

DOI:10.11937/bfyy.201601003

# 外源蔗糖对 $\text{NO}_3^-$ 胁迫下叶用莴苣碳氮代谢的影响

常丽丽<sup>1</sup>, 廖宗文<sup>2</sup>, 陈日远<sup>1</sup>, 刘厚诚<sup>1</sup>, 宋世威<sup>1</sup>, 孙光闻<sup>1</sup>

(1. 华南农业大学 园艺学院, 广东 广州 510642; 2. 华南农业大学 资源与环境学院, 广东 广州 510642)

**摘要:**以意大利生菜 (*Lactuca sativa* L. 'Yidali') 为试材, 采用水培方法, 以常规营养液 (7.5 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ ) 培养, 以叶面喷施清水作为对照 (CK), 在 75 mmol/L  $\text{NO}_3^-$  胁迫下, 通过叶面喷施 0 mmol/L (T1)、3 mmol/L (T2) 的蔗糖, 测定地上部鲜重、干重、硝酸盐、铵态氮 ( $\text{NH}_4^+$ )、可溶性糖、蔗糖、硝酸还原酶 (NR)、谷氨酰胺合成酶 (GS)、谷氨酸脱氢酶 (GDH)、蔗糖合成酶 (SS)、蔗糖磷酸合成酶 (SPS)、全氮含量及全氮积累量等指标, 研究外源蔗糖对  $\text{NO}_3^-$  胁迫下叶用莴苣碳氮代谢的影响。结果表明: 在整个生长期, T1 处理叶用莴苣的生长受到显著的抑制, 外加蔗糖处理可以缓解  $\text{NO}_3^-$  胁迫对叶用莴苣生长的抑制, 其中在第 3、4 次取样时缓解作用较明显; 与 T1 处理相比, T2 处理显著提高了叶用莴苣中可溶性糖、蔗糖含量, 提高了 SS、SPS 的活性, 并随着生长时间的延长而逐渐提高, 在第 3、4 次取样时表现较明显; 与 T1 处理相比, T2 处理显著提高了全氮的积累量, 在第 3 次取样时表现较明显; 在第 4 次取样时显著提高 NR 活性, 降低了硝酸盐、 $\text{NH}_4^+$  含量; 同时, 外源蔗糖略提高了植株中 GDH 和 GS 活性。

**关键词:**蔗糖;  $\text{NO}_3^-$  胁迫; 叶用莴苣; 碳代谢; 氮代谢**中图分类号:**S 636.2 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)01-0010-06

土壤次生盐渍化已经成为设施蔬菜生长的主要障碍, 有研究表明, 偏施氮肥造成  $\text{NO}_3^-$  在土壤中积累是当前设施土壤出现次生盐渍化和发生连作障碍的主要原因之一<sup>[1-2]</sup>。碳、氮代谢是植物体内最基本的两大代谢过程, 在植物的生命活动中起着举足轻重的作用。碳氮代谢相互影响、相互制约, 其在作物的生育期间的变化动态直接影响光合产物的形成、转化以及矿质营养的吸收、蛋白质的合成等<sup>[3]</sup>。盐胁迫不仅直接降低了光合作用, 降低了光合产物的积累, 同时造成了植物同化氮的能力降低, 直接造成氮营养缺乏<sup>[4]</sup>。

近年来的研究表明, 糖可以作为强有力的信号分子被植物细胞感知, 进而广泛地参与植物代谢调控<sup>[5]</sup>。其调节过程可以在己糖激酶、糖代谢中间物以及糖分子水平上展开<sup>[6]</sup>。糖也参与了植物氮同化酶的调节。糖可以在转录水平上促进离体植物叶片硝酸还原酶 (NR) 表达<sup>[7]</sup>; 外源蔗糖能导致烟草叶片中谷氨酰胺合成酶

(GS) 活性显著升高<sup>[8]</sup>; 蔗糖预处理可以明显增加盐胁迫下小麦幼苗的总氮量, 增强小麦幼苗氮同化相关酶活性<sup>[9]</sup>。

该试验通过研究喷施外源蔗糖对  $\text{NO}_3^-$  胁迫 (75 mmol/L) 下叶用莴苣碳、氮代谢的影响, 探索外源蔗糖缓解  $\text{NO}_3^-$  胁迫的可能途径, 旨在为维持  $\text{NO}_3^-$  胁迫叶用莴苣的碳、氮代谢平衡、减轻  $\text{NO}_3^-$  胁迫对作物的毒害作用提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试品种为耐抽薹意大利生菜, 于 2013 年 10 月 25 日播种, 以珍珠岩为基质进行穴盘育苗, 当幼苗长到三叶一心时, 选取生长一致的健壮幼苗移至装有 36 L 营养液的泡沫箱中, 每箱 18 株。营养液大量元素采用 1/2 霍格兰配方, 微量元素为通用配方。

### 1.2 试验方法

试验于 2013 年 10—12 月在华南农业大学园艺学院试验基地温室内进行。试验共设 3 个处理 (表 1)。定植缓苗 5 d 后开始  $\text{NO}_3^-$  胁迫处理。胁迫初期为防止盐毒害, 过量的  $\text{NO}_3^-$  分 4 d 加入, 以使胁迫处理的总  $\text{NO}_3^-$  浓度达到 75 mmol/L, 营养液 pH 保持在 6.0 左右。分别在第 2 次喷糖后的第 6 天和第 9 天, 第 3 次喷糖后的第 6 天、第 9 天取样。

**第一作者简介:**常丽丽 (1988-), 女, 硕士, 研究方向为蔬菜学。E-mail: 349511819@qq.com.

**责任作者:**孙光闻 (1968-), 女, 博士, 副教授, 现主要从事蔬菜学等研究工作。E-mail: sungw1968@scau.edu.cn.

**基金项目:**现代农业产业技术体系专项基金资助项目 (CARS-25-C-04)。

**收稿日期:**2015-09-24

表 1

试验设计

Table 1

Experiment design

处理 Treatment	处理方法 Treatment method	用法用量 Usage	喷施时间 Spraying time
CK	常规营养液(7.5 mmol/L NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )+喷施清水	采用叶面喷施,每箱约喷施 250 mL,使叶面充分淋湿	分别在达到处理浓度的第 1、8、18 天时喷施,共 3 次
T1	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> 胁迫(75 mmol/L NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )+喷施清水		
T2	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> 胁迫(75 mmol/L NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )+喷施 3 mmol/L 蔗糖		

1.3 项目测定

地上部鲜重用天平称量;地上部干重取样放入烘箱中,105℃杀青 15 min,然后在 80℃下烘至恒重,用万分之一分析天平称取干重;采用李合生等<sup>[10]</sup>的方法测定 NR、硝酸盐含量和可溶性糖含量;采用靛酚蓝比色法测定 NH<sub>4</sub><sup>+</sup><sup>[11]</sup>;采用 MAGALHAES 等<sup>[12]</sup>的方法测定 GS、谷氨酸脱氢酶(GDH)含量。蔗糖含量采用间二苯酚法测定;蔗糖合成酶(SS)、蔗糖磷酸合成酶(PPS)活性采用蒽酮比色法测定,略作改进<sup>[13]</sup>;全氮含量采用凯氏定氮法测定<sup>[10]</sup>。

1.4 数据分析

试验数据的统计分析使用 SPSS 17.0 软件,单因素分析使用 Duncan 法,作图采用 Excel 2003 软件。

2 结果与分析

2.1 外源蔗糖对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣地上部干、鲜重的影响

由图 1 可知,随着生长时间的延长各处理的地上部鲜、干重不断增加,CK、T2 增加幅度较明显,T1 增加幅

度较小。与 CK 相比,在各个取样时间 T1 处理地上部鲜重、干重均显著下降,地上部鲜重分别降低了 38.26%、46.52%、55.82%、51.03%,地上部干重分别降低了 20.45%、25.69%、31.95%、33.11%。说明 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫可显著抑制叶用莴苣的生长,降低了叶用莴苣地上部干、鲜重。与 T1 相比,在各个取样时间 T2 处理地上部鲜重、干重均显著增加,且从第 3 次取样开始大幅度增加。地上部鲜重依次增加了 24.84%、33.33%、46.94%、59.08%,地上部干重依次增加了 23.55%、25.04%、53.47%、53.54%。说明了外源蔗糖可显著缓解 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫对叶用莴苣生长的抑制。

2.2 外源蔗糖对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣硝酸盐、铵态氮含量的影响

由图 2 可以看出,硝酸盐的含量随着生长时间的增加逐渐减少,在生长后期下降的最多。与 CK 相比,在各取样阶段,T1 处理显著提高了硝酸盐含量,依次提高了 6.85%、12.81%、11.85%、37.31%。与 T1 相比,在第 1、4 次取样时,T2 处理显著降低硝酸盐含量,依次降低了

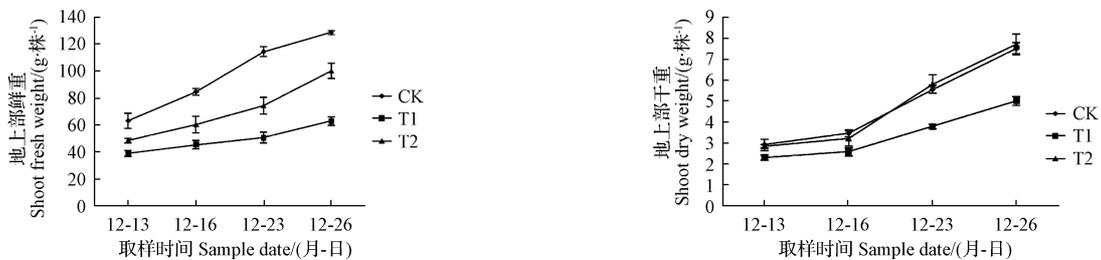
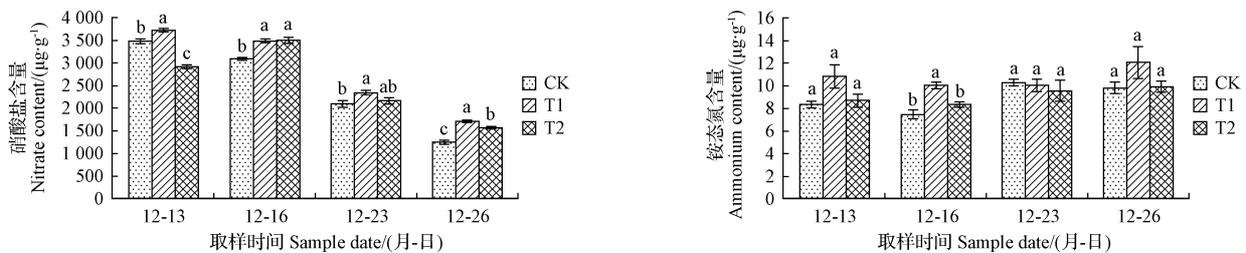


图 1 外源蔗糖对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣生长的影响

Fig.1 Effect of exogenous sucrose on growth of lettuce under NO<sub>3</sub><sup>-</sup> stress



注:图柱上不同小写字母表示差异显著(α=0.05),下同。

Note: Different letters in the column show that there is significant difference at 0.05, the same as below.

图 2 外源蔗糖对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣叶片中硝酸盐、NH<sub>4</sub><sup>+</sup>含量的影响

Fig.2 Effect of exogenous sucrose on the contents of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> of lettuce under NO<sub>3</sub><sup>-</sup> stress

21.80%、8.12%。说明外源蔗糖可以降低叶用莴苣的硝酸盐含量,促进氮的转化利用。

在第1、2、4次取样时,与CK相比,T1处理NH<sub>4</sub><sup>+</sup>含量分别增加了29.73%、34.85%、22.99%;与T1相比,T2处理NH<sub>4</sub><sup>+</sup>含量分别降低了19.79%、16.85%、21.59%。

### 2.3 外源蔗糖对NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣可溶性糖、蔗糖含量的影响

碳水化合物是重要的渗透调节物质。由图3可知,随着生长时间的延长,可溶性糖、蔗糖含量逐渐增加,其中可溶性糖含量在第3、4次取样时增加较快,蔗糖含量在第4次取样时增加较快。在前2次取样时,叶片中可溶性糖含量无显著差异;第3次取样时,与CK相比,T1、T2可溶性糖含量分别显著增加了16.60%、20.58%;第

4次取样时,与CK相比,T1处理可溶性糖含量显著增加了15.06%;与T1相比,T2处理可溶性糖含量显著增加了4.18%。

在整个生长阶段,T1、T2处理的蔗糖含量均高于CK。在第1、2次取样时,与CK相比,T1处理蔗糖含量分别显著增加25.55%、64.57%,T2分别增加了30.66%、60.54%;第3次取样时,与T1相比,T2处理蔗糖含量增加了13.73%;第4次取样时,与CK相比,T1、T2处理蔗糖含量分别增加了17.21%、35.02%,与T1相比,T2处理蔗糖含量增加了15.19%。说明了外源蔗糖可以使植株中的碳水化合物含量增加,维持细胞内渗透压平衡,从而提高植株的抗逆性;同时为氮代谢提供碳源,维持碳、氮平衡。

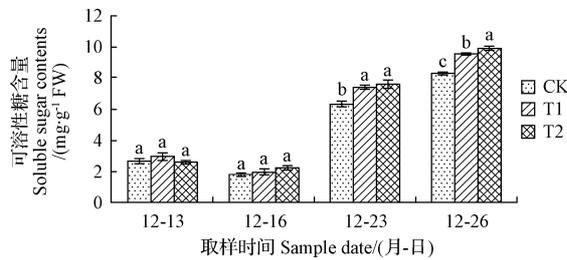
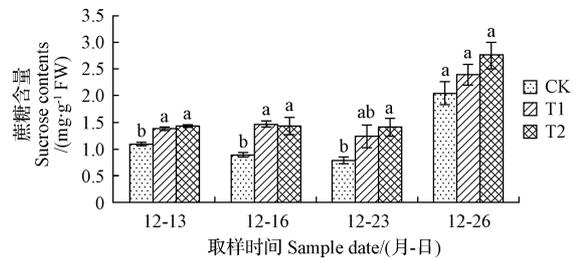


图3 外源蔗糖对NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣叶片中可溶性糖、蔗糖含量的影响

Fig. 3 Effect of exogenous sucrose on the contents of soluble sugar, sucrose of lettuce under NO<sub>3</sub><sup>-</sup> stress



### 2.4 外源蔗糖对NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣NR活性的影响

NR是植株体内硝态氮同化过程中的限速酶。由图4可知,与CK相比,NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫显著提高了NR活性,说

明高浓度的硝酸盐提高了植株体内NR活性。与T1相比,在第1、3次取样时,T2处理叶片中NR活性与T1无显著差异;在第4次取样时,T2处理NR活性显著提高了12.61%,说明外源蔗糖可以提高NR活性,提高植株对外源氮的利用能力,在第4次取样时表现较为明显。

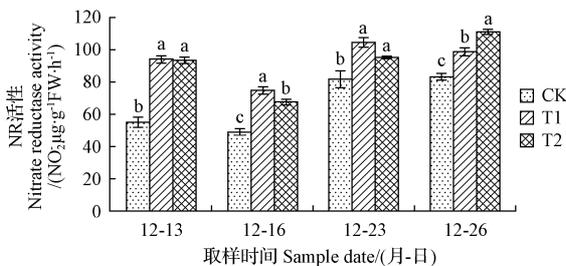


图4 外源蔗糖对NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣叶片中NR活性的影响

Fig. 4 Effect of exogenous sucrose on NR activity of lettuce under NO<sub>3</sub><sup>-</sup> stress

### 2.5 外源蔗糖对NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣GS、GDH活性的影响

GS、GDH是氮代谢中的关键酶,GS是无机氮转化成有机氮的关键酶;GDH是连接碳、氮代谢的关键点。由图5可知,与CK相比,在第1、4次取样时,T1处理降低了GS活性,依次降低了29.55%、14.87%,说明了NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫降低了GS活性;与T1相比,在第1、2、4次取样时,T2处理提高了GS活性,分别提高了11.76%、

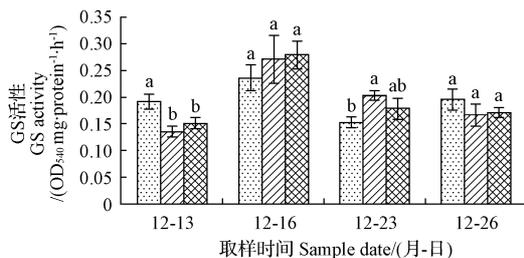
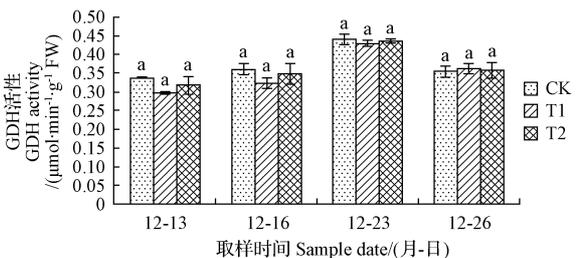


图5 外源蔗糖对NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣叶片中GS、GDH活性的影响

Fig. 5 Effect of exogenous sucrose on the activities of GS and GDH of lettuce under NO<sub>3</sub><sup>-</sup> stress



2.77%、2.76%，但无显著性差异，说明外源蔗糖可以略提高植株中 GS 活性，促进无机氮转化成有机氮。

在第 1、2、3 次取样时，与 CK 相比，T1 处理叶片中 GDH 活性分别降低了 11.79%、10.68%、2.55%；与 T1 相比，T2 处理略提高了叶片中 GDH 活性，分别提高了 6.55%、8.07%、1.63%。

### 2.6 外源蔗糖对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣 SS、SPS 活性的影响

SS 在植物中的作用即可合成蔗糖，同时也分解蔗糖。SS 和 SPS 是植物碳代谢的关键酶。由图 6 可知，在整个生长阶段，叶片中 SS、SPS 活性与蔗糖含量变化

趋势一致，即在整个生长阶段，叶片中 SS、SPS 活性均为 T2>T1>CK，且从第 3 次取样开始提高最多。在第 1 次取样时，与 CK 相比，T1 叶片中 SS、SPS 分别显著提高了 15.89%、35.82%，T2 分别显著提高了 29.13%、152.23%。在第 2 次取样时，与 CK 相比，T1 叶片中 SS、SPS 活性分别显著提高了 53.04%、33.33%，T2 分别提高了 40.87%、33.33%。第 3 次取样时，与 T1 相比，T2 中 SS、SPS 分别显著提高了 40.00%、32.41%。第 4 次取样时，与 CK 相比，T1 中 SS、SPS 分别提高了 15.25%、8.81%，T2 分别提高了 34.12%、37.29%，与 T1 相比，T2 分别提高了 16.37%、26.17%。

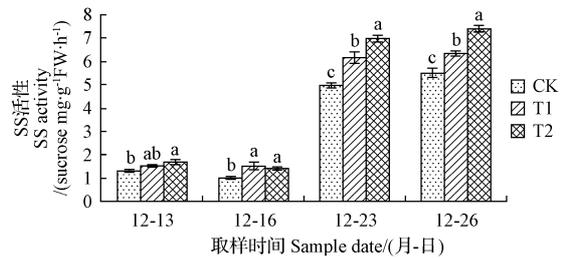
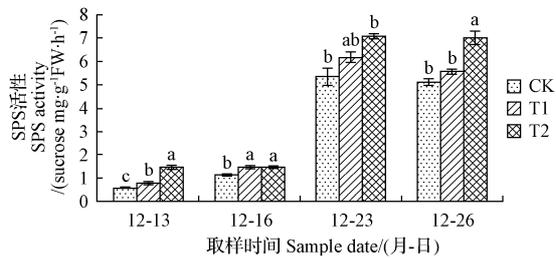


图 6 外源蔗糖对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣叶片 SS、SPS 活性的影响

Fig. 6 Effect of exogenous sucrose on the activities of SS, SPS of lettuce under NO<sub>3</sub><sup>-</sup> stress

### 2.7 外源蔗糖对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣中全氮含量和积累量的影响

由图 7 可知，随着植株的生长全氮含量逐渐下降。在生长前期与 CK 相比，T1、T2 显著降低，但 T1、T2 之间无显著差异。在生长后期与 CK 相比，T1 处理全氮含量显著下降了 5.54%，T2 下降了 2.57%；与 T1 相比，T2 显著提高了 3.14%。说明了 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫显著降低了植株中氮的含量，外源蔗糖可以提高植株中氮的含量，在

生长后期表现显著。

在整个生长期植株中全氮积累量的变化趋势一致，均为 CK>T2>T1，在生长后期积累量达到最大。在整个生长期，与 CK 相比，T1 处理全氮积累量显著降低了 25.30%、33.27%、35.47%、36.81%；与 T1 相比，T2 处理全氮积累量显著提高了 23.15%、25.68%、49.08%、58.37%，说明了 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫降低了植株对 N 素的积累，而外源蔗糖可以缓解 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下的抑制作用，提高 N 的利用率。

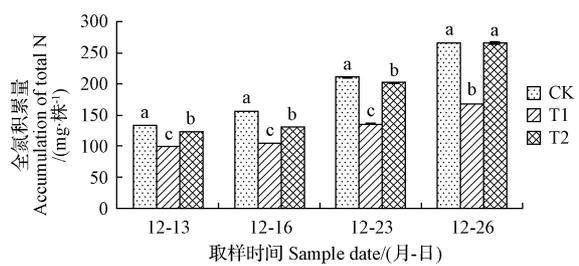
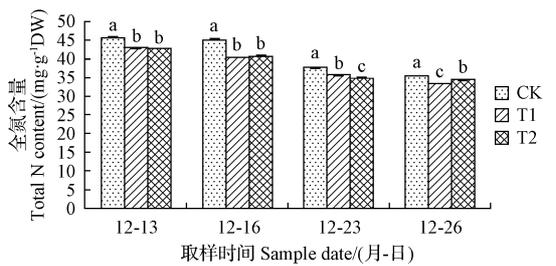


图 7 外源蔗糖对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下叶用莴苣叶片中全氮含量和积累量影响

Fig. 7 Effect of exogenous sucrose on N content and accumulation of N of lettuce under NO<sub>3</sub><sup>-</sup> stress

## 3 讨论与结论

从该试验结果来看，NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫可抑制植株的生长，一方面可能是由于盐胁迫能抑制植物光合作用，使其产生的光合碳骨架减少，造成了碳营养相对缺乏<sup>[14-15]</sup>，同时降低了植物同化氮的能力使得氮营养也缺乏<sup>[4]</sup>；另一方面可能是由于 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫破坏了植株体内的渗透平衡，破坏了细胞结构，从而破坏了植物体的代谢活动<sup>[16]</sup>。

该试验中，胁迫的同时进行喷糖处理可以显著缓解

NO<sub>3</sub><sup>-</sup>对植株生长的抑制作用。施用有机碳肥可以消除碳短板，改善碳营养<sup>[17]</sup>，而且糖代谢的强弱、路径和位点对内外环境有强烈响应，且可相应地改变植物的发育进程、增加抗逆性<sup>[18]</sup>。王志强等<sup>[9]</sup>提出蔗糖处理能提高 NR 活性并促进了硝态氮的吸收，或是作为信号物质诱导了 NR 表达的增强；李小刚<sup>[15]</sup>通过叶面喷施蔗糖提高了 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>胁迫下黄瓜幼苗中碳水化合物含量，提高碳、氮代谢相关酶活性，从而提高植株的耐盐性。SS 在植物中的作用既可合成蔗糖，同时也能分解蔗糖。盐胁迫下，

植株为了适应盐胁迫,体内需大量积累小分子物质,如脯氨酸、可溶性糖等,因此促进了 SS 的分解活性,形成大量的可溶性糖<sup>[15]</sup>;同时,SS、SPS 又是调控蔗糖代谢的关键酶,SS 可以调控果实输入蔗糖多少和代谢蔗糖的能力,参与细胞构建,提供 UDPG 构建细胞壁或者合成胍胍质,调节淀粉合成,提高植物抗逆性<sup>[19]</sup>。该试验的结果表明,喷施蔗糖可以提高植株中碳水化合物的含量,提高 SS、SPS 活性。可溶性碳水化合物的积累,不仅可以与磷脂双分子层的相互作用来稳定膜结构<sup>[20-21]</sup>,提高植株的抗逆性,还可以为氮代谢提高碳骨架,维持碳氮平衡<sup>[22-23]</sup>。

从氮代谢相关指标变化特征上看,NR 活性变化与硝酸盐含量变化相对应,即外源蔗糖可显著降低硝酸盐含量,提高 NR 活性,在第 4 次取样时表现最明显。NR 是植株体内硝态氮同化过程中的限速酶,其活性的提高说明外源蔗糖处理可以显著提高植株对外界氮的利用能力。GS、GDH 的变化特征表明, $\text{NO}_3^-$  胁迫降低了 GS 活性,抑制了无机氮转化为有机氮,从而抑制了植株的氮代谢,外源蔗糖可以提高 GS 活性,缓解  $\text{NO}_3^-$  胁迫对氮代谢的抑制作用,与 MORCUENDE 等<sup>[8]</sup> 研究结果一致;GDH 是连接碳、氮代谢的关键酶<sup>[24]</sup>,一般在植物体内  $\text{NH}_3$  浓度较高时起作用。GDH 活性各处理差异不显著,但与 T1 相比 T2 处理略有提高,可能是由于  $\text{NO}_3^-$  胁迫下植株体内  $\text{NH}_4^+$  含量增加,而外源蔗糖可能通过提高 GDH 活性来转化植株体内的  $\text{NH}_4^+$ ,提高植株对 N 的利用率,减轻  $\text{NH}_4^+$  毒性,同时为氮同化提供碳骨架。全氮的含量和积累量反映植株对氮素的利用率,该试验结果显示  $\text{NO}_3^-$  胁迫显著降低了植株对 N 素的吸收利用,而外源蔗糖可以缓解  $\text{NO}_3^-$  胁迫对 N 素吸收的抑制,提高 N 的利用率。

综上所述, $\text{NO}_3^-$  胁迫显著抑制了叶用莴苣的生长,叶面喷施蔗糖可以缓解  $\text{NO}_3^-$  胁迫的抑制作用。这可能是由于外源蔗糖可以提高植株中碳水化合物含量,碳水化合物可以作为渗透调节物质维持膜稳定,提高植株耐盐性;另外,蔗糖处理增加了碳营养,维持了碳、氮代谢平衡,促进了氮的利用,从而缓解  $\text{NO}_3^-$  胁迫对植株生长的抑制作用。

### 参考文献

- [1] 薛继澄,李家金,毕德义. 保护地栽培土壤硝酸盐积累对辣椒生长和锰含量的影响[J]. 南京农业大学学报,1995,18(1):53-57.
- [2] 傅志坚,罗安程. 设施栽培蔬菜硝酸盐积累问题[J]. 浙江农业科学,2004(2):80-82.
- [3] WIESLER F, HORST W J. Differences between among maize cultivars

in the utilization of soil nitrate and the related losses of nitrate through leaching [J]. Plant and Soil, 1993, 151(2):193-203.

- [4] 王志强,王春丽,欧吉权.  $\text{NaHSO}_3$  对盐胁迫下小麦幼苗氮同化酶及脯氨酸含量的影响[J]. 武汉植物学研究,2006,24(6):546-550.
- [5] 谢祝捷,姜东,戴廷波,等. 植物的糖信号及其对碳氮代谢基因的调控[J]. 植物生理学通讯,2002,38(4):399-405.
- [6] ROLLAND F, MOORE B, SHEEN J. Sugar sensing and signaling in plants[J]. Plant Cell, 2002(Sup):185-205.
- [7] VINCENTZ M, MOUREAUX T, LEYDECRER M T, et al. Regulation of nitrate and nitrite reductase expression in *Nicotiana plumbaginifolia* leaves by nitrogen and carbon metabolites[J]. Plant Journal, 1993, 3(2):315-324.
- [8] MORCUENDE R, KRAPP A, HURRY V, et al. Sucrose-feeding leads to increased rates of nitrate assimilation, increased rates of  $\alpha$ -oxoglutarate synthesis, and increased synthesis of a wide spectrum of amino acids in tobacco leaves[J]. Planta, 1998, 206(3):394-409.
- [9] 王志强,丁立,徐晋豫,等. 蔗糖预处理对盐胁迫小麦幼苗氮同化的影响[J]. 河北农业大学学报,2008,42(3):268-272.
- [10] 李合生,孙群,赵世杰. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2000.
- [11] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京:中国农业出版社,2000.
- [12] MAGALHAES J R, HUBER D M. Response of ammonium assimilation enzymes to nitrogen form treatments in different plant species [J]. Plant Nutrition, 1991, 14:175-185.
- [13] 张志良,瞿伟菁,李小方. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2009.
- [14] 卢元芳,冯玉田.  $\text{NaCl}$  胁迫对菠菜叶片中水分和光合气体交换的影响[J]. 植物生理学通讯,1999,35(4):290-292.
- [15] 李小刚. 外源蔗糖对  $\text{NO}_3^-$  胁迫下黄瓜幼苗生长及生理生化特性的影响[D]. 泰安:山东农业大学,2011.
- [16] 童辉. 等渗  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  和  $\text{NaCl}$  胁迫对黄瓜幼苗伤害机理的研究[D]. 南京:南京农业大学,2012.
- [17] 廖宗文,毛小云,刘可星. 有机碳肥对养分平衡的作用初探-试分析植物营养中的碳短板[J]. 土壤学报,2014,51(3):237-240.
- [18] KOCH K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2004, 7(3):235-246.
- [19] 卢合全,沈法富,刘凌霄,等. 植物蔗糖合成酶功能与分子生物学研究进展[J]. 中国农学通报,2005,21(7):34-38.
- [20] SANTARIUS K A. The protective effect of sugars on chloroplast membranes during temperature and water stress and its relationship to frost desiccation and heat resistance[J]. Planta, 1973, 113(2):105-114.
- [21] ANCHOROGUY T J, RUDOLPH A S, CARPENTER J F, et al. Modes of interaction of cryoprotectants with membrane phospholipids during freezing[J]. Cryobiology, 1987, 24(4):324-331.
- [22] 宋建民,田纪春,赵世杰. 植物光合代谢和氮代谢之间的关系及其调节[J]. 植物生理学通讯,1998,6(3):230-238.
- [23] JHA A B, DUBEY R S. Carbohydrate metabolism in growing rice seedlings under arsenic toxicity[J]. Journal of Plant Physiology, 2004, 161:101-108.
- [24] 张国英. 不同氮素水平处理对水稻碳氮代谢关键酶 GS 和 GDH 活性及表达的影响[D]. 福州:福建农林大学,2012.

## Effect of Exogenous Sucrose on Nitrogen and Carbon Metabolism of Lettuce Under $\text{NO}_3^-$ Stress

CHANG Lili<sup>1</sup>, LIAO Zongwen<sup>2</sup>, CHEN Riyuan<sup>1</sup>, LIU Houcheng<sup>1</sup>, SONG Shiwei<sup>1</sup>, SUN Guangwen<sup>1</sup>

(1. College of Horticulture, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642; 2. College of Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642)

DOI:10.11937/bfyy.201601004

# 胡颓子属五种落叶植物开花 结果物候观测与分析

曹展波, 雷小林, 龚春, 高伟, 孙颖

(江西省林业科学院, 江西 南昌 330032)

**摘要:**以胡颓子属(*Elaeagnus* Linn.)5种落叶植物为试材,观测其开花结果物候期,并运用系统聚类方法进行了分析。结果表明:木半夏、星毛羊奶子始花期出现于3月中旬,4月下旬果实开始成熟,为早花早熟型;毛木半夏、江西羊奶子的始花期出现于3月下旬或4月上旬,5月上、中旬果实开始成熟,为晚花中熟型;银果牛奶子始花期现于3月下旬,6月中旬果实开始成熟,为晚花晚熟型。

**关键词:**胡颓子属;落叶植物;开花;结果;物候

**中图分类号:**S 793.9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2016)01-0015-04

中国胡颓子属(*Elaeagnus* Linn.)植物约有67种,该属分为常绿组(*Semperiventes* Serv.)和落叶组(*Deciduae* Serv.),其中落叶组含落叶或半常绿植物约24种<sup>[1-2]</sup>。胡颓子属为野生核果类植物,果实富含对人体有益的营养物质和生理活性物质,可鲜食或为果品加工原料,因其潜在的果用价值受到人们关注。目前关于胡颓子属

植物的已有研究主要有植物资源分布<sup>[3-6]</sup>、营养成分<sup>[7]</sup>、生药学<sup>[8-9]</sup>、无性繁殖<sup>[10-11]</sup>、加工利用<sup>[12-13]</sup>等,对胡颓子植物物候研究尚鲜见报道。江西有胡颓子属植物12种,占国内种数的17.9%,是胡颓子属植物种类较为丰富的省份。全省落叶或半常绿植物7种,占全省种数的58.3%。境内分布的胡颓子属的常绿组植物花果期为秋至翌年春季,而落叶组植物花果期为春夏季。开花、结实物候是植物重要的生活史特征之一<sup>[14]</sup>,是植物生殖生态学的一个重要内容<sup>[15]</sup>。开展胡颓子属落叶植物花果物候研究,了解掌握其花果物候特征,可为胡颓子属植物的育种、栽培以及开发利用提供科学的参考依据。

**第一作者简介:**曹展波(1956-),男,大专,高级工程师,现主要从事植物资源与森林资源培育等研究工作。E-mail:cao.zb@163.com。  
**基金项目:**江西省科技支撑计划资助项目(20132BBF60033);国家林业公益性行业科研专项资助项目(201404708)。

**收稿日期:**2015-09-24

**Abstract:** *Lactuca sativa* L. 'Yidali' was used as materials, the influences of exogenous sucrose (0, 3 mmol/L) on nitrogen and carbon metabolism in lettuce (*Lactuca sativa* L. 'Yidali') cultivated in nutrient solution under 75 mmol/L  $\text{NO}_3^-$  stress were investigated. With conventional nutrient solution (7.5 mmol/L  $\text{NO}_3^-$ ) and foliar spraying water as control (CK). The shoot fresh weight, shoot dry weight, nitrate content, ammonium N content, contents of soluble sugar and sucrose, activity of nitrate reductase (NR), glutamic dehydrogenase (GDH), glutamine synthetase (GS), activities of sucrose synthase (SS), sucrose phosphate synthase (SPS), total N content and accumulation of total N were determined in this study. The results showed that, the growth of lettuce were significantly restrained under 75 mmol/L  $\text{NO}_3^-$  stress at the whole growth stage, exogenous sucrose could alleviate the suppression of the 75 mmol/L  $\text{NO}_3^-$  stress on the growth of lettuce, the best effect were observed at the third, fourth sampling. Compared with the T1 treatment, contents of soluble sugar, sucrose in leaves of lettuce were significantly increased, the activities of SS, SPS were enhanced with the time of the growth increase gradually, the best effect were observed at the third and fourth sampling. Accumulation of total N was enhanced by T2, it was obvious at the third sampling. The activity of NR was significantly improved and nitrate and  $\text{NH}_4^+$  content reduced significantly at the fourth sampling. And the activities of GDH, GS increased slightly treated with exogenous sucrose.

**Keywords:** sucrose;  $\text{NO}_3^-$  stress; lettuce (*Lactuca sativa* L. 'yidali'); nitrogen metabolism; carbon metabolism