

镍离子对尖叶莴苣氮素吸收和生长生理的影响

刘明月, 严逸男, 尚春雨, 陈露, 李家明, 钟凤林*, 林义章

(福建农林大学 园艺学院, 福州 350002)

摘要:以‘全年油麦菜’尖叶莴苣为试验材料, 采用水培方式, 研究 3 个浓度(0 mg · L⁻¹、0.1 mg · L⁻¹、1 mg · L⁻¹)Ni²⁺ 在 22.4 mg · L⁻¹ N 处理下对尖叶莴苣氮素吸收的生长及生理影响。结果显示:(1)尖叶莴苣根系和地上部生物量随处理时间的增加呈上升趋势。与对照 T₁(0 mg · L⁻¹ Ni²⁺、112 mg · L⁻¹ N)相比, T₂ 处理(0 mg · L⁻¹ Ni²⁺、22.4 mg · L⁻¹ N)对尖叶莴苣根系及叶片生长具有一定抑制作用, 植株鲜重、干重、根冠比、根系长度、平均直径、表面积、体积、根尖数、分根数、叶片表面积和体积在 T₃ 处理(0.1 mg · L⁻¹ Ni²⁺、22.4 mg · L⁻¹ N)下显著高于对照, T₄ 处理(1 mg · L⁻¹ Ni²⁺、22.4 mg · L⁻¹ N)对尖叶莴苣根系及其叶片生长具有一定促进作用, 但对其根尖数和分根数表现出一定抑制性。(2)随着 Ni²⁺ 浓度的增加, 尖叶莴苣叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量呈先升后降的变化规律, 且均在 T₃ 处理下显著提高。(3)随着处理时间的增加, 尖叶莴苣叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)逐渐上升, 胞间 CO₂ 浓度(C_i)逐渐下降, 且 T₃ 处理叶片的 G_s 显著高于对照, 其 C_i 最低, P_n 最大。(4)施加 Ni²⁺ 对尖叶莴苣有机酸、可溶性蛋白和可溶性糖含量以及 SOD 和 POD 活性有显著影响, 在 T₃ 处理下有机酸含量降低, 可溶性糖和可溶性蛋白含量显著增加, SOD 和 POD 活性显著提高。(5)T₃ 处理尖叶莴苣根系中 N 及叶片中 B 和 Ca 含量较高; 根系中 Ni 含量高于叶片, T₃ 处理叶片中的 Ni 含量较低, Mg 含量较高; 植株体内 Cu 含量随 Ni²⁺ 浓度增加而下降。研究表明, 外源 Ni²⁺ 处理能影响低氮条件下(22.4 mg · L⁻¹ N)尖叶莴苣幼苗生长及生理状况, 适宜浓度(0.1 mg · L⁻¹)Ni²⁺ 可有效提高尖叶莴苣根系对氮素的吸收利用效率, 减少氮素施用量, 促进尖叶莴苣根系和地上部叶片生长, 增加光合色素含量, 并提高净光合速率, 进而改善植株的产量和营养品质。

关键词: 镍离子; 尖叶莴苣; 氮素吸收; 生长; 生理

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effect of Nickel Ion on Growth, Physiology and Nitrogen Absorption in *Lactuca sativa* L. Seedling

LIU Mingyue, YAN Yi'nan, SHANG Chunyu, CHEN Lu,
LI Jiaming, ZHONG Fenglin*, LIN Yizhang

(College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: We investigated the growth and physiological effects of Ni²⁺ at 3 concentrations (0 mg · L⁻¹, 0.1 mg · L⁻¹, 1 mg · L⁻¹) with 22.4 mg · L⁻¹ N on nitrogen uptake in the seedling stage of *Lactuca sativa* L. using hydroponic. The results showed: (1) the root and shoot biomass of the lettuce increased with

收稿日期: 2018-06-22; 修改稿收到日期: 2018-11-16

基金项目: 福建省科技重大专题(2018NZ0002-2); 福建省发改委项目(闽发改农[2017]410号); 福建省新世纪人才项目(KLa17011A); 福州市科技项目(2018-G-37)

作者简介: 刘明月(1994-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事设施农业栽培与生理研究。E-mail: 2418066071@qq.com

* 通信作者: 钟凤林, 副教授, 硕士生导师, 主要从事设施植物遗传资源与生物技术、蔬菜生理生态和蔬菜资源与产业化研究。E-mail: zhong591@fafu.edu.cn

the increase of treatment time. Compared with the control T_1 ($0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ and $112 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$), T_2 treatment ($0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ and $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$) had certain inhibitory effects on the root growth and leaf growth of the lettuce; the fresh weight of the plant, dry weight, root to shoot ratio, root length, mean diameter, surface area, volume, number of root tips, number of roots, leaf surface area and volume were significantly higher under T_3 ($0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ and $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$) treatment for comparison, T_4 treatment ($1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ and $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$) promoted the growth of roots and leaves of the lettuce, but showed some inhibition on the number of root tips and roots. (2) With the increase of Ni^{2+} concentration, the contents of chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll in the leaves of the lettuce showed a first increase and then decrease, and both of them significantly increased under T_3 ($0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ and $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$) treatment. (3) With the increase of treatment time, the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of the leaf lettuce gradually increased, and the intercellular CO_2 concentration (C_i) gradually decreased. The stomatal conductance (G_s) of leaves with T_3 ($0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ and $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$) treatment was significantly higher than that of the control, the intercellular CO_2 concentration (C_i) was the lowest, and the net photosynthetic rate (P_n) was the largest. (4) Applying Ni^{2+} to pointed leaf lettuce, organic acid, soluble protein, soluble sugar content, POD and SOD activities had significant effect. With T_3 ($0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ and $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$) treatment, organic acid content decreased, while soluble sugar and soluble protein contents increased significantly, SOD and POD activities were significantly improved. (5) With T_3 treatment, the contents of B and Ca in roots and N in leaves were higher; the Ni content in roots was higher than that in leaves, the Ni content in leaves was lower, and the Mg content was higher; Cu content in plants decreased with the increase of Ni^{2+} concentration. Research shows that exogenous Ni^{2+} treatment can affect the growth and physiological status of rapeseed lettuce seedlings under low nitrogen conditions ($22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$). The appropriate concentration ($0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) Ni^{2+} can effectively improve the nitrogen absorption and utilization efficiency of the root system of rapeseed lettuce, reduce the amount of nitrogen application, promote the growth of the root system and aboveground leaf of rapeseed lettuce, increase the photosynthetic pigment content, and improve the net photosynthetic rate, thus improve the yield and nutritional quality of the plant.

Key words: nickel ions; *Lactuca sativa* L.; nitrogen uptake; growth; physiology

尖叶莴苣 (*Lactuca sativa* L.) 属菊科莴苣属, 以嫩梢、嫩叶为食用部位。其营养丰富、抗病性和适应性强、生长周期短, 是无土栽培研究的模式植物之一, 也是生产规模较大的水培绿叶蔬菜, 具有较高的经济效益^[1-2]。

氮素是植物体内重要的结构物质, 也是植物生理代谢中重要的调节物质, 对植物生理代谢和生长有着重要作用^[3-4]。根系是植株吸收氮素的主要器官, 在多种控制条件下影响植物的生长发育, 植株地上部有机物的合成也受到氮素的影响^[5-7]。在设施高复种指数下, 为保证作物质量和产量, 人们偏施或过量施用氮肥, 导致土壤表面易发生次生盐渍化。徐福利等^[8-10]报道, 硝酸盐是引起次生盐渍化的主要原因之一, 硝态氮的分布与过量施用氮肥且施用次数较多有关, 使栽培环境极易累积硝酸盐和加剧次生盐渍化^[11-12]。另外, 施用尿素和铵态氮肥过多, 易产生大量氨气, 相对于露地土壤环境而言, 设施条件下的空气流动性较差, 当气体浓度升高到阈值时会发生氨气毒害, 使叶肉组织坏死, 叶绿素解

体, 叶脉间出现褐色斑点或块状坏死斑等症状^[13], 这些都成为当今现代化农业可持续发展所需解决的问题。

镍作为植物生长必不可少的微量元素, 也是一些酶的重要组成成分。植物吸收的镍主要是离子态镍 (Ni^{2+}), 其次吸收络合态镍, 如 Ni-EDTA 和 Ni-DTPA; 植物体内镍的运输较为迅速, 在木质部中镍可与有机酸和多种肽形成螯合物^[14], 在一些植物的生长发育上具有必要性和不可替代性^[15]。低浓度的镍会刺激作物生长, 其作用主要表现在促进种子萌发^[16]、加速幼苗生长^[17]; 在增加植株的总蛋白质与总氮含量, 加速贮藏蛋白质的转化及结构蛋白质与催化蛋白质的累积(提高氮素利用率, 促进增产)、促进叶绿素、胡萝卜素与叶黄素的合成、增加光合速率上效果显著^[18]。Walker^[19]发现在碗豆的生殖生长阶段, 镍参与了其体内的氮代谢过程, 且镍是脲酶的组成成分, 脲酶的作用是催化尿素分解成 NH_4^+ , 供植物吸收利用, 镍通过提高脲酶的活力, 提高尿素的利用率, 阐明了镍与植物氮代谢的关系^[20]。

由于氮素对植物生长的积极作用,导致生产上氮肥施用量过多,利用率降低,从而使环境受到污染。镍作为植物生长过程中不可缺少的元素,使其受到越来越多的关注,但镍在植物生长环境中也是作为一种重金属存在,所以对它的研究主要集中在镍胁迫以及镍浓度的筛选上,而对通过施加一定浓度镍来减少氮肥施用量上还有待进一步研究。迄今,本课题组开展了大量关于氮素对尖叶莴苣生长影响的研究,主要集中在栽培^[21]、光合作用^[22]、硝态和铵态氮配比^[23]等方面,深入探究尖叶莴苣氮代谢的调控机理及提高氮素利用效率的措施。镍参与氮代谢的过程,本试验在前期研究基础上采用水培方法进行营养液的调控,在保障尖叶莴苣产量、品质的前提下,通过施加适宜浓度的镍并降低氮肥施用量并与无镍处理比较,明晰镍对植株氮素吸收的作用,分析镍对莴苣生长和生理的影响,以期达到提高氮肥利用效率、增产增收、平衡自然生态的迫切要求。

1 材料和方法

1.1 材料培养和处理

供试尖叶莴苣品种为‘全年油麦菜’(*Lactuca sativa* L.),于2017年3月种植于福建农林大学园艺学院园艺科技楼蔬菜研究所植物培养室,待尖叶莴苣幼苗长至2片真叶时定植于各处理的栽培盆,每个处理2盆,每盆种植42株,清水缓苗1d。营养液参考 Hoagland 营养液配方^[24],其中N浓度为 $112 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,各处理的氮浓度依据试验设计调整。通过前期试验筛选发现 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$ 处理的尖叶莴苣长势最好, $1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$ 处理的尖叶莴苣长势显著降低,所以本试验设置 $T_1(0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $112 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N})$ 、 $T_2(0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N})$ 、 $T_3(0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N})$ 、 $T_4(1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N})$ 4个处理,研究适宜浓度 Ni^{2+} 对尖叶莴苣氮素吸收、生长、生理及品质上的影响。其中, T_1 为对照,镍源为 NiSO_4 , $1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 NiSO_4 中S含量仅占营养液中S含量的0.7%,所以 NiSO_4 中S的影响可忽略。营养液pH值控制在6.5,本试验周期为9d,缓苗完毕为第0天,并分别在第0、3、6、9天(每隔3d)取样测定各项指标。另外,为检验 Ni^{2+} 在植物体内的累积情况,将培养10~18d的营养液改为无 Ni^{2+} 处理,在N含量不变的条件下测定第9、18天Ni及其他矿质元

素在植株体内含量。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 形态指标 将待测叶片和根系样品用蒸馏水冲洗干净,采用电子天平测定样品鲜重和干重,采用Epson Perfection 4990 PHOTO根系扫描仪(爱普生(中国)有限公司)进行样品扫描,应用WinRHIZO根系分析系统对根系总长度、总表面积、总体积、平均直径、分根数、根尖数、叶片总表面积和叶片总体积等形态参数进行分析,每个处理随机选取3株苗,每个指标重复测定3次。

1.2.2 光合指标 采用李合生^[25]的方法测定尖叶莴苣叶片中叶绿素a、叶绿素b、总叶绿素和类胡萝卜素含量。采用LI-6400型号便携式光合作用测定仪(美国LI-COR公司)于上午9:00~11:30,在光照强度 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 CO_2 浓度 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、温度 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 、相对湿度40%~50%条件下,测定各处理尖叶莴苣上数第3片完全展开功能叶的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r),待各数值稳定后记录数据,每个处理随机选取3株苗,每个指标重复测定3次。

1.2.3 品质指标和抗氧化酶活性 采用NaOH滴定法测定尖叶莴苣叶片中有机酸含量^[26],采用蒽酮法^[27]测定叶片中可溶性糖含量,采用考马斯亮蓝G-250法测定叶片中可溶性蛋白含量,采用NBT光化学还原法测定叶片和根系中超氧化物歧化酶(SOD)活性,采用愈创木酚氧化法测定叶片和根系中过氧化物酶(POD)活性^[27]。

1.2.4 矿质元素含量 将尖叶莴苣叶片和根系分别于烘箱 $110 \text{ }^\circ\text{C}$ 下杀青30min,并在 $70 \text{ }^\circ\text{C}$ 条件下烘干至恒重,粉碎过40目筛,用于各处理下第9天和第18天矿质元素含量的测定,采用硫酸-双氧水消解、微量凯氏定氮法测定植物总N含量^[28],采用硝酸-双氧水消解、ICP-aes法测定B、Ca、Cu、Mg、Ni的含量^[29],每个处理随机选取3株苗,每个指标重复测定3次。

1.3 数据处理

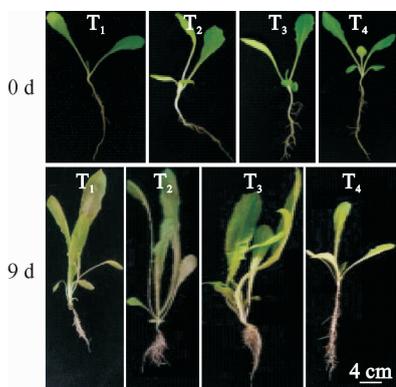
采用Excel 2003软件进行数据分析及作图,并用DPS(V3.01)进行单因素方差分析、LSD检验法进行多重比较,差异显著水平取 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 镍离子对尖叶莴苣幼苗生长的影响

2.1.1 植株表型 图1显示, Ni^{2+} 处理对尖叶莴苣生长表型的影响显著。其中, Ni^{2+} 处理9d后, T_3

处理尖叶莴苣植株根系较 T_1 、 T_2 长且粗壮旺盛,其地上部也明显较其他处理生长茂盛,植株高大;而 T_2 和 T_4 处理下尖叶莴苣的根系短而稀疏,地上部植株矮小。



T_1 . $112 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$; T_2 . $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$;

T_3 . $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+} + 22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$;

T_4 . $1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+} + 22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$;下同

图 1 外源镍离子处理下尖叶莴苣生长表现

T_1 . $112 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$; T_2 . $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$;

T_3 . $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+} + 22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$;

T_4 . $1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+} + 22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$; The same as below

Fig. 1 The morphology of lettuce seedlings under exogenous Ni^{2+} treatments

2.1.2 叶片生长 由图 2 可知,尖叶莴苣的叶片鲜重、干重、表面积、体积的变化趋势一致,均随处理时间的增加而逐渐上升,且处理过程中均表现为 T_3 处理最高, T_4 处理次之, T_2 、 T_1 相对较低。其中, T_3 的鲜重和干重在第 3 天时就与其他处理表现出显著性差异,且生长速率较快;处理第 9 天时, T_3 的叶片鲜重、干重分别比 T_1 显著增加了 78.59%、100.99%,与其他处理差异显著, T_4 的叶片鲜重和干重较 T_1 、 T_2 无显著性差异(图 2,A、B)。同时,各处理叶片表面积在处理第 3 天时开始出现差异, T_3 的表面积最大,并与 T_1 和 T_2 差异显著;第 9 天时, T_3 与其余组的差异更大,表现为 $T_3 > T_4 > T_1 > T_2$,且处理间均差异显著(图 2,C)。另外,叶片体积的变化趋势与表面积相似,在处理第 3 天时以 T_1 最大,随着处理时间的增加, T_3 的叶片体积增长速度加快;在第 9 天时,叶片体积表现为 $T_3 > T_4 > T_1 > T_2$, T_3 与其余各组间差异显著,而 T_4 与 T_1 间差异不显著(图 2,D)。

2.1.3 根系生长及根冠比 由图 3 来看, T_3 处理对尖叶莴苣根系生长的影响显著,主要表现在根系总长度、平均直径、表面积、体积、根尖数、分根数和干重的增加上;随着处理时间的延长,各处理组的根

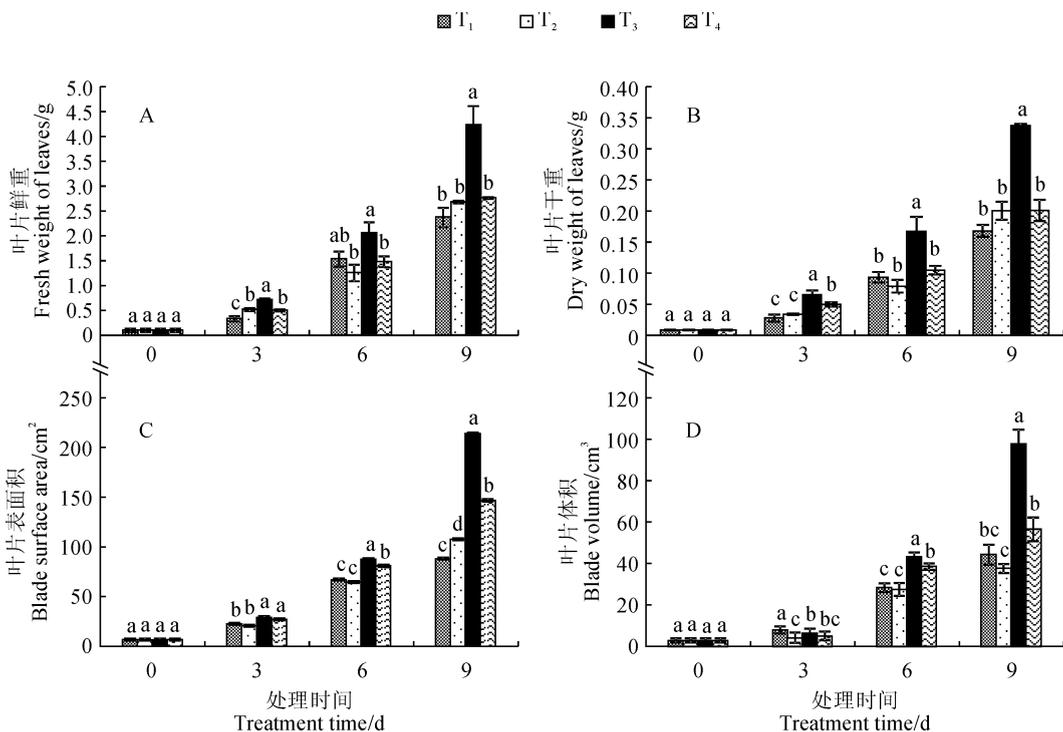


图 2 施镍条件下尖叶莴苣叶片鲜重、干重、叶总表面积及叶总体积的变化

Fig. 2 The fresh weight, dry weight, total blade surface area and total blade volume of leaves of lettuce seedlings applied exogenous Ni^{2+}

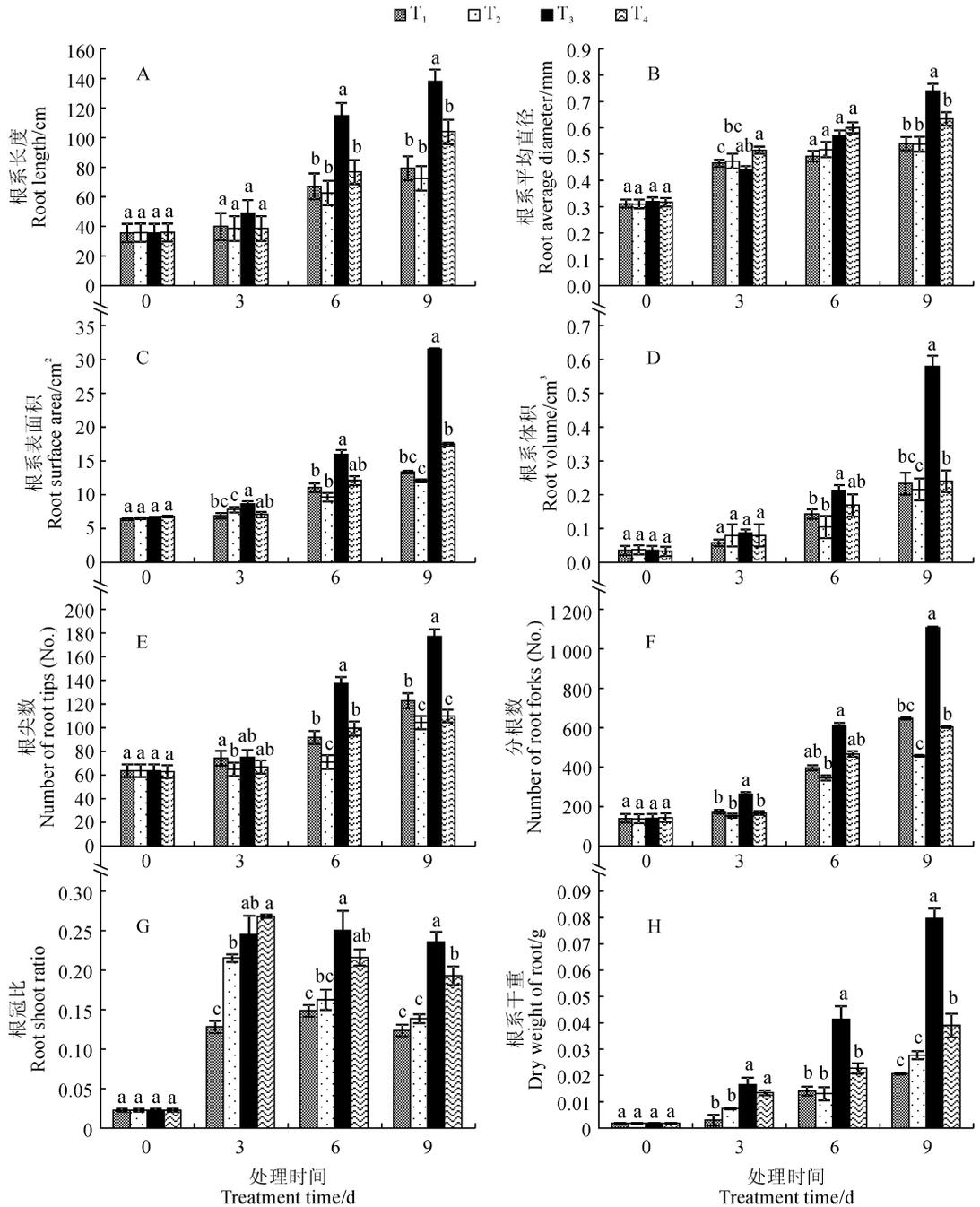


图3 施镍条件下尖叶莴苣幼苗根系生长及根冠比的变化

Fig. 3 The root growth and root and shoot ratio of lettuce seedlings applied exogenous Ni²⁺

系生长指标均呈逐渐增加趋势, T₃ 与其他 3 组处理之间的差异逐渐加大, T₄ 与 T₁、T₂ 间的差异较小。其中, 在处理第 9 天时, T₃ 的根系各项指标均显著高于其他 3 组处理。与此同时, T₁、T₂ 和 T₄ 间的根系总长度和平均直径的差异未达显著水平, 且它们根系表面积和体积的生长趋势相似; T₄ 的根尖数与 T₂ 无显著差异, 但显著低于 T₁, 而其分根数与 T₁ 无显著差异, 但显著高于 T₁; T₄ 的根系干重显著高于 T₁、T₂, 而 T₁ 与 T₂ 间差异不显著。与根系生长

指标不同, 各处理根冠比随着处理时间的延长均呈先上升后下降的趋势, T₂ 和 T₄ 均在第 3 天达到最大值, 而 T₁ 和 T₃ 均在第 6 天达到最大值; T₃ 处理根冠比在各时期始终处于较高水平, 其在处理第 9 天时显著高于其余 3 组处理, T₄ 次之并显著高于 T₁、T₂ 处理。结果表明, 尖叶莴苣幼苗的叶片和根系生长指标、根冠比和植株表型均以 T₃ 处理 (0.1 mg · L⁻¹ Ni²⁺、22.4 mg · L⁻¹ N) 表现最佳, T₄ 处理次之, T₁ 和 T₂ 相近且较差, 说明 0.1 mg · L⁻¹ Ni²⁺

处理有利于低氮水平下尖叶莴苣根系的生长,从而促进了氮素吸收和地上部的生长,植株生长粗壮、茂盛。

2.2 镍离子对尖叶莴苣幼苗光合作用的影响

2.2.1 叶片光合色素含量

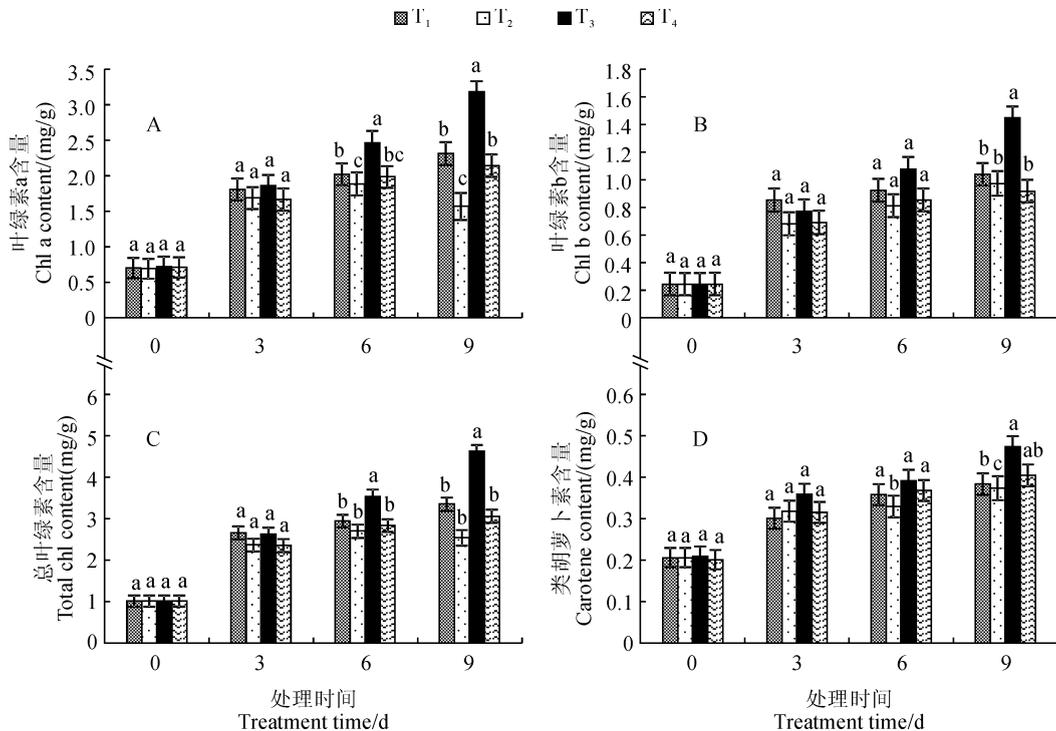


图4 施镍条件下尖叶莴苣幼苗叶片光合色素含量的变化

Fig. 4 The photosynthetic pigment contents in leaves of lettuce seedlings applied exogenous Ni²⁺

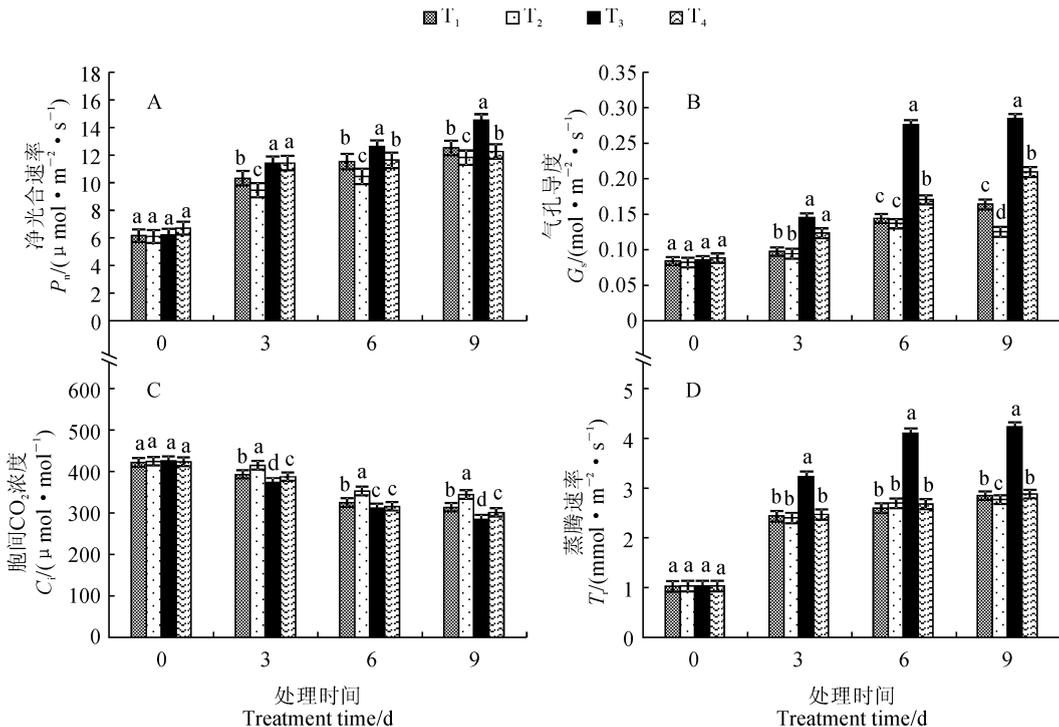


图5 施镍条件下尖叶莴苣幼苗叶片光合参数的变化

Fig. 5 The photosynthetic parameters in lettuce seedlings applied exogenous Ni²⁺

莴苣叶片光合色素含量均随处理时间的整体增加呈上升趋势,且同期均在 T₃ 处理下达到最大值,而 T₂ 和 T₄ 处理均低于 T₁ 处理,又以 T₂ 处理最低。处理第 9 天时,与 T₁ 处理相比,T₃ 处理叶绿素 a、叶绿

素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量分别显著增加了 37.48%、49.03%、41.06%、10.39%，而 T_4 处理的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素含量则分别下降了 7.42%、11.67%、8.73%，其类胡萝卜素含量增加了 5.50%，但均未达显著水平。结果表明， $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 处理能显著增加低氮水平下尖叶莴苣叶片光合色素含量。

2.2.2 光合气体交换参数 随着处理时间的延长，各处理尖叶莴苣叶片光合气体交换参数 P_n 、 G_s 和 T_r 均逐渐增加，而其 C_i 均逐渐降低；但各处理对光合气体交换参数的影响有显著差异， P_n 、 G_s 和 T_r 均以 T_3 处理最高， T_1 和 T_4 次之， T_2 最低，而 C_i 则以 T_2 最高， T_1 次之， T_3 和 T_4 最低（图 5）。处理第 9 天时， T_2 叶片的 P_n 、 G_s 和 T_r 比 T_1 处理均显著降低， T_3 叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 则比 T_1 处理分别显著提高了 15.96%、73.51% 和 48.56%， T_4 的 G_s 比 T_1 处理显著提高，但其 P_n 和 T_r 与 T_1 无显著差异；同时，尖叶莴苣叶片 C_i 在各处理间均存在显著性差异， T_2 显著高于 T_1 9.87%， T_3 和 T_4 则分别比 T_1 显著下降了 9.24% 和 3.82%。结果表明，适宜浓度的外源 Ni^{2+} 能显著提高低氮条件下尖叶莴苣叶中 G_s 和 T_r ，而降低 C_i ，从而显著提高其 P_n ，促进植株生长。

2.3 镍离子对尖叶莴苣有机酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

图 6 显示，各处理尖叶莴苣地上部有机酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量均随着处理时间而增加，处理之间有明显差异，同期有机酸含量基本上以 T_2 最高， T_3 最低，而可溶性糖和可溶性蛋白含量均基本以 T_3 、 T_4 较高， T_1 、 T_2 较低。其中，在处理第 9 天时，有机酸含量在各处理间的差异均达到显著水平， T_2 比 T_1 显著提高了 14.88%， T_3 比 T_1 显著降低了 20.93%， T_4 仅次于 T_2 （图 6, A）；同时，可溶性糖和可溶性蛋白含量均表现为 T_3 显著高于其余处理，它比 T_1 分别显著增加了 69.74%、19.29%， T_4 仅次于 T_3 并显著高于 T_2 和 T_1 ，而 T_2 和 T_1 间无显著差异（图 6, B、C）。结果表明，外源 Ni^{2+} 能显著提高低氮条件下尖叶莴苣地上部可溶性糖和可溶性蛋白含量，降低有机酸含量。

2.4 镍离子对尖叶莴苣根叶 POD 和 SOD 活性的影响

不同 Ni^{2+} 处理下尖叶莴苣地上部和根系 POD 和 SOD 活性随着处理时间均表现出升-降-升的变化趋势，但处理间有明显差异，且这种差异在 SOD

活性上表现得更为明显（图 7）。在处理第 9 天时，尖叶莴苣幼苗叶片中（图 7, A、C）POD 和 SOD 活性均以 T_3 处理最高，并显著高于其余处理， T_1 处理的 2 种酶活性次之， T_2 和 T_4 处理 2 种酶活性显著低于 T_1 处理，且这 2 组处理 POD 活性之间的差异不显著。同时，在处理第 9 天根系中（图 7, B、D）， T_4 处理 POD 活性最高，但与 T_1 处理差异不显著，两者显著高于 T_2 和 T_3 处理，又以 T_3 处理活性最低；根系中的 SOD 活性在各处理间均差异显著，其在 T_3 处理下达到最大值， T_2 处理次之，在 T_1 处理下最小。结果表明，适宜浓度的外源 Ni^{2+} 可提高尖叶莴苣叶片的 POD 和 SOD 活性，有利于延缓叶片衰老，且对根系的 POD 和 SOD 活性具有一定促进作用。

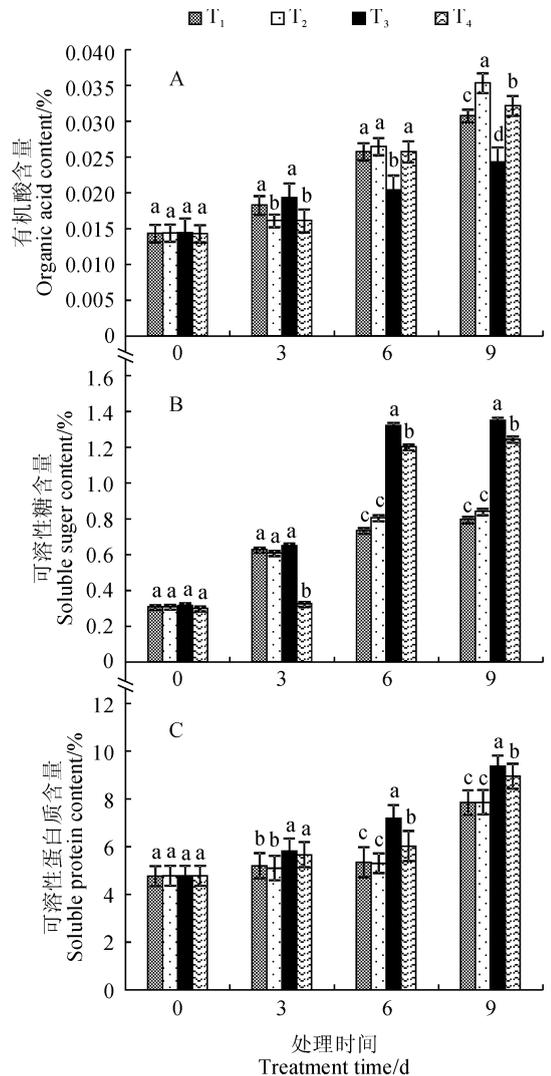


图 6 施镍条件下尖叶莴苣叶片中有机酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的变化

Fig. 6 The organic acid, soluble sugar and soluble protein contents in leaves of lettuce seedlings applied exogenous Ni^{2+}

2.5 镍离子对尖叶莴苣矿质元素含量的影响

表 1 显示,尖叶莴苣植株体内矿质元素含量在不同 Ni^{2+} 处理下均有明显差异。在处理第 9 天时,尖叶莴苣叶片和根系中 N 含量在 T_1 处理最高,在 T_4 处理最低。根系中 Ni 含量在 T_4 处理最高,其次是 T_2 处理,在 T_1 中最低;叶片中 Ni 含量则是 T_1 处理最高, T_3 处理最低。Cu 含量表现为根系高于叶片,根系和叶片中 Cu 含量均以 T_2 处理最高,分别以 T_3 和 T_4 最低。叶片中的 B 含量高于根系,B 含量在叶片和根系中分别以 T_1 和 T_2 最高,均以 T_4 最低;Ca 含量在各处理尖叶莴苣体内表现与 B 含量表现一致。Mg 在叶片中的含量高于根系, T_2 叶片中 Mg 含量显著高于其他处理,并以 T_4 最低,根系中则以 T_2 最高, T_1 最低。在处理第 18 天时,尖叶莴苣叶片中 N 含量以 T_3 最高, T_4 仅次于 T_3 , T_1 最低,根系中 N 含量以 T_2 最高, T_1 最低;叶片和根系中 Ni 含量均以 T_4 较高, T_3 最低;Cu 含量在根系和叶片中均以 T_3 最高, T_4 次之;根系中 B 含量以 T_2 处理最高,叶片中则是 T_3 最高,根系和叶片均以 T_1 最低;Ca 含量在根系和叶片中分别以 T_2 和 T_1 最高,均以 T_4 最低;Mg 含量表现为叶片明显高于根系,其在 T_3 叶片中显著高于其他处理,在 T_2 根系中含量显著低于其余处理。结果表明,Ni 在尖叶莴

苣根系中的含量高于叶片, T_3 叶片中 Ni 含量较低,随着施 Ni^{2+} 水平的增加尖叶莴苣叶片中 Ni 含量逐渐升高,且前 9 d 适量施 Ni^{2+} 会促进第 18 天无 Ni^{2+} 处理根系中 N 的含量,增加 B、Ca 和 Mg 含量,Cu 含量随 Ni^{2+} 增加而降低。

3 讨论

氮素是植物生理代谢中的重要组成部分,对植物生长发育有重大影响,而镍是植物生长必不可少的微量元素,作为脲酶的金属辅基参与植物氮代谢过程,对氮素吸收、地上部和根系生长具有促进作用^[30-31]。本研究中,随着处理时间的增加, Ni^{2+} 浓度对尖叶莴苣根系和地上部生长的影响越来越显著,与 T_1 处理(对照, $0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $112 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$)相比, T_2 处理($0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$)尖叶莴苣根系长度、平均直径、表面积、体积、分根数、根尖数、地上部叶片表面积和体积均显著降低,说明将氮素减少到 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 对植株根系的生长具有明显的抑制作用,不足以满足根系对氮素的吸收利用,从而影响地上部叶片表面积和体积生长;而在 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$ 处理下,施加 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Ni^{2+} ,能显著促进根系的生长,植株在根系长度、平均直径、表面积、体积、分根数和根尖数上显

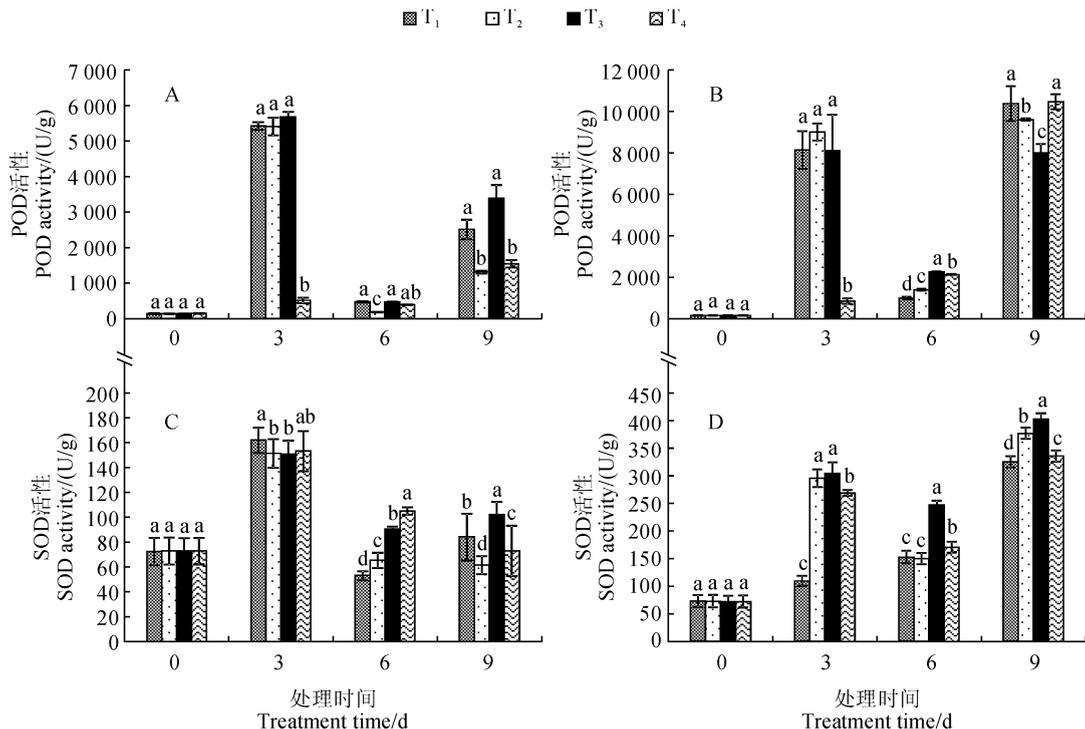


图 7 施镍条件下尖叶莴苣叶片(A、C)和根系(B、D)POD 和 SOD 活性的变化
Fig. 7 POD and SOD activities in leaves(A and C) and roots(B and D) of lettuce seedlings applied exogenous Ni^{2+}

表1 施镍条件下尖叶莴苣叶片和根系矿质元素含量的变化

Table 1 The mineral element contents in leaves and roots of lettuce seedlings applied exogenous Ni²⁺

时间及器官 Time and organ	处理 Treatment	氮含量 N(mg·g ⁻¹)	镍含量 Ni(mg·g ⁻¹)	铜含量 Cu(mg·g ⁻¹)	硼含量 B(mg·g ⁻¹)	钙含量 Ca(mg·g ⁻¹)	镁含量 Mg(mg·g ⁻¹)
第9天叶片 The 9 th day leaf	T ₁	62.571±7.1011a	0.051±0.0011b	0.008±0.0012f	0.054±0.014a	7.186±0.3014a	3.244±0.1013b
	T ₂	60.969±7.3042b	0.005±0.0012f	0.009±0.0013e	0.048±0.0012b	7.073±0.2002b	3.591±0.0601a
	T ₃	18.172±1.4013f	0.001±0.0011h	0.003±0.0014g	0.048±0.0004c	4.041±0.1013c	1.425±0.1240g
	T ₄	11.473±1.2013h	0.020±0.0013c	0.002±0.0002h	0.038±0.0006e	3.622±0.1002e	1.110±0.0911h
第9天根系 The 9 th day root	T ₁	53.122±5.0021c	0.003±0.0013g	0.017±0.0014b	0.037±0.0002f	3.265±0.2004f	1.473±0.0103f
	T ₂	21.522±2.1204e	0.017±0.0014d	0.027±0.0013a	0.044±0.0002d	5.583±0.1023d	2.022±0.0132c
	T ₃	22.989±2.1004d	0.015±0.0014e	0.010±0.0011d	0.034±0.0005g	3.817±0.1104g	1.793±0.1012d
	T ₄	13.691±1.1101g	0.283±0.0021a	0.012±0.0012c	0.020±0.0004h	3.198±0.1013h	1.477±0.0814e
第18天叶片 The 18 th day leaf	T ₁	18.073±2.0121h	0.002±0.0003gh	0.004±0.0005h	0.040±0.0003e	4.367±0.2032e	1.869±0.0012d
	T ₂	53.642±5.0312c	0.011±0.0004c	0.006±0.0002g	0.051±0.0003d	7.848±0.0613a	4.836±0.0215b
	T ₃	58.444±4.1041a	0.001±0.0001h	0.008±0.0002f	0.062±0.0022a	7.689±0.0711b	5.273±0.0113a
	T ₄	56.659±5.0316 b	0.018±0.0003 b	0.008±0.0004 e	0.053±0.0012 c	7.105±0.1041 c	4.770±0.0151 c
第18天根系 The 18 th day root	T ₁	28.074±1.2013g	0.002±0.0004f	0.021±0.0003d	0.026±0.0004h	3.374±0.0017h	1.568±0.0127f
	T ₂	43.175±3.004d	0.005±0.0004e	0.042±0.0005c	0.030±0.0003g	3.769±0.021g	1.397±0.0017h
	T ₃	42.161±4.001e	0.008±0.0003d	0.059±0.0005a	0.030±0.0002f	4.628±0.0013d	1.431±0.021g
	T ₄	39.754±2.004f	0.206±0.0002a	0.048±0.0001b	0.058±0.0004b	3.931±0.0101f	1.627±0.0014e

注:同列数据后不同字母表示同期根叶处理间差异达0.05显著水平

Note: Values followed by different letters in a column within same stage mean significant difference among treatments at the 0.05 level

著高于 T₁ 处理,根系是氮素吸收的主要器官,同时氮素营养也决定了根系的生长发育,说明 0.1 mg·L⁻¹ Ni²⁺ 可以刺激根系生长,提高根系对氮素的利用率,使其能在氮素减少到 22.4 mg·L⁻¹ N 条件下,促进根系对氮素的吸收和利用,增加叶片表面积和体积,这与 Khoshgoftarmanesh^[32] 在营养液中施加适量镍能显著促进生菜根和叶生长的研究结果一致;另外,在 22.4 mg·L⁻¹ N 处理下,施加 1 mg·L⁻¹ Ni²⁺ 较 0.1 mg·L⁻¹ Ni²⁺ 在根系和叶片生长上有所下降,可能是由于 Ni²⁺ 浓度较高开始对根系产生一定程度毒害作用,影响根系和地上部叶片生长。

光合色素在光合作用的光吸收中起核心作用,其含量变化在一定程度上反映出植物的光合特性。本试验中尖叶莴苣叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素和类胡萝卜素含量总体随处理时间增加呈上升趋势,与 T₁ 处理相比,T₂ 处理的光合色素含量下降,施加 0.1 mg·L⁻¹ 的 Ni²⁺ 能有效促进植株光合色素生成,这与聂先舟等^[33] 在水稻孕穗期和齐穗期用适宜浓度 Ni²⁺ 喷施,能使叶片保持较高水平叶绿素含量的结论一致。可能是由于镍具有很强的亲硫性^[34],叶片吸收的硫元素可同化为蛋氨酸,而叶绿素分子

V 环的形成必须由蛋氨酸提供甲基^[35],而本试验中施加 1 mg·L⁻¹ 的 NiSO₄ 中的 S 含量仅占营养液中 S 含量的 0.7%,所以 NiSO₄ 中 S 含量的影响可忽略。然而,施用 1 mg·L⁻¹ 的 Ni²⁺ 则使尖叶莴苣叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量下降,类胡萝卜素含量增加,可能是由于 Ni²⁺ 浓度较高产生胁迫,使尖叶莴苣叶片中的色素合成过程减弱,抑制了光合作用中光能的吸收与转化,从而表现出叶绿素含量下降^[36]。由于氮和硫是形成叶绿素的重要组成部分^[37],结合 Ni²⁺ 对根系生长的影响可以得出,施加 0.1 mg·L⁻¹ 的 Ni²⁺ 能促进尖叶莴苣植株根系对氮和硫的吸收,使其在 22.4 mg·L⁻¹ N 条件下就能满足光合色素合成需要,提高氮的利用率,增加光合色素含量。

同时,光合色素含量与植株进行光合作用的强弱有关,叶绿素含量的增加促进气孔开放,提高 CO₂ 的利用率。本试验中与 T₁ 处理相比,T₂ 和 T₄ (1 mg·L⁻¹ Ni²⁺、22.4 mg·L⁻¹ N) 处理下的尖叶莴苣植株的净光合速率、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率均有所下降,而 T₃ (0.1 mg·L⁻¹ Ni²⁺、22.4 mg·L⁻¹ N) 处理的净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和

蒸腾速率都显著得到提升,这与李琳^[38]、叶子飘^[39]在研究净光合速率随叶绿素含量的提高而升高、气孔导度与净光合速率之间存在着一定的正相关关系,以及提高气孔导度可以改善作物的光合速率^[40, 41]的研究结果相一致。说明 Ni^{2+} 对光合作用的影响是多方面的,可能是由于 T_3 处理更有利于植物叶片形成光合色素,从而促进光合速率,也可能是 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 能影响气孔导度,从而改善光合速率的原因。

氮素在植物体内大多以有机氮的形式存在,而无机态氮转化为有机态氮需要消耗有机酸^[42],本试验结果显示,与 T_1 对照相比, T_2 处理尖叶莴苣有机酸含量最高, T_4 处理次之, T_3 处理有机酸含量最低,说明施用 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Ni^{2+} 能有效促进尖叶莴苣有机酸的消耗,增强植株将无机态氮转化为有机态氮的能力。同时, T_3 处理可以促进尖叶莴苣可溶性糖和可溶性蛋白含量的增加,这与邹邦基^[18]在研究冬小麦与玉米时得出 Ni^{2+} 加速了贮藏蛋白质的转化及结构蛋白、催化蛋白质和可溶性糖含量积累的结果一致。说明 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 可以促进氮素吸收,提高 N 的同化作用并且增加 CO_2 利用率为光合碳同化提供较多原料,更有利于营养物质的合成和积累。SOD 作为超氧自由基的清除剂,其活性与植物体的抗逆性有关^[43],POD 是细胞保护系统的一个重要组成成分,能有效去除自由基,影响植物体生长和代谢,在适度改变环境因子的情况下,SOD 和 POD 活性增加可提高植株的适应能力^[44]。本试验的缺 N ($22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$) 条件下,施加 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Ni^{2+} 增加了尖叶莴苣叶片的 SOD 和 POD 活性,说明 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Ni^{2+} 对由 N 营养缺乏引起的超氧自由基的清除具有重要作用,且有研究表明,适宜浓度 Ni^{2+} 能显著提高水稻幼苗 POD 活力^[45]且阻止叶片在衰老过程中 SOD 活性的下

降^[46],本试验的研究结果与之相符。另外,植物体对 N 的吸收情况不仅影响植物体自身的氮素含量,还影响着其他元素的吸收和利用^[47],而 Ni 作为植物生长发育所必不可少的微量元素,影响氮代谢的同时可能也与其他元素存在关联。在本试验中,施加一定浓度 Ni^{2+} 对尖叶莴苣体内矿质元素含量也产生了显著影响,在处理第 18 天时仍存在显著差异。其中,在处理第 18 天时, T_3 处理叶片中的 N、Mg 含量最高,其根系中的 N 含量也相对较高;Ni 主要集中在根系中,第 9 天时 T_3 处理叶片中 Ni 含量较低, T_4 较高,第 18 天时叶片和根系中 Ni 含量均以 T_4 处理较高, T_3 处理叶片中的 Ni 含量较低, Ni^{2+} 在植物体内的含量一般在 $0.015 \sim 0.055 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ^[48],本试验 T_3 处理叶片中的 Ni 含量在此安全范围内;根中 Cu 含量以第 9 天的 T_2 和第 18 天时的 T_3 最高,叶片中的 Cu 含量是 T_3 处理较高;根系和叶片中 B 和 Ca 含量在第 18 天与第 9 天的表现一致。

综上所述,低浓度 ($0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) Ni^{2+} 对低氮条件下尖叶莴苣植株的生长发育具有一定的促进作用,在促进氮素吸收的生理过程中 Ni^{2+} 的作用也较为明显。施加 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 Ni^{2+} 能将氮素施用量减少到 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,在保证植株叶片和根系正常生长发育的前提下,其生长形态相对正常氮素处理的对照 ($112 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$) 受到显著的促进作用。综合考虑尖叶莴苣地上部和根系的生长状况,其在 $0.1 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ Ni}^{2+}$ 、 $22.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} \text{ N}$ 的处理下能更正常、健壮生长,适宜浓度 Ni^{2+} 促进了植株根系生长,从而提高氮素利用效率,为尖叶莴苣地上部光合作用提供基础,合成更多有机物,提高植株抗逆性及体内矿质元素含量,同时施 Ni 处理下尖叶莴苣叶片中 Ni 含量小于无 Ni^{2+} 处理,没有造成尖叶莴苣镍污染和品质的下降。

参考文献:

- [1] 孙自航,艾绍英,刘春生,等. 氮肥种类和用量对油麦菜生物和品质的效应[J]. 中国农学通报, 2007, **23**(9): 366-371.
SUN Z H, AI S Y, LIU C S, *et al.* Effects of different types and levels of nitrogen fertilizer application on yield and quality of lettuce [J]. *China Agricultural Science Bulletin*, 2007, **23**(9): 366-371.
- [2] 唐永康,郭双生,艾为党,等. 不同比例红蓝 LED 光照对油麦菜生长发育的影响[J]. 航天医学与医学工程, 2010, **23**(3):

206-212.

TANG Y K, GUO S S, AI W D, *et al.* Effects of Red and Blue Light Emitting Diodes (LEDs) on the growth and development of lettuce (var. Youmaicai) [J]. *Space Medicine & Medical Engineering*, 2010, **23**(3): 206-212.

- [3] 赵平,彭少麟. 植物氮素营养的生理生态学研究[J]. 生态科学. 1998,(2): 37-42.
ZHAO P, PENG S L. Ecophysiological research on nitrogen nutrition of plant [J]. *Ecological Science*, 1998,(2): 37-42.
- [4] BARICKMAN T C, KOPSELL D A. Nitrogen form and ratio

- impact Swiss chard (*Beta vulgaris* subsp. *cicla*) shoot tissue carotenoid and chlorophyll concentrations[J]. *Scientia Horticulturae*, 2016, 204: 99-105.
- [5] 乔建磊,于海业,宋述尧,等. 氮素形态对马铃薯叶片光合色素及其荧光特性的影响[J]. 中国农业大学学报. 2013, **18**(3): 39-44. QIAO J L, YU H Y, SONG S Y, *et al.* Effects of nitrogen forms on photosynthetic pigment and Chlorophyll II fluorescence characteristics of potato leaves [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2013, **18**(3): 39-44.
- [6] EGHBALL B, MARANVILLE J W. Root development and nitrogen influx of corn genotypes grown under combined drought and nitrogen stresses [J]. *Agronomy Journal*, 1993, **85**(1): 147-152.
- [7] FAGERIA N K, BALIGAR V C, CLARK R B, *et al.* Physiology of crop production [J]. *Food Products Press Crop Science*, 2006, (3): 504.
- [8] 徐福利,梁银丽,张成娥,等. 施肥对日光温室土壤硝酸盐分布特征的影响[J]. 西北植物学报, 2003, **23**(10): 1 762-1 767. XU F L, LIANG Y L, ZHANG C E, *et al.* Nitrate distribution characteristics in soil at fertilization on cucumber at sunlight greenhouse in Loess Plateau [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2003, **23**(10): 1 762-1 767.
- [9] 李刚,张乃明,毛昆明,等. 大棚土壤盐分累积特征与调控措施研究[J]. 农业工程学报, 2004, **20**(3): 44-47. LI G, ZHANG N M, MAO K M, *et al.* Characteristics and control measures of salt accumulation in greenhouse soil [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agriculture Engineering*, 2004, **20**(3): 44-47.
- [10] 薛继澄,李家金,毕德义,等. 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. XUE J C, LI J J, BI D Y, *et al.* Effects of nitrate accumulation of soil on growth and manganese content of pepper in protected cultivation [J]. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 1995, **18**(1): 53-57.
- [11] 张乃明,常晓冰,秦太峰. 设施农业土壤特性与改良[M]. 北京:化学工业出版社, 2008: 4.
- [12] 臧壮望. 保护地土壤障害与综合治理[J]. 蔬菜, 2002, (6): 21-22. ZANG Z W. Protection of soil damage and comprehensive treatment [J]. *Vegetables*, 2002, (6): 21-22.
- [13] BROOKES P C, LANDMAN A, PRUDEN G, *et al.* Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1985, **17**(6): 837-842.
- [14] 罗红艺,景红娟. 植物营养中新的必需元素——钠、镍、硅[J]. 高等函授学报(自然科学版), 2002, **15**(3): 42-45. LUO H Y, JING H J. New essential elements in plant nutrition——sodium, nickel, silicon [J]. *Journal of Higher Correspondence Education (Natural Sciences)*, 2002, **15**(3): 42-45.
- [15] GERENDÁS J, POLACCO J C, FREYERMUTH S K, *et al.* Co does not replace Ni with respect to urease activity in zucchini (*Cucurbita pepo* convar. *giromontina*) and soybean (*Glycine max*) [J]. *Plant & Soil*, 1998, **203**(1): 127-135.
- [16] 扶惠华,王煜,田廷亮. 镍在植物生命活动中的作用[J]. 植物生理学报, 1996, (1): 45-49. FU H H, WANG Y, TIAN T L. Functions of nickel in plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1996, (1): 45-49.
- [17] DALTON D A, RUSSELL S A, EVANS H J. Nickel as a micronutrient element for plants [J]. *Biofactors*, 1988, **1**(1): 11.
- [18] 邹邦基. 镍在植物生活中的作用[J]. 植物生理学报, 1982, (1): 22-27. ZOU B J. Effects of nickel on plant life [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1982, (1): 22-27.
- [19] 张西科,张福锁,李春俭. 植物生长必需的微量营养元素——镍[J]. 土壤. 1996, (4): 176-179. ZHANG X K, ZHANG S F, CHUN C J. Plant growth essential micronutrients——nickel [J]. *Journal of Soil*, 1996, (4): 176-179.
- [20] WALKER C D, GRAHAM R D, *et al.* Effects of Ni deficiency on some nitrogen metabolites in cowpeas (*Vigna unguiculata* L. Walp) [J]. *Plant Physiology*, 1985, **79**(2): 474.
- [21] 林俊芳,林义章,丘武昌,等. 不同氮素水平对油麦菜栽培效果的综合评价分析[J]. 热带亚热带植物学报. 2013, **21**(5): 432-438. LIN J F, LIN Y Z, QIU W C, *et al.* Comprehensive evaluation analysis on cultivation effects of lettuce under different nitrogen levels [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2013, **21**(5): 432-438.
- [22] 胡海非,张巧柔,吴卫东,等. 氮素形态对油麦菜幼苗光合作用及其荧光特性的影响[J]. 热带作物学报, 2016, **37**(1): 7-14. HU H F, ZHANG Q R, WU W D, *et al.* Effect of nitrogen forms on photosynthesis and fluorescence chlorophyll fluorescence characteristics of lettuce seedlings leaves [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2016, **37**(1): 7-14.
- [23] 王晋,周相助,胡海非,等. 硝态和铵态氮配比对水培油麦菜苗期生长及生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2016, **36**(3): 542-550. WANG J, ZHOU X Z, HU H F, *et al.* Effects of nitrate and ammonium nitrogen ratio on the growth and physiological characteristics of rapeseed seedlings in water culture [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(3): 542-550.
- [24] 郭世荣,李式军. 有机基质培在蔬菜无土栽培上的应用研究[J]. 沈阳农业大学学报, 2000, **31**(1): 89-92. GUO S R, LI S J. A Study on the technique of vegetable soilless culture with organic [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2000, **31**(1): 89-92.
- [25] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育

- 出版社, 2000: 134-136.
- [26] 张治安. 植物生理学实验技术[M]. 长春: 吉林大学出版社, 2008: 125.
- [27] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 167-202.
- [28] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 106-108.
- [29] 倪张林, 汤富彬, 屈明华, 等. 微波消解-电感耦合等离子体质谱法测定油茶籽和核桃中的 8 种金属元素[J]. 中国油脂, 2013, **38**(5): 84-87.
- NI Z L, TANG F B, QU M H, *et al.* Determination of eight metal elements in oil-tea camellia seed and walnut by microwave digestion and ICP-MS [J]. *China Oils and Fats*, 2013, **38**(5): 84-87.
- [30] KEVRESAN S, PYRUVIC N, POPOVIC M, *et al.* Nitrogen and protein metabolism in young pea plants as affected by different concentrations of nickel, cadmium, lead, and molybdenum [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2001, **24**(10): 1 633-1 644.
- [31] LÉON V, FOGLIANI B, BOURAÏMA-MADJÈBI S, *et al.* Effects of nickel on growth and nutrient concentrations in a serpentine endemic cunoniaceae [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2006, **29**(2): 219-234.
- [32] KHOSHGOFTARMANESH A H, HOSSEINI F, AFYUNI M. Nickel supplementation effect on the growth, urease activity and urea and nitrate concentrations in lettuce supplied with different nitrogen sources [J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, **130**(2): 381-385.
- [33] 聂先舟, 徐竹生, 刘道宏, 等. 镍(Ni²⁺)银(Ag⁺)对延缓水稻叶片衰老的效应[J]. 湖北农业科学, 1988, (9): 9-10.
- NIE X Z, XU Z S, LIU D H, *et al.* Effects of nickel (Ni²⁺) silver (Ag⁺) on delaying leaf senescence of rice [J]. *Hubei Agricultural Science*, 1988, (9): 9-10.
- [34] 赵 娜. 镍胁迫对玉米、大豆苗期生长及生理特性的影响[D]. 长春: 吉林农业大学, 2011.
- [35] 彭 勇, 陈 刚, 涂利华, 等. 巨桉和天竺桂幼树对不同浓度 SO₂ 的光合生理响应 [J]. 西北植物学报, 2014, **34**(1): 150-161.
- PENG Y, CHEN G, TU L H, *et al.* Photosynthetic physiological responses of saplings of eucalyptus grandis and cinnamomum pedunculatum to sulfur dioxide stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, **34**(1): 150-161.
- [36] 垃洪·克拜尔, 周抑强, 华天懋. 土壤水分对不同品种棉花叶绿素含量及光合速率的影响[J]. 中国棉花, 2000, **27**(2): 21-22.
- LA H K B E, ZHOU Y Q, HUA T M. Effects of soil moisture on chlorophyll content and photosynthetic rate of different cotton varieties [J]. *Chinese Cotton*, 2000, **27**(2): 21-22.
- [37] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants [J]. *Oecologia*, 1989, **78**(1): 9-19.
- [38] 李 琳, 袁 方. 胞间二氧化碳对净光合速率的影响[J]. 安徽农业科学, 2013, **41**(19): 8 090-8 091.
- LI L, YUAN F. Influence of Intercellular CO₂ on Net Photosynthetic Rate [J]. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2013, **41**(19): 8 090-8 091.
- [39] 叶子飘, 于 强. 植物气孔导度的机理模型[J]. 植物生态学报. 2009, **33**(4): 772-782.
- YE Z P, YU Q. Mechanism model of stomatal conductance [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, **33**(4): 7 772-7 782.
- [40] GILLON J S, YAKIR D. Internal conductance to CO₂ diffusion and C₁₈ OO discrimination in C(3) leaves [J]. *Plant Physiology*, 2000, **123**(1): 201-214.
- [41] SASAKI H, SAMEJIMA M, ISHII R. Analysis by δ¹³C measurement on mechanism of cultivar difference in leaf photosynthesis of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1996, **37**(8): 1 161-1 166.
- [42] DUPONT F M. Metabolic pathways of the wheat (*Triticum aestivum*) endosperm amyloplast revealed by proteomics [J]. *Bmc Plant Biology*, 2008, **8**(1): 39.
- [43] MOBIN M, KHAN N A. Photosynthetic activity, pigment composition and antioxidative response of two mustard (*Brassica juncea*) cultivars differing in photosynthetic capacity subjected to cadmium stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, **164**(5): 601-610.
- [44] 黄秋婵, 黎晓峰, 李耀燕. 镉对水稻的毒害效应及耐性机制的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2007, **35**(7): 1 971-1 974.
- HUANG Q C, LI X F, LI Y Y. Review of toxic effect of cadmium on *Oryza sativa* and tolerant mechanism [J]. *Journal of Anhui Agricultural Science*, 2007, **35**(7): 1 971-1 974.
- [45] 王 煜, 田廷亮. 镍对水稻幼苗生长的作用[J]. 华中师范大学学报(自然科学版), 1999, (1): 104-107.
- WANG Y, TIAN T L. Effect of nickel on growth of rice seedling [J]. *Journal of Central China Normal University (Nat. Sci.)*, 1999, (1): 104-107.
- [46] 石贵玉, 周巧劲. 镍对水稻离体叶片脂质过氧化作用的影响[J]. 广西植物, 1998, (1): 79-81.
- SHI G Y, ZHOU Q J. Effect of nickel on lipid peroxidation in isolated rice leaves [J]. *Guihaia*, 1998, (1): 79-81.
- [47] 薛延丰, 汪敬恒, 李 恒. 不同氮素形态对小麦体内氮磷钾分布及群体结构和产量的影响[J]. 西南农业学报, 2014, **27**(6): 2 444-2 448.
- XUE Y F, WANG J H, LI H. Effect of different N form on distribution of N, P and K, group structure and yield in wheat [J]. *Southwest China Journal of Agricultural Science*, 2014, **27**(6): 2 444-2 448.
- [48] SHAO S, ZHENG B. The biogeochemistry of selenium in Sunan grassland, Gansu, Northwest China, casts doubt on the belief that Marco Polo reported selenosis for the first time in history [J]. *Environmental Geochemistry & Health*, 2008, **30**(4): 307-314.