

植物硫营养研究进展

李海云, 张复君, 齐 辉, 赵 燕

(聊城大学 农学院 山东 聊城 252059)

摘 要: 根据国内外近年来对硫素的研究, 从植物对硫素的吸收转运、硫素的生理作用、植物缺硫原因与症状、诊断指标等方面综述作物硫营养的研究概况。

关键词: 硫; 吸收转运; 生理作用; 诊断指标

中图分类号: Q 945.18 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2009)07-0143-03

硫已经成为世界公认的继氮、磷和钾之后的第 4 位植物生长必需的营养元素^[1]。硫在植物细胞结构和生理生化功能中具有不可替代的作用, 在植物的生长调节、解毒、防卫和抗逆等过程中也起一定的作用, 还是影响植物品质的重要因素。据报道, 目前全世界共有 70 多个国家和地区的土壤缺硫或潜在缺硫, 给农业生产造成了很大的损失, 因此, 硫素营养的研究越来越受到人们的重视^[2,3]。

1 植物对硫的吸收和转运

植物根系主要以硫酸根阴离子形态从土壤中吸收硫, 它主要通过质流, 极少数通过扩散(有时可忽略不计)到达植物根部。植物叶片也可以直接从大气中吸收少量二氧化硫气体, 不同作物需硫量不同, 许多十字花科作物, 如芸薹属的甘蓝、油菜、芥菜等, 萝卜属的萝卜, 百合科葱属的葱、蒜、洋葱、韭菜等需硫量最大。一般认为硫酸根通过原生质膜和液泡膜都是主动运转过程, 吸收的硫酸根大部分位于液泡中, 通过气孔进入植物叶片的二氧化硫气体分子遇水转变为亚硫酸根阴离子, 继而氧化成硫酸根阴离子, 被输送到植物体各个部位, 硫在植株体内的运输主要以 SO_4^{2-} 的形态进行, 但也有少量的硫以还原硫的形态运输, 如 Cys、GSH 等。硫进入质体后或进行同化、或贮存在液泡中、或为满足源/库需求而在器官间长距离运输, 这些过程都需要特异的硫酸盐运输蛋白^[4,5]。这包括根系细胞最外层的质膜运输蛋白、维管组织质膜运输蛋白、叶中叶肉细胞质膜运输蛋白、细胞器特别是质体和液泡运输有关的运输蛋白^[6], 这些蛋白的合成受遗传因素和环境条件共同影响, 因此即使是同种作物, 对硫素的需求也不相同, Cacco (1980)^[7] 曾报道, 玉米的硫素吸收受基因控制, 而且根系硫素吸收动

力学参数与玉米产量密切相关。在小麦和油菜上的研究发现, 硬粒小麦和软粒小麦对硫素的吸收和利用存在差别, 单低油菜与双低油菜对硫素营养的需求更是大不相同^[8], 硫酸根的吸收和积累速度还与外界溶质和细胞中硫素的浓度有关: 硫素供应充足, 细胞质中的浓度高, 吸收的速度放慢, 硫素在植株体内的积累速度减缓, 这是一种由酶控制的反馈调节作用^[9]。植物硫素同化过程包括: 活化阶段、还原阶段和 Cys 合成阶段。

2 硫的重要生理功能

2.1 硫与光合作用

硫素营养在作物光合作用中的作用, 主要表现在以下几方面: 以磷脂方式组成叶绿体基粒片层; 硫氧还蛋白半胱氨酸-SH 在光合作用中传递电子; 形成铁氧还蛋白的铁硫中心参与暗反应 CO_2 的还原过程^[11]; 硫还是铁氧还蛋白的重要组分, 在光合作用及氧化物如亚硝酸根的还原中起电子转移作用^[10]。

缺硫使叶片气孔开度减小, 羧化效率降低, RUBP 酶活性下降, 硝酸盐积累, 影响了光合性能, 最终使产量降低, 叶片中有机硫主要集中在叶肉细胞的叶绿体蛋白上, 硫的供应对叶绿体的形成和功能的发挥有重要影响, 缺硫会增加叶绿体结构中基粒的垛迭, 使叶绿体结构发育不良, 光合作用受到明显影响^[12]。硫对作物光合作用的促进作用, 主要是促进了叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量显著升高, 尤其是叶绿素 a, 而 RUBPCase 和 PEP-Case 及叶绿素含量的增加对植物光合能力的改善及有机物的合成显然是有利的^[13-14]。

2.2 硫与酶活性

辅酶 A 在能量转化与物质代谢过程中的作用也早已被证实, 其组分中的-SH 基是脂酰基的载体, 对脂肪酸和脂类代谢具有十分重要的作用^[15]。硫也是豆科作物及其他固氮生物固氮酶的重要组成部分, 缺硫胁迫引起硝酸还原酶活性下降, 导致蛋白质合成受阻, 植物体内非蛋白氮含量相应增加^[16]。

第一作者简介: 李海云(1974), 女, 山东茌平人, 副教授, 现主要从事园艺植物栽培生理研究工作。E-mail: lhy@cl.edu.cn.

基金项目: 山东省自然科学基金资助项目(2005ZX08)。

收稿日期: 2009-02-25

2.3 硫与氨基酸、蛋白质的合成

大部分蛋白质中都有含硫氨基酸,如半胱氨酸、胱氨酸和蛋氨酸等。硫对蛋白质的结构和功能也很重要,二硫键可以共价交叉联结 2 个多肽链或 1 个多肽链的两端,使多肽结构稳定。施硫能提高作物必需的氨基酸,尤其是蛋氨酸的含量^[19],缺硫胁迫可导致花生蛋白质含量下降数倍^[17]。

2.4 硫的其他作用

参与三羧酸循环促进有氧呼吸,还可形成脂肪酸,参与脂肪代谢过程的辅酶 A,维生素 B₁ (硫胺素焦磷酸)和生物素(维生素 H)中也含硫。在改善植物对主要营养元素的吸收方面,硫也发挥着重要的作用^[18]。

洋葱、大蒜、芥菜的特殊气味主要与以硫为结构成分的硫代异氰酸盐和亚砷等挥发性化合物有关。硫还能增强作物的抗逆性。硫对增强植物对重金属的耐性也是必需的,这与作物体内含有硫的金属螯合肽的大量形成有关^[19]。另外,在植物—动物食物链中,硫还可以通过一种含硫蛋白—金属硫蛋白起到预防癌症及抑制细胞凋亡的作用。

3 植物缺硫原因分析

土壤缺硫遍及世界各地,6 大洲 72 个国家均有缺硫报道,而且仍有不断增长的趋势。在中国,据刘崇群报道,南方 10 省 864 县 6 700 个土壤样品中,缺硫样品占总数的 26.5%,吴荣贵等对北方 671 个土壤样品中有效硫含量分析发现,中国北方 30.3%土壤缺硫,21.9%土壤潜在缺硫,山东省 19.3%土壤缺硫,21.1%土壤潜在缺硫。

导致全球广泛缺硫的原因:少硫或无硫高浓度化肥应用的持续增加;复种指数提高及栽培高产作物,从土壤中带走大量硫素;工业含硫废气排放的严格控制及高硫燃料用量的减少;土壤中保持的硫随有机质的降低不断耗竭;作物秸秆作饲料或燃料;含硫杀虫剂、杀菌及除草剂用量的不断减少^[19]。

4 植物缺硫症状

缺硫植物症状类似缺氮,植株矮小,分枝、分蘖减少,全株体色褪淡,呈浅绿色或黄绿色。叶片失绿或黄化,褪绿均匀,幼叶较老叶明显,叶小而薄,向上卷曲,变硬,易碎,脱落提早。茎生长受阻,株矮、僵直。梢木栓化。生长期延迟。缺硫症状常表现在幼嫩部位,这是因为植物体内硫的移动性较小,不易被重复利用。不同作物缺硫症状有所差异^[20]。如缺硫时禾谷类作物分蘖少,幼叶淡绿色或黄绿色。卷心菜、油菜等十字花科作物缺硫时最初会在叶片背面出现淡红色,卷心菜随着缺硫加剧,叶片正反面都发红发紫,叶片正面凹凸不平。

5 硫素的诊断指标

硫素的营养诊断可以分为土壤诊断和植株诊断。

土壤诊断往往不能取得令人满意的结果,主要原因是硫素在土壤中的存在形态比较复杂,且因土壤类型而异。土壤中的硫素分为有机硫和无机硫,有机硫主要分为碳键硫(C-S)(含硫氨基酸、磺酸盐)、硫酯类(C-O-S)和惰性硫 3 种形态,前 2 种形态可被作物直接或经矿化分解后吸收利用,而惰性硫作物较难利用。无机硫主要包括原生矿物中的硫、元素硫、硫化物、吸附性硫酸盐及水溶性硫酸盐等。因此,土壤全硫只能反映土壤的供硫潜力,而用于作物缺硫诊断的对象是土壤中的有效硫含量,主要是表层土壤可溶性和部分吸附态硫酸盐。由于土壤的类型、有机质的含量、酸碱度、水分状况,甚至种植制度、提取剂类型、季节变换和环境条件都会对土壤中有效硫的数值产生影响。由大气沉降、灌水等带入及生长季节的淋溶损失等在土壤测定结果的解释中也应考虑在内。目前仍然缺乏合理评价土壤有效硫的统一指标。一般认为,土壤有效硫的临界值在 6 ~ 12 mg/kg 之间,但是林葆等^[21]的试验结果表明,不同作物和不同的耕作方式对硫素的需求差别很大,评价土壤中硫素供求状况必需与具体生产条件相结合。

植株诊断可以分为形态诊断和组织分析,植物形态诊断是根据作物的外观特定症状判断硫素丰缺,为此 Mc Lellan 曾编印了澳洲主要经济作物的缺硫症状图谱。但因缺硫症状的表现往往受其他因素的影响,不够典型或易于同其他缺素症状相混淆,有时难以做出精确的判断。并且植物在形态上表现出缺硫症状时,已经对生长造成了严重影响,早在出现缺硫症状之前,内部生理生化指标就已经发生了变化,所以组织分析的应用非常普遍。可以作为硫素诊断的指标很多,如植株的总硫量,无机硫(主要是硫酸根 SO_4^{2-})含量,无机硫与总硫量的比值($\text{SO}_4^{2-}\text{-S}/\text{S}_0$),有机硫与有机氮的比值(S_0/N_0),总硫量与总氮量的比值(S_t/N_t)等^[22]。最近的一些研究结果认为,中断供硫后,作物根系内表现出酰胺的快速积累^[8,23],也可作为诊断指标。组织分析是较为可靠的诊断方法,但必须根据不同作物的需硫规律、不同生育时期的需硫特性确定不同作物、不同生育阶段的需硫临界指标。

6 硫肥的施用

大量研究已证明,农业生产中施硫是促进作物产量提高并补充土壤硫素的合理办法。硫肥的种类很多,有硫酸铵、石膏、硫磺等。硫肥的施用方式有撒施、条施、穴施,在研究硫肥的使用效果时,许多试验都设计了不同用量,但并没有确定作物的适宜用量。

参考文献

- [1] Morris R J. Sulphur in word agri. J. TSI-FAJ Symp. Sulphur in India Agric. 1988(1): 1-14.
- [2] 刘崇群. 土壤硫素和硫肥施用问题. J. 土壤学进展, 1981(9): 11-19.
- [3] 刘崇群, 陈国安, 曹淑卿, 等. 中国农业中硫的概述. J. 中国硫资

源和硫肥需求的现状和展望学术讨论会论文集. 北京: 农业出版社. 1993: 154-162

[4] Leustek T, Martin M N, Bick JA, et al. Pathways and regulation of sulfur metabolism revealed through molecular and genetic studies [J] . Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol. 2000, 51: 141-159.

[5] Leustek T, Salitok. Sulfate transport and assimilation in Plants [J] . Plant Physiol. 1999, 120: 637-644.

[6] Saito K. Sulfur assimilatory metabolism [J] . Plant Physiol. 2004, 136: 2443-2450.

[7] Cacco G, Ferrari G, Saccomani M. Pattern of sulfate uptake during root elongation in maize; its correlation with productivity [J] . Physiol Plant, 1980, 48: 375-378.

[8] Zhao F J, Hawesford M J, Warrilow H G S. Response of two wheat varieties to sulphur addition and diagnosis of sulphur deficiency [J] . Plant and Soil. 1996, 181: 317-327.

[9] Sunapi Anderson J W. Distribution and redistribution of sulphur supplied as sulphate to root during vegetative growth of soybean [J] . Plant Physiol. 1996 110: 1151-1157.

[10] 王庆仁, 林葆. 植物硫营养研究的现状与展望 [J] . 土壤肥料. 1996 (3): 16-19.

[11] Harwood J L. The biochemistry pergamon of plant [M] . Academic Press, 1980(4): 301-320.

[12] 王庆仁, 林葆. 硫胁迫对油菜超微结构及超细胞水平硫分布的影响 [J] . 植物营养与肥料学报. 1999(5): 46-49.

[13] 祁葆滋. 硫营养对小麦、玉米碳、氮代谢中几项生理参数的影响 [J] . 作物学报, 1989 15(1): 31-35.

[14] 李立人, 王维光, 韩祺. 苜蓿二磷酸核酮糖(RUBP)羧化酶体内活化作用的调节 [J] . 植物生理学报. 1986 12(3): 33-39.

[15] 陈克文. 作物的硫素营养与土壤肥力 [J] . 土壤通报. 1982(5): 43-46.

[16] Randall P J. Evaluation of the sulphur status of soils and plants: techniques and interpretation [J] . TSI-FAI Symp. Sulphur in Indian Agric. 1988 (3): 1-15.

[17] Terry Norman. Effects of sulfur on the photosynthesis of intact leaves and isolated chloroplast of sugarbeets [J] . Plant Physiol. 1976 57: 477-479.

[18] 刘存辉, 董树亭, 胡昌浩. 硫在作物增产中的作用研究进展 [J] . 山东农业大学学报, 1998, 29(1): 121-124.

[19] 杨明杰, 林咸永, 肖永娥. Cd 对不同种类植物生长和养分积累的影响 [J] . 应用生态学报. 1998 9(1): 89-94.

[20] 曹恭, 梁鸣早. 硫—平衡栽培体系中植物必需的中量元素 [J] . 土壤肥料. 2003(1): 51-53.

[21] 林葆, 李书田, 周卫. 土壤有效硫评价方法和临界指标的研究 [J] . 植物营养与肥料学报. 2000 6(4): 436-445.

[22] Dijkshoom W, Van Wijk A L. The sulphur requirements of plants as evidenced by sulphur-nitrogen ratio in the organic matter a review of published data [J] . Plant and Soil. 1967, 26: 129-157.

[23] Bell C I, Clarkson D T, Cram W J. Partitioning and redistribution of sulfur during sulfur-stress in *Macrotilium atropurpureum* cv *Siratro* [J] . J. Exp. Bot. 1995, 46: 73-81.

Research Progress on Sulfur Nutrition of Plant

LI Hai-yun, ZHANG Fu-jun, QI Hui, ZHAO Yan

(College of Agriculture, Liaocheng University, Liaocheng Shandong 252059, China)

Abstract: According to research on sulfur element domestic and foreign in recent years, the plant's absorption and transportation to the sulfur element, the sulfur element's physiological action, sulfur lacking reason and symptom, diagnosis target, and so on were summarized.

Key words: Sulfur; Absorption and transportation; Physiological action; Diagnosis target

蔬菜“三害”诊断

1 病害

由病原寄生物侵染引起的植物不正常生长和发育受到干扰破坏所表现的病态,常有发病中心,由点到面。真菌病害蔬菜遭到病菌寄生侵染植株、感病部位生有霉状物、菌丝体并产生病斑的症状。细菌病害蔬菜感病使组织解体腐烂、溢出菌脓有臭味。病毒病害蔬菜感病引起的畸形、丛簇、矮化、花叶皱缩等症并伴有传染扩散现象。

2 虫害

有害昆虫,如蚜虫、白粉虱、棉铃虫等刺吸、啃食蔬菜引起的植株非正常生长和伤害现象,有虫体可见,无病原体可见。

3 生理性病害

受不良生长环境限制以及天气、种植习惯、管理不当等因素影响,蔬菜局部和整株产生的异常,开始时无虫体和病原体,常开始成片发生。

3.1 药害

过量施农药或误施、飘移等因素造成的生长异常、枯死等现象。杀菌剂药害:因施用含有对花、果实有刺激作用成分的杀菌剂造成的落花落果以及过量药剂所产生植株及叶片异形现象。杀虫剂药害:因过量和多种杀虫剂混配喷施所产生的烧叶、白斑等现象。除草剂药害:除草剂超量使用造成土壤残留,下茬受害黄化、抑制生长等现象,以及喷施除草剂飘移造成的近邻蔬菜受害现象。激素药害:因气温、浓度的过高、过量或喷施

不当造成植株异形、畸形果、裂果、僵化叶等现象。

3.2 肥害

因偏施化肥,造成土壤盐渍化、缺素或过剩(中毒症),造成的植株烧灼、枯萎、黄叶、化瓜等现象。缺素症:施肥不足、脱肥或过量施入单一肥料造成某些元素固定,使植株不易吸收,而缺乏微量元素现象。中毒症:过量施入某种化肥和微肥,或环境污染造成的某种元素过量。

3.3 天气灾害

因天气的变化、突发性天灾造成的危害。寒害:冬季持续低温对蔬菜生长造成的低温障碍。冻害:突然降温、霜冻造成的危害。热害:因持续高温对不耐热蔬菜造成的高温障碍。烫伤:阴雨放晴后的超高温强光下枝叶灼伤。涝害:水灾植株泡淹造成的危害。