s^{-1} 。在试验作物生长期气室内温度比环境气温高 $3 \sim 5^\circ\text{C}$, 通 NH_3 和不通 NH_3 气室内温度一致, 说明气室内温度升高不是由通 NH_3 处理引起的, 而是气室本身所产生的温室效应, 这显然与其它温室效应气体相比, 通 NH_3 气室 NH_3 浓度较低及 NH_3 本身的温室效应有限有关。由于通 NH_3 和不通 NH_3 气室内温度相同, 因此不影响对 NH_3 处理效果的比较研究。

1.3 NH_3 浓度检测装置

气室内不同高度和部位的 NH_3 浓度先后由 2 种 NH_3 检测装置检测, 每天测定 4 次, 时间分别为 8:00、11:00、14:00 和 17:00, 测定时不影响通气。首先通过容积为 100 ml 的 HLA-2 手动抽气泵(北京环安科技发展中心生产) 采样, 共采气 300 ml , 待 NH_3 检测管(检测范围 $0.2 \sim 6 \text{ mg m}^{-3}$) 中的粉色纳氏试剂变色终止, 即可从蓝色柱判断气室内 NH_3 的大致浓度; 由于空气中 NH_3 浓度的背景值很低, 需通过氨测试精度为 0.01 mg m^{-3} (符合国家标准测试精度要求) 的 GTL-C 型室内空气检测仪(配有型号为 pH618 的测试笔一支) 准确测定大气 NH_3 浓度。具体操作方法: 在通气前先将三角架和仪器连好放置在气室中央, 用注射器吸取 5 ml 氨测试试剂, 注入到玻璃采样瓶中, 盖上进气塞, 将采样瓶挂在仪器上连接好, 检测时将仪器面板开关打开, 将流量调至 2 L min^{-1} , 仪器内设有自动定时装置, 抽气时间一到将自动关闭, 将采样瓶取下, 拿掉进气塞, 将里面的试剂倒入测试杯中, 将测试笔插入杯中, 开启测试笔, 待数字稳定后直接读出数据, 根据测试笔显示数据, 查附表可得出空气中 NH_3 浓度。经过两周的连续调试与测定发现, 试验附近空气 NH_3 背景浓度值基本稳定在 10 nl L^{-1} , 气室中高 NH_3 浓度准确控制在 1000 nl L^{-1} (该浓度是参照国外对植物 NH_3 处理时采用的浓度之一, 是在实际中容易控制又不会使植物出现 NH_3 中毒的浓度)。玉米生长期间每隔 2 h 检测 1 次, 调节 NH_3 浓度维持在 1000 nl L^{-1} , 每天从 8:00 ~ 18:00 连续供氨(下雨天除外, 需盖上气室顶盖), 晚上停止供气(考虑到夜间气孔关闭, 植物对大气 NH_3 的吸收甚微)。

1.4 幼苗的培育和定植

用 $10\% \text{ H}_2\text{O}_2$ 对玉米种子进行消毒吸胀后, 在石英砂中育苗, 上覆干净湿滤纸, 在 23°C 下于暗中发芽。幼苗刚长出时移去滤纸, 待根长到 $2 \sim 4 \text{ cm}$ 时, 移植到带孔的塑料泡沫上, 用脱脂棉固定在盛水的培养盘上, 每天换水一次并通气。经过 $8 \sim 12 \text{ d}$, 根系伸长达 $5 \sim 7 \text{ cm}$ 后, 进行溶液培养定植。定植时选择生长均一的幼苗, 每盆定植 $2 \sim 3$ 株, 用海绵固定, 待生长正常时再间苗, 每盆留一株。幼苗移入气室 3 d 后开始正常供 NH_3 。

1.5 水培试验

水培试验盆钵采用 PVC 材料制成的培养盆(内径 15 cm , 高 20 cm), 每盆盛营养液 3.5 L 。试验因子包括大气 NH_3 浓度、供氮水平和不同氮效率玉米基因型等 3 个。作物选氮效率差异显著的两种玉米基因型: 氮高效 5 号(NE5)和氮低效四单 19(SD19); 对每一氮效率玉米基因型, 设高供氮和低供氮两种介质供氮水平。试验采用裂区设计, NH_3 浓度设为主因素。供氮水平为副因素, 2 个品种设为副副区, 共 8 个处理组合, 分别放置在 4 个开顶式气室中, 即 NH_3 浓度处理设 2 次重复。在同一大气 NH_3 处理气室中, 每气室放置 32 盆, 即各处理重复 8 次。为减少气室引起的试验误差, 作物和 NH_3 浓度间隔处理一定时间(10 d) 在 4 个气室中互换。水培营养液采用 Hoagland 营养液配方: 其中大量元素分别为 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4 \text{ H}_2\text{O}$ 0.95 g L^{-1} , KNO_3 0.61 g L^{-1} , $\text{MgSO}_4 \cdot 7 \text{ H}_2\text{O}$ 0.49 g L^{-1} , $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$ 0.12 g L^{-1} ; 阿依微量元素混合液 H_2BO_3 2.86 g L^{-1} , $\text{MnCl}_2 \cdot 4 \text{ H}_2\text{O}$ 1.81 g L^{-1} , $\text{ZnSO}_4 \cdot 7 \text{ H}_2\text{O}$ 0.22 g L^{-1} , $\text{CuSO}_4 \cdot 5 \text{ H}_2\text{O}$ 0.08 g L^{-1} , $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2 \text{ H}_2\text{O}$ 0.025 g L^{-1} , 酒石酸铁(0.5%

FeSO₄ · 7H₂O 和 0.4% 酒石酸)。两种介质供氮水平只改变氮含量,高供氮介质中 Ca (NO₃)₂ · 4 H₂O 0.317 g L⁻¹, KNO₃ 0.203 g L⁻¹, NH₄H₂PO₄ 0.04 g L⁻¹, 低供氮介质中 N 含量是高供氮介质的 1/3, 缺少的 Ca²⁺、K⁺ 和 H₂PO₄⁻ 分别由 CaSO₄ · 2H₂O、KCl 和 KH₂PO₄ 补充。用 HCl 调节溶液 pH 值至 5.9。在作物生长期用充气泵对营养液每天通气 4h, 不断补充蒸馏水保持各盆中液面高度一致, 营养液现配, 每周更换 1 次。为防止营养液吸收和溶解大气 NH₃, 对营养液采用特殊的处理。即在营养液中加入能够抑制气相和液相之间发生 NH₃ 交换的高碳醇(16 + 18 烷醇)乳化后配成的乳化剂后^[18], 再在水培盆钵顶部放置盖板(中间留有可供作物生长的孔), 在海绵与植株茎秆接触的部位缠上透明胶带, 并用石蜡密封。为保证作物正常生长, 利用充气系统充分向营养液充无 NH₃ 空气, 吸收瓶中的液体采用 1mol L⁻¹ 稀 H₂SO₄, 能有效吸收空气中的 NH₃^[19]。

1.6 测定方法

测定时期为整个苗期, 出苗后 30d, 即供 NH₃ 20d 后, 每隔 5d 测定 1 次, 共测定 3 次。叶绿素荧光参数的测定采用德国 Walz 公司制造的 Imaging-PAM 调制荧光仪进行。用完全展开的同位叶测定各数据, 每处理重复 3 次, 测定前暗适应 15min。在测定时首先给一个经过充分暗适应的叶片照射检测光, 经 1 ~ 2min 待荧光水平稳定后得到荧光参数 F_o ; 接着, 给一个饱和脉冲光后关闭, 得到荧光参数 F_m , 由此可得荧光参数 F_v/F_m ($F_v = F_m - F_o$), 即 PS II 最大光化学量子产量。其次, 打开可以引起叶片光合作用的作用光, 待叶片光合作用达到稳定后可得到荧光参数 F_s ; 再给一个饱和脉冲光后关闭, 得到荧光参数 F'_m , 由 F_s 和 F'_m 计算作用光存在时 PS II 的实际量子效率 $((F'_m - F_s)/F'_m)$ 。关闭作用光, 立即打开远红光, 约 5s 后关闭, 得到荧光参数 F'_o , 由此可以计算荧光的光化学猝灭系数 qP 和非光化学猝灭系数 qN , 其中 $qP = (F'_m - F_s)/(F'_m - F'_o)$, $qN = 1 - (F'_m - F'_o)/(F_m - F_o)$ 。

所有试验数据均采用统计分析软件 DPSv3.11 专业版处理; 表中所列结果为 3 次重复平均值; 对测定结果进行方差分析, 并用 LSD(新复极差法, 即 Duncan 法)法进行多重比较; 方差分析包括大气 NH₃ 浓度、介质供氮水平和不同氮效率基因型的主效应以它们之间两因素和三因素的交互作用。

2 结果与分析

2.1 大气 NH₃ 浓度升高和不同供氮介质下玉米苗期 F_o 、 F_m 和 F_v 的变化

基础荧光(F_o)是 PSII (Photosystem II) 反应中心全部开放时的荧光产量, 理论上指光合反应中心正好未能发生光化学反应时的叶绿素荧光^[19]。 F_o 的大小与激发光强度及叶绿素含量有关, F_o 荧光主要来自天线叶绿素 a, 是一物理参数, 它的增加表明逆境对作物叶片 PSII 反应中心不易逆转的破坏或可逆失活。最大荧光(F_m)是 PSII 反应中心全部关闭时的荧光, 即为黑暗中的最大荧光, 可反映通过 PSII 的电子传递情况。可变荧光(F_v)是 F_m 与 F_o 之差, 它的大小反应了 PSII 最初的电子受体 Q_A 的氧化还原状况^[20]。

苗期对两种氮效率玉米基因型 F_m 、 F_o 和 F_v 值测定结果表明(表 1), 高供氮介质下, 随 NH₃ 浓度的升高, 氮高效基因型 NE5 的 F_m 值显著变小, 而氮低效基因型 SD19 的 F_m 值显著变大。说明高供氮介质下, 高 NH₃ 浓度对氮低效基因型 SD19 的 F_m 值有一定促进, 表明 SD19 PS II 反应中心的电子传递并没有受到明显破坏。在低供氮介质下, 基因型 SD19 的 F_m 值在 10 nl L⁻¹ 和 1000 nl L⁻¹ NH₃ 浓度处理间显著变小($p < 0.05$), 而基因型 NE5 的 F_m 值变大。说明在低供氮条件下, 氮低效基因型 SD19 对环境氮素的利用能力较氮高效基因型 NE5 强, 从而使 SD19 更易受到氮素胁迫。

由表 1 还可看出, 高 NH₃ 浓度时, 不同介质供氮水平对两种氮效率玉米基因型的 F_o 值没有显著影响; 与大气背景 NH₃ 浓度相比, 大气 NH₃ 浓度升高后 NE5 和 SD19 的 F_o 值均略有上升, 但差异不显著。大气 NH₃ 浓度增加对 F_o 值的影响与介质供氮水平及基因型有关, 在高供氮介质下, 大气 NH₃ 浓度增加, 基因型 NE5 的 F_o 值显著减小, 而基因型 SD19 的 F_o 值略有增加; 而在低供氮介质下, 大气 NH₃ 浓度增加, 基因型 SD19 的 F_o 值显著减小, 而基因型 NE5 的 F_o 值增大, 但不显著($p > 0.05$)。说明高供氮介质下, 基因型 SD19 在 NH₃ 浓度升高时有较高的光化学活性, 而基因型 NE5 光化学活性明显下降; 低供氮介质下, 基因型 SD19 的光化学活性在高 NH₃ 浓度下明显降低, 而基因型 NE5 表现出相对较高的光化学活性。 F_v 值在 NH₃ 浓度升高时下降的原因, 可

能与 PS II 光化学反应中心受到一定的不可逆破坏或可逆失活有关。

表 1 大气 NH_3 浓度升高下两种氮效率玉米基因型苗期 F_m 、 F_o 和 F_v 值的变化

Table 1 Effect of increased atmospheric NH_3 on F_m , F_o and F_v of corn with two different nitrogen efficiency

供氮介质* Nitrogen medium	基因型 Genotype	NH_3 浓度 NH_3 concentration (nl L^{-1})	F_m	F_o	F_v
高氮 High nitrogen	NE5	10	$0.557 \pm 0.017\text{a}$	$0.125 \pm 0.005\text{a}$	$0.432 \pm 0.022\text{a}$
	SD19	10	$0.512 \pm 0.021\text{b}$	$0.125 \pm 0.009\text{a}$	$0.387 \pm 0.012\text{b}$
	NE5	1000	$0.514 \pm 0.024\text{b}$	$0.128 \pm 0.013\text{a}$	$0.386 \pm 0.017\text{b}$
	SD19	1000	$0.541 \pm 0.011\text{a}$	$0.137 \pm 0.007\text{a}$	$0.404 \pm 0.013\text{ab}$
低氮 Low nitrogen	NE5	10	$0.516 \pm 0.004\text{ab}$	$0.128 \pm 0.017\text{a}$	$0.389 \pm 0.019\text{ab}$
	SD19	10	$0.553 \pm 0.048\text{a}$	$0.145 \pm 0.019\text{a}$	$0.408 \pm 0.038\text{a}$
	NE5	1000	$0.557 \pm 0.041\text{a}$	$0.130 \pm 0.007\text{a}$	$0.426 \pm 0.036\text{a}$
	SD19	1000	$0.483 \pm 0.002\text{b}$	$0.138 \pm 0.013\text{a}$	$0.345 \pm 0.013\text{b}$

* 在同一供氮介质下,同列中具有相同字母的处理间不存在显著差异,具有不同字母的处理间差异达 5% 显著水平;表中的数字为“平均数 $\pm$ 标准误”(n = 15);下表同 At the same nitrogen medium, no significant difference exists between treatments with the same small letters, but the different letters stand for significant difference ($p < 0.05$); Figures in table were Mean $\pm$ SE (n = 15); the same below

2.2 大气 NH_3 浓度升高和不同供氮介质下玉米 F_v/F_m 和 F_v/F_o 的变化

F_v/F_m 是 PS II 最大光化学量子产量,其大小反映了 PS II 反应中心内原初光能的转换效率,即最大 PS II 的光能转换效率。非胁迫条件下该参数的变化极小,不受物种和生长条件的影响,胁迫条件下该参数明显下降。 F_v/F_o 则反映了 PS II 的潜在活性。 F_v/F_m 和 F_v/F_o 是光化学反映状况评价的 2 个重要参数^[21]。

大气 NH_3 浓度升高对两种氮效率玉米基因型 F_v/F_m 和 F_v/F_o 的影响结果表明(表 2),不论介质供氮高、低, NH_3 浓度升高对两种基因型玉米的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 值均不存在显著影响。但在大气 NH_3 浓度升高时,低供氮介质下基因型 NE5 的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 值略有增加,而基因型 SD19 的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 值表现为降低,说明 NE5 在低供氮水平和 NH_3 浓度升高时能保持较高的光能转化效率。在高供氮介质下,高大气 NH_3 浓度时氮高效基因型 NE5 的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 值略低于氮低效基因型 SD19 的对应值,说明在大气 NH_3 浓度升高时,SD19 对环境氮素具有较强的利用能力;而 NE5 相反。高浓度大气 NH_3 使 NE5 PS II 的最大光能转化效率和 PS II 的潜在活性及 PS II 原初反应过程受到较为强烈的抑制。表明在介质供氮充分时,大气 NH_3 浓度升高可使氮高效玉米叶片 PS II 活性中心受损,光合作用原初反应过程受抑制,这可能与 NH_3 浓度升高迫使 PS II 捕光色素蛋白复合体(LHC II)的含量降低有关。以上结果表明,在高供氮介质和 NH_3 浓度升高时,由于大气 NH_3 浓度升高对氮低效基因型有一定程度的促进作用,因而基因型 SD19 较基因型 NE5 具有更高的光能转化效率和 PS II 潜在活性。

表 2 大气 NH_3 浓度升高下两种氮效率玉米基因型 F_v/F_m 和 F_v/F_o 的变化

Table 2 Effect of increased atmospheric NH_3 on F_v/F_m and F_v/F_o of corn with two different nitrogen efficiency

供氮介质 Nitrogen medium	基因型 Genotype	NH_3 浓度 NH_3 concentration (nl L^{-1})	F_v/F_m	F_v/F_o
高氮 High nitrogen	NE5	10	$0.775 \pm 0.016\text{a}$	$3.457 \pm 0.329\text{a}$
	SD19	10	$0.751 \pm 0.008\text{ab}$	$3.090 \pm 0.129\text{ab}$
	NE5	1000	$0.750 \pm 0.018\text{ab}$	$3.003 \pm 0.302\text{ab}$
	SD19	1000	$0.751 \pm 0.014\text{b}$	$3.012 \pm 0.224\text{b}$
低氮 Low nitrogen	NE5	10	$0.753 \pm 0.034\text{ab}$	$3.099 \pm 0.586\text{ab}$
	SD19	10	$0.737 \pm 0.025\text{ab}$	$2.832 \pm 0.360\text{ab}$
	NE5	1000	$0.765 \pm 0.009\text{a}$	$3.268 \pm 0.173\text{a}$
	SD19	1000	$0.714 \pm 0.028\text{b}$	$2.518 \pm 0.321\text{b}$

2.3 大气 NH₃ 浓度升高和不同供氮介质下玉米 qP 和 qN 的变化

光化学系数 qP 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,要保持较高的光化学猝灭就是要使 PS II 反应中心处于“开放”状态。因此,光化学猝灭又在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度。 qP 愈大,QA⁻ 重新氧化形成 QA 的量就愈大,即 PS II 的电子传递活性越大^[6]。非光化学猝灭系数 qN 反映的是 PS II 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光能部分。非光化学猝灭是一种自我保护机制,对光合机构起一定的保护作用,当 PS II 反应中心天线色素吸收了过量的光能时,如不能及时地耗散,将对光合机构造成失活或破坏。非光化学能量耗散的提高,有助于耗散过剩的激发能,缓解环境对光合作用的影响和过剩光能对 PS II 反应中心的损伤。大气 NH₃ 浓度升高下两种氮效率玉米基因型 qN 和 qP 的影响见表 3。

表 3 大气 NH₃ 浓度升高下 2 种氮效率玉米基因型 qN 和 qP 的变化

Table 3 Effect of increased atmospheric NH₃ on qN and qP of corn with two different nitrogen efficiency

供氮介质 Nitrogen medium	基因型 Genotype	NH ₃ 浓度 NH ₃ concentration (nl L ⁻¹)	qN	qP
高氮 High nitrogen	NE5	10	0.618 ± 0.039ab	0.698 ± 0.015ab
	SD19	10	0.655 ± 0.038a	0.643 ± 0.003a
	NE5	1000	0.589 ± 0.029ab	0.603 ± 0.027ab
	SD19	1000	0.522 ± 0.023b	0.621 ± 0.029b
低氮 Low nitrogen	NE5	10	0.602 ± 0.039a	0.688 ± 0.015a
	SD19	10	0.659 ± 0.038a	0.620 ± 0.003a
	NE5	1000	0.524 ± 0.029ab	0.612 ± 0.027ab
	SD19	1000	0.602 ± 0.023b	0.601 ± 0.030b

从表 3 可以看出,大气 NH₃ 浓度升高,两种氮效率玉米基因型在不同供氮介质下的 qN 、 qP 均有不同程度的降低,说明在正常大气 NH₃ 浓度下,PS II 中心所接收的多余激发能以热形式耗散,对光合机构保护能力强,而在大气 NH₃ 浓度升高时,光合系统的这种保护机制受到一定程度的损伤。综合表 3 和表 4 分析发现,在低供氮介质时,NH₃ 浓度升高使氮低效基因型 SD19 的 qN 值显著下降,说明基因型 SD19 在大气 NH₃ 浓度升高时,缓解对光合作用的影响及过剩光能对 PS II 反应中心损伤的能力较弱。

3 讨论

大气污染物通过多种途径影响植物光合作用,不仅影响光合电子传递、光合磷酸化等过程,同时也可引发光合机构受到损伤。正常情况下,光合系统吸收的光能可能有 3 个去向:一是用于推动光化学反应,引起反应中心的电荷分离及后来的电子传递和光合磷酸化,形成用于固定、还原二氧化碳的同化力(ATP 和 NADPH);二是转变成热散失;三是以荧光形式发射出来。这 3 种途径之间存在着此消彼长的相互竞争关系,即光合作用和热耗散的变化会引起荧光发射的相应变化。光合色素是光合作用的基础,研究表明^[6,8~10],植物体内发出的叶绿素荧光信号包含着丰富的光合作用信息,且极易随外界环境变化而变化。利用叶绿素荧光这一植物体内发出的天然探针,能够有效探测到许多有关植物生长发育与营养状况的信息^[22,23],可以快速、灵敏和非破坏性地分析逆境因子对光合作用的影响^[7],比光合速率(Pn)更能反映光合作用的真实行为,由于叶绿素荧光参数的总体变化趋势与光合速率的一致,可以通过对荧光的探测来探究光合作用和热耗散的情况^[24]。

本研究结果表明,大气 NH₃ 浓度升高对两种氮效率玉米基因型在不同供氮介质下的 F_v 值没有显著影响。高供氮介质下,氮高效基因型 NE5 在 NH₃ 浓度升高时,其最大荧光产量(F_m)和可变荧光(F_v)均显著减小,而氮低效基因型 SD19 的 F_m 值和 F_v 值显著增加;低供氮介质下,大气 NH₃ 浓度升高对 2 种基因型 F_m 值和 F_v 值的影响结果与高供氮介质时相反。说明大气 NH₃ 浓度升高对生长在高供氮介质下的氮高效基因型 NE5 有一定的抑制作用,而对氮低效基因型 SD19 有一定程度的促进作用。在不同供氮介质下,大气 NH₃ 浓度升高,两种氮效率玉米基因型的 qN 、 qP 值减小。说明在背景大气 NH₃ 浓度下,PS II 中心所接收的多余激发能以热形式

耗散,对光合机构有较强的保护能力,而高大气 NH_3 浓度时,光合系统的这种保护机制受到一定程度的损伤。大气 NH_3 浓度和供氮介质对两种氮效率玉米基因型基础荧光参数影响交互作用的显著性检验进一步表明(表4),大气 NH_3 浓度升高对 PS II 最大量子产量 F_v/F_m 和 PS II 潜在活性 F_v/F_o 存在显著或极显著影响($p < 0.05$ 或 $p < 0.01$),介质供氮对各基础荧光值均没有明显影响,基因型只对初始荧光 F_o 存在显著影响,对其它荧光参数没有明显影响。大气 NH_3 和介质供氮对各荧光值均有显著或极显著的交互作用;介质供氮和基因型对 F_o 值和非光化学猝灭系数 qN 值存在显著的交互作用;而大气 NH_3 和基因型,大气 NH_3 、基因型和介质供氮只对 F_o 存在显著的交互作用,而对其它荧光参数值不存在明显的交互作用。

表4 大气 NH_3 浓度、介质供氮、氮效率基因型对 F_o 、 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 qN 、 qP 的交互作用

Table 4 Probability of treatment differences for F_o , F_m , F_v , F_v/F_m , F_v/F_o and qN , qP of 2 genotypes corn of different nitrogen use efficiency treated with various NH_3 concentrations under different nitrogen medium

项目 Items	变量 Parameters						
	NH_3	N	G	$\text{NH}_3 \times \text{N}$	$\text{NH}_3 \times \text{G}$	$\text{N} \times \text{G}$	$\text{NH}_3 \times \text{N} \times \text{G}$
F_o	0.088	0.051	0.013 *	0.033 *	0.012 *	0.015 *	0.016 *
F_m	0.207	0.845	0.163	0.002 **	0.488	0.055	0.608
F_v	0.479	0.314	0.981	0.120	0.155	0.290	0.149
F_v/F_m	0.023 *	0.578	0.455	0.023 *	0.207	0.071	0.819
F_v/F_o	0.003 **	0.545	0.568	0.032 *	0.163	0.073	0.733
qN	0.784	0.635	0.056	0.005 **	0.522	0.015 *	0.562
qP	0.154	0.705	0.971	0.027 *	0.249	0.078	0.532

G: 基因型 Genotype; F_o : 初始荧光值; F_m : 最大荧光值; F_v : $F_m - F_o$; F_v/F_m : PS II 最大量子产量; F_v/F_o : PS II 潜在活性; qN : 非光化学猝灭系数; qP : 光化学猝灭系数; * 差异显著 Represent significant difference ($p < 0.05$); ** 差异极显著 Represent markedly significant difference ($p < 0.01$); 不显著 No significance ($p > 0.05$).

因此,在高供氮介质和高 NH_3 浓度时,基因型 SD19 较 NE5 具有更高的光能转化效率和 PS II 潜在活性,这可能是高供氮介质下,大气 NH_3 浓度升高对氮低效基因型有一定程度促进作用的重要原因之一。而低供氮下,基因型 SD19 虽然没有受到严重的 NH_3 胁迫,但这种胁迫却足以使其 qN 值显著下降,同时也说明基因型 SD19 在大气 NH_3 浓度升高时,缓解环境对光合作用的影响及过剩光能对 PS II 反应中心损伤的能力较弱。

虽然人们对作物逆境条件下的光合作用进行了大量研究,但由于问题的复杂性,光抑制的分子机理现在还不是很清楚。因此,多种能量耗散的分子机理及光合机构的光破坏防御仍将是今后研究的重点,尤其是大气 NH_3 作为营养物质对不同供氮介质下作物荧光参数变化的影响需要大量的试验去验证和探究。

References:

- [1] Schjoerring J K, Poulsen M M, Husted S. Soil-plant-atmosphere ammonia exchange associated with *Calluna vulgaris* and *Deschampsia flexuosa*. Atmospheric Environment, 1998, 32(3): 507—512.
- [2] Beat H, Albrecht N. Ammonia exchange with grasslands. Agrarforschung, 9(7): 280—285.
- [3] Sommer S G, Jensen E S, Schjrrong J K. Leaf absorption of atmospheric ammonia emitted from pig slurry applied beneath the canopy of winter wheat. Acta. Agric. Sect B Soil and Plant Sci., 1993, 43: 21—24.
- [4] Li S Q, Zhao L, Shao M A, et al. Ammonia exchange between plant canopy and the atmosphere—a review. Acta Boreal Occident Sin, 2004, 24(11): 2154—2162.
- [5] Zhao P, Sun G C, Zeng X P, et al. Variations of photosynthetic parameters in leaves of *Acacia auriculaeformis* grown in different nitrogen sources under increased atmospheric NH_3 . Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(7): 1386—1394.
- [6] Genty B E, Briantais M J and Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimical Biophysical Acta, 1989, 990: 87—92.
- [7] Schreiber U, Bilger W, Neubauer G. Chlorophyll fluorescence: New instruments for special application. In: Schulze E D, Caldwell M M eds. Ecophysiology of photosynthesis. Berlin: Springer-Verlag, 1994. 147—150.
- [8] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. Ann Rew Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991, 42: 313—349.

- [9] Van Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 1990, 25: 147—150.
- [10] Herppich W B, Peckmann K. Responses of gas exchange, photosynthesis, nocturnal acid accumulation and water relations of *Aptenia cordifolia* to short-term drought and rewatering. *Journal of Plant Physiology*, 1997, 150: 467—474.
- [11] Liang X H, Xu X, Xu Z Z, *et al.* Study on the relation between the effects of water stress on the flag leaf chlorophyll a fluorescence induction kinetics and the yields of spring wheat genotypes in late growth season. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2001, 19(3): 72—77.
- [12] Guo T C, Fang B T, Wang C Y, *et al.* Effects of water regulations on the kinetic parameters of chlorophyll fluorescence in wheat flag leaves as well as wheat yield. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2005, 23(2): 6—10.
- [13] Zhang Y Q, Mao X S, Sun H Y, *et al.* Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence of winter wheat. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2002, 10(4): 13—15.
- [14] Feng J C, Hu X L, Mao X J. Application of chlorophyll fluorescence dynamics to plant physiology in adverse circumstance. *Economic Forest Research*, 2002, 12(4): 14—20.
- [15] Hak R, Rinderle-Zimmer U, Lichtenthaler H K. Chlorophyll a fluorescence signatures of nitrogen deficient barley leaves. *Photosynthetica*, 1993, 28: 151—159.
- [16] Zhang Q D, Zhang J H, Liu H Q, *et al.* Effects of limited irrigation and different fertilization ways on some photosynthetic functions of flag leaves in winter wheat. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2000, 6(1): 24—29.
- [17] Jacob J, Lawlor D W. In vivo photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16: 785—1951.
- [18] Yin B, Shen R F, Zhu Z L. Use of new water soluble film-forming material to ammonia loss from water solution. *Pedosphere*, 1996, 6(4): 329—334.
- [19] Tian X H. Ammoniacal Nitrogen Loss from Wheat and Maize by Volatilization During Their Growth Periods. Masterdissertation, Plant Nutrition And Fertilizer. Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi, 1992. 3—8.
- [20] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444—448.
- [21] Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photoinhibition of plant photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 1992, 28(4): 237—243.
- [22] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence — A practical guide. *Journal of Experiment Botany*, 2000, 51: 659—668.
- [23] Zhang W F, Gou L, Wang Z L, *et al.* Effect of nitrogen on chlorophyll fluorescence of leaves of High-yielding cotton in Xinjiang. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(8): 893—898.
- [24] Bradbury M, Baker N R. A quantitative determination of photochemical and non-photochemical quenching during the slow phase of chlorophyll fluorescence induction curve of bean leaves. *Biochem Biophys Acta*, 1984, 765: 695—698.

参考文献:

- [4] 李世清, 赵琳, 邵明安, 张兴昌, 上官周平. 植物冠层与大气氮交换的研究进展. *西北植物学报*, 2004, 24(11): 2154—2162.
- [5] 赵平, 孙谷畴, 曾小平, 蔡锡安, 彭少麟. 空气 NH₃ 增高和不同氮源供应下大叶相思叶片光合参数的变化. *生态学报*, 2003, 23(7): 1386—1394.
- [11] 梁新华, 许兴, 徐兆祯, 裴志新, 时海娟. 干旱对春小麦叶绿素 a 荧光动力学特征及产量间关系的影响. *干旱地区农业研究*, 2001, 19(3): 72—77.
- [12] 郭天财, 方保停, 王晨阳, 李鸿斐. 水分调控对小麦旗叶绿素荧光动力学参数及其产量的影响. *干旱地区农业研究*, 2005, 23(2): 6—10.
- [13] 张永强, 毛学森, 孙宏勇, 李文杰, 于沪宁. 干旱胁迫对冬小麦叶绿素荧光的影响. *中国生态农业学报*, 2002, 10(4): 13—15.
- [14] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用. *经济林研究*, 2002, 12(4): 14—20.
- [16] 张其德, 张建华, 刘合芹, 李建民. 限水灌溉和不同施肥方式对冬小麦旗叶某些光合功能的影响. *植物营养与肥料学报*, 2000, 6(1): 24—29.
- [19] 田宵鸿. 小麦和玉米生长过程中氨态氮素的挥发损失. 硕士论文, 植物营养与肥料. 西北农林科技大学, 陕西杨凌, 1992. 3—8.
- [20] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444—448.
- [21] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用的光抑制. *植物生理学通讯*, 1992, 28(4): 237—243.
- [23] 张旺锋, 勾玲, 王振林, 李少昆, 余松烈, 曹连莆. 氮肥对新疆高产棉花叶片叶绿素荧光动力学参数的影响. *中国农业科学*, 2003, 36(8): 893—898.