

硝酸根胁迫对黄瓜幼苗叶片光合速率、PS II 光化学效率及光能分配的影响*

苏秀荣¹ 王秀峰^{2*} 杨凤娟² 魏珉²

(¹ 山东农业大学化学与材料科学学院, 山东泰安 271018; ² 山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安 271018)

摘要 研究了不同浓度 NO_3^- 胁迫对黄瓜幼苗叶片光合速率、PS II 光化学效率及光能分配的影响。结果表明, 当 NO_3^- 浓度较低时 (14 ~ 98 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 适当增加 NO_3^- 浓度, 可增强黄瓜幼苗叶片对光的捕获能力, 促进光合作用。随着 NO_3^- 浓度的进一步增加 (140 ~ 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) , PS II 光化学效率降低, 电子传递受到抑制, 净光合速率降低, 吸收的光能中, 通过天线色素的热耗散增加, 用于光化学反应的能量降低, 光化学效率下降。140 和 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO_3^- 处理黄瓜幼苗叶片 6 d 后净光合速率 (P_n) 极显著下降, 分别比对照降低了 35% 和 78% ; PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、天线转化效率 (F_v'/F_m')、实际光化学效率 (Φ_{PSII})、光化学猝灭系数 (q_p) 均低于对照, 非光化学猝灭 (NPQ) 高于对照, 激发能在两个光系统间的分配不平衡性 ($\beta/\alpha - 1$) 增大。高浓度 NO_3^- 处理的黄瓜幼苗叶片各荧光参数变化幅度比低浓度大。当光照增强时, 高浓度 NO_3^- 胁迫下黄瓜幼苗叶片吸收的光能中应用于光化学反应的份额 (P) 显著降低, 天线热耗散的份额 (D) 显著增加。天线热耗散是耗散过剩能量的主要途径。

关键词 NO_3^- 胁迫 光化学效率 光能分配 净光合速率

文章编号 1001-9332(2007)07-1441-06 中图分类号 S642.2 ; Q945.11 文献标识码 A

Effects of NO_3^- stress on photosynthetic rate, photochemical efficiency of PS II and light energy allocation in cucumber seedling leaves. SU Xiu-rong¹, WANG Xiu-feng², YANG Feng-juan², WEI Min² (¹College of Chemistry and Material Science, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China; ²College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China). -Chin. J. Appl. Ecol. 2007, 18(7): 1441-1446.

Abstract: This paper studied the effects of different NO_3^- concentration on the photosynthetic rate, photochemical efficiency, and absorbed light energy allocation in cucumber seedling leaves. The results indicated that when the available NO_3^- concentration in the medium was low (14-98 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$), an appropriate supplement of NO_3^- could enhance the capability of cucumber leaves in capturing light energy, and promote the photosynthesis. However, with further increase of NO_3^- , the photochemical efficiency of PS II decreased, electron transfer restrained, and net photosynthetic rate as well as the absorbed light energy used in photochemical reaction of PS II decreased. At the same time, the light energy used in antenna heat dissipation increased, while the photochemical efficiency decreased. After treated with 140 and 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ for 6 days, the photosynthetic rate (P_n) was decreased by 35% and 78%, respectively, maximal PS II efficiency at open centers in the absence of NPQ (F_v/F_m), antenna efficiency at open centers in the presence of NPQ (F_v'/F_m'), actual PS II efficiency (Φ_{PSII}) and photochemical quenching (q_p) were lower, non-photochemical quenching (NPQ) was higher, and the deviation from full balance between PS I and PS II ($\beta/\alpha - 1$) was improved significantly, compared with the control. The fluctuant ranges of these chlorophyll fluorescence parameters were increased at higher NO_3^- concentration, compared with those at lower NO_3^- concentration. The absorbed light energy allocated to the photochemical reaction of PS II (P) was reduced by high light intensity and high NO_3^- concen-

* 国家自然科学基金项目(30471187)和山东省自然科学基金资助项目(J01102)。

** 通讯作者。E-mail: xfwang@sdau.edu.cn

2006-08-02 收稿, 2007-04-09 接受。

tration. Meanwhile, the proportion allocated in antenna heat dissipation (D) increased significantly. Antenna heat dissipation was the main way for excessive energy dissipation.

Key words: NO_3^- stress; photochemical efficiency; light energy allocation; photosynthetic rate.

1 引言

土壤次生盐渍化是温室蔬菜生产中存在的主要问题之一。温室土壤的盐分组成特点和滨海、内陆盐土不同,其阴离子主要是 NO_3^- , 阳离子则以 Ca^{2+} 为主^[18]。研究表明, NO_3^- 离子浓度过高会导致黄瓜叶片的电解质渗漏率、丙二醛和游离脯氨酸含量不同程度地增加,植株生长受到抑制^[15-17];高浓度硝酸钙导致高蛋白小麦幼苗叶片 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 下降^[4],也可导致番茄光合下降^[23],这均表明高浓度 NO_3^- 会影响蔬菜作物的生长。

当植物吸收的光能超过光合作用所能利用的量时,就会造成光合功能的降低。如果吸收的过剩光能不能及时有效地排散,很容易引起光系统 II 反应中心失活,甚至使光合机构受到伤害^[13]。当有环境胁迫如高温、盐渍等交叉作用时,即使在较弱的光强下也会导致光能过剩^[12]。植物在进化过程中,形成了一系列有效的光破坏防御机制,如过剩激发能的热耗散、光系统 II 捕光效率的调节、两个光系统之间状态转换等,都是协调激发能捕获和利用平衡的重要机制^[13]。

本试验在高浓度硝酸盐胁迫下,研究了黄瓜幼苗叶片光合作用及光合过程中激发能的捕获、分配和热耗散的变化,为进一步阐明设施黄瓜土壤盐害机理,改善设施土壤环境提供理论依据。

2 材料与方法

2.1 幼苗培养

试验于 2005 年 1—4 月在山东农业大学玻璃温室内进行。供试黄瓜品种为‘新泰密刺’(*Cucumis sativus* L.),由山东新泰市祥云种业有限公司提供。黄瓜幼苗培养按常规方法浸种催芽,挑选发芽整齐的种子,播于装有干净沙子的营养钵(8 cm × 8 cm)中,子叶展平后,用营养液代替自来水浇灌,待幼苗长到 3 叶 1 心时,选取生长一致的健壮幼苗,移至栽培槽(3.5 m × 0.4 m × 0.1 m)中,每槽营养液 100 L,定植两行,株行距 20 cm × 22.5 cm,用充氧机充气。营养液中大量元素参照山崎配方^[8]略加修改,其中磷酸二氢铵改为磷酸二氢钾,微量元素参照常规划方^[8]。pH 值用 H_2SO_4 调节,保持在 5.5 ~ 6.5

之间。

2.2 试验设计

在水培条件下, NO_3^- 浓度设 5 个处理,以常规营养液为对照(CK),其 NO_3^- 浓度为 14 mmol · L⁻¹,其余 4 个处理用 KNO_3 和 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 以 1:1 比例添加,使 NO_3^- 浓度分别为 56、98、140 和 182 mmol · L⁻¹。

黄瓜幼苗在常规营养液中缓苗 2 d 后进行胁迫处理,为防止盐刺激, NO_3^- 浓度每天递增设定浓度的 1/4,直至达到各处理的设定浓度。达到设定浓度后,重新更换 1 次营养液。

2.3 研究方法

黄瓜幼苗共处理 7 d,分别于处理 1、3、6 d 后在各处理区选取生长一致的幼苗 5 株,每株选取受光条件一致的功能叶(上数第 4 ~ 5 片叶)1 片,暗适应 30 min,用 FMS2 型(英国 Hansatech 生产)调制式荧光仪测定不同光强下的荧光参数。测定程序为:先测定暗适应后叶片的 F_o 、 F_m 、 F_v/F_m 各荧光参数,再测定光强分别在 25、80、180、340、570、880、1280 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下的 F_s 、 F_v' 、 F_m' 、 F_o' 各荧光参数,计算天线转化效率 $F_v'/F_m' = (F_m' - F_o')/F_m'$,光化学猝灭系数 $q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$,实际光化学效率 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$,非光化学猝灭 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$ 。两个光系统之间的激发能分配系数按 Braun 等^[1]的公式计算:光系统 I 激发能分配系数 $\alpha = f/(1+f)$,光系统 II 激发能分配系数 $\beta = 1/(1+f)$, $f = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$;光系统 I 和 II 间激发能分配的不平衡性可用 $\beta/\alpha - 1$ 表示。根据 Demmig-Adams 等^[3]提出的公式计算光合机构吸收的光能用于光化学反应的份额 $P = F_v'/F_m' \times q_p$,用于天线热耗散的份额 $D = 1 - F_v'/F_m'$,用于反应中心由非光化学反应耗散的份额(过剩光能 X 耗散) $E_x = F_v'/F_m' \times (1 - q_p)$ 。

在测定荧光的同时,选取功能叶片,在 10:00—12:00 用 Ciras-2 型光合仪(英国产)测定光合参数。测定时选择叶室内源光强为 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,接近同期温室内自然光强, CO_2 浓度为 350 ~ 360 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$,温度为 25 °C。

表 1 不同 NO_3^- 浓度下黄瓜幼苗叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)Tab. 1 P_n , G_s , C_i and L_s in cucumber seedling leaves under different NO_3^- concentrations

NO_3^- 浓度 NO_3^- concentration ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$)	气孔限制值 L_s
14	12.30 ± 0.71 aAB	248.5 ± 10.61 aA	235.5 ± 13.44 bAB	0.3458 ± 0.0373 bAB
56	12.50 ± 1.41 aAB	233.5 ± 20.51 aA	215.0 ± 8.49 bcB	0.4028 ± 0.0235 abA
98	13.85 ± 1.34 aA	217.0 ± 25.46 aA	225.5 ± 12.02 bB	0.3736 ± 0.0334 bA
140	7.95 ± 1.34 bB	114.0 ± 8.49 bB	194.0 ± 12.73 cB	0.4611 ± 0.0354 aA
182	2.70 ± 0.99 cC	85.0 ± 4.24 bB	275.0 ± 8.49 aA	0.2361 ± 0.0236 cB

不同大、小写字母分别表示在 0.01 和 0.05 水平上差异显著 Different capital and small letters meant significant difference at 0.01 and 0.05 level, respectively. 下同 The same below.

2.4 数据分析

由于测定数据中,胁迫 6 d 的高浓度 NO_3^- 处理黄瓜幼苗各项参数与对照相比差异显著,因此,本试验结果均采用处理 6 d 的数据。所有数据均采用 Duncan 新复极差法进行显著性检验。

3 结果与分析

3.1 NO_3^- 胁迫下黄瓜叶片光合参数的变化

由表 1 可知,胁迫 6 d 后,56 和 98 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理的黄瓜叶片净光合速率(P_n)与对照相比差异不显著;叶片的气孔导度(G_s)、气孔限制值(L_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)与对照相比差异也不显著。140、182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO_3^- 处理的净光合速率(P_n)分别比对照降低 35% 和 78%,差异达极显著水平。140 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO_3^- 处理的 G_s 、 C_i 分别比对照降低 54% 和 18%, L_s 比对照升高 33%,说明此浓度处理的黄瓜幼苗 P_n 的降低是由气孔因素造成的;182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO_3^- 处理 G_s 比对照降低 66%, C_i 上升 17%, L_s 下降 32%,说明此浓度净光合速率的降低是由非气孔因素造成的。

3.2 NO_3^- 胁迫对黄瓜叶片 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)和天线转化效率(F_v'/F_m')的影响

由图 1 可知,处理 6 d 后, NO_3^- 浓度为 14、56 和

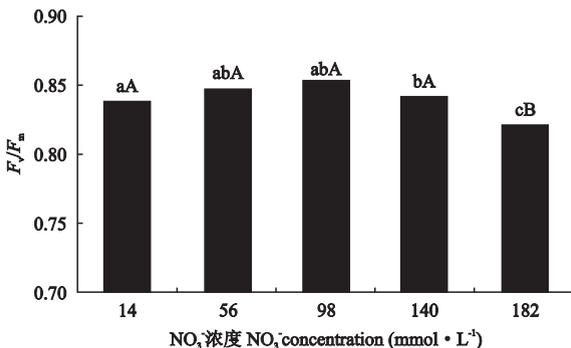
图 1 NO_3^- 胁迫对黄瓜幼苗叶片 F_v/F_m 的影响

Fig. 1 Effects of NO_3^- stress on F_v/F_m in cucumber seedling leaves.

98 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,黄瓜叶片的 F_v/F_m 随 NO_3^- 浓度增大而逐渐升高; NO_3^- 浓度为 140 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, F_v/F_m 下降,但与对照差异不显著; NO_3^- 浓度为 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, F_v/F_m 显著低于对照,表明高浓度 NO_3^- 处理导致黄瓜叶片的最大光能转化效率降低。

黄瓜叶片的 F_v'/F_m' 随光强增大呈下降趋势(图 2)。 NO_3^- 浓度为 14、56 和 98 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, F_v'/F_m' 随光强增加而降低,但下降幅度较小,3 个处理间差异不显著; NO_3^- 浓度为 140 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,当光强达到 570 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后,随光强增大, F_v'/F_m' 降低幅度增大; NO_3^- 浓度为 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, F_v'/F_m' 在弱光强下就呈明显的下降趋势,随光强增大, F_v'/F_m' 降低幅度显著增大,PS II 反应中心的激发能捕获效率显著低于对照,PS II 天线转化效率下降。

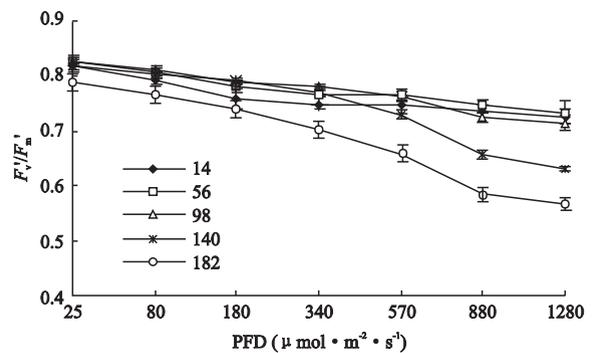
图 2 NO_3^- 胁迫对黄瓜幼苗叶片 F_v'/F_m' 的影响

Fig. 2 Effects of NO_3^- stress on F_v'/F_m' in cucumber seedling leaves.

PFD 光子通量密度 Photon flux density. 下同 The same below.

3.3 NO_3^- 胁迫对黄瓜叶片 PS II 光化学猝灭系数(q_p)和实际光化学效率(Φ_{PSII})的影响

由图 3 可知,处理 6 d 后,黄瓜叶片的 q_p 、 Φ_{PSII} 均随光强增加呈下降趋势。 NO_3^- 浓度为 56 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, q_p 、 Φ_{PSII} 比对照稍有增加; NO_3^- 浓度为 140 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, q_p 、 Φ_{PSII} 比对照稍有降低; NO_3^- 浓度为 182

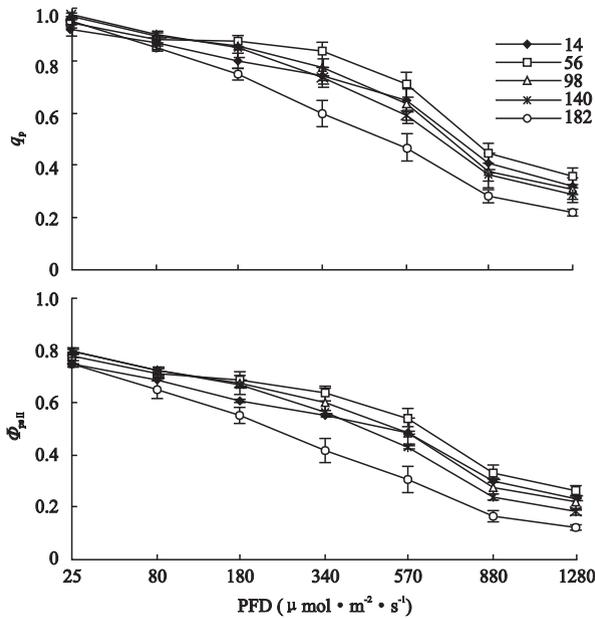


图3 NO_3^- 胁迫对黄瓜幼苗叶片 q_p 和 Φ_{PSII} 的影响

Fig. 3 Effects of NO_3^- stress on q_p and Φ_{PSII} in cucumber seedling leaves.

$\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, q_p 、 Φ_{PSII} 比对照显著降低, 且下降速度较快. 综上所述, 适当提高 NO_3^- 浓度, 有利于黄瓜幼苗叶片将捕获的激发能转换为光化学反应, 从而有利于黄瓜幼苗叶片实际光化学效率的提高. 但较高浓度的 NO_3^- 胁迫, 导致黄瓜幼苗叶片的 PS II 反应中心激发能压力升高, 实际光化学效率降低, 从而导致 ATP 和 NADPH 等碳同化能力降低^[23].

3.4 NO_3^- 胁迫对黄瓜幼苗非光化学猝灭(NPQ)及两个光系统之间激发能分配的影响

不同浓度 NO_3^- 处理后, 黄瓜叶片 NPQ 随光强增加均不同程度地升高(图4). NO_3^- 浓度为 14、56 和 98 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 黄瓜幼苗叶片 NPQ 升高趋势基本一致; 当 NO_3^- 浓度为 140 和 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 随着光强的增加, NPQ 显著增加, 表明叶片捕获的光能中, 非辐射能量耗散增加.

不同 NO_3^- 浓度处理后, 随着光强的增大, 黄瓜幼苗叶片的 $\beta/\alpha - 1$ 均升高, 即 α 均降低 β 均升高. NO_3^- 浓度为 56 和 98 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时 $\beta/\alpha - 1$ 低于对照或与对照相近; NO_3^- 浓度为 140 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时 $\beta/\alpha - 1$ 高于对照, 但与对照差异不显著; NO_3^- 浓度为 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时 $\beta/\alpha - 1$ 显著高于对照. 说明高浓度 NO_3^- 处理使黄瓜幼苗叶片的激发能传递受到影响, 传递给光系统 I 的激发能降低, 传递给光系统 II 的激发能增大, 导致叶片的激发能分配不平衡, 这种

不平衡在较弱的光强下也很明显.

3.5 NO_3^- 胁迫对黄瓜幼苗叶片吸收光能分配的影响

根据 F_v' / F_m' 在不同光强下的变化(图2), 将 NO_3^- 处理 6 d 后黄瓜幼苗叶片在光强分别为 570、880 和 1280 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下的光能分配比率列于表2. 在 3 种光强下, NO_3^- 浓度为 14、56、98 和 140 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 叶片吸收的光能用于光化学反应的份额(P)差异不显著, 与 Φ_{PSII} (图3)变化相一致; 当 NO_3^- 浓度为 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 3 种光强下 P 值均显著低于对照, 分别比对照下降 35%、46% 和 48%. NO_3^- 浓度为 14、56、98 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 3 种光强下叶片吸收的光能被天线耗散的能量(D)差异不显著; 当 NO_3^- 浓度为 140 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 在 880、1280 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下的 D 值显著高于对照; 当 NO_3^- 浓度增大至 182 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 3 种光强下 D 值均显著高于对照, 分别比对照增加 36%、56% 和 54%, 与 NPQ 的变化相一致(图4). 不同浓度 NO_3^- 处理的黄瓜幼苗叶片过剩光能耗散(E_x)随光强的增大而逐渐增大, 但处理间均无显著差异, 说明高浓度 NO_3^- 处理使黄瓜叶片用于光化学反应的能量降低, 且主要通过天线色素热耗散的增加来降低过剩光能对光系统的伤害.

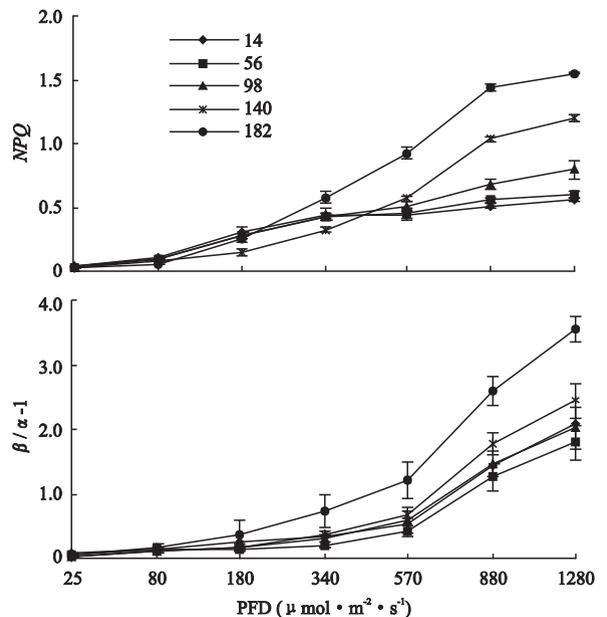


图4 NO_3^- 胁迫对黄瓜幼苗叶片 NPQ 及 PS I 和 PS II 能量分配的影响

Fig. 4 Effects of NO_3^- stress on NPQ and energy distribution between PS I and PS II in cucumber seedling leaves.

表 2 NO₃⁻ 胁迫对黄瓜幼苗叶片 PS II 光化学反应 (P)、天线耗散 (D)、过剩光能 (E_x) 的影响Tab. 2 Effects of NO₃⁻ stress on PS II photochemistry (P), antenna heat dissipation (D) and excess energy (E_x) in cucumber seedling leaves

NO ₃ ⁻ (mmol · L ⁻¹)	570 (μmol · m ⁻² · s ⁻¹)			880 (μmol · m ⁻² · s ⁻¹)			1280 (μmol · m ⁻² · s ⁻¹)		
	P (%)	D (%)	E_x (%)	P (%)	D (%)	E_x (%)	P (%)	D (%)	E_x (%)
14	48 ± 1aA	25 ± 1bB	26 ± 1abA	30 ± 1abA	27 ± 1cC	43 ± 1aA	23 ± 3abAB	28 ± 2cC	49 ± 2aA
56	54 ± 2abA	23 ± 1bB	22 ± 4bA	33 ± 3aA	25 ± 1cC	41 ± 3aA	26 ± 3aA	27 ± 1cC	47 ± 3aA
98	48 ± 3abA	24 ± 1bB	28 ± 7abA	27 ± 4abAB	28 ± 1cC	45 ± 6aA	22 ± 4abAB	29 ± 2cC	49 ± 4aA
140	43 ± 1bAB	27 ± 1bB	29 ± 2abA	24 ± 1bcAB	34 ± 1bB	42 ± 2aA	18 ± 1bcAB	37 ± 1bB	45 ± 2aA
182	31 ± 7cB	34 ± 3aA	35 ± 5aA	16 ± 3cB	42 ± 2aA	42 ± 2aA	12 ± 2cB	43 ± 1aA	44 ± 1aA

4 讨 论

研究表明,增施氮肥能促进植株体氮代谢, NO₃⁻-N 的增加使叶片中 NO₃⁻ 含量增加,叶绿素含量提高,促进了光合作用^[9]。本试验结果表明,NO₃⁻ 浓度较低时,适当增加 NO₃⁻ 浓度可增强黄瓜幼苗叶片对光的捕获能力(图 2),提高 PS II 光化学效率(图 3),促进叶片光合作用(表 1)。高浓度 NO₃⁻ 胁迫时,黄瓜幼苗叶片净光合速率的限制因素由气孔因素转化为非气孔因素,光合速率降低。这种变化的原因之一可能是由于高浓度的 NO₃⁻ 造成渗透胁迫^[16,19],使叶片发生生理干旱,NO₃⁻ 浓度进一步增大时,叶肉细胞气孔扩散阻抗增加,Rubisco 酶对 CO₂ 的亲合力下降,碳同化能力下降(图 4),从而使光合速率降低^[6]。植物叶绿体集光合碳氮同化于一体,吸收的 NO₃⁻ 主要运往叶片,并在光下进行还原与同化^[17],是仅次于碳同化之外的另一个重要反应^[14]。根据 Penning de Vries 等^[18]的研究,碳氮同化之间不仅存在物质竞争,还存在能量上的竞争。因此,高浓度 NO₃⁻ 胁迫下,植株体内的氮代谢旺盛,与光合碳同化竞争光反应所产生的同化力(ATP 和 NADPH),使 CO₂ 同化速率降低,造成碳、氮代谢失调,是导致光合速率降低的另一个原因^[20]。

F_v/F_m 为暗适应下 PS II 的最大光能转化效率。高浓度 NO₃⁻ (182 mmol · L⁻¹) 胁迫导致黄瓜幼苗叶片 F_v/F_m 降低(图 1),这表明无活性 PS II 反应中心的比值上升,PS II 光化学效率下降^[21]。PS II 实际光化学效率(Φ_{PSII})代表 PS II 非环式电子传递效率。高 Φ_{PSII} 有利于提高幼苗的光能转化效率,为暗反应的碳同化积累更多的能量。高浓度 NO₃⁻ (182 mmol · L⁻¹) 胁迫使 Φ_{PSII} 下降(图 4),光能转化效率降低,CO₂ 同化能力下降,影响了幼苗的物质积累与生长。

光化学猝灭系数(q_p),反映叶片捕获激发能中应用于光化学反应的程度^[10],是对光系统 II 初级电

子受体(Q_A)氧化态的一种度量, $1 - q_p$ 表示 PS II 反应中心处于被还原时的状态,是衡量激发能捕获和利用之间平衡与否的一个重要指标^[13]。若 PS II 受体伤害严重, $1 - q_p$ 上升,说明 PS II 反应中心激发能压力较高,其电子传递受阻,从而产生过剩的激发能。 α 表示叶片分配给光系统 I 的激发能, β 表示叶片分配给光系统 II 的激发能, $\beta/\alpha - 1$ 反映光系统 I 与光系统 II 之间激发能分配的不平衡性^[13]。本试验中,NO₃⁻ 浓度为 182 mmol · L⁻¹ 时,分配给 PS I 的激发能降低,分配给 PS II 的激发能增高(图 4),PS II 反应中心的激发能压力增大(图 3),即 q_p 下降, Q_A 处于较高的还原态,黄瓜幼苗叶片 PS I 与 PS II 之间激发能分配不均衡,这可能是光合效率降低的原因之一。植物吸收光能,在两个光系统之间传递,调节两个光系统之间激发能分配平衡和减轻 PS II 反应中心激发能压力的是状态转换^[2,13],182 mmol · L⁻¹ NO₃⁻ 胁迫使状态转换受阻,造成两个光系统之间激发能分配不平衡,可能是造成光合效率降低的另一个原因。

本试验结果表明,高浓度 NO₃⁻ (142、182 mmol · L⁻¹) 胁迫导致黄瓜幼苗叶片 PS II 天线转化效率 F_v'/F_m (图 2)降低,吸收的光能中,用于光化学反应的能量降低(表 2),部分激发能没有传递给 PS II 反应中心,而是通过天线色素的热耗散消耗掉(表 2)。非光化学猝灭(NPQ)的变化反映热耗散的变化^[5]。高浓度 NO₃⁻ 胁迫导致黄瓜幼苗叶片 NPQ 升高(图 4),主要是天线色素的热耗散 D 增加,热耗散增加可减少 PS II 和电子传递链的过分还原,是植物防御光破坏的热耗散机制。防御光破坏机制的运转,可引起逆境条件下反应中心的光能转化效率和叶片光合效率下降^[11]。所以,高浓度 NO₃⁻ 胁迫后的热耗散增加也会导致黄瓜幼苗叶片 PS II 反应中心光化学效率降低,幼苗叶片光合速率下降。

综上所述,高浓度 NO₃⁻ 胁迫下,黄瓜幼苗叶片叶肉细胞气孔扩散阻抗增加,光系统 II 反应中心开

放程度降低,电子传递受到抑制^[7,19],造成两个光系统之间激发能分配不平衡,光化学效率降低,CO₂同化能力下降,影响幼苗生长;在吸收的光能中,天线热耗散的比例增加,分配到光化学反应的比例减小,在逆境条件下光破坏防御机制引起反应中心的光能转化效率降低,导致叶片光合效率下降。

参考文献

- [1] Braun G, Malkin S. 1990. Regulation of the imbalance in light excitation between photosystem II and photosystem I by cations and by the energized state of the thylakoid membrane. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1017**: 79-90
- [2] Chen P-Z (陈屏昭), Wang L (王磊), Dai X (代勋), et al. 2005. Dissipation mechanism of excessive energy in umbilical orange under phosphorus deficiency and strong light stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **16**(6): 1061-1066 (in Chinese)
- [3] Demmig-Adams B, Adams WW III, Baker DH, et al. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, **98**: 253-264
- [4] Dong C-X (董彩霞), Zhao S-J (赵世杰), Tian J-C (田纪春), et al. 2002. Effects of different concentration of NO₃⁻ on the chlorophyll fluorescence parameters in seedling leaves of high protein wheat cultivars. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **28**(1): 59-64 (in Chinese)
- [5] Dong G-F (董高峰), Chen Y-Z (陈盼竹), Jiang Y-M (蒋跃明). 1999. Plant xanthophyll cycle and radiationless energy dissipation. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), **35**(2): 141-144 (in Chinese)
- [6] Feng Y-L (冯玉龙), Zhang Y-J (张亚杰), Zhu C-Q (朱春全). 2003. Relationship between photo-inhibition of photosynthesis and reactive oxygen species in leaves of poplars suffering root osmotic stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **14**(8): 1213-1217 (in Chinese)
- [7] Guo S-K (郭书奎), Zhao K-F (赵可夫). 2001. The possible mechanisms of NaCl inhibit photosynthesis of maize seedlings. *Acta Phytobiologica Sinica* (植物生理学报), **27**(6): 461-466 (in Chinese)
- [8] Guo S-R (郭世荣). 2004. Soilless Culture. Beijing: China Agricultural Press: 98-114 (in Chinese)
- [9] Guo T-C (郭天财), Feng W (冯伟), Zhao H-J (赵会杰), et al. 2004. Photosynthetic characteristics of flag leaves and nitrogen effects in two winter wheat cultivars with different spike type. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), **30**(2): 115-121 (in Chinese)
- [10] Havaux M, Strasser RJ, Greppin H. 1991. A theoretical and experimental analysis of the q_p and q_n coefficients of chlorophyll fluorescence quenching and their relation to photochemical and nonphotochemical event. *Photosynthesis Research*, **27**: 41-45
- [11] Hunter NPA, Oquist G, Hurry VM, et al. 1993. Photosynthesis, photoinhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants. *Photosynthesis Research*, **37**: 19-39
- [12] Jiang C-D (姜闯道). 2003. Distribution of excited energy and photoprotective mechanisms during photosynthesis in higher plants. Ph. D. Dissertation. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- [13] Jiang C-D (姜闯道), Gao H-Y (高辉远), Zou Q (邹琦), et al. 2003. Imbalance in excited energy distribution between two photosystems induced by feeding dithiothreitol to soybean leaves. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学报), **29**(6): 561-568 (in Chinese)
- [14] Kaiser WM, Brendle-Behnisch E. 1991. Rapid modulation of spinach leaf nitrate reductase activity by photosynthesis. *Plant Physiology*, **96**: 363-367
- [15] Li H-Y (李海云), Wang X-F (王秀峰), Wei M (魏珉), et al. 2003. Effects of different kinds of anions on the physiological and biochemical characteristics of cucumber. *Acta Agriculturae Shanghai* (上海农业学报), **19**(1): 33-36 (in Chinese)
- [16] Li H-Y (李海云), Wang X-F (王秀峰), Xing Y-X (邢禹贤). 2001. Research progress on salt accumulation in the greenhouse soil and control methods. *Journal of Shandong Agricultural University* (Natural Science) (山东农业大学学报·自然科学版), **32**(4): 535-538 (in Chinese)
- [17] Minotti PL, Jackson WA. 1970. Nitrate reduction in the roots and shoots of wheat seedlings. *Planta*, **95**: 36-44
- [18] Penning de Vries FWT, Brunsting AHM, Van Laar HH. 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: A quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*, **45**: 339-377
- [19] Shi Q-H (史庆华), Zhu Z-J (朱祝军), Al-aghabary K, et al. 2004. Effects of iso-osmotic Ca(NO₃)₂ and NaCl treatment on photosynthesis in leaves of tomato. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), **10**(2): 188-191 (in Chinese)
- [20] Wang Q (王强), Zhong X-H (钟旭华), Huang N-R (黄农荣), et al. 2006. Interactions of nitrogen with light in the photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen of crop. *Guangdong Agricultural Sciences* (广东农业科学), (2): 37-40 (in Chinese)
- [21] Xu-K (徐凯), Guo Y-P (郭延平), Zhang S-P (张上降), et al. 2005. Response of strawberry leaves photosynthesis to strong light and its mechanism. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **16**(1): 73-78 (in Chinese)

作者简介 苏秀荣,女,1965年生,博士研究生,副教授。主要从事无机化学与无土栽培研究,已发表文章15篇。E-mail: xrsu@sdau.edu.cn

责任编辑 张凤丽

