

网络出版时间:2022-07-13 14:01 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2023.01.004
网络出版地址:<https://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20220712.1059.010.html>

干旱胁迫下腐植酸对燕麦光合特性和内源激素的影响

朱珊珊,米俊珍,赵宝平,武俊英,王莹,刘景辉

(内蒙古农业大学 农学院,内蒙古 呼和浩特 010019)

[摘要] 【目的】研究腐植酸(HA)对干旱胁迫下燕麦叶片光合参数与内源激素的影响,为燕麦的抗旱种植提供理论指导。【方法】以燕麦品种‘燕科 2 号’为材料,采用盆栽试验,分别在正常供水(田间持水量 75%)、中度干旱胁迫(田间持水量 45%)、重度干旱胁迫(田间持水量 30%)3 个水分条件下喷施 HA,以喷施等量清水的处理为对照(CK),研究干旱胁迫下喷施 HA 后燕麦株高、单株叶面积、叶片光合参数(净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i))和内源激素(生长素(IAA)、赤霉素(GA)、玉米素核苷(ZR)、脱落酸(ABA))的变化。【结果】干旱胁迫下燕麦生长受到显著抑制,喷施 HA 后燕麦株高和单株叶面积均显著增加;叶片 P_n 、 G_s 和 T_r 显著提高,而 C_i 显著降低;IAA、GA 和 ZR 显著增加,而 ABA 显著下降;上述指标均以重度干旱胁迫时喷施 HA 效果最优。 P_n 、 T_r 分别与 IAA、GA 和 ZR 极显著正相关,与 ABA 极显著负相关; C_i 与 IAA 极显著负相关; G_s 与 ZR 和 GA 极显著正相关,与 IAA 显著正相关,与 ABA 极显著负相关。【结论】干旱胁迫条件下喷施腐植酸可以通过调控叶片光合参数和内源激素含量,延缓燕麦衰老,促进其生长发育。

[关键词] 干旱胁迫;腐植酸;燕麦;叶片光合参数;内源激素

[中图分类号] S512.6;S311

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2023)01-0024-07

Effects of humic acid on photosynthesis and endogenous hormones of oat under drought stress

ZHU Shanshan, MI Junzhen, ZHAO Baoping, WU Junying, WANG Ying, LIU Jinghui

(College of Agriculture, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010019, China)

Abstract: 【Objective】This study investigated the effects of humic acid (HA) on photosynthetic parameters and endogenous hormones of oats leaves under drought stress, so as to provide guidance for drought resistant cultivation of oats.【Method】The oat variety of “Yanke 2” was selected for pot experiments. HA was sprayed under three water conditions of normal water supply (75% of field water capacity), moderate drought stress (45% of field water capacity) and severe drought stress (30% of field water capacity). The plant height, leaf area per plant and leaf photosynthetic parameters (photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and intercellular CO_2 concentration (C_i)) and endogenous hormones (auxin (IAA), gibberellin (GA), zeatin nucleoside (ZR) and abscisic acid (ABA)) of oats after spraying HA under drought stress were studied.【Result】Oats growth was significantly inhibited under drought stress. After spraying HA, plant height and leaf area per plant of oats increased significant-

[收稿日期] 2021-12-06

[基金项目] 国家重点研发计划项目(2018YFE0107900);国家自然科学基金项目(32160508)

[作者简介] 朱珊珊(1995—),女,河南永城人,在读博士,主要从事作物栽培学与耕作学研究。E-mail:980297513@qq.com

[通信作者] 刘景辉(1965—),男,内蒙古奈曼旗人,教授,博士生导师,主要从事耕作制度与农业生态系统研究。

E-mail:caulih@163.com

ly. P_n , G_s and T_r in leaves increased significantly, while C_i decreased significantly. IAA, GA and ZR increased significantly, while ABA decreased significantly. Among above indexes, the effect of spraying HA under severe drought stress was the best. P_n and T_r had very significantly positive correlation with IAA, GA and ZR, and very significantly negative correlation with ABA. C_i had very significantly negative correlation with IAA. G_s had very significantly positive correlation with ZR and GA, significantly positive correlation with IAA and very significantly negative correlation with ABA. 【Conclusion】 Spraying HA under drought stress can delay oat senescence and promote oat growth and development by regulating photosynthetic parameters and endogenous hormone contents of oats leaves.

Key words: drought stress; humic acid; oat; leaf photosynthetic parameters; endogenous hormones

燕麦是我国北方重要的粮饲兼用作物,具有丰富的营养价值和食用价值,消费需求量较大,且呈现逐年增加趋势^[1-3]。我国燕麦主要分布在干旱半干旱地区,这些地区自然条件恶劣,在燕麦生育期间干旱少雨,导致燕麦产量低下,生产力远不能满足消费需求^[4]。干旱胁迫会导致植物正常生理代谢过程受到抑制,引起植物叶片气孔导度和蒸腾速率降低,导致植物减少蒸腾,以改善自身水分状态^[5]。内源激素作为调控作物生长发育的物质在干旱条件下起着非常重要的作用^[6]。植物受到干旱胁迫时,体内的生长素(IAA)、赤霉素(GA)和细胞分裂素(CTK)含量会降低,而脱落酸(ABA)含量会升高,从而调控生理生化过程,以适应干旱^[7]。

腐植酸(HA)是一类从泥炭、褐煤和风化煤中提取的能促进植物生长、增强作物抗逆性的有机物质,在农业生产中具有较大的开发和应用前景^[8]。有研究指出,干旱胁迫下HA能改善作物叶片光合性能、控制其激素水平、增强其抗旱能力,从而提高作物产量^[9-10]。在干旱条件下,HA能够抑制作物叶片气孔开度、增加气体交换速率、降低蒸腾速率,从而改善作物光合能力,增强抗旱性^[11-12]。重度干旱胁迫下,喷施HA可调控燕麦叶片内源激素含量,缓解干旱胁迫伤害^[13]。Yang等^[14]研究显示,在水分亏缺条件下,施用黄腐酸可增加玉米叶片脱落酸含量,降低叶片蒸腾速率,从而提高瞬时水分利用效率,增强植株抗旱性。尽管腐植酸在燕麦抗旱性方面已经有一些研究,但是关于腐植酸对干旱胁迫下燕麦内源激素水平及其与光合特性关系的研究还比较少见。因此,本试验研究了干旱胁迫下腐植酸对燕麦生长指标、叶片光合参数和内源激素含量的影响,并探究了光合参数与内源激素含量间的关系,以期进一步明确腐植酸提高燕麦抗旱性的作用机制,为腐植酸的应用及燕麦的抗旱种植提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为‘燕科2号’,由内蒙古农牧业科学院提供。腐植酸,购于内蒙古永业农丰生物技术有限责任公司。

1.2 试验设计

盆栽试验于2019年4月至8月在内蒙古农业大学燕麦产业研究中心温室进行。试验选用54个直径为25 cm、高18 cm的塑料盆,内装混合土5 kg(河沙和泥炭土体积比1:1),混合土中N+P+K>10 g/kg,有机质含量>50 g/kg,pH值为5.5~8.5,含水量为9%,播种前施入磷酸二铵(N 18%, P₂O₅ 46%)2 g/盆。塑料盆采用随机区组排列,设置3个水分条件:正常供水(田间持水量的75%,M1)、中度干旱胁迫(田间持水量的45%,M2)、重度干旱胁迫(田间持水量的30%,M3);2个喷施处理:喷施腐植酸500倍稀释液(HA)和等量清水(CK)。每个处理种植3盆,每盆30株,重复3次,三叶期定植为20株。2019年4月14日播种,8月21日收获。从拔节期(5月18日)开始至成熟期,采用称重差值法进行控水处理,在拔节期、抽穗期、灌浆期的上午09:00—11:00喷施腐植酸500倍稀释液和清水,植株叶片均匀喷施至叶面湿透但不滴水为止,各时期喷施7 d后取燕麦旗叶,投入液氮速冻后,放入-80℃冰箱冷藏,用于内源激素含量的测定。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 生长指标测定 在拔节期、抽穗期、灌浆期,固定10株燕麦,用卷尺测量株高及每片叶的叶长、叶宽。采用长宽系数法^[15]计算每片叶的面积(叶面积=叶长×叶宽×0.73),然后计算单株叶面积。

1.3.2 光合参数的测定 在拔节期、抽穗期、灌浆期,用便携式光合仪(CIRAS-3)在晴朗无风的上午09:00—11:30,测定旗叶气体交换参数,包括净光合

速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)。每个处理测定 3 株,结果取平均值。

1.3.3 内源激素含量的测定 燕麦旗叶 ABA、玉米素核昔(ZR)、IAA、GA 含量由中国农业大学作物化学控制研究中心采用酶联免疫吸附法(ELISA)测定。每个处理 3 次重复,结果取平均值。

1.4 数据统计分析

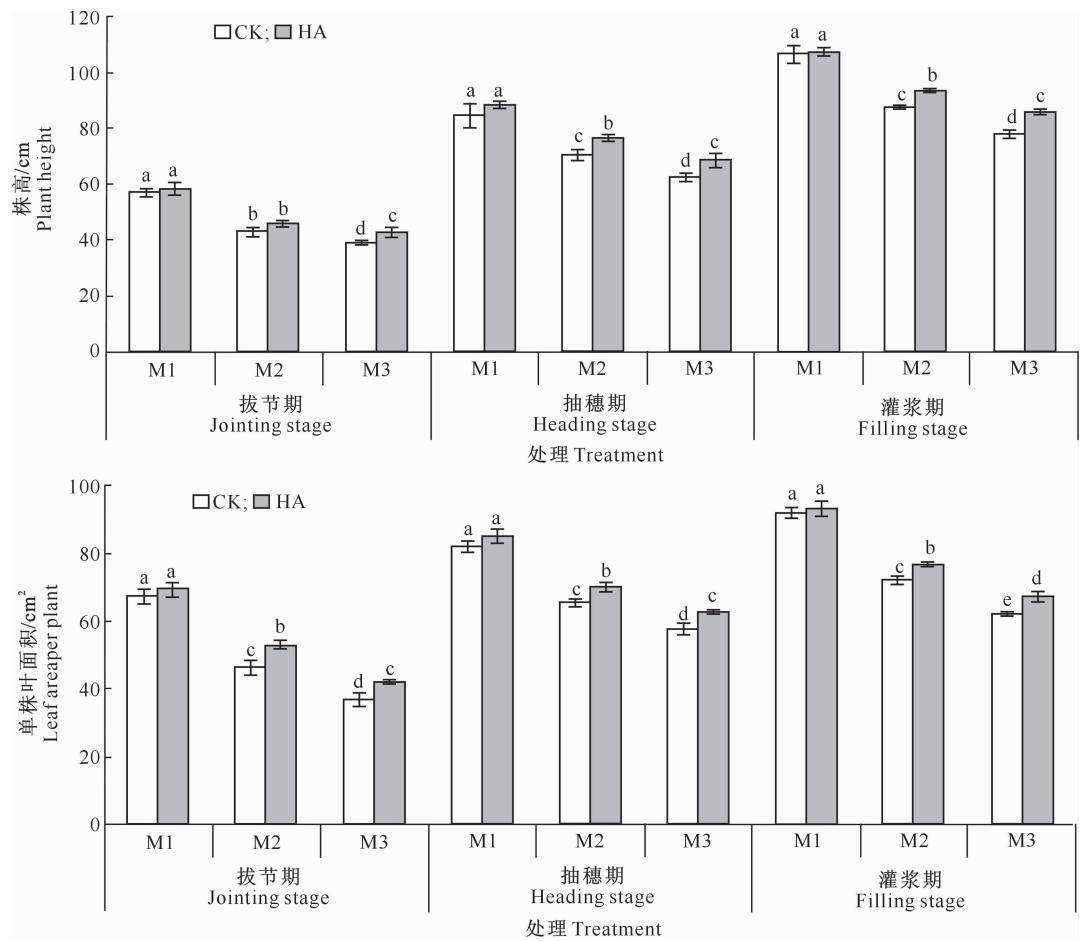
试验数据采用 Microsoft Excel 2010 进行处理,用 SPSS 22.0 软件进行显著性和相关性分析。

2 结果与分析

2.1 腐植酸对干旱胁迫下燕麦生长的影响

由图 1 可见,随着生育期的推移,燕麦的株高和单株叶面积呈上升趋势,而干旱胁迫导致燕麦株高、

单株叶面积均显著降低。与 CK 相比,M1 水分条件下,喷施腐植酸后燕麦的株高和单株叶面积均有所增加,但差异未达到显著水平;M2 水分条件下,喷施腐植酸后燕麦株高在抽穗期和灌浆期差异达到显著水平,分别增加了 8.40% 和 7.15%,单株叶面积在拔节期、抽穗期和灌浆期均显著提高,增幅分别为 12.78%、6.96% 和 6.67%;M3 水分条件下,喷施腐植酸后燕麦拔节期、抽穗期、灌浆期的株高分别显著增加了 9.39%、9.49% 和 10.27%;单株叶面积分别显著增加了 13.05%、8.79% 和 8.28%。以上结果表明,干旱会抑制燕麦的生长发育,喷施腐植酸可有效缓解干旱胁迫对燕麦生长发育的影响,尤其在 M3 水分条件下效果更佳。



图柱上标不同小写字母表示同一生育时期的的不同处理间差异显著($P<0.05$)

Different lowercase letters indicate significant differences among treatments in same periods($P<0.05$)

图 1 干旱胁迫下腐植酸对燕麦株高和叶面积的影响

Fig. 1 Effects of humic acid on plant height and leaf area of oat under drought stress

2.2 腐植酸对干旱胁迫下燕麦旗叶光合特性的影响

由表 1 可以看出,燕麦旗叶 P_n 、 C_i 、 G_s 和 T_r 均随着生育期的推进呈先升高后降低的趋势。干旱胁

迫导致燕麦旗叶 P_n 、 G_s 、 T_r 显著降低, C_i 显著升高。M1 水分条件下,喷施腐植酸后燕麦旗叶光合参数与 CK 处理相比无显著差异;M2 水分条件下,喷施腐植酸后 3 个生育时期燕麦旗叶 P_n 、 G_s 和 T_r 平均

较 CK 分别增加了 14.15%, 17.65% 和 13.73%, 而 C_i 平均较 CK 降低 8.19%, 其中 P_n 在拔节期、灌浆期差异达到显著水平, G_s 在 3 个生育时期差异均达到显著水平, T_r 在灌浆期差异达到显著水平, C_i 在拔节期、抽穗期差异达显著水平; M3 水分条件下, 腐植酸处理 P_n 、 G_s 和 T_r 平均较 CK 分别增加了 19.15%, 20.75% 和 19.69%, 而 C_i 平均较 CK 降低了

10.89%, 其中 P_n 、 G_s 和 C_i 在 3 个生育时期差异均达显著水平, T_r 在灌浆期差异达显著水平。以上结果表明, 干旱胁迫给燕麦叶片光合作用带来了不利的影响, 喷施腐植酸可有效缓解干旱胁迫对燕麦光合和蒸腾作用的抑制效应, 尤其在 M3 水分条件下效果更明显。

表 1 干旱胁迫下腐植酸对燕麦叶片光合参数的影响

Table 1 Effects of humic acid on photosynthetic parameters of oat leaves under drought stress

生育时期 Grow stage	水分处理 Water treatment	腐植酸处理 Humic acid treatment	P_n / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	C_i / ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	G_s / ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	T_r / ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)
拔节期 Jointing stage	M1	CK	10.45±0.35 a	217.50±7.50 d	299.67±23.76 a	9.73±0.40 a
		HA	10.40±0.50 a	214.33±11.02 d	311.50±8.50 a	9.90±0.80 a
	M2	CK	7.33±0.42 c	355.00±7.55 b	207.33±11.93 c	5.57±0.32 bc
		HA	8.33±0.21 b	314.67±12.34 c	248.00±11.79 b	6.23±0.15 b
	M3	CK	6.03±0.25 d	421.33±16.56 a	153.00±5.00 d	4.67±0.21 d
		HA	7.00±0.26 c	368.67±5.51 b	189.33±8.50 c	5.27±0.31 cd
抽穗期 Heading stage	M1	CK	12.45±0.49 a	420.00±5.00 d	432.33±36.23 a	10.40±0.30 a
		HA	12.40±0.50 a	407.67±19.01 d	464.33±26.27 a	10.10±0.00 a
	M2	CK	9.60±0.35 bc	491.33±9.45 b	331.00±15.89 c	5.90±0.26 bc
		HA	10.67±0.38 b	455.33±20.01 c	385.33±9.00 b	6.80±0.10 b
	M3	CK	7.67±1.10 d	536.67±20.13 a	260.00±10.58 d	4.13±1.19 d
		HA	9.43±0.21 c	474.67±12.34 bc	311.67±8.50 c	5.10±0.56 cd
灌浆期 Filling stage	M1	CK	12.23±0.32 a	336.00±6.24 d	349.67±11.15 a	6.60±0.30 a
		HA	12.67±0.45 a	312.33±8.33 d	356.50±16.50 a	6.60±0.30 a
	M2	CK	8.10±0.10 c	413.67±21.08 c	246.33±12.58 c	4.47±0.15 c
		HA	9.53±0.15 b	389.33±16.07 c	288.00±14.80 b	5.10±0.10 b
	M3	CK	6.73±0.21 d	491.00±14.05 a	195.00±7.81 d	2.77±0.15 e
		HA	7.97±0.15 c	448.67±19.5 b	231.33±2.08 c	3.40±0.17 d

注:同列数据后标不同小写字母表示同一生育时期不同处理间差异显著($P<0.05$)。表 2 同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments in same periods ($P<0.05$). The same in Table 2.

2.3 腐植酸对干旱胁迫下燕麦叶片内源激素含量的影响

由表 2 可见, 从拔节期到灌浆期, 燕麦旗叶 IAA、ZR、GA 含量均先升高后降低, 而 ABA 含量则呈上升趋势。干旱胁迫导致燕麦旗叶 IAA、ZR、GA 含量显著降低, ABA 含量显著升高。M1 水分条件下, 喷施腐植酸后燕麦叶片中仅 ZR 含量在拔节期较 CK 显著降低, 其他激素含量无显著变化。M2 水分条件下, 喷施腐植酸后 3 个生育时期燕麦旗叶 ABA 含量平均较 CK 降低了 6.59%, 而 GA、ZR 和

IAA 含量平均较 CK 分别增加了 7.27%, 11.68% 和 10.03%, GA 含量在不同生育时期达到显著水平, ABA 含量在抽穗期达到显著水平, IAA 含量在拔节、灌浆期达到显著水平, ZR 含量在抽穗、灌浆期达到显著水平。M3 水分条件下, 腐植酸处理 ABA 含量平均较 CK 显著降低了 10.72%, 而 GA、ZR 和 IAA 含量分别显著增加了 11.10%, 17.26% 和 14.99%。结果表明, 喷施腐植酸可改变干旱胁迫对燕麦叶片中内源激素含量的影响, 有利于燕麦植株维持较高的代谢活力, 尤其在 M3 水分条件下效果更佳。

表 2 干旱胁迫下腐植酸对燕麦叶片内源激素含量的影响

Table 2 Effects of humic acid on endogenous hormones in oat leaves under drought stress

ng/g

生育时期 Grow stage	水分处理 Water treatment	腐植酸处理 Humic acid treatment	ABA 含量 ABA content	IAA 含量 IAA content	GA 含量 GA content	ZR 含量 ZR content
拔节期 Jointing stage	M1	CK	23.31±0.73 c	65.81±1.91 ab	15.80±0.46 a	11.55±0.98 a
		HA	22.68±2.83 c	64.37±1.68 a	15.90±0.29 a	10.02±0.38 b
	M2	CK	25.16±1.39 bc	55.66±0.79 c	13.87±0.15 c	8.73±0.07 c
		HA	23.75±0.98 c	62.99±1.34 b	14.63±0.13 b	9.22±0.15 bc
	M3	CK	32.09±0.74 a	45.62±1.72 d	11.29±0.30 e	7.58±0.29 e
		HA	26.85±1.08 b	53.16±0.71 c	12.50±0.36 d	8.54±0.44 d

表 2(续) Continued table 2

生育时期 Grow stage	水分处理 Water treatment	腐植酸处理 Humic acid treatment	ABA 含量 ABA content	IAA 含量 IAA content	GA 含量 GA content	ZR 含量 ZR content	ng/g
抽穗期 Heading stage	M1	CK	54.48±1.28 d	72.03±3.07 a	17.44±0.33 a	22.38±1.92 a	
		HA	55.07±3.42 d	70.27±1.30 a	17.47±0.19 a	24.19±1.54 a	
	M2	CK	72.45±2.03 b	62.66±3.57 b	14.85±0.14 c	16.11±0.38 c	
		HA	67.10±1.38 c	65.41±1.11 b	15.58±0.29 b	18.67±0.20 b	
	M3	CK	81.69±0.94 a	49.38±1.21 d	13.46±0.20 d	8.98±0.23 e	
		HA	73.57±3.12 b	56.52±0.85 c	14.52±0.31 c	11.07±0.26 d	
灌浆期 Filling stage	M1	CK	67.89±1.64 d	67.15±2.53 a	13.39±0.22 a	10.89±0.75 a	
		HA	63.87±0.80 d	67.45±1.63 a	13.37±0.40 a	10.28±0.27 a	
	M2	CK	76.07±1.84 bc	58.57±2.02 b	10.00±0.08 c	7.39±0.18 c	
		HA	70.91±2.03 c	65.91±0.89 a	11.14±0.35 b	8.39±0.30 b	
	M3	CK	86.14±1.50 a	49.48±1.23 c	8.57±0.10 d	6.19±0.14 d	
		HA	81.07±8.20 b	56.40±0.58 b	9.83±0.15 c	7.17±0.20 c	

2.4 内源激素与光合作用及生长指标的相关性

由表 3 可以看出, P_n 、 T_r 与 ZR、IAA 和 GA 含量均极显著正相关, 与 ABA 含量极显著负相关。 C_i 与 IAA 含量极显著负相关。 G_s 与 ZR 和 GA 含量极显著正相关, 与 IAA 含量显著正相关, 与 ABA 含量

量极显著负相关。株高与 P_n 和 IAA 含量极显著正相关, 与 ABA 含量、 C_i 极显著负相关。单株叶面积与 P_n 、 T_r 、 G_s 和 IAA 含量极显著正相关, 与 ABA 含量、 C_i 极显著负相关。

表 3 燕麦叶片内源激素含量与光合特性及生长指标的相关性

Table 3 Correlation between endogenous hormone contents in oat leaves and photosynthetic characteristics and growth indexes

指标 Indicators	ABA 含量 ABA content	ZR 含量 ZR content	IAA 含量 IAA content	GA 含量 GA content	株高 Plant height	单株叶面积 Leaf area per plant
P_n	-0.894 **	0.670 **	0.879 **	0.729 **	0.579 **	0.852 **
C_i	0.566	-0.058	-0.660 **	-0.064	-0.940 **	-0.929 **
T_r	-0.927 **	0.904 **	0.849 **	0.863 **	0.271	0.622 **
G_s	-0.901 **	0.901 **	0.831 *	0.911 **	0.236	0.604 **
株高 Plant height	-0.450 **	-0.059	0.556 **	-0.099		0.892 **
单株叶面积 Leaf area per plant	-0.746 **	0.321	0.786 **	0.329	0.892 **	

注: * 表示显著相关($P<0.05$); ** 表示极显著相关($P<0.01$)。

Note: * Indicates significant correlation at the $P<0.05$ level; ** Indicates significant correlation at the $P<0.01$ level.

3 讨 论

本研究结果表明, 干旱胁迫下燕麦叶片的 P_n 、 G_s 、 T_r 降低, 而 C_i 升高。这可能是由于在干旱条件下, 燕麦叶片通过部分或全部关闭气孔降低蒸腾速率, 减少水分散失, 导致净光合速率下降^[16]。此外, P_n 的降低伴随着 G_s 显著降低和 C_i 增加, 表明干旱处理诱导 P_n 下降的主要原因是干旱条件下燕麦叶片叶绿体结构被破坏, 导致叶片光合器官受损, 光合活性降低^[17]。王琦等^[18]研究表明, 在低灌水量下喷施腐植酸能显著提高燕麦的 P_n 、 G_s 、 T_r 。本研究中, 喷施腐植酸使干旱胁迫下燕麦叶片的 P_n 、 G_s 、 T_r 显著增加, 说明腐植酸可能对光合系统有保护作用。周海涛等^[19]研究发现, 干旱条件下黄腐酸能提高皮燕麦 C_i , 而本研究结果表明干旱胁迫下喷施腐植酸

使燕麦叶片 C_i 显著降低, 这可能是试验所用燕麦品种及光合参数测定时间与方法不同引起的。

本研究中, 干旱胁迫下燕麦叶片的 IAA、GA 和 ZR 含量均显著降低, 而 ABA 含量显著上升, 这表明干旱胁迫会打破燕麦叶片内源激素平衡, 降低细胞代谢强度, 减少叶片含水量, 促进脱落与休眠, 从而抑制植物生长^[20-21]。张志芬等^[13]研究表明, 干旱胁迫下喷施腐植酸处理燕麦叶片 ABA 含量较 CK 显著降低, 但在正常供水条件下差异不显著, 本研究结果与此相似, 说明腐植酸可通过降低 ABA 含量来抵御干旱胁迫, 延缓植株衰老。Yang 等^[14]研究表明, 在干旱条件下施用黄腐酸能增加叶片 ABA 含量, 提高玉米植株抗逆性, 这与本研究结果不同, 其原因可能是 2 种作物受到干旱胁迫时 ABA 应答基因的调控因子和信号传递途径存在差异, 也可能

是不同种类作物 ABA 蛋白在植物细胞的失水耐受过程中所起的作用不同^[22]。本试验结果显示,干旱胁迫下喷施腐植酸可以显著提高燕麦叶片 IAA、GA 和 ZR 含量,这可能是由于腐植酸中含有吲哚乙酸类小分子生物活性激素分子,这些物质能促进内源 IAA、GA 和 ZR 的合成,导致其含量增加^[23-24]。

本研究结果表明,干旱胁迫下喷施腐植酸能够显著提高燕麦株高和叶面积,这与申洁^[25]在谷子上的研究结果相似。杨建昌等^[26]研究认为, G_s 与叶片中 ABA 含量呈极显著负相关,与本研究结果一致,说明在干旱条件下 ABA 调节了气孔开闭状态。本研究发现,燕麦叶片 ABA 含量,与 P_n 、 G_s 和 T_r 极显著负相关,这可能是 ABA 增加导致气孔关闭, G_s 和 T_r 降低,最终使 P_n 下降。喷施腐植酸减轻了燕麦叶片的损害程度,降低了 ABA 含量,调控了气孔开闭状态,使蒸腾速率增加,叶片净光合速率提高^[27]。前人研究表明,细胞分裂素能促进 Rubisco 小亚基编码基因表达^[28]。本研究结果显示,干旱胁迫下喷施腐植酸能增加 ZR 含量,且 ZR 含量与 P_n 显著正相关,推测干旱胁迫下腐植酸增加了 ZR 含量,进而提高了 Rubisco 酶活性,促进了 P_n 。Cornic 等^[29]研究认为,IAA 可减弱 ABA 引起的气孔关闭,增加气孔开度,其含量下降有利于气孔关闭。此外,Wang 等^[30]研究发现,叶片气孔的关闭和蒸腾的减弱是 ABA 含量增加和 ZR 含量下降共同作用的结果。本研究中,ZR、IAA、GA 含量与 G_s 存在正相关关系,ABA 含量与 G_s 极显著负相关,高浓度的 ZR 和 IAA 可以维持气孔的开张,GA 能够促进作物胚轴表皮细胞分裂,促进气孔的形成,调节气孔密度^[20,31]。据此,干旱条件下喷施腐植酸对燕麦叶片 G_s 的影响应该是 4 种激素共同作用的结果。本研究发现,IAA 含量与 P_n 、 G_s 、 T_r 显著正相关,与 C_i 显著负相关,推测这可能与腐植酸中的吲哚乙酸类小分子生物活性激素分子促进 IAA 的产生,调控气孔开闭有关^[32]。干旱胁迫下 GA 含量与 IAA 含量呈显著正相关的关系^[6],因此可认为 IAA 和 GA 有关,与光合途径相关,但关于 GA 和光合途径之间的关系还有待进一步研究。

4 结 论

干旱胁迫通过改变叶片的光合作用与内源激素含量影响作物的生长发育。叶面喷施腐植酸可调节植物内源激素的代谢水平,调控燕麦叶片气孔开闭状态,并影响其他光合生理过程,维持燕麦正常的生

理代谢活动,促进其生长发育,增强其抗旱能力,当土壤水分为田间持水量的 30% 时喷施腐植酸的效果最优。

[参考文献]

- [1] 任长忠,胡跃高.中国燕麦学 [J].北京:中国农业出版社,2013;21.
- [2] Ren C Z, Hu Y G. Study of China oats [M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2013;21.
- [3] Marshall A, Cowan S, Edwards S, et al. Crops that feed the world 9. Oats-a cereal crop for human and livestock feed with industrial applications [J]. Food Security, 2013, 5(1):13-33.
- [4] Gorash A, Armoniene R, Mitchell F J, et al. Aspects in oat breeding:nutrition quality, nakedness and disease resistance, challenges and perspectives [J]. Annals of Applied Biology, 2017, 171(3):282.
- [5] 周磊,王璐,赵宝平,等.北方农牧交错区不同播期和刈割期对燕麦饲草产量和品质的影响 [J].草地学报, 2021, 29(10):2355-2363.
- [6] Zhou L, Wang L, Zhao B P, et al. Effect of different sowing date and cutting time on yield and quality of forage oat in agro-pastoral ecotone of Northern China [J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(10):2355-2363.
- [7] 陈征,许嘉阳,范艺宽,等.不同烤烟品种幼苗形态结构及光合参数对干旱胁迫响应机制的差异 [J].中国生态农业学报, 2016, 24(11):1508-1520.
- [8] Chen Z, Xu J Y, Fan Y K, et al. Response of morphological structure and photosynthetic parameters to water deficit in four flue-cured tobacco cultivar seedlings [J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2016, 24(11):1508-1520.
- [9] 张海燕,段文学,解备涛,等.不同时期干旱胁迫对甘薯内源激素的影响及其与块根产量的关系 [J].作物学报, 2018, 44(1):126-136.
- [10] Zhang H Y, Duan W X, Xie B T, et al. Effects of drought stress at different growth stages on endogenous hormones and its relationship with storage root yield in sweetpotato [J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(1):126-136.
- [11] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management [J]. Agron Sustain Dev, 2009, 29(1):185-212.
- [12] 张萌欣,薛胜平,王晓环,等.黄腐酸应用概述及研究课题展望 [J].腐植酸, 2020(5):15-19, 26.
- [13] Zhang M X, Xue S P, Wang X H, et al. Application and research prospect of fulvic acid [J]. Humic Acid, 2020(5):15-19, 26.
- [14] Nardi S, Pizzeghello D, Muscolo A, et al. Physiological effects of humic substances in plant growth [J]. Soil Biol Biochem, 2002, 34:1527-1536.
- [15] Cimrin K M, Türkmen O, Turan M, et al. Phosphorus and humic acid application alleviate salinity stress of pepper seedlings [J]. Afr J Biotechnol, 2010, 9:5845-5851.

- [11] 李英浩,刘景辉,朱珊珊,等.干旱胁迫下腐植酸对燕麦叶片光合性能的调控效应 [J].麦类作物学报,2019,39(11):1385-1391.
- Li Y H, Liu J H, Zhu S S, et al. Effects of humic acid on photosynthetic performance of oat leaves under drought stress [J]. Journal of Triticeae Crops, 2019, 39(11): 1385-1391.
- [12] Lotfi R, Kalaji H M, Valizadeh G R, et al. Effects of humic acid on photosynthetic efficiency of rapeseed plants growing under different watering conditions [J]. Photosynthetica, 2018, 56(3): 962-970.
- [13] 张志芬,付晓峰,赵宝平,等.腐植酸对重度干旱胁迫下燕麦叶片可溶性糖组分和内源激素的影响 [J].中国农业大学学报,2018,23(9):11-20.
- Zhang Z F, Fu X F, Zhao B P, et al. Effects of humic acid on soluble sugar and endogenous hormones in oat leaves under severe drought stress [J]. Journal of China Agricultural University, 2018, 23(9): 11-20.
- [14] Yang W, Li P F, Guo S W, et al. Compensating effect of fulvic acid and super-absorbent polymer on leaf gas exchange and water use efficiency of maize under moderate water deficit conditions [J]. Plant Growth Regulation, 2017, 83(3): 351-360.
- [15] 刘伟.腐植酸水溶肥料对燕麦抗旱生理特性的影响 [D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2014.
- Liu W. Effect of humic acid water-soluble fertilizer on oat drought resistance physiological characteristics [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2014.
- [16] 周宇飞,王德权,陆樟镳,等.干旱胁迫对持绿性高粱光合特性和内源激素ABA、CTK含量的影响 [J].中国农业科学,2014,47(4):655-663.
- Zhou Y F, Wang D Q, Lu Z B, et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and endogenous hormone ABA and CTK contents in green-stayed *Sorghum* [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(4): 655-663.
- [17] 张志芬.腐植酸缓解燕麦干旱胁迫伤害的生理机制 [D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2018.
- Zhang Z F. Physiological mechanism of humic acid relieving damage of drought stress to oat [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018.
- [18] 王琦,孙雯,武俊英,等.不同灌水量下喷施腐植酸对燕麦光合特性及产量的影响 [J].作物杂志,2021(1):98-103.
- Wang Q, Sun W, Wu J Y, et al. Effects of different irrigation amounts and spraying humic acid on photosynthetic characteristics and yield of oat [J]. Crops, 2021(1): 98-103.
- [19] 周海涛,张艳阳,赵孟圆,等.S-诱抗素和黄腐酸对干旱胁迫下皮燕麦光合特性及产量的影响 [J].农学学报,2021,11(2):30-34.
- Zhou H T, Zhang Y Y, Zhao M Y, et al. S-ABA and fulvic acid: effect on physiological characteristics and yield of oats under drought stress [J]. Journal of Agriculture, 2021, 11(2): 30-34.
- [20] 黎家,李传友.新中国成立 70 年来植物激素研究进展 [J].中国科学:生命科学,2019,49(10):1227-1281.
- Li J, Li C Y. Seventy-year major research progress in plant hormones by Chinese scholars [J]. Scientia Sinica (Vitae), 2019, 49(10): 1227-1281.
- [21] 李冬,申洪涛,王艳芳,等.外源褪黑素对干旱胁迫下烟草幼苗光合碳同化和内源激素的影响 [J].草业学报,2021,30(1):130-139.
- Li D, Shen H T, Wang Y F, et al. Effects of exogenous melatonin on photosynthetic carbon assimilation and endogenous hormones in tobacco seedlings under drought stress [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30(1): 130-139.
- [22] 李馨园.低温及外源ABA对玉米幼苗ZmASR1基因表达的影响 [D].哈尔滨:东北农业大学,2019.
- Li X Y. Effects of low temperature and exogenous ABA on the expressions of ZmASR1 gene in maize seedling [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2019.
- [23] 张瑜,王若楠,邱小倩,等.生物刺激素腐植酸对植物生理代谢的影响 [J].腐植酸,2019(3):1-6,33.
- Zhang Y, Wang R N, Qiu X Q, et al. Effects of biostimulant humic acid on physiological metabolism of plant [J]. Humic Acid, 2019(3):1-6,33.
- [24] Zhang Y Z, Li Y P, Hassan M J, et al. Indole-3-acetic acid improves drought tolerance of white clover via activating auxin, abscisic acid and jasmonic acid related genes and inhibiting senescence genes [J]. BMC Plant Biology, 2020, 20(1): 150-162.
- [25] 申洁.腐植酸对谷子抗旱生理特性及产量的影响 [D].山西太谷:山西农业大学,2019.
- Shen J. Effects of humic acid on physiological characteristics of drought resistance and yield of foxtail millet [D]. Taigu, Shanxi: Shanxi Agricultural University, 2019.
- [26] 杨建昌,朱庆森,乔纳圣·威尔斯,等.水分胁迫对水稻叶片气孔频率、气孔导度及脱落酸含量的影响 [J].作物学报,1995, 21(5):533-539.
- Yang J C, Zhu Q S, Jonathan W, et al. Effect of water deficit stress on the stomatal frequency, stomatal conductance and abscisic acid in rice leaves [J]. Acta Agronomica Sinica, 1995, 21(5):533-539.
- [27] 罗丹丹,王传宽,金鹰.植物应对干旱胁迫的气孔调节 [J].应用生态学报,2019,30(12):4333-4343.
- Luo D D, Wang C K, Jin Y. Stomatal regulation of plants in response to drought stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(12):4333-4343.
- [28] Boonman A, Prinsen E, Gilmer F, et al. Cytokinin import rate as a signal for photosynthetic acclimation to canopy light gradients [J]. Plant Physiology, 2007, 143(4): 1841-1852.
- [29] Cornic G, Miginic E. Nonstomatal inhibition of net CO₂ uptake by abscisic acid in *pharbitis nil* [J]. Plant Physiology, 1983, 73(3):529-533.

- [19] Friesen M, Porter S, Stark S, et al. Microbially mediated plant functional traits [J]. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 2011, 42(1): 23-46.
- [20] 焦蓉,何鹏飞,王戈,等.内生菌YN201728的定殖能力及其防治烟草白粉病的效果研究 [J].核农学报,2020,34(4):47-54.
- Jiao R, He P F, Wang G, et al. Colonization and control effect on tobacco powdery mildew of endophyte YN201728 [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2020, 34(4): 47-54.
- [21] 周苗苗,刘振林,唐丽霖,等.小麦赤霉病菌拮抗内生菌的抑菌活性及鉴定 [J].核农学报,2016(3):460-467.
- Zhou M M, Liu Z L, Tang L L, et al. Antifungal activity and identification of antagonistic endophytic on *Fusarium graminearum* [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2016 (3):460-467.
- [22] Voges M J E E E, Bai Y, Schulze-Lefert P, et al. Plant-derived coumarins shape the composition of an *Arabidopsis synthetic* root microbiome [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2019, 116 (25): 12558-12565.
- [23] Harbort C J, Hashimoto M, Inoue H, et al. Root-secreted coumarins and the microbiota interact to improve iron nutrition in *Arabidopsis* [J]. Cell Host & Microbe, 2020, 28(6): 825-837.
- [24] 祝凌云,马忠友,唐欣昀,等.水稻根际高效解磷菌菌株的筛选 [J].安徽农学通报,2008,14(15):43-44.
- Zhu L Y, Ma Z Y, Tang X Y, et al. Selection of effective strains of phosphorus-solubilizing bacteria from rice rhizosphere [J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2008, 14 (15):43-44.
- [25] 顾杰,孟丽媛,孙乐妮,等.水稻根系固氮菌促生特性评价 [J].安徽农业大学学报,2012,39(3):426-429.
- Gu J, Meng L Y, Sun L N, et al. Mechanisms of plant growth promotion of *Azotobacter* spp. of rice PGPR on rice seedling [J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2012, 39(3): 426-429.
- [26] Beatty P H, Good A G. Future prospects for cereals that fix nitrogen [J]. Science, 2011, 333(6041): 416-417.
- [27] Rogers C, Oldroyd G E D. Synthetic biology approaches to engineering the nitrogen symbiosis in cereals [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(8): 1939-1946.
- [28] Engelhard M, Hurek T, Reinholt-Hurek B. Preferential occurrence of diazotrophic endophytes, *Azoarcus* spp., in wild rice species and land races of *Oryza sativa* in comparison with modern races [J]. Environmental Microbiology, 2000, 2(2): 131-141.
- [29] Habibi S, Djedidi S, Ohkama-Ohtsu N, et al. Isolation and screening of indigenous plant growth-promoting rhizobacteria from different rice cultivars in Afghanistan soils [J]. Microbes and Environments, 2019, 34(4): 347-355.
- [30] Greetatorn T, Hashimoto S, Maeda T, et al. Mechanisms of rice endophytic bradyrhizobial cell differentiation and its role in nitrogen fixation [J]. Microbes and Environments, 2020, 35 (3):ME20049.
- [31] Urquiaga S, Xavier R P, Morais R F, et al. Evidence from field nitrogen balance and ¹⁵N natural abundance data for the contribution of biological N₂ fixation to Brazilian sugarcane varieties [J]. Plant and Soil, 2012, 356(1/2): 5-21.
- [32] van Deynze A, Zamora P, Delaux P M, et al. Nitrogen fixation in a Landrace of maize is supported by a mucilage-associated diazotrophic microbiota [J]. PLoS Biology, 2018, 16 (8): e2006352.
- [33] Fox A R, Soto G, Valverde C, et al. Major cereal crops benefit from biological nitrogen fixation when inoculated with the nitrogen-fixing bacterium *Pseudomonas protegens* Pf-5 X940 [J]. Environmental Microbiology, 2016, 18(10): 3522-3534.
- [34] Zhong Y Q W, Hu J R, Xia Q M, et al. Soil microbial mechanisms promoting ultrahigh rice yield [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2020, 143: 107741.
- [35] 黄农荣,钟旭华,郑海波.水稻氮高效基因型及其评价指标的筛选 [J].中国农学通报,2006,22(6):29-34.
- Huang N R, Zhong X H, Zheng H B. Selection of rice genotypes with high nitrogen utilization efficiency and its evaluation indices [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2006, 22(6):29-34.

(上接第30页)

- [30] Wang Y Y, Zhou R, Zhou X. Endogenous levels of ABA and cytokinins and their relation to stomatal behavior in dayflower [J]. Journal of Plant Physiology, 1994, 144: 45-48.
- [31] 王清泉,陈云,谢虹,等.干旱和氮素交互作用对玉米叶片水势、气孔导度及根部ABA与CTK合成的影响 [J].中国农学通报,2004,20(3):20-21,32.
- Wang Q Q, Chen Y, Xie H, et al. Effect of interaction of drought and nitrogen on leaf water potential, stomatal con-
- ductance and ABA & ZR synthesization in maize [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2004, 20(3): 20-21,32.
- [32] 何俊龙,赵世钦,王彦楠,等.烟草内源激素对干旱胁迫响应的研究进展 [J].中国农学通报,2015,31(30): 205-209.
- He J L, Zhao S Q, Wang Y N, et al. Response of endogenous hormones of tobacco to drought stress [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015, 31(30): 205-209.