

硅对向日葵水分利用效率的影响

邹春琴, 高霄鹏, 刘颖杰, 王荔军, 张福锁

(1 农业部植物营养学重点实验室、教育部植物-土壤相互作用重点实验室、中国农业大学植物营养系, 北京 100094)

摘要: 以向日葵 (*Helianthus annuus* L. cv. G101) 为试验材料, 研究了硅对营养液培养的向日葵生长和水分利用效率的影响。结果表明, 施硅显著增加向日葵的水分利用效率, 对向日葵生物量、叶面积的影响不大, 却使最大展开叶的 SPAD 值显著增加; 施硅显著降低了向日葵叶片背面的蒸腾速率以及叶片导度, 而对叶片正面的蒸腾速率和叶片导度影响不大。同时, 施硅向日葵木质部汁液的流速显著降低, 体内硅含量增加。表明叶片蒸腾速率、叶片导度、木质部汁液流速的降低是硅提高向日葵水分利用效率的主要原因。

关键词: 硅; 向日葵; 叶片蒸腾; 水分利用效率; 木质部汁液流速

中图分类号: S565.506; S143.7

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2005)04-0547-04

Effects of Silicon on water use efficiency in sunflower with solution culture

ZOU Chun-qin, GAO Xiao-peng, LIU Ying-jie, WANG Li-jun, ZHANG Fu-suo

(1 Key Lab. of Plant Nutrition, MOA; Key Lab. of Plant-Soil Interactions, MOE; Dept. of Plant Nutrition, CAU, Beijing 100094, China.)

Abstract: Effects of silicon on growth and water use efficiency (WUE) in sunflower (*Helianthus annuus* L. cv. G101) plants were studied with hydroponic experiment. The objectives of this study were to find the effect of silicon on water use efficiency of sunflower plants, which is mainly through water loss from leaves and water transport in xylem. Under hydroponic experimental condition, water use efficiency was calculated in terms of dry matter produced per unit of water consumption. The transpiration rate and leaf conductance of plants with (1.5 mmol/L silicic acid) or without Si application were measured using LI-1600 steady state prometer. Flow rate of xylem sap was evaluated by calculating the volume of xylem sap per hour. The results showed that WUE of plants treated with 1.5 mmol/L silicic acid was 34% higher than that of plants without Si application. Silicon application did not significantly improve plant growth and leaf area, but significantly increase the SPAD value of the largest leaf. Silicon application significantly decreased the transpiration and leaf conductance of abaxial leaf epidermis, but had no effect on that of adaxial leaf epidermis. Comparing the flow rate of solutes in xylem vessels in plants treated with and without Si found that the flow rates in Si-treated plants was much lower than that in plants without treated with Si, which was due to the increase of affinity for water in xylem vessels induced by silica deposits in vessels. These results indicated that the increase of WUE was mainly resulted from the reduction of leaf transpiration and flow rate of xylem sap in xylem vessels induced by Si application.

Key words: silicon; flow rate of xylem sap; water use efficiency; transpiration rate; sunflower

我国干旱和半干旱地区占全国土地面积的一半以上, 水分供应和经济利用对于这些地区的农业生产有着非常重要的意义。研究水分胁迫条件下植物的生理反应以及探讨提高植物水分利用效率的方法, 一直是近年来植物营养研究的热点之一。在全

国水资源短缺的情况下, 大量的有关节水农业、提高植物水分利用效率的研究取得了较大的进展。

在众多影响植物水分利用的因素中, 硅对提高植物抵抗逆境胁迫的能力, 如抗病虫害、抗重金属和盐害、抗水分胁迫等有着重要作用, 但对其作用的机

收稿日期: 2004-04-29 修改稿收到日期: 2004-09-13

基金项目: 国家自然科学基金项目(30270788)资助。

作者简介: 邹春琴(1967—), 女, 贵州人, 副教授, 硕士生导师, 主要从事微量元素营养与人体健康的研究。

制尚不清楚^[1-6]。硅与水分利用的关系有许多矛盾的报道^[7-8],但不少研究表明,施硅可以降低稻属植物及一些禾本科植物的蒸腾速率,从而减少水分损失^[9-13]。对于硅作用的机制,传统观点认为这主要与其在植物叶身的表皮组织中形成硅质的双层结构有关。即在茎叶细胞壁与角质层之间形成硅胶层,减少角质蒸腾,以免叶片过度失水萎蔫,而对光合作用产生不利影响^[9]。实际上,角质蒸腾一般仅占叶片总蒸腾的5%~10%,因此这种观点无法解释施硅后叶片的蒸腾速率降低幅度较大的试验结果。我们在玉米上就观察到施硅后叶片蒸腾速率降低了30%^[14]。事实上,硅对植物水分利用的影响是有其理论基础的。一方面,硅酸被植物吸收后,在植物体内形成蛋白石,与细胞壁基质紧密结合,增加了细胞壁对水分的亲合性^[15];另一方面,1 g 直径为7 nm的硅胶颗粒吸附表面积高达400 m²^[16]。我们推测,沉积在木质部导管壁上的这些纳米硅胶颗粒可能会影响木质部导管的亲疏水性,改变水和溶质在导管内的运输速率,从而影响植物的水分利用效率。

由于以往的研究大多集中在稻属植物,而关于硅对其他植物水分利用的影响却研究很少,尤其是对一些对硅累积相对较少的双子叶植物。因此,本试验以向日葵为试验材料,研究硅对其生长和水分利用效率的影响,并对其可能机制进行初步探讨,为进一步理解硅在提高植物抵抗水分胁迫作用,丰富硅在高等植物抗逆胁迫中的地位 and 实质等方面提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 溶液培养试验

供试植物为向日葵 (*Helianthus annuus* L. cv. G101),选取均一种子,用10% H₂O₂ 表面消毒30 min,清水洗净后,用蒸馏水浸泡6 h,然后在湿润滤纸上催芽,种子露白后移入石英砂发芽。待向日葵长至两叶一心时,选长势一致的幼苗,移栽至盛有1/4浓度的完全营养液的2 L培养盆中,每盆5株。4 d后换成1/2浓度的营养液。移栽一周后定苗,每盆4株,并转入完全营养液培养,昼/夜光照时间为14/10 h,光照强度为185~210 μmol/(m²·s),营养液每3 d更换1次,分别在向日葵生长45 d(实验 I)和30 d(实验 II)后收获。

营养液的组成分别为: K₂SO₄ 0.75、MgSO₄ 0.65、KCl 0.1、Ca(NO₃)₂ 2.0、KH₂PO₄ 0.25、Fe-EDTA 0.1 mmol/L; H₃BO₃ 10、MnSO₄ 1.0、CuSO₄ 0.1、

ZnSO₄ 1.0、(NH₄)₆Mo₇O₂₄ 0.005 μmol/L。营养液用去离子水配制,调节 pH 至 6.0。

试验设2个处理,即不施硅处理(-Si)和施硅(+Si)处理,+Si处理为从移栽的第一天开始在营养液中加入1.5 mmol/L H₄SiO₄(实验 I)和2.0 mmol/L H₄SiO₄(实验 II)。试验过程中所用的硅酸是由Na₂SiO₃通过阳离子交换树脂分离得到。具体过程为:首先用4 mol/L H₂SO₄将树脂浸泡6 h以上,然后用水冲洗到接近中性,最后装入交换柱,开始交换。本试验中交换的硅酸浓度为70 mmol/L,钠浓度为1 mmol/L,pH为7.2。实验 I的每个处理设4个重复,收获时,测定其生物量、叶片蒸腾速率、叶片导度和硅含量;实验 II的每个处理设3个重复,收获时,分别测定水分利用效率、木质部汁液流速、叶面积、叶绿素含量。

1.2 测定项目及方法

生物量:分别收取植株地上部和地下部,记录其鲜重,然后置于烘箱中105℃杀青30 min,70℃烘至恒重,并记录其干重。

叶绿素 SPAD 值:在收获当天,用 SPAD 叶绿素测定仪直接测定最上部完全展开功能叶片的叶绿素 SPAD 读数,每盆测4株取平均值,每个处理测定4次重复。

叶面积:采用称重法。取向日葵上部展开的功能叶,复印10张,剪取印有叶片的纸并称重。同时复印已知面积的A4纸10张,称重。根据 $m/v = \rho$ 原理,由下式求得:印有叶片的纸重/叶面积 = 已知纸重/已知纸面积。

叶片蒸腾速率及叶片导度:在收获当天用美制 LI-1600 稳态气孔计直接测定植株上部完全展开的功能叶正面和背面的蒸腾速率和叶片导度。

木质部汁液的流速:将单面刀片用丙酮浸泡3~4 h,用去离子水冲洗干净,沿茎基部快速切断,渗出的第一滴伤流液去掉,用去离子水冲洗断面,轻轻用纸擦拭干,套上直径相符的橡皮管,收集一段时间后,将伤流液用针管吸出,注入胶卷盒中,收集2 h。用单位时间内收集到的木质部汁液的体积来表示流速。

水分利用效率:收获时的生物量(干重)/整个生育期间的耗水量。

植物体中硅的含量:干灰化—HF解—比色法^[17]。具体步骤如下:将样品放进马福炉灰化至灰白色,用50 mL 0.08 mmol/L的H₂SO₄转移至聚乙烯瓶中,加入40%的氢氟酸2 mL,震荡1 h,过夜静

置,然后吸取 2 mL 溶液于 100 mL 聚乙烯瓶中,加入 3.2% 的 H_3BO_3 溶液 50 mL,震荡 1~2 h 除去过量的 HF,所得溶液即为硅待测液,然后加入显色剂等 811nm 波长比色。

所得数据采用 SAS 统计软件包进行 LSD 统计分析。

2 试验结果

2.1 硅对向日葵生长的影响

在本试验条件下,施 Si(+Si)处理向日葵地上部和根鲜重与不施 Si(-Si)处理之间差异不显著,施硅对根/冠比也没有明显的影响(表 1),说明在本试验条件下,硅对向日葵的生物量累积没有明显的影响。

试验还发现,施与不施 Si 处理间向日葵最大展开叶的叶面积没有显著差异,而施 Si 处理最大展开叶的叶片 SPAD 值显著高于不施 Si 处理(表 2)。

表 1 硅对向日葵生物量的影响

Table 1 Effect of silicon application on biomass of sunflower

硅浓度 Si concen. (mmol/L)	生物量 Biomass (g/plant, FW)		根/地上部 Root/Shoot
	地上部 Shoot	根系 Root	
	0	24.4	
1.5	23.7	2.6	0.11

表 2 硅对向日葵叶面积和叶片 SPAD 值的影响

Table 2 Effect of silicon application on leaf area and SPAD value

硅浓度 Si concen. (mmol/L)	叶面积 Leaf area (cm ² /leaf)	叶片 SPAD 值 SPAD value
0	16.7 a	34 b
1.5	14.0 a	37 a

注:各列中不同字母表示差异达 5% 显著水平,下同。

Note: Different letters in column mean significant at 5% level, same as follows.

2.2 硅对叶片蒸腾速率和叶片导度的影响

施硅后向日葵叶片正面和背面的蒸腾速率都有所下降,但 +Si 和 -Si 处理叶片正面的蒸腾速率差异不显著。+Si 处理叶片背面蒸腾速率显著低于 -Si 处理,降低了 28%; 同样, +Si 和 -Si 处理叶片正面的气孔导度没有显著差异,而 +Si 处理叶片背面气孔导度显著低于 -Si 处理,降低了 36% (表 3)。

表 3 硅对向日葵叶片蒸腾速率和气孔导度的影响

Table 3 Effect of silicon application on transpiration and leaf conductance of sunflower

硅浓度 Si concen. (mmol/L)	蒸腾速率 Transpiration [mg/(m ² ·s)]		气孔导度 Leaf conductance (m/s)	
	正面 Adaxial	背面 Abaxial	正面 Adaxial	背面 Abaxial
	0	6.80 a	6.64 a	367 a
1.5	5.52 a	4.79 b	326 a	252 b

2.3 硅对向日葵水分利用效率的影响

硅虽然对向日葵的生长没有明显的影响,却显著提高了水分利用效率,与不供硅相比,水分利用效率提高了 34%。但是, +Si 与 -Si 处理间向日葵地上部和根系的含水量都没有明显的差异(表 4)。

表 4 硅对向日葵水分利用效率和植株含水量的影响

Table 4 Effect of silicon application on water use efficiency and water content of sunflower

硅浓度 Si concen. (mmol/L)	水分利用效率 Water use efficiency (g/L)	含水量 Water content (%)	
		地上部 Shoot	根系 Root
		0	1.30 b
2	1.75 a	93.6 a	95.6 a

2.4 硅对向日葵木质部汁液流速的影响

硅对向日葵木质部汁液流速影响较大。+Si 处理(营养液中 Si 浓度为 2.0 mmol/L)木质部汁液流速为 0.31mL/h,比 -Si 处理(0.41 mL/h)降低了 23%。

2.5 硅对向日葵体内硅含量的影响

图 1 表明,施硅后显著提高向日葵根和地上部硅含量,其中地上部硅含量增加了 93.5%,地下部增加了 72.5%。

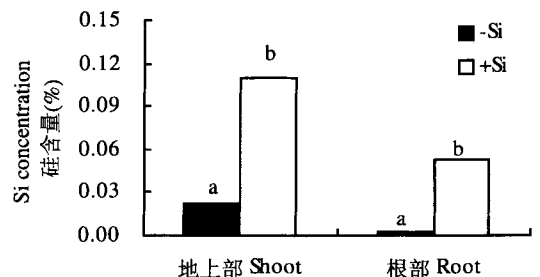


图 1 施硅对向日葵体内硅含量的影响

Fig. 1 Effect of Si application on the Si concentration of sunflower

3 讨论

本试验条件下,施硅对向日葵的生长没有显著的影响(表 1),这与前人在其他作物上的研究结果^[7,18-19]一致。虽然施硅植株叶片的蒸腾速率明显下降(表 3),而生物量却没有明显减少,主要是一方面由于施用硅减缓了叶绿素的分解^[20],使叶片的叶绿素含量增加(表 2);另一方面,硅在植物体内沉积,尤其是叶片表面的硅化细胞对散射光的透过率是绿色细胞的 10 倍^[8],因此,光合作用不会下降,而且还可能增加群体光合作用^[2]。

硅显著提高了向日葵的水分利用效率。在营养液培养条件下,水分的消耗主要来自蒸腾作用,这说明硅主要是通过降低植株的耗水量来提高植株水分利用效率。本实验结果表明,施硅后,向日葵叶片背面的蒸腾速率显著下降,相应的叶片导度也显著降低,降低的幅度均在 30% 左右,这用传统的观点认为硅主要降低角质蒸腾的推测是无法解释的。但本实验结果表明,施硅后蒸腾速率的降低在很大程度上与气孔蒸腾有关。从硅对木质部汁液流速的影响来看,施硅显著降低了木质部汁液的流速,虽然这一结果是在没有蒸腾作用的条件下获得的,但至少可以启示我们,硅在木质部导管壁的大量沉积,改变了木质部导管的亲水性。据报道,1 g 直径为 7 nm 的硅胶颗粒吸附表面积高达 400 m²^[16],推测在向日葵体内,即使只沉积了非常少量的硅胶颗粒,其对水分的吸附作用也是相当可观的。尽管目前的研究结果还不能直接证明硅提高植物的水分利用效率是通过降低气孔蒸腾、减缓水分在木质部中的流速来实现的,但至少可以肯定硅对水分利用效率提高的贡献不仅仅是通过降低角质蒸腾实现的。这一结果已经在玉米上得到了证实^[14]。因此,对于硅提高水分利用效率的机制研究,今后应主要集中在用直接的证据来证明硅对水分的吸附增加是其降低蒸腾、提高水分利用效率的主要原因。

参考文献:

[1] Bélanger R R, Bowen P A, Egret D L *et al* . Soluble silicon: Its role in crop and disease management of greenhouse crops [J]. *Plant Dis*, 1995, 79: 329-336.
 [2] Epstein E. Silicon [J]. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1999, 50: 641-664.

[3] Wang L J, Wang Y H, Chen Q *et al* . Silicon induced cadmium tolerance of rice seedlings [J]. *J. Plant Nutr.*, 2000, 23 (10): 1397-1406.
 [4] Liang Y C, Yang C G, Shi H H. Effects of silicon on growth and mineral composition of barley grown under toxic levels of aluminum [J]. *J. Plant Nutr.*, 2001, 24 (2): 229-243.
 [5] Treholm L E, Duncan R R, Carrow R N *et al* . Influence of silica on growth, quality, and wear tolerance of seashore paspalum [J]. *J. Plant Nutr.*, 2001, 24 (2): 245-259.
 [6] Iwasaki K, Maier P, Fecht M *et al* . Effects of silicon supply on apoplastic manganese concentrations in leaves and their relation to manganese tolerance in cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) [J]. *Plant and Soil*, 2002: 238-281,288.
 [7] Match T, Kairumee P, Takahashi E. Salt - induced damage to rice plants and alleviation effect of silicate [J]. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1986, 32: 295-304.
 [8] Savant N K, Sayder G H, Datnoff L E. Silicon management and sustainable rice production [J]. *Adv. Agron.*, 1997, 58: 151-199.
 [9] Yoshida S, Kitagishi K. Histochemistry of silicon in the rice plant. III. The presence of a cuticular-silica double layer in the epidermal tissue [J]. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1962, 8:1-5.
 [10] Lewin J, Reimann B E F. Silicon and plant growth [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1969, 20: 289-304.
 [11] Elaward S H, Green Jr V E. Silicon on the rice environment: A review of recent research [J]. *II Riso.*, 1979, 28: 235-253.
 [12] Ma J F, Takahashi E. Interaction between Calcium and Silicon in water-cultured rice plants [J]. *Plant and Soil*, 1993, 148: 107-113.
 [13] Agarie S, Uchida H, Qgata W *et al* . Effects of silicon on transpiration and leaf conductance in rice plants (*Oryza Sativa* L.) [J]. *Jpn. J. Cp. Sci.*, 1998, 1(2): 89-95.
 [14] Gao X, Zou C, Wang L *et al* . Silicon improves water use efficiency in maize plants [J]. *J. of Plant Nutr.*, 2004, 27(8): 1457-1470.
 [16] Wang J, Naser N. Improved performance of carbon paste amperometric biosensors through the incorporation of fumed silica [J]. *Electroanalysis*, 1994, 6: 571-575.
 [17] Xia X P, Robert B S, Shane M. Development and validation method for silica determination by septrophotometry in some herbs and pharmaceutical formulations [J]. *Analytical Letter*, 2000, 33(3): 455-463.
 [18] Yeo A R, Flowers S A, Rao G *et al* . Silicon reduced sodium uptake in rice (*Oryza Sativa* L.) in saline condition and this is accounted for by a reduction in transpirational bypass flow [J]. *Plant Cell and Envir.*, 1999, 22: 559-565.
 [19] Schmidt R E, Zhang X, Challmers. Response of photosynthesis and superoxide dismutase to silica applied to creeping bentgrass grown under two fertility levels [J]. *J. Plant Nutr.*, 1999, 23: 979-990.
 [20] Wallace A. Relationships among nitrogen, silicon, and heavy metal by plants [J]. *Soil Sci.*, 1989, 147: 457-460.