

植物叶片氨挥发研究进展

吴小庆, 徐阳春, 沈其荣 (南京农业大学 资源与环境科学学院, 江苏 南京 210095)

摘要: 氨是大气污染的一个重要组成部分, 植物叶片氨挥发是大气氨污染的来源之一。植物氨挥发的强弱与植株氮素利用效率有很好的相关性, 很多研究表明, 植株收获时的总氮量一般显著小于植株氮素最大累积量, 植株生长后期体内含氮化合物的水解和氨的挥发可能是其重要原因。因此, 研究植物体的氨挥发对于大气环境保护和提高氮肥利用率具有非常重要的意义。本文对植物叶片氨挥发的主要测定方法、机理和影响因素进行了综述, 对植物叶片氨挥发研究中的一些问题进行了讨论。

关键词: 叶片; 氨挥发; 氨污染

中图分类号: Q945.1; X511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1673-4831(2006)02-0080-05

Progress in Research on Ammonia Volatilization From Plant Leaves WU Xiao-qing, XU Yang-chun, SHEN Qi-rong (College of Resources & Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: Ammonia is becoming recognized as an important atmosphere pollutant, and ammonia volatilization from plants is one of the important sources of atmospheric ammonia. Findings of numerous researches have shown that the total nitrogen in plants at their harvesting time is usually significantly lower than that in the peak N accumulation period during the growing stage. The main cause of this might be ammonia volatilization from plants and hydrolyzation of some nitrogen-containing compounds within the plants at their middle to later growing stages. The potential of crop plants to act as major sources of ammonia emission is of more recent interest. On the other hand, ammonia volatilization from plants could be closely related to the nitrogen use efficiency in plants. Thus, it is of great significance to study ammonia volatilization from plants. The present paper is trying to review researches on ammonia volatilization from plants, mainly including methods for determining ammonia volatilization, mechanism of ammonia volatilization and factors affecting the ammonia volatilization from plants, and relationship between ammonia volatilization and nitrogen metabolisms in plants. Problems that need to be solved in the future are pointed out.

Key words: leave; ammonia volatilization; ammonia pollutant

越来越多的研究者认识到, 大气中的氨已经成为大气污染物的一个重要组成部分。随着大气氨浓度的提高, 经由降雨等形式进入土壤和水体的氨量增加, 也是造成土壤酸化和水体富营养化的因素之一。同时, 氨气还对陆地生物多样性和稳定性具有破坏作用。一般认为农业生产是大气氨污染的主要来源, 如畜禽养殖场和施用化学氮肥。近年来, 有关植物也是潜在大气氨污染源的问题引起了人们的关注^[1]。许多研究发现, 植物地上部分的氮素累积量并不是随着植物的持续生长而不断增加, 而是在到达一定阶段后就开始减少。NORMAN等^[2]观察到直播水稻在抽穗期收获时, 其对¹⁵N的回收率明显高于成熟期收获的; TAKAHASHI等^[3]报道, 作基肥施用的¹⁵N在移栽水稻成熟期收获时其回收率比齐穗后2 d收获的低6%, 而作穗肥施用的¹⁵N成熟期收获时的回收率比齐穗前4 d收获的低11%。类似现象在冬小麦、玉米、油菜、豌豆等作物上也有发现^[4-6]。植物叶片氨挥发可能是其生长后期氮素积累量降低的原因之一, 其数量大小将对植物氮肥利用率的高低产生直接影响。因此, 植物叶片氨挥发量及其影响因素的研究对于合理施肥、提高氮肥利用效率、减少氮肥损失有实际应用价值。

本文综述了国内外植物叶片氨挥发的研究进展, 旨在为我国植物叶片氨挥发研究工作提供参考。

1 植物氨挥发损失的决定因素——氨补偿点

植物氨挥发损失的实质是叶片和大气进行气体交换的结果。这种交换的气体摩尔流量密度(J)可用公式 $J = g \cdot (P_a - P_i) / l$ 表示, 其中: g 是某种气体通过叶面进行扩散的流量, $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; P_a 及 P_i 分别表示该气体在空气和叶片细胞间隙中的分压, P 为大气压, 均以 Pa 表示。依据这一方程, 当环境中的氨分压低于细胞间隙氨分压, 则存在着植物体向外界挥发氨的可能性; 反之植物则可能吸收外界空气中的氨气。植物既不向外界释放也不从外界空气中吸收氨时空气中氨的浓度称为该植物的氨补偿点。在不同条件下, 植物的氨补偿点可能相差很大, 一般在 $0.1 \sim 20.0 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

通常植物氨补偿点是指在 25℃ 时植物的氨补偿点。其计算方法主要有 2 种: 一种是将植物放入一定氨浓度 ($10 \text{ nmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 的空气中, 并逐渐升高温度使植物吸收氨速率逐渐下降, 到一定温度时, 植物开始释放氨。此时空气中和

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30370837, 30390082)

收稿日期: 2005-06-27

通讯联系人

叶片细胞间隙中的氨气分压相等,该温度下空气中的氨补偿点即为 $10 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$,应用公式 (1)便可计算出其他温度时的氨补偿点 NH_3 。

$$\ln \frac{2}{1} = \frac{H_{\text{dis}}^0 + H_{\text{vap}}^0}{R} \left(\frac{1}{T_1} - \frac{1}{T_2} \right) \quad (1)$$

式 (1)中: 1 为实测的氨补偿点, T_1 为当时的温度, T_2 为所要计算氨补偿点的温度,一般在 40 以下, 2 表示在 T_2 时氨补偿点的计算值。 H_{dis}^0 和 H_{vap}^0 分别为水溶态铵离子和气态氨的焓, R 为气体常数,其值等于 $8.31 \text{ J} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$ [7]。

另一种方法是根据测得的叶片细胞质外体 NH_4^+ 和 NH_3 的浓度以及质外体中的 pH 值,计算出氨补偿点:

$$\text{NH}_3 = K_{\text{H}} \times \frac{K_{\text{a}} \times C_{\text{tot}}}{K_{\text{a}} + C_{\text{H}^+}} \quad (2)$$

式 (2)中: K_{a} 为 NH_4^+ 解离常数, K_{H} 为 NH_3 的水解常数, C_{H^+} 为质外体 H^+ 浓度, C_{tot} 为质外体中 NH_4^+ 和 NH_3 的总浓度 [7]。

2 植物叶片氨挥发的采集测定方法

目前测定植物氨挥发的方法主要有微气象法和密闭生长箱法。微气象法可直接对试验区域上方空气采样测定,但要求试验区域面积较大,一般在 1 hm^2 以上,且需要精密仪器测定风速、温度和大气氨浓度的变化,因此该法主要用于田间大型生态区域的气体动态研究。密闭箱法则是将被测植物放置在一个密闭装置中,用置换气体的方法采集植物释放的氨,该法相对简便易行,是目前研究植物叶片氨挥发的常用方法,但具体方式因实验需要和实验条件等而异。

MATTSSON 等 [8] 报道了一套用密闭生长箱法测定植物叶片氨挥发的装置,首先向密闭容器中加入 $30 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$ 的气压,该气流经过滤后从容器底部的聚乙烯管口进入,再从顶部出口进入 NH_3 检测装置,由装有 NaHSO_4 溶液的旋转溶蚀器收集 NH_3 ,用电导法每分钟检测 NH_3 浓度,并根据通过容器的流速和叶面积计算单位叶面积的氨挥发速率。该装置特点是全程计算机控制,自动化程度高,但仪器的价格较昂贵,不适合大量的研究工作。

李生秀等 [9] 用密闭生长箱法研究盆栽植物氨的挥发。首先在土壤表面覆盖一层用酸浸泡过的海绵,以防土壤挥发的氨混入,其上再覆盖 3 cm 厚的石英砂,以防海绵吸收植物挥发的氨,把经上述表面处理的有或无作物的试验盆置于有机玻璃生长室中,以保证植物正常生长。生长室进气口连接内装 H_2SO_4 的涤气瓶,泵入的空气通过涤气瓶后由生长室下端的小孔均匀分散地进入生长室,然后通过生长室上端小孔抽出室外,进入气体流量计,再到几个串联的装有已标定浓度的硫酸吸氨瓶,最后由缓冲瓶抽出。采样时,用与缓冲瓶相连的抽气泵抽气一段时间后,取下吸氨瓶,测定所吸收的氨,根据有无作物时的差数,计算出植物挥发的 NH_3 。该装置的优点是价格便宜,可以自行加工;缺点是未能很好解决植物蒸腾的水汽在生长室内壁的吸附,氨在置换出生长室前

可能被这些水汽吸收,从而影响测定结果。

3 植物叶片氨挥发的数量

植物叶片氨挥发的数量因生长环境、植物种类、生育期等而异。通常情况下,沼泽和森林等生态系统吸收大气中的氨,但在某些特殊气候条件(如高温)下,这些生态系统也能向大气释放氨。农田生态系统则是向大气释放氨的主要来源,每一生长季节叶片氨挥发最多可导致植物地上部含氮量降低 5% 。

田间试验结果发现,在植物的整个生育期中植物叶片氨挥发速率和数量通常在花期达到最大值。SCHJOERR NG 等 [10] 报道氨挥发随生育期发生双峰形变化,尽管 2 a 的实验结果因环境影响而出现差异,但氨挥发速率都在花期达到最高峰。

不同植物的叶片氨挥发量有明显差异。大豆生长期间氨挥发量为 $45 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ [11],油菜较低,仅 $0.1 \sim 0.2 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ [9]; ^{15}N 示踪结果表明,小麦全生育期氨挥发量可占未被回收 ^{15}N 的 $21\% \sim 41\%$ [4],玉米由叶片氨挥发损失的氮约占未被回收 ^{15}N 的 $52\% \sim 73\%$ [5]; SCHJOERR NG 等 [10] 发现,相同条件下油菜氨挥发速率比大麦高 1 倍左右。不同植物对氮素利用效率的差异可能是主要原因,同时植物的不同生长季节以及生育期的长短也会影响氨的挥发量。

植物叶片氨挥发表现出明显的昼高夜低变化规律。白三叶草氨挥发速率在 7:00 高达 $0.07 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,此后稳定在 $0.04 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,而从 23:00 起迅速降至 $0.01 \sim 0.02 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ [12]; 大麦在 23:00—次日 7:00 氨挥发速率为 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,而在 7:00—23:00 则达 $0.4 \sim 0.5 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 油菜氨挥发的变化较大,夜晚 20:00—次日 4:00 仅 $0.1 \sim 0.2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,上午开始增加,至中午达到当日最大值,为 $1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,下午稳定在 $0.4 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,傍晚又开始下降 [10]。导致植物氨挥发日变化的主要原因可能是叶片 NH_4^+ 同化和气孔导度变化,而不是植物叶片质外体 NH_4^+ 浓度与 pH 值的变化,因为后者全天并无明显变化。

4 植物叶片氨挥发的机理

一般认为,植物在生长过程中产生和释放 NH_3 主要来自光呼吸氮循环、植物衰老期间蛋白质的水解、叶片氮素同化、叶片硝酸盐还原过程和木质素的生物合成等过程 [9-10,13]。

4.1 光呼吸机制

对大麦使用光呼吸抑制剂 HRMS(α -羧基-2-吡啶甲磺酸)后叶片氨挥发受到抑制 [13],说明光呼吸与氨挥发存在相关性。光呼吸循环途径是在叶绿体、过氧化物体和线粒体 3 个不同细胞器中进行的,其代谢的总结果是 2 分子的磷酸乙醇酸转化成 1 分子的磷酸甘油酸和 1 分子的 CO_2 。在此过程中植物线粒体释放出等量 CO_2 和 NH_3 ,而这部分 NH_3 如果不能及时运输到叶绿体并被 GS(谷氨酰胺合成酶)固定,

就会挥发出叶片,并且光呼吸氮循环的速率是氮同化的 5~10 倍,因此光呼吸可能是植物叶片氮挥发的重要来源。但是光呼吸对叶片的氮挥发没有直接的控制作用,实验发现光呼吸增强对质外体和叶片 NH_4^+ 浓度并无明显影响^[10,13]。

4.2 叶片衰老过程中蛋白质的水解与 GS 活性下降

光呼吸在植物生长的各个阶段皆可发生,其强度随植物衰老而降低。蛋白质的降解与此相反,主要发生在作物生长后期,特别是衰老阶段,此时正是叶片氮挥发最强的时期。这种损失与蛋白质分解的同步性说明,蛋白质水解可能是氮挥发的主要来源。叶片老化期间蛋白质含量下降与蛋白水解酶上升有关。叶片进入衰老期后,蛋白水解酶活性显著增强,先由内肽酶起作用,将蛋白质水解成小肽,再由外肽酶起作用,将小肽彻底水解成氨基酸和胺类化合物,然后这些氨基酸和胺类化合物就被贮存或运输。其中大部分被运输到生殖器官,而另一部分水解产生 NH_3 ,由于叶片衰老时 GS 活性较低,因此这部分 NH_3 难以再被固定,很可能从叶片挥发,这也许就是植物衰老时氮挥发增加的原因之一。

通常情况下,由别的器官或组织转移来的酰胺、脲和氨基酸等都要先将氮释放出来,再由 GS 和 GOGAT(谷氨酸合成酶)同化转变成其他的合成贮藏蛋白所需要的氨基酸, NH_3 的再次同化是由 GS_2 (位于叶片叶绿体中的谷氨酰胺合成酶)来完成的。叶绿体中的 GS_2 在光呼吸时能固定线粒体中大量的 NH_4^+ 。缺乏 GS_2 会导致 NH_4^+ 过量积累,因而植物不能正常生长。因此, GS_2 能维持共质体中较低的 NH_4^+ 浓度,并防止氨毒。衰老时 GS 活性降低可能是叶片 NH_4^+ 浓度随植物年龄增长而升高的主要原因。

叶片 GS 活性对植物叶片 NH_4^+ 浓度有显著影响。OLSEN 等^[14]将培养 24 d 的大麦苗放入加有 GS 抑制剂 MSO(硫代甲硫氨酸)的营养液中,结果发现 2~3 h 后,叶片 NH_3 挥发速率增加 5~10 倍;MATTSSON 等^[8]发现加入 1 mmol GS 抑制剂 MSO 3 h 后大麦氮挥发开始增强,6 h 后达 $3 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,24 h 后达 $28 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;MATTSSON 等^[15]用 GS 活性突变体大麦进行的研究发现,虽然 GS 活性为野生型大麦 47% 和 66% 的 2 种突变体生物量与野生型大麦相差无几,但在 24 h 时野生型大麦叶片 NH_3 挥发速率很低,而 2 种突变体叶片 NH_3 挥发速率却分别达 0.41 和 $0.58 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。说明作物叶片 NH_3 挥发与叶片中 GS 活性密切相关, NH_3 挥发量增加可能与 GS 活性降低有关。

氮素再利用和植物吸氮能力变化可能也与叶片氮挥发有关。根系吸收 NH_4^+ 较强时期和衰老引起的氮素再利用时期是植物氮挥发最强的 2 个时期。因为根系吸收 NH_4^+ 较强时植物叶片质外体中 NH_4^+ 浓度也较高,氮挥发可能会增强;而氮素再利用时期植物同化 NH_4^+ 的能力下降,导致一部分未能同化的 NH_3 逸出植物体。

5 影响植物叶片氮挥发的因素

5.1 叶片质外体 NH_4^+ 浓度和 pH 值

氮补偿点的理论值是根据叶片质外体 NH_4^+ 浓度与质外体 pH 值计算得到的,因此,质外体 NH_4^+ 浓度与 pH 值对植物叶片氮挥发有重要影响。SCHJOERRING 等^[10]认为植物挥发氮是为达到质外体中气态氮和水溶态氮的平衡;MATTSSON 等^[15]对大麦的实验发现,氮挥发速率与叶片 NH_4^+ 浓度、质外体 NH_4^+ 浓度和 pH 值有明显的正相关关系,氮挥发速率高的基因型其叶片 NH_4^+ 浓度、质外体 NH_4^+ 浓度与 pH 值相对高于氮挥发速率低的基因型^[15]。在低、中、高 3 种供氮水平下,油菜叶片 NH_4^+ 浓度和质外体 NH_4^+ 浓度依次增加,且高氮水平下的增加尤为显著,而质外体 pH 值差异不大^[7]。同样,叶片氮挥发速率也随供氮水平显著增加,相同环境(20%相对湿度,25℃)下,中氮水平比低氮水平高 3 倍左右,而高氮水平又比低氮水平高 50 倍以上^[7]。

质外体被认为是 NH_4^+ 的动力池,叶肉细胞中的 NH_4^+ 运输到质外体成为叶片氮挥发的来源,同时叶肉细胞内的 NH_4^+ 又不断运输到质外体。MATTSSON 等^[16]的实验证实,在对原来供应 NO_3^- 的 2 种草类(*Lolium perenne* 和 *Bromus sp.*)转而供应 NH_4^+ ,3 h 后质外体 NH_4^+ 浓度增加 3~6 倍,pH 值下降了 0.4,停止供应 NH_4^+ 后质外体 NH_4^+ 浓度在 24 h 后恢复到原来水平,而叶片 NH_4^+ 浓度 48 h 后也未恢复,这说明质外体 NH_4^+ 浓度对外界 NH_4^+ 浓度十分敏感。SCHJOERRING 等^[10]的实验表明,质外体 NH_4^+ 浓度范围一般在 $0.3 \sim 2.0 \text{ mmol}$,并随生育期和供氮浓度的不同而发生变化。

质外体和叶片 NH_4^+ 浓度随供氮量增加而增大,但质外体 pH 值无明显变化^[7]。大多数植物的质外体 pH 值明显低于细胞质(7.0~7.5)和叶绿体(约 8.0),一般在 pH 5.0~6.5。维持较低的质外体 pH 值有利于细胞质和叶绿体的 NH_3 在质外体中的溶解。不同植物的质外体 pH 值对氮素形态的反应各有不同。对油菜增加供应 NH_4^+ 后,质外体 NH_4^+ 浓度和质外体 pH 值没有变化^[17];而大麦增加供应 NH_4^+ 后,质外体 pH 值随之降低^[15];供给 NH_4^+ 的向日葵质外体 pH 值(约 5.8)低于供给 NO_3^- 的向日葵质外体 pH 值(约 6.3)^[18];供给 NH_4^+ 和供给 NO_3^- 对蚕豆叶片质外体 pH 值无明显影响^[19]。这可能是由于不同植物间 NH_4^+ 的同化和再利用效率存在差异所致。

由植物年龄引起的氮挥发变化主要受质外体 pH 值的影响,而由氮素供应引起的变化则受质外体 NH_4^+ 含量影响较大。新叶质外体 NH_4^+ 浓度和 pH 值明显高于老叶,且在衰老前随叶面积增大而增加,并且新叶的 NH_4^+ 含量和 pH 值也大于老叶^[20]。质外体 pH 值随衰老下降可能与弱酸二氧化碳和中性糖转化为强有机酸(如马来酸)的过程有关;生长后期

光合速率下降,质子驱动的糖、磷酸等的主动运输减少^[20]。SCHJOERR NG等^[10]则发现质外体 NH_4^+ 浓度随植物年龄增大而下降,老叶质外体 NH_4^+ 浓度明显低于新叶,而质外体 pH 值则不受植物年龄的影响。他们的主要分歧在于质外体 pH 值是否会随植物年龄增大而明显变化。由于质外体溶液提取过程很容易受到外界环境的干扰,同时提取和测定技术尚不够完善,因此这一问题尚无明确结论。

5.2 供氮水平和氮素形态

在一定范围内,叶片氨的挥发量随供氮量增加而递增。对油菜进行高、中、低供氮水平的试验发现,25℃ 下供低氮的油菜叶片氨挥发速率为 $0.05 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,中氮时为 $0.50 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而高氮时达 $12.00 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[7]。MATTSSON 等^[15]发现当营养液中 NH_4^+ 浓度在 5.0 mmol 范围以内时,大麦氨挥发随供 NH_4^+ 浓度增加而显著增强,从 $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 上升到 $1.0 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而当 NH_4^+ 浓度超过 5.0 mmol 时,氨挥发量无明显变化。

不同氮素形态对植物氨挥发量也有显著影响。据报道,供给 NH_4^+ 的大麦和油菜氨挥发量显著高于供给 NO_3^- 时的氨挥发量^[7];当供给 NO_3^- 时大麦氨挥发量几乎为零,转而对其供给 NH_4^+ ,3 d 后氨挥发量增加到 $0.9 \sim 1.3 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[15]。MATTSSON 等^[16]发现,供氮量相同时,供给 NH_4^+ 的 2 种草 (*Lolium perenne* 和 *Bromus* sp.) 的氨挥发速率都比同种类供给 NO_3^- 的氨挥发速率高 1 倍以上。植物氨挥发强弱随所供给氮素形态而有差异,原因可能是在供给 NH_4^+ 条件下质外体 NH_4^+ 浓度和地上部对 NH_4^+ 再利用程度都明显大于供给 NO_3^- 条件下。

5.3 温度

在一定范围内,植物叶片氨挥发随温度升高而增强。HUSTED 等^[7]对 3 个 GS 活性不同的油菜品种的实验结果表明:油菜氨挥发速率随温度升高而增强,在 $25 \sim 32^\circ\text{C}$ 范围内,氨挥发速率增强尤其显著,且 GS 活性越小的品种增幅越大,从 15°C 时的 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 上升到 32°C 时的 $27.0 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。同时还发现在温度较低时,在空气氨浓度为 $15.0 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 条件下,高氮水平的油菜从空气吸收氨,而温度升高至 31°C 时开始释放氨。MATTSSON 等^[15]报道从 20°C 上升到 32°C 的过程中,3 个不同基因型大麦的氨挥发速率增加 1 ~ 3.5 倍。STUTTE 等^[21]发现从 30°C 增加到 35°C 范围内,供试的不同水稻品种的氮素挥发损失均增加。MATTSSON 等^[18]认为氨挥发随温度升高而增加的主要原因可能并非叶片气孔导度增大,而主要与氨补偿点的变化和温度升高引起的生理变化(如光呼吸)有关。

5.4 光照和空气湿度

光照和空气湿度对植物叶片氨挥发的影响方式与温度不同,主要是通过改变叶片气孔导度影响植物叶片氨挥发。HUSTED 等^[7]对 3 种空气湿度下的油菜实验结果表明:空气相对湿度为 20% 时油菜吸收氨速率大于相对湿度为 60% 和

80% 时,且在 PPFD (光合光子通量密度) 为 $350 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时达最大值;空气相对湿度较高时吸收氨速率随 PPFD 值增加而增加,PPFD 值至 $800 \sim 1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时才达最大值。因为在相对干燥环境下,气孔孔径达最大值的 PPFD 值比较低,而相对湿润空气条件下,气孔孔径必须在较高 PPFD 值时才能达到最大值。所以,湿度高时油菜吸收氨速率主要受 PPFD 值影响,而湿度低时吸收氨速率相对较高,尽管其 PPFD 值不高。

6 植物氨挥发研究需要解决的问题

6.1 减少植物氨挥发量

减少植物氨挥发对于提高氮肥利用效率、降低施肥量非常重要。比较好的方法是筛选氨挥发低的植物基因型。同一品种不同基因型的生育期长短,生物量以及氮素吸收、利用和运输的效率,对环境的适应性都有很大差异,因此其氨挥发情况必然也有很大差异。MATTSSON 等^[16]发现 2 种不同基因型草 (*Lolium perenne* 和 *Bromus* sp.) 的氨挥发量可相差 1 倍以上。因此,筛选氨挥发低的植物基因型具有可行、方便、无害的优点,该方法对植物氨挥发机理研究也有益处。

6.2 植物氨挥发的部位

植物叶片氨挥发的现象已被公认,但植物其他部位是否也挥发氨尚不确定。HUSTED 等^[22]发现实际测得的植物叶片质外体 NH_4^+ 浓度和质外体 pH 值高于具有相应氨挥发速率叶片质外体 NH_4^+ 浓度和质外体 pH 值的理论值,故推测植物其他部位也存在氨挥发现象。NEMITZ 等^[23]应用反转拉格朗日技术测得油菜顶部 0.5 m 区域内植物氨净挥发量为 $12 \text{ g} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,他们认为油菜的籽实可能是油菜氨挥发的主要来源。HUSTED 等^[24]发现土壤表面的油菜残余叶氨补偿点显著高于其他部位,因此认为土壤表面的植物残余叶的确挥发大量的氨,但也不否认籽实可能是油菜氨挥发的主要来源,原因是油菜籽实的 NH_4^+ 含量比叶片 NH_4^+ 含量高 3 ~ 5 倍。由于现有技术尚不能测出籽实质外体 NH_4^+ 浓度和质外体 pH 值,因此还不能对此问题下定论。籽实蛋白质合成所需氮的来源有开花后籽实的同化氮和花前营养器官积累的氮向籽实的再分配。后一过程是主要来源,此过程中氮是以氨基酸的形式运输,不太可能引起氨挥发;前一过程中如果氮同化酶活性下降,造成籽实 NH_4^+ 含量升高,可能会导致氨挥发。离体培养技术或许能够解决这一问题:将植物按高度分成不同部位分别培养后比较各自氨挥发量,这样可能会找到植物氨挥发的主要部位。

总之,植物氨挥发现象是一个复杂的过程,必须从分子生物学理论和测定技术,特别是质外体溶液提取技术等方面进一步研究和探索,才能解决其机理问题。

参考文献:

- [1] DENTENER F J, CRUTZEN P J. A Three Dimensional Model of the Global Ammonia Cycle[J]. Journal of Atmospheric Chemistry,

- 1994, 19(3): 331 - 369.
- [2] NORMAN R J, GUNDO D, WELLS B R, *et al* Seasonal Accumulation and Partitioning of Nitrogen-15 in Rice[J]. Soil Science Society of America Journal, 1992, 56(5): 1521 - 1527.
- [3] TAKAHASHI S, YAGIA. Losses of Fertilizer-Derived N from Transplanted Rice After Heading [J]. Plant and Soil, 2002, 242(2): 245 - 250.
- [4] DAIGGER L A, SANDER D H, PETERSON G A. Nitrogen Content of Winter Wheat During Growth and Maturation [J]. Agronomy Journal, 1976, 68(5): 815 - 818.
- [5] FRANCIS D D, SCHEPERS J S, VIGL M F. Post Anthesis Nitrogen Loss From Corn [J]. Agronomy Journal, 1993, 85(3): 659 - 663.
- [6] HARPER L A, SHARPE R R, LANGDALE G W, *et al* Nitrogen Cycling in a Wheat Crop: Soil, Plant, and Aerial Nitrogen Transport [J]. Agronomy Journal, 1987, 79(6): 965 - 973.
- [7] HUSTED S, SCHJOERR NG J K Ammonia Flux Between Oilseed Rape Plants and the Atmosphere in Response to Changes in Leaf Temperature, Light Intensity, and Air Humidity [J]. Plant Physiology, 1996, 112(1): 67 - 74.
- [8] MATSSON M, HUSTED S, SCHJOERR NG J K Influence of Nitrogen Nutrition and Metabolism on Ammonia Volatilization in Plants [J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 1998, 51(1): 35 - 40.
- [9] 李生秀, 李宗让, 田霄鸿, 等. 植物地上部分氮素的挥发损失 [J]. 植物营养与肥料学报, 1995, 1(2): 18 - 25.
- [10] SCHJOERR NG J K, HUSTED S, MACK G, *et al* Physiological Regulation of Plant-Atmosphere Ammonia Exchange [J]. Plant and Soil, 2000, 221(1): 95 - 101.
- [11] STUTTE C A, WELAND R T, BLEMA R. Gaseous Nitrogen Loss From Soybean Foliage [J]. Agronomy Journal, 1979, 71(1): 95 - 97.
- [12] HERRMANN B, MATSSON M, FUHRER J, *et al* Leaf-Atmosphere NH_3 Exchange of White Clover in Relation to Mineral Nutrition and Symbiotic N_2 Fixation [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(366): 139 - 146.
- [13] HUSTED S, MATSSON M, MOLLERS C, *et al* Photorespiratory NH_4^+ Production in Leaves of Wild-Type and Glutamine Synthetase 2 Antisense Oilseed Rape [J]. Plant Physiology, 2002, 130(2): 989 - 998.
- [14] OLSEN C, MATSSON M, SCHJOERR NG J K Nitrogen Nutrition, Photosynthesis and Ammonia Volatilization in Relation to Nitrogen Nutrition of Young *B. nassica napus* Plants Growing With Controlled Nitrogen Supply [J]. Journal of Plant Physiology, 1995, 147(3/4): 306 - 312.
- [15] MATSSON M, HAUSLER R, RICHARD C, *et al* Leaf-Atmosphere NH_3 Exchange in Barley Mutants With Reduced Activities of Glutamine Synthetase [J]. Plant Physiology, 1997, 114(4): 1307 - 1312.
- [16] MATSSON M, SCHJOERR NG J K Dynamic and Steady-State Responses of Inorganic Nitrogen Pools and NH_3 Exchange in Leaves of *Lolium perenne* and *Bromus erectus* to Changes in Root Nitrogen Supply [J]. Plant Physiology, 2002, 128(2): 742 - 750.
- [17] NIELSEN K H, SCHJOERR NG J K. Regulation of Apoplastic NH_4^+ Concentration in Leaves of Oilseed Rape [J]. Plant Physiology, 1998, 118(4): 1361 - 1368.
- [18] HOFMANN B, PLANKER R, MENGEL K Measurements of pH in the Apoplast of Sunflower Leaves by Means of Fluorescence [J]. Physiologia Plantarum, 1992, 84(1): 146 - 153.
- [19] DANDEL F, PFEFFER H, MARSCHNER H. Isolation of Apoplastic Fluid From Sunflower Leaves and Its Use for Studies on Influence of Nitrogen Supply on Apoplastic pH [J]. Journal of Plant Physiology, 1995, 146(3): 273 - 278.
- [20] HILL P W, RAVEN J A, LOUBET B, *et al* Comparison of Gas Exchange and Bioassay Determinations of the Ammonia Compensation Point in *Luzula sylvatica* (Huds.) Gaud [J]. Plant Physiology, 2001, 125(1): 476 - 487.
- [21] STUTTE C A, da SILVA P R F. Nitrogen Volatilization From Rice Leaves: Effects of Genotype and Air Temperature [J]. Crop Science, 1981, 21(3): 596 - 600.
- [22] HUSTED S, HEBBERN C A, MATSSON M, *et al* A Critical Experimental Evaluation of Methods for Determination of NH_4^+ in Plant Tissue, Xylem Sap and Apoplastic Fluid [J]. Physiologia Plantarum, 2000, 109(2): 167 - 179.
- [23] NEMITZ E, SUTTON M A. Sources and Sinks of Ammonia within an Oilseed Rape Canopy [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 105(4): 385 - 404.
- [24] HUSTED S, SCHJOERR NG J K, NIELSEN K H, *et al* Stomatal Compensation Points for Ammonia in Oilseed Rape Plants Under Field Conditions [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 105(4): 371 - 383.

作者简介: 吴小庆 (1981—), 男, 江苏无锡人, 硕士生, 主要从事植物氮素营养研究。