

干旱胁迫下腐植酸对燕麦叶片非结构性碳水化合物代谢的影响

李英浩, 刘景辉*, 赵宝平, 田 露, 米俊珍, 王 琦

(内蒙古农业大学 杂粮产业协同创新中心, 呼和浩特 010019)

摘 要:以燕麦品种‘燕科2号’为试验材料, 采用盆栽方式, 分别在正常供水(75%田间持水量)、中度干旱胁迫(60%田间持水量)和重度干旱胁迫(45%田间持水量)3个水分条件下喷施腐植酸(HA)和等量清水(CK), 对燕麦叶片中非结构性碳水化合物(NSC)含量及相关酶活性和籽粒产量进行测定, 以明确腐植酸在干旱胁迫下对燕麦叶片非结构性碳水化合物代谢变化的影响, 探讨HA对燕麦耐旱性的影响及其作用机制。结果表明:(1)随着土壤水分含量的减少, 燕麦叶片中蔗糖和淀粉含量逐渐显著降低, 蔗糖合成酶(SS)、蔗糖磷酸合成酶(PPS)活性显著降低, 而酸性转化酶(S-AT)和淀粉水解酶(α -GC)活性显著提高。(2)燕麦叶片可溶性总糖和还原糖含量随着土壤水分含量的减少表现出先升高后降低的变化趋势, 导致籽粒产量显著下降, 且干旱胁迫程度越重变化幅度越大。(3)叶面喷施HA能不同程度提升中度和重度干旱胁迫下燕麦叶片中上述非结构性碳水化合物含量, 并调节相关酶活性, 显著提高籽粒产量, 并在重度胁迫下的效果更佳。研究发现, 腐植酸可以通过调控燕麦叶片NSC的代谢来响应干旱胁迫, 降低叶片细胞渗透势, 有效缓解干旱胁迫造成的损伤, 增强植株耐旱性。

关键词:燕麦; 干旱胁迫; 腐植酸; 非结构性碳水化合物; 相关代谢酶

中图分类号: Q945.79; S512.6

文献标志码: A

Effects of Humic Acid on Metabolism of Non-structural Carbohydrates in Oat Leaves under Drought Stress

LI Yinghao, LIU Jinghui*, ZHAO Baoping, TIAN Lu, MI Junzhen, WANG Qi

(Oat Scientific and Technical Innovation Team, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China)

Abstract: The oat variety ‘Yanke 2’ was used as the experimental material, and potted plants were used in normal water supply (75% field water holding capacity), moderate drought stress (60% field water holding capacity) and severe drought stress (45% field water holding capacity). Spraying humic acid (HA) and the same amount of water (CK) under 3 water conditions, we determined the content of non-structural carbohydrates (NSC) in oat leaves, related enzyme activities and grain yield. The effect of HA on the drought tolerance of oats and its mechanism were preliminarily discussed on the changes of non-structural carbohydrate metabolism in oat leaves. The results showed that: (1) with the decrease of soil moisture content, the sucrose and starch contents in oat leaves gradually decreased significantly, and the activities of

收稿日期: 2020-09-29; **修改稿收到日期:** 2020-12-18

基金项目: 燕麦种质资源引进与新品种选育(YZGC2017020); 燕麦加工技术与旱作高产栽培示范推广项目; 国家自然科学基金(31560373)

作者简介: 李英浩(1995—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事作物耕作学与栽培学研究。E-mail: 2466528827@qq.com

* 通信作者: 刘景辉, 男, 教授, 博士生导师, 主要从事作物耕作学与栽培学研究。E-mail: cauljh@163.com

sucrose synthase (SS) and sucrose phosphate synthase (SPS) decreased significantly, while the activities of acid invertase (S-AI) and amylolytic enzyme (α -GC) increased significantly. (2) The contents of total soluble sugar and reducing sugar in leaves showed a trend of increasing first and then decreasing, leading to a significant decrease in grain yield, and the heavier the drought stress, the greater the decrease. (3) Foliar spraying of HA can increase non-structural carbohydrate content in oat leaves under moderate and severe drought stress to varying degrees, regulate related enzyme activities, significantly increase grain yield, and have a better effect under severe stress. Studies have found that humic acid can respond to drought stress by regulating the metabolism of oat leaf NSC, reducing leaf cell osmotic potential, effectively alleviating the damage caused by drought stress, and enhancing plant drought tolerance.

Key words: oat; drought stress; humic acid; non-structural carbohydrate; metabolic enzyme

近年来,在全球温室效应的影响下,中国各地气温出现不同程度的升高,同时受水资源时空分配不均的影响,加剧了全国范围内的干旱和水分缺乏的状况,尤其是干旱半干旱地区^[1]。气候变暖导致的干旱等自然灾害在全球范围内频发,对植物的生长和生存构成了严重威胁^[2-4]。水分是影响半干旱地区作物生产的主要因素,提高作物抗旱性以及高效利用水资源,已成为中国旱区促进农业可持续发展的必然选择^[5]。燕麦是粮饲兼用作物,具有喜冷凉、耐低温、抗逆性强等特点,在中国西北干旱地区广泛种植,而这些地区经常遭受干旱的侵袭,导致燕麦大幅度减产^[6]。因此,深入研究燕麦的抗旱性,是提高中国西北干旱半干旱地区燕麦籽粒产量、节水灌溉的根本途径之一,对促进燕麦产业的可持续发展具有重要意义。

非结构性碳水化合物(non-structure carbohydrate, NSC)是植物光合作用的产物和呼吸作用的底物,主要包括可溶性总糖、淀粉和蔗糖等水溶性糖^[7]。其含量可表现植物体内表征碳收支状况,也可以反映出可供植物存活和生长的物质水平^[8-9]。一般而言,干旱胁迫可以改变植物体内 NSC 含量及其分配,从而调节和平衡植物生理活动^[10]。非结构性碳水化合物代谢与植株生长和产量密切相关,是受干旱胁迫影响最明显的生理过程之一,植物通过改变自身的一系列生理和生化过程来应激和适应缺水环境^[11-13]。腐植酸是动植物遗骸经过微生物分解和转化等一系列过程形成的一类有机物质^[14],有助于提高作物耐旱性,延缓植株衰老。研究表明,施用腐植酸肥料可以显著提高农作物器官中的可溶性总糖含量^[15],但其生理原因迄今了解尚少。尽管腐植酸在植物抗旱方面研究报道较多,但腐植酸在干旱胁迫条件下对作物非结构性碳水化合物代谢的调控尚不清楚。因此,本研究以燕麦为试验材料,通过分析干旱胁迫下腐植酸对燕麦叶片非结构碳水化合

物含量及其相关代谢酶活性的动态变化,进一步明确腐植酸提高燕麦抗旱性的作用机制,为燕麦的推广种植提供理论指导和技术支撑。

1 材料和方法

1.1 试验材料及设计

试验于 2019 年 5~9 月在内蒙古呼和浩特市内蒙古农业大学燕麦产业研究中心温室进行。供试燕麦品种为‘燕科 2 号’(内蒙古农牧业科学研究院提供),腐植酸水溶肥料(内蒙古永业农丰生物技术有限责任公司提供),水溶腐植酸含量 $\geq 50 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$, N+P+K 含量 $\geq 200 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$,微量元素(锰、硼、钼、锌等)含量 $\geq 10 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 。试验采用盆栽方法进行,供试土壤为蛭石与泥炭土按质量比为 1:1 的比例混合而成。泥炭土中 N+P+K 含量 $> 10 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,有机质含量 $> 50 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,pH 值为 5.5~8.5,土壤含水率为 10%,田间持水量为 28%。塑料盆高 25 cm,直径 20 cm,每盆装混合土 2.5 kg,播种前底施磷酸二铵(N18%, P_2O_5 46%)2 g。5 月 1 日播种,每盆播 30 粒,在三叶期(5 月 20 日)定苗,每盆 20 株。

试验采用随机区组排列,设置正常供水(75%田间持水量, W_1)、中度干旱胁迫(60%田间持水量, W_2)和重度干旱胁迫(45%田间持水量, W_3)3 个水分条件,不同水分条件下设喷施 500 倍腐植酸水溶肥料(HA)和等量清水(CK)2 个处理,共组成 6 个处理组合,每个处理组合重复 3 次,每个重复种植 5 盆,共 90 盆。水分胁迫在苗期(5 月 20 日)开始,每天 17:00 利用称重法进行补水以保持各处理土壤含水率稳定,土壤田间持水量、永久萎蔫点及土壤质量含水率按 Ryan 等^[16]的方法测定。分别在拔节期、抽穗期和灌浆期水分胁迫后喷施 HA,连续喷施 3 d 进行取样,每次喷施量为 60 mL/盆。取样时选取燕麦植株新鲜、长势均匀一致的旗叶叶片,立即液氮速冻并保存,每个处理重复取样 3 次,共 15 片叶。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 糖和淀粉含量 取液氮中保存的叶片鲜样,每个重复称取 0.05 g 样品,按照参考文献^[17]中的方法测定可溶性总糖、还原糖、蔗糖和淀粉含量。

1.2.2 相关代谢酶活性 蔗糖合成酶(SS)活性和蔗糖磷酸合酶(SPS)活性的测定参照 Lowell 等的方法^[18],酸性转化酶(AI)活性的测定参照 Merlo 等的方法^[19],淀粉水解酶(α -GC)活性的测定参照 Bradford 等^[20]的方法。

1.2.3 籽粒产量 取成熟期的盆内植株进行脱粒,计算每盆籽粒产量。

1.3 数据分析

试验数据用 Microsoft Excel 2016 进行处理及作图,并用 SAS 19.0 进行统计分析。

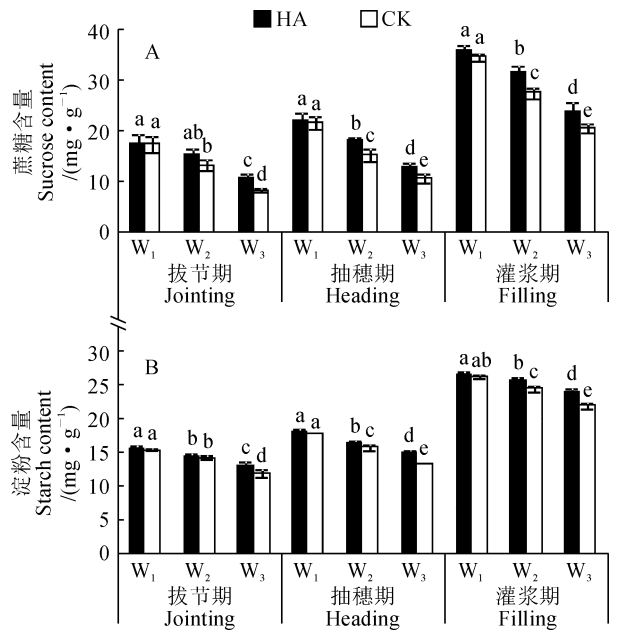
2 结果与分析

2.1 喷施 HA 对干旱胁迫下燕麦叶片非结构性碳水化合物含量的影响

2.1.1 蔗糖和淀粉含量 蔗糖是植物体内至关重要的一种非结构碳水化合物,是大多数植物同化产物运输的主要形式^[21]。图 1、A、B 显示,从拔节期到灌浆期,各水分处理燕麦叶片的蔗糖和淀粉含量均随着生育期呈逐渐升高的趋势。在同一生育时期,燕麦叶片蔗糖和淀粉含量随干旱胁迫程度加深整体表现为逐渐降低趋势,且中度和重度干旱胁迫处理均比正常供水处理显著下降($P<0.05$),其中各生育期重度干旱胁迫下叶片蔗糖和淀粉含量平均降幅分别为 91.70%和 26.84%。另外,与清水对照(CK)相比,叶片蔗糖和淀粉含量在喷施 HA 后均不同程度地升高,其中,正常供水条件下在各生育期差异均未达到显著水平,中度干旱胁迫下只在抽穗期和灌浆期达到显著差异,而重度干旱胁迫下在各生育期均显著提升($P<0.05$);在重度干旱胁迫下,喷施 HA 处理蔗糖和淀粉含量与对照相比分别平均显著升高 20.91%和 9.85%。可见,干旱胁迫不利于燕麦叶片蔗糖和淀粉的合成,喷施 HA 则能有效缓解干旱造成的不利影响,且在重度干旱胁迫下效果最显著。

2.1.2 可溶性总糖和还原糖含量 由图 2、A、B 可知,从拔节期到灌浆期,燕麦叶片的可溶性总糖和还原糖含量均逐渐升高。在同一生育时期中,叶片可溶性总糖和还原糖含量随干旱胁迫程度加深整体表现为先升高后降低的变化趋势。与正常供水相比,各生育期叶片可溶性总糖和还原糖含量在中度干旱

胁迫下大多显著提高,平均增幅分别为 8.63%、13.49%,而在重度干旱胁迫下均显著降低,平均降幅分别为 27.71%和 31.81%($P<0.05$)。在不同生育时期中,各水分条件下喷施 HA 燕麦叶片可溶性总糖和还原糖含量均比相应清水对照不同程度升高。与清水对照相比,HA 处理叶片可溶性总糖和还原糖含量在正常供水条件下均无显著差异;在中度干旱胁迫下二者含量分别平均升高 4.29%和 10.03%,但各生育期可溶性总糖增加均不显著,还原糖含量均差异显著;在重度干旱胁迫下二者含量分别平均升高 14.89%、16.29%,且各生育期均达到显著水平($P<0.05$)。由此说明中度干旱胁迫可以刺激燕麦叶片可溶性总糖和还原糖的合成,促使植株本身适应中度干旱环境,叶面喷施 HA 可以有效缓解重度干旱造成的糖含量损失。



W₁. 正常供水(土壤 75%田间持水量);W₂. 中度干旱胁迫(土壤 60%田间持水量);W₃. 重度干旱胁迫(土壤 45%田间持水量); HA 和 CK 分别表示叶面喷施 500 倍腐植酸水溶肥料和等量清水; 同一时期不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平存在差异显著($P<0.05$)。下同

图 1 不同处理下燕麦叶片的蔗糖(A)和淀粉(B)含量 W₁. Normal water supply (75% field water holding capacity of the soil); W₂. Moderate drought stress (60% field water holding capacity of the soil); W₃. Severe drought stress (45% field water holding capacity of the soil); HA and CK represent leaf surface spraying 500 times humic acid water-soluble fertilizer and equal amount of water, respectively; Different letters within same stage indicate significant differences among the treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same in the following Fig.1 Sucrose (A) and starch (B) contents in leaves of oat under different treatments

2.2 喷施 HA 对干旱胁迫下燕麦叶片非结构性碳水化合物相关酶活性的影响

2.2.1 蔗糖合成酶(合成方向和分解方向)活性

蔗糖合成酶(SS)是双向反应酶,既可催化蔗糖合成又可催化蔗糖分解,是蔗糖代谢的关键酶之一^[21]。图 3、A、B 显示,从拔节期到灌浆期,燕麦叶片 SS (合成方向和分解方向)活性整体随发育时期表现出先升高后降低的变化趋势,并均在抽穗期最高。在相同生育时期中,两种方向的 SS 活性均随干旱胁迫程度加剧而降低;相比于正常供水,两种酶活性在中度干旱胁迫下分别平均降低 23.11%和 42.54%,在重度干旱胁迫下分别平均降低 193.16%和 128.03%,且在各生育期水分处理间差异大多达到显著水平。与清水对照相比,喷施 HA 后各生育期叶片两种方向的 SS 活性在正常供水条件下均无显著变化,在中度和重度干旱胁迫下均显著提升($P < 0.05$),其中在重度干旱胁迫下平均提高幅度分别达到 67.41%和 25.24%。可见,干旱胁迫导致燕麦叶片双向 SS 活性显著降低,叶面喷施 HA 可以不同程度减少干旱胁迫的影响,且在重度干旱胁迫下效果更明显。

2.2.2 蔗糖磷酸合成酶活性

蔗糖磷酸合成酶 (SPS)以果糖-6-磷酸为受体,形成的蔗糖磷酸在蔗糖磷酸酶的作用下形成蔗糖,一般把蔗糖磷酸酯合成酶-蔗糖磷酸酶系统看作是蔗糖合成的主要途径^[21]。

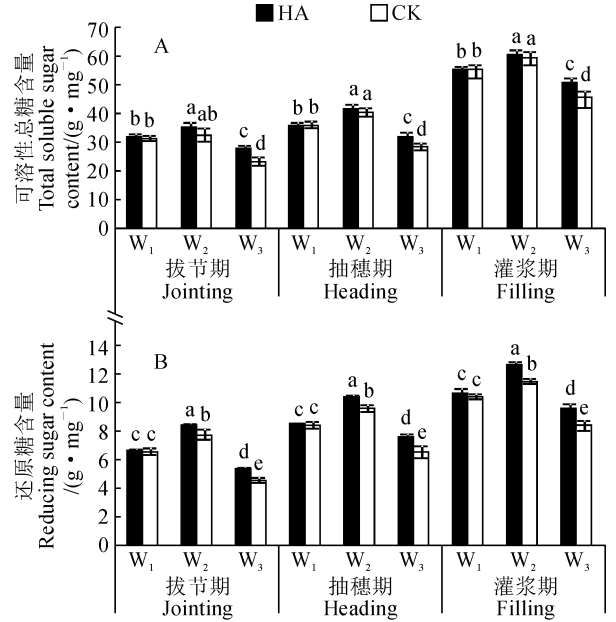


图 2 不同处理下燕麦叶片的可溶性总糖(A)和还原糖(B)含量

Fig. 2 Total soluble sugar (A) and reducing sugar (B) contents of oat leaves under different treatments

从图 4 可以看出,燕麦叶片 SPS 活性随着生育期整体呈现先升后降的变化趋势,并在抽穗期最高;相同生育时期中,叶片 SPS 活性随干旱胁迫程度加剧而逐渐降低,在中度和重度干旱胁迫下相比于正常供水平均降幅分别达到 51.40%、216.21%,且在各水分处理间差异均达到显著水平。与清水对照相比,喷施 HA 处理叶片 SPS 活性在正常供水条件下无显著差异,在中度和重度干旱胁迫下均显著提升($P < 0.05$),增幅分别平均为 30.73%和 52.88%。以上结果说明,干旱胁迫导致燕麦叶片 SPS 活性显著降低,喷施 HA 可以有效缓解干旱造成的伤害,并在重度干旱胁迫下效果更显著。

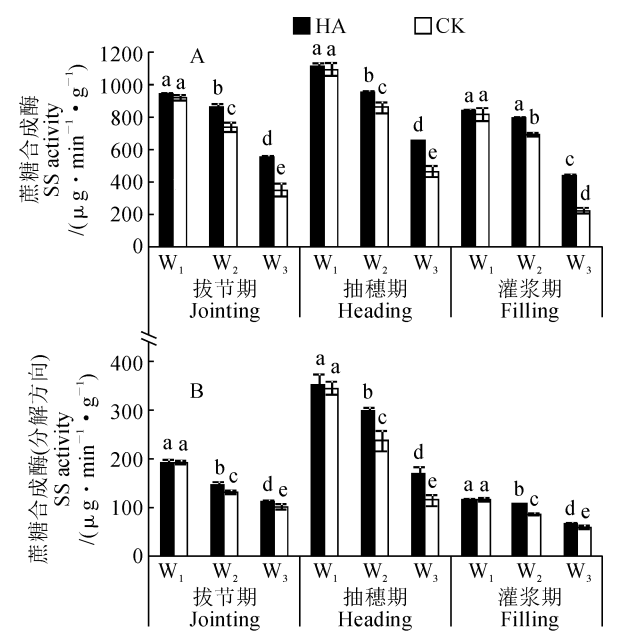


图 3 不同处理下燕麦叶片的蔗糖合成酶(合成方向 A)和(分解方向 B)活性

Fig. 3 Sucrose synthase (synthesis direction A) and (decomposition direction B) activities of oat leaves under different treatments

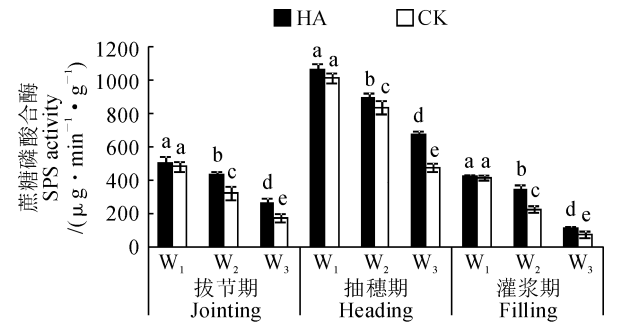


图 4 不同处理下燕麦叶片的蔗糖磷酸合成酶活性

Fig. 4 Sucrose phosphate synthase activity of oat leaves under different treatments

2.2.3 酸性转化酶和淀粉水解酶活性 酸性转化酶(S-AI)是一种蔗糖转化酶,可以催化蔗糖不可逆地分解为葡萄糖和果糖,是高等植物蔗糖代谢关键酶之一;淀粉水解酶(α -GC)广泛存在于动物、植物和微生物细胞中,能催化水解淀粉生成葡萄糖^[21]。从图 5、A、B 来看,从拔节期到灌浆期,燕麦叶片 S-AI 和 α -GC 活性整体呈现先升后降的变化趋势,并都在抽穗期达到最高;在相同生育时期中,燕麦叶片 S-AI 和 α -GC 活性均随干旱胁迫程度加深而逐渐显著提升,相比于正常供水,两种酶活性在中度干旱胁迫下分别平均提高 30.33% 和 29.51%,在重度干旱胁迫下分别平均提高 89.17% 和 65.13%,且在各生育期均达到显著水平($P<0.05$)。与 CK 相比,喷施 HA 处理的 S-AI 和 α -GC 活性均不同程度降低,其在正常供水条件下各生育期均无显著变化,在中

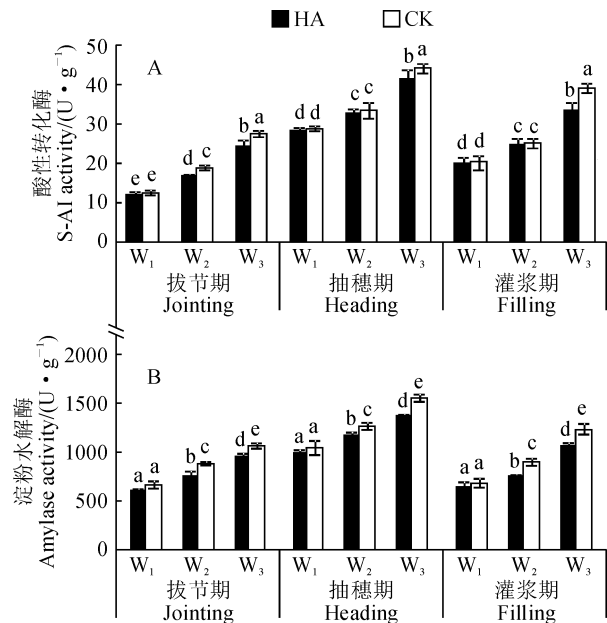


图 5 不同处理下燕麦叶片的酸性转化酶活性(A)和淀粉水解酶活性(B)
Fig. 5 Acid invertase (A) and starch hydrolase (B) activities of oat leaves under different treatments

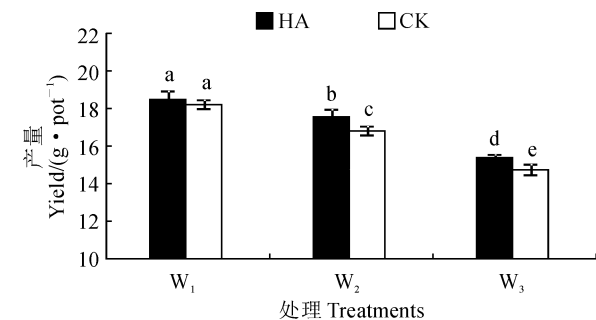


图 6 不同处理下燕麦的籽粒产量
Fig. 6 Grain yield of oats under different treatments

度干旱胁迫下各生育期 α -GC 活性和拔节期 S-AI 活性显著降低,而在重度干旱胁迫下各生育期两种酶活性显著降低($P<0.05$),此时平均下降幅度分别为 11.98% 和 12.80%。可见,干旱胁迫可显著提升燕麦叶片 S-AI 和 α -GC 活性,喷施 HA 具有不同程度的抑制作用,尤其在重度干旱胁迫下效果更显著。

2.3 喷施 HA 对干旱胁迫下燕麦籽粒产量的影响

如图 6 所示,燕麦籽粒产量随干旱胁迫程度加深而逐渐降低,中度和重度干旱胁迫下分别比正常供水处理显著降低 8.61% 和 24.21%;与清水对照相比,喷施 HA 后中度和重度干旱胁迫处理籽粒产量均显著提升($P<0.05$),增幅分别为 4.43% 和 4.92%。由此说明,HA 可以缓解干旱胁迫导致的燕麦籽粒产量降低,且在重度干旱胁迫下 HA 的增产效果更明显。

3 讨论

3.1 燕麦叶片中非结构性碳水化合物含量与干旱胁迫和腐植酸的关系

NSC 在植物体中含量的变化不仅能反映植物的生理活动状况,还能反映植物对外界环境变化的响应状态^[22]。NSC 在不同器官中的分配格局是植物对外界环境适应能力的综合体现^[23]。研究表明,植物在干旱条件下淀粉含量下降,糖含量增加,而施用外源物质会增强这种特性,从而提高植物的抗旱性^[24]。本研究发现,燕麦叶片中淀粉含量随干旱胁迫程度加深逐渐降低,说明干旱胁迫促进了淀粉水解以调节细胞的渗透势,防止细胞的大量失水死亡。同时本研究发现,重度干旱胁迫下叶片淀粉含量在喷施 HA 后显著提升,说明当燕麦处于重度干旱环境下,HA 可以通过抑制淀粉水解酶的活性来缓解淀粉的大量缺失,从而提高燕麦的耐旱性。

可溶性总糖作为一种渗透调节物质直接参与植物体应对干旱胁迫,而蔗糖在植物体内是碳水化合物运输的主要形式^[25],是重要的储能物质。干旱胁迫下蔗糖含量下降,但可溶性总糖含量增加,这样可以提高细胞的渗透势^[26]。本试验结果表明,干旱胁迫造成燕麦叶片蔗糖含量下降,说明干旱胁迫使叶肉细胞中促进蔗糖分解的酶活性更活跃,能维持细胞在干旱逆境中存活所需要的能量;而喷施 HA 后叶片蔗糖含量更是显著升高,有利于提升燕麦抗旱所需的能源物质。在逆境状态下,外源喷施腐植酸、多效唑和脯氨酸等物质均能通过提高植物叶片的能源物质来提高植物的抗逆性。而本研究中叶片可溶

性总糖含量在干旱胁迫下表现为先升后降,使细胞在外界缺水的环境下维持自身的渗透势,同时说明燕麦在中度干旱胁迫下具有较好的适应能力。有研究表明,施用腐植酸可以显著提高收获期甘薯块根中的可溶性糖含量,本研究结果与之保持一致。喷施 HA 可以显著提高重度干旱胁迫下燕麦叶片中可溶性总糖含量,可能的原因是腐植酸提高了燕麦叶片中可溶性总糖的供应量,或者因为腐植酸促进了叶片中淀粉向可溶性糖的转化。

3.2 燕麦叶片中非结构性碳水化合物相关酶活性与干旱胁迫和腐植酸的关系

蔗糖和淀粉是植物同化产物运输的主要形式,但需要经过一系列的酶进行催化,才能转换成其他形式的糖被植物体利用,其中起主要作用的酶有 SS、SPS、S-AI 和 α -GC,它们在糖代谢中发挥着重要的作用^[27]。研究表明,干旱胁迫降低了青果期枸杞叶片 SS、SPS 和 S-AI 的活性,也降低了色变期和成熟期叶片 S-AI 和 SS 的活性^[28]。本研究中燕麦叶片 SS 和 SPS 活性均随干旱胁迫程度加深而降低,说明干旱抑制了燕麦叶肉细胞中蔗糖合成酶的活性,与上述研究结果相符。同时,干旱胁迫下喷施 HA 后,本研究中燕麦叶片 SS 和 SPS 活性均显著提高,提升了这些酶的催化反应能力,从而提高了燕麦的抗旱性。外源喷施腐植酸可以不同程度地提高

作物叶片中 SS 和 SPS 活性,促进叶片中蔗糖的分解,抑制蔗糖的合成,降低细胞的渗透势,促进细胞吸水从而减轻干旱对作物的伤害。初步分析表明,施用腐植酸可以提高作物贮藏器官中 S-AI 和 α -GC 的活性,从而葡萄糖和果糖含量显著提升^[29],本研究中喷施 HA 也显著提高了重度干旱胁迫下燕麦叶片 S-AI 和 α -GC 活性。外源 HA 可以不同程度地提高干旱胁迫下禾本科作物叶片中 S-AI 和 α -GC 的活性,促进蔗糖和淀粉分解为更多的果糖和葡萄糖,参与细胞的渗透调节。同时,转化酶也是合成其他有机溶质的碳架和能量来源,可提高植物抗逆性,使植株维持正常代谢水平。

综上所述,随着干旱胁迫程度加深,燕麦叶片中蔗糖和淀粉含量逐渐降低,蔗糖合成酶(SS)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性降低,而酸性转化酶(S-AI)和淀粉水解酶(α -GC)活性提高,叶片可溶性总糖和还原糖含量呈现先升后降的变化趋势,导致籽粒产量下降。喷施腐植酸后,显著提升重度干旱胁迫下燕麦叶片中非结构性碳水化合物含量并调节相关酶活性,并显著提高籽粒产量。外源喷施腐植酸可通过提高燕麦叶片可溶性总糖、还原糖、淀粉及蔗糖含量,调节叶片 SS、SPS、S-AI 及 α -GC 活性以促进非结构性碳水化合物积累,从而缓解干旱胁迫对燕麦的伤害,实现燕麦抗旱增产。

参考文献:

[1] 姚妮尔,彭彰登,李春兰,等. 土壤水分对核桃幼苗生长和生理特性的影响[J]. 灌溉排水学报, 2020, **39**(Supp. 1): 1-6.
YAO N E, PENG Z D, LI C L, *et al.* Effects of soil moisture on the growth and physiological characteristics of *Juglans mandshurica* seedlings[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2020, **39**(Supp. 1): 1-6.

[2] 冯红玉,张璐璐,陈惠萍,等. 外源乙酸对水稻幼苗根系干旱胁迫的缓解效应[J]. 植物生理学报, 2020, **56**(2): 209-218.
FENG H Y, ZHANG L L, CHEN H P, *et al.* Alleviating effect of exogenous acetic acid on drought stress in rice seedling roots[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2020, **56**(2): 209-218.

[3] ASSAHIRA C, PIEDADE M T F, TRUMBORE S E, *et al.* Tree mortality of a flood-adapted species in response of hydrographic changes caused by an Amazonian River dam[J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 396: 113-123.

[4] TAYLOR P G, CLEVELAND C C, WIEDER W R, *et al.* Temperature and rainfall interact to control carbon cycling in tropical forests[J]. *Ecology Letters*, 2017, **20**(6): 779-788.

[5] 李思平,杨 硕,李 欢,等. 甘薯对干旱胁迫响应的生理诊断研究[J]. 植物生理学报, 2020, **56**(3): 466-478.
LI S P, YANG S, LI H, *et al.* Physiological diagnosis of

sweet potato response to drought stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2020, **56**(3): 466-478.

[6] 张 鹏,蒋 静,马娟娟,等. 不同水氮处理对盐渍土水氮盐变化和燕麦产量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2018, **37**(5): 1-5.
ZHANG P, JIANG J, MA J J, *et al.* Effects of different irrigations and nitrogen applications on distribution of water, nitrogen and salt in saline soil as well as the yield of oat[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2018, **37**(5): 1-5.

[7] 苏亚拉其其格,樊明寿,陈玉珍,等. 马铃薯非结构性碳水化合物含量对水分胁迫的响应[J]. 植物生理学报, 2019, **22**(12): 1 839-1 850.
SU Y, FAN M S, CHEN Y Z, *et al.* Response of potato non-structural carbohydrate content to water stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2019, **22**(12): 1 839-1 850.

[8] 张海燕,王传宽,王兴昌. 5 个温带树种冠层枝叶非结构性碳水化合物浓度的空间变异[J]. 生态学报, 2015, **35**(19): 6 496-6 506.
ZHANG H Y, WANG C K, WANG X C. Spatial variability of nonstructural carbohydrate concentration in canopy branches and leaves of five temperate tree species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(19): 6 496-6 506.

[9] PHILIPSON J J. Root growth in Sitka spruce and Douglas-fir transplants: dependence on the shoot and stored carbohydrates

- [J]. *Tree Physiology*, 1988, **4**(2): 101-108.
- [10] 张 婷, 曹 扬, 陈云明, 等. 生长季末期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物的影响[J]. 水土保持学报, 2016, **30**(5): 297-304.
ZHANG T, CAO Y, CHEN Y M, *et al.* Effects of drought stress on non-structural carbohydrates of *Robinia pseudoacacia* saplings at the end of the growing season[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2016, **30**(5): 297-304.
- [11] 于丽敏, 王传宽, 王兴昌. 三种温带树种非结构性碳水化合物的分配[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(12): 1 245-1 255.
YU L M, WANG C K, WANG X C. Allocation of nonstructural carbohydrates for three temperate tree species in North-east China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(12): 1 245-1 255.
- [12] 李 蟠, 孙玉芳, 王三根, 等. 贡嘎山地区不同海拔冷杉比叶质量和非结构性碳水化合物含量变化[J]. 应用生态学报, 2008, **19**(1): 8-12.
LI P, SUN Y F, WANG S G, *et al.* Altitudinal changes in leaf mass per unit area and tissue non-structural carbohydrates content of *Abies fabri* on Gongga Mountain of Southwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, **19**(1): 8-12.
- [13] 张海燕, 王传宽, 王兴昌. 温带 12 个树种新老树枝非结构性碳水化合物浓度比较[J]. 生态学报, 2013, **33**(18): 5 675-5 685.
ZHANG H Y, WANG C K, WANG X C. Comparison of concentrations of non-structural carbohydrates between new twigs and old branches for 12 temperate species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(18): 5 675-5 685.
- [14] 李英浩, 刘景辉, 赵宝平, 等. 干旱胁迫下腐植酸对燕麦叶绿素荧光特性的调控效应[J]. 灌溉排水学报, 2020, **39**(4): 26-33.
LI Y H, LIU J H, ZHAO B P, *et al.* Regulatory effect of humic acid on chlorophyll fluorescence characteristics of oat under drought stress[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2020, **39**(4): 26-33.
- [15] 柳洪鹏, 李作梅, 史春余, 等. 腐植酸提高食用型甘薯块根可溶性糖含量的生理基础[J]. 作物学报, 2011, **37**(4): 711-716.
LIU H J, LI Z M, SHI C Y, *et al.* Physiological basis of improving soluble sugar content in sweetpotato for table use by humic acid application[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, **37**(4): 711-716.
- [16] RYAN J, ESTEFAN G, RASHID A. Soil and plant analysis Laboratory Manual[M]. Aleppo: Jointly published by the International center for agricultural research in the dry areas (ICARDA) and the national agricultural research center (NARC), 2001: 25-36.
- [17] 上海植物生理学会. 植物生理学实验手册[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2005: 181-182.
- [18] LOWELL C A, TOMLINSON P T, KOCH K E. Sucrose-metabolizing enzymes in transport tissues and adjacent sink structures in developing citrus fruit[J]. *Plant Physiology*, 1989, **90**(4): 1 394-1 402.
- [19] MERLO L, PASSERA C. Changes in carbohydrate and enzyme levels during development of leaves of *Prunus persica*, a sorbitol synthesizing species[J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, **83**(4): 621-626.
- [20] BRADFORD M M, BIOCHEM A. A rapid and sensitive method for quantization of microgram quantities effects of age and caloric restriction[J]. *Journal of Nutritional Biochemistry*, 1976, **127**: 1-7.
- [21] RUAN Y L, JIN Y, YANG Y J, *et al.* Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase: roles in development, yield potential, and response to drought and heat[J]. *Molecular Plant*, 2010, **3**(6): 942-955.
- [22] 郑云普, 王贺新, 娄 鑫, 等. 木本植物非结构性碳水化合物变化及其影响因子研究进展[J]. 应用生态学报, 2014, **25**(4): 1 188-1 196.
ZHENG Y P, WANG H X, LOU X, *et al.* Changes of non-structural carbohydrates and its impact factors in trees: a review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(4): 1 188-1 196.
- [23] 王 雪, 雒文涛, 庾 强, 等. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响[J]. 生态学杂志, 2014, **33**(7): 1 795-1 802.
WANG X, LUO W T, YU Q, *et al.* Effects of nutrient addition on nitrogen, phosphorus and non-structural carbohydrates concentrations in leaves of dominant plant species in a semiarid steppe[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(7): 1 795-1 802.
- [24] 闫 刚, 张春梅, 邹志荣. 外源亚精胺对干旱胁迫下番茄幼苗碳水化合物代谢及相关酶活性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2012, **30**(1): 143-148.
YAN G, ZHANG C M, ZOU Z R. Effects of exogenous spermidine on metabolism of nonstructural carbohydrate and involved activity of enzymes of tomato seedlings under drought stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2012, **30**(1): 143-148.
- [25] 潘庆民, 韩兴国, 白永飞. 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展[J]. 植物学通报, 2002, **19**(1): 30-38.
PAN Q M, HAN X G, BAI Y F. Advances in physiology and ecology of non-structural storage carbohydrates in plants[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, **19**(1): 30-38.
- [26] QUICK W P, CHAVES M M, WENDLER R, *et al.* The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**(1): 25-35.
- [27] TETLOW I J, MORELL M K, EMES M J. Recent developments in understanding the regulation of starch metabolism in higher plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**(406): 2 131-2 145.
- [28] 赵建华, 李浩霞, 安 巍, 等. 干旱胁迫对宁夏枸杞叶片蔗糖代谢及光合特性的影响[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(5): 970-975.
ZHAO J H, LI H X, AN W, *et al.* Sugar metabolism and photosynthetic characteristics in leaf of *Lycium barbarum* L. under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(5): 970-975.
- [29] PADEM H, OCAL A. Effects of humic acid applications on yield and some characteristics of processing tomato[J]. *Acta Horticulturae*, 1999, **487**: 159-164.