

干旱胁迫下喷施黄腐酸对燕麦光合及其抗氧化酶活性的影响

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, 呼和浩特 010019)

摘要: 为了揭示黄腐酸对干旱胁迫下燕麦光合及其抗氧化酶活性的影响机理, 该研究选用燕麦品种‘燕科 2 号’为材料, 采用盆栽试验, 以正常供水(田间持水量的 75%)为对照(CK), 设干旱胁迫处理(田间持水量的 45%, D0)、D0 + 喷施不同浓度黄腐酸(0、200、400、600、800、1 000 mg/L)处理(D1~D5), 测定各处理燕麦干鲜重、光合性能及其抗氧化酶活性。结果表明: (1) 与 CK 相比, 干旱胁迫下燕麦幼苗地上部鲜重和干重、叶片光合色素含量、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)均显著降低, 并导致叶片 F_v/F_m 、 qP 、ETR 和 Φ_{PSII} 显著下降, 使叶片抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性分别显著提高 25.68%、19.98% 和 7.29%。(2) 与 D0 相比, D0 + 喷施 600 mg/L 黄腐酸后, 燕麦幼苗地上部鲜重和干重分别显著提高了 28.59% 和 39.13%, 叶片叶绿素 a、叶绿素 a+b、类胡萝卜素和 P_n 、 G_s 、 T_r 及 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、ETR 分别显著增加了 25.17%、21.03%、47.37% 和 74.38%、26.47%、43.34% 及 6.49%、69.57%、70.71%, C_i 和 F_o 、NPQ 分别显著降低了 19.52% 和 13.32%、43.75%。(3) 干旱胁迫下喷施不同浓度的黄腐酸均使幼苗叶片中 SOD、POD、CAT 活性较 D0 处理显著增加, 其中喷施 600 mg/L 黄腐酸的叶片 SOD、POD、CAT 活性最高, 分别较 D0 处理显著增加了 12.19%、76.57% 和 55.26%。研究认为, 叶面喷施适宜浓度黄腐酸能够显著提高干旱胁迫下燕麦幼苗的光合作用及其抗氧化能力, 缓解干旱对燕麦幼苗的伤害, 进而促进燕麦幼苗的生长, 且以叶面喷施 600 mg/L 黄腐酸效果最佳。

关键词: 燕麦; 干旱胁迫; 黄腐酸; 光合参数; 抗氧化酶

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effect of Fulvic Acid on Photosynthesis and Antioxidant Enzyme Activities of *Avena sativa* under Drought Stress

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

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

Abstract: In order to reveal the influence mechanism of fulvic acid on the photosynthesis and antioxidant enzyme activity of *Avena sativa* under drought stress, this study selected *A. sativa* variety ‘Yanke 2’ as the material, adopted pot experiment, took normal water supply (75% of field capacity) as the control (CK), set drought stress treatment (45% of field capacity, D0), D0 and spraying fulvic acid of different concentrations (0, 200, 400, 600, 800, 1 000 mg/L) treatment (D1–D5). The dry and fresh weight, photosynthetic performance and antioxidant enzyme activity of *A. sativa* were measured. The results showed that: (1) compared with CK, under drought stress, the aboveground fresh and dry weight, leaf

收稿日期: 2022-04-06; 修改稿收到日期: 2022-09-19

基金项目: 国家自然科学基金(32160508); 国家燕麦荞麦产业技术体系(CARS-08-B-5)

作者简介: 朱珊珊(1995–), 女, 在读博士研究生, 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, 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

photosynthetic pigment content, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) of *A. sativa* seedlings were significantly reduced, and F_v/F_m , qP , ETR and Φ_{PSII} decreased significantly. The activities of SOD, POD and CAT in leaves were increased by 25.68%, 19.98% and 7.29% respectively. (2) Compared with D0, after spraying 600 mg/L fulvic acid, the shoot fresh weight and dry weight of *A. sativa* seedlings were significantly increased by 28.59% and 39.13%, respectively. Chlorophyll a, chlorophyll a+b, carotenoids content and P_n , G_s , T_r , F_v/F_m , Φ_{PSII} and ETR increased by 25.17%, 21.03%, 47.37% and 74.38%, 26.47%, 43.34% and 6.49%, 69.57% and 70.71%, respectively, and C_i , F_o and NPQ decreased by 19.52%, 13.32% and 43.75%, respectively. (3) Under drought stress, the activities of SOD, POD and CAT in leaves of seedlings sprayed with fulvic acid of different concentrations were significantly increased compared with D0 treatment. Among them, the activities of SOD, POD and CAT in leaves sprayed with fulvic acid of 600 mg/L were the highest, which were significantly increased by 12.19%, 76.57% and 55.26% compared with D0 treatment. The study shows that foliar spraying suitable concentration of fulvic acid can improve the photosynthesis and antioxidant capacity of *A. sativa* seedlings under drought stress, alleviate the damage of drought to *A. sativa* seedlings, and then promote the growth of *A. sativa* seedlings, and the effect of foliar spraying of 600 mg/L fulvic acid is the best.

Key words: *Avena sativa*; drought stress; fulvic acid; photosynthetic parameters; antioxidant enzyme

燕麦(*Avena sativa* L.)作为中国北方重要的粮饲兼用作物,具有丰富的营养价值和保健功能,多种植于干旱、半干旱地区,干旱是制约燕麦产量最主要的环境因子^[1]。随着气候的变暖,极端干旱天气日益频发,植物干旱缺水的情况更加严重^[2]。干旱胁迫使植物体内活性氧产生和清除系统之间的平衡遭到破坏,导致活性氧过量积累,造成植物细胞膜结构损伤^[3],还导致植物叶片光合色素的积累减少,光合作用受到抑制,细胞正常代谢受阻,最终影响植物生长^[4-5]。因此,探究改善燕麦对干旱胁迫适应能力的有效农艺措施及其调节机制具有重要的理论和实践意义。

黄腐酸是腐植酸中具有亲水性、分子量较小的有机化合物,属于水溶性腐植酸,对植株生长起促进作用^[6]。黄腐酸可以增加植株干物质积累量,提高光合色素含量,增强植株对逆境的抵抗能力^[7]。有研究表明,干旱胁迫下,腐植酸能改善作物叶绿素荧光参数,提高植株气体交换,进而提高作物产量及抗旱能力^[8-9]。Zhang 等的研究表明,干旱胁迫下喷施黄腐酸能更好地提高苹果植株的抗氧化酶活性,增加脯氨酸含量,降低丙二醛含量使其新陈代谢旺盛,增强植物的抗旱能力^[10]。尽管黄腐酸在燕麦抗旱性方面已经有一些研究^[8,11-12],但是关于干旱胁迫下燕麦光合特性和抗氧化酶活性相结合对黄腐酸的响应鲜见报道。因此,本研究以燕麦为试验材料,通过分析干旱胁迫下黄腐酸对燕麦光合特性及抗氧化酶活性的影响,为黄腐酸在燕麦抗旱种植中的应用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 2021 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。试验材料为‘燕科 2 号’,由内蒙古农牧业科学院提供。黄腐酸采购于范德生物科技有限公司,纯度大于 85%。试验选用直径为 25 cm,高 18 cm 的塑料盆,内装混合土 5 kg(河沙:泥炭土体积比 1:1),泥炭土中 N+P+K 大于 10 g·kg⁻¹,有机质量大于 50 g·kg⁻¹,pH 值为 5.5~8.5,土壤含水量为 9%。播种前以 2 g/盆磷酸二铵做底肥施入(N 18%,P₂O₅ 46%)。每盆播种 30 株,三叶期定植为 20 株。采用随机区组排列,随机分成 7 组做如下处理:对照组(CK),正常供水(田间持水量的 75%)+叶面喷施蒸馏水;单独干旱胁迫处理(D0),干旱胁迫(田间持水量的 45%)+叶面喷施蒸馏水;干旱胁迫下叶面喷施黄腐酸处理,干旱胁迫(田间持水量的 45%)+叶喷不同浓度的黄腐酸处理(D1~D5),各处理黄腐酸浓度依次为 200、400、600、800、1 000 mg/L。每个处理重复 3 次,每次重复种植 3 盆,共 63 盆。从 2021 年 5 月 10 日拔节期开始采用称重差值法进行控水^[13],在控水开始后的上午 9:00—11:00 进行喷施黄腐酸和清水,连续喷施 3 d,每盆喷施量为 45 mL,喷施处理结束后第 7 天进行各项指标测定。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 地上部鲜、干重 每个重复取 5 株燕麦幼苗,放入纸袋称鲜重,每个处理重复 3 次。测完鲜重的样品放入烘箱 105℃杀青 30 min,80℃烘干到恒

重,称取干重。

1.2.2 光合特性的测定 (1)光合气体交换参数:在晴朗无风的上午 9:00—11:30,用便携式光合仪(CIRAS-3)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)。每个处理各测 3 株。测定时饱和光强为 $1\,200\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $400\,\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,叶室温度为 $30\,^{\circ}\text{C}$ 。

(2)光合色素含量:采用乙醇浸提法^[14]。取燕麦旗叶,用蒸馏水洗净、擦干后剪碎混匀,取 0.20 g 放入 25 mL 容量瓶中,用 95%乙醇定容后置于黑暗处浸提,直至叶片完全变白,最后以 95%乙醇为对照,测定其在 470 nm、649 nm 和 665 nm 处的吸光值,计算叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量,每个处理重复 3 次。

(3)叶绿素荧光参数:每个处理选择 3 片生长完好的旗叶叶片,用 FMS-2 便携式脉冲调制式荧光仪测定叶绿素荧光参数。先测定光下最大荧光(F_m')、稳态荧光(F_s)和光下最小荧光(F_o'),然后将同部位燕麦幼苗叶片暗适应 20 min,测定初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m),通过以上测定的叶绿素荧光参数计算出光系统 II (PS II)最大光化学效率(F_v/F_m)= $(F_m-F_o)/F_m$,光系统 II 实际光化学效率(Φ_{PSII})= $(F_m'-F_s)/F_m'$,光化学猝灭系数(qP)= $(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o')$ 和非光化学猝灭系数(NPQ)= $(F_m-F_m')/F_m'$,电子传递效率(ETR)= $\Phi_{\text{PSII}}\times\text{PAR}\times0.84\times0.5$,PAR 为光合有效辐射。

1.2.3 抗氧化酶活性测定 取各处理的燕麦旗叶,剪成小段混匀,用来测定以下生理指标。分别称取 0.5 g,采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性^[15],采用愈创木酚法测定过氧化物酶(POD)活性^[16];称取 0.1 g,采用过氧化氢法测定过氧化氢酶(CAT)活性^[17]。以上生理指标每个处理 3 次重复。

1.3 数据统计分析

采用 Microsoft Excel2016 进行数据处理及作图,使用 SPSS22.0 软件进行单因素方差分析,并运用 Duncan's 检验法对显著性差异进行多重比较($P<0.05$)。

2 结果与分析

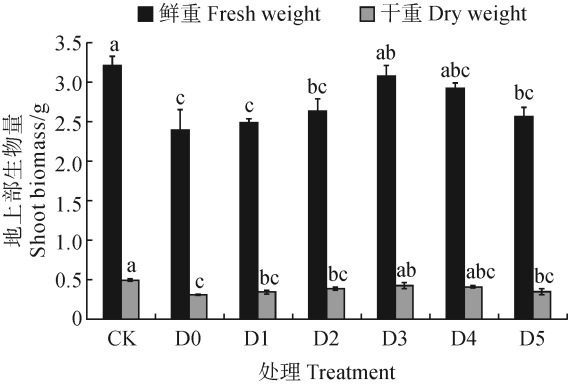
2.1 喷施黄腐酸对干旱胁迫下燕麦地上部鲜、干重的影响

图 1 显示,燕麦的地上部鲜重和干重在单独干

旱胁迫处理(D0)下较 CK 分别显著降低了 25.39%和 37.84%($P<0.05$);与 D0 处理相比,干旱胁迫下喷施黄腐酸处理(D1~D5)中,D3 处理燕麦幼苗的地上鲜重和干重显著提高($P<0.05$),其余处理无显著变化,其中 D3 处理的地上鲜重和干重比单独干旱胁迫处理(D0)显著升高了 28.59%和 39.13%($P<0.05$)。说明叶面喷施适宜浓度的黄腐酸可显著促进干旱胁迫下燕麦幼苗地上生长,并以 600 mg/L 黄腐酸处理效果最好。

2.2 喷施黄腐酸对干旱胁迫下燕麦叶片光合气体交换参数的影响

由表 1 可知,干旱胁迫处理下(D0),燕麦幼苗的 P_n 、 T_r 和 G_s 较 CK 均显著下降,分别降低了 54.45%、26.88%和 57.69%,而 C_i 则提高了 35.59%,差异均达显著水平($P<0.05$)。与 D0 相比,叶面喷施不同浓度黄腐酸对燕麦的 P_n 、 T_r 和 G_s 均具有一定促进作用,但随着黄腐酸处理浓度的增加呈现先升高后降低的趋势,并均在 D3 处理达到最大值,增幅分别为 74.38%、26.47%和 43.34%,而 C_i 则表现出完全相反的规律,并在 D3 处理达到最小值,降幅为 19.52%,差异均达显著水平($P<0.05$)。可见,适宜浓度的黄腐酸处理能有效提高干旱胁迫下燕麦幼苗的光合速率,增强光合能力。



CK. 对照,正常供水(田间持水量的 75%);D0. 干旱胁迫(田间持水量的 45%);D1~D5. D0 + 叶面分别喷施 200、400、600、800、1 000 mg/L 的黄腐酸处理;不同小写字母表示同一指标不同处理间差异显著($P<0.05$),下同
图 1 干旱胁迫下黄腐酸对燕麦地上部鲜重和干重的影响
CK. Control, normal water supply (75% of field capacity);
D0. Drought stress (45% of field capacity); D1–D5. D0 and foliar sprayed with 200, 400, 600, 800 and 1 000 mg/L fulvic acid, respectively; Different lowercase letters represent significant differences among different treatments of the same index ($P<0.05$); the same as below
Fig. 1 Effects of fulvic acid on dry and fresh weight of *A. sativa* shoot under drought stress

2.3 喷施黄腐酸对干旱胁迫下燕麦叶片光合色素含量的影响

由表 2 可知,干旱胁迫处理下(D0),燕麦叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素及叶绿素 a+b 含量较 CK 均显著下降($P<0.05$),分别降低了 28.14%、14.95%和 42.42%及 23.86%。与 D0 相比,叶面喷施不同浓度黄腐酸对燕麦叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素及叶绿素 a+b 含量均具有促进作用,但随着黄腐酸处理浓度的增加呈现先

升高后降低的趋势,并均在 D3 处理达到最大值。与 D0 相比,D3 处理的叶绿素 a、类胡萝卜素和叶绿素 a+b 含量,分别增加了 25.17%、47.37%和 21.03%,差异均达显著水平($P<0.05$),叶绿素 b 含量增加了 13.19%,差异不显著。

2.4 喷施黄腐酸对干旱胁迫下燕麦叶片叶绿素荧光参数的影响

表 3 显示,燕麦幼苗叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 和 ETR 在单独干旱胁迫处理(D0)下均较 CK 明显降

表 1 干旱胁迫下黄腐酸对燕麦叶片光合气体交换参数的影响

Table 1 Effects of fulvic acid on photosynthetic gas exchange parameters of <i>A. sativa</i> leaves under drought stress				
处理 Treatment	$P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	$G_s/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$T_r/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
CK	7.97±0.15a	255.67±7.64d	112.67±11.15a	2.79±0.26a
D0	3.63±0.61d	346.67±19.14a	47.67±8.14c	2.04±0.13c
D1	5.17±0.12bc	293.00±13.23bc	57.33±6.11bc	2.2±0.31bc
D2	5.83±0.42bc	290.67±15.89bc	59.33±2.08bc	2.4±0.21abc
D3	6.33±0.15b	279.00±13.75cd	68.33±4.73b	2.58±0.2ab
D4	5.40±0.42bc	297.33±11.68bc	67.67±7.09b	2.42±0.18abc
D5	4.60±0.17cd	311.00±18.52b	47.67±0.58c	2.3±0.26bc

注:不同小写字母表示同列不同处理间差异显著($P<0.05$)。表 2、表 3 同
Note: Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments in the same column ($P<0.05$). Table 2, 3 are the same

表 2 干旱胁迫下喷施黄腐酸对燕麦叶片光合色素含量的影响

Table 2 Effects of fulvic acid on photosynthetic pigments content of <i>A. sativa</i> leaves under drought stress				
处理 Treatment	叶绿素 a Chl a/(mg/g)	叶绿素 b Chl b/(mg/g)	类胡萝卜素 Carotenoids/(mg/g)	叶绿素 a+b Chl a+b/(mg/g)
CK	1.99±0.012a	1.07±0.035a	0.33±0.022a	3.06±0.024a
D0	1.43±0.091d	0.91±0.079b	0.19±0.014d	2.33±0.025d
D1	1.59±0.056c	0.92±0.058ab	0.22±0.009cd	2.51±0.051cd
D2	1.61±0.101c	0.96±0.076ab	0.26±0.012bc	2.57±0.178bc
D3	1.79±0.072b	1.03±0.112ab	0.28±0.027ab	2.82±0.041ab
D4	1.67±0.071bc	0.96±0.102ab	0.26±0.031bc	2.62±0.066bc
D5	1.46±0.019d	0.94±0.081ab	0.23±0.052bcd	2.40±0.097bcd

表 3 干旱胁迫下喷施黄腐酸对燕麦叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effects of fulvic acid on chlorophyll fluorescence parameters of <i>A. sativa</i> leaves under drought stress						
处理 Treatment	F_o	F_v/F_m	Φ_{PSII}	NPQ	qP	ETR
CK	4 743.33±39.11e	0.83±0.004a	0.47±0.11a	0.33±0.04d	0.56±0.12a	198.74±44.33a
D0	5 693.00±127.33a	0.77±0.01d	0.23±0.1c	0.64±0.08a	0.29±0.13b	95.18±43.77c
D1	5 570.00±44.8ab	0.80±0.013c	0.24±0.01bc	0.60±0.09a	0.34±0.02b	102.47±4.00bc
D2	5 233.67±93.04cd	0.81±0.014abc	0.31±0.09bc	0.49±0.06b	0.39±0.11abc	129.05±39.6bc
D3	4 934.67±223.68d	0.82±0.008ab	0.39±0.09ab	0.36±0.01cd	0.48±0.1ab	162.48±35.84ab
D4	5 314.67±339.55bc	0.82±0.002ab	0.35±0.04abc	0.40±0.05bcd	0.45±0.03abc	145.35±15.06abc
D5	5 105.67±196.92cd	0.81±0.014bc	0.30±0.07bc	0.46±0.03bc	0.39±0.09ab	127.06±29.44bc

低,而 F_o 、NPQ 升高,且均达到显著差异水平($P<0.05$)。在干旱胁迫条件下,叶面喷黄腐酸处理(D1~D5)幼苗叶片的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 和 ETR 均随着黄腐酸浓度的增加而先升高后降低,并均在 D3 处理时达到最大值,而其叶片 F_o 、NPQ 则随着黄腐酸的增加而先降低后升高,并在 D3 处理时达到最小值;与 D0 相比,幼苗叶片的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 和 ETR 在 D1~D5 处理均不同程度升高,其中 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 ETR 在 D3 达到显著水平($P<0.05$),增幅分别为 6.49%、69.57%和 70.71%, qP 未达到显著水平;其叶片 F_o 、NPQ 在 D1~D5 处理下均不同程度降低,其中 D2~D5 处理的降幅均达到显著水平($P<0.05$),最低的 D3 处理降幅分别为 13.32%、43.75%。

2.5 喷施黄腐酸对干旱胁迫下燕麦叶片抗氧化酶的影响

图 2 显示,燕麦叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性在单独干旱胁迫处理(D0)下均比 CK 明显增加,增幅分别

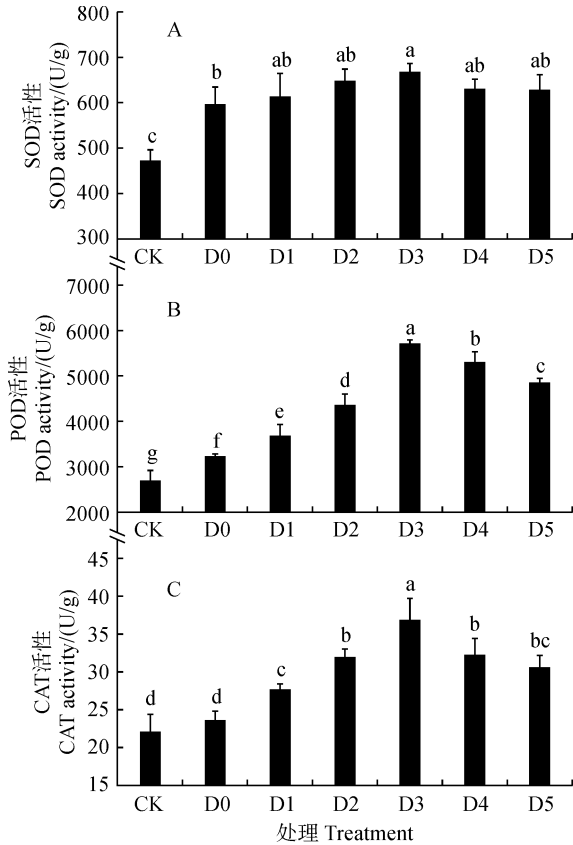


图 2 干旱胁迫下喷施黄腐酸对燕麦叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 2 Effects of fulvic acid on antioxidant enzyme activities in *A. sativa* leaves under drought stress

为 25.68%、19.98%和 7.29%,且 SOD 和 POD 达到显著差异水平($P<0.05$)。在单独干旱胁迫下,叶喷黄腐酸处理(D1~D5)叶片的 SOD、POD、CAT 活性均随着黄腐酸浓度的增加而先升高后降低,并均在 D3 处理时达到最大值。与 D0 相比,幼苗叶片的 POD、CAT 活性在 D1~D5 处理均不同程度升高,且均达到显著水平($P<0.05$),其中在 D3 处理下增幅最大,分别为 76.57%、55.26%。其叶片 SOD 活性在 D1~D5 处理下均不同程度升高,其中的 D3 处理增幅达到显著水平($P<0.05$),增幅为 12.19%。说明黄腐酸能显著提高干旱胁迫下燕麦幼苗的 SOD、POD、CAT 活性,增强燕麦幼苗叶片细胞对活性氧的清除能力,缓解因干旱胁迫而引起的膜脂过氧化程度。

3 讨论

有研究表明,黄腐酸可以缓解干旱对甘蔗^[18]、马铃薯^[19]、黄瓜^[20]的伤害,提高其耐旱性,且存在浓度效应。本试验发现,喷施 200~1 000 mg/L FA 可以降低干旱胁迫下燕麦叶片的膜脂过氧化伤害,提高燕麦的耐旱性,这与前人研究结果一致,而本试验条件下以 600 mg/L FA 的综合效果最好,与前人研究结果在浓度上有所差异,可能是因为所施用的作物不同,作物所能吸收的量也不同。

气孔是植物与周围空气进行气体交换的重要通道,为植物的光合作用提供原料 CO_2 。干旱胁迫下光合速率受抑制有气孔因素和非气孔因素两种原因,气孔因素是叶片气孔关闭,从环境中吸收 CO_2 的途径受到阻碍,从而降低光合速率;非气孔因素是外界环境的变化导致叶肉细胞光合活性降低,光合速率降低^[21-23]。本研究表明单独干旱胁迫处理下,燕麦叶片的 P_n 、 G_s 和 T_r 均显著降低,而 C_i 显著增加,说明燕麦幼苗光合速率的下降是由非气孔因素导致的,究其原因可能是干旱破坏了叶绿体结构的稳定性,使叶片光合机构损伤,光合活性下降,导致 CO_2 的固定和转化受到抑制, C_i 升高^[24-25]。Anjume 等^[26]研究表明黄腐酸能促进光合作用,降低气孔开放状态和蒸腾速率,从而促进生长,减少水分流失。本试验结果显示 600 mg/L 黄腐酸能显著提高干旱胁迫下燕麦叶片 T_r 、 P_n 和 G_s ,降低 C_i ,可能是黄腐酸通过提高干旱胁迫下植物体内光合作用过程中相关碳同化酶的活性来增强植物光合能力^[11]。

光合色素是植物进行光合作用吸收、传递、转化光能的主要色素^[27]。干旱胁迫导致植物叶片失水,

破坏类囊体膜结构,影响叶绿素的合成,甚至促进已合成的叶绿素分解,使得叶绿素和类胡萝卜素含量降低^[28-29]。本试验结果表明,干旱胁迫下燕麦叶片的光合色素含量明显降低,与上述研究结果相似。但也有研究发现,干旱胁迫使叶片含水量下降,叶片扩展生长受阻,导致叶片单位面积的叶绿素含量升高^[30],与本研究结果相反,说明不同类型作物对于干旱胁迫的反应不同。刘彩娟等^[20]研究表明,喷施黄腐酸能提高干旱胁迫下黄瓜的光合色素含量。本试验发现,干旱胁迫下喷施 600 mg/L 黄腐酸能显著增加燕麦光合色素含量,说明黄腐酸可以缓解干旱胁迫对燕麦幼苗叶绿素的降解,增强燕麦叶片对光能的吸收和利用,进而提高干旱条件下燕麦的 P_n ,这与姜磊^[31]在黄果柑抗旱性研究中的结果一致。

叶绿素荧光技术是观测 PS II 活性、功能以及电子传递方面的探针^[32],逆境胁迫造成 PS II 反应中心损伤,使光合电子传递和 PS II 的光合作用活力受到抑制,光合速率下降^[33]。本试验中,干旱胁迫导致燕麦叶片 F_v/F_m 、 qP 、ETR 和 Φ_{PSII} 的显著下降, F_o 、NPQ 显著上升。说明干旱胁迫使燕麦叶片的 PS II 反应中心活性和开放程度受损,能量耗散途径受到抑制,PS II 反应中心的过剩光能大量积累,光合机构受到伤害,从而导致其光能利用能力降低^[34]。黄腐酸喷施缓解了干旱胁迫下 F_v/F_m 、 qP 、ETR 和 Φ_{PSII} 的下降, F_o 、NPQ 的上升。说明黄腐酸能提高 PS II 对光能的捕获能力和转化效率,修复干旱胁迫对 PS II 反应中心的损伤、降低热耗散程度,增加光合电子传递速率,维持光合机构的稳定,从而提高光合效率,有效缓解了干旱胁迫对燕麦幼苗生长的抑制作用,这与梁太波等^[35]在腐植酸处理

旱作小麦上的研究结果相一致。

正常情况下植株体内活性氧的产生与消除处于动态平衡,当遇到逆境胁迫时,这种动态平衡会被破坏,此时植株通过提高抗氧化酶活性来清除自由基,从而缓解胁迫对植株所带来的伤害^[36]。本试验发现,干旱胁迫下,燕麦叶片中的抗氧化酶 SOD、POD、CAT 活性显著高于 CK,说明燕麦在遭受到干旱胁迫后,通过自身调节机制使 SOD、POD、CAT 活性增强,使植株适应干旱环境的能力提高。Ramin 等^[37]研究发现,喷施黄腐酸可明显提高小麦等作物体内 SOD、CAT 活性。王娟等^[38]结果表明,腐植酸处理下的鸡冠花幼苗 SOD 等保护酶活性提高,减缓了水分胁迫造成的伤害。本研究中,600 mg/L 黄腐酸处理显著增强了干旱胁迫下燕麦幼苗的 SOD、POD 和 CAT 的活性,且随着黄腐酸浓度的升高呈先增加后降低的趋势,这与周海涛等在皮燕麦上报道的黄腐酸提高干旱胁迫下 SOD、POD 和 CAT 活性的研究结果一致^[12],说明 600 mg/L 黄腐酸对细胞膜结构具有良好的修复和保护作用,维持了细胞内环境的稳定,有效缓解了干旱胁迫造成的氧化损伤,增强了燕麦幼苗的抗旱性。

4 结 论

黄腐酸通过缓解干旱胁迫下燕麦叶片的光合作用的减弱,提高光合色素含量及抗氧化酶活性,降低 PS II 的损伤程度,来改善植株光合能力、维持抗氧化酶系统相对稳定,进而缓解活性氧、自由基对植物的氧化损伤,抑制干旱胁迫对其造成的伤害,并具有浓度效应,以 600 mg/L 的黄腐酸缓解作用效果最佳。

参考文献:

- [1] 孙晓莉,贾春燕,田寿乐,等. 外源甲基乙二醛对干旱胁迫下板栗幼苗的影响[J]. 应用生态学报, 2022, **33**(1): 104-110.
SUN X L, JIA C Y, TIAN S L, *et al.* Effects of exogenous methylglyoxal on chesnut seedlings under drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, **33**(1): 104-110.
- [2] 冯延芝,赵 阳,王保平,等. 干旱复水对楸叶泡桐幼苗光合和叶绿素荧光的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2020, **40**(4): 1-8.
FENG Y Z, ZHAO Y, WANG B P, *et al.* Effects of drought and rewating on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Paulownia catalpifolia* seedlings[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2020, **40**(4): 1-8.

- [3] 江洪强,邢兴华,周 琴,等. 外源 α -萘乙酸对花期长期干旱大豆叶片抗氧化系统的影响[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(6): 1 718-1 726.
JIANG H Q, XING X H, ZHOU Q, *et al.* Effects of exogenous α -naphthaleneacetic acid on the antioxidation system in soybean leaves subjected to long-term drought stress during flowering[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, **26**(6): 1 718-1 726.
- [4] 张金政,张起源,孙国峰,等. 干旱胁迫及复水对玉簪生长和光合作用的影响[J]. 草业学报, 2014, **23**(1): 167-176.
ZHANG J Z, ZHANG Q Y, SUN G F, *et al.* Effects of drought stress and re-wating on growth and photosynthesis of *Hosta* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, **23**(1):

167-176.

[5] 张兴华, 高杰, 杜伟莉, 等. 干旱胁迫对玉米品种苗期叶片光合特性的影响[J]. 作物学报, 2015, **41**(1): 154-159.
ZHANG X H, GAO J, DU W L, *et al.* Effects of drought stress on photosynthetic characteristics of maize hybrids at seedling stage[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, **41**(1): 154-159.

[6] 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.
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.

[7] EL-SHABRAWI H M, BAKRY B A, AHMED M A, *et al.* Humic and oxalic acid stimulates grain yield and induces accumulation of plastidial carbohydrate metabolism enzymes in wheat grown under sandy soil conditions[J]. *Agricultural Sciences*, 2015, **6**(1): 175-185.

[8] 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): 1 385-1 391.
LI Y H, LIU J H, ZHU S S, *et al.* Effect of spraying humic acid on photosynthetic characteristics of oat leaves under drought stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2019, **39**(11): 1 385-1 391.

[9] 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.

[10] ZHANG L X, ZHOU J, ZHAO Y G, *et al.* Optimal combination of chemical compound fertilizer and humic acid to improve soil and leaf properties, yield and quality of apple (*Malus domestica*) in the loess plateau of China[J]. *Pakistanv*, 2013, **45**(4): 1 315-1 320

[11] 朱珊珊, 米俊珍, 赵宝平, 等. 腐植酸对干旱胁迫下燕麦叶片碳同化酶活性及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2021, **41**(6): 722-730.
ZHU S S, MI J Z, ZHAO B P, *et al.* Effect of humic acid on carbon assimilation enzymes activity in leaves and oat yield under drought stress[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, **41**(6): 722-730.

[12] 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抗旱生理特性的影响[J]. 农学学报, 2020, **10**(4): 7-13.
ZHOU H T, ZHANG Y Y, ZHAO M Y, *et al.* S-abscisic acid and fulvic acid: Effect on oat physiological characteristics under drought stress[J]. *Journal of Agriculture*, 2020, **10**(4): 7-13.

[13] 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.

[14] 叶子飘, 康华靖, 段世华, 等. 不同 CO₂ 浓度下大豆叶片的光合生理生态特性[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(2): 583-591.
YE Z P, KANG H J, DUAN S H, *et al.* Photosynthetic physio-ecological characteristics in soybean leaves at different CO₂ concentrations[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 583-591.

[15] 张蜀秋. 植物生理学实验技术教程[M]. 北京: 科学出版社, 2011.

[16] QIN Y, BAI J H, WANG Y Q, *et al.* Comparative effects of salt and alkali stress on photosynthesis and root physiology of oat at anthesis[J]. *Archives of Biological Sciences*, 2018, **70**(2): 329-338.

[17] 刘萍, 李明军. 植物生理学实验[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2016.

[18] 邱孟柯, 回振龙, 黄晓鹏, 等. 黄腐酸对雾培马铃薯幼苗抗旱性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2013, **31**(3): 155-161.
QIU M K, HUI Z L, HUANG X P, *et al.* Influences of fulvic acid on drought resistance of aeroponic potato seedlings[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2013, **31**(3): 155-161.

[19] 梁强, 叶燕萍, 桂杰, 等. 喷施黄腐酸对干旱胁迫下甘蔗苗期叶绿素荧光参数及丙二醛的影响[J]. 广西植物, 2009, **29**(4): 527-532.
LIANG Q, YE Y P, GUI J, *et al.* Effects of fulvic acid on chlorophyll fluorescence parameters and MDA of sugarcane seedling under water stress[J]. *Guihaia*, 2009, **29**(4): 527-532.

[20] 刘彩娟, 吕春雨, 艾希珍, 等. 黄腐酸对干旱胁迫下黄瓜光合特性及产量和品质的影响[J]. 应用生态学报, 2022, **33**(5): 1 300-1 310.
LIU C J, LYU C Y, AI X Z, *et al.* Effects of fulvic acid on photosynthetic characteristics, yield and quality of cucumber under drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, **33**(5): 1 300-1 310.

[21] 邵瑞鑫, 李蕾蕾, 郑会芳, 等. 外源一氧化氮对干旱胁迫下玉米幼苗光合作用的影响[J]. 中国农业科学, 2016, **49**(2): 251-259.
SHAO R X, LI L L, ZHENG H F, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on photosynthesis of maize seedlings under drought stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, **49**(2): 251-259.

[22] 常青山, 张利霞, 杨伟, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下夏枯草幼苗抗氧化能力及光合特性的影响[J]. 草业学报, 2016, **25**(7): 121-130.
CHANG Q S, ZHANG L X, YANG W, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on antioxidant activity and photosynthetic characteristics of *Prunella vulgaris* seedlings under NaCl stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, **25**(7): 121-130.

[23] HARTLEY I P, ARMSTRONG A F, MURTHY R, *et al.* The dependence of respiration on photosynthetic substrate supply and temperature: Integrating leaf, soil and ecosystem

- measurements[J]. *Global Change Biology*, 2006, **12**(10): 1 954-1 968.
- [24] WANG Y F, GUO Y Y, ZHAO C F, *et al.* Exogenous melatonin achieves drought tolerance by improving photosynthesis in maize seedlings leaves[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2021, **68**(4): 718-727.
- [25] 孙丽敏, 金竹萍, 钱嘉航, 等. 干旱胁迫下 H₂S 信号增强植物叶片的光合作用[J]. 中国细胞生物学学报, 2017, **39**(12): 1 583-1 591.
- SUN L M, JIN Z P, QIAN J H, *et al.* H₂S enhanced photosynthesis in response to drought stress[J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2017, **39**(12): 1 583-1 591.
- [26] ANJUM S A, WANG L, FAROOQ M, *et al.* Fulvic acid application improves the maize performance under well-watered and drought conditions[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2011, **197**(6): 409-417.
- [27] 秦红艳, 艾 军, 许培磊, 等. 盐胁迫对山葡萄叶绿素荧光参数及超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(6): 1 159-1 164.
- QIN H Y, AI J, XU P L, *et al.* Chlorophyll fluorescence parameters and ultrastructure in Amur grape (*Vitis amurensis* Rupr.) under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, **33**(6): 1 159-1 164.
- [28] 杨 喆, 唐才宝, 钱婧雅, 等. 外源 6-BA 和 BR 对干旱胁迫下水稻分蘖期光合色素含量及抗氧化系统的影响[J]. 分子植物育种, 2021, **19**(8): 2 733-2 739.
- YANG Z, TANG C B, QIAN J Y, *et al.* Effects of exogenous 6-BA and BR on photosynthetic pigment content and antioxidant system of rice at the tillering stage under drought stress[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, **19**(8): 2 733-2 739.
- [29] SHAHIDI R, YOSHIDA J, COUGNON M, *et al.* Morphophysiological responses to dehydration stress of perennial ryegrass and tall fescue genotypes[J]. *Functional Plant Biology*, 2017, **44**(6): 612.
- [30] 邢玉美, 万云婷, 刘延龙, 等. 宛氏拟青霉提取物对淹水胁迫下玉米叶片叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 灌溉排水学报, 2021, **40**(10): 52-57.
- XING Y M, WAN Y T, LIU Y L, *et al.* Effects of extracts from *Paecilomyces variotii* on chlorophyll fluorescence transient in leaves of maize under waterlogging stress[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2021, **40**(10): 52-57.
- [31] 姜 磊. 黄腐酸对干旱胁迫下黄果柑幼苗抗旱生理的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2019.
- [32] BAKER N R. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo* [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 89-113.
- [33] KALAJI H M, JAJOO A, OUKARROUM A, *et al.* Chlorophyll *a* fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, **38**(4): 102.
- [34] 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.
- [35] 梁太波, 王振林, 刘 娟, 等. 灌溉和旱作条件下腐植酸复合肥对小麦生理特性及产量的影响[J]. 中国生态农业学报, 2009, **17**(5): 900-904.
- LIANG T B, WANG Z L, LIU J, *et al.* Effect of humate compound fertilizer on physiological characteristics and yield of wheat under irrigated and rain-fed conditions[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2009, **17**(5): 900-904.
- [36] 夏 惠, 高 帆, 胡荣平, 等. 褪黑素预处理对高温下猕猴桃幼苗抗氧化能力的影响[J]. 西北植物学报, 2019, **39**(8): 1 425-1 433.
- XIA H, GAO F, HU R P, *et al.* Effects of melatonin application on antioxidant capacity in kiwifruit seedlings under high temperature stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, **39**(8): 1 425-1 433.
- [37] LOTFI R, PESSARAKLI M, GHARAVI-KOUCHEBAGH P, *et al.* Physiological responses of *Brassica napus* to fulvic acid under water stress: Chlorophyll *a* fluorescence and antioxidant enzyme activity[J]. *The Crop Journal*, 2015, **3**(5): 434-439.
- [38] 王 娟, 何 平, 张春平, 等. 外源 NO 供体硝普钠、甜菜碱、腐植酸对干旱胁迫下鸡冠花幼苗生理指标的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2014, **36**(4): 14-21.
- WANG J, HE P, ZHANG C P, *et al.* Effect of exogenous nitric oxide donor SNP, betaine and humic acid on physiological characters of *Celosia cristata* seedlings under drought stress[J]. *Journal of Southwest University (Natural Science Edition)*, 2014, **36**(4): 14-21.

(编辑:潘新社)