

氯酸盐在龙眼生产中运用和研究现状及其生物学效应的机理探讨

陆洁梅¹ 黄旭明^{2,*} 王惠聪² 张承林³ 杨瑞陶² 谢亮¹

¹广州市农业技术推广中心, 广州 510520; ²华南农业大学²园艺学院南方果树生理研究室, ³资源与环境学院, 广州 510642

Current Situation in the Research and Application of Chlorate in Longan Production and Approaches to Understanding the Mechanisms of the Biological Effects of Chlorate

LU Jie-Mei¹, HUANG Xu-Ming^{2,*}, WANG Hui-Cong², ZHANG Cheng-Lin³, YANG Rui-Tao², XIE Liang¹

¹Guangzhou Agricultural Technology Extension Center, Guangzhou 510520, China; ²Physiological Laboratory for South China Fruits, College of Horticulture, ³College of Resources and Environment, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

摘要 文章介绍了国内外利用氯酸钾诱导龙眼成花的现状和存在的问题, 结合氯酸钾在其他生物中的生理学研究进展, 探讨其对龙眼生物学效应的可能机理, 并提出了进一步研究的设想。

关键词 氯酸盐; 龙眼; 成花; 硝酸盐

氯酸盐是一种强氧化剂, 农业上可用作除草剂和落叶剂(Duke 1985)。氯酸盐是漂白剂的重要组成部分之一, 漂白工业将大量氯酸盐引入到环境中, 其毒理和代谢等生态生理问题, 一直受生态学家重视(van Wuk和Hutchinson 1995; Stauber 1998)。近年来, 颜昌瑞等(1998)偶然发现了氯酸钾诱导龙眼非正常开花, 并意识到氯酸盐在实现龙眼反季节生产中的巨大价值。泰国最先享受到应用氯酸盐进行反季节生产带来的巨大效益, 实现了龙眼的周年供应, 给该国龙眼产业注入更强的竞争力, 并极大地促进了出口(出口量由1998年的0.86万吨猛增到2000年的17万吨), 主要出口到中国(Subhadrabandhu和Yapwattanaphun 2001)。龙眼起源于我国南方, 在国内具有悠久的栽培历史。改革开放后, 种植面积迅速提高, 2002年达到44.9万公顷, 产量超过95万吨, 并有进一步提高之势。但是随之而来的销售问题也日益显现, 龙眼产季短(集中在7~9月), 不耐贮藏、货架期短等问题给销售带来了巨大压力。生产上迫切需要进行调节产期, 延长产季。2000年, 泰国专家Subhadrabandhu在“第一届国际荔枝龙眼学术研讨会”(广州)中披露了反季节龙眼诱导成花的部分技术细节, 在我国即掀起了氯酸盐应用于

龙眼生产的高潮, 但该项技术在生产中存在的诸多问题也逐步暴露出来。本文就国内外氯酸钾应用于龙眼生产中的现状和问题作一介绍。

1 氯酸盐对龙眼和其他生物的生理学效应

1.1 氯酸钾对龙眼的生理效应 龙眼正常成花过程需要冷凉条件诱导, 而氯酸钾可以完全取代冷凉条件诱导龙眼成花(Manochai等2005)。关于氯酸钾的成花机制, 泰国的Subhadrabandhu认为氯酸根离子抑制了硝酸还原酶活性, 氮同化过程受阻, 碳氮比提高, 因而有利于成花(黄旭明等2004), 但Wangsin和Pankasemsuk(2005)以及Sritontip等(2005a)的研究表明, 氯酸钾对叶片和顶芽总氮含量以及碳氮比无显著影响。从光合作用的来说, 卢美英等(2004)发现处理初期光合速率下降, 但后期(花芽形态分化期)则升高; 而泰国Sritontip等(2005b)的实验表明, 氯酸钾处理后, 萌芽前1周的光系统II效率(F_v/F_m)和萌芽前后1周的净CO₂同化率提高。我们在盆栽龙眼中发现氯酸盐破坏叶绿体, 其对光合作用的抑制难以恢复

收稿 2005-11-28 修定 2006-03-06

资助 国家自然科学基金(30471199)。

*通讯作者(E-mail: huangxm@scau.edu.cn, Tel: 020-85288273)。

(未发表资料)。由此看来, 氯酸钾对龙眼碳氮比的影响并非如前人所预想, 也无法与成花效应挂钩。

就激素平衡而言, 柯冠武(2001)提出氯酸钾通过诱导乙烯产生, 加速枝条老熟, 促进成花的猜想。这一猜测得到了实验证实, 氯酸钾处理后龙眼芽的ACC(植物细胞中乙烯前体)氧化酶活性和乙烯产生均提高(卢美英等2004)。不过, 乙烯并不能像氯酸钾那样取代低温而诱导成花, 因此乙烯不可能是氯酸钾诱导成花机制的全部答案。陈清西和李松刚(2004)以及Wangsin和Pankasemsuk(2005)的研究表明, 氯酸钾处理可增加树体(叶片或芽)的CTK和ABA含量而降低IAA和GA含量, 这一激素平衡的变化与传统的果树成花激素平衡的理论是一致的(曹尚银等2003)。

氯酸钾可降低根系活力, 引发一系列的应逆生理响应, 如提高游离脯氨酸含量, 引发叶片细胞受到脂膜过氧化伤害, 丙二醛含量上升(欧阳若等2005)。我们最近的研究表明, 氯酸盐可促使叶片中淀粉转化为可溶性糖和蛋白质分解, 各种游离氨基酸含量全面提高, 并有向芽转移的趋势(未发表资料)。

此外, Sritontip等(2005b)推测, 龙眼吸收氯酸根后, 在树体内逐步还原, 形成亚氯酸根(ClO_2^-)和次氯酸根(ClO^-), 最后转化为无毒的氯离子。因此, 他们尝试用其中间代谢产物次氯酸盐处理正造龙眼的初步结果表明, 用次氯酸钠和次氯酸钙处理的成花率与氯酸钾处理的相近。据Sritontip称, 将次氯酸盐用于反季节诱导成花, 也取得较好的结果(未发表资料)。这说明氯酸盐可能通过其中间代谢产物——亚氯酸根或次氯酸根的作用间接诱导成花。这一推测需进一步证实。

虽然人们已从多个角度来探索氯酸钾促花效应的相关生理, 但尚是初步的, 要进一步解开氯酸钾对龙眼生物学效应之谜, 还需借鉴氯酸盐在其他生物中的生理研究成果。

1.2 氯酸盐对其他生物的生理学效应 氯酸盐在其他植物上也表现出不同程度的伤害效应。水稻幼苗或小麦经氯酸盐处理后会引引起叶片扭曲、失绿

脱水, 导致水稻根系外皮层、内皮层和维管束柱(vascular cylinder)的结构破坏及表皮细胞和根毛干枯等伤害效应(Borges等2004; Mackowen等1996)。氯酸盐处理破坏了叶片的叶绿体结构, 降低光化学效率(Borges等2004)。在菱形硅藻(*Nitzschia closterium*)上, 氯酸盐影响其游动能力和光合作用(Balch 1987; Stauber 1998)。在农业上, 氯酸钾可作为除草剂和落叶剂(Duke 1985)。

1.2.1 氯酸盐的吸收、代谢和毒理 植物细胞对氯酸根和硝酸根的吸收机制是一致的, 氯酸根通过硝酸载体(NO_3^- transporter)而被吸收(Solomonsson和Vennesland 1972; Glass和Siddiqi 1995), 即结构相似的氯酸根与硝酸离子根竞争硝酸载体(Solomonsson和Vennesland 1972)。硝酸载体基因缺失的拟南芥突变体, 缺乏对氯酸盐的吸收机制, 因而对氯酸钾的毒性具有免疫能力(Doddema等1978)。

氯酸根和硝酸根离子均会被生物体内硝酸还原系统(硝酸还原酶和亚硝酸还原酶)所还原, 两者竞争同一酶系统(Solomonsson和Vennesland 1972)。氯酸根通过硝酸还原酶的作用转化为亚氯酸根和次氯酸根离子(Goksøyr 1952; Fåhræus 1952), 然后进一步转化为氯离子。硝酸还原酶是一种诱导酶, 其基因可为硝酸根离子诱导表达(许长嵩1991)。当环境中无硝酸根离子时, 氯酸根也能轻微刺激硝酸还原酶的活性, 因而NADH的氧化量显著增加(Stauber 1998)。La Brie等(1991)证明氯酸根离子可诱导拟南芥硝酸还原酶mRNA形成, 但硝酸还原酶蛋白却可被氯酸根代谢中间产物亚(次)氯酸根破坏。

大量研究表明, 氯酸根离子本身对植物细胞并无毒, 但转化为亚氯酸根和次氯酸根后就表现出毒性。次氯酸盐也常常用来做植物表面消毒, 处理不当也会伤害植物组织(王首锋和梁海曼1996)。硝酸还原系统在这一转化中起关键作用(Goksøyr 1952; Fåhræus 1952; Mackown等1996; Borge等2004)。如果植物缺少硝酸还原酶活性, 则氯酸盐处理就不会表现毒性(Borge等2004)。正因为如此, 氯酸盐也广泛用于筛选微生物和作物

中对氯酸根具有免疫能力的硝酸还原酶缺失突变体(Singh等1977; Nelson等1983; 郭慧1989)。

硝酸载体和硝酸还原酶均可作为硝酸盐诱导。其中, 植物根系有3类硝酸载体, 包括2种高亲和(high-affinity)和1种低亲和(low-affinity)、低运力(low-capacity)硝酸载体(Glass和Siddiqi 1995)。2种高亲和硝酸载体分别是高运力和低运力载体。高亲和、高运力载体受硝酸根离子的诱导(Glass和Siddiqi 1995)。由于硝酸根离子一方面可诱导硝酸载体和硝酸还原系统活性, 从而提高氯酸根离子的吸收和代谢潜力; 而另一方面又与氯酸根离子竞争硝酸载体和还原酶系统, 因此, 硝酸根离子的存在对氯酸盐毒性的表达也有影响(Goksøy 1952; Solomonsson和Vennesland 1972; Stauber 1998)。如当硝酸盐浓度很低时, 微型藻(*Nitzschia*和*Dunaliella*)对氯酸根离子敏感; 而当介质中的硝酸盐比例很高或无硝酸盐时, 则不表现出伤害效应(Stauber 1998)。在番茄上, 硝酸还原酶对氯酸根离子的亲和性远低于对硝酸根离子的亲和性, 两者的 K_m 值分别是4和0.15 mmol·L⁻¹ (Hofstra 1977)。因此, 一定浓度的硝酸盐可以保护植物不受氯酸盐的伤害。

此外, 一些厌气细菌(*Dechlorosoma* sp. KJ 及 *Pseudomonas* sp. PDA)还拥有另外一套独特的氯酸根代谢系统。氯酸根被过氯酸还原酶还原为亚氯酸根后, 再由亚氯酸歧化酶(chlorite dismutase)直接分解为无毒的氯离子并释放氧气(Xu和Logan 2003), 因而, 这些细菌对氯酸盐具有抗性, 成为消除氯酸根污染的“生态工具”。这套氯酸根代谢系统是否在高等植物中存在还缺乏研究。

1.2.2 氯酸盐的其他生理作用 某些物种的氯酸钾毒害效应似乎与硝酸还原酶活性无关(Prieto和Fernandez 1993)。菱形硅藻对氯酸盐很敏感, 但氯酸盐对硝酸还原酶活性并无抑制效应, 而且在含亚氯酸盐的培养基中不表现毒害(Stauber 1998), 说明氯酸钾对此种海藻可能有直接的毒性。在这些生物中, 氯酸根的毒害效应很可能是由于氯酸根离子改变了脱氢酶活性, 因而细胞色素在电子传递过程中失活, 干扰呼吸电子传递过程所致

(Stauber 1998)。Lees和Simpson (1957)也证实了在硝化细菌中亚氯酸根离子破坏了电子传递系统中的细胞色素活性。

氯酸盐是强氧化性物质, 也可能通过氧化细胞的重要成分而造成毒害(Stauber 1998)。Steffen和Wetze (1993)发现, 在人类的红血球中, 氯酸根离子氧化了还原型谷胱甘肽和血色素导致酶失活和细胞瓦解。氯酸钾处理的水稻幼苗显著加剧了叶细胞膜质过氧化(Borge等2004)。1947年, Åberg发现氯酸根离子不可逆地抑制小麦过氧化氢酶活性(van Wuk和Hutchinson 1995), 表明氯酸根的效应还与过氧化氢的产生有关。细胞内过氧化氢酶受到抑制会导致细胞内过氧化氢剧增, 从而引发活性氧对植株的伤害。因此, 外用过氧化氢处理能明显抑制菱形硅藻的生长, 而过氧化氢酶可逆转这一效应(Florence和Stauber 1986)。

2 氯酸钾在龙眼生产中的运用与问题

利用氯酸钾对龙眼进行产期调节的研究始于我国台湾(颜昌瑞等1998), 但其成功的运用却在泰国。在台湾专家的协助下, 泰国用氯酸钾成功地实现了反季节诱导龙眼成花, 并能周年供应龙眼鲜果, 这一技术披露后, 世界各地的龙眼产区也展开了相关的研究(黄旭明等2004) (表1)。

氯酸钾使用方法有土壤淋施、叶面喷施和树干注射等。其中, 叶面喷施操作简单, 但效果较差, 且易出现落叶等不良反应; 树干注射用药量低, 在每厘米树干直径注射0.025~0.25 g氯酸钾(对20 cm树干的施用量相当于每株施用0.5~5 g), 随注射量的增加, 诱导成花的效果提高, 但操作很烦琐; 故生产中大多采用土壤淋施方式(Manochai等2005)。我国龙眼产区也主要以树冠滴水线附近开沟土施为主, 喷施甚少, 目前尚无树干注射方面的报道。

施用季节对诱导成花的效应有一定影响, 接近正造花诱导季节(冷凉季节)处理的效果比其他季节相对高且稳定, 叶面喷施的效果尤为如此(Manochai等2005; 李建光等2003; 贺海英和王泽槐2001)。在泰国, 冷季土施的效果最好, 其次是热季, 而雨季效果最差(Manochai等2005); 而

表1 国内外应用氯酸钾诱导龙眼成花的情况

国家或地区	使用方法	处理季节	剂量	效果	参考文献
泰国	土施	各月份	8 g·m ⁻² (树冠面积)	10~4月成花率>77%, 5~9月<52%	Manochai等2005
	土施	各叶龄	8 g·m ⁻² (树冠面积)	叶片越老熟效果越好	Manochai等2005
	注射		0.025~0.25 g·cm ⁻¹ (枝条直径)	花芽60%~90%	Manochai等2005
	土施	10月	200~800 g·株 ⁻¹	成花率100%	Wangsini和 Pankasemsuk 2005
	喷施	秋季及冬季	1~2 g·L ⁻¹	热季成花率12%, 冬季90%~96.7%; >2 g·L ⁻¹ 严重落叶	Manochai等2005; Chrorensri等2005
美国佛罗里达	土施	2月初	5~15 g·m ⁻²	促进成花, 不影响品质	Crane等2005
中国台湾	土施	5、7月	1 000 g·株 ⁻¹	成花率38.5%~75%	颜昌瑞等1998
中国海南	土施	11月上旬		成花率100%, 促进早熟	李建光等2003
中国福建	土施	4月		成花率8.9%	柯冠武2001
	土施	5~9月	1 500~2 500 g·株 ⁻¹	成花率50%~100%	卢文川等2001
中国广东	土施或喷施	11月	100 g·株 ⁻¹ 或1 g·L ⁻¹	成花率100%	贺海英和王泽槐2001
	土施或喷施	4月	120 g·株 ⁻¹ 或0.5 g·L ⁻¹	成花率0%	贺海英和王泽槐2001
	土施	3~12月	180 g·m ⁻¹ (树冠直径)	成花率49.6%~94.8%	曾祥等有等2002
	土施	秋冬季	6~18 g·株 ⁻¹ (盆栽)	落叶, 成花率0%	未发表资料
中国广西	土施	4月	500~1 250 g·株 ⁻¹	成花率33.3%~40%	蒋雪林等2002
	土施	1月	50~130 g·m ⁻¹ (树冠直径)	成花率100%	周瑞通2003
	土施	3月	70~160 g·m ⁻¹ (树冠直径)	成花率48%	周瑞通2003
	土施	10月	20 g·m ⁻² (树冠面积)	成花率83.3%	陈林强2003
	土施	12月~次年1月	450~1 000 g·株 ⁻¹	成花率20%~50%	李连英2002

在国内,氯酸钾促进正造成花的效果好于反季节成花,反季节成花率低且不稳定(李建光等2003)。在施用的生理时期方面,末次梢的叶片越老熟,处理的效果越佳;幼叶的存在不利于氯酸钾诱导成花(Manochai等2005)。

在地域上,氯酸钾的应用效果在纬度较低的龙眼产区比在高纬度产区好。在泰国清迈处理后21~49 d开花,且成花率高(土施普遍在75%以上)(Manochai等2005);而国内总体上应用氯酸钾成花效果较差,处理后25~90 d抽花序,成花率不稳定,从无花到100%不等(表1),仅在局部地区如海南和粤西等产区应用成功。此外,国内报道的有效施用量多为每株500~2 000 g(表1),按20 m²树冠投影面积计,为25~100 g·m⁻²,远高于泰国及美国报道的5~15 g·m⁻²有效施用量(Manochai等2005;Crane等2005),其原因及其所引发的生态问题值得深入研究。

随着氯酸钾在生产中的应用,一些问题逐步暴露出来。首先,氯酸钾在龙眼上的应用还停留在经验上的尝试,缺乏完整理论体系。例如,氯

酸钾诱导龙眼成花的机理、吸收和转化的规律、不同生物学效应表现的相关剂量和树体敏感性等问题均尚未揭示清楚。这些应用基础的研究远跟不上生产实践的需求。处理氯酸钾后,树间成花效应差异很大,即使同一品种、树势相近且物候期相同的植株个体,有的能成花,有的不能成花(李建光等2003;朱建华和彭宏祥2002),说明树间存在内在生理差异,导致对氯酸钾的不同反应。但这些生理差异是什么,尚缺研究。其次,氯酸钾处理可产生多种效应,其发生规律未被揭示清楚,施用后有一定风险。例如,氯酸钾可以诱导龙眼成花,但也可使产生的花序干枯(田间观察);可导致花序不断产生,影响新梢抽发,干扰枝梢生长节奏(黄旭明等2004);可产生伤害效应,引发大量落叶,导致树势下降,抑制成花,甚至植株死亡(李建光等2003;李连英2002;朱建华和彭宏祥2002;华敏等2004;Jungyoosuk 2005)。我们采用不同剂量注射、喷施和土施处理田间或盆栽龙眼,均未能成功诱导成花,却出现不同程度伤害效应(未发表资料)。其三,处理后的花序发育和开花时间无法掌握,同步

性差, 呈现多次性开花; 有些处理树在坐果的同时还不断开花, 甚至发生在同一枝梢上, 造成了花果同期, 难于管理(黄旭明等2004)。此外, 如果在反季节成功诱导龙眼开花, 坐果和果实发育所处的不利气候环境也会相当程度上限制了反季节龙眼的生产。为了解决上述的问题, 迫切需要对氯酸钾的效应展开更深入的生理研究。

3 结语

龙眼是目前唯一已知的可被氯酸盐诱导开花的植物(Manochai等2005)。但它也与其它植物一样, 会受到氯酸盐的伤害。氯酸盐剂量在成花和伤害效应中很重要(Manochai等2005; 黄旭明等2004), 这两种生物学效应可能有部分共同的生理机制。氯酸盐在其他植物中的生理学研究结果为我们进一步揭示氯酸盐对龙眼生物学效应可以提供某些启示: (1)氯酸盐的生物学效应与其代谢过程密切相关, 其代谢中间产物(次氯酸或亚氯酸离子)可能与其生物学效应有更为直接的关系 (2)氯酸盐的生物学效应与硝酸转运(硝酸载体)和还原系统有关系, 两者均受硝酸根离子的影响, 因此, 用氯酸钾处理龙眼生物学效应可能会受土壤或树体内硝酸根离子的影响, 进而可能引起龙眼响应氯酸钾处理的地域和个体差异; (3)氯酸盐对硝酸还原的干扰和蛋白质的降解, 可以改变体内的氮素营养状态, 也可能改变一氧化氮(NO)等含氮信号的变化(沈文飏2005), 从而可能对其生物学效应起作用; (4)龙眼可感受低温胁迫信号而诱导开花, 而氯酸盐也有类似低温和干旱等引起的胁迫性反应, 即可能诱导产生与低温相同的胁迫信号, 进而取代低温而诱导龙眼开花。这些推测是否如此, 值得进一步研究, 可能为科学合理地应用氯酸盐调节龙眼产期提供参考。

参考文献

曹尚银, 张秋明, 吴顺(2003). 果树花芽分化机理研究进展. 果树学报, 20 (5): 345~350
 陈林强(2003). 龙眼应用氯酸钾控梢促花试验. 广西林业科学, 32 (4): 209~210
 陈清西, 李松刚(2004). 氯酸钾诱导龙眼成花与内源激素的变化. 园艺学报, 31 (4): 451~455
 郭慧(1989). 粟蠕孢菌(*Helminthosporium setariae*)氯酸钾抗性突变株的筛选. 北京农业大学学报, 15 (2):

218~220
 贺海英, 王泽槐(2001). 强氧化剂对龙眼的催花研究. 广东园艺, 2 (4): 42~44
 华敏, 何凡, 王祥和, 陈业光, 韩剑, 李向宏(2004). 氯酸钾对储良、石硖龙眼催花效果比较. 中国南方果树, 33 (5): 35~42
 黄旭明, 陆洁梅, 王惠聪(2004). 氯酸盐在龙眼生产上的应用和研究现状. 中国南方果树, 31 (1): 62~64
 蒋雪林, 苏维佳, 刘耀成, 黄树长(2002). 龙眼药物催花试验初报. 广西热带农业, 82: 6~7
 柯冠武(2001). 台湾龙眼催花技术引进示范的实践及启示. 广东园艺, 2 (1): 37~38
 李建光, 潘学文, 李荣, 戴宏芬(2003). 氯酸钾对龙眼催花技术的研究进展. 果树学报, 20 (5): 410~414
 李莲英(2002). 施用氯酸钾对龙眼成花影响初探. 广西农学报, 4: 23~25
 卢美英, 周歧伟, 朱建华, 黄景芬, 朱建武, 何全光, 黄永敬, 徐炯志, 黄桂香(2004). 氯酸钾对龙眼花芽分化期若干生理指标影响的研究. 中国农学通报, 20 (4): 177~181
 卢文川, 洪振德, 尤传德, 王振川, 李孙逵(2001). 龙眼花期调控技术实验初探. 福建果树, 117: 5~7
 欧阳若, 刘和平, 李平, 王惠聪, 胡桂兵(2005). 氯酸钾引起‘石硖’龙眼的应逆生理反应. 江西农业大学学报, 27 (1): 34~38
 沈文飏(2005). 硝酸还原酶也是植物体内NO合成酶. 植物生理学通讯, 39 (2): 168~170
 王首锋, 梁海曼(1996). 升汞和次氯酸钠对黄瓜种子萌发及幼苗生长的影响. 植物生理学通讯, 32 (2): 117~120
 许长嵩(1991). 植物体内NO₃⁻可给性对硝酸还原酶活性的调节. 植物生理学通讯, 27 (3): 173~177
 颜昌瑞, 赵政男, 张哲玮(1998). 化学药剂对龙眼催花之影响. 中国园艺(台湾), 44 (4): 517~518
 曾祥有, 黎华寿, 曾运友(2002). 不同季节施用KClO₃化学调控剂对龙眼促花与果实品质的影响. 生态科学, 21 (3): 220~222
 周瑞通(2003). 氯酸钾对不同品种龙眼催花试验初报. 广西园艺, 49: 31
 朱建华, 彭宏祥(2002). 龙眼药物催化技术探讨. 广西热带农业, 3: 12~14
 Balch WM (1987). Studies of nitrate transport by marine phytoplankton using ³⁶Cl-ClO₃⁻ as a transport analogue. I. Physiological findings. J Phycol, 23: 107~118
 Borges R, Miguel EC, Dias JMR, Cunhab M, Bressan-Smith RE, de Oliveira JG, de Souza Filho GA (2004). Ultrastructural, physiological and biochemical analyses of chlorate toxicity on rice seedlings. Plant Sci, 166: 1057~1062
 Chrorensri P, Jutamanee K, Tawatpun J, Tongumpai P, Krisanapook K (2005). Effects of potassium chlorate and girdling on flowering of ‘Phet sakhon’ longan. Acta Hort, 665: 269~274
 Crane JH, Zee F, Bender GS, Faber B, Brunner B, Chia CL (2005). Commercial sapindaceous fruit production in the USA. Acta Hort, 665: 93~101
 Doddema H, Hofstra JJ, Feenstra WJ (1978). Uptake of nitrate by mutants of *Arabidopsis thaliana*, disturbed in uptake or reduction of nitrate. I. Effect of nitrogen source during growth on uptake of nitrate and chlorate. Physiol Plant, 43 (4): 343~350

- Duke SO (1985). Effect of herbicides on nonphotosynthetic biosynthetic process. In: Duke SO (ed). *Weed Physiology* (vol 1). Reproduction and Ecophysiology. Boca Raton: CPC Press, 91~106
- Fåhræus G (1952). Influence of nitrate conduction upon chlorate toxicity in microorganisms. *Acta Chem Scand*, 5: 1416~1417
- Florence TM, Stauber JL (1986). Toxicity of copper complexes to the marine diatom *Nitzschia closterium*. *Aquat Toxicol*, 8: 11~26
- Glass ADM, Siddiqi MY (1995). Nitrogen absorption by plant roots. In: Srivastava HS, Singh RP (eds). *Nitrogen Nutrition in Higher Plants*. New Delh: Associated Publishing, 21~56
- Goksøyr (1952). On the effect chlorate upon the nitrate reduction on the plant. II. The effect upon nitrate-reducing system in *Escherichia coli*. *Physiol Plant*, 5: 228~240
- Hofstra JJ (1977). Chlorate toxicity and nitrate reduction activity in tomato plants. *Physiol Plant*, 41: 65~69
- Jungyoosuk P (1999). Off-season longan good or bad news for growers. *Kehakarn Kaset*, 23: 73~74
- La Brie ST, Wilkinson JQ, Crawford NM (1991). Effect of chlorate treatment on nitrate reductase and gene expression in *Abrabidopsis thaliana*. *Plant Physiol*, 97: 863~879
- Lees H, Simpson JR (1957). The biochemistry of the nitrifying organisms. 5. Nitrite oxidation by *Nitrobacter*. *Biochem J*, 65: 297~305
- Mackown CT, Vansanford DA, Rothwell CG (1996). Nitrate uptake and assimilation and chlorate tolerance of wheat. *Crop Sci*, 36: 313~319
- Manochai P, Sruamsiri P, Wiriya-alongkorn W, Naphrom D, Hegele M, Bangerth F (2005). Year around off season flower induction in longan (*Dimocarpus longan* Lour.) trees by KClO₃ applications: potentials and problems. *Sci Hortic*, 104: 379~390
- Nelson RS, Ryan SA, Harper JE (1983). Soybean mutants lacking constitutive nitrate reductase activity. II. Nitrogen assimilation, chlorate resistance and inheritance. *Plant Physiol*, 72: 510~514
- Prieto R, Fernández E (1993). Toxicity of and mutagenesis by chlorate are independent of nitrate reductase activity in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Mol Gen Genet*, 237: 429~438
- Singh HN, Sonie KC, Singh HR (1977). Nitrate regulation of heterocyst differentiation and nitrogen fixation in a chlorate-resistant mutant of the blue-green alga *Nostoc muscorum*. *Mutat Res*, 42: 447~452
- Solomonsson LP, Vennesland B (1972). Nitrate reductase and chlorate toxicity in *Chlorella vulgaris* Beijerinck. *Plant Physiol*, 50: 421~424
- Sritontip C, Khaosumain Y, Changjaraja S, Poruksa R (2005a). Effects of potassium chlorate, sodium hypochlorite and calcium hypochlorite on flowering and some physiological changes in 'Do' longan. *Acta Hort*, 665: 269~274
- Sritontip C, Khaosumain Y, Changjaraja S, Poruksa R (2005b). Effects of potassium chlorate, potassium nitrate, sodium hypochlorite and thiourea on off-season flowering and photosynthesis of 'Do' longan. *Acta Hort*, 665: 291~296
- Stauber JL (1998). Toxicity of chlorate to marine microalgae. *Aquat Toxicol*, 41: 213~227
- Steffen C, Wetzel E (1993). Chlorate poisoning: mechanism of toxicity. *Toxicology*, 84: 217~231
- Subhadrabandhu S, Yapwattanaphun C (2001). Regulation off-season flowering of longan in Thailand. *Acta Hort*, 558: 193~198
- van Wuk DJ, Hutchinson TH (1995). The ecotoxicity of chlorate to aquatic organisms: a critical review. *Ecotox Environ Saf*, 32: 244~253
- Wangsin N, Pankasemsuk T (2005). Effects of potassium chlorate on flowering, total nitrogen, total nonstructural carbohydrate, C/N ratio and contents of cytokinin-like and gibberellin-like substances in stem apex of 'Do' longan. *Acta Hort*, 665: 255~258
- Xu JL, Logan BE (2003). Measurement of chlorite dismutase activities in perchlorate respiring bacteria. *J Microbiol Method*, 54: 239~247