

[文章编号] 1000-2782(1999)04-0096-06

氮素对植物某些生理生化过程 影响的研究进展

曹翠玲¹, 李生秀², 苗芳¹

(1. 西北农业大学基础科学系, 2. 资源与环境科学系, 陕西杨陵 712100)

[摘要] 综合国内外有关文献,介绍了氮素对植物光合作用(包括光合色素、光合速率、光能利用率、光合暗反应、光呼吸等)、呼吸作用和一些代谢酶(包括硝酸还原酶、膜脂过氧化酶促防御系统)的影响。

[关键词] 植物营养; 氮素; 光合作用; 呼吸作用; 酶

[中图分类号] Q945.1 [文献标识码] A

在世界人口急剧增长、全球对粮食生产提出更高要求的今天,植物生理学、植物营养学等学科对氮素的研究倍加重视。氮素通常是作物生产中的主要限制因子。虽然工业化的氮肥生产解决了土壤—植物之间的氮素供需矛盾,但由于人们目前片面追求高产,盲目大量施用氮肥,一定程度上使作物产量有所提高,但也造成了人力资源浪费,同时带来诸多弊端:经济效益下降,利用率下降,环境污染,生态环境条件恶化。为了解决上述实际问题,提高氮素利用率,首先应从植物自身出发,研究植物利用氮素的生理生化特性及氮素对植物生理生化代谢进程的影响,并有效调节这些进程,方能达到提高氮素利用率之目的。本文作者根据现有资料,综合评述了氮素、氮素形态对光合色素、光合反应及光合关键酶等的影响;评述了植物吸收转化氮素与植物呼吸代谢的关系以及氮素对一些代谢酶影响的研究进展。

1 氮素对植物光合作用的影响

氮素对作物叶绿素、光合速率、暗反应的主要酶以及光呼吸等都有明显的影响,直接或间接影响着光合作用^[1]。

氮素是叶绿素的主要成分,施氮一般能促进植物叶片叶绿素的合成^[2-4]。但是,不同的氮素形态对作物叶片叶绿素含量影响不同。杨肖娥等^[5]的研究表明,水稻虽是喜铵作物,生育后期追施 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 更能提高叶片叶绿素含量。

陈锦强等^[2]的试验证明,在适宜的范围内,氮素水平提高,黄麻的光合速率随之提高;但氮素过高,光合速率则有降低趋势。Evans 研究发现^[6],小麦叶片的 CO_2 固定只与叶片

[收稿日期] 1998-08-31

[基金项目] 国家自然科学基金资助项目(39770425)。

[作者简介] 曹翠玲(1960—),女,副教授,博士研究生

含氮量有关, 而与营养处理、季节和叶龄无关。叶片含氮量增加, CO_2 同化速率增加; 但超过 $125 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2}$ 时, 同化速率降低。这 2 个研究的共同结论是: 氮超过一定值后会降低同化速率。原因可能有二: 一是光合部位氮素含量增加, 导致了氮同化作用加强。氮同化加强后, 就与光合碳同化竞争光合作用光反应产生的同化力, 即 ATP 和 NADPH (还原型辅酶), 竞争结果是 CO_2 同化速率降低。二是氮同化亦需要碳架, 氮同化加强后, 呼吸作用向光合碳同化提供碳架的能力变小, CO_2 同化速率降低。

不同形态氮素对光合速率的影响迄今有不同看法。水稻生育后期追施 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 比 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 更能提高水稻叶片光合磷酸化活力和 $^{14}\text{CO}_2$ 同化速率^[5]。 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 与 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 对小麦 $^{14}\text{CO}_2$ 的同化影响无明显差异^[7]。

提高光能利用率的主要途径是延长光合时间, 增加叶面积。尹新华等的研究表明^[8], 高粱在生育前期和中期, 氮素水平低 ($0, 75, 150 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) 时, 植株吸氮少, 光合面积不足, 后期叶面积指数下降快; 氮素水平高 ($125, 300 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) 时, 各个生育时期, 叶面积指数均较高, 后期下降比较平稳, 叶片衰老缓慢, 有利于延长叶片功能期。因此, 合理施用氮素, 有利于提高光能利用率。

在光合碳同化中, 植物同化 CO_2 有 3 条途径, 即 C_3 途径、 C_4 途径和景天酸代谢途径 (CAM)^[11], 其中 C_3 途径是最基本的碳同化途径。参与 C_3 途径的酶很多, RuBPCase (1, 5-二磷酸-核酮糖羧化酶) 是碳同化的关键酶, 数量占叶绿体可溶性蛋白的一半^[11], 也是许多 C_3 植物叶片中含量最高的一种蛋白质^[9], 因而研究氮素对 RuBPCase 的影响更为重要。Evans 指出^[6], 小麦旗叶 RuBPCase 活性与叶片全氮量成正相关。冯福生研究表明^[10], 在冬小麦抽穗、扬花、灌浆 3 个生育期中, RuBPCase 活性随施氮量增加而升高, 呈非线性关系, 施氮量大于 $900 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 时, RuBPCase 活性不再升高。上述研究只纯粹考虑了氮与 RuBPCase 活性之间的表观关系, 而没有深入研究氮素在哪个水平上对 RuBPCase 产生影响。

在 C_4 植物中, RuBPCase 是在维管束鞘细胞的叶绿体基质中催化 CO_2 的 2 次固定。RuBPCase 是由大、小两亚基组成的, 大亚基由叶绿体 DNA 编码, 小亚基则由核 DNA 编码; PEPCase (磷酸烯酮式丙酮酸羧化酶) 和 PPDK (丙酮酸磷酸双激酶) 均由核 DNA 编码, 分别分布于叶肉细胞的细胞质和叶绿体基质中, 在 C_4 途径中有重要作用。与 C_3 植物相比, C_4 植物虽含有较低的 RuBPCase^[11], 但碳同化酶即 RuBPCase, PEPCase 和 PPDK 也占玉米叶中可溶性蛋白的 50% 以上, 这些酶含量水平决定着玉米的光合产量^[9]。已有研究表明^[12], RuBPCase, PEPCase 和 PPDK 的酶蛋白含量随光照、温度、施氮量而变化, PEPCase 和 PPDK 的含量因施氮量而增加的幅度均大于各种条件下 RuBPCase 的增加幅度。罗廉源等研究指出^[13], 无论是在高或低光强下, 低氮处理的 C_4 植物 (苋菜) 叶片可溶性蛋白和 PPDK 酶活性均不增加或增加很少, 只有高氮处理效应才大。蛋白质抑制剂 (环己亚胺或氯霉素) 处理后, 高光强下高氮叶片的可溶性蛋白和酶活性均有下降, 而且可溶性蛋白比酶活性下降幅度更大。由此可见, 氮素主要从翻译水平上影响蛋白质合成, 酶活性增加 (高氮) 可能是酶蛋白量增加的结果。从基因表达的角度看, RuBPCase, PEPCase 和 PPDK 都受光的调控。在充足氮素供应下, 黄化苗在转绿的过程中, 光促进了 RuBPCase 大亚基的 mRNA 及 PEPCase mRNA 的积累, 最终使相应的酶蛋白浓度增加^[14]。氮

素对这些酶的基因表达有影响, Yamazaki 研究指出^[9], 将生长 21 d 的玉米苗从低氮($0.8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{KNO}_3$) 转移至高氮($16 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{KNO}_3$), 在高光强下, 其体内 RuBPCase, PEPCase, PPK 等酶的 mRNA 和蛋白质都逐渐增多; 将生长在高氮条件下的幼苗, 由低光强(12% 全光照) 转移至较高光强(48% 全光照) 下, 其体内这些酶的 mRNA 便大量累积, 生长在低氮条件下的幼苗却无此反应。这一结果说明, 光刺激这些酶基因表达的前提调节因子是氮素, 即 RuBPCase, PEPCase, PPK 的基因表达首先受到光激活, 尔后由氮素决定其基因表达的水平。

光呼吸是光合作用中的另一环节。光呼吸过程有甘氨酸和丝氨酸, 从而与氮代谢发生了联系。氮素水平及形态对作物的光呼吸强度、乙醇酸氧化酶有显著影响。氮水平提高, 光呼吸强度、乙醇酸氧化酶活性均提高; 施 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 时提高的幅度大于施 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ ^[2], 但是, N 素促进光呼吸强度、乙醇酸氧化酶活性的生理生化本质尚未查明。

干旱条件下, 冬小麦播前施入氮肥, 可以提高作物光合速率, 增强其抗旱性。宏观上, 增施氮肥, 主要是增大了叶面积, 有利于后期干物质的积累和作物氮素同化, 促进了蛋白质和其他含氮化合物的合成, 增强了作物的持水力, 缓解了土壤水分胁迫对作物造成的不良影响^[14]。薛青武等的研究表明^[3], 施氮明显增强小麦旗叶对干旱的生理适应性, 延缓了叶片衰老, 提高了整株叶面积和叶绿素含量; 施氮时, 旗叶净光合速率、气孔导度、叶肉光合活性都维持在较高水平, 从而提高了小麦产量。尽管对干旱逆境下植物叶片的光合特性已有不少研究, 但就氮素营养对干旱条件下植物的光合限制部位、光合适应机理等, 仍需做进一步的研究。

综上所述, 氮素对植物光合作用的影响是多方面的, 但对其影响过程的研究尚不全面系统。光合过程包括了光量子吸收、电子传递、同化力形成、 CO_2 固定、光合产物运转、积累及分配等阶段, 人们的研究仅涉及了 CO_2 固定、同化力形成, 对氮素如何影响光合作用的原初反应尚未涉及。

2 氮素对植物呼吸作用的影响

植物吸收、转化氮素亦是一个耗能的生理过程。从植物吸收、转化 NH_4^+ 与 NO_3^- 耗能的来看, 直接吸收、利用 NH_4^+ , 可以减少能量消耗, 因为每还原一个 NO_3^- , 大约要消耗 15 个 ATP 分子^[15]。因此, 理论上供 NH_4^+ 的植株要比供 NO_3^- 的植株获得更高的生物产量。然而实际上供 NO_3^- 的大多数植株常具有更大的生产量和产量。植物吸收、转化 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 的本质差异是什么? 石正强研究指出^[16], 氮素($\text{NH}_4^+ - \text{N}$, $\text{NO}_3^- - \text{N}$) 供应可明显提高大豆根和叶线粒体总的氧化活性, 供 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 提高的更高些。动物线粒体活性提高标志着氧化磷酸化能力提高, 植物由于存在多条呼吸途径, 其中抗氰呼吸的电子传递过程中释放出的大部分能量以热能的形式而耗散^[1], 因此, 植物线粒体氧化活性的提高并不等于氧化磷酸化过程增强。大豆幼苗线粒体内抗氰呼吸途径具有较高活性^[17], 供 NH_4^+ 植物根部氧化活性提高是由于细胞色素途径氧化活性提高而造成的; 叶片氧化活性提高主要是由于抗氰呼吸性能提高, 及抗氰呼吸占总呼吸百分比增大而造成的。供 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 植物的根、叶片线粒体中, 抗氰呼吸不变且占总呼吸的百分比保持不变。因此, 不同形态氮素供应应对大豆幼苗线粒体呼吸途径的活性有不同影响, 这与 NH_4^+ 和 NO_3^- 在植物体内的同化

位置和同化途径有关: NH_4^+ 在根部同化, 而 NO_3^- 主要在大豆叶片中同化。供 NH_4^+ 的大豆幼苗在根部线粒体内有较高的细胞色素途径为其同化供给所需能量; 在叶片中光合作用产生的能量参与了 NH_4^+ 的同化, 线粒体呼吸代谢则为氮的同化提供碳架, 以合成含氮化合物, 而呼吸产生的 NADH 则参与了耗散能量较多的抗氰呼吸途径。因此, 供 NO_3^- 植株常具更大的生产量和产量。由于目前人们对矿质元素同化与植物本身能量代谢关系的研究进行得很少, 需要从植物体内部如植物种类、年龄、器官及其不同发育阶段上探讨矿质元素对其能量代谢的影响, 了解植物在不同发育阶段的呼吸代谢与矿质元素吸收的关系, 以便采取有利的施肥措施, 促进植物的生长发育, 减少消耗, 改进农产品品质。

3 氮素对代谢酶的影响

硝酸还原酶 (NRA) 与作物吸收、利用氮肥有关, 从而进一步影响作物的产量和品质。李春喜等的研究表明^[18], 施用 $\text{NO}_3^- - \text{N}$, 对小麦植物体内(叶片、籽粒、颖片)的 NRA 活性有明显影响。在各个生育期(返青期、拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期), 小麦叶片 NRA 活性随氮水平的提高而增加, 增加幅度以孕穗期最高。冯福生的研究表明^[10], 在小麦抽穗、扬花、灌浆 3 个生育期, NRA 活性均随施氮量升高而升高, 施氮量达 $1\ 200\ \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 时, 活性最高。有研究指出^[14], 玉米根中 NRA 活性受氨和氨基酸的调节, 施入氨基酸混合物可部分抑制根系 NRA 的诱导, 抑制效果在成熟部位更为明显。给氨基酸混合物中加入谷氨酰胺和天冬酰胺, 抑制效果更强烈; 单独加入氨基酸类似物(赖氨酸、刀豆氨酸、氮丝氨酸、铃兰氨酸、天冬酰胺和谷氨酰胺)时, 严重抑制 NRA 的诱导。精氨酸能促进根尖部位 NRA 诱导的恢复。因此, 氨基酸明显地影响 NRA 诱导过程的某一阶段(可能是吸收、硝酸分布或酶的合成), 但没有影响酶的代谢。

自 McCord 首次从牛血红细胞中发现超氧化物歧化物以来, 生物自由基代谢受到人们重视^[19]。植物膜脂过氧化防御系统包括酶促防御系统和非酶促防御系统^[19]。细胞酶促防御系统包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)和抗坏血酸过氧化物酶(AsAPOD)等保护酶。SOD 主要清除 O_2^- , 它与植物的抗逆性、衰老密切相关。POD 和 CAT 主要清除细胞内过多的 H_2O_2 , H_2O_2 在细胞内积累过多, 会降低 CO_2 的固定效率, 同时还兼有分解生长素(IAA)的功能^[20]。李宪利等的研究表明^[21], 田间追施 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 和 $\text{NO}_3^- - \text{N}$, 均能使苹果植株的 SOD 和 POD 活性提高, 而且, 随 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 用量增加, 2 种酶的活性均相应提高; 高铵水平下, POD 活性呈下降趋势。氮素对防御系统保护酶的影响, 对保护酶基因表达、转录及酶蛋白合成、分解代谢的影响值得深入研究。

不同形态的氮素对非绿色型的 PEPCase 活性也有明显影响。把小麦幼苗从以 $\text{NO}_3^- - \text{N}$ 为惟一氮源的基质中转移至含 NH_4^+ 的基质中时, 根部 NH_4^+ 浓度迅速增加, 接着根部 PEPCase 活性、谷酰胺浓度也随着提高; PEPCase 活性达一定水平后, 游离 NH_4^+ 浓度又有升高。同样处理下, 地上部 PEPCase 活性却无变化^[22]。由此推断, 施 NH_4^+ 时, 小麦根部 PEPCase 活性提高可能有助于防止铵积累到致毒的水平。

氨同化过程中 3 个主要的酶是谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)及谷氨酰胺脱氢酶(GOH)^[23]。Magalhães 研究指出^[24], 在 NH_4^+ 为单一氮源时, 水稻 GS 活性高于玉米、番茄, 顶端分生组织中 GS 活性更高。随着 NH_4^+ 浓度升高, 水稻中 GS 活性随着升

高,且地上部高于地下部。另外, NH_4^+ 能诱导番茄根中 GOH 产生活性,但在水稻中却不然。由此可见,不同植物对不同形态氮素的利用存在差异,GS 是 NH_4^+ 高效植物绿色组织中 NH_4^+ 的解毒和代谢中的关键因子。

氮肥的生产和应用有力地促进了农业生产,但同时,也带来许多弊端。过量施用氮肥会造成环境污染,植物体内硝态氮过高累积会对人类健康造成威胁。研究植物利用氮素的生理生化特性及氮素对植物生理生化代谢进程的影响,并有效地调节这些过程,高效地利用氮素是解决上述问题的一条不可忽视的途径,值得认真进行研究。

[参考文献]

- [1] 荆家海主编. 植物生理学[M]. 西安: 陕西科技出版社, 1994.
- [2] 陈锦强, 李明启. 不同氮素营养对黄麻叶片的光合作用、光呼吸的影响及光呼吸与硝酸还原的关系[J]. 植物生理学报, 1983(3): 251 ~ 259.
- [3] 薛青武, 陈培元. 灌浆期土壤干旱条件下氮素营养对小麦旗叶光合作用的影响[J]. 干旱地区农业研究, 1989(3): 86 ~ 93.
- [4] Oaks A, Aslam M, Boesel Z. Ammonium and amino acid as regulators of nitrate reductase in corn roots[J]. Plant Physiol, 1977, 59: 391 ~ 394.
- [5] 杨肖娥, 孙 羲. 生育后期追施 NO_3^- 和 NH_4^+ 对水稻的生理效应[J]. 土壤通报, 1990(3): 111 ~ 114.
- [6] Evans R J. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Plant Physiol, 1983, 72(2): 297 ~ 302.
- [7] Sharma S N. Effects of Ammonium and nitrate on CO_2 assimilation, RuBPC, PEPC and dry matter production [J]. Photosynthesis Research, 1987, 12(3): 265 ~ 272.
- [8] 尹新华, 曹翠玉, 史瑞和. 氮肥对夏高粱养分吸收及产质影响的研究[J]. 土壤通报, 1992, 23(4): 171 ~ 173.
- [9] Yamazaki M, Watanabe A, Sugiyama T. Nitrogen-Regulated accumulation of mRNA and protein for photosynthetic carbon assimilating enzymes in maize[J]. Plant Cell Physiol, 1986, 27(3): 443 ~ 352.
- [10] 冯福生, 陈文龙, 李 洁, 等. 不同供氮水平下冬小麦叶片中 RuBPC 羧化酶和 NRA 活性的变化[J]. 植物生理学通讯, 1986(6): 20 ~ 22.
- [11] Björkman O, Boynton J, Berry J. Comparison of the heat stability of photosynthesis, chloroplast membrane reactions, photosynthetic enzymes, and soluble protein in leaves of heat-adapted and cold-adapted C_4 species [J]. Carnegie Inst Wash Year Book, 1976, 76: 400 ~ 407.
- [12] Nelson T, Harpster M H, Mayfield S P, et al. Light-regulated gene expression during maize leaf development [J]. J Cell Biol, 1984, 98: 558 ~ 564.
- [13] 罗廉源, 林植芳. 氮素营养对丙酮酸磷酸二激酶的调节[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(1): 40 ~ 42.
- [14] 薛 松, 吴小平, 冯彩平, 等. 不同氮素水平对旱地小麦叶片、叶绿素和糖含量的影响及其与产量的关系[J]. 干旱地区农业研究, 1997, 15(1): 79 ~ 109.
- [15] Salac L, Chailou S. Nutrition azotee des vegetaux: importance physiologique et ecologique de la fourniture d'azote sous la forme nitrique ou ammoniacale[J]. Bull Soc Ecophysiol, 1984, 9: 111 ~ 120.
- [16] 石正强. 铵态氮和硝态氮营养与大豆幼苗的抗氰呼吸作用[J]. 植物生理学报, 1997, 23(2): 204 ~ 208.
- [17] Gerard J, Dizengremel P. Properties of mitochondria isolated from greening soybean and lupin tissue[J]. Plant Sci, 1988, 56: 1 ~ 9.
- [18] 李春喜, 张根发, 石惠恩, 等. 氮肥对小麦硝酸还原酶活性和籽粒蛋白质含量变化动态的影响[J]. 西北植物学报, 1995, 15(4): 276 ~ 281.
- [19] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(2): 84 ~ 90.
- [20] Hoyle R. Effects of ammonium nutrition on the activity of peroxidase in the roots of apple seedlings[J]. Plant

and Cell Physiol, 1972, 13: 1085 ~ 1096.

- [21] 李宪利, 高东升, 顾曼如, 等. 铵态和硝态氮对苹果植株 SOD 和 POD 活性的影响[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33 (4): 254 ~ 255.
- [22] Aronzis P A. The activity of phosphoenolpyruvate carboxylase during the assimilation of ammonium in wheat [J]. Journal of Plant Nutrition, 1989(2): 85 ~ 93.
- [23] 李正理. 植物形态·植物生理[M]. 北京: 中国大百科全书出版社, 1988.
- [24] Magalhães J R. The Responses of Ammonium assimilation enzymes to nitrogen form in different plant[J]. Journal of Plant Nutrition, 1991, 14(2): 175 ~ 185.

The Research Situation about Effects of Nitrogen on Certain Physiological and Biochemical Process in Plants

CAO Cui-ling¹, LI Sheng-xiu², MIAO Fang¹

(1. Department of Basic science, Department of Natural Resources and Environment Science,
Northwestern Agricultural University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The paper summarize some relevant data and introduces the current research situation about the effects of intragen on photosynthesis, chlorophyll, photosynthetic rate, efficiency of solar energy utilization, dark reaction and photorespiration etc., on respiration and on some metabolic enzymes, including nitrate reductase, enzyme protective system of membrane-lipid peroxidation.

Key words: plant nutrient; nitrogen; photosynthesis; photorespiration enzymes