

# 亚硫酸氢钠对白菜叶片硝酸盐还原及光合能力的影响

霍捷<sup>1</sup>, 王俊玲<sup>2</sup>, 薛占军<sup>3</sup>, 王梅<sup>1</sup>, 高志奎<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>河北农业大学园艺学院, 河北保定 071000; <sup>2</sup>河北农业大学生命科学学院, 河北保定 071000; <sup>3</sup>河北农业大学资源与环境科学学院, 河北保定 071000)

**摘要:** 对日光温室内栽培的五叶一心白菜分别叶面喷施 2、5、10 和 15 mmol · L<sup>-1</sup> 亚硫酸氢钠 (NaHSO<sub>3</sub>), 以喷施清水为对照, 分别在处理后 0、4、8、12 和 16 d 测定植株生物量、叶片的硝酸盐含量 (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) 和硝酸还原酶 (Nitrate reductase, NR) 活性, 同时测定叶片的光合参数和叶绿素荧光参数。结果表明, 10 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理后 12 d 时的效应最为显著, 与对照相比, 叶片 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 含量降低 44.85%, NR 活性提高 51.26%, 且株高和地上部干质量均明显增加; 同时显著提高其净光合速率 (P<sub>n</sub>)、羧化效率 (CE)、最大羧化速率 (V<sub>max</sub>)、PS II 的原初量子效率 (Q) 和最大电子传递速率 (ETR<sub>max</sub>)。由此说明, 对白菜叶面喷施 NaHSO<sub>3</sub>, 一方面能够在一定程度上提高 NR 活性, 拉动氮素的还原同化, 降低 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的累积; 另一方面能够通过提高 PS II 电子传递能力和羧化反应速率, 促进光合碳同化效率, 可在碳骨架和能量供应上拉动氮代谢的还原同化。

**关键词:** 白菜; NaHSO<sub>3</sub>; 硝酸盐还原; 光合能力; 氮硫代谢

**中图分类号:** S 634.3

**文献标识码:** A

**文章编号:** 0513-353X (2012) 04-0669-08

## Effects of Sodium Bisulfite on Nitrate Reduction and Photosynthetic Capacity in the Leaves of Non-heading Chinese Cabbage

HUO Jie<sup>1</sup>, WANG Jun-ling<sup>2</sup>, XUE Zhan-jun<sup>3</sup>, WANG Mei<sup>1</sup>, and GAO Zhi-kui<sup>1,\*</sup>

(<sup>1</sup>College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China; <sup>2</sup>College of Life Sciences, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China; <sup>3</sup>College of Resources and Environment Science, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China)

**Abstract:** The effects of sodium bisulfite (NaHSO<sub>3</sub>) on nitrate reduction and photosynthetic capacity were studied in the leaves of non-heading Chinese cabbage. It had been investigated the impact of 0 (control), 2 (S2), 5 (S5), 10 (S10) and 15 (S15) mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> concentrations on plant biomass, nitrate content, nitrate reductive (NR) activity and photosynthetic capacity after spraying for 0, 4, 8, 12, 16 d in the 5 leaves stage of non-heading Chinese cabbage seedling. With the application of different NaHSO<sub>3</sub> concentrations, the significant concentration effect and time effect were observed on plant biomass, NO<sub>3</sub><sup>-</sup> content and NR activity in the leaves. However, the most significant effect was presented for the 12th day of S10 treatment comparing with control, in which not only did the NO<sub>3</sub><sup>-</sup> content

**收稿日期:** 2011-11-10; **修回日期:** 2012-03-12

**基金项目:** 河北省科技支撑计划项目 (11220701D, 11220711)

\* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: gaozhikui2005@163.com)

decrease by 44.85% and NR activity increase by 51.26%, but also the plant height and shoot dry weight distinctly increase. Moreover, the NaHSO<sub>3</sub> dramatically increased net photosynthetic rate ( $P_n$ ), carboxylation efficiency ( $CE$ ), maximal carboxylation rate ( $V_{cmax}$ ), primary quantum efficiency of PS II ( $Q$ ) and maximal electron transport rate ( $ETR_{max}$ ) in leaves. Thereby, the NaHSO<sub>3</sub> stimulated NR activity firstly, then drove assimilation of nitrate, and reduced nitrate accumulation finally; On the other hand, the positive action of NaHSO<sub>3</sub> for anabolic metabolism of nitrogen was triggered by more production of carbon skeleton and energy supply mainly due to promotion of photosynthetic carbon assimilation efficiency, which improved by the increase of PS II electronic transmission ability and carboxylation reaction rate.

**Key words:** non-heading Chinese cabbage; NaHSO<sub>3</sub>; nitrate reduction; photosynthetic capacity; nitrogen-sulfur metabolism

蔬菜尤其是叶菜类蔬菜, 喜硝态氮, 极易富集硝酸盐(沈明珠等, 1982)。一般认为, 植物对硝态氮的吸收与还原转化的不平衡是造成 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>累积的根本原因(李会合等, 2004), 而过量的硝态氮累积在液泡中(Boink & Speijers, 2001)形成无效氮, 不利于氮素的高效利用。国内外通过控制植物体对硝态氮的吸收来降低 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>累积的研究已有许多报道(Blom & Lampe, 1983; Babik & Elkner, 2002; 王正银等, 2003; 江立庚等, 2004; 孔敏等, 2011)。近年来河北农业大学园艺学院栽培生理实验室研究者从促进 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>还原的角度入手, 探索降低 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>累积的研究也取得了一定成效(徐广辉等, 2007; 曹岩坡等, 2009), 在降低 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>含量的同时将液泡中累积的无效氮变为有效氮, 转化合成氨基酸、蛋白质等被植物体所利用。

植物的氮素同化和硫素同化过程彼此依赖、相互协调(Tabe et al., 2002; Wirtz et al., 2004; 王东等, 2009), 一些研究者利用土壤施用硫肥(硫酸钾、硫磺等)的手段, 在一定程度上调节植株氮硫代谢过程中的关键酶活性(朱云集等, 2007), 同时促进 C-N 运转, 提高植株对氮的吸收利用(沈学善等, 2007)。叶面喷施 SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>形态的硫也能对植株生长和生物量的提高等起到一定的作用(高凯等, 2007)。

大量研究表明, 利用 NaHSO<sub>3</sub> 处理植株, 能显著促进其光合作用。Zelitch (1966) 和高煜珠等(1981)报道, NaHSO<sub>3</sub> 可通过抑制光呼吸促进光合速率, 而一些研究认为 NaHSO<sub>3</sub> 通过增加 ATP 供应, 促进光合磷酸化及增加光合磷酸化活力相关的跨类囊体膜质子梯度, 提高光合能力(谭实和沈允钢, 1987; Wang et al., 2000; Wang & Shen, 2002), 但 SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>形态的硫对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>还原同化代谢的调控作用鲜有报道, NaHSO<sub>3</sub> 对植物体内 N-C-S 协调代谢的作用有待研究。

本研究中从硫素直接调控氮代谢和通过调控碳代谢间接调控氮代谢的途径为切入点, 通过叶面喷施不同浓度的 NaHSO<sub>3</sub> 对白菜叶片供硫, 测试降低 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>累积的调控效应, 并测试分析 NaHSO<sub>3</sub> 对白菜叶片 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>还原及光合碳同化及光能吸收利用能力的影响, 探索硫素供应促进氮素还原同化的生理生化调控机制, 为充实 N-S 代谢相关性理论, 制定减控蔬菜 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>累积措施, 提高氮素利用效率提供理论依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料及其处理

试验在河北农业大学日光温室进行。选用北京硕源种子有限公司的‘佳惠’青梗白菜为试验材

料, 于 2011 年 2 月下旬播种, 常规管理。试验地土质为砂壤土, 容重  $1.29 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ , 有机质  $21.60 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 碱解氮  $72.80 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 有效磷  $121.8 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 速效钾  $188.51 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 有效硫  $18.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , pH 值 7.4。

于 2011 年 3 月 15 日起对生长至五叶一心长势一致的白菜叶面分别喷施 2、5、10 和  $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$ , 喷施清水为对照。小区面积  $5 \text{ m}^2$ , 重复 3 次。

分别在处理后 0、4、8、12 和 16 d 取样, 测定植株生物量, 叶片  $\text{NO}_3^-$  含量和硝酸还原酶 (NR) 活性, 同时测定叶片的光合参数和荧光参数, 各项测定均为 3 次重复。

## 1.2 生理生化指标的测定

生物量的测定: 每个处理随机选取白菜单株, 测量株高, 之后在  $105 \text{ }^\circ\text{C}$  下杀青 30 min, 再转移到  $60 \text{ }^\circ\text{C}$  下烘干, 测其干质量。测量重复 3 次, 取平均值。

叶片  $\text{NO}_3^-$  含量、NR 活性的测定参照李合生 (2000) 的方法。

## 1.3 光合参数的测定

用 CIRAS-2 便携式光合测试系统 (PP Systems, 英国) 测定连体叶片的净光合速率 ( $P_n$ ) 和胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ )。通过 CIRAS-2 光合系统的自动控制装置调控叶室内光强、叶温和  $\text{CO}_2$  浓度。

在处理 0、4、8、12 和 16 d, 设定光强为  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 温度为  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度为  $(360 \pm 10) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时测定叶片净光合速率 ( $P_n$ )。

在处理 12 d, 在设定温度为  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ , 光强为  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  条件下, 设定  $\text{CO}_2$  浓度梯度为 0、20、60、100、150、200、300、400、500、700、900、1100 和  $1300 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 测定叶片的光合  $\text{CO}_2$  响应曲线 ( $P_n - C_i$ )。

用线性回归法求得  $P_n - C_i$  响应曲线的初始斜率, 即为  $\text{CO}_2$  羧化效率 (CE)。用 Arrhenius 双倒数法 (Farquhar & von Caemmerer, 1982) 求得  $1/P_n - 1/C_i$  响应的回归直线与  $1/P_n$  轴的截距即为  $1/V_{\text{cmax}}$ 。

## 1.4 荧光参数的测定

采用德国 WALZ 公司生产的 MINI-IMAGING-PAM, 进行叶绿素荧光参数的测定。将活体白菜暗适应 30 min, 测试叶片在稳定状态下的光响应曲线, 在 Imaging-PAM 的光响应曲线窗口编辑设置 PAR 为 0、20、40、75、133、204、248、297、370、455、580、725、922 和  $1175 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  光强梯度系列, 相邻光强之间间隔 20 s。PS II 原初量子效率  $Q$  为 ETR 光响应曲线的初始斜率, 最大电子传递速率  $\text{ETR}_{\text{max}}$  为 ETR 光响应曲线的 ETR 最大值。

# 2 结果与分析

## 2.1 $\text{NaHSO}_3$ 对白菜地上部生物量的影响

叶面喷施不同浓度的  $\text{NaHSO}_3$ , 在前期对白菜株高和地上部干质量的影响随着处理后天数的延长, 表现出增加效应。由表 1 看出, 10 和  $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  处理后, 随处理时间的延长能显著提高白菜的株高和地上部干质量。5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  处理后 12 d 其地上部干质量明显增加, 16 d 时表现出提高株高的效应; 而 2  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  处理后 16 d 能明显提高白菜的株高, 但对地上部干质量无显著影响。

表 1 NaHSO<sub>3</sub> 处理不同时间 (天) 对白菜株高和地上部干质量的影响Table 1 Effects of NaHSO<sub>3</sub> on plant height and shoot dry weight of non-heading Chinese cabbage in different treatment days

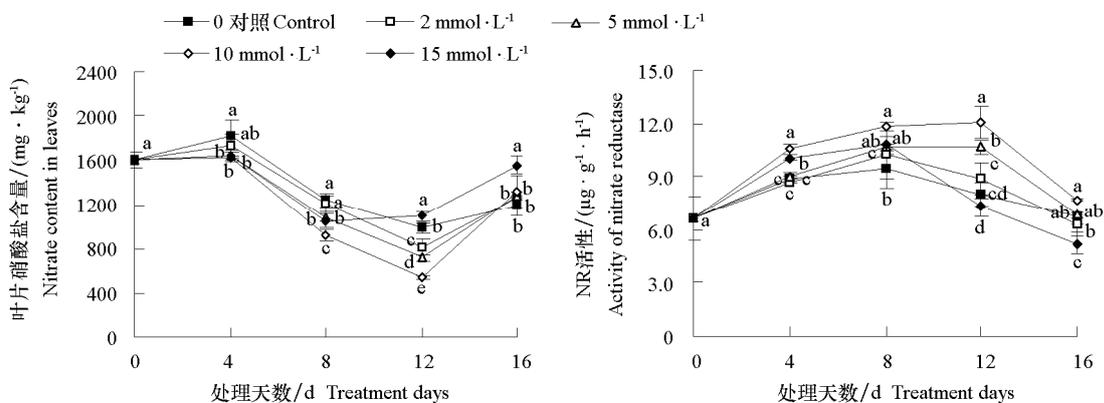
NaHSO <sub>3</sub> / (mmol · L <sup>-1</sup> )	株高/cm Plant height					地上部干质量/g Dry weight of shoot				
	0 d	4 d	8 d	12 d	16 d	0 d	4 d	8 d	12 d	16 d
0 (对照 Control)	10.23 a	11.10 a	12.77 b	15.80 b	17.43 c	0.136 a	0.332 a	0.685 a	0.819 b	1.384 cd
2	10.23 a	11.17 a	13.13 ab	15.83 b	18.00 b	0.136 a	0.334 a	0.707 a	0.824 b	1.367 d
5	10.23 a	11.03 a	12.97 ab	15.67 b	17.93 b	0.136 a	0.347 a	0.709 a	0.924 a	1.449 bc
10	10.23 a	11.57 a	13.50 ab	17.20 a	18.93 a	0.136 a	0.344 a	0.705 a	0.975 a	1.513 ab
15	10.23 a	11.83 a	13.73 a	17.53 a	19.30 a	0.136 a	0.342 a	0.715 a	1.002 a	1.550 a

注: 数值后 a、b、c 表示处理间差异达 5% 显著水平。下同。

Note: Values followed by a, b, c mean significance at 5% level between varieties. The same below.

## 2.2 NaHSO<sub>3</sub> 对白菜叶片硝酸盐含量和 NR 活性的影响

随着各浓度的 NaHSO<sub>3</sub> 喷施处理后天数的延长, 白菜体内叶片 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的累积量呈现先降低再上升的变化趋势, NRA 则表现出先升高后下降的总体变化 (图 1)。喷施后 4~8 d, 各处理对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 含量和 NR 活性的影响初显。喷施后 12 d, 10 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理的效应显著高于 2、5 和 15 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理, 叶片 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 含量比对照降低 44.85%, NR 活性比对照提高 51.26%。喷施后 16 d 时, 2、5 和 10 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理的叶片 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 含量和 NR 活性均恢复到接近对照的水平, 而 15 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理至 12~16 d, 叶片 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 含量明显高于对照。表明适宜浓度的 NaHSO<sub>3</sub> 能在一定程度上提高白菜叶片 NR 活性, 降低硝酸盐的累积, 但 NaHSO<sub>3</sub> 浓度过高 (15 mmol · L<sup>-1</sup>) 则表现出加剧白菜硝酸盐累积的效应。

图 1 NaHSO<sub>3</sub> 处理对白菜叶片硝酸盐含量和 NR 活性的影响Fig. 1 Effects of NaHSO<sub>3</sub> on nitrate content and activity of nitrate reductase in leaves of non-heading Chinese cabbage

## 2.3 NaHSO<sub>3</sub> 对白菜叶片净光合速率 (P<sub>n</sub>) 的影响

由图 2 可知, 对白菜叶面喷施不同浓度 NaHSO<sub>3</sub> 处理后, 均能在一定程度上提高其 P<sub>n</sub>。其中 10 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理至 12 d, 对 P<sub>n</sub> 的影响最为显著, 比对照提高 46.20%。此外, 白菜叶片 P<sub>n</sub> 的增加效应在 2~10 mmol · L<sup>-1</sup> 浓度范围内, 表现出随浓度的增加而增加的趋势, 但浓度过大时 (15 mmol · L<sup>-1</sup>), 在处理初期 (处理后 4~8 d) 即表现出显著的增加效应, 但处理后 12~16 d, 增加效应明显降低, 这表明 NaHSO<sub>3</sub> 能在一定程度上提高白菜叶片的光合速率, 但不同浓度的 NaHSO<sub>3</sub> 处理后表现出明显的浓度效应和时间效应。

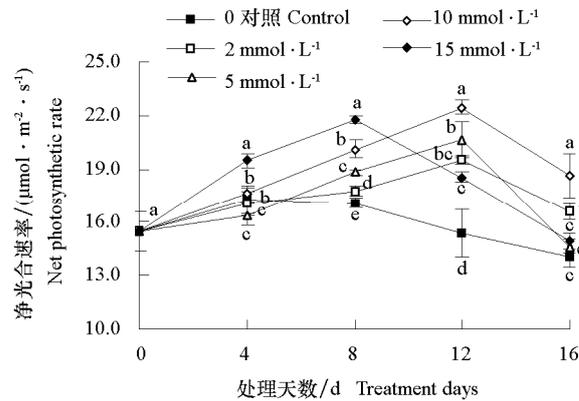


图 2 NaHSO<sub>3</sub> 处理对白菜叶片净光合速率 ( $P_n$ ) 的影响

Fig. 2 Effects of NaHSO<sub>3</sub> on net photosynthetic rate ( $P_n$ ) in leaves of non-heading Chinese cabbage

## 2.4 NaHSO<sub>3</sub> 对白菜叶片羧化效率 ( $CE$ ) 和最大羧化速率 ( $V_{cmax}$ ) 的影响

NaHSO<sub>3</sub> 处理后 12 d, 均能显著提高白菜叶片的  $CE$  和  $V_{cmax}$  (图 3), 且呈现出显著的浓度效应。 $CE$  和  $V_{cmax}$  的增加均在 2 ~ 10 mmol · L<sup>-1</sup> 浓度范围内表现出随浓度的增加逐渐增加的趋势, 而 15 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理使其增加效应明显下降。其中, 10 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理的影响最为显著, 与对照相比,  $CE$  和  $V_{cmax}$  分别显著提高了 26.85% 和 32.76%。表明叶面喷施一定浓度的 NaHSO<sub>3</sub> 能够在一定程度上提高白菜叶片的  $CE$  和  $V_{cmax}$ , 且对  $V_{cmax}$  的影响较  $CE$  更为明显。

## 2.5 NaHSO<sub>3</sub> 对白菜叶片 PS II 电子传递能力的影响

由图 4 可知, 不同浓度的 NaHSO<sub>3</sub> 处理后 12 d, 白菜叶片 PS II 的原初量子效率  $Q$  和最大电子传递速率  $ETR_{max}$  均有明显提高, 且随 NaHSO<sub>3</sub> 浓度的增加, 提高效应表现出先增加后降低的趋势。其中, 10 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理的影响最为显著, 分别比对照提高 27.87% 和 44.54%; 2 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 处理使  $Q$  和  $ETR_{max}$  分别提高 7.56% 和 30.27%, 5 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 分别提高 21.07% 和 33.63%, 而 15 mmol · L<sup>-1</sup> NaHSO<sub>3</sub> 提高 7.66% 和 11.81%。表明  $Q$  和  $ETR_{max}$  的提高效应在一定程度上会随 NaHSO<sub>3</sub> 处理浓度的增加而增加, 但同样会受到高浓度 NaHSO<sub>3</sub> 的抑制。

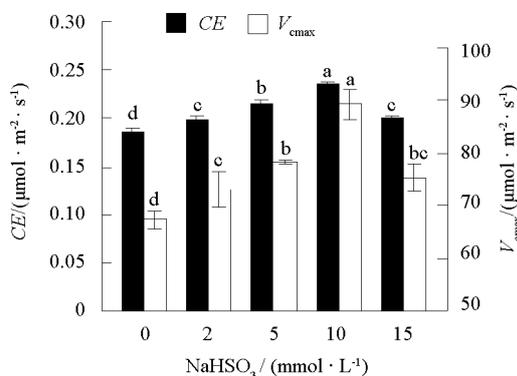


图 3 NaHSO<sub>3</sub> 处理后 12 d 对白菜叶片羧化效率 ( $CE$ ) 和最大羧化速率 ( $V_{cmax}$ ) 的影响

Fig. 3 Effects of NaHSO<sub>3</sub> on carboxylation efficiency ( $CE$ ) and maximal carboxylation rate ( $V_{cmax}$ ) in leaves of non-heading Chinese cabbage

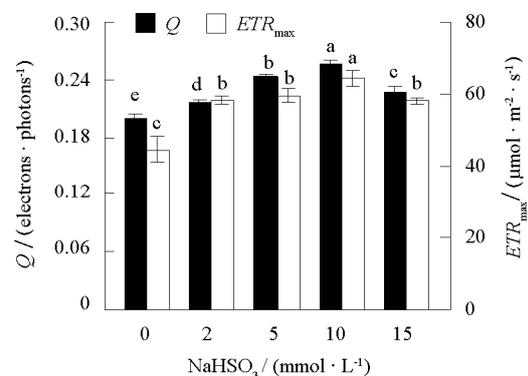


图 4 NaHSO<sub>3</sub> 处理后 12 d 对白菜叶片 PS II 原初量子效率 ( $Q$ ) 和最大电子传递速率 ( $ETR_{max}$ ) 的影响

Fig. 4 Effects of NaHSO<sub>3</sub> on primary quantum efficiency of PS II ( $Q$ ) and maximal electron transport rate ( $ETR_{max}$ ) in leaves of non-heading Chinese cabbage

### 3 讨论

一般认为,硝酸盐的还原同化需经过  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+ \rightarrow$  谷氨酰胺  $\rightarrow$  谷氨酸  $\rightarrow$  氨基酸  $\rightarrow$  蛋白质的连续过程 (Bob et al., 2000)。由于植物的氮硫代谢具有相互偶联的关系 (Bob et al., 2000; Tabe et al., 2002; Wirtz et al., 2004), 一些试验结果表明施硫能提高植株 NR 活性和氮素同化效率, 但硫素水平过高, 氮硫同化竞争活化能量, 表现出对 NR 的抑制, 从而影响植物氮代谢顺利进行 (朱云集等, 2007)。本研究中叶面喷施  $\text{NaHSO}_3$  能够在一定程度上提高 NR 活性, 降低  $\text{NO}_3^-$  的累积, 即促进了  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$  的代谢过程。由于 NR 为氮代谢限速关键酶, 调控整个 N 还原同化进程, 而亚硝酸还原酶 (Nitrite reductase, NiR) 的活性远大于 NR 活性, 以避免  $\text{NO}_2^-$  累积引起对组织的毒性, 从而保证了  $\text{NO}_2^-$  向下游代谢过程的顺利进行 (Bob et al., 2000)。但  $\text{NaHSO}_3$  是否对转氨过程、次级氨基酸及含硫氨基酸向蛋白质的转化有直接的影响有待进一步研究。

在硝酸盐的还原同化过程中,  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$  的过程是在叶片叶肉细胞的细胞质中进行的, 以  $\text{NO}_3^-$  为起点, 利用细胞质中的 NADH 作为供氢体将  $\text{NO}_3^-$  还原为  $\text{NO}_2^-$ , 之后  $\text{NO}_2^-$  被运到叶绿体, 在 NiR 的作用下利用还原型铁氧还蛋白 (还原态 Fdx) 作为电子供体还原为  $\text{NH}_4^+$ 。  $\text{NH}_4^+ \rightarrow$  谷氨酰胺  $\rightarrow$  谷氨酸的过程以  $\alpha$ -酮戊二酸为底物再生出谷氨酸, 合成其他氨基酸 (Bob et al., 2000)。整个  $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_4^+ \rightarrow$  谷氨酰胺  $\rightarrow$  谷氨酸的过程在叶绿体中进行。同时, 光合碳同化过程中的 Rubisco 依次结合 RuBP 和  $\text{CO}_2$ , 催化羧化反应。此外, 硫构成参与光合作用过程的硫氧还蛋白、铁硫蛋白 (FeS)、Rieske 氏铁硫蛋白和铁氧还蛋白 (Fd) 等, 参与光合电子的传递, 促进形成暗反应的同化力 ATP 和 NADPH (Bob et al., 2000)。

本研究中叶面喷施  $\text{NaHSO}_3$  后,  $\text{NaHSO}_3$  能够提高白菜叶片的 Rubisco 羧化活性 (图 3), 从而促进光合碳吸收 (图 2), 这会为氮代谢的  $\text{NH}_4^+ \rightarrow$  谷氨酰胺  $\rightarrow$  谷氨酸的还原同化提供更为充裕的碳骨架; 同时,  $Q$  和  $ETR_{\max}$  (图 4) 的显著增加, 表明  $\text{NaHSO}_3$  还可能促进铁氧还蛋白复合体 (Fd) 等的合成, 使参与光合电子传递的同化力增加, 提高 PS II 电子传递能力, 进而为硝态氮的还原同化提供更为充足的能量供应。

因此, 本研究中  $\text{NaHSO}_3$  一方面直接影响 NR 活性, 拉动氮素的还原同化, 降低  $\text{NO}_3^-$  的累积, 另一方面可能是  $\text{NaHSO}_3$  能够提高 PS II 电子传递能力和羧化反应速率, 从而促进光合碳同化, 在碳骨架和能量供应上间接拉动了氮代谢的还原同化。另外, 本研究还发现, 随着叶面喷施  $\text{NaHSO}_3$  的浓度逐渐增加,  $\text{NaHSO}_3$  对关键酶活性、碳骨架和能量供应间的增加效应的比例有显著差异。与  $2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  处理相比,  $5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  能更显著地提高白菜叶片的 NR 活性和  $Q$ , 从而使硝酸盐累积进一步降低; 而  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  则表现出不仅提高了 NRA 和  $Q$ , 同时  $P_n$ 、 $CE$ 、 $V_{\text{cmax}}$  和  $ETR_{\max}$  的显著增加使  $\text{NaHSO}_3$  在进一步提高光合速率和 Rubisco 羧化活性及 PS II 电子传递能力的角度促进硝态氮的还原同化。

关于促进白菜叶片硝酸盐还原的效应, 呈现出低浓度 ( $2 \sim 10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 下随  $\text{NaHSO}_3$  浓度增加而更加明显的现象, 而过高浓度时 ( $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ ) 作用效果显著受到抑制 (图 1)。这与前人研究的高浓度硫素水平对植物氮代谢的负面效应 (朱云集等, 2007) 一致。但本研究中硫素水平的上限有较大程度的增加, 这是否与十字花科蔬菜需硫量较多 (Singh, 1995), 亦或者与硫素形态不同有关有待深入研究。

本研究中还发现,  $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  处理白菜叶片后, 处理初期 (4、8 d) 对缓解叶片内  $\text{NO}_3^-$  的累积效应和  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  处理并无显著差异, 但随处理后时间的延长 (12、16 d) 加剧叶片中  $\text{NO}_3^-$  的累积 (图 1)。这可能与过高浓度的  $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $\text{NaHSO}_3$  处理后会较早地 (12 d)

转向 N - C - S 非平衡态有关, 因为伴随着白菜叶片的光合能力  $P_n$  呈现在处理初期显著增加且继后大幅度下降 (图 2) 的现象。可是,  $15 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaHSO}_3$  处理后 12、16 d 的白菜地上部生物量与  $10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  相近 (表 1), 这是否会与其在处理初期  $P_n$  显著增加为后继的生物量形成奠定了一定的基础有关, 尚待探讨。

此外, 在  $2 \sim 10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ NaHSO}_3$  处理后呈现出降低硝酸盐累积的时间效应进程中, 出现处理后 16 d 恢复到接近对照的水平 (图 1)。这可能与叶面喷施补给的有限数量的  $\text{NaHSO}_3$  随着代谢消耗使其持续效应不能保持 N - C - S 平衡有关, 因为此期间根系仍会持续吸收氮素并向地上部转运, 同时光合能力也出现减弱现象 (图 2)。有关机理有待进一步研究。

## References

- Babik I, Elkner K. 2002. The effect of nitrogen fertilization and irrigation on yield and quality broccoli. *Acta Horticulturae*, 5: 33 - 44.
- Blom Z M, Lampe J E M. 1983. The effects of chloride and sulfate salt on the nitrate content in lettuce plant. *Plant Nutrition*, 6: 611 - 628.
- Bob B Buchanan, Wilhelm Gruissem, Russell L Jones. 2000. *Biochemistry & molecular biology of plants*. USA: Wiley: 636 - 687.
- Boink A, Speijers G. 2001. Health effects of nitrates and nitrites, a review. *Acta Hort*, 563: 29 - 36.
- Cao Yan-po, Gao Zhi-kui, He Jun-ping, Wang Mei, Gao Rong-fu. 2009. Effects of exogenous salicylic acid on nitrate accumulation and reduction and assimilation in the leaves of Chinese chive. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (3): 415 - 420. (in Chinese)
- 曹岩坡, 高志奎, 何俊萍, 王梅, 高荣孚. 2009. 外源水杨酸对韭菜硝酸盐还原与同化的影响. *园艺学报*, 36 (3): 415 - 420.
- Farquhar G D, von Caemmerer S. 1982. Modelling of photosynthetic responses to environmental conditions//Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, Ziegler H. *Physiological plant ecology II*. Encyclopedia of plant physiology. New Series, 12B: 550 - 587.
- Gao Kai, Zhu Tie-xia, Zhang Yong-liang, Wang Hong. 2007. Effect of spraying leaves with S-fertilizer on biomass and protein content in Alfalfa. *Crops*, (6): 60 - 61. (in Chinese)
- 高凯, 朱铁霞, 张永亮, 王虹. 2007. 叶面喷施硫肥对紫花苜蓿生物量和粗蛋白含量的影响. *作物杂志*, (6): 60 - 61.
- Jiang Li-geng, Cao Wei-xing, Gan Xiu-qin, Wei Shan-qing, Xu Jian-yun, Dong Deng-feng, Chen Nian-ping, Lu Fu-yong, Qin Hua-dong. 2004. Nitrogen uptake and utilization under different nitrogen management and influence on grain yield and quality in rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 37 (4): 490 - 496. (in Chinese)
- 江立庚, 曹卫星, 甘秀芹, 韦善清, 徐建云, 董登峰, 陈念平, 陆福勇, 秦华东. 2004. 不同施氮水平对南方早稻氮素吸收利用及其产量和品质的影响. *中国农业科学*, 37 (4): 490 - 496.
- Kao Yu-zhu, Cao Xian-zu, Wang Zhong, Feng Rui-yun, Zhang Su-ying. 1981. A study on chemical regulation of photorespiration. *Acta Phytophysiologia Sinica*, 7 (4): 327 - 335. (in Chinese)
- 高煜珠, 曹显祖, 王忠, 冯瑞云, 章素英. 1981. 关于光呼吸的化学控制的研究. *植物生理学报*, 7 (4): 327 - 335.
- Kong Min, Yang Xue-dong, Hou Xi-lin, Liu Tong-kun, Ren Jun. 2011. Cloning and expression pattern analysis of *NRT2* gene in non-heading Chinese cabbage. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (12): 2309 - 2316. (in Chinese)
- 孔敏, 杨学东, 侯喜林, 刘同坤, 任君. 2011. 白菜 *NRT2* 基因的克隆及表达模式分析. *园艺学报*, 38 (12): 2309 - 2316.
- Li He-sheng. 2000. *Plant physiology and biochemistry experiment principle and technology*. Beijing: Higher Education Press: 123 - 137. (in Chinese)
- 李会生. 2000. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社: 123 - 137.
- Li Hui-he, Wang Zheng-yin, Li Bao-zhen. 2004. Relationship between vegetable nutrition and nitrate content. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15 (9): 1667 - 1672. (in Chinese)
- 李会合, 王正银, 李宝珍. 2004. 蔬菜营养与硝酸盐的关系. *应用生态学报*, 15 (9): 1667 - 1672.
- Shen Ming-zhu, Zhai Bao-jie, Dong Hui-ru, Li Jun-guo. 1982. Studies on nitrate accumulation in vegetable crops I. Evaluation of nitrate and nitrite in different vegetables. *Acta Horticulturae Sinica*, 9 (4): 41 - 48. (in Chinese)
- 沈明珠, 翟宝杰, 东惠茹, 李俊国. 1982. 蔬菜硝酸盐累积的研究 I. 不同蔬菜硝酸盐和亚硝酸盐含量评价. *园艺学报*, 9 (4): 41 - 48.

- Shen Xue-shan, Zhu Yun-ji, Li Guo-qiang, Guo Tian-cai, Wang Chen-yang, Wang Yong-hua, Zhu Xiao-jie. 2007. Effects of sulphur application on carbon and nitrogen assimilate translocation and grain yield of winter wheat cultivars with different gluten. *Journal of Soil and Water Conservation*, 21 (7): 134 - 140. (in Chinese)
- 沈学善, 朱云集, 李国强, 郭天财, 王晨阳, 王永华, 祝小捷. 2007. 施硫对不同筋力型品种小麦碳氮运转和产量的影响. *水土保持学报*, 21 (7): 134 - 140.
- Singh M V. 1995. A review of the sulphur research activities of the ICAR-AICRP micro and secondary nutrients project. *Sulphur in Agriculture*, 19: 35 - 46.
- Tabe L, Hagan N, Higgins T J V. 2002. Plasticity of seed protein composition in response to nitrogen and sulfur availability. *Current Opinion in Plant Biology*, 5 (3): 212 - 217.
- Tan Shi, Shen Yun-gang. 1987. The effects of sodium bisulfite on photosynthetic apparatus and its operation. *Acta Phytophysiological Sinica*, 13 (1): 42 - 50. (in Chinese)
- 谭 实, 沈允钢. 1987. 亚硫酸氢钠对光合机构及其运转的影响. *植物生理学报*, 13 (1): 42 - 50.
- Wang Dong, Jin Shi-peng, Sun Liang, Zhang Min. 2009. Relationship between grain quality and the accumulation of nitrogen and sulfur in different wheat cultivars. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 15 (1): 41 - 47. (in Chinese)
- 王 东, 金士鹏, 孙 亮, 张 民. 2009. 不同小麦品种氮硫积累特性与籽粒品质的关系. *植物营养与肥料学报*, 15 (1): 41 - 47.
- Wang Hong-wei, Shen Yun-gang. 2002. How bisulfite enhances photosynthesis. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 28 (4): 247 - 252.
- Wang H W, Wei J M, Shen Y K, Zhang R X, Yang T N. 2000. Enhancement of photophosphorylation and photosynthesis in rice by low concentrations of NaHSO<sub>3</sub> under field conditions. *Acta Botanica Sinica*, 42 (12): 1295 - 1299.
- Wang Zheng-yin, Li Hui-he, Li Bao-zhen, Ye Xue-jian, Sun Peng-shou, Dai Heng-lin, Xiang Tian-chang. 2003. Influence of nitrogen rates, soil fertility and harvest time on nitrate in Chinese cabbage. *Scientia Agricultura Sinica*, 36 (9): 1057 - 1064. (in Chinese)
- 王正银, 李会合, 李宝珍, 叶学见, 孙彭寿, 戴亨林, 向天常. 2003. 氮肥、土壤肥力和采收期对小白菜体内硝酸盐含量的影响. *中国农业科学*, 36 (9): 1057 - 1064.
- Wirtz M, Droux M, Hell R. 2004. O-acetylserine(thiol) lyase: An enigmatic enzyme of plant cysteine biosynthesis revisited in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 55: 1785 - 1798.
- Xu Guang-hui, Gao Zhi-kui, Li Xiang-li, Cao Yan-po, Wang Mei. 2007. Effect of spraying leaves with propanetriol on nitrate content in Chinese chive. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 31 (1): 13 - 16. (in Chinese)
- 徐广辉, 高志奎, 李祥莉, 曹岩坡, 王 梅. 2007. 叶面喷施丙三醇对韭菜硝酸盐含量的影响. *河北农业大学学报*, 31 (1): 13 - 16.
- Zelitch I. 1966. Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. *Plant Physiol*, 41: 1623 - 1631.
- Zhu Yun-ji, Li Guo-qiang, Guo Tian-cai, Wang Chen-yang, Dai Ting-bo, Cao Wei-xing. 2007. Effects of sulfur on key enzyme activities involved in nitrogen and sulphur assimilation in flag leaves and grain yield under different nitrogen levels in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agronomica Sinica*, 33 (7): 1116 - 1121. (in Chinese)
- 朱云集, 李国强, 郭天财, 王晨阳, 戴廷波, 曹卫星. 2007. 硫对不同氮水平下小麦旗叶氮硫同化关键酶活性及产量的影响. *作物学报*, 33 (7): 1116 - 1121.