

## 硝酸镧提高黑麦草种子活力和幼苗生物量的生理效应

刘建新\*, 王鑫, 李东波

陇东学院生命科学系, 甘肃庆阳 745000

**摘要:** 研究了不同浓度硝酸镧对黑麦草种子萌发和幼苗生长的影响及其生理生化变化。结果表明, 低浓度硝酸镧(10~50 mg·L<sup>-1</sup>) 处理能够提高黑麦草种子的活力和萌发种子的淀粉酶、蛋白酶和脂肪酶活性及IAA、GA和CTK含量; 促进幼苗光合速率提高和干物质积累, 这可能与硝酸镧提高幼苗叶片叶绿素含量和叶绿体希尔反应活力, 促进光合电子传递和磷酸化反应及激活Rubisco羧化活性、PEP羧化酶活性有密切关系, 其中以30 mg·L<sup>-1</sup>浓度处理的效果最佳; 高浓度硝酸镧(70~100 mg·L<sup>-1</sup>) 处理则降低种子活力和抑制幼苗生长。而10~100 mg·L<sup>-1</sup>硝酸镧对种子的萌发率、ABA含量和Rubisco的加氧活性影响不大。由此可见, 低浓度硝酸镧可通过参与萌发和光合过程的调控提高黑麦草种子的活力, 促进幼苗生长。

**关键词:** 硝酸镧; 黑麦草; 种子活力; 生物量; 生理效应

## Physiological Effects of La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> on Increasing Seed Vigor and Seedling Biomass of Ryegrass

LIU Jian-Xin\*, WANG Xin, LI Dong-Bo

Department of Life Sciences, Longdong University, Qingyang, Gansu 745000, China

**Abstract:** Effects of La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> on seed germination and seedling growth of ryegrass and its physiological and biochemical changes were studied. The results showed that 10–50 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> could increase seed vigor and activities of amylase, proteinase and lipase, and contents of auxins (IAA), gibberellins (GA) and cytokinin (CTK) during seed germination. The growth and photosynthetic rate of seedlings in Hoagland solution with La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> cultured were promoted, which were closely related to the increases of chlorophyll content, Hill activities, chloroplast electron transport rates, photophosphorylation levels and the activities of Rubisco carboxylase and PEPCase in seedling leaves. The optimal concentration of La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> was 30 mg·L<sup>-1</sup>, but inhibition when the concentration of La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> were 70–100 mg·L<sup>-1</sup>. However, 10 to 100 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> had little effects on the germination rate, abscisic acid (ABA) content and Rubisco oxygenase activity. It was concluded that the suitable concentration La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> could increase seed vigor and seedling biomass of ryegrass via regulating and controlling germination and photosynthetic physiological metabolism.

**Key words:** La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>; ryegrass; seed vigor; biomass; physiological effect

镧(La)是17种稀土元素中最活泼的一种。诸多研究已证明, 适宜浓度的La元素及其化合物能够有效地促进农作物种子的发芽和幼苗生长, 具有显著的增产效应(胡勤海和叶兆杰 1996)。但促进种子萌发和幼苗生长的生理作用机制目前仍不十分明确。一些研究认为与La影响激素平衡及相关酶活性有关。如硝酸镧处理小麦苗后植株体内生长素、赤霉素、细胞分裂素等激素含量增加(沈博礼和张丽静 1994), 氯化镧对外源生长素的吸收和极性运输及生长素诱导的导管分化和形成具有促进效应(Migliaccio 和 Galston 1989; 李焕秀和 Battey 1996)。侯彩霞等(1997)认为, 镧对小麦幼苗过氧化物酶同工酶及参与生长素代谢酶活性的抑制是促

进植株生长的重要原因。另一些研究认为, La刺激植物生长与对光合作用的调节密不可分。比如La<sup>3+</sup>能够增加菠菜叶绿素的含量, 提高PS II电子传递的效率和光合磷酸化水平(洪法水等 2001; 潘登奎等 2003), 认为镧对光合代谢的促进作用主要是由于PS II蛋白复合体活性加强和电子传递速率加快带动了整个光能转换和光化学反应所致, 对光合磷酸化偶联机构和光合膜影响不大(沈博礼和戴新宾 1994)。镧对烟草光合碳同化关键酶1,5-二磷酸核酮糖羧化酶还表现为低浓度活化高浓度抑制的效

收稿 2010-04-22 修定 2010-06-06

资助 甘肃省庆阳市科技支撑计划项目(GK098-1-34)。

\* 通讯作者(E-mail: liujx1964@163.com; Tel: 0934-8652576)。

应(陈为钧等 2000)。然而,已有的研究主要是以农作物为对象,且缺乏系统性,对牧草调控作用的研究鲜见报道。黑麦草是栽培面积最大的禾本科优质牧草,研究硝酸镧对其种子萌发和幼苗生长的影响及其生理生化效应,可为揭示La调控植物代谢的机制和稀土在牧草上的应用提供依据。

## 材料与方 法

作种子萌发试验时,黑麦草(*Lolium perenne* L.)品种‘Caddieshack’的种子(购自甘肃草种公司)经0.1% NaClO消毒后用蒸馏水多次冲洗,然后摆放在垫有滤纸的培养皿(12 cm)中,每皿100粒,分别加入5.0 mL浓度分别为0(对照)、10、20、30、50、70和100 mg·L<sup>-1</sup>的硝酸镧[La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>]溶液,置于温度为25 °C的培养箱中培养,光强150 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,光周期14 h/10 h(光/暗),重复6次。每24 h记录种子发芽数,7 d后将幼苗烘干称重,并统计发芽率、计算发芽指数和活力指数(洪法水等1999)。当培养至72 h时,分别取萌发种子10.0、5.0和0.8 g按《现代植物生理学实验指南》(中国科学院上海植物生理研究所和上海市植物生理学会1999)的方法提取和测定α-淀粉酶、脂肪酶和蛋白酶活性;取液氮速冻-80 °C低温保存的萌发种子1.00 g按童建华等(2009)的方法提取和纯化生长素(IAA)、赤霉素(GA)、细胞分裂素(CTK)和脱落酸(ABA),用岛津高效液相色谱仪LC-10AVP Plus测定其含量。

作幼苗培养试验时,黑麦草种子消毒后播于装有石英砂的瓷盘中,置培养箱内25 °C培养,光强150 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,光周期为14 h/10 h(光/暗)。当苗长至二叶一心时移栽至盛有Hoagland营养液的塑料桶(17 cm×15 cm)中在玻璃温室内培养7 d,然后在分别含有0(对照)、10、20、30、50、70和100 mg·L<sup>-1</sup>硝酸镧的Hoagland营养液(因La与溶液中的P易发生沉淀,所以营养液中不加P元素,而每天用1 mmol·L<sup>-1</sup>磷酸钠缓冲液进行喷施幼苗一次)中培养,每桶50株,昼/夜温度为(28±5) °C/(16±5) °C,自然光照,每隔3 d换1次营养液,6次重复。硝酸镧处理14 d后用LI-6400便携式光合系统测定幼苗倒数第2和第3片叶在光强800 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、叶温25 °C条件下的净光合速率(P<sub>n</sub>),

随机取30株幼苗洗净烘干后称量干重。按《现代植物生理学实验指南》(中国科学院上海植物生理研究所和上海市植物生理学会1999)的方法测定如下指标:(1)取0.5 g叶片用80%丙酮浸提比色法测定叶绿素含量;(2)取20.0 g叶片提取叶绿体(陈为钧等2001),用分光光度法测定希尔(Hill)反应活力,Hill反应液内含50 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl(pH 7.6)、5 mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>、2 mmol·L<sup>-1</sup> K<sub>3</sub>Fe(CN)<sub>6</sub>、10 mmol·L<sup>-1</sup> NaCl和30 μg·mL<sup>-1</sup>叶绿素;(3)在Hill反应液中分别加入2 mmol·L<sup>-1</sup> ADP和8 mmol·L<sup>-1</sup> Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>偶联剂、4 mmol·L<sup>-1</sup> NH<sub>4</sub>Cl解偶联剂进行偶联和解偶联电子传递速率测定;(4)在含有30 μg·mL<sup>-1</sup>叶绿素的反应体系中分别加入1 mmol·L<sup>-1</sup> K<sub>3</sub>Fe(CN)<sub>6</sub>和0.05 mmol·L<sup>-1</sup>吩嗪二甲酯硫酸盐(PMS)测定非环式和环式光合磷酸化;(5)含20 μg·mL<sup>-1</sup>叶绿素的反应液37 °C保温2 min后中止反应,离心,取上清液,用硫酸钼酸铵-硫酸亚铁比色法测定叶绿体Mg<sup>2+</sup>-ATP酶活性;(6)取5.0 g叶片提取和纯化二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco),分别用偶联酶法和氧电极法测定Rubisco的羧化和加氧活性;(7)取叶片按1:4(W/V)加缓冲液提取磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC),采用苹果酸脱氢酶偶联比色法测定其活性,PEPC酶以OD<sub>340</sub>值下降0.01为一个酶活力单位(U)。蛋白质测定按Brodford(1976)的方法,以牛血清蛋白作标准曲线。所有数据用SSR法检验差异显著性。

## 实验结果

### 1 硝酸镧对黑麦草种子活力的影响

表1显示,不同浓度La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>对黑麦草种子的发芽率无明显影响。10~50 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>不同程度提高了发芽指数、幼苗干重和活力指数,其中以30 mg·L<sup>-1</sup>处理的效果最佳,当浓度达到70 mg·L<sup>-1</sup>后,La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>显著降低发芽指数、幼苗干重和活力指数。

### 2 硝酸镧对黑麦草萌发种子水解酶活性的影响

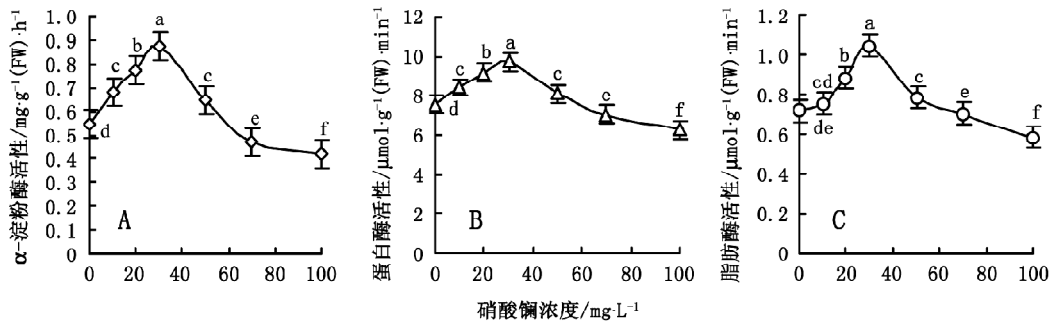
与对照相比,10~50 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>处理显著提高了黑麦草萌发种子的α-淀粉酶、蛋白酶和脂肪酶活性,其中30 mg·L<sup>-1</sup>浓度处理的3种酶活性增加最显著。当处理浓度达到70 mg·L<sup>-1</sup>后,α-淀粉酶、蛋白酶和脂肪酶活性均明显受抑(图1)。

表1 硝酸镧对黑麦草种子活力的影响

Table 1 Effects of  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  on seed vigor of ryegrass

$\text{La}(\text{NO}_3)_3$ 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	发芽率/%	发芽指数	幼苗干重/ $\text{mg}\cdot\text{株}^{-1}$	活力指数
0	90.71±1.86 <sup>a</sup>	51.83±3.06 <sup>d</sup>	1.62±0.07 <sup>c</sup>	83.96±8.80 <sup>e</sup>
10	92.43±2.24 <sup>a</sup>	63.44±2.88 <sup>c</sup>	2.03±0.14 <sup>b</sup>	128.78±9.67 <sup>c</sup>
20	92.82±1.87 <sup>a</sup>	70.36±2.04 <sup>b</sup>	2.18±0.25 <sup>a</sup>	153.38±12.04 <sup>b</sup>
30	92.97±1.68 <sup>a</sup>	86.82±4.55 <sup>a</sup>	2.25±0.06 <sup>a</sup>	195.35±12.37 <sup>a</sup>
50	91.35±2.52 <sup>a</sup>	60.24±5.28 <sup>c</sup>	1.66±0.16 <sup>c</sup>	100.00±14.21 <sup>d</sup>
70	91.04±2.44 <sup>a</sup>	43.26±3.49 <sup>e</sup>	1.32±0.08 <sup>d</sup>	57.10±8.94 <sup>f</sup>
100	89.67±2.38 <sup>a</sup>	40.01±4.75 <sup>e</sup>	1.18±0.29 <sup>e</sup>	47.21±11.37 <sup>f</sup>

数据为平均值±标准误( $n=6$ ), 同列不同字母表示差异显著( $P<0.05$ ), 下表同。

图1 硝酸镧对黑麦草萌发种子 $\alpha$ -淀粉酶(A)、蛋白酶(B)和脂肪酶(C)活性的影响Fig.1 Effects of  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  on activities of  $\alpha$ -amylase (A), proteinase (B) and lipase (C) in germinating seed of ryegrass

数据为平均值±标准误( $n=6$ ), 图中不同字母表示差异显著( $P<0.05$ ), 下图同。

### 3 硝酸镧对黑麦草种子萌发期间激素含量的影响

由表2可见, 10~50  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  处理不同程度提高了黑麦草萌发种子中 IAA、GA 和 CTK 的含量, 其中 30  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  浓度处理的作用最明显, 70~100  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$  浓度处理的 IAA、GA 和 CTK 含量则显著低于对照。10~100  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  处理对

ABA 含量无明显影响。

### 4 硝酸镧对黑麦草植株生长、叶片叶绿素含量和光合速率的影响

与对照相比, 10~50  $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  不同程度促进了营养液栽培条件下幼苗干物质的积累和叶片叶绿素 a、叶绿素总量及光合速率的提高。其中,

表2 硝酸镧对黑麦草萌发种子激素含量的影响

Table 2 Effects of  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  on plant hormones contents of germinating seed of ryegrass

$\text{La}(\text{NO}_3)_3$ 浓度/ $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	IAA 含量/ $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$	GA 含量/ $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$	CTK 含量/ $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$	ABA 含量/ $\text{ng}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$
0	24.86±4.46 <sup>d</sup>	168.12±13.18 <sup>e</sup>	206.22±22.04 <sup>d</sup>	7.56±1.25 <sup>a</sup>
10	32.04±5.39 <sup>c</sup>	285.61±12.44 <sup>c</sup>	251.74±24.74 <sup>c</sup>	7.92±1.72 <sup>a</sup>
20	41.28±5.77 <sup>b</sup>	346.52±16.56 <sup>b</sup>	287.15±15.39 <sup>b</sup>	8.32±1.24 <sup>a</sup>
30	57.34±6.49 <sup>a</sup>	481.63±18.78 <sup>a</sup>	346.87±18.75 <sup>a</sup>	9.14±1.88 <sup>a</sup>
50	30.52±5.56 <sup>c</sup>	235.49±21.16 <sup>d</sup>	219.52±23.19 <sup>d</sup>	7.78±1.61 <sup>a</sup>
70	12.61±7.48 <sup>e</sup>	129.86±17.94 <sup>f</sup>	166.49±13.02 <sup>e</sup>	7.42±1.94 <sup>a</sup>
100	9.37±8.51 <sup>e</sup>	102.31±13.05 <sup>e</sup>	146.39±12.32 <sup>e</sup>	7.40±1.58 <sup>a</sup>

20 和 30 mg·L<sup>-1</sup> 浓度处理的幼苗干重、叶绿素 a 和叶绿素总量及光合速率与对照差异显著, 叶绿素 b 含量则变化不大, 70~100 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> 处理的幼苗干重、叶绿素含量和光合速率与对照相比呈不同程度降低(表 3)。

### 5 硝酸镧对黑麦草叶绿体电子传递速率、光合磷酸化和 ATP 酶活性的影响

叶绿体光合电子传递与磷酸化通过 ATP 酶相

偶联。从图 2 可见, 在 10~30 mg·L<sup>-1</sup> 范围内, 随着 La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> 浓度的增加, 黑麦草叶绿体 Hill 反应活力、偶联和解偶联电子传递速率、非环式和环式光合磷酸化水平及 Mg<sup>2+</sup>-ATP 酶活性不断提高, 当浓度增大到 50 mg·L<sup>-1</sup> 时开始迅速下降, 但仍高于对照; 当浓度为 70~100 mg·L<sup>-1</sup> 时, 叶绿体电子传递速率、光合磷酸化水平及 Mg<sup>2+</sup>-ATP 酶活性均显著低于对照。

表 3 硝酸镧对黑麦草幼苗生物量、叶片叶绿素含量和光合速率的影响

Table 3 Effects of La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> on biomass, leaf chlorophyll content and photosynthetic rate of ryegrass seedlings

La(NO <sub>3</sub> ) <sub>3</sub> 浓度 / mg·L <sup>-1</sup>	单株干重 / mg·株 <sup>-1</sup>	叶绿素 a 含量 / mg·g <sup>-1</sup> (FW)	叶绿素 b 含量 / mg·g <sup>-1</sup> (FW)	叶绿素(a+b)含量 / mg·g <sup>-1</sup> (FW)	光合速率 / μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup>
0	12.36±1.45 <sup>b</sup>	1.58±0.06 <sup>bc</sup>	0.42±0.05 <sup>ab</sup>	2.00±0.03 <sup>b</sup>	5.83±0.09 <sup>c</sup>
10	14.18±0.79 <sup>b</sup>	1.63±0.08 <sup>b</sup>	0.43±0.03 <sup>ab</sup>	2.06±0.05 <sup>b</sup>	5.92±1.02 <sup>c</sup>
20	17.44±1.17 <sup>a</sup>	1.83±0.04 <sup>a</sup>	0.48±0.04 <sup>a</sup>	2.31±0.04 <sup>a</sup>	7.19±0.76 <sup>b</sup>
30	19.32±0.58 <sup>a</sup>	1.97±0.05 <sup>a</sup>	0.51±0.04 <sup>a</sup>	2.48±0.04 <sup>a</sup>	8.55±0.83 <sup>a</sup>
50	13.51±0.51 <sup>b</sup>	1.60±0.08 <sup>b</sup>	0.48±0.06 <sup>a</sup>	2.08±0.02 <sup>b</sup>	7.03±0.55 <sup>b</sup>
70	8.62±0.84 <sup>c</sup>	1.41±0.09 <sup>cd</sup>	0.38±0.02 <sup>b</sup>	1.79±0.04 <sup>c</sup>	5.07±0.49 <sup>cd</sup>
100	7.56±1.18 <sup>c</sup>	1.32±0.05 <sup>d</sup>	0.37±0.03 <sup>b</sup>	1.69±0.07 <sup>c</sup>	4.15±0.72 <sup>d</sup>

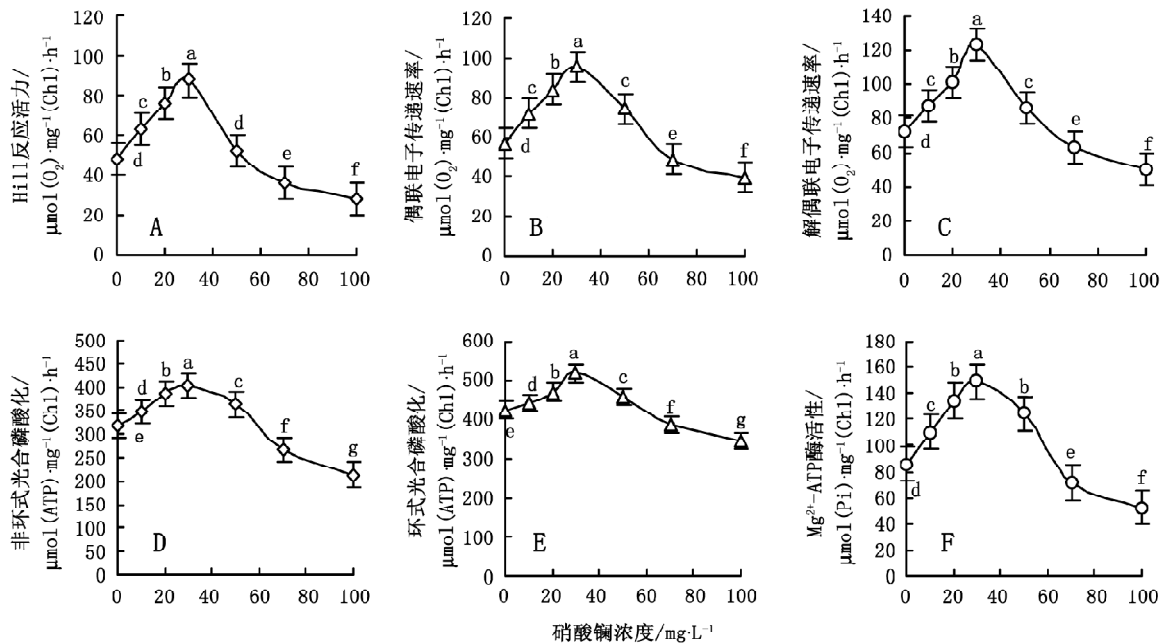


图 2 硝酸镧对黑麦草叶绿体希尔反应(A)、偶联(B)和解偶联(C)电子传递及非环式(D)和环式(E)光合磷酸化、Mg<sup>2+</sup>-ATP 酶活性(F)的影响

Fig.2 Effects of La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> on Hill activity (A), coupled (B) and uncoupled (C) electron transport rates, non-cyclic (D) and cyclic (E) photophosphorylation levels, and Mg<sup>2+</sup>-ATPase activity (F) in chloroplast of ryegrass seedlings

## 6 硝酸镧对黑麦草幼苗叶片Rubisco和PEPC酶活性的影响

与对照相比, 10~50 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>对Rubisco羧化活性和PEPC酶活性均有明显的促进作用,

70~100 mg·L<sup>-1</sup>浓度时2种酶活力均显著受抑。而Rubisco加氧活性则对La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>不敏感, 10~100 mg·L<sup>-1</sup>浓度处理的加氧活性与对照相比无显著差异(图3)。

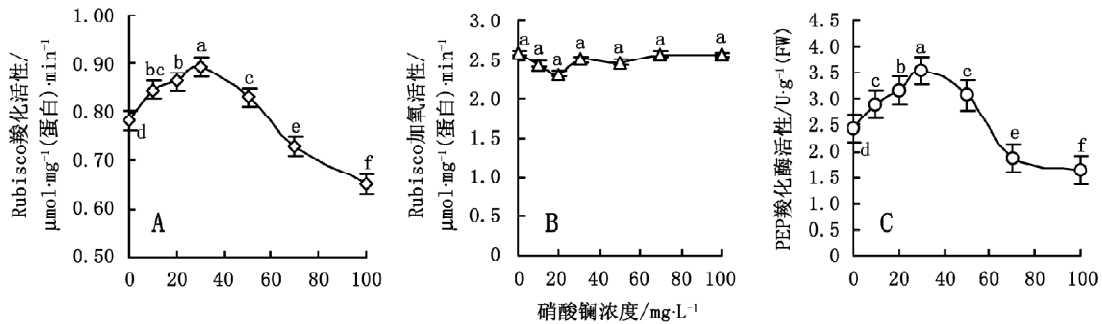


图3 硝酸镧对黑麦草叶片中Rubisco羧化(A)和加氧(B)活性及PEPC酶(C)活性的影响

Fig.3 Effects of La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub> on activities of carboxylase (A) and oxygenase (B) of Rubisco and PEPCase (C) in ryegrass leaves

## 讨 论

研究表明, 稀土能够促进水稻、蔬菜和油料等作物的种子萌发和幼苗生长(洪法水等1999; 郑素琴等1993; 刘恩侠1996)。然而, 对牧草种子萌发和幼苗生长的效应鲜见报道。本研究表明, 10~100 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>对黑麦草种子的萌发率影响不大, 但10~50 mg·L<sup>-1</sup>浓度可提高种子的发芽指数和活力指数, 其中30 mg·L<sup>-1</sup>浓度的效果最佳, 当La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>浓度>50 mg·L<sup>-1</sup>时种子的活力则明显下降。稀土元素促进植物种子萌发的生理机制目前尚不完全清楚。本实验结果表明, 低浓度La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>能够提高黑麦草萌发种子中 $\alpha$ -淀粉酶、蛋白酶和脂肪酶的活性以及IAA、GA和CTK的含量, ABA含量却变化不大, 这与沈博礼和张丽静(1994)以小麦为材料的研究结果类似。通常认为, IAA、GA和CTK能够解除种子的休眠, 促进种子萌发, 而ABA是种子萌发的抑制剂。由此说明, 通过激活水解酶活性和调节激素平衡参与贮藏物质转化调控是硝酸镧提高黑麦草种子活力的重要机制之一, 但具体的调控途径有待深入研究。

稀土能够增强植物的光合作用, 促进植物生长(胡勤海和叶兆杰1996)。本研究进一步证实, 10~50 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>可提高黑麦草幼苗的光合速率和干物质积累, 大于50 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>则对幼

苗的生长产生抑制作用, 其原因与低浓度硝酸镧提高叶绿素含量而高浓度时降低叶绿素有密切关系(表3)。硝酸镧引起光合色素含量变化的原因可能是低浓度La<sup>3+</sup>激活了叶绿素合成中的某些酶类(廖铁军等1992)或直接参与形成了稀土叶绿素(洪法水等2001), 而高浓度La<sup>3+</sup>可能抑制叶绿素合成过程中相关酶的活性或激活叶绿素酶加速其分解所致。

植物光合效率与叶绿体电子传递和光合磷酸化活性密切相关。有研究表明, 低浓度镧对植物光合电子的传递和磷酸化具有促进效应, 如硝酸镧能够提高小麦叶片的希尔反应活性(沈博礼和戴新宾1994); 加快烟草光合电子传递与磷酸化反应(陈为钧等2001); LaCl<sub>3</sub>能激活菠菜叶绿体偶联因子的活性, 提高循环和非循环光合磷酸化水平(潘登奎等2003)。本试验结果表明, 10~50 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>可提高黑麦草叶绿体的Hill反应活力、偶联和解偶联电子传递速率以及环式和非环式光合磷酸化水平; 大于50 mg·L<sup>-1</sup> La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>对叶绿体电子传递和光合磷酸化具有明显的抑制效应, 光合电子传递和磷酸化的趋势与光合速率的变化基本一致。光合磷酸化与电子传递通过ATP酶相偶联, 光合磷酸化活力还可能与叶绿体偶联因子活性有关(姜成后和王学臣2001)。不同浓度La(NO<sub>3</sub>)<sub>3</sub>处理后黑麦草叶绿体ATP酶活性与光合磷酸化水平呈现相同的变化趋势(图2)。由此表明, 硝酸镧对黑麦草光合强

度的影响与其改变光合电子传递与磷酸化作用相偶联而生成ATP的过程密切相关,低浓度的硝酸镧可通过加速光合电子传递,激活偶联因子活性,合成更多的ATP,提高光合速率;高浓度硝酸镧则会抑制光合电子传递和ATP合成,使光合速率下降。但硝酸镧改变叶绿体电子传递和磷酸化反应的作用机制还需要进一步探讨。

Rubisco 和 PEPC 酶是光合碳同化的关键酶,其活性高低将直接影响植物净光合作用的效率。低浓度  $\text{LaCl}_3$  ( $<80 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 能够提高烟草体内 Rubisco 羧化反应的活性,高浓度 ( $>80 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ) 则抑制其酶活性(陈为钧等 2000)。本研究结果显示,  $10\sim 50 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$   $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  能够提高黑麦草叶片 Rubisco 的羧化活性和 PEPC 酶活力,  $70\sim 100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  浓度对 2 种酶活性产生明显地抑制作用,而 Rubisco 的加氧活性则对  $\text{La}(\text{NO}_3)_3$  不敏感。说明低浓度硝酸镧能够提高黑麦草  $\text{CO}_2$  的同化能力,而对光呼吸的影响不大。研究已证实, Rubisco 大亚基上 3 个氨基酸残基(Lys201、Asp203 和 Glu204)的氧原子只有与  $\text{Mg}^{2+}$  结合构成活性中心后才具有催化能力(Andersson 1996)。 $\text{La}^{3+}$  能与烟草 Rubisco 大亚基氨基酸残基的氧原子键合(Chen 等 2000),并激活 Rubisco 的羧化活性(陈为钧等 2000)。据此推测,低浓度硝酸镧可能与 Rubisco 结合后激活了其羧化活性,高浓度  $\text{La}^{3+}$  与  $\text{Mg}^{2+}$  竞争占据  $\text{Mg}^{2+}$  的作用位点,多余的  $\text{La}^{3+}$  还可能与酶蛋白中其他的氧原子结合,导致酶构象发生改变,最终导致酶活性下降。至于  $\text{La}^{3+}$  是否进入 Rubisco 的活性中心,目前还不清楚,尚待进一步研究。

### 参考文献

- 陈为钧, 顾月华, 王圣兵, 赵贵文(2000). 镧对烟草 RuBPCase 活性影响的研究. 中国稀土学报, 18 (3): 258~261
- 陈为钧, 魏正贵, 陶冶, 顾月华, 赵贵文(2001). 镧对烟草叶绿体光化学反应的影响. 作物学报, 27 (4): 506~510
- 洪法水, 方能虎, 赵贵文(1999). 镧提高水稻种子活力的生理生化基础研究. 西北植物学报, 19 (4): 585~591
- 洪法水, 魏正贵, 赵贵文(2001). 镧元素与菠菜体内叶绿素的作用关系. 中国科学(C 辑), 31 (5): 392~400
- 侯彩霞, 沈博礼, 刘戈, 申世坤(1997). 镧和铈对小麦幼苗过氧化物酶和淀粉酶活性及其同工酶的影响. 稀土, 18 (2): 64~66
- 胡勤海, 叶兆杰(1996). 稀土元素的植物生理效应. 植物生理学通讯, 32 (4): 296~300
- 李焕秀, Battey N (1996). TIBA、 $\text{LaCl}_3$ 、Verapamil 和 TFP 对菜豆下胚轴生长素诱导的导管分化和形成的效应. 植物生理学报, 22 (1): 33~39
- 廖铁军, 黄云, 苏彬彦(1992). 稀土对菠菜产量、品质的作用及生理效应研究. 稀土, 13 (2): 62~64
- 刘恩侠(1996). 稀土对向日葵种子萌发与根系生长的影响. 稀土, 17 (3): 64~66
- 娄成后, 王学臣(2001). 作物产量形成的生理学基础——干旱胁迫与光合作用. 北京: 中国农业出版社, 39~51
- 潘登奎, 王玉国, 张金桐(2003).  $\text{LaCl}_3$  和  $\text{PrCl}_3$  对菠菜离体叶绿体光合磷酸化作用的影响. 中国稀土学报, 21 (1): 77~80
- 沈博礼, 戴新宾(1994). 稀土对小麦叶绿体光化学反应的效应. 稀土, 15 (2): 71~72
- 沈博礼, 张丽静(1994). 稀土元素对小麦幼苗体内激素含量的影响. 植物生理学通讯, 30 (5): 351~352
- 童建华, 梁艳萍, 丁君辉, 田梅, 刘素纯(2009). 铅对水稻植物激素含量的影响. 现代生物医学进展, 19 (11): 2102~2105
- 郑素琴, 彭涛, 张在德, 潘海春(1993). 稀土对几种蔬菜种子萌发和根芽生长的影响. 稀土, 14 (3): 60~64
- 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会(1999). 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 95~96; 104; 106~107; 108~109; 113~116; 120~121; 123~124; 149~150; 193~196
- Andersson I (1996). Large structures at high resolution: the 1.6 Å crystal structure of spinach ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase complex with 2-carboxyarabinitol bisphosphate. J Mol Biol, 259: 160~174
- Brodford MM (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal Biochem, 72: 248~254
- Chen WJ, Gu YH, Zhao GW, Tao Y, Luo JP, Hu TD (2000). Effects of rare earth ions on activity of RuBPCase in tobacco. Plant Sci, 152: 145~151
- Migliaccio F, Galston AW (1989). On the role of calcium in indole-3-acetic acid movement and graviresponse in etiolated pea epicotyls. Plant Growth Regul, 8: 335~347