

陈志远, 邸丽俊, 于慧瑛, 等. 蓝莓硫素营养调控技术优化: 基于生理指标与硫代谢酶活性的综合评价[J]. 江苏农业科学, 2025, 53(22): 157-164. doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.22.021

蓝莓硫素营养调控技术优化: 基于生理指标与硫代谢酶活性的综合评价

陈志远¹, 邸丽俊², 于慧瑛¹, 宋 慧³, 闫星好¹, 常薇傲娃¹, 李霖愨¹

(1. 运城学院生命科学系, 山西运城 044000; 2. 运城学院理科实验中心, 山西运城 044000;
3. 山西农业大学食品科学与工程学院, 山西晋中 030801)

摘要: 聚焦不同种类及浓度硫素处理对蓝莓幼苗生长和代谢的影响, 探讨蓝莓对硫素形态的偏好及最适施用浓度, 为蓝莓种植中精准施用硫素、提升蓝莓果实产量与品质、优化蓝莓栽培管理提供理论与实践依据。以二年生南高丛蓝莓钵苗为试材, 采用 Na_2SO_4 、 Na_2SO_3 、Cys、NaHS 这 4 种硫源, 通过设置不同硫素浓度梯度, 对蓝莓幼苗进行 150 d 处理。试验测定了光合色素、可溶性蛋白、可溶性糖等生理指标及硫代谢相关酶活性的变化规律, 分析影响蓝莓营养性状的主成分贡献率, 综合评价蓝莓对不同形态硫的利用效果。结果表明, Na_2SO_4 、 Na_2SO_3 、Cys、NaHS 这 4 种硫源在农艺性状、光合色素等生理指标、硫含量及硫代谢酶活性等方面表现出多元差异性。Cys 处理组的农艺性状指标综合表现最优, 2 mmol/L Na_2SO_4 处理下蓝莓叶片光合色素积累最高; 2 mmol/L NaHS 处理下蓝莓可溶性蛋白含量最高, 更有利于提高蓝莓植株抗逆性; 蓝莓对不同形态的硫素具有富集作用, 且与硫素剂量正相关; 硫代谢相关酶活性对不同形态及浓度的硫素的响应差异较大, 4 mmol/L NaHS 处理下半胱氨酸的合成量最大。经对蓝莓主成分综合评价得出, 蓝莓对硫素的吸收利用具有形态偏好性, 有机硫源(如 Cys)的施用效果优于无机硫源, 8 mmol/L 的 L-半胱氨酸处理是促进蓝莓幼苗生长的最适硫素处理方案, 对蓝莓外观形态促生作用最佳, 最有利于蓝莓生长。

关键词: 蓝莓; 硫素调控; 土壤改良技术; 光合色素; 可溶性蛋白; 硫代谢酶

中图分类号: S663.904; S663.906 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2025)22-0157-08

硫素作为继氮、磷、钾元素之后的第四位重要营养元素, 在植物生长、解毒、抗逆及代谢等过程中具有重要的生理功能^[1-2]。硫素是合成氨基酸(甲硫氨酸、半胱氨酸)所必需的关键原料, 参与叶绿素、蛋白质、辅酶等重要物质的合成、促进光合作用、加速根系发育, 缺乏或过量都会影响植株正常生理特性和抗逆境能力^[3-6]。硫的作用不仅限于营养供给, 还参与植物体内多种抗氧化酶的合成, 增强植株抗逆性, 使植物在逆境环境中更具生存能力。

蓝莓作为一种经济价值颇高的小浆果, 因其果实富含花青素等抗氧化物质, 具有降血脂、延缓衰老、明目和抗癌等功能, 深受消费者青睐^[7]。蓝莓属浅根性树种, 无根毛, 其生长发育对土壤条件有

特殊要求, 最适土壤 pH 值为 3.8~5.0。土壤硫素含量及有效性直接关系到蓝莓对硫的吸收利用, 在其生理代谢与品质形成中起关键作用。在高碱性土壤中, 硫元素可帮助蓝莓加速铁的吸收, 缓解生长限制、增强蓝莓抗病能力、改善果实质量。当土壤硫素不足时, 蛋白质合成受阻、叶绿素含量降低, 蓝莓可能出现生长迟缓、叶片失绿等症状, 影响光合作用和物质合成; 而硫元素超标则可能导致土壤酸化和植物营养失衡, 抑制蓝莓根系生长, 干扰其他养分的吸收, 使蓝莓出现盐害, 叶片失绿、边缘枯死、生长速率和果实产量下降, 影响蓝莓果实的营养品质和商业价值^[8]。

到 2020 年, 我国已经成为全球最大的蓝莓生产国, 种植覆盖 27 个以上省(区、市), 鲜果销售全年 12 个月全覆盖, 栽培面积全球第一^[9]。在蓝莓产业化种植中, 存在对栽培技术容错率低、肥料单一(果实品质比土壤栽培差)、长期栽培(5 年以上)根系生长受限导致的树体急速衰弱和产量下降等问题, 尤其对硫素缺少有效的施用策略^[10]。制定合理的施肥计划、监测土壤健康及其养分状况, 优化硫素

收稿日期: 2025-06-05

基金项目: 山西省优秀博士来晋科研专项(编号: QZX-2023004); 运城学院博士科研启动项目(编号: YQ-2023008); 运城学院校级项目(编号: YY-202211)。

作者简介: 陈志远(1981—), 男, 山西运城人, 博士, 讲师, 硕士生导师, 主要从事微生物肥调控技术研究。E-mail: chenzyuan@ycu.edu.cn。

施用对提高农作物产量、植株病害等问题具有积极意义^[11]。

本课题组前期的研究表明,土壤中的硫元素促进蓝莓生长是一种直接的营养作用,且这种作用可能与硫的质量和形态有关^[12-13]。本研究通过设置不同硫素浓度梯度,整合生物量、光合色素、可溶性蛋白、硫代谢酶活性等指标变化规律,综合评价蓝莓对不同形态硫的利用效果,为精准施用硫素、提升蓝莓果实产量与品质,优化蓝莓栽培管理提供理论依据与实践意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

1.1.1 样品来源 以南高丛蓝莓品种绿宝石(Emerald)为试材。供试品种为二年生钵苗,购自山东连邦蓝莓产业有限公司。

1.1.2 主要药品与试剂 硫酸钠购自天津市大茂化学试剂厂;亚硫酸钠购自萍乡市白狮化学试剂有限责任公司;*L*-半胱氨酸购自安徽中南生物科技有限公司;硫化钠购自上海麦克林生化科技有限公司;无硫霍格兰培养液购自北京伊塔生物科技有限公司;95%乙醇购自天津市富宇精细化工有限公司;硫酸购自洛阳昊华化学试剂有限公司;磷酸购自西安化学试剂厂;磷酸二氢钾购自天津市盛奥化学试剂有限公司;磷酸二氢钠、磷酸氢二钠均购自成都市科龙化工试剂厂;萘酚购自上海科丰实业有限公司;硫酸钡、氯化钡购自天津永晟精细化工有限公司。ATP 硫酸化酶活性检测试剂盒、APS 磺基转移酶活性检测试剂盒、半胱氨酸合成酶活性检测试剂盒均购自上海梵态生物科技有限公司。

1.1.3 主要仪器设备 恒温培养箱(型号 MJX-150BE)购自上海力辰邦西仪器科技有限公司;紫外可见分光光度计(型号 UV-1750)购自日本岛津仪器公司。

1.2 试材培养与处理

1.2.1 试材培养 试验于2020年12月中旬至2021年5月中旬在陕西省资源生物重点实验室进行。采用塑料空气杯作为栽培器皿,杯中装填脱脂棉使根系避光及对蓝莓苗起到支撑作用,塑料空气杯中连接棉绳吸收纸杯中水分及营养,将二年生蓝莓幼苗定植于塑料空气杯中,恒温(25℃)光照培养室统一安置,每隔7d添加1次无硫霍格兰营养液,每次50 mL。

1.2.2 试材处理 试验用4种硫素作为硫源添加入无硫霍格兰培养液中,分别为硫酸钠(Na_2SO_4)、亚硫酸钠(Na_2SO_3)、*L*-半胱氨酸(Cys, $\text{C}_3\text{H}_7\text{NO}_2\text{S}$)和硫化钠(NaHS),其中硫酸钠中的硫形态为 SO_4^{2-} ,亚硫酸钠中的硫形态为 SO_3^{2-} ,*L*-半胱氨酸为含硫氨基酸,硫化钠作为 H_2S 气体供体,同时设置3个硫浓度水平设置:2、4、8 mmol/L(分别用S1、S2、S3标记),并以无硫霍格兰培养液处理作为无硫对照组(CK),共计设置13种处理方式。每7d浇灌1次,处理150d后,蓝莓初次挂果前进行采样。

1.3 试验方法

1.3.1 农艺性状指标测定^[14-15] 生物量(干重, g):从盆栽中完整挖出生长期达150d的蓝莓植株,轻柔洗净根部泥土,晾干。在鼓风干燥箱中85℃杀青20 min后,45℃下彻底干燥后称重。株高(cm):取洗净晾干后的蓝莓植株,使用直尺测量根地交接处到顶部之间的距离,即为蓝莓株高。分枝数(条):主茎分支的侧枝数量记作分枝。叶片数(张):计算完全叶的数量,记为叶片数。

1.3.2 生理指标测定

1.3.2.1 光合色素含量测定 使用乙醇浸提比色法,测定蓝莓新鲜叶片中光合色素含量:称取0.1g蓝莓叶片剪成碎片置于具塞试管内,加入10 mL 95%乙醇避光浸提至叶片为无色。用紫外分光光度法分别于470、649、665 nm下测定吸光度^[15-16]。

1.3.2.2 可溶性糖含量测定 采用萘酚比色法测定可溶性糖含量:称取0.1g蓝莓叶片剪碎,萃取后取1 mL样品,加入5 mL萘酚-硫酸溶液,沸水浴10 min后取出冷却至室温,用紫外分光光度法于620 nm下测定吸光度^[16-17]。

1.3.2.3 可溶性蛋白含量的测定 采用紫外吸收法测定可溶性蛋白含量:称取0.5g蓝莓叶片,加入2 mL pH值为7.0的磷酸缓冲液进行研磨。取样品提取液稀释后,用紫外分光光度计分别在260、280 nm下测定吸光度^[16,18]。

1.3.3 植株硫含量测定 蓝莓植株的全硫含量采用硫酸钡比浊法进行测定:称取0.5g蓝莓植株干样,经过消煮后,加入细 BaCl_2 晶粒,产生 BaSO_4 沉淀,于440 nm处用紫外分光光度计进行比浊^[2,6]。

1.3.4 蓝莓硫代谢相关酶活性的测定 ATP 硫酸化酶、APS 磺基转移酶、半胱氨酸合成酶等硫代谢相关酶活性根据试剂盒说明书,用紫外可见分光光度计测定^[14]。

1.4 数据处理

生理指标计算过程采用 Excel 2019 软件完成, 数据处理采用 SPSS 22.0 进行统计分析, 样本间差异显著性分析用 Duncan's 法进行多重比较, 采用 Office 2019 进行绘图。未特殊说明, 指标的平行测定都独立重复 3 次。蓝莓主成分分析及综合评价数据处理方法参照文献[19-21]。

2 结果与分析

2.1 不同处理对蓝莓农艺性状的影响

农艺性状是蓝莓植株生长发育状态的重要表征参数, 是整个生长周期中内外生长环境的表现形态, 是生殖生长和营养生长协调良好的重要表现, 是获得大田高产的重要特征。

对 4 种形态硫素处理下种植了 150 d 的蓝莓的生长状况进行监测, 在 Na_2SO_4 、 Na_2SO_3 、Cys 和 NaHS 的 3 个硫浓度水平处理以及无硫对照组的蓝莓均能正常生长。

测定在 Na_2SO_4 、 Na_2SO_3 、Cys 和 NaHS 这 4 种形

态硫素处理下的蓝莓各项农艺性状指标, 结果如表 1 所示。不同硫素形态及浓度对蓝莓农艺性状指标的影响存在显著差异。Cys 在 S3 浓度处理时表现最优, 株高 (14.25 cm)、鲜重 (11.89 g) 和叶片数 (20.50 张) 均为各组最高, 分别较 CK 组提高 25.8%、50.7%、40.0% 和 57.7%, 呈现浓度越高促进作用越强的规律; Na_2SO_4 和 Na_2SO_3 在 S3 浓度时显著促进株高和鲜重, Na_2SO_4 -S3 鲜重 (10.11 g) 和 Na_2SO_3 -S3 株高 (13.25 cm) 均显著高于 CK ($P < 0.05$), 但 Na_2SO_4 的分枝数在 S2 浓度时最多, Na_2SO_3 的叶片数在 S1 浓度时显著增加; NaHS 各浓度处理的生长指标普遍低于 CK 或无显著差异, 叶片数在 S3 时仅为 10.50 张, 为 Cys-S3 的 51.22%, 显示其对蓝莓的生长有抑制作用, 且总体浓度越高抑制作用越强。总体而言, 硫素效应与形态和浓度密切相关: Cys 高浓度全面促进生长, Na_2SO_4 和 Na_2SO_3 的高浓度利于株高和鲜重, 中等浓度 Na_2SO_4 利于分枝, 低浓度 Na_2SO_3 利于叶片发育, 而 NaHS 对生长的促进效果不明显。

表 1 不同硫素处理下蓝莓的农艺性状指标

处理	株高 (cm)	鲜重 (g)	分枝数 (条)	叶片数 (张)
Na_2SO_4 -S1	11.50 ± 3.70Aa	8.80 ± 3.58Ba	3.25 ± 0.50Aa	13.75 ± 5.56Ba
Na_2SO_4 -S2	12.25 ± 2.87Ba	7.47 ± 2.98Aa	3.75 ± 0.96Aa	12.00 ± 4.08Ba
Na_2SO_4 -S3	13.00 ± 3.74Ca	10.11 ± 3.73Cb	3.00 ± 0.82Aa	16.25 ± 5.28Cb
Na_2SO_3 -S1	11.75 ± 1.71Aa	9.65 ± 5.60BCa	3.00 ± 0.82Aa	19.25 ± 5.62Ca
Na_2SO_3 -S2	12.50 ± 1.00Ba	9.05 ± 2.73Ba	2.25 ± 0.50Aa	13.67 ± 3.21Ba
Na_2SO_3 -S3	13.25 ± 2.06Ca	10.01 ± 2.59Ca	3.00 ± 1.41Aa	16.00 ± 8.54Ca
Cys-S1	11.50 ± 2.08Aa	10.44 ± 2.65Ca	2.75 ± 1.26Aa	17.25 ± 4.99Ca
Cys-S2	13.25 ± 0.96Ca	9.18 ± 3.45Ba	3.00 ± 0.82Aa	18.25 ± 2.63Ca
Cys-S3	14.25 ± 1.26Ca	11.89 ± 3.92Ca	3.50 ± 1.29Aa	20.50 ± 9.71Da
NaHS-S1	11.75 ± 3.86Aa	8.17 ± 0.29Ba	2.50 ± 0.58Aa	7.50 ± 4.43Aa
NaHS-S2	10.00 ± 2.16Aa	8.82 ± 1.68Ba	2.75 ± 1.26Aa	8.75 ± 7.23Aa
NaHS-S3	9.75 ± 1.50Aa	8.28 ± 0.63Ba	2.50 ± 1.00Aa	10.50 ± 2.65ABb
CK	11.33 ± 1.53B	7.89 ± 1.64A	2.50 ± 0.82A	13.00 ± 3.37B

注: 同列不同字母表示在 0.05 水平上有显著性差异, 小写字母表示组内差异, 大写字母表示组间差异。表 2、表 3 同。

2.2 不同处理对蓝莓光合参数的影响

光合作用是影响产量的重要生理过程, 而叶面积和叶绿素含量是衡量光合能力的重要指标。在 Na_2SO_4 、 Na_2SO_3 、Cys 和 NaHS 这 4 种形态硫素的 3 个硫浓度处理下, 对种植了 150 d 的蓝莓光合色素含量进行测定, 测定结果如表 2 所示。不同硫素形态及浓度对蓝莓光合色素含量的影响存在显著差异, 其中 Na_2SO_4 在 S1 浓度时表现出最强促进作用, 其叶绿素 a (0.642 mg/g)、叶绿素 b (0.416 mg/g)、

类胡萝卜素 (0.121 mg/g) 及总叶绿素含量 (1.178 mg/g) 均为各组最高, 较 CK 组分别提高 116.2%、139.1%、45.8% 和 113.0%, 但 S3 浓度时效果显著下降; Na_2SO_3 和 NaHS 在 S2 浓度时效果最佳, Na_2SO_3 -S2、NaHS-S2 的总叶绿素含量分别为 0.758、0.801 mg/g, 较 CK 分别提高 37.1%、44.8%, 但 NaHS-S3 浓度时各色素含量骤降至最低 (总叶绿素含量为 0.320 mg/g), 抑制作用显著。总体而言, 硫素光合效应与浓度密切相关: 硫酸盐

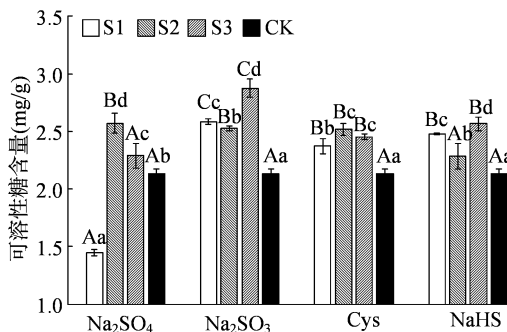
表 2 不同硫素处理下蓝莓的光合色素含量

处理	叶绿素 a 含量 (mg/g)	叶绿素 b 含量 (mg/g)	类胡萝卜素含量 (mg/g)	光合色素含量 (mg/g)
Na ₂ SO ₄ - S1	0.642 ± 0.020Hc	0.416 ± 0.007Gc	0.121 ± 0.005Fc	1.178 ± 0.030Kc
Na ₂ SO ₄ - S2	0.391 ± 0.008Fa	0.211 ± 0.002Eb	0.109 ± 0.004Eb	0.711 ± 0.011Hb
Na ₂ SO ₄ - S3	0.355 ± 0.007Eb	0.206 ± 0.003Ea	0.090 ± 0.003Da	0.651 ± 0.012Ga
Na ₂ SO ₃ - S1	0.356 ± 0.007Ea	0.180 ± 0.005Da	0.077 ± 0.006Ca	0.613 ± 0.008Ea
Na ₂ SO ₃ - S2	0.405 ± 0.011Fb	0.231 ± 0.007Fb	0.121 ± 0.003Fc	0.758 ± 0.022Ic
Na ₂ SO ₃ - S3	0.358 ± 0.021Ea	0.193 ± 0.006Da	0.099 ± 0.007DEb	0.651 ± 0.034Gb
Cys - S1	0.209 ± 0.002Ba	0.139 ± 0.008Ba	0.049 ± 0.002Ba	0.396 ± 0.009Ba
Cys - S2	0.385 ± 0.021Fc	0.186 ± 0.009Db	0.090 ± 0.006Db	0.660 ± 0.033Gb
Cys - S3	0.329 ± 0.003Db	0.190 ± 0.006Db	0.106 ± 0.003Ec	0.625 ± 0.006Fb
NaHS - S1	0.240 ± 0.010Cb	0.157 ± 0.008Cb	0.056 ± 0.004Bb	0.453 ± 0.019Cb
NaHS - S2	0.468 ± 0.012Gc	0.233 ± 0.017Fc	0.100 ± 0.003Ec	0.801 ± 0.027Jc
NaHS - S3	0.173 ± 0.003Aa	0.121 ± 0.002Aa	0.026 ± 0.002Aa	0.320 ± 0.003Aa
CK	0.297 ± 0.005C	0.174 ± 0.005D	0.083 ± 0.003C	0.553 ± 0.011D

呈低浓度强促进、高浓度抑制特征,亚硫酸盐和硫化钠表现为中等浓度最优,半胱氨酸促进效果较弱且依赖中等浓度。

2.3 不同处理对蓝莓中营养物质含量的影响

可溶性糖含量是评价果树品质的标准之一,而可溶性蛋白是植物生长发育中重要的营养物质和渗透调节物质。在 Na₂SO₄、Na₂SO₃、Cys 和 NaHS 这 4 种形态硫素的 3 个硫浓度处理下,对种植了 150 d 的蓝莓进行可溶性糖和可溶性蛋白含量测定。可溶性糖含量测定结果如图 1 所示,与 CK 组相比,除了 S1 浓度的 Na₂SO₄ 之外,Na₂SO₄、Na₂SO₃、Cys 和 NaHS 这 4 种形态硫素的各个浓度处理都显著提高了可溶性糖的含量,其中 Na₂SO₃ 整体表现最好,S1、S2、S3 浓度处理分别为 CK 组的 1.21 倍、1.18 倍、1.35 倍,其余 3 组整体水平接近,此外 Cys 组 3 个浓度处理的可溶性糖含量最为均衡。



图中不同字母表示在 0.05 水平上有显著性差异,小写字母表示组内差异,大写字母表示相同处理浓度下组间差异。

图 2、图 3 同

图 1 不同硫素处理下蓝莓可溶性糖含量

可溶性蛋白质含量测定结果如图 2 所示,在 Na₂SO₄、Na₂SO₃、Cys 和 NaHS 这 4 种处理组中,Na₂SO₄、Cys、NaHS 处理组均以 S1 浓度处理下可溶性蛋白含量最高,分别为 CK 组的 1.65 倍、1.45 倍、1.84 倍;Na₂SO₃ 处理组以 S2 浓度处理下可溶性蛋白含量最高,为 CK 组的 1.54 倍。此外,整体来看,在 Na₂SO₄、Na₂SO₃、Cys 和 NaHS 这 4 种处理组中,可溶性蛋白的含量均随着浓度的增加而下降,并稳定在 CK 组水平附近。

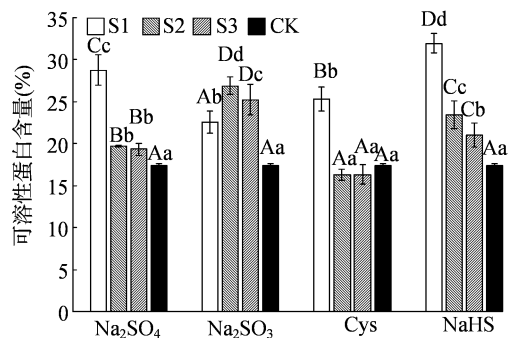


图 2 不同处理下蓝莓可溶性蛋白含量

2.4 不同处理对蓝莓植株硫含量的影响

在 Na₂SO₄、Na₂SO₃、Cys 和 NaHS 这 4 种硫素处理下,对种植 150 d 的蓝莓进行植株全硫含量测定,结果如图 3 所示。Na₂SO₃、Cys 和 NaHS 这 3 种硫素处理组整体表现为随着处理浓度的增加而增加的趋势,3 组中均为 S3 处理组为最高值,分别为 CK 组的 2.78 倍、2.12 倍、2.25 倍,而 Na₂SO₄ 处理组则表现为随着浓度的递增呈先增加后降低的趋势。总

体而言,施加硫元素处理能显著提高蓝莓植株中的硫水平,其中 Na₂SO₃-S3 处理水平最高。

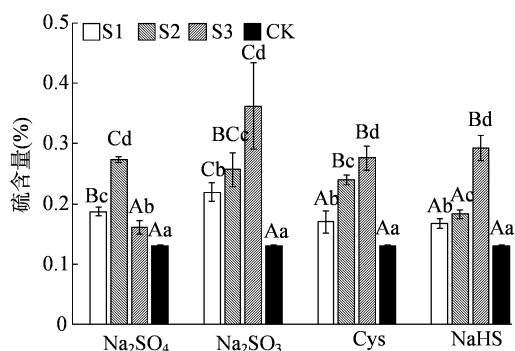


图3 不同硫素处理下蓝莓硫含量

2.5 不同处理对蓝莓硫代谢酶活性的影响

在植物体硫同化过程中存在多种形态的硫素,植物硫代谢酶活性也会受到较大的影响。在 Na₂SO₄、Na₂SO₃、Cys 和 NaHS 这 4 种硫素形态处理下,对种植期 150 d 的蓝莓硫代谢相关酶活性进行测定,测定结果如表 3 所示。由表 3 可以看出,ATP-硫酸化酶活性以 Na₂SO₄-S2 下最高,以 Na₂SO₃-S1、Na₂SO₃-S3、Cys-S3 和 NaHS-S1 处理下较低;APS 磺基转移酶活性以 Cys-S2 和 NaHS-S1 处理下较高,以 Na₂SO₃-S1、Na₂SO₃-S3 和 CK 较低;半胱氨酸合成酶活性以 NaHS-S2 处理下最高,以对照组最低。

综合分析蓝莓中硫代谢相关酶活性测定试验

结果,以 NaHS-S3 硫浓度处理下对蓝莓半胱氨酸的合成作用较大,且蓝莓硫代谢相关酶活性对于不同形态及浓度的硫素的响应情况具有差异。

表 3 不同处理对蓝莓硫代谢酶活性的影响

处理	ATP 硫酸化酶活性(U/g FW)	APS 磺基转移酶活性(U/g FW)	半胱氨酸合成酶活性(U/g FW)
Na ₂ SO ₄ -S1	0.933 ± 0.027Cb	0.544 ± 0.014Db	0.413 ± 0.014Aa
Na ₂ SO ₄ -S2	1.190 ± 0.073Dc	0.553 ± 0.020Db	0.483 ± 0.028Cc
Na ₂ SO ₄ -S3	0.868 ± 0.040Ba	0.430 ± 0.019Ba	0.459 ± 0.021Bb
Na ₂ SO ₃ -S1	0.735 ± 0.029Aa	0.367 ± 0.021Aa	0.560 ± 0.023Db
Na ₂ SO ₃ -S2	0.786 ± 0.005Aa	0.419 ± 0.006Bb	0.668 ± 0.047Ec
Na ₂ SO ₃ -S3	0.723 ± 0.026Aa	0.352 ± 0.010Aa	0.514 ± 0.035Da
Cys-S1	1.088 ± 0.038Dc	0.431 ± 0.021Ba	0.566 ± 0.024Db
Cys-S2	0.919 ± 0.020Cb	0.635 ± 0.031Ec	0.655 ± 0.022Ec
Cys-S3	0.741 ± 0.068Aa	0.516 ± 0.006Db	0.549 ± 0.026Da
NaHS-S1	0.725 ± 0.037Aa	0.640 ± 0.030Ec	0.598 ± 0.015Da
NaHS-S2	0.766 ± 0.009Aa	0.527 ± 0.025Db	0.726 ± 0.028Fc
NaHS-S3	0.812 ± 0.028ABb	0.495 ± 0.011Ca	0.694 ± 0.027Fb
CK	0.754 ± 0.032A	0.367 ± 0.026A	0.426 ± 0.015A

2.6 主成分分析不同处理对蓝莓生长的影响

2.6.1 不同处理下蓝莓生理性状的主成分分析

采用 SPSS 22.0 软件对不同硫素形态及浓度处理下的蓝莓 14 个生理性状测定结果进行主成分分析,如表 4 所示,仅提取特征值大于 1 的前 5 个主成分,其累积贡献率超过 85%,说明前 5 个主成分已经能够代表蓝莓 14 个生理性状的全部(85.33%)信息,可用前 5 个主成分对不同处理下的蓝莓综合生理进行评价。

表 4 主成分的特征值、方差贡献率及累计贡献率

测定指标	载荷				
	主成分 1	主成分 2	主成分 3	主成分 4	主成分 5
株高	0.186	0.391	0.018	0.178	0.284
鲜重	0.060	0.422	-0.263	-0.153	0.306
分枝数	0.301	0.193	0.439	0.026	-0.094
叶片数	0.150	0.461	-0.039	-0.138	0.135
叶绿素 a 含量	0.411	-0.182	-0.152	0.169	-0.038
叶绿素 b 含量	0.406	-0.237	-0.147	-0.040	-0.005
类胡萝卜素含量	0.390	0.020	-0.146	0.349	0.019
叶绿素含量	0.421	-0.180	-0.156	0.129	-0.021
可溶性糖含量	-0.226	0.219	0.107	0.515	0.236
可溶性蛋白含量	-0.149	-0.335	-0.191	-0.225	0.320
植株硫含量	-0.021	0.264	-0.062	0.090	-0.750
ATP 硫酸化酶活性	0.110	-0.062	0.628	-0.234	-0.028
APS 磺基转移酶活性	0.001	-0.239	0.409	0.408	0.236
半胱氨酸合成酶活性	-0.314	-0.083	-0.179	0.460	-0.141
特征值	4.64	3.34	1.61	1.30	1.06
方差贡献率(%)	33.11	23.85	11.52	9.26	7.59
累计贡献率(%)	33.11	56.96	68.48	77.74	85.33

在前 5 个主成分中,第 1 主成分的方差贡献率为 33.11%,决定第 1 主成分的生理指标主要是叶绿素含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、类胡萝卜素含量,反映了蓝莓的光合作用能力;第 2 主成分贡献率为 23.85%,决定其大小的主要是叶片数、鲜重、株高,反映了蓝莓的生长状况;第 3 主成分贡献率为 11.52%,决定第 3 主成分的主要是 ATP 硫酸化酶活性,反映了蓝莓的硫代谢;第 4 主成分贡献率为 9.26%,决定该主成分的主要是可溶性糖含量,反映了蓝莓的品质和营养成分;第 5 主成分贡献率为 7.59%,决定第 5 主成分的主要是植株硫含量。

2.6.2 不同处理下蓝莓生理性状的综合评价 用 F_1 、 F_2 、 F_3 、 F_4 、 F_5 分别代表这 5 个主成分, X_1 、 X_2 、 X_3 、 \dots 、 X_{13} 、 X_{14} 分别代表 14 个生理指标,根据主成分分析原理,得出 5 个主成分的线性组合分别是:

$$F_1 = 0.186X_1 + 0.060X_2 + 0.301X_3 + 0.150X_4 + 0.411X_5 + 0.406X_6 + 0.390X_7 + 0.421X_8 - 0.226X_9 - 0.149X_{10} - 0.021X_{11} + 0.110X_{12} + 0.001X_{13} - 0.314X_{14};$$

$$F_2 = 0.391X_1 + 0.422X_2 + 0.193X_3 + 0.461X_4 - 0.182X_5 - 0.237X_6 + 0.020X_7 - 0.180X_8 + 0.219X_9 - 0.335X_{10} + 0.264X_{11} - 0.062X_{12} - 0.239X_{13} - 0.083X_{14};$$

$$F_3 = 0.018X_1 - 0.263X_2 + 0.439X_3 - 0.039X_4 - 0.152X_5 - 0.147X_6 - 0.146X_7 - 0.156X_8 + 0.107X_9 - 0.191X_{10} - 0.062X_{11} + 0.628X_{12} + 0.409X_{13} - 0.179X_{14};$$

$$F_4 = 0.178X_1 - 0.153X_2 + 0.026X_3 - 0.138X_4 + 0.169X_5 - 0.040X_6 + 0.349X_7 + 0.129X_8 + 0.515X_9 - 0.225X_{10} + 0.090X_{11} - 0.234X_{12} + 0.408X_{13} + 0.460X_{14};$$

$$F_5 = 0.284X_1 + 0.306X_2 - 0.094X_3 + 0.135X_4 - 0.038X_5 - 0.005X_6 + 0.019X_7 - 0.021X_8 + 0.236X_9 + 0.320X_{10} - 0.750X_{11} - 0.028X_{12} + 0.236X_{13} - 0.141X_{14}。$$

同时分别以第 1、2、3、4、5 主成分对应的方差贡献率 a_1 、 a_2 、 a_3 、 a_4 、 a_5 作为权数,构建的综合评价模型为: $Z = a_1F_1 + a_2F_2 + a_3F_3 + a_4F_4 + a_5F_5$ 。

将 12 种处理下的蓝莓 14 个生理指标的试验数据带入对应的表达式中,得到每种处理下蓝莓生理指标的综合得分值 (Z 值) 和得分排序,结果见表 5。综合评价 12 种处理方式得到,在 L -半胱氨酸 8 mmol/L 硫浓度处理下最有利于蓝莓生长。

表 5 不同处理蓝莓的主成分得分及综合评价

处理	主成分得分					综合得分	排名
	F_1	F_2	F_3	F_4	F_5		
Na ₂ SO ₄ -S1	4.81	-2.75	-0.36	-1.25	-0.14	0.77	2
Na ₂ SO ₄ -S2	1.41	-0.38	3.01	0.54	-0.87	0.71	3
Na ₂ SO ₄ -S3	0.79	0.87	0.02	-0.86	1.20	0.48	5
Na ₂ SO ₃ -S1	-0.30	1.27	-0.80	-0.39	0.11	0.08	7
Na ₂ SO ₃ -S2	-0.05	-0.55	-1.85	0.87	0.06	-0.28	8
Na ₂ SO ₃ -S3	0.45	1.83	-1.36	-0.42	-1.49	0.28	6
Cys-S1	-1.79	0.64	0.78	-2.07	0.90	-0.47	9
Cys-S2	0.22	0.90	1.09	1.64	0.20	0.58	4
Cys-S3	1.13	3.38	-0.07	0.80	0.53	1.29	1
NaHS-S1	-2.75	-2.23	0.15	0.38	1.55	-1.27	11
NaHS-S2	-0.38	-2.19	-0.86	1.51	-0.13	-0.62	10
NaHS-S3	-3.55	-0.78	0.26	-0.74	-1.92	-1.55	12

3 讨论

光合色素影响植物的光合作用与整体生长^[22]。叶绿素主要进行光能的吸收、传递和转化,其含量直接影响光合作用的潜能和初级生产力,对作物的产量和品质形成至关重要,可用来评估植株的光合作用水平^[15]。

硫是叶绿素合成的重要介质,以硫脂方式组成叶绿体基粒片层,作为叶绿体内固定的边界膜,在太阳能转化为化学能及氧化物的还原过程中起电子转移作用^[16]。硫的供应水平对叶绿体的形成和功能的发挥有重要影响,植物细胞质膜结构完整性和功能表达均需硫参与才能完成,缺硫会使叶绿素含量下降、光合系统受损、光合效率降低,适量硫素供应有利于维持光合色素正常含量,保障光合作用顺利进行^[22]。本研究结果表明,2 mmol/L 硫酸钠处理下叶片光合色素积累最高,这可能是因为硫酸钠在土壤中能较好地解离,SO₄²⁻形式的硫素是植物主要吸收同化的形式,为蓝莓提供充足的硫元素,促进了光合色素的合成。

在不同硫营养形态及处理浓度下蓝莓叶片光合色素含量的试验结果说明,SO₃²⁻、含硫氨基酸、H₂S 气体形式的硫素对蓝莓几种光合色素的最高积累均有最适硫浓度,过量硫素可能通过抑制叶绿素合成破坏光合作用平衡、损伤植物细胞结构;硫素不足会使胞间 CO₂ 浓度升高,减少甚至抑制光合色素合成。SO₄²⁻形式的硫素对蓝莓光合色素累积具有积极的作用,这与刘中良等硫胁迫大蒜鳞茎的研

究结果^[16]类似。

可溶性蛋白和可溶性糖作为植物重要的渗透调节物质,能维持细胞膨压、增强植物环境胁迫适应性,对植株起到保护支持的作用,是植物抗逆性指标之一,也是衡量高等植物细胞内碳、氮代谢的重要指标,可以从根本上影响植物的生长、发育及产量^[23-25]。硫素供应变化会影响植物氮代谢与碳水化合物代谢,改变二者含量。有研究发现,适宜施用硫酸能提高小麦氮肥利用效率、促进植物可溶性蛋白合成、助力碳水化合物积累转化、增加可溶性糖含量,改善果实风味品质^[1]。

可溶性蛋白和可溶性糖作为营养物质,其含量在树木花芽分化中起着至关重要的作用,可能影响结实大小年的发生,是植物抵御低温寒害的一个重要的生理响应^[18,23]。

通过蓝莓可溶性蛋白质含量测定试验,发现 2 mmol/L 硫氢化钠处理下可溶性蛋白含量最高,本试验中,硫氢化钠是作为 H₂S 气体供体进行研究, H₂S 作为第 3 种气体信号分子,有利于提高蓝莓植株抗逆性,推测硫氢化钠可能在促进蛋白质合成以及增强植物抗氧化能力方面发挥作用,其调控机制有待于进一步研究。

对蓝莓的可溶性糖含量测定试验结果表明,除 2 mmol/L 硫酸钠处理外,其余形态硫素的不同硫浓度处理下,蓝莓可溶性糖含量均有不同增幅。SO₄²⁻ 和含硫氨基酸形式的硫素在 4 mmol/L 硫浓度下蓝莓可溶性糖含量有最大值,SO₃²⁻、H₂S 气体形式的硫素在 8 mmol/L 硫浓度下蓝莓可溶性糖含量有最大值。

硫含量及硫代谢酶活性是衡量植物硫素营养状况和代谢水平的重要指标。根是植株体的硫储库^[6]。作物对硫的吸收主要由根系从土壤中吸收,一般占植物吸硫总量的 2/3,主要是在根毛区以 SO₄²⁻ 形式从土壤溶液中吸收^[5,26]。有研究表明,肥料硫施入土壤后,会明显增加土壤硫浓度,且土壤中硫的氧化态(如硫酸盐)对植物的吸收比还原态(如硫化物)更为有效^[8]。小花南芥植物体内的试验证实,硫处理提高了含硫化合物含量和相关酶活性,含硫化合物在植物代谢^[4]、胁迫反应、细胞适应、防御和解毒等方面具有重要作用^[27]。

硫代谢酶如 ATP 硫酸化酶(ATPS)等,参与硫的活化、还原和同化过程。在不同硫素浓度处理下,蓝莓植株的硫含量和硫代谢酶活性会发生相应

变化,这些变化不仅反映了蓝莓对硫素的吸收、转运和利用效率,还可能影响到其他相关生理过程^[26-28]。本研究表明,蓝莓为喜硫作物,蓝莓幼苗叶片和根部对不同形态硫素有富集作用且与硫素剂量正相关,这说明蓝莓能够根据外界硫素供应情况调节自身对硫的吸收和积累。

本研究结果表明,同为 4 mmol/L 处理,ATP 硫酸化酶活性以硫酸钠处理最大、APS 磺基转移酶活性以 L-半胱氨酸处理最大,而硫氢化钠处理下,半胱氨酸合成酶活性普遍较高。植物的硫代谢首先通过 ATP 硫酸化酶催化 SO₄²⁻ 生成 APS,说明 SO₄²⁻ 形态的硫素经过硫酸盐的活化阶段,使 ATP 硫酸化酶活性提高;由于 APS 不稳定,随即被 APS 磺基转移酶还原成 SO₃²⁻,说明含硫氨基酸形态的硫素能够在此阶段提高 APS 磺基转移酶活性;半胱氨酸的合成阶段作为有机硫同化形成有机硫的关键步骤,硫氢化钠提供的 H₂S 气体能够在此阶段提高半胱氨酸合成关键酶活性。本研究与牟凤利等在小花南芥体内有关硫化物的研究结论^[4]相似。

在 2 mmol/L 硫酸钠、4 mmol/L 半胱氨酸以及 8 mmol/L 硫氢化钠处理下 ATP 硫酸化酶活性有所提高,这与刘艺瑄等对小花南芥种子施加外源硫素后,对其根系检测硫同化关键酶活性的研究结果^[14]一致,可能是由于不同植株的硫代谢酶活性与硫素形态不同所致,也有可能与基因和环境调节相关,具体调控机理有待于下一步研究。

植物通过根部从外界环境中吸收硫酸盐形式的硫,并在还原作用下将其还原为硫化物,最终在同化作用下形成第 1 个含硫有机化合物半胱氨酸^[28]。半胱氨酸是多种含硫代谢物的合成前体,如 Fe-S 簇、谷胱甘肽(GSH)、甲硫氨酸等,同时半胱氨酸也是许多重要分子的合成前体,如维生素、辅酶、抗氧化剂,因此半胱氨酸处于多个代谢层级的中心位置^[29]。半胱氨酸合成酶主导半胱氨酸合成的最后一步,对植株生长发育意义重大^[30]。本试验结果表明,蓝莓植株在硫氢化钠处理组的 3 个硫浓度水平下均有较高的半胱氨酸合成酶活性,4 mmol/L 硫氢化钠处理下半胱氨酸合成量最大,这反映出硫代谢过程的复杂性和精细调控机制,不同硫源可能通过影响硫代谢相关酶的活性,进而影响半胱氨酸等含硫化合物的合成。相关的具体机理有待于进一步研究。

4 结论

综合分析,适度的硫素供应可显著提高蓝莓幼苗可溶性蛋白与可溶性糖含量,增强硫代谢酶活性,优化光合色素组成,促进植株光合作用,对蓝莓生长和代谢具有正相关促进作用。不同硫源和浓度处理对蓝莓的影响存在显著差异。2 mmol/L 硫酸钠处理有利于光合色素积累;2 mmol/L 氢氧化钠处理可提高可溶性蛋白含量和抗逆性;4 mmol/L 氢氧化钠处理下半胱氨酸合成量最大;8 mmol/L 的 L-半胱氨酸处理对蓝莓外观形态促生作用最佳。蓝莓对不同形态的硫素具有富集作用,且与硫素剂量正相关,硫代谢相关酶活性对不同形态及浓度的硫素响应差异较大。

主成分综合评价结果表明,8 mmol/L 的 L-半胱氨酸处理对蓝莓外观形态促生作用最佳。L-半胱氨酸作为一种含硫氨基酸,可能更易于被蓝莓吸收和利用,直接参与蛋白质等生物分子的合成^[30],从而对蓝莓的生长发育产生促进作用。

参考文献:

- [1] 余文婷,孙蕊卿,党海燕,等. 我国主要麦区农户小麦籽粒硫的含量、分布及影响因素[J]. 中国农业科学,2025,58(5):956-974.
- [2] 张艳. 胶州湾互花米草湿地土壤硫素分布特征及其影响因素[D]. 青岛:青岛大学,2017:1-6.
- [3] 张宏,李颖杰,王文颖,等. 微生物硫循环网络的研究进展[J]. 微生物学报,2021,61(6):1567-1581.
- [4] 牟凤利,杨京民,刘翠,等. 硫素对小花南芥体内含硫化合物与铅累积特征的影响[J]. 农业环境科学学报,2021,40(9):1851-1859.
- [5] 周丽娟,耿玉辉,曹国军,等. 秸秆还田配施硫肥对春玉米产量及硫素积累、分配特性的影响[J]. 华南农业大学学报,2021,42(4):17-24.
- [6] 高珍珠,景伟文,魏明娜. 干旱区稻田土壤-植物生态系统硫素的动态变化研究[J]. 新疆农业大学学报,2013,36(6):498-503.
- [7] 黄彭,丁捷,刘春燕,等. 可食性复合涂膜对蓝莓的保鲜效果综合评价[J]. 园艺学报,2024,51(6):1361-1376.
- [8] 崔权仁,姜超强,武文明,等. 皖南烟区硫肥适宜用量及其对烤烟品质的影响研究[J]. 中国农学通报,2019,35(26):40-46.
- [9] 吴林,胡晶,唐雪东,等. 我国蓝莓产业的现状与思考[J]. 中国果树,2025(2):1-5.
- [10] 李亚东,刘成,魏鑫,等. 2024年中国蓝莓产业发展报告[J]. 吉林农业大学学报,2025,47(1):1-14.
- [11] 陈吉,蔡柏岩. 植物对硫素的吸收、转运及利用的研究进展[J]. 中国农学通报,2021,37(29):42-46.
- [12] 刘艳妮,高琪,陈志远. 硫磺粉和皂素废水两种土壤酸性改良法对蓝莓幼苗定植影响的对比研究[J]. 中国土壤与肥料,2021(4):295-300.
- [13] 高琪,陈志远,刘艳妮. 皂素废水改良蓝莓土壤的重金属安全性评价[J]. 中国果树,2021(5):33-37,109.
- [14] 刘艺瑄,刘才鑫,祖艳群,等. 硫素对小花南芥同化关键酶活性与铅富集的影响[J]. 农业资源与环境学报,2023,40(6):1319-1328.
- [15] 刘鹏,杨鹰,易军辉,等. 播期和根伤处理对机插秧苗返青期生长发育的影响[J]. 作物研究,2024,38(4):235-248.
- [16] 刘中良,刘世琦,张自坤,等. 硫对设施水培大蒜光合特性和鳞茎品质的影响[J]. 园艺学报,2010,37(4):581-588.
- [17] 邹留源,王杰,覃乐政. 萘酚法测定海菖蒲叶片可溶性糖含量的条件优化[J]. 海南大学学报(自然科学版中英文),2025,43(4):405-415.
- [18] 耿晓东,张召增,朱秀征,等. 山桐子芽叶果可溶性糖和可溶性蛋白含量与其大小年的关系[J]. 经济林研究,2024,42(4):62-71.
- [19] 袁富容,杨婷,冉雅文,等. 基于主成分分析法评价1-MCP处理对蓝丰蓝莓果实品质及生理的影响[J]. 保鲜与加工,2024,24(9):8-18.
- [20] 温欣,肖亚冬,聂梅梅,等. 基于主成分分析的不同品种蓝莓脆粒品质综合评价[J]. 食品工业科技,2024,45(21):208-217.
- [21] 赵慧芳,赵俸艺,刘洪霞,等. 蓝莓46个品种的果实特性分析及综合评价[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2025,49(3):52-62.
- [22] 张冬勤,贾文庆,何松林,等. 不同牡丹叶片解剖结构及其环境适应性[J]. 西北植物学报,2024,44(7):1153-1163.
- [23] 袁婷婷,韩梅,林红梅,等. 苗期低温冷害对人参生长、生理特性及药材质量的影响[J]. 中药材,2024,47(10):2421-2427.
- [24] 马前涛,杨世波,张满常,等. 富硒营养液对小粒咖啡光合特性及矿质元素累积的影响[J]. 生态学杂志,2025,44(6):1990-1999.
- [25] 张碧薇,樊继德,陆信娟,等. 叶面施硫对大蒜生长、产量及品质的影响[J]. 江苏农业科学,2022,50(4):96-100.
- [26] Kim W S, Sun - Hyung J, Oehrle N W, et al. Overexpression of ATP sulfurylase improves the sulfur amino acid content, enhances the accumulation of Bowman - Birk protease inhibitor and suppresses the accumulation of the β - subunit of β - conglycinin in soybean seeds[J]. Scientific Reports,2020,10(1):14989.
- [27] 杨潇. 磺基转移酶的基因挖掘、磺酸化反应和催化机制研究[D]. 济南:山东大学,2023:6-29.
- [28] 张欢欢,王晓清,郝曜山,等. 大蒜半胱氨酸合成酶基因家族鉴定及表达分析[J]. 分子植物育种,2023,21(9):2832-2841.
- [29] 冯永佳,王燕,李杰,等. 小麦CSase基因家族的鉴定及表达分析[J]. 麦类作物学报,2024,44(12):1505-1514.
- [30] Singh R P, Saini N, Sharma G, et al. Moonlighting biochemistry of cysteine synthase: a species - specific global regulator[J]. Journal of Molecular Biology,2021,433(22):167255.