植物营养与肥料学报 2009,15(6): 1357-1363
Plant Nutrition and Fertilizer Science

分蘖期水稻地上部和空气间的 NO_X(NO、NO_2)交换作用

徐胜光[1,2], 陈能场[1*], 周建民[1], 吴启堂[2], 毕 德[1]
(1 广东省生态环境与土壤研究所,广州 510650; 2 华南农业大学资源环境学院,广州 510642)

摘要: 采用密闭箱法结合 42 C 型 NO - NO_2-NO_X分析仪的快速线检测系统,在气候箱严密控光(L1)和室内自然光暗处理(L2)条件下,研究了分蘖期水稻地上部和空气间的 NO_X(NO、NO_2)交换作用,结果表明: 1)试验用水稻品种具有较强的 NO 挥发能力,在 L1、L2 条件下水稻 NO 平均挥发速率[按鲜质量(g, FW)计算]分别达到 0.0188、0.0239 μg/(g·h),并在环境空气 NO 浓度达 100 μg/m^3 条件下水稻也能净排放 NO; 2)水稻能吸收空气 NO_2,L1、L2 条件下水稻 NO_2 平均净吸收速率为 0.00084、0.00165 μg/(g·h); 3)施氮能增强水稻 NO 挥发,在气候箱严密控光(L1)条件下,短期内(1 ~2 d)施氮在日间 6:00 ~10:00 弱光时段和 10:00 ~14:00 强光时段有刺激水稻 NO_X(NO、NO_2)挥发的效应,但在 14:00 ~18:00 时段,持续强光能削弱施氮对水稻 NO 挥发的刺激作用而增强水稻对 NO_2 吸收; 4)室内自然弱光条件下(L2),施氮能提高日间水稻的 NO 净挥发速率,水稻 NO_2 净吸收速率随着有光时间的延长而上升,夜间暗处理条件下,施氮对促进水稻 NO 的挥发无明显作用,水稻 NO_2 吸收速率下降。试验结果显示,水稻地上部从空气中净吸收 NO_2 的平均速率远低于 NO 净挥发速率,分蘖期水稻地上部分与空气间的 NO_X(NO、NO_2)交换作用主要表现为 NO 的净挥发,相当于净损失纯 N 10.95 ~12.5 g/(hm^2·d)。

关键词: 水稻; 一氧化氮; 二氧化氮; 挥发; 吸收
中图分类号: S181　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 1008-505X(2009)06-1357-07

Preliminary study on the exchange of NO_X(NO, NO_2) between above-ground rice plant and ambient air at tillering stage

XU Sheng-guang[1,2], CHEN Neng-chang[1*], ZHOU Jian-min[1], WU Qi-tang[2], BI De[1]
(*1 Guangdong Institute of Eco-environmental and Soil Sciences, Guangzhou 510650, China;*
2 College of Natural Resource and Environmental Sciences, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: Using chamber method and 42C NO - NO_2-NO_x gas analyzer with on-line examination system, the exchange of NO_x(NO, NO_2) between above-ground rice plant and ambient air at the tillering stage were studied. The results showed that: 1) There were significant effects of NO emission from above-ground rice plant both in L1 treat with light density regulated strictly by growth chamber and L2 treat without light controlling in laboratory, and the mean rate of NO emission was 0.0188 and 0.0239 μg/(g·h) in treatment of L1 and L2, respectively. Further more, NO emission from above-ground rice plant was also occurred ever if the NO content of ambient air exceeded 100 μg/m^3. 2) NO_2 was also obviously uptaked by above-ground rice plant, and the net absorption rates of NO_2 in treatment of L1 and L2 was 0.00088, 0.00165 μg/(g·h) respectively. 3) In short-term (1-2 days) after nitrogen application, the effects of NO_X(NO, NO_2) emission from the time of low light density (6: 00—10: 00) to the time of high light density (10: 00-14: 00) was stimulated by nitrogen application under the condition of favorable illumination in growth chamber, but the effect of nitrogen application on NO emission was inhibited evidently by lasting illumination with strong light at 14:00-18:00 time, followed with the increasing of NO_2 uptake by above-ground rice plant at the same time. However, NO emission can not be

收稿日期: 2008-07-18　　**接受日期**: 2009-05-27
基金项目: 国家自然科学基金项目(30571117)资助。
作者简介: 徐胜光(1973—),男,云南省兰坪县人,博士研究生,副研究员,主要研究方向为污染生态学。
Tel: 020-37242676, E-mail: sgxu@soil.gd.cn。 * 通讯作者 E-mail: ncchen@soil.gd.cn

enhanced from nitrogen application accordingly with the time of darkness prolonged at night, and NO_2 uptake can also be restrained because of darkness at night. 4) Without light controlling in laboratory, there was increasing of NO emission from nitrogen application with the time of weak light illumination prolonged at daytime, when NO_2 uptake decreased at the same time. It can be seen that the rate of NO_2 uptake by above-ground rice plant was far less than the mean rate of NO emission, there were significant effects of net NO - N losses in course of NO_x (NO, NO_2) exchange between above-ground rice plant and ambient air, which was equal to 10.95-12.5 g/(ha·d) NO - N losses at tillering stage of paddy rice according to this study.

Key words: rice; NO; NO_2; emission; uptake

植物内源 NO 形成已有可靠实验依据[1-7],目前已确认植物硝酸还原酶(NR)是催化还原 NO_2^- 内源形成 NO[8-11]的酶。但叶片硝酸盐含量远大于亚硝酸盐,故 NR 通过催化亚硝酸盐单电子还原形成 NO 的能力相对较弱[9],NO_X(NO、NO_2)能否从植物地上部挥发一直存在争议[10-13]。Klepper[14-15]首次发现用除草剂、水杨酸处理的大豆(*Glycine max* L.)叶片有 NO 净释放现象,Hooker[12]报道指植物仅能挥发痕量 NO_X,不会显著影响植物体氮素挥发损失;Wildt 等[16]在环境空气 NO 浓度较低(1.34 μg/m³)且有光条件下,观测到部分植物 NO 净排放作用,据此指出植物体 NO_X 释放是植物共有的氮代谢途径之一。但迄今为止,尚未见植物大量挥发 NO_X 的文献报道,植物净排放 NO_X作用与施氮的关系尚不清楚;在空气 NO_X较高条件下,植物还从空气中净吸收 NO_X[17-19]。植物氮素挥发损失与氮代谢有关[20],探讨植物地上部和空气间 NO_X 交换作用及其与施氮的关系,可以为正确评估植物 NO_X 挥发损失提供依据。

本项目用 NO_X 分析仪的快速线检测系统(5 s 测定 1 次),研究了分蘖期水稻地上部和空气间的 NO_X(NO、NO_2)交换作用及其与施氮的关系,旨在揭示氮源对这一时期水稻 NO_X 排放的作用机制,为正确评估分蘖期水稻 NO_X 挥发提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料和仪器

供试水稻(*Oryza sativa* L.)品种为培杂泰丰,华南农业大学提供。培养液用木村配方[15],N、P、K、Ca、Mg 浓度分别为 20、2.2、8.3、6.0 和 7.1 mg/L。试验用透明有机玻璃生长箱(30 cm × 30 cm × 100 cm)由底座和罩组成。罩高 0.4 m,底座高 0.6 m,底座有 0.5 cm 的凹槽供玻璃罩嵌入。生长箱底座一侧 5 cm 高的中间位置有 2 个进气孔,对应一侧离罩上顶面 5 cm 处有 1 个出气孔。水培用桶由 PVC 管材料制作,直径 20 cm,有效容量 7.0 L,定植板为同内径的泡沫板。主要仪器:MGC - 300H 型气候箱(上海一恒科技有限公司),42C 型 NO - NO_2-NO_x 分析仪(美国热电子公司),ACO - 005(80 W)电磁式空气压缩机(气泵,广东博宇实业公司)。其中,NO_x 分析仪最高 NO 检测浓度为 133.93 mg/m³,检测精度为 0.54 μg/m³。

1.2 水稻试验用苗培养、试验处理和方法

2006 年 7 月 22 日用土培法育苗,8 月 10 日移栽至 PVC 桶,每盆装 6 L 营养液,种 3 株苗,每周更换一次营养液。至 9 月 14 日试验用苗,实际苗龄 55 d,平均单株鲜质量 41.83 g。

试验设:CK1 室内空气;CK2 营养液空白;R 只保留水稻根系处理;L1 有完整水稻植株的气候箱严密控光处理;L2 有完整水稻植株的室内自然光暗处理。R 处理离定植板 5 cm 以上的茎和叶全部去除。各处理均以 NH_4NO_3 为氮源(60 mg/L),9 月 14 日更换营养液后,连续测定 NO_X(NO、NO_2)6 d,时间为 2006 年 9 月 15 日至 20 日。

试验具体方法:精选 3 盆水稻,用去离子水冲洗干净、吹干,放入重新更换营养液后的 PVC 圆柱型桶。试验时,采用略高于 PVC 圆柱型桶内径(10 mm 左右)、5 cm 厚的圆泡沫板作定植板,利用泡沫板弹性压缩安放在桶内,并用棉花塞紧水稻植株穿过泡沫板洞口缝隙,严密封盖培养液面以有效降低液气界面的 NO_x 交换对试验的影响。各处理放入生长箱后,用胶布封闭生长箱底座和罩的嵌合部位。L1 处理生长箱转移至气候箱后,空气湿度统一设为 60%,并在 6:00～10:00、10:00～14:00 和 14:00～18:00 日间不同观测时段设光强分别为 82.5、247.5 和 165 μmol/(m²·s),温度分别为 28、32 和 28℃;18:00～22:00 和 22:00～2:00 晚间暗处理时段[光强 0 μmol/(m²·s)],气候箱温度设为 25℃。在不同的观测时段,室内自然光暗处理(L2)无直接

照射的光源，受室内自然光暗变化的调节。观测前，通过气泵置换生长箱空气，封闭生长箱 3 h，然后在生长箱进气孔保持通气条件下，出气孔连接 NO_X 分析仪自动抽气检测，流量 0.638 L/min，NO_X 数据自动传输到电脑保存。在这一过程中，42C 型 NO－NO_2－NO_x 分析仪将自动导入气流的一氧化氮（NO）与臭氧（O_3）发光反应产生激发态 NO_2，当激发态 NO_2 分子返回基态时发出一定能量的光，其光强与气流 NO 浓度呈线性关系，仪器通过检测光强来检测空气 NO 浓度；在进行 NO_2 浓度检测时，仪器先将气流的 NO_2 转化成 NO，然后再通过化学发光反应检测。仪器观测之初 10 min 内，新鲜空气只置换、混合了部分培养箱下部空气（< 7.0 L），仪器观测数据稳定，故用观测之初 10 min 的数据来表征不同时段培养箱中空气的 NO_X 浓度。

1.3　生长箱气密性检测方法

封箱前，注水检测箱体密封性。封箱后，培养箱出气孔通过胶管连接至水中，水浴加热（40℃）箱体，观察是否有气泡来判断生长箱密封性。

1.4　水稻地上部和空气间的 NO_X（NO、NO_2）交换速率计算方法

依据封闭 3 h 后有（L1、L2）和无（R）水稻地上部处理间的生长箱空气 NO_X 浓度差（$C_{NOx} = CP_{NOx} - CR_{NOx}$，单位为 μg/m³。其中，$CP_{NOx}$ 为放有水稻植株处理的 NO_X 浓度，CR_{NOx} 为 R 处理的 NO_X 浓度）和生长箱容积（V，单位为 L，扣除 6.0 L 营养液体积），计算密封 3 h 内有水稻地上部处理（L1、L2）的培养箱空气 NO_X 质量的单位时间（h）变化率 W_{NOx}（μg/h）= $C_{NOx}V/3 \times 1000$，折算成单位水稻植株鲜质量（g，FW）的培养箱空气 NO_X 质量变化率 F_{NOx}[μg/(g·h)，FW] = W_{NOx}/ g，以此来表征水稻地上部与空气间的 NO_X 交换速率。负数表示吸收，正数表示释放。

1.5　数据处理

NO_X 快速检测系统获得的数据，用 Excel 和 SPSS 系统进行处理。

2　结果与分析

2.1　不同处理生长箱封闭 3 h 后空气 NO 和 NO_2 浓度

2.1.1　NO　由表 1 可见，封闭 3 h 后多数日期保留水稻根系（R）处理的生长箱空气 NO 浓度（每日 5 次观测的平均值）高于营养液空白（CK2）和环境空气（CK1），但处理间差异不显著（表 1，$P < 0.05$），CK1、CK2 处理间生长箱空气 NO 浓度差异亦不显著。说明，试验采用严密封盖阻隔措施后，根系-营养液和纯营养液体系对液气界面的 NO 交换的影响较小，放有完整水稻植株处理（L1、L2）的 NO 浓度大幅上升（表 1），不是水稻根系或培养液净排放 NO 的结果。

试验结果表明，有（L1、L2）和无（R）水稻植株处理间培养箱 6 d 空气平均 NO 浓度差异达极显著水平（$P < 0.01$），且 9 月 16～9 月 20 日期间，放有完整水稻植株的处理 L1、L2 生长箱空气平均 NO 浓度均显著高于 CK1、CK2 和 R 处理（$P < 0.01$），不同光暗处理（L1、L2）的生长箱 NO 浓度均成倍大幅上升（表 1）。由于根系-营养液（R）和纯营养液体系（CK1）对

表 1　不同处理生长箱封闭 3 h 后的空气 NO 浓度（μg/m³）

Table 1　Air NO concentration in chamber after 3 hours sealing in different treatments

处理	测定日期 Date (y-m-d)					
Treatments	2006-09-15	2006-09-16	2006-09-17	2006-09-18	2006-09-19	2006-09-20
CK1	106.3 ± 60.70 a	4.6 ± 4.92 bB	2.7 ± 1.24 cC	3.1 ± 1.24 bB	26.3 ± 13.85 cC	20.5 ± 7.95 bB
CK2	152.4 ± 61.51 a	14.1 ± 5.41 bB	6.2 ± 1.57 cB	10.7 ± 4.24 bB	10.8 ± 3.37 cC	17.6 ± 4.19 bB
R	143.4 ± 37.36 a	25.5 ± 4.66 bB	13.2 ± 2.11 bB	13.9 ± 1.46 bB	18.8 ± 3.59 cC	28.7 ± 2.73 bB
L1	267.5 ± 130.62 a	127.1 ± 24.49 aA	78.4 ± 14.62 aA	104.5 ± 14.05 aA	87.7 ± 7.96 bB	110.6 ± 2.48 aA
L2	153.7 ± 33.06 a	140.9 ± 18.76 aA	132.9 ± 27.93 aA	140.4 ± 14.38 aA	160.7 ± 11.54 aA	122.5 ± 11.78 aA

注：CK1—室内空气；CK2—营养液空白；R—营养液中保留水稻根系处理；L1—放有完整水稻植株的气候箱严密光控处理；L2—放有水稻植株的室内自然光暗处理。同列中数据后不同大、小写字母表示差异达极显著和显著水平。表 2 同。

Note: CK1－Ambient air in laboratory; CK2－Reserve only nutrient solution in pot; R－Reserve only rice roots in nutrient solution; L1－Treatment with the whole plant of rice in nutrient solution and light density regulated strictly by growth chamber; L2－Treatment with the whole plant of rice in nutrient solution without light controlling in laboratory. Values followed by a different capital and small letter within a column are significantly different at 0.01 and 0.05 probability levels. The same symbol was used for table 2.

液气界面的 NO 交换影响不显著，故 L1、L2 处理生长箱空气平均 NO 浓度的显著大幅上升，应主要归结为水稻地上部 NO 的净释放，证明试验用水稻品种地上部有显著的 NO 净挥发。

2.1.2 NO_2 由表 2 可以看出，CK2、R 处理间培养箱空气 NO_2 浓度差异不显著（$P > 0.05$），显示水稻根系对液-气界面 NO_2 交换也无显著影响。在此条件下，L1、L2 处理生长箱空气 NO_2 浓度（6 d 平均）显著低于 CK2 和 R 处理（$P < 0.01$）。显然，这是水稻地上部 NO_2 的净吸收结果而不是根系。在气候箱严密控光（L1）条件下，更换营养液后第 2 d 的6:00～10:00 弱光和 10:00～14:00 强光时段其培养箱空气 NO_2 浓度显著高于 CK2 和 R 处理（$P < 0.01$），有明显刺激水稻 NO_2 挥发的作用，但同日 14:00～18:00 持续强光时段水稻净吸收 NO_2，说明此期间日间长时间持续强光抑制了水稻 NO_2 的挥发。此后 5 d，L1、L2 处理培养箱空气平均 NO_2 浓度均低于 CK2 和 R 处理（$P < 0.05$），水稻总体上表现有净吸收空气中 NO_2 的作用。

表 2 不同处理生长箱封闭 3 h 后的空气 NO_2 浓度（$\mu g/m^3$）

Table 2 Air NO_2 concentration in chamber after 3 hours sealing in different treatments

处理 Treatments	测定日期 Date (y-m-d) 2006-09-15	2006-09-16	2006-09-17	2006-09-18	2006-09-19	2006-09-20
CK1	26.1 ± 1.42 a	23.8 ± 1.78 aA	22.3 ± 2.97 aA	29.3 ± 7.33 aA	28.5 ± 3.23 aA	35.5 ± 4.44 aA
CK2	16.6 ± 4.25 a	15.8 ± 3.81 bA	16.0 ± 4.34 abA	12.9 ± 1.81 cB	12.1 ± 0.81 bB	19.0 ± 4.11 bB
R	9.9 ± 1.16 a	11.9 ± 2.24 bB	11.9 ± 1.28 abA	11.0 ± 0.33 cB	10.9 ± 1.08 bB	12.4 ± 1.11 bB
L1	46.7 ± 25.58 a	6.8 ± 2.76 bB	10.7 ± 3.26 abA	6.2 ± 1.41 bA	6.2 ± 0.39 cC	7.6 ± 1.41 cB
L2	12.5 ± 3.57 a	5.1 ± 2.26 bB	5.0 ± 2.28 bB	3.9 ± 1.54 bA	3.6 ± 0.95 dC	9.3 ± 1.45 bB

2.2 分蘖期水稻地上部 NO 挥发特征及光照条件的影响

植物内源 NO 形成受 NR 总活性、胞质体亚硝酸盐和硝酸盐浓度的影响[22]，这些指标与光、氮条件密切相关。更换营养液后的第 2 d，气候箱严密控光（L1）处理的水稻地上部 NO 平均净挥发速率（每天 5 次观测的平均值）是 L2 处理的 12 倍，有刺激水稻 NO 挥发的效果（图 1A）。这说明在日间良好光照条件下，短期内（1～2 d）施氮明显刺激了水稻 NO 的挥发。在室内自然光暗条件下，水稻地上部 NO 净挥发速率总体呈先升后降的单峰反应曲线变化趋势（图 1B），这与水培定氮条件下供氮会先增后减的特征吻合，显示氮源对增强水稻 NO 挥发有显著作用。但室内自然光暗条件下供氮在短期内（1～2 d）没有刺激水稻 NO 挥发的作用（图 1A），短期内（1～2 d）施氮对增强水稻 NO 挥发作用不明显。供肥后 6 d 观测期间，L1 强光处理地上部 NO 平均挥发速率为 0.0188 μg/（g·h），明显低于 L2 处理［0.0239 μg/（g·h）］，说明持续长时期（6 d）日间良好光照对光合氮代谢有促进作用，能抑制水稻 NO 挥发。从试验结果看，水稻 NO 挥发对昼夜光暗变化和氮源供应反应敏感，故供肥后不同日期、不同光暗时段水稻 NO 挥发速率差异较大。供氮之初（2d）光-氮协同调控水稻植物内源 NO 形成和挥发作用相对较强，气候箱强光处理下不同光暗时段水稻植物 NO 挥发速率差异较大，这是供肥之初（2d）气候箱白昼强光处理（L1）下水稻地上部 NO 平均净挥发速率（每天 5 次观测的平均值）标准误差较大（图 1A）的主要原因。

试验表明，6：00～10：00［82.5 μmol/（m^2·s）］和 10：00－14：00［247.5 μmol/（m^2·s）］光照由弱至强的时段，水稻 NO 挥发相应增强；但在持续 8 h 光照后，14：00～18：00［165 μmol/（m^2·s）］持续强光明显抑制了水稻 NO 挥发。显然，白昼良好光照对光合氮代谢的促进作用，在短时间（8 h）内促进了水稻内源氮的 NO-N 转化，但超过 8 h 连续强光反而抑制水稻内源 NO 形成。试验发现室内（L2）白昼弱光时间延长能增强水稻 NO 挥发（图 1B），长时间白昼弱光照对促进水稻内源 N 的 NO-N 转化有明显作用。在晚上 18：00～22：00、22：00～2：00 暗处理时段，L1、L2 处理的水稻地上部 NO 净挥发速率明显下降（图 1）。这说明暗无光对光合氮代谢的抑制作用，有抑制水稻内源 N 的 NO-N 转化（$P < 0.05$）作用，施氮无明显增强夜间水稻 NO 挥发的作用。

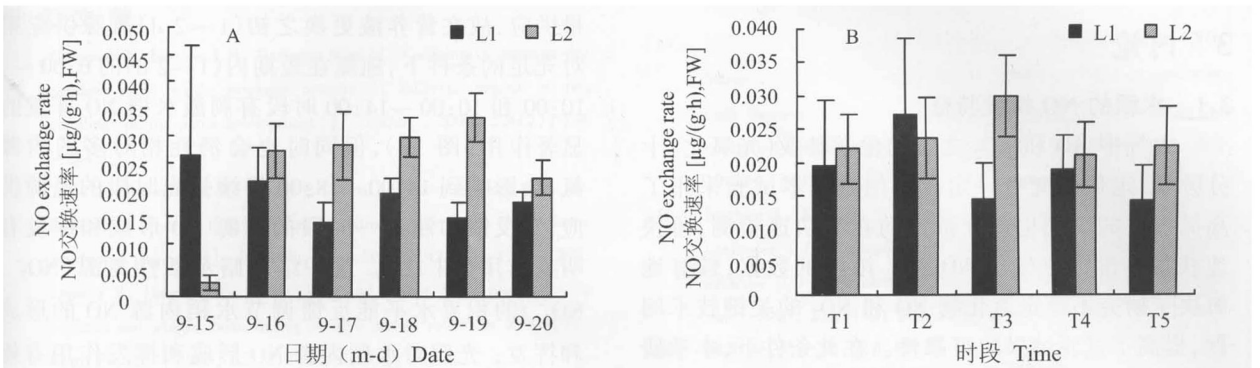

图 1　在严密控光（L1）和室内自然光暗（L2）处理条件下，水稻地上部与空气间的 NO 交换速率在 6 d 观测期的日变化（图 1A）及不同光暗时段的水稻 NO 交换速率差异（图 1B）

Fig.1　Velocity of gaseous NO exchange between ambient air and above-ground rice plant and the tendency in 6 days (Fig. 1A) and in different time periods at the daytime treated with strict designed light intensity (L1) and without light controlled (L2) in laboratory (Fig. 1B)

[注(note)：T1—6:00～10:00；T2—10:00～14:00；T3—14:00～18:00；T4—18:00～22:00；T5—22:00～2:00]

2.3　分蘖期水稻地上部与空气间的 NO_2 交换特征及光照条件的影响

在更换营养液后的第 2 d，L1 处理平均 NO_2 挥发速率为 0.0078 μg/(g·h)，且 6：00～10：00 和 10：00～14：00 水稻 NO_2 净挥发速率显著上升（图 2），这和同步观测 NO 的结果吻合，说明气候箱在 6：00～10：00 和 10：00～14：00 时段良好光照条件下施氮在短期内（1～2 d）同步刺激了水稻 NO 和 NO_2 挥发。但更换营养液 2 d 后，有和无气候箱严密控光处理的水稻植物均表现净吸收 NO_2 作用，5 d NO_2 的平均交换速率分别为 −0.00084 μg/(g·h) 和 −0.00165 μg/(g·h)。光合氮代谢需要消耗氮源、碳源和能量[23-24]，供氮之初（1～2 d）氮源供应相对充足，期间 L1 处理在 6：00～10：00 和 10：00～14：00 时段其光照有刺激水稻 NO_x 挥发的效应，这显然与 L1 处理下供氮之初良好的光、氮条件对水稻内源 N 向 NO_x-N 转化的促进作用有关。但相同日期 L1 处理在 14：00～18：00 持续强光下水稻有明显的 NO_2 净吸收，说明经过连续 8 h 持续光照后，在 14：00～18：00 时段持续强光会抑制水稻植物内源 NO_2 的形成，使水稻转而吸收空气中的 NO_2。在 18：00～2：00 暗处理时段，水稻 NO_2 净吸收速率总体呈下降趋势，有抑制水稻 NO_2 吸收的效果。

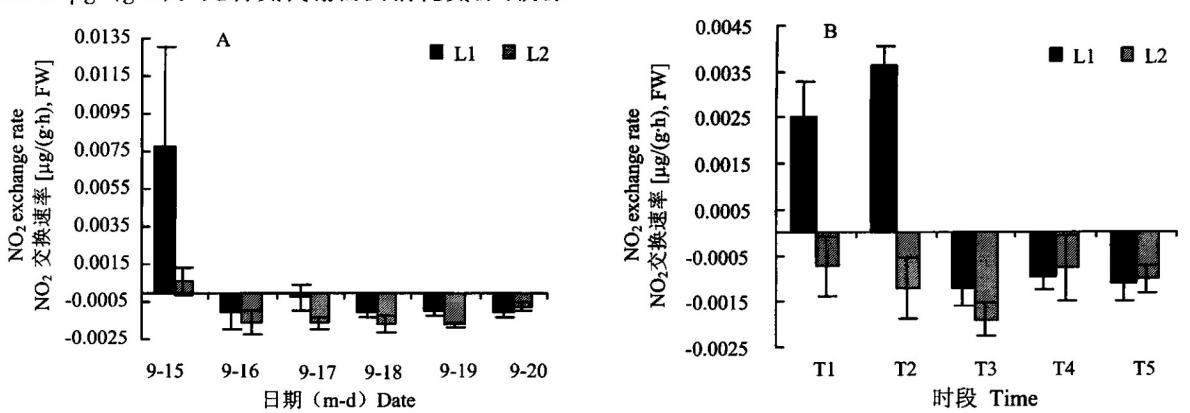

图 2　在严密控光（L1）和室内自然光暗（L2）处理条件下，水稻地上部与空气间的 NO_2 交换速率在 6 d 观测期的日变化（图 2A）及不同光暗时段的水稻 NO_2 交换速率差异（图 2B）

Fig.2　Velocity of gaseous NO_2 exchange between ambient air and above-ground rice plant and the tendency in 6 days (Fig. 2A) and in different time periods at the daytime treated with strict designed light intensity (L1) and without light controlled (L2) in laboratory (Fig. 2B)

[T1—6：00～10：00；T2—10：00～14：00；T3—14：00～18：00；T4—18：00～22：00；T5—22：00～2：00]

3 讨论

3.1 水稻的NO挥发特征

大气中NO和NO_2之间的化学转换(光氧化)十分频繁,定量研究有一定技术困难。本试验采用了高灵敏度的氮氧化物分析仪的在线快速检测,可快速获得精准的空气中NO、NO_2浓度的数据,较好地解决了研究不稳定氮化物NO和NO_2的关键技术问题,提高了试验结果的可靠性。在此条件下,本项研究采用了相对严密的培养液封盖阻隔措施(详见1.2),并设置了相应的根系-营养液对照。其结果显示,不同光暗处理(L1、L2)条件下均观测到水稻有显著的NO净挥发效应,说明试验所用的水稻品种能从地上部净挥发NO,且其净挥发速率对昼夜光、暗的变化和氮源反应敏感;水稻内源NO的形成和挥发与光合氮代谢密切相关。笔者在2006和2007年度的重复试验结果也表明(另文发表),本试验所用水稻品种能在有光条件下净挥发NO,光调节内源氮代谢作用是水稻内源NO形成和挥发的关键因素之一。

一般认为植物细胞内源产生的NO通过绿色组织释放数量极少[12, 16, 25],植物能否从叶片挥发NO取决于NO补偿点(Compensation Point)[25]。迄今为止,只在环境空气NO_X浓度极低($NO < 1.34\ \mu g/m^3$、$NO_2 < 2.05\ \mu g/m^3$)的情况下观测到部分植物的NO_X净挥发[16-17,25]。试验在生长箱内空气NO浓度高达$100\ \mu g/m^3$条件下也观测到水稻NO的净释放,在日间L1和L2处理下NO平均净挥发速率分别达到0.0188、0.0239 $\mu g/(g \cdot h)$,相当于净损失纯N 10.95~12.50 g/($hm^2 \cdot d$),类似的结果国内外均未见报道,也未能够在多个小麦品种和另1水稻品种的试验中重复出现(另文发表),说明本试验所用的水稻品种具有较强的NO挥发能力,该水稻材料(培杂泰丰)是超高产品种,有较强的NO排放潜力,这是否意味着超高产作物品种一般都具有较强的NO排放能力,有待进一步研究。

3.2 光、氮对水稻NO挥发影响的作用原理

NR是植物体内的NO合成酶,也是光诱导酶,不仅需要氮源(NO_3^-、NO_2^-)作酶催化底物[23],也需要植物光反应提供碳源(酶合成碳架)和能量[24],碳、氮代谢失衡是植物NO挥发显著增强的重要原因[26]。L1处理光照较强,应有相对充足的碳源、能量供应,故在营养液更换之初(1~2 d)氮源供应相对充足的条件下,施氮在短期内(1~2 d)的6:00~10:00和10:00~14:00时段有刺激水稻NO挥发的显著作用(图1B),但同时也会消耗相对多的内源氮,会影响到14:00~18:00持续强光时段的氮源供应,对反馈抑制这一时段的内源NO形成和挥发有明显作用(图1B)。这一结果暗示活性氮源(NO_3^-、NO_2^-)的积累水平能反馈调节水稻内源NO的形成和挥发;光照对水稻内源NO形成和挥发作用有赖于水稻活性氮源的积累,只有在氮源(NO_3^-、NO_2^-)供应充足的条件下,日间良好的光照对光合氮代谢的增强作用,才有刺激水稻NO挥发的效果。施氮对提高水稻内源氮(NO_3^-、NO_2^-)的积累水平的作用,确实是促进水稻内源NO形成和挥发的关键因素之一。试验结果表明,水稻NO净挥发速率在6 d内呈先升后降的趋势,这和水培定氮条件下的供氮特征吻合,这也说明水稻内源NO形成和挥发与施氮密切相关,施氮对促进水稻氮吸收和氮活性氮源(NO_3^-、NO_2^-)积累的作用,是水稻内源NO形成和挥发的基础。显然,施肥管理会影响到作物地上部分NO_x的释放过程,外源氮源对作物地上部NO_x释放的影响及其机制,也是今后需要研究的重要课题之一。

3.3 水稻地上部和空气间的NO_2交换特征及其规律

光[18-19,27]、氮[25]会影响到植物叶片与空气间的NO_2交换作用,植物NR酶催化反应对植物-空气界面的NO_2交换也有影响[28]。基于同样原因,L1处理条件下更换营养液之初1~2 d的6:00~10:00和10:00~14:00时段良好的光、氮条件对刺激水稻NO_2挥发也有明显效应,14:00~18:00持续强光有增强水稻NO_2吸收的效果。总体从6 d的试验结果看,水稻表现有净吸收NO_2的作用,L1、L2处理的水稻NO_2的净吸收速率分别为0.00084和0.00165 $\mu g/(g \cdot h)$。但水稻地上部NO_2的净吸收速率远低于NO净挥发速率;分蘖期水稻地上部分与空气间的NO_X(NO、NO_2)交换作用,主要表现为NO的净挥发。此外,L2处理条件下NO净挥发速率与NO_2吸收速率高度正相关($r = 0.978$),反映在室内弱光、能量供应相对不足的条件下,水稻NO挥发有增强水稻NO_2吸收的作用,其原因可能与NO分子信号传导作用有关[29],还有待进一步研究证实。

参 考 文 献：

[1] Corpas F J, Barroso J B, Carreras A *et al*. Constitutive arginine-dependent nitric oxide synthase activity in different organs of pea seedlings during plant development [J]. Planta., 2006, 224(2): 246-254.

[2] Jasid S, Simontacchi M, Bartoli C G *et al*. Chloroplasts as a nitric oxide cellular source. Effect of reactive nitrogen species on chloroplastic lipids and proteins[J]. Plant Physiol., 2006, 142 (3): 1246-1255.

[3] Dean J V, Harper J E. Nitric oxide and nitrous oxide production by soybean and winged bean during in vivo nitrate reductase assay [J]. Plant Physiol., 1986, 82: 718-723.

[4] Klepper L A. Nitric oxide emissions from soybean leaves during in vivo nitrate reductase assays[J]. Plant Physiol., 1987, 85: 96-99.

[5] Bligni M V, Fath A, Bethke P C *et al*. Nitric oxide acts as an antioxidant and delays programmed cell death in barley aleurone layers [J]. Plant Physiol., 2002, 129(4): 1642-1650.

[6] Wendehenne D, Pugin A, Klessing D F *et al*. Nitric oxide: Comparative synthesis and signaling and plant cell [J]. Trends Plant Sci., 2001, 6(4): 177-183.

[7] Bethke P C, Badger M R, Jones R L. Apoplastic synthesis of nitric oxide by plant tissues[J]. Plant Cell., 2004, 16: 332-341.

[8] Yamasaki H, Sakihama Y, Takahashi S. An alternative pathway for nitric oxide production in plants: New features of an old enzyme[J]. Trends Plant Sci., 1999, 4(4): 128-129.

[9] Godber B L J, Doel J J, Sapkota G P *et al*. Reduction of nitrite to nitric oxide catalyzed by xanthine oxidoreductase[J]. J. Biol. Chem., 2000, 275 (11): 7757-7763.

[10] Rockel P, Strube F, Rockel A *et al*. Regulation of nitric oxide (NO) production by plant nitrate reductase in vivo and in vitro [J]. J. Exp. Bot., 2002, 53(366): 103-110.

[11] Harper J E. Evolution of nitrogen oxide(s) during in vivo nitrate reductase assay of soybean leaves [J]. Plant Physiol., 1981, 68: 1488-1493.

[12] Hooker M L, Sander D H, Peterson G A *et al*. Gaseous N losses from winter wheat [J]. Agron. J., 1980, 72: 789-792.

[13] Planchet E, Gupta K J, Sonoda M *et al*. Nitric oxide emission from tobacco leaves and cell suspensions: rate limiting factors and evidence for the involvement of mitochondrial electron transport [J]. Plant J., 2005, 41:732-743.

[14] Klepper L A. Evolution of nitrogen oxide gases from herbicide treated plant tissues [J]. WSSA Abst., 1975, 184: 70.

[15] Klepper L A. Nitric oxide (NO) and nitrogen dioxide (NO_2) emissions from herbicide-treated soybean plants [J]. Atmos Environ., 1979, 13(4): 537-542.

[16] Wildt J, Kley D, Rockel A *et al*. Emission of NO from several higher plant species [J]. J. Geophys. Res., 1997, 102(D5): 5919-5927.

[17] Hereid1 D P, Monson R K. Nitrogen oxide fluxes between corn (*Zea mays* L.) leaves and the atmosphere [J]. Atmos Environ., 2001, (35): 975-983.

[18] Weber P, Rennenberg H. Dependency of nitrogen dioxide (NO_2) fluxes to wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves on NO_2 concentration, light intensity, temperature and relative humidity determined from controlled dynamic chamber experiments[J]. Atmos Environ., 1996, 30(17): 3001-3009.

[19] Neubert A, Kley D, Wildt J *et al*. Uptake of NO, NO_2 and O_3 by sunflower (*Helianthusannuus* L.) and tobacco plant (*Nicotiana tabacum* L.): dependence on stomatal conductivity [J]. Atmos Environ., 1993, 27A(14): 2137-2145.

[20] 徐阳春，吴小庆，郭世伟，等. 水稻生育后期地上部氨挥发与氮素利用效率的研究[J]. 植物营养与肥料学报，2008，14(2): 207-212.
Xu Y C, Wu X Q, Guo S W *et al*. Nitrogen use efficiency and ammonia volatilization from rice shoot in late growth stages[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2008, 14(2): 207-212.

[21] 上海植物生理学会. 植物生理学实验手册 [M]. 上海：上海科技出版社，1985.
Shanghai Institute of Plant Physiology and Ecology of Chinese Academy Science. Plant physiology experiment guide [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 1985.

[22] Klepper L A. NO_x evolution by soybean leaves treated with salicylic acid and selected derivatives [J]. Pest. Biochem. Phys., 1991, 39 (1): 43-48.

[23] Lam H M, Coschigano K T, Oliveira I C *et al*. The molecular genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants [J]. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1996, 47: 569-593.

[24] Solomonson L P, Barber M J. Assimilatory nitrate reductase functional properties and regulation [J]. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1990, 41: 225-253.

[25] Teklemariam T A, Sparks J P. Leaf fluxes of NO and NO_2 in four herbaceous plant species: The role of ascorbic acid [J]. Atmos. Environ., 2006, 40 (12): 2235-2244.

[26] Yamnsaki H. Nitric-dependent nitric oxide production pathway: implications for involvement of active nitrogen species in photo inhibition in vivo [J]. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci., 2000, 355: 1477-1488.

[27] Desikan R, Griffiths R, Hancock J *et al*. A new role for an old enzyme: Nitrate reductase-mediated nitric oxide generation is required for abscisic acid-induceed atomatal closure in Arabidopsis thaliana [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA., 2002, 99 (25): 16314-16318.

[28] Thoene B, Schroder P, Papen H *et al*. Absorption of atmospheric NO_2 by spruce (Picea abies L. Karst) trees. I. NO_2 influx and its correlation with nitrate reduction [J]. New Phytol., 1991, 117(4): 575-585.

[29] Wendehenne D, Durner J, Klessig D F. Nitric oxide: A new player in plant signaling and defence responses [J]. Curr. Opin. Plant Biol., 2004, 7(4): 449-455.