

植物体内硫素的生理功能及作用研究进展

高中超, 张喜林, 马星竹

(黑龙江省农业科学院土壤肥料与环境资源研究所/黑龙江省土壤环境与植物营养重点实验室, 黑龙江哈尔滨 150086)

摘要: 硫在作物生长发育过程中具有重要生理功能, 是继氮、磷、钾之后第四位植物必需的中量营养元素。从硫素营养对作物的生理生化功能的影响, 硫在植物体内的吸收、同化、积累、再分配以及同其它营养元素的交互作用, 进一步阐述硫素对作物产量、品质的影响, 以期硫素作为中量元素对作物生长发育发挥更大的作用。

关键词: 硫; 作物; 生理功能; 产量; 品质

中图分类号: S143.7 文献标识码: A 文章编号: 1002-2767(2009)05-0153-03

Research Advances in Physiological Function of Element Sulphur in Plants

GAO Zhong-chao, ZHANG Xi-lin, MA Xing-zhu

(Soil Fertility and Environmental Resources Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, The key Laboratory of Soil Environment and Plant Nutrition of Heilongjiang Province, Harbin, Heilongjiang 150086)

Abstract: Sulphur has important physiology function in process of growing plant. Plants need N, P, K, and S. It ranks the forth among these. The article was about absorbing, assimilation, accumulate and redistribute and interrelationship with other elements in the body of plant. The article interpreted effects of Sulphur on the yield and quality of plants further to play the major role in the body of plant as a middle element.

Key words: sulphur; plant; phy siology; yield; quality

硫对植物生长的必需性早在 19 世纪中叶就被认识, 但对硫在植物体中的基本功能, 则在百余年后才研究的比较清楚, 硫素是一些氨基酸的组成部分, 它是植物蛋白质形成所需的物质, 有助于酶和维生素形成。它能促进豆科作物根瘤的形成, 并有助于籽粒生产。硫是叶绿素形成所必需的, 因此, 施用硫素能促进农作物光合作用和植物蛋白质的形成, 增加营养, 改善品质, 提高产量。

1 硫素对作物生理功能的影响

二硫键(S-S)对酶蛋白的构象贡献很大, 这种构象对于酶活力是必须的。氨基酸序列中, 如果没有二硫键, 暴露在浓尿素溶液中变性的核酸酶晶体去除变形剂后, 重新折叠将不能完成^[1]。在辅酶 A 中, 活性基团是-SH, 它在乙酰基转移的反应中可形成酯。硫是生物素的组分, 生物素是许多酶促的羧化反应中一个临时的羧基载体。巯基在酶蛋白中与酶活性有很密切的关

系, 有些酶中的巯基是酶促反应的活性位点。硫氧还原蛋白中的巯基在植物细胞内进行氧化还原反应, 作为氢的供体具有多种功能, 在光合作用的酶调节上尤为重要。油料作物是需硫量最大的作物之一, 这不仅因为硫是作物生长发育必需的营养元素, 更因为硫是合成油脂所必需的营养元素^[2]。

1.1 参与光合作用

植物体内的硫脂是高等植物内同叶绿体相连的最普遍的组分, 硫以硫脂方式组成叶绿体基粒片层。硫氧还原蛋白半胱氨酸-SH 在光合作用中传递电子, 形成铁氧还原蛋白的铁硫中心参与暗反应。硫脂是叶绿体内一个固定的边界膜, 与叶绿素结合和叶绿体形式相关, 并与电子传递和全部光合作用相关。硫还是铁氧还原蛋白的重要组分, 在光合作用及氧化物的还原中起电子转移作用^[3]。

Massonneau^[4]认为, 在硫胁迫条件下, 叶肉细胞原生质膜的组成成分发生变化, 使硫素的运转更加有效。Hall^[5]对叶绿体超微结构的研究发现, 缺硫使叶绿体结构发育不良, 光合作用明显受到了影响。陈秋龄等^[6]研究表明缺硫玉米叶绿体的 *PSII*活性增高, *PSI*活性降

收稿日期: 2009-02-16

第一作者简介: 高中超(1977-), 男, 黑龙江哈尔滨人, 在读硕士, 助理研究员, 主要从事土壤环境与植物营养研究。E-mail: gao-zhongchao0713@163.com.

低。有人分别用大麦、豆类和油菜进行试验,均证实了施硫可以降低 CO_2 补偿点。

王东等^[7]研究表明,在高氮低硫地块施用硫肥提高了冬小麦的群体光合速率。在大田条件下小麦施硫后光合性能增强,施硫处理以旗叶为代表的功能叶的光合速率和叶绿素含量都有所提高,对提高光合产物总量具有积极的作用^[8]。谢瑞芝^[9]研究表明施硫增加了玉米的叶面积和比叶重,提高了功能叶片中可溶性蛋白和光合色素的含量,叶片的光合速率提高。施用氮肥和硫肥提高了 RuBPCase、PEPCase、NR、GS 的活性,但是降低了GDH 的活性。因此认为硫肥能延长叶片寿命,增强植物光合能力,增加光合作用产物。

1.2 参与蛋白质和脂类合成

硫是组成蛋白质的半胱氨酸、胱氨酸和蛋氨酸等含硫氨基酸的重要组成成分,其含硫量可达 21% ~ 27%^[2],蛋白质的合成常因胱氨酸、甲硫氨酸的缺乏而受到抑制。施硫能提高作物必需的氨基酸,尤其是甲硫氨酸的含量,而甲硫氨酸在许多生化反应中可作为甲基的供体^[10],它不仅是蛋白质合成的起始物,也是评价蛋白质质量的重要指标。另有试验表明,缺硫会导致含硫氨基酸含量降低,而其他氨基酸尤其是精氨酸的含量增加,与此同时,植物体内游离氨基酸的总量和非蛋白态氮的含量提高,而蛋白态氮的含量下降^[11]。

硫素对膜脂类合成的贡献主要有两个途径:其一,它本身就是硫脂的组分;其二,它可帮助脂类的合成,硫脂的角色在前面的光合作用中已有提及,二酯磺酰甘油占高等植物叶片全部脂类的含量约 5%,而且这种硫脂既不局限于高等植物的叶片也不局限于其光合组织。这种硫脂在光和细菌中的含量为 0.01%,在棕藻中的含量可达 18.3%,而其它的含硫脂肪,如神经酰胺磺酸、磷脂酰磺酰胆碱和氯磺酯只在简单的有机体中存在,硫素在普通脂类的合成中常作为酶的一个辅基起催化作用。

2 硫素在植物体内的吸收、积累和再分配

2.1 硫素的吸收

植物体内的硫可分为有机硫化物和无硫酸盐两种形态,绝大部分有机硫以蛋白质形式出现,少量以含硫氨基酸形式存在,形态和含量比较稳定。无机硫则多是根系以硫酸盐的形式自土壤中吸收的,很少量的来自地上部分对大气二氧化硫的吸收,被吸收的 SO_2 在形成 SO_3^{2-} 后再进入同化途径^[12]。植物从土壤中吸收硫的过程是一个逆浓度的主动吸收,主要以硫酸根的形式进入植物体内,土壤中的有机硫必须转化 SO_4^{2-} 才能被植物吸收利用。Pasrich^[13]认为硫的吸收和运转受一个或多个硫运输蛋白控制,这些蛋白质的合

成受遗传因素和环境条件的共同影响,所以硫素的吸收也与遗传因素和环境条件有关,即使是同种作物,对硫素的需求也大不相同。植物吸收硫的量与磷相当,所吸收的无机硫酸盐主要贮藏在液泡中, SO_4^{2-} 进入根细胞后,可以运输到地上部或在根中同化,同化产物为半胱氨酸,有机态的硫主要以含硫氨基酸及其化合物如胱氨酸、半胱氨酸、蛋氨酸和谷胱甘肽等存在于植物体各器官中。

2.2 硫素的积累与再分配

作物对硫素的需求受其本身合成蛋白质数量和质量要求的控制,不同的作物,不同部位以及不同的发育时期对硫素的需求各不相同。一般情况下,蛋白质合成活跃的部位需硫量多,合成的蛋白质中富硫氨基酸含量多的部位需硫量多。硫在植株体内从韧皮部到木质部的卸载即短距离运输是有选择性的。在植株的营养生长期,根系吸收的硫素大部分流向正在发育的叶片^[14],因为这些部位是蛋白质合成的主要场所,而生殖生长期,硫素主要保证籽粒的需求,只有在硫素供应充足的情况下才会在叶片中积累。硫素供应充足时,根系和叶片细胞液泡中的无机硫、叶片中的谷胱甘肽(GSH)以及其他部位中的有机蛋白都是硫素的积累形式;而硫胁迫情况下,根系积累更多的硫素供其扩展,对根系的影响比较小,植株的冠根比变小。

硫在植物体内可移动,但这种移动十分有限,所以缺硫症状首先表现在植物的幼嫩器官。硫在植株体内的移动称为再分配,通常是以硫酸根(SO_4^{2-})的形式输出,在叶片成熟时,没有合成有机硫的无机硫通过一定的循环通道进入正发育的部位被再次利用。但在硫胁迫严重的情况下,有机硫也可以通过蛋白质水解转化为无机硫输出到幼嫩部位。一般硫素不发生移动,在代谢加强或者是硫胁迫发生时才会出现硫的转移。通过放射性硫素的示踪试验发现,成熟叶片中的硫素可以通过茎秆转移到其他正在发育的幼嫩部位。

Sunarp^[15]的研究表明,发育程度不同的叶片在硫素积累和再分配的形式不同,伸展到最大长度 60% ~ 70%的叶片是硫素再分配的主要来源,因为成熟的叶片中蛋白质结构已经稳定,分解比较困难,而幼嫩叶片的蛋白质合成活跃,需求旺盛。在硫素营养供应正常的条件下,这种叶片中的硫素有 90%左右被再次利用;而硫供应充足时,虽然硫输出的速度加快,但是环境介质中的硫素进入叶片的数量也多,在叶片中还会有硫素积累的现象,输出和积累的形式主要是硫酸根(SO_4^{2-}),硫胁迫条件下,叶片中的可溶性硫被合成为有机硫而固定在叶片中,不再输出。无论哪一种细胞,硫素的运转都受到液泡中硫素浓度的影响。Schneider、Herschbach^[16]的试验都表明,谷胱甘肽是有机硫转运

的重要形式, 同时也是缺硫的传导信号。缺硫时, 谷胱甘肽的含量迅速下降, 促进硫素的吸收和再分配。

3 硫素对其它营养元素的影响

施硫同时有助于植株对钾、钙、铁等元素的吸收与利用。其主要原因是元素硫在氧化过程中, 降低了土壤 pH, 改善了土壤微环境, 增加了这些元素的有效性。

烟草盆栽试验发现, 正常供硫时, 植株生长发育旺盛, 有利于磷的吸收, 磷含量最高。缺硫植株生长异常, 磷吸收减少, 过量供硫则显著抑制对磷的吸收, 这种抑制可能是由于磷和硫都是以阴离子形式被吸收, 相互间竞争吸收的结果^[17]。土壤中阴离子的吸附与解吸附往往同时发生, 磷酸根在阴离子吸附部位具有较强的竞争性, 当大量施磷时, 磷酸根将硫酸根从吸附部位置换到土壤溶液中而被淋失。刘存辉等^[18]研究施用硫肥对高产夏玉米矿质元素吸收的影响, 结果表明在整个生育期, 施硫提高了功能叶片中 Fe、Mn、Zn 的含量, 并且高硫水平下以上三种元素含量提高的幅度较大。在对烟草硒和硫的相互作用的研究中发现, 低硒低硫或高硒高硫对成熟烟草全株氮吸收表现出拮抗作用, 而低硒高硫或高硒低硫条件下, 硒和硫对烟草全株氮吸收表现出协同作用^[19]。

4 硫素对作物产量的影响

王东等^[20]研究表明, 硫素对不同品种的增产效果存在差异, 但在一定范围内增施硫肥, 均有增产作用。硫素对作物的增产作用可以从影响作物产量的光合物质生产过程上得以体现, 在硫素对光合作用的影响上, Sexton 等^[21]研究了大豆上硫的有效性, 与 1, 5-二磷酸核酮糖羧化/加氧酶复合体含量及光合速率的关系。王东等在高氮低硫地块施用硫肥, 提高了冬小麦的群体光合速率。祁葆滋^[22]对在 4 个硫营养水平条件下生长的 2~6 周龄植株小麦进行的研究表明, 随着供硫量的增加, 小麦植株的 RuBPCase 活性、叶绿素 a 和叶绿素 b 含量以及植株的叶面积和总干重均得到了有利于生长发育的改善。

很多其他作物都有过施硫肥可提高产量的报道。陈纺^[23]等人自 1988 年以来所做的 29 个试验结果表明, 施硫肥可使早稻、晚稻分别平均增产 13.8%, 9%。对水稻的增产的贡献主要表现在提高了水稻的分蘖能力和增加稻谷的千粒重。刘存辉等^[24]对高产夏玉米施用硫肥的试验结果表明, 施硫肥处理比对照果穗的穗长、穗行数、行粒数及穗粒数均显著提高, 增产达 15.7%。李玉影^[25]盆栽试验证明, 每 1 kg 土施 0.1 g 和 0.2 g 硫肥的两个处理增加了大豆单株荚数和粒数, 对百粒重影响不明显, 最后增加籽粒产量 14%~15%。

在缺硫地区施用硫肥, 可以大幅度提高作物产量。但是也有研究结果表明, 无论缺硫或不缺硫的土壤, 施

硫均能增产, 增产效益高低与土壤性质有关。十字花科作物如油菜含硫量高, 需硫也多。豆科作物、棉花和烟草等也需要较多的硫^[26], 关于硫肥的施用时期报道不多。范业成^[27]指出, 水稻沾秧根、基施和一耘追施各半效果比较稳定。一般认为, 每隔几年施一次, 一次施肥量较大, 其效果没有每年施一次或每两年至少施一次平均用量的好。在农业生产中, 硫肥单独施用也必须在一定的氮、磷、钾水平上进行, 否则硫肥的增产效果不明显, 在有的地块上不增产, 个别地块甚至减产。

5 硫素对作物品质的影响

蛋白质中的硫主要存在于蛋氨酸、半胱氨酸及胱氨酸中, 这三种氨基酸是蛋白质和酶的成分, 其中蛋氨酸既是蛋白质和酶的成分, 又是构成植物性蛋白不可缺少的氨基酸, 在启动蛋白质合成时起着特殊作用。硫还可形成二硫键(-S-S-), 这对于确定和稳定蛋白质的结构十分重要。Friedrich^[28]认为, 缺硫时阻碍蛋白质合成, 使非蛋白质在体内积累, 限制了植株的正常生长。一般来说, 在较高的硫水平下, 含硫氨基酸的含量也会提高。在用缺硫生长基质进行的盆栽实验中表明, 硫素缺乏导致籽粒中蛋氨酸和半胱氨酸的含量减少, 却使得非蛋白氮含量增加。在具有限制作用的硫素水平下也已经表明, 富硫蛋白质的含量会因缺硫而降低。

植株的氮硫比(N/S)是衡量营养价值的重要指标, 施用硫肥可以使蛋白质的含量和质量都得到提高。氮素和硫素的供应对籽粒的成分会有一定的影响, 虽然蛋白硫与蛋白氮的比例稳定, 总硫量和总氮量的比值则变化很大, 根据蛋白质的合成受营养供应的影响。在硫胁迫时, 籽粒倾向于合成含甲硫氨酸和半胱氨酸少的蛋白质。氮素与硫素的供应比例应为(12~15):1。Fismes^[29]在油菜的研究发现, 缺乏硫素使非蛋白氮积累, 硫苷(GIs)减少, 氮硫比为 6:1 时有利于籽粒蛋白质的合成。Joshi^[30]报道, 硫肥和氮肥的施用均可以提高油菜籽粒的产量。

参考文献:

- [1] 王志珍. 蛋白质折叠和分子伴侣[J]. 生物学通报, 2004, 39(5): 1-6.
- [2] 张英聚. 硫对作物生长发育的研究[J]. 植物生理学通讯, 1987(2): 9-15.
- [3] 王庆仁, Hocking. 油菜 S³⁵分配与再分配的研究[J]. 土壤通报, 1998, 29(1): 29-32.
- [4] Massonneau A, Cathala N, Grignon C. Effect of sulphate deficiency on the plasma membrane polypeptide composition of Brassica napus [J]. J. E. B. 1997, 48: 93-100.
- [5] Hall J D, Tadeusz B. The ultrastructure of chloroplasts in mineral-deficient maize leaves [J]. Plant Physiol. 1972, 50: 404-409.
- [6] 陈秋龄, 李延, 陈木旺. S 素营养对水稻若干生理代谢的影响[J]. 福建农业大学学报, 1997, 26(3): 328-332. (下转第 159 页)

- [23] 朱振贤. 几种主要造林树种盐胁迫响应及耐盐机理研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2007.
- [24] Bernstein L. Osmotic adjustment of plants to saline media[J]. *Amer J Bot*, 1991, 48: 909-918.
- [25] 赵可夫. 植物抗盐生理[M]. 北京: 中国科学技术出版社, 1993: 22-24.
- [26] 许祥明, 叶和春, 李国风. 植物抗盐机理的研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2000, 6(4): 79-87.
- [27] Hajbagheri M A, Yeo A R, Flowers T J, et al. Salinity resistance in *Zea mays*: fluxes of potassium, sodium and chloride, cytoplasmic concentrations and microsomal membrane lipids[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1989, 12: 753-757.
- [28] 赵可夫, 范海. 盐胁迫下盐生植物与泌盐植物的渗透调节物质及其贡献的比较研究[J]. *应用与环境生物学报*, 2000, 6(2): 99-105.
- [29] Fung L E, Ma H G, Wang S S. X-ray microanalysis of ion distribution in salt tolerance and salt intolerant poplar genotypes[J]. *Beijing Forestry University*, 1996, 5(2): 23-30.
- [30] Flowers T, Yeo A. Ion relations of plants under drought and salinity[J]. *Plant Physiol*, 1986, 13: 75-91.
- [31] Cheeseman J. Mechanisms of salinity tolerance in plants[J]. *Plant Physiol*, 1998, 87: 104-108.
- [32] Smirnov G, Tholke B, Popp M. The compatibility of D-pinitol and D-Formyl-mucosinose with malate dehydrogenase activity[J]. *Bot Acta*, 1990, 103: 270-273.
- [33] Haro R, Baneulos M A, Quintero F J, et al. Genetic basis of sodium exclusion and sodium tolerance in yeast. A model for plants[J]. *Physiol Plant*, 1993, 89: 868-874.
- [34] Petrusa L M, Wincoll L. Proline status in salt tolerant and salt sensitive alfalfa cell lines and plants in response to NaCl[J]. *Plant Physiol Biochem*, 1997, 35: 303-310.
- [35] Soussi M, Ocana A, Liuch C. Effects of salt stress on growth, photosynthesis and nitrogen fixation in chick-pea (*Cicer arietinum* L.)[J]. *J Exp Bot*, 1998, 49: 1329-1337.
- [36] Sanaday Y, Veda H, Kuribayashi K, et al. Novel light-dark change of proline levels in halophyte (*Mesembryanthemum crystallinum* L.) and glycophytes (*Hordeum vulgare* L. and *Triticum aestivum* L.) leaves and roots under salt stress[J]. *Plant Cell Physiol*, 1995, 36(6): 965-970.
- [37] Santacruz A, Acosta M, Rus A, et al. Short-term salt tolerance mechanisms in differentially salt tolerant tomato species[J]. *Plant Physiol Biochem*, 1999, 37(1): 65-71.
- [38] 陈浩, 林栖凤. 植物耐盐生理及耐盐机理研究进展[J]. *海南大学学报自然科学版*, 2003, 21(2): 177-182.
- [39] 刘凤华, 孙仲序, 崔德才, 等. 细菌 mtI-D 基因的克隆及在转基因八里庄杨中的表达[J]. *遗传学报*, 2000, 27(5): 428-433.
- [40] 王慧中, 黄大年, 鲁瑞芳, 等. 转 mtID/gutD 双价基因水稻的耐盐性[J]. *科学通报*, 2000, 45(7): 724-729.

(上接第 155 页)

- [7] 王东, 于振文, 王旭东. 硫肥对冬小麦硫素吸收分配和产量的影响[J]. *作物学报*, 2003, 29(5): 791-793.
- [8] 马春英, 李雁鸣. 不同种类硫肥对冬小麦光合性能和子粒产量性状的影响[J]. *华北农学报*, 2004, 19(1): 67-70.
- [9] 谢瑞芝. 植物硫素营养研究进展[J]. *中国农学通报*, 2002, 18(2): 65-69.
- [10] 陈纺, 陈行春, 鲁剑巍, 等. 钾、硫配施对作物产量与品质的影响[J]. *土壤通报*, 1994, 25(5): 216-218.
- [11] 王才斌, 李安东. 花生硫营养研究综述[J]. *中国油料*, 1996, 18(3): 76-78.
- [12] 曹仪植, 宋占午. 植物生理学[M]. 兰州: 兰州大学出版社, 1998.
- [13] Pasrich N S, Aulakh M S. Studies on the absorption and transformation of sulphur[J]. *Sulphur in Agric*, 1991(11): 17-23.
- [14] Smith I K, Lee L A. Translocation of sulfate in soybean[J]. *Plant Physiol*, 1988, 86: 798-802.
- [15] Sunarpi, 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.
- [16] Schneider A, Schatten T, Rermenberg H. Exchange between phloem and xylem during long distance transport of glutathione in spruce trees (*Picea abies*)[J]. *J. E. B.*, 1994, 45: 457-462.
- [17] 刘勤, 曹志洪. 磷硒交互作用对水稻硒吸收累积的影响[J]. *扬州大学学报(农业与生命科学版)*, 2003(4): 67-70.
- [18] 刘存辉, 董树亭, 胡昌浩. 高产夏玉米施用硫肥对矿质元素吸收影响的研究[J]. *玉米科学*, 2002, 1(3): 82-86.
- [19] 马友华. 硒硫相互作用对烤烟吸收硒的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2001, 24(1): 55-58.
- [20] 王东, 于振文, 王旭东. 硫肥对冬小麦硫素吸收分配和产量的影响[J]. *作物学报*, 2003, 29(5): 791-793.
- [21] Sexton P J, Naeve S L, Paek N C, et al. Soybean sulfur and nitrogen balance under varying levels of available sulfur[J]. *Crop Science*, 1998, 38(4): 975-982.
- [22] 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.
- [23] 陈纺, 鲁剑巍, 宁昌会, 等. 湖北省硫肥施用效果初探[J]. *土壤肥料*, 1997(3): 12-14.
- [24] 刘存辉, 董树亭. 硫素营养对高产夏玉米施用效应研究[J]. *山东农业大学学报*, 2001, 32(1): 11-16.
- [25] 李玉颖. 大豆需硫特性及硫对大豆生理效应的影响[J]. *黑龙江农业科学*, 1998(5): 12-15.
- [26] 刘崇群. 土壤硫素和硫肥施用问题[J]. *土壤学进展*, 1981(9): 11-19.
- [27] 范业成, 叶厚专. 江西硫肥肥效及其影响因素的研究[J]. *土壤通报*, 1994, 25(3): 135-137.
- [28] Friedrich J W, Schrader L E. Sulfur deprivation and nitrogen metabolism in maize seedlings[J]. *Plant Physiol*, 1978, 61: 900-903.
- [29] Fismes J, Vong P C, Bucken A. Use of labeled sulphur-35 for tracing sulphur transfers in developing pods of field grown oilseed Rape common[J]. *Soil Sci. Plant Anal*, 1999, 30: 221-234.
- [30] Joshi N L, Mali P G, Saxena A. Effects of nitrogen and sulfur application on yield and fatty acid composition of Mustard (*Brassica juncea* L.) oil[J]. *J. Agr. & crop sci.*, 1998, 180: 59-63.