

光强对油菜和诸葛菜电子流传递和硝酸盐累积的影响

杨 波¹, 吴 沿 友^{1,2}

(1. 江苏大学 农业工程研究院, 现代农业装备与技术教育部重点实验室, 江苏 镇江 212013;

2. 中国科学院 地球化学研究所, 环境地球化学国家重点实验室, 贵州 贵阳 550002)

摘 要:以油菜和诸葛菜幼苗为试材, 研究 5 个光强梯度对其光合电子流传递和叶绿素含量、光合特征、硝酸盐含量、硝酸还原酶活性的影响。结果表明:油菜和诸葛菜的光合电子流传递随光强增加, 先缓慢增加后快速上升并达到最大, 叶绿素含量、光合速率、硝酸还原酶活性与光强呈正相关, 硝酸盐含量与光强呈负相关, 诸葛菜和油菜幼苗在光照剂量分别为 275 和 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 时, 光合电子流传递快速增加, 硝酸还原酶活性快速增强, 硝酸盐含量快速下降, 存在一个明显的光照强度拐点, 在拐点光照强度之后, 油菜和诸葛菜光合电子流传递和硝酸盐含量变化不显著。从经济角度来讲, 拐点光照强度即为苗期油菜和诸葛菜的最优光照强度。

关键词:光照强度; 电子传递速率; 硝酸盐含量; 硝酸还原酶活性

中图分类号:S 634.3 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)12-0017-04

光照是绿色植物进行光合自养作用并赖以生存的前提条件, 光照的强弱直接影响植物的生长发育。一方面光照是植物进行光合作用必需的能量来源, 是形成叶绿素的必要条件; 同时, 它还调节着碳、氮同化过程中许多酶的活性和气孔开度, 影响植物的生长代谢和物质传输^[1], 其中硝酸还原酶(Nitrate reductase, NR)是植物体内 NO_3^- 同化的关键酶和限速酶, 对植物体内硝酸盐累积具有重要作用; 同时 NR 也是一种光诱导酶, 光能通过光合电子流传递来活化硝酸还原酶^[2], 进而影响硝酸盐在植物体内的累积。

植物在低光强下, 叶片中产生的光合电子流仅仅被用作碳的还原, 碳水化合物供应少, 硝酸还原酶活性低, 硝酸还原的速度较慢。高光强下, 植物叶片中的光合电子流不仅被用作碳的还原, 还被用作硝酸的还原, 当光合电子流在满足碳还原的基础上多出达 8% 的电子传递流时才能打开硝酸还原的开关^[3], 硝酸还原的速度迅速增加, 硝酸盐含量大幅下降。周秋月等^[4]报道, 生菜硝酸盐含量与光照强度之间呈负相关关系, 硝酸盐含量在光照强度 225 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 时出现显著的下降, 存在一个硝酸盐含量快速下降的光照强度拐点。现以油菜

和诸葛菜为试材, 进一步验证植物叶片光合电子流随光照强度的变化规律, 及是否存在一个硝酸盐快速下降的光照强度拐点, 以及光合电子流变化与硝酸还原酶活性、硝酸盐累积的关系, 并结合光合电子流在光照强度拐点附近的变化进一步揭示电子流传递变化对硝酸盐累积的影响。

1 材料与方法

1.1 试验材料

油菜(*Brassica napus*)品种为“秦优 7 号”, 购于镇江市种子公司; 诸葛菜(*Orychophragmus violaceus*), 又名二月兰, 种子采自镇江南山。

1.2 试验方法

油菜试验于 2010 年 7 月 12 日至 2010 年 8 月 6 日在江苏大学农业工程研究院人工气候室进行。在江苏大学温室内育苗至四叶一心时, 移栽到营养钵中, 营养钵中的基质为有机肥土, 缓苗 3 d 进行为期 21 d 的光强处理。试验设 5 个光强梯度: 分别为 75、150、225、275、325 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$, 分别用 L1、L2、L3、L4、L5 表示。

诸葛菜试验于 2011 年 8 月 10 日至 2011 年 9 月 4 日在江苏大学农业工程研究院人工气候室进行, 人工气候室环境、日常管理与上述油菜试验相同。试验设 5 个光强梯度: 150、200、250、300、350 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$, 分别用 L1、L2、L3、L4、L5 表示。

人工气候室环境条件: 昼/夜温度 25℃/20℃, 每天光照 14 h, 黑暗 10 h, 湿度为恒湿 60%, 二氧化碳浓度基本维持在 450~600 mg/kg, 试验中根据干湿状况适量浇水。

第一作者简介:杨波(1985-), 男, 在读硕士, 研究方向为农业生物环境。

责任作者:吴沿友(1966-), 男, 博士, 研究员, 博士生导师, 现主要从事农业工程方面的研究工作。E-mail: yanyouwu@ujs.edu.cn。

基金项目:江苏高校优势学科建设工程资助项目(苏财教[2011]8号)。

收稿日期:2012-03-27

1.3 项目测定

叶绿素含量采用 SPAD-502 叶绿素仪进行测定, 每组处理测定 3 株, 每株 3 次重复, 取平均值。光合作用情况采用美国产 Li-6400 便携式光合仪测定, 测定时间分别为 10:00、14:00、18:00, 每组处理测定 3 株, 每株 3 次重复, 取平均值。叶绿素荧光参数: PAM-2000 调制叶绿素荧光仪测定, 测定前暗处理 15~20 min, 取 PAR 为 $246 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 下的值。分别采用紫外分光光度法^[5]和活体法测定叶片中硝酸盐和硝酸还原酶活性^[6]。

2 结果与分析

2.1 叶绿素含量的变化

叶绿素是植物生长状况的重要指标之一, 过强或过弱的光照强度都不利于植物叶绿素的合成, 进而影响到

光合作用、光合电子流传递和碳、氮代谢。由表 1 可知, 油菜和诸葛菜叶片叶绿素含量均随光照强度的增加而增加, 增加幅度逐渐变小。L2 处理较 L1 处理, 油菜和诸葛菜叶绿素含量分别增加了 105.8%、91.5%, L5 处理较 L4 处理, 诸葛菜和油菜叶绿素含量分别仅增加了 2.3%、6.6%, 方差分析表明诸葛菜各组处理之间均存在显著性差异, 油菜 L4 与 L5 之间的差异不显著, 表明光强对油菜和诸葛菜叶绿素含量变化影响明显。一般认为弱光或遮荫下生长的作物叶绿素含量增加^[7], 但该试验中低光强处理组油菜与诸葛菜叶绿素含量较低, 高光强处理组, 叶绿素含量变化不大, 原因可能与试验中高光强下叶片单位面积叶绿体数目增多有关系, 弥补了叶绿体体积变小的影响。

表 1 不同光强下油菜和诸葛菜的叶绿素含量

Table 1 The intensity of chlorophyll content of *B. napus* and *O. violaceus* under different light

处理 Treatment	油菜光照强度 Light of <i>B. napus</i> / $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$	油菜叶绿素含量 SPAD SPAD of Chlorophyll content of <i>B. napus</i>	诸葛菜光照强度 Light of <i>O. violaceus</i> / $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$	诸葛菜叶绿素含量 SPAD SPAD of Chlorophyll content of <i>O. violaceus</i>
L1	75	$8.97 \pm 0.27\text{a}$	150	$10.36 \pm 0.31\text{c}$
L2	150	$18.46 \pm 0.23\text{b}$	200	$19.84 \pm 0.26\text{b}$
L3	225	$23.65 \pm 0.46\text{c}$	250	$24.63 \pm 0.38\text{a}$
L4	275	$27.10 \pm 0.52\text{d}$	300	$29.23 \pm 0.43\text{d}$
L5	325	$27.72 \pm 0.47\text{d}$	350	$31.17 \pm 0.49\text{e}$

注: 同一列字母不同者, 表示差异显著 ($P < 0.05$, $n=3$, 单因素方差分析)。

Note: The same column different letters, significant differences ($P < 0.05$, $n=3$ single-factor analysis of variance).

2.2 光合速率的变化

光合作用不仅能将 CO_2 同化成碳水化合物, 而且还参与在叶绿体内进行的氮代谢, 光合作用中光反应、光合电子流、碳代谢与氮代谢之间有密切关系。由图 1 可知, 诸葛菜和油菜的净光合速率在低光强处理组中, 随光照强度增加而增加的幅度较大, 在光强较高处理组中, 光合速率提高的幅度明显变小。在 5 组光强处理中, L1 处理下油菜和诸葛菜光合作用最弱, L3 处理下其光合速率增加最大, 分别达到 131.5%、72.1%, L4 处理下增速下降, 分别为 39.8%、38.7%, L4 处理后光合速率达到最大, 基本保持不变。植物在光饱和点以前, 光合速率随光强的增加快速增加, 达到饱和点后, 增加的幅

度逐渐受温度、二氧化碳浓度、气孔开放程度等因素的影响, 这可能是 L5 处理相较 L4 处理光合速率增加不明显的原因。对 5 组光强处理进行显著性分析后发现, 油菜和诸葛菜 L4 与 L5 处理之间无显著性差异, 其它处理之间存在显著性。从光合作用效率的角度分析, 光照强度达到 L4 水平就能完全满足油菜和诸葛菜幼苗光合作用的需要。

2.3 硝酸盐含量和硝酸还原酶活性的变化

由图 2、3 可知, 油菜和诸葛菜幼苗硝酸还原酶活性高则硝酸盐含量低, 二者呈负相关关系。油菜硝酸盐含量的降幅从 L1 到 L5 依次为: 17.63% (L1 与 L2), 19.14% (L2 与 L3), 36.76% (L3 与 L4), 10.65% (L4 与 L5), 硝酸还原酶活性增幅依次为: 56.7% (L1 与 L2), 77.91% (L2 与 L3), 18.34% (L3 与 L4), 8.33% (L4 与 L5); 诸葛菜硝酸盐含量的降幅从 L1 到 L5 依次为: 18.11% (L1 与 L2), 21.56% (L2 与 L3), 51.08% (L3 与 L4), 13.24% (L4 与 L5), 硝酸还原酶活性增幅依次为: 78.85% (L1 与 L2), 84.64% (L2 与 L3), 21.13% (L3 与 L4), 7.18% (L4 与 L5)。其中油菜和诸葛菜硝酸盐含量在 L4 组处理下快速下降, 硝酸盐含量分别达到 1.256、1.020 mg/g FW, 与周秋月等的报道一致, 存在一个硝酸盐含量快速下降的光照强度拐点, 这可能是低光强下, 植物叶片光合作用产生的电子流仅仅被用来还原碳, 硝

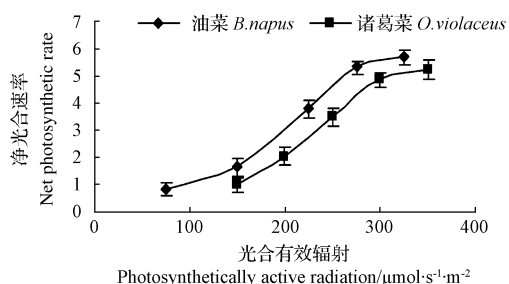


图 1 不同光照强度下油菜和诸葛菜净光合速率的变化

Fig. 1 The variation of net photosynthetic rate of *B. napus* and *O. violaceus* under different light

酸还原速度较慢,高光强下,植物叶片的光合电子流除了用来还原碳,还被用来硝酸的还原,使硝酸盐含量快速下降。L5 组处理下硝酸盐含量只是小幅下降,同时 L5 组处理下油菜和诸葛菜光合速率相较于 L4 组处理也只是小幅增长,因此在实际生产中,从产品质量、综合经济效益来讲,L4 组时的光照强度是最优的光照强度。

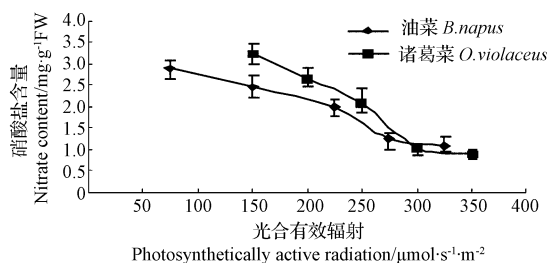


图2 不同光照强度下油菜和诸葛菜硝酸盐含量的变化

Fig. 2 The variation of nitrate content under different light of *B. napus* and *O. violaceus*

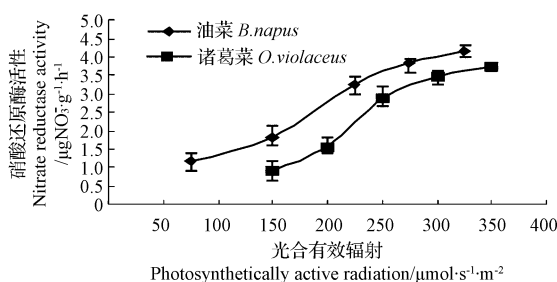


图3 不同光照强度下油菜和诸葛菜硝酸还原酶活性的变化

Fig. 3 The variation of nitrate reductase activity under different light of *B. napus* and *O. violaceus*

2.4 叶绿素荧光参数光合电子流的变化

叶绿素荧光信号包含了丰富的光合作用信息,能快速、灵敏的研究逆境因子对植物光合作用的影响,是一种无损伤的活体测定和诊断技术^[8]。电子流传递速率(ETR)表示叶片的表观光合电子传递速率,也反映叶片PSII的活性,与植物光合速率存在显著的线性关系^[9]。由图4可知,油菜和诸葛菜ETR值整体随光照强度的增加而增大,L2处理相较于L1处理油菜和诸葛菜ETR值分别增加了27.1%、30.3%,L2到L3处理之间,ETR值则出现快速上升,增速分别达到42.91%、47.5%,L4处理下油菜、诸葛菜ETR值接近最大,即光强分别为275、300 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 时,L5处理相较于L4增加不明显。结果表明,低光强下油菜和诸葛菜ETR值增加缓慢,光强达到一定程度后快速上升,达到最大值后趋于平衡。ETR电子流的变化趋势与上述净光合速率的变化趋势一致,光强对光合电子流的影响可能是通过光合速率的变化引起的,因此可以反过来用ETR的值来判断不同光强下作物的净光合速率。同时在L4处理下,光合电子流基本达到最大,硝酸盐含量基本达到最小,二者成负相关关系,进一步证实电子流传递对硝酸盐累

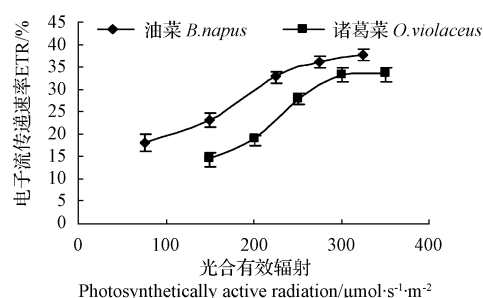


图4 不同光强下油菜和诸葛菜ETR的变化

Fig. 4 The ETR variation of *B. napus* and *O. violaceus* under different light

积有显著影响。

3 结论与讨论

油菜和诸葛菜存在一个硝酸盐含量快速下降的光照强度的拐点,而光照强度对硝酸盐累积的影响是通过表观光合电子流的传递来实现的,相反根据表观光合电子流的变化可以快速、方便的确定作物需要的合理光照强度,从经济和实用的角度来讲275、300 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 分别是苗期油菜和诸葛菜的最佳光照强度。

光照强度对诸葛菜和油菜叶绿素含量、叶绿素荧光参数光合电子流传递、光合速率、硝酸盐还原酶活性、硝酸盐含量都有显著影响。其中,油菜和诸葛菜光合电子流传递ETR的变化趋势与光合速率保持一致,L2处理到L3处理之间快速增加,在L4处理下基本达到最大。L4处理之前光照强度是影响油菜和诸葛菜光合速率的主要因素,L4处理之后温度、CO₂含量等因素成为影响光合速率的主要因素,因此L5处理下,光合电子流和光合速率只是微弱增加。油菜和诸葛菜硝酸盐含量与硝酸还原酶活性呈显著负相关,硝酸盐含量在L3到L4处理之间快速下降,L5处理与L4处理之间没有显著性差异,而硝酸还原酶活性在L2处理后快速上升,逐渐增大。

该试验中油菜和诸葛菜也同样存在一个硝酸盐含量快速下降的光照强度拐点,即光照强度分别为275、300 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$,这与周秋月等^[4]的结论一致,即达到一定光照强度后,植物体内硝酸盐含量快速下降。一般来讲,植物体内的氮素代谢与光合作用提供的碳骨架、还原力和硝酸还原酶活性有直接关系。在油菜和诸葛菜光照强度分别为275、300 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 时,光合电子流达到最大,能够提供碳、氮代谢所需的充足的还原力,此时氮素代谢所需要的碳骨架也是满足的,而硝酸还原酶活性的激活也是通过光合电子流来实现的。因此,光强对油菜和诸葛菜硝酸盐含量的影响主要是通过光合电子流的变化来实现的,也即可以通过光合电子流的变化来预测不同光强下硝酸盐含量的累积。

油菜、诸葛菜除了作为油料作物以外,其嫩茎叶是

冬春季节人们的日常食用蔬菜。蔬菜的硝酸盐含量高被看做是蔬菜品质的一个重要指标,因为摄入硝酸盐含量过高的蔬菜会增加人们患肠胃癌、高铁血红蛋白症的几率^[10-11]。由于光照强度的不足使设施栽培的蔬菜常处于弱光环境下生长,体内硝酸盐含量过量积累,容易导致人体摄入硝酸盐含量过高。人工补光成为提高蔬菜产量,降低蔬菜硝酸盐含量的重要手段。传统的补光剂量的确定往往是前人经验的累积,调控精确度相对较低,测定作物生理指标过程复杂、费时,并且损耗蔬菜样品,而且随着作物品种、环境因子、定植周期的变化而不断变化,经常出现补光过强造成能源浪费,补光过低达不到补光效果等情况。该试验结果表明,光照强度对硝酸盐含量变化的影响主要是通过光合电子流的变化实现的,因此根据电子流的变化规律与硝酸还原酶活性、硝酸盐含量累积之间的规律,通过叶绿素荧光仪测定出光合电子流快速上升到最大值时的光照强度,就能得出使蔬菜体内硝酸盐含量快速下降的合理补光强度,这是一种高效、快速、方便的设施蔬菜合理光照强度的确定方法。

参考文献

- [1] 朱为民,万延慧,朱龙英,等.白菜硝酸盐含量与光合碳代谢的关系研究[J].内蒙古农业大学学报,2007,28(3):163-167.
- [2] 刘丽,甘志军,王宪泽.植物氮代谢硝酸还原酶水平调控机制的研究进展[J].西北植物学报,2004,24(7):1355-1361.
- [3] Evans J R. The dependence of quantum yield on wavelength and growth irradiance [J]. Aust. J. Plant Physiol,1987,14:69-79.
- [4] 周秋月,吴沿友.光强对生菜硝酸盐累积的影响[J].农机化研究,2009(1):189-192.
- [5] 朱延姝,冯辉.不同弱光环境下番茄幼苗干重和叶面积的变化[J].辽宁农业科学,2006(5):4-6.
- [6] 陈年来,高艳梅,张玉鑫.种子大小和光照强度对西瓜幼苗生长的影响[J].中国瓜菜,2006(3):1-3.
- [7] 时向东,文志强,刘艳芳,等.不同光强对作物生长影响的综述[J].安徽农业科学,2006,34(1):4213-4218.
- [8] 林世青,许春辉,张其德,等.叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的应用[J].植物学通报,1992,9(1):1-16.
- [9] Michal K,Kaftan D,Nedbal L. On the relation between the non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and photosystem II light harvesting efficiency-a repetitive flash fluorescence induction study [J]. Photosynthesis Research,2001,68:141-152.
- [10] Bartsch H,Ohshima H,Pignatelli B. Inhibitors of endogenous nitrosation: mechanisms and implications in human cancer prevention [J]. Mutation Research,1988,202:307-324.
- [11] Slob W, van der Berg R, van Veen M P. A statistical exposure model applied to nitrate intake in the Dutch population. In: Health Aspects of Nitrates and Its Metabolites [M]. Strasbourg: Council of Europe Press,1995: 75-82.

Effect of Light Intensity on the Electron Stream Transmission and Nitrate Cumulation in *Brassica napus* and *Orychophragmus violaceus*

YANG Bo¹, WU Yan-you^{1,2}

(1. Key Laboratory of Modern Agricultural Equipment and Technology, Ministry of Education, Jiangsu University, Zhengjiang, Jiangsu 212013;
2. State Key Laboratory of Environmental Geochemistry, Institute of Geochemistry, Chinese Academy of Sciences, Guiyang, Guizhou 550002)

Abstract: With seedlings of *B. napus* and *O. violaceus* as experimental materials, the effects of five light intensity gradients on electron stream transmission, chlorophyll content, photosynthetic characteristics, nitrate content and nitrate reductase activity were studied. The results showed that with light intensity increasing the electron stream transmission, firstly slowly increased, and rapidly rised until reached maximum, photosynthetic rate, chlorophyll content and nitrate reductase activity of *B. napus* and *O. violaceus* were positive correlativity to light intensity. The contents of nitrate was negative correlation to light intensity. Analyzed indicators to obtain that $275 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ and $300 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ respectively was the best light intensity of *B. napus* and *O. violaceus*. In this light intensity photosynthetic electron stream rapidly increased, nitrate reductase activity increased quickly, the nitrate content decreased rapidly. There was a clear turning point of light intensity, and after this point the changes of photosynthetic electron stream, nitrate content and nitrate content are not notable.

Key words: light intensity; electron transport rate; nitrate content; nitrate reductase active