

NaHSO₃ 对油菜苗期光合特性及氮代谢的影响

李俊^{1,2}, 刘丽欣^{2§}, 张春雷², 官春云^{1*}, 代碌碌², 张利艳², 谭太龙¹, 马霓², 袁金展²
(1. 湖南农业大学, 湖南长沙, 410128; 2. 中国农业科学院油料作物研究所, 农业部油料作物生物学与遗传育种重点实验室, 农业部作物生理生态与栽培重点实验室, 湖北武汉, 430062)

摘要:为研究光合促进剂 NaHSO₃ 促进油菜叶片光合的作用机理, 以甘蓝型油菜中双 11 号为材料, 在水培条件下研究了不同浓度 NaHSO₃ (0 ~ 0.08 mmol · L⁻¹) 处理对五叶期幼苗生长发育、氮代谢及光合荧光特性的影响。结果表明, 水培条件下, 低浓度 (0.02 mmol · L⁻¹) NaHSO₃ 处理 10d、15d 和 20d 后植株株高均显著增加, 分别比对照提高 21.0%、28.4% 和 40.4%; 鲜重和根长虽有增加但与对照相比差异不显著; 高浓度 (0.08 mmol · L⁻¹) NaHSO₃ 处理 10 ~ 20d 后显著抑制植株根系长度, 抑制率为 15.1% ~ 16.5%。不同 NaHSO₃ 浓度处理均显著增加了叶绿素 b 和总叶绿素含量, 其中 0.02 mmol · L⁻¹ NaHSO₃ 处理对叶绿素含量的促进作用最大, 且只有该浓度处理会显著提高叶绿素 a 含量; NaHSO₃ 处理油菜后, 净光合速率、光饱和点和表观量子效率显著增加, 光呼吸速率显著降低; 最大光能转化率 (Fv/Fm) 和实际光能转化率 (Φ_{PSII}) 增加, 非光化学猝灭系数 (NPQ) 降低; 不同 NaHSO₃ 浓度处理均能增加硝酸还原酶 (NR) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 的活性, 其中对 NR 的促进作用在 0.02 mmol · L⁻¹ 达到最高。本研究结果表明, NaHSO₃ 对光合速率的促进作用与光呼吸抑制无关, 而是主要通过促进油菜叶片中叶绿素 b 含量增加, 进而提高了光能吸收和传递效率, 因此光合速率提高。

关键词: 油菜; NaHSO₃; 生长发育; 光合特性; 氮代谢

中图分类号: S565.401 **文献标识码:** A **文章编号:** 1007-9084(2014)06-0761-09

Effects of NaHSO₃ on photosynthetic characteristics and nitrogen metabolism of rapeseed seedlings

LI Jun^{1,2}, LIU Li-xin^{2§}, ZHANG Chun-lei², GUAN Chun-yun^{1*},
DAI Lu-lu², ZHANG Li-yan², TAN Tai-long¹, MA Ni², YUAN Jin-zhan²
(1. Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China;
2. Oil Crops Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences;
Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Oil Crops, and Key Laboratory
of Crop Cultivation and Physiology of the Ministry of Agriculture, Wuhan 430062, China)

Abstract: To understand the mechanism of NaHSO₃ as a photosynthetic accelerator on rapeseed, the effects of NaHSO₃ on growth, nitrogen metabolism and photosynthetic characteristics of *Brassica napus* cultivar Zhuangshuang 11 were investigated in liquid solution added with NaHSO₃ at the concentration of 0 - 0.08 mmol/L. Results showed that with 0.02 mmol/L NaHSO₃, plant height increased by 21.0%, 28.4% and 40.4% respectively after 10, 15 and 20 days. Their fresh weight and root length were also increased but not significantly different to the control. With 0.08 mmol/L NaHSO₃, root length was significantly decreased by 15.1 - 16.5% after 10 - 15 days. Contents of chlorophyll b and total chlorophyll in rapeseed seedlings significantly increased under all concentrations of NaHSO₃ treatments. Increase of chlorophyll a was observed only at 0.02 mmol/L NaHSO₃ treatment, and the highest contents of chlorophyll b and total chlorophyll were also achieved. After NaHSO₃ treatment, photosynthetic rate (Pn), light saturation point (LCP) and apparent quantum efficiency (AQY) increased significantly, while

收稿日期: 2014-05-06

基金项目: 国家自然科学基金(31101124); 公益性行业(农业)科研专项(201203096); 现代农业产业技术体系建设专项资金(CARS-13); 国家科技支撑计划课题(2009BAD01B09)

作者简介: 李俊, 男, 助理研究员, 主要从事油菜生物学研究, E-mail: junli1999@126.com; § 刘丽欣, 共同第一作者

* 通讯作者: 官春云, 中国工程院院士, 教授, 博士生导师

photorespiration rate (R_p), intercellular concentration of CO_2 (C_i) and transpiration rate (Tr) declined significantly. With a higher maximum light energy conversion rate (F_v/F_m) and actual light energy conversion rate (Φ_{PSII}) and a lower non-photochemical quenching coefficient (NPQ), the low concentration of $NaHSO_3$ resulted in an increasing of the share of light energy which was used to describing photochemical transfer. The activity of nitrate reductase (NR) and glutamine synthetase (SR) increased after $NaHSO_3$ treatment. In conclusion, $NaHSO_3$ improved the photosynthesis through the increase of chlorophyll b content, which led to a higher efficiency of electronic absorption and transportation.

Key words: Rapeseed; $NaHSO_3$; Growth; Photosynthetic characteristics; Nitrogen metabolism

油菜是世界主要油料作物之一,其主要产品菜籽油是国产食用植物油的第一大来源^[1]。然而近年来,油菜单产过低、种植效益低下严重制约了我国油菜生产发展^[2]。“冬发栽培”理论认为冬前油菜必须达到壮苗,冬后才能高产^[3]。在当前油菜大量由移栽转为直播、冬前生育期变短的条件下,如何促进直播油菜苗期生长获得冬前壮苗是油菜产量提高的关键。光合作用是作物产量形成的生理基础^[4],光能利用率的强弱决定了作物产量的高低^[5]。20世纪70年代沈允钢等发现喷洒低浓度的亚硫酸氢钠($NaHSO_3$)能提高作物叶片的光合作用速率后^[6], $NaHSO_3$ 作为光合促进剂开始受到人们的关注,但不同研究中对其影响光合作用的解释却不尽相同。谭实、魏家绵等观察到喷洒低浓度的 $NaHSO_3$ 不仅能增加作物叶片光合速率,同时也增加其呼吸速率,他们认为 $NaHSO_3$ 提高光合速率机理主要是由于其促进了作物叶绿体循环光合磷酸化或非循环光合磷酸化^[7,8]。胡正一等认为, $NaHSO_3$ 进入植物体内后,可与乙醛酸起加成反应,生成 α -羟基磺酸盐,使气孔关闭,并且会抑制乙醇酸氧化酶的活性,进而抑制光呼吸^[9]。近年来还有一些研究发现, $NaHSO_3$ 可以提高农作物如小麦、水稻、棉花、大豆等的光合效率^[10-12],在抑制光呼吸、增加碳同化的同时, $NaHSO_3$ 作为硫素的供体,还会影响作物正常的氮代谢过程^[13]。周青等对桃树的研究表明, $NaHSO_3$ 不仅提高光合速率,还增加光合产物的输出^[14],促进C-N转运,提高对氮素的吸收利用^[15]。但也有一些研究认为 $NaHSO_3$ 破坏了生物膜,对光合过程有不利的影响^[16]。目前国内外对 $NaHSO_3$ 研究主要是采用叶面喷施。但王义彰等^[17]、谭实和沈允钢^[7]分别在水稻和烟草上研究发现 $NaHSO_3$ 喷洒只能在短时间内影响叶片气孔开度和光合速率。因此如何观察到 $NaHSO_3$ 对作物持续有效的作用对探究其作用机理亦至关重要,目前在油菜研究中尚未见此类报道。本研究采取了水培方式 $NaHSO_3$ 处

理对油菜光合特性及其代谢过程进行研究,一方面保证了作物根系对 $NaHSO_3$ 的有效吸收,另一方面避免了叶面喷施的短期效应,从而为明确 $NaHSO_3$ 对作物光合作用机理提供了思路,同时对油菜高光效调控、产量增加以及品质提高等方面具有重要指导意义。

1 材料与方 法

1.1 材 料

半冬性常规性甘蓝型油菜(*B. napus*)中双11号,由中国农业科学院油料作物研究所提供。

1.2 试 验 设 计

采用水培方式,选择均匀饱满的油菜种子消毒[70%酒精5~10s,1%二氯异氰尿酸(dichloroisocyanuric acid, DICA)8~10min,无菌水洗3~4次],在培养皿中发芽,油菜出苗后选择长势良好一致的幼苗,转移到30cm×50cm的水培盒子中,生长间(温度23℃,光照16h)培养。2012年9月10日培养皿中发芽,9月14日移栽到盛满Hoagland营养液的水培盒子(6L)中,每5d更换一次营养液,10月20日开始在Hoagland营养液中分别添加0、0.05、0.1和0.15 mmol·L⁻¹四种不同浓度的 $NaHSO_3$ 进行预实验观察,筛选出在处理20d时对油菜生长有促进作用的 $NaHSO_3$ 浓度在0~0.1 mmol·L⁻¹之间(图1)。



图1 $NaHSO_3$ 处理浓度的筛选

Fig. 1 Screening of $NaHSO_3$ concentration

2012年10月20日播种第二批进行正式实验,

10月25日转移水培盒中,12月1日利用相同的水培方法分别采用0、0.02mmol·L⁻¹、0.05mmol·L⁻¹和0.08mmol·L⁻¹四个不同浓度的NaHSO₃处理,每个处理3次重复,每个重复40穴,每穴株行距为6cm×6cm。各处理分别标记为T₀(CK)、T₁(0.02mmol·L⁻¹)、T₂(0.05mmol·L⁻¹)、T₃(0.08mmol·L⁻¹)。每5d更换一次营养液至实验完成。2012年12月5日五叶期开始测定,测定时每个重复随机选择3株进行各个参数测定,每5d为一个测量周期。

1.3 测定项目与方法

(1) 光合参数利用LI-6400便携式光合测定仪测定,在上午9:00~11:30以LI-6400红蓝光光源测定。通过开放式气路,光强设定为1000μmol·m⁻²·s⁻¹,大气CO₂浓度(Ca)为400μmol·mol⁻¹,测定净光合速率(Pn, μmol·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度(Gs, mmol·m⁻²·s⁻¹)、胞间CO₂浓度(Ci, μmol·mol⁻¹)、蒸腾速率(Tr, mmol·m⁻²·s⁻¹)等光合参数,每重复选定3株长势基本一致植株的全展叶进行测定,并计算气孔限制值(Ls) = 1 - Ci/Ca^[18]和水分利用率(WUE) = Pn/Tr。

(2) 叶片光响应曲线测定。设定光强梯度为1500、1200、900、600、400、200、100、0μmol·m⁻²·s⁻¹。测定叶片在每一光强下的净光合速率(Pn, μmol·m⁻²·s⁻¹),光响应曲线采用经典的Farquhar模型来进行拟合,用SPSS16.0统计软件计算表观量子效率、光饱和点、光补偿点、光呼吸速率等参数^[19]。每重复测定3次。

(3) 叶片叶绿素荧光参数测定。采用德国WALZ公司生产的MINI-IMAGING-PAM测定;于叶脉为轴的对称点测量叶绿素荧光参数,先暗适应

30min,测定暗适应下的初始荧光(F₀)、最大荧光(F_m)。测定光适应下的最大荧光(F_m')、最小荧光(F₀')、稳态荧光(F_s)等荧光参数;参照Demming-Adams等^[20]方法,PSII实际光化学效率Φ_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m',光化学猝灭系数qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F₀')^[21],非光化学猝灭系数qN = (F_m - F_m')/(F_m - F₀')^[22]。PSII电子传递速率ETR = (F_m' - F_s)/F_m' × PAR × 0.5 × 0.84;重复测定3次。

(4) 叶绿素含量采用95%乙醇提取法^[23]测定,取全展叶(倒2或倒3叶)剪碎,于95%乙醇提取8h,取上清液,以95%乙醇为空白,在波长665nm、649nm和470nm下测定吸光度,得出叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素和总色素含量。每重复测定3次。

(5) 叶片硝酸还原酶(NR)测定采用李合生方法^[23],叶片谷氨酰胺合成酶(GS)采用赵志全等方法^[24]。每重复随机选择3株进行测定。

(6) 株高、根长和鲜重的测定采用非破坏性测定法^[23],每重复随机选择3株进行测定。

1.4 数据分析

采用Excel 2007处理试验数据,并用SPSS16.0对数据进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 NaHSO₃浓度对苗期生物学指标的影响

从表1中可看出,随着处理时间的延长,NaHSO₃对油菜株高、根长和鲜重等生物学指标的影响逐渐增大。低浓度(T₁)处理显著增加了株高、根长和鲜重,T₁处理20d株高、鲜重和根长分别较T₀增加了40.3%、27.2%和12.2%。中浓度(T₂)处理显

表1 不同浓度NaHSO₃对苗期油菜株高、根长和鲜重的影响

Table 1 Effects of different NaHSO₃ concentrations on height, root length and fresh weight of rapeseed seedling

项目 Item	处理 Treatment	处理时间 Days after treatment			
		5d	10d	15d	20d
株高 Height/cm	T ₀	14.3 ± 0.90a	19.5 ± 3.01b	31.3 ± 2.08bc	34.9 ± 4.26bc
	T ₁	14.5 ± 1.70a	23.6 ± 2.14a	40.2 ± 2.84a	49.0 ± 2.93a
	T ₂	14.3 ± 0.64a	21.9 ± 2.40ab	36.4 ± 2.84ab	39.5 ± 3.17b
	T ₃	14.4 ± 1.01a	19.4 ± 1.26b	27.9 ± 0.61c	33.4 ± 2.6c
根长 Root length/cm	T ₀	15.4 ± 0.15ab	17.7 ± 2.10ab	17.9 ± 1.10ab	18.8 ± 1.40ab
	T ₁	16.5 ± 1.21a	18.4 ± 1.00a	19.1 ± 1.01a	21.1 ± 1.36a
	T ₂	15.2 ± 0.60ab	15.8 ± 0.65bc	16.8 ± 1.00b	16.9 ± 1.91bc
	T ₃	14.8 ± 0.87b	14.9 ± 0.35c	15.2 ± 1.00c	15.7 ± 0.10c
鲜重 Fresh weight/g	T ₀	5.00 ± 0.46a	6.87 ± 1.345a	8.83 ± 0.32b	9.80 ± 0.36c
	T ₁	5.17 ± 0.45a	8.30 ± 0.55a	10.40 ± 1.10a	12.47 ± 0.15a
	T ₂	5.10 ± 0.50a	7.47 ± 1.23a	9.20 ± 1.10b	10.77 ± 0.55b
	T ₃	5.03 ± 0.32a	7.30 ± 0.75a	8.90 ± 0.60b	10.03 ± 0.32bc

注:表中同列数据后不同字母表示处理间有显著差异(P < 0.05),下同

Note: Values within a column followed by different letters indicate significant differences at 0.05 level. Same as blow

著增加了株高和鲜重 ($P < 0.05$); 对根长的生长起到了一定的抑制作用, 差异未达显著水平 ($P > 0.05$)。与对照相比, 高浓度 (T_3) 处理对油菜幼苗株高和鲜重影响不大, 但根长生长受抑制作用显著 ($P < 0.05$)。不同处理间株高、根长和鲜重的差异随时间延长而增大。

2.2 NaHSO₃ 浓度对苗期光合参数的影响

2.2.1 对光合速率和气孔限制值的影响 从图2可以看出, 不同浓度 NaHSO₃ 处理均显著增加了油

菜幼苗叶片的光合速率, 不同处理对光合速率的促进作用存在差异, 其中 T_1 处理增加效果最为明显, 20d T_1 较 T_0 增加 31.1%; 不同处理对气孔导度影响不显著, 但均降低了胞间 CO₂ 浓度, 至 20d, T_2 处理最为显著, 较 T_0 降低了 15.9%。NaHSO₃ 处理对油菜叶片气孔限制值的影响较明显, 各处理均显著增加了油菜叶片的气孔限制值, 在 20d 分别较 T_0 处理增加了 20.0%、200.4% 和 140.1%。

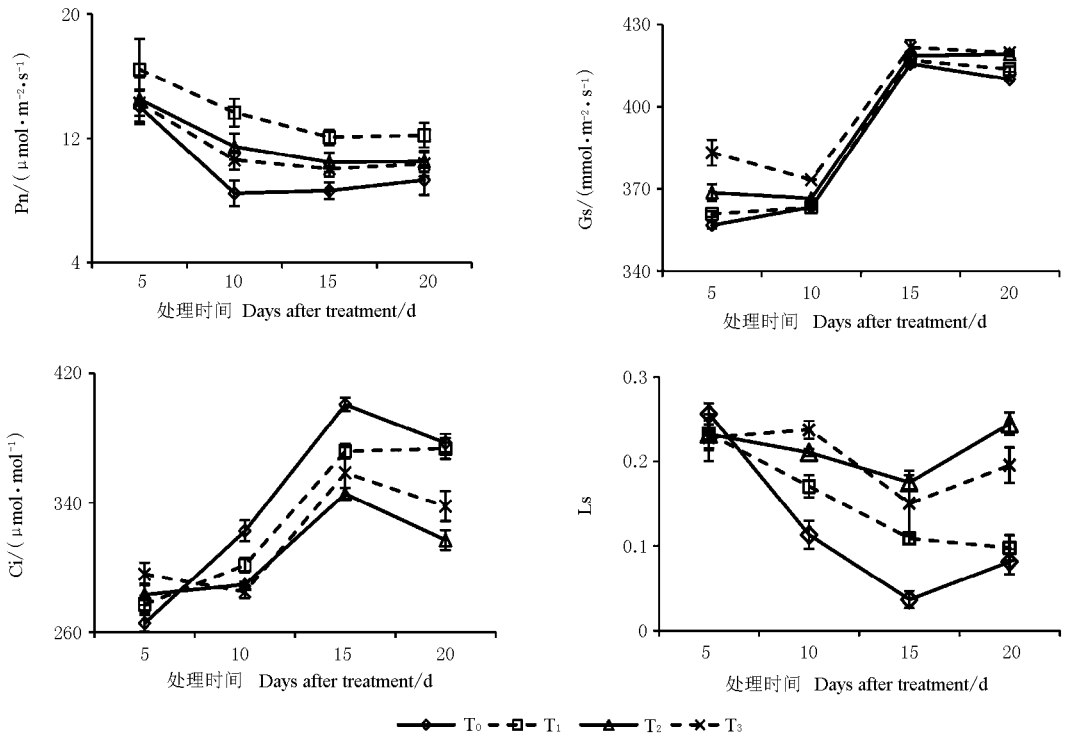


图2 不同浓度 NaHSO₃ 对苗期油菜光合作用的影响

Fig. 2 Effects of different NaHSO₃ concentrations on photosynthesis of rapeseed seedling

2.2.2 对水分利用效率的影响 从图3可以看出, 短期 NaHSO₃ 处理不会影响油菜叶片蒸腾速率, 但随着处理时间的增加, 蒸腾速率较 T_0 降低, T_1 处理差异最为显著, 在 15d 和 20d 分别降低 22.9% 和

31.6%。水分利用率则随 NaHSO₃ 浓度的升高呈现先上升后下降的趋势, 其中 T_1 处理叶片水分利用率最高, 在 10d 较 T_0 增加了 103.5%, 差异达显著水平 ($P < 0.05$)。

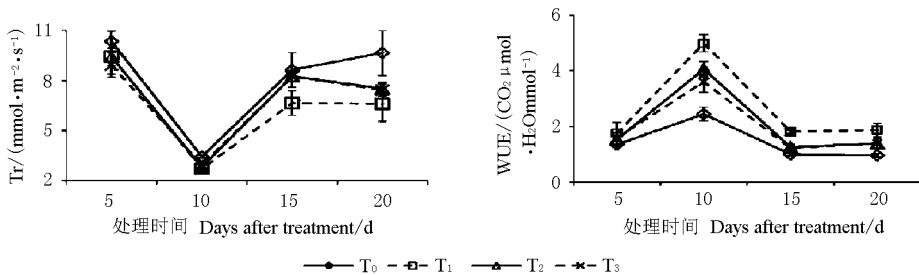


图3 不同浓度 NaHSO₃ 对苗期油菜蒸腾速率和水分利用率的影响

Fig. 3 Effects of different concentrations of NaHSO₃ on transpiration rate and water use efficiency of rapeseed seedling

2.3 NaHSO₃ 浓度对苗期光合响应的影响

从图4中可看出, 净光合速率随光强的增加呈

先上升后平稳的趋势, 在相同光强下, 不同处理对净光合速率的影响存在差异, 光强为 1 500 μmol·m⁻²

· s⁻¹时各处理光合速率均较 T₀ 处理增加,差异达显著水平($P < 0.05$)。T₁ 处理差异最为显著,较 T₀ 处理光合速率增加了 18.6%。

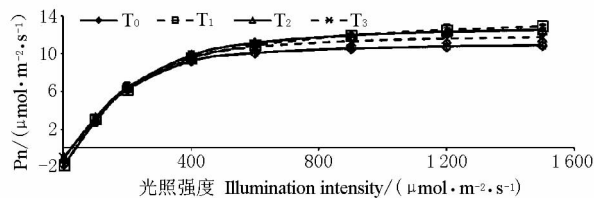


图4 不同浓度 NaHSO₃ 对苗期油菜光响应曲线的影响
Fig. 4 Effects of different NaHSO₃ concentrations on light response curve of rapeseed seedling

从表 2 中可以看出 NaHSO₃ 处理增加了油菜的最大净光合速率和表观量子效率,降低了光呼吸速率,同时降低了光补偿点,提高了光饱和点。其中以 T₁ 处理影响最为显著,T₁ 处理后,油菜最大净光合速率和表观量子效率分别较 T₀ 处理增加了 25.9%

表 2 不同浓度 NaHSO₃ 对苗期油菜光响应曲线参数的影响

Table 2 Effects of different NaHSO₃ concentrations on light response curve parameters of rapeseed seedling

处理 Treatment	最大净光合速率 Pn _{max} /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	表观量子效率 AQY	光呼吸速率 Rp /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光补偿点 LCP/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光饱和点 LSP/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
T ₀	13.11c	0.048b	1.78a	39.53a	1 371.08c
T ₁	16.51a	0.058a	0.01b	24.96c	2 768.71a
T ₂	14.31b	0.046b	1.07b	28.24bc	1 777.61b
T ₃	13.27c	0.045b	1.17b	30.48b	1 291.95c

表 3 不同浓度 NaHSO₃ 对苗期油菜叶片叶绿素含量的影响

Table 3 Effects of different NaHSO₃ concentrations on chlorophyll content of rapeseed seedling

处理 Treatment	叶绿素含量 Chlorophyll content/(mg·g ⁻¹)				
	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	类胡萝卜素 Carotenoids	叶绿素 a + b Chla + Chlb	叶绿素 a/b Chla/Chlb
T ₀	0.958 ± 0.018b	0.218 ± 0.016c	0.242 ± 0.010b	1.176 ± 0.023c	4.415 ± 0.343a
T ₁	1.371 ± 0.072a	0.436 ± 0.042a	0.316 ± 0.026a	1.807 ± 0.098a	3.162 ± 0.261b
T ₂	1.150 ± 0.208b	0.317 ± 0.006b	0.256 ± 0.018b	1.467 ± 0.211b	3.623 ± 0.621b
T ₃	1.079 ± 0.013b	0.313 ± 0.007b	0.236 ± 0.007b	1.392 ± 0.009b	3.444 ± 0.111b

2.4.2 对苗期荧光参数的影响 从图 5 可看出,不同处理对油菜叶片最大光化学效率(Fv/Fm),PSII 实际光化学效率(Φ_{PSII}),光化学淬灭(qP)和非荧光化学淬灭(qN)的影响不同,Fv/Fm、Φ_{PSII}、qP、ETR 均随 NaHSO₃ 处理浓度的增加而呈现先上升后下降的趋势,其中 Fv/Fm、Φ_{PSII}、ETR 均在 T₁ 处理下增加最为显著,分别较 T₀ 处理增加了 7.2%,17.2% 和 17.1%,差异均达显著水平($P < 0.05$);qP 则是在 T₂ 处理下增加最为显著,较 T₀ 处理显著增加 9.1%;qN 和 NPQ 随 NaHSO₃ 处理浓度的增加呈先增后降的趋势,均在 T₁ 处理下差异达显著水平

和 20.6%,光呼吸速率则下降了 43.1%,光补偿点下降 36.85%,光饱和点提高了 102.0%,差异均达显著水平($P < 0.05$)。

2.4 对叶绿素及叶绿素荧光的影响

2.4.1 对叶绿素含量的影响 从表 3 可以看出,NaHSO₃ 处理后,T₁,T₂ 和 T₃ 处理的总叶绿素含量较对照 T₀ 分别增加 53.7%、24.8% 和 18.4%,且不同浓度处理对叶绿素不同组分的影响也存在差异,叶绿素 a 和类胡萝卜素含量均只在 T₁ 处理下呈现显著性,分别较对照 T₀ 增加了 43.1% 和 30.4%;但叶绿素 b 含量各处理均较 T₀ 显著增加($P < 0.05$),各处理中叶绿素 b 含量分别较对照 T₀ 增加 100.0%、45.6% 和 43.9%;受叶绿素 b 含量显著升高影响,不同处理叶绿素 a/b 值均较 T₀ 处理显著下降,T₁,T₂ 和 T₃ 处理分别较对照 T₀ 降低了 28.4%、17.9% 和 22.0%。

($P < 0.05$),分别较 T₀ 处理降低 7.3% 和 4.3%。

2.5 对植株氮代谢的影响

从图 6 中可看出,各浓度 NaHSO₃ 处理均显著增加了油菜叶片氮代谢关键酶硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性。对 NR 的促进作用均随着 NaHSO₃ 浓度的提高,呈现先上升后下降的趋势,NR 活性在 0.02mmol·L⁻¹NaHSO₃ 处理下增加最为显著,较对照处理增加 15.1%;GS 活性也在 0.02~0.05mmol·L⁻¹NaHSO₃ 处理下达到最高,但随着处理浓度的增加,GS 活性未出现显著下降($P > 0.05$)。

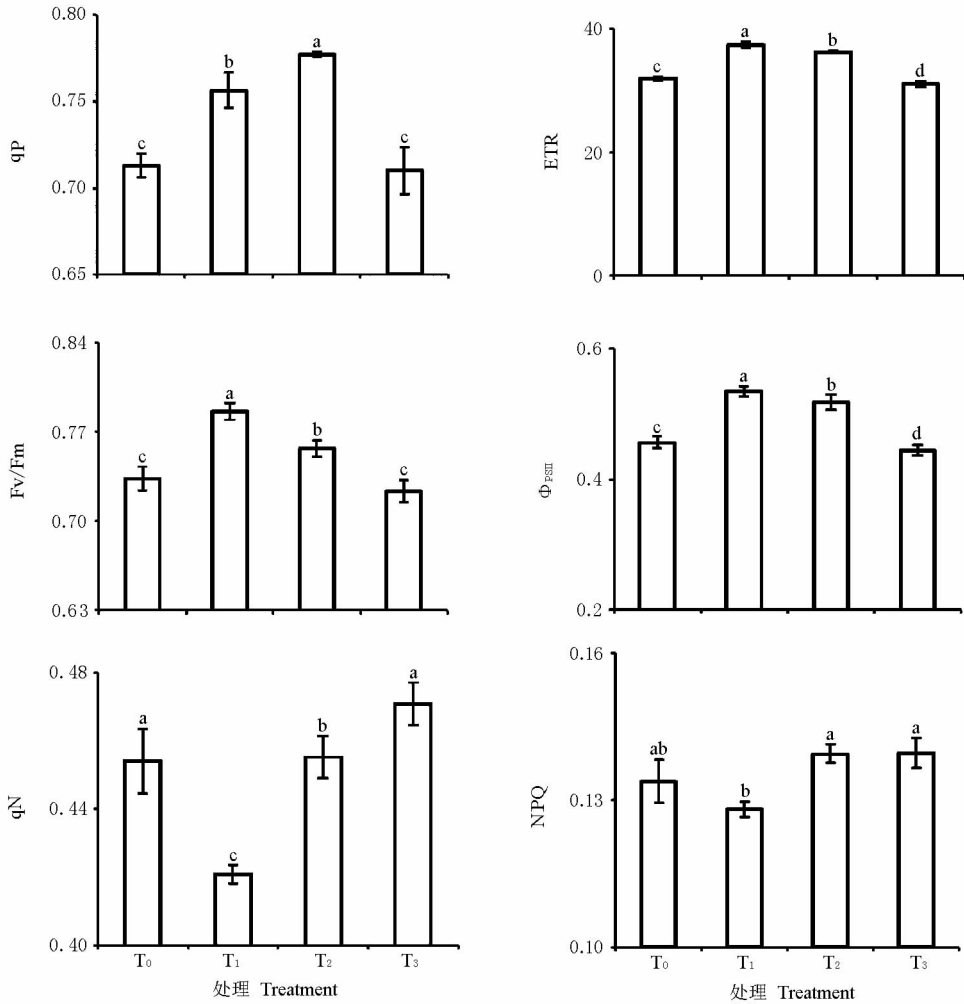


图5 不同浓度 NaHSO₃ 对苗期油菜荧光参数的影响

Fig. 5 Effects of different concentrations of NaHSO₃ on fluorescence parameters of rapeseed seedling

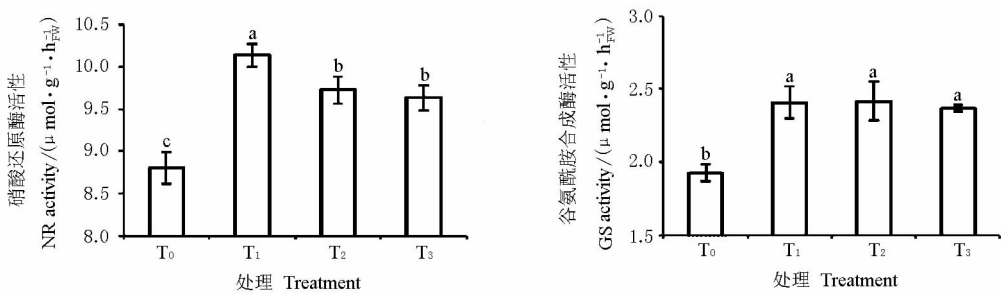


图6 不同浓度 NaHSO₃ 对苗期油菜硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性的影响

Fig. 6 Effects of different NaHSO₃ concentrations on NR and GS activity of rapeseed seedling

3 讨论

NaHSO₃ 被广泛认为是作物光合促进剂^[25]。低浓度 NaHSO₃ 有利于促进植株生长,提高作物产量和品质^[11]。但不同作物、不同施用时期以及不同施用方法间最适浓度不同。秦学等认为,小麦生殖生长期最适喷施浓度为 10mmol·L⁻¹^[12],王宏伟等认为水稻乳熟期的最适喷施浓度为 1mmol·L⁻¹^[25]。本研究结果表明,在油菜苗期水培条件下

NaHSO₃ 的最适施用浓度为 0.02~0.05mmol·L⁻¹。NaHSO₃ 最适施用浓度远低于目前文献报道的浓度,这可能与作物对 NaHSO₃ 的利用效率有关。同时,低浓度 NaHSO₃ (T₁) 处理对油菜幼苗株高的促进作用明显高于对根系的促进作用,而高浓度 (T₃) 处理对根系的抑制作用也比对株高和鲜重的抑制作用更加显著,我们认为 NaHSO₃ 对作物生长可能具有双重作用:一方面 NaHSO₃ 作为光合促进剂,植物的低浓度摄入可以促进生长,另一方面 NaHSO₃

作为一种盐溶液,浓度过高又可能发生盐胁迫,抑制作物生长。这也说明 NaHSO₃ 可根施或与基肥混施促进油菜生长,但施用浓度应适当降低。

植物叶片中的光合色素是叶片进行光合作用的物质基础,光合色素含量的高低在很大程度上反映了植物的生长状况和叶片光合能力^[26]。本研究结果表明,低浓度的 NaHSO₃ 能增加光合色素各组分含量及叶绿素总含量,这可能与 NaHSO₃ 中硫素有助于植物有机物的合成有关^[27]。但硫素促进叶绿素的合成主要是表现在叶绿素 a 含量的显著升高^[28]。而本研究发现低浓度的 NaHSO₃ 在增加叶绿素含量的同时还降低了 Chla/Chlb,说明 NaHSO₃ 增加了叶绿素 b 在总叶绿素中所占比例。最近有研究表明叶绿素含量的上升及叶绿素 b 含量的相对增加有利于植物在低光照条件下更有效地吸收利用光能,从而促进植物生长^[29]。另外,叶绿素 b 是由叶绿素 a 转化而来,脱植基叶绿素 a 加氧酶(chlorophyll a oxygenase, CAO)是唯一能使叶绿素 a 转化为叶绿素 b 的酶^[30],因此我们推测 NaHSO₃ 可能是油菜叶片中 CAO 酶的促进剂,促进了叶绿素 a 向叶绿素 b 的转化。叶绿素 b 是构成捕光叶绿素结合蛋白(LHC)的重要组成部分。与叶绿素 a 不同,叶绿素 b 兼具有吸收和传递光能的作用。本研究结果表明,低浓度 NaHSO₃ 处理增加了最大光能转化率(Fv/Fm)和实际光能转化率(Φ_{psII}),提高了电子传递速率,减少了光能用于热耗散的部分(qN, NPQ),增加了光能用于光化学传递的份额(qP)。Havaux 和 Tardy 也通过研究发现当叶绿素 b 缺失时,不同植物表现出不同的光抑制特性^[31]。因此目前大量研究证实亚硫酸氢钠作为光合促进剂,可以有效提高作物荧光动力学参数,很可能与叶绿素总含量和叶绿素 a/b 的值升高从而提高了光能吸收和光能传递效率有关。这也很好地解释了一些研究中发现 NaHSO₃ 能够促进光合磷酸化的原因^[8,25]。

一些研究者认为,NaHSO₃ 通过抑制光呼吸作用而提高光合速率^[9],也有些研究认为 NaHSO₃ 并没有抑制光呼吸的功能,净光合速率和光呼吸速率同步增长,二者比值并未显著改变^[7,8]。但我们的研究表明,低浓度 NaHSO₃ 处理在提高油菜净光合速率的同时,还能提高油菜叶片的光饱和点、最大净光合速率和表观量子效率,降低油菜光呼吸速率和光补偿点。而将呼吸速率计算在内,低浓度亚硫酸氢钠处理的光合速率仍然显著高于对照。这说明亚硫酸氢钠在提高作物光合速率的同时也起到了降低呼吸速率的作用。本研究对气孔的研究结果也

表明,随着处理浓度的增加,胞间 CO₂ 浓度(Ci)显著降低,气孔导度(Gs)影响不大,气孔限制值(Ls)随 NaHSO₃ 处理浓度增加显著增加,说明低浓度 NaHSO₃ 对油菜光合作用的促进作用与气孔效应无关。因此我们推测油菜光合速率增加和呼吸速率降低的主要原因可能是叶绿素 b 含量的增加,而不同作物种类和施用方式对 NaHSO₃ 的光合和呼吸响应也存在一定的差异。

硝酸还原酶(NR)是氮代谢的关键酶和限速酶,也是氮代谢水平的直接反映。本试验结果表明,NaHSO₃ 处理后,油菜叶片氮代谢关键酶硝酸还原酶(NR)显著增加,促进了植物体内硝态氮向氨态氮的转化。随着 NaHSO₃ 浓度的增加,硝酸还原酶活性开始下降。Novitskaya 等认为这种活性下降可能与光呼吸降低有关^[32],我们的试验结果表明,随着光呼吸速率的降低, NR 活性显著下降。因此硫素水平过高可能是抑制氮代谢顺利进行一个重要原因^[33]。陈屏昭等也发现 NaHSO₃ 中的硫素可以取代营养硫素的作用^[34]。NaHSO₃ 处理后叶片水分利用率提高可能与低浓度 NaHSO₃ 对谷氨酰胺合成酶(GS)活性的促进作用有关。谷氨酰胺合成酶(GS)活性增加后,催化叶片中更多的氨态氮转化为谷氨酰胺,加速氨态氮的消耗,避免氨积累对油菜叶片细胞的伤害,进而增强了植株叶片渗透调节能力,从而提高了叶片水分利用率^[35]。一些研究认为,NaHSO₃ 在抑制光呼吸、增强碳同化的同时,也干扰了作物正常的氮代谢过程,造成氨基酸和蛋白质的积累减少^[11,36]。但我们的研究表明,低浓度 NaHSO₃ 处理为油菜幼苗生长的氮代谢提供更多的原料及能量,进而促进油菜的氮代谢能力。

4 结论

低浓度 NaHSO₃ 处理通过提高叶绿素含量,降低 Chla/Chlb,增加最大光能转化率(Fv/Fm)和 PSII 实际光化学效率(Φ_{psII}),提高电子传递速率,减少光能用于热耗散的部分(qN, NPQ),增加光能用于光化学传递的份额(qP)来增强油菜的碳同化反应强度,进而增强了油菜幼苗的光合作用,为油菜氮代谢提供更多的原料和能量,使硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性升高,提高了油菜氮代谢活性和物质生产能力。

参考文献:

- [1] 王汉中. 我国食用油供给安全形势分析与对策建议[J]. 中国油料作物学报, 2007, 29(3): 347 - 349.

- [2] 张春雷,李俊,余利平,等. 油菜不同栽培方式的投入产出比较研究[J]. 中国油料作物学报,2010,32(1):57-64.
- [3] 官春云. 优质油菜生理生态和现代栽培技术[M]. 北京:中国农业出版社,2013.
- [4] 李俊,张春雷,赵懿,等. 油菜短柄叶光合衰退及其对产量的影响[J]. 中国油料作物学报,2011,33(5):464-469.
- [5] Kaushik D, Baruah K K. A comparison of growth and photosynthetic characteristics of two improved rice cultivars on methane emission from rainfed agroecosystem of northeast India[J]. Agriculture Ecosystems and Environment,2008,124:105-113.
- [6] 沈允钢,李德耀,魏家绵,等. 改进干重法测定光合作用的应用研究[J]. 植物生理学通讯,1980,2:37-41.
- [7] 谭实,沈允钢. 亚硫酸氢钠对光合机构及其运转的影响[J]. 植物生理学报,1987,13(1):42-50.
- [8] 魏家绵,沈允钢,李德耀,等. 亚硫酸氢钠在低光强下对叶绿体循环光合磷酸化的促进作用[J]. 植物生理学报,1989,15(1):101-104.
- [9] 胡正一,李茹,王义彰. NaHSO₃ 对气孔与光合的影响[J]. 安徽农业技术师范学院报,1996,10(3):18-19.
- [10] Wanger L A, Adriano N N, Zoran N, et al. Metabolic control and regulation of the tricarboxylic acid cycle in photosynthetic and heterotrophic plant tissues[J]. Plant, Cell & Environment,2012,35(1):1-21.
- [11] 王宪泽,张树芹,田纪春,等. 喷洒亚硫酸氢钠对小麦籽粒产量和蛋白质含量的影响[J]. 中国农业科学,2002,35(3):277-281.
- [12] 秦学,曹翠玲,梁宗锁. NaHSO₃ 对小麦生殖生长期氮素代谢的影响[J]. 土壤通报,2005,36:913-916.
- [13] 余让才,范燕萍,李明启. 光呼吸与硝酸还原关系研究-光呼吸抑制剂与代谢物对黄化小麦硝酸还原酶光诱导的影响[J]. 中国农业科学,2002,35(1):49-52.
- [14] 周青,黄晓华,叶亚新. 亚硫酸氢钠影响桃树产量和质量的生理学分析[J]. 应用与环境生物学报,2000,6(5):57-63.
- [15] 沈学善,朱云集,李国强,等. 施硫对不同筋力型品种小麦碳氮运转和产量的影响[J]. 水土保持学报,2007,21(7):134-140.
- [16] Galina B, Vladislav G, Robert F, et al. An essential role for tomato sulfite oxidase and enzymes of the sulfite network in maintaining leaf sulfite homeostasis[J]. Plant Physiology,2013,161(1):148-164.
- [17] Geisser N, Hussin S, Koyro H W. Interactive effects of NaCl salinity and elevated atmospheric CO₂ concentration on growth, photosynthesis, water relations and chemical composition of the potential cash crop halophyte *Aster tripolium* L. [J]. Environmental and Experimental Botany,2009,65(2):220-231.
- [18] Leipner J, Stamo P, Sinsawat V, et al. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature[J]. Environmental and Experimental Botany,2004,52:123-129.
- [19] 张弥,吴家兵,关德新,等. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线[J]. 应用生态学报,2006,17(9):1575-1578.
- [20] Demmig-Adams B, Adams W W, Baker D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. Physiologia Plantarum,1996,98(2):253-264.
- [21] Attila B. Intelligent, net or wireless enabled fluorosensors for high throughput monitoring of assorted crops [J]. Measurement Science and Technology,2013,24(2):25-33.
- [22] Reimund G, Torsten J. Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae[J]. Photosynthesis Research,2010,106(1):103-122.
- [23] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版,2000.
- [24] 赵全志,陈静蕊,刘辉,等. 水稻氮素同化关键酶活性与叶色变化的关系[J]. 中国农业科学,2008,41(9):2607-2616.
- [25] 王宏伟,魏家绵,沈允钢. 喷洒低浓度亚硫酸氢钠可促进小麦叶片光合磷酸化和光合作用[J]. 科学通报,2000,45(4):394-398.
- [26] 李俊,李玲,张春雷,等. 长江中游区冬油菜抗冻性的光合及生物学指标筛选与分析[J]. 西北农业学报,2012,21(7):100-106.
- [27] Friso G, Majeran W, Huang M S, et al. Reconstruction of metabolic pathways, protein expression, and homeostasis machineries across maize bundle sheath and mesophyll chloroplasts: large-scale quantitative proteomics using the first maize genome assembly[J]. Plant Physiology,2010,152(3):1219-1250.
- [28] 刘璐璐,刘正辉,丁艳锋,等. 水培条件下硫素营养对粳稻米质的影响[J]. 中国农业科学,2009,42(6):1924-1932.
- [29] Luca D O, Stefano C, Michel H, et al. Enhanced photoprotection by protein-bound vs free xanthophyll pools: a comparative analysis of chlorophyll b and xanthophyll biosynthesis mutants [J]. Molecular Plant,2010,3(3):576-593.

- [30] Silvia S, Sylvain A, Bo B, et al. Pheophytin pheophorbide hydrolase (pheophytinase) is involved in chlorophyll breakdown during leaf senescence in *Arabidopsis* [J]. *The Plant Cell*, 2009, 21(3):767-785.
- [31] Havaux M, Tardy F. Thermostability and photostability of photosystem II in leaves of the chlorina - *f2* barley mutant deficient in light - harvesting chlorophyll a/b protein complexes [J]. *Plant Physiol*, 1997, 113(3):913-923.
- [32] Novitskaya L, Trevanion S J, Driscoll S, et al. How does photorespiration modulate leaf aminoacid contents? A dual approach through modeling and metabolite analysis [J]. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25(7):821-835.
- [33] 霍捷, 王俊玲, 薛占军, 等. 亚硫酸氢钠对白菜叶片硝酸盐还原及光合能力的影响 [J]. *园艺学报*, 2012, 39(4):669-676.
- [34] 陈屏昭, 罗家刚, 王磊, 等. 亚硫酸氢钠影响脐橙叶片光合作用的原因 [J]. *西北农业学报*, 2004, 13(1):69-75.
- [35] 李俊, 袁金展, 官春云, 等. 油菜角果光合衰退的生理特征初步研究 [J]. *中国油料作物学报*, 2013, 35(6):644-649.
- [36] Carmen M P D, Margarita G C, Diego H S, et al. Transcriptomic and metabolic changes associated with photorespiratory ammonium accumulation in the model legume *Lotus japonicus* [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(4):1834-1848.

(责任编辑:郭学兰)