杜杰,夏路阳,冯宇,等.油菜素内酯调控谷子抗旱性的生理机制研究[J].山西农业大学学报(自然科学版),2025,45(4):67-77.
Du J, Xia L Y, Feng Y, et al.Physiological mechanisms underlying brassinosteroid-mediated drought tolerance in foxtail millet [J].Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2025,45(4):67-77.
doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202504025

油菜素内酯调控谷子抗旱性的生理机制研究

杜杰,夏路阳,冯宇,夏清,王文霞*

(吕梁学院 生物与食品工程系,山西 吕梁 033000)

摘　要:[目的]孕穗期干旱胁迫是限制谷子产量形成的关键因素,通过分析外源油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下谷子关键生理生化过程的影响,揭示其提高谷子抗旱性的生理调控机制,可为利用油菜素内酯提升谷子抗旱性和产量提供理论支持。[方法]本研究以'晋谷21号'为试验材料,采用盆栽人工控水方式,设置对照(CK)、喷施清水后干旱胁迫(DS)、喷施0.1 μmol/L油菜素内酯后干旱胁迫(DBR)3个处理组,研究外源油菜素内酯对干旱胁迫下谷子产量、光合特性、叶绿素荧光参数、渗透调节物质、抗氧化系统、氮代谢酶和内源激素的影响。[结果]与DS组相比,DBR的SPAD值、Rubisco活性、净光合速率(Pn)和气孔导度(Gs)增幅为8.33%~26.15%;叶绿素荧光参数得到显著改善。该处理下,叶片可溶性糖和游离脯氨酸含量分别增长13.15%和12.14%,超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)活性增幅为14.62%~31.63%,而过氧化氢(H_2O_2)和丙二醛(MDA)含量显著降低。DBR还显著提升了硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性,内源赤霉素(GA_3)含量显著增加14.98%,脱落酸(ABA)含量则下降12.86%。最终,DBR使单株产量显著提高16.10%,穗部农艺性状也得到积极改善。[结论]孕穗期干旱胁迫下,外源喷施油菜素内酯能够通过优化光合性能、增强渗透调节能力、激活抗氧化防御系统、促进氮代谢以及调控内源激素平衡等多重生理途径,有效缓解干旱胁迫对谷子生理代谢的负面效应,进而促进谷子产量形成。

关键词:谷子;干旱;孕穗期;油菜素内酯;抗氧化系统;调控激素
中图分类号:S515　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1671-8151(2025)04-0067-11

Physiological mechanisms underlying brassinosteroid-mediated drought tolerance in foxtail millet

Du Jie, Xia Luyang, Feng Yu, Xia Qing, Wang Wenxia*

(*Department of Biology and Food Engineering, Lyuliang University, Lyuliang 033000, China*)

Abstract: [Objective] Drought stress during the booting stage severely constrains yield formation in foxtail millet. This study aimed to investigate the effects of exogenous brassinosteroid (BR) application on key physiological and biochemical processes to elucidate its role in enhancing drought tolerance, providing a theoretical basis for BR-based drought resistance improvement. [Method] Using the foxtail millet variety 'Jingu 21' as experimental material, a pot experiment was conducted with three treatments: well-watered control (CK), drought stress with water spray (DS), and drought stress with 0.1 μmol/L BR application (DBR). The effects of exogenous BR on yield parameters, photosynthetic characteristics (SPAD, Rubisco activity, net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs)), chlorophyll fluorescence, osmolytes (soluble sugars, proline), antioxidant enzymes (superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (APX), glutathione reductase (GR)), oxidative markers (hydrogen peroxide (H_2O_2), malondialdehyde (MDA)), nitrogen metabolism enzymes (nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS)), and endogenous hormones (endogenous gibberellin (GA_3), abscisic acid (ABA)) in millet under drought stress were investigated. [Results] Compared to DS, DBR treatment significantly improved multiple physiological indicators:

收稿日期:2025-04-13　　**修回日期**:2025-05-25
基金项目:山西省青年科学基金(202203021222320);山西省高等学校科技创新项目(2023L377);吕梁市高层次科技人才计划项目(2023RC20;2024RC30)
作者简介:杜杰(ORCID:0000-0001-9360-2294),讲师,博士,研究方向:作物高产栽培与抗逆
*通信作者:王文霞(ORCID:0000-0002-7680-7797),副教授,E-mail:15797688640@163.com

photosynthetic parameters increased by 8.33%～26.15% with significant improvements in chlorophyll fluorescence parameters. Leaf soluble sugar and free proline content increased by 13.15% and 12.14%, respectively; antioxidant enzymes activities (SOD, APX, and GR) increased by 14.62%～31.63%, while oxidative stress markers ($H_2O_2$and MDA) reduced notably. DBR also significantly enhanced NR and GS activities, increased GA_3 content by 14.98% and reduced ABA by 12.86%. Ultimately, DBR significantly boosted yield by 16.10% per plant with improved panicle traits. [Conclusion]During the booting stage, exogenous brassinosteroid application can effectively alleviate the negative effects of drought stress on millet by optimizing photosynthetic performance, enhancing osmotic adjustment, activating the antioxidant defense system, promoting nitrogen metabolism, and regulating endogenous hormone balance through multiple physiological pathways, thereby facilitating yield formation in millet.

Keywords: Foxtail millet, Drought, Booting stage, Brassinolide, Antioxidant system, Hormone regulation

谷子(*Setaria italica* L.)作为我国一种历史悠久的传统作物,不仅以其丰富的营养价值备受关注,更因其在干旱环境下的生长潜力而成为农业可持续发展中的重要资源[1]。作为典型的C4植物,谷子具有的光合效率高、生长周期短、基因组较小等特点,使其成为研究作物抗逆性,特别是耐旱机制的理想模型[2]。然而,全球气候变化正以空前的速度和规模影响农业生产。联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)的报告持续警示,极端天气事件——尤其是干旱,频率和强度在全球范围内显著增加[3]。特别是在我国北方等谷子主产区,近几十年来干旱化趋势明显,年均降水量波动加剧,季节性干旱甚至极端干旱已趋于常态化。据统计,严重干旱可导致谷子等旱地作物产区的产量损失高达30%～50%甚至更高,直接威胁到区域粮食安全[4]。谷子孕穗期是营养生长与生殖生长并行的关键阶段,对水分的需求急剧增加。此阶段光合作用产生的同化产物主要用于支持生殖器官的生长发育,对籽粒大小、饱满度和成熟度等关键产量构成因子具有决定性影响[5]。因此,孕穗期对干旱胁迫尤为敏感,特别是在小花原基分化至花粉母细胞四分体的关键时期,水分亏缺可能导致穗部发育受阻,穗粒数和穗重减少,最终造成产量下降[6]。此外,孕穗期水分不足还会显著影响谷子的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率等光合作用指标,进而减少光合产物的积累[7]。为应对干旱引起的氧化还原失衡,植株通常会激活其抗氧化防御系统,包括提高超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、单脱氢抗坏血酸还原酶和谷胱甘肽还原酶(GR)等关键抗氧化酶的活性[8]。同时,抗坏血酸和谷胱甘肽等非酶促抗氧化剂的含量也会增加,以高效清除过量的活性氧(ROS),保护细胞免受氧化损伤[8]。此外,干旱胁迫还影响谷子体内的激素平衡,特别是通过提高脱落酸(ABA)含量来减少水分损失,从而帮助植物适应干旱环境[9]。

油菜素内酯(BR)是一类广泛分布于植物界的植物激素,在调控植物生长发育及增强逆境耐受性方面发挥着重要作用[10-11]。多项研究已证实,在干旱胁迫环境下,外源应用BR可有效提升植物的抗旱能力。研究表明,外源施用BR可增强不同耐旱性油菜品种的净光合速率、光合色素含量和气孔导度等光合指标,同时提高过氧化物酶(POD)、CAT及GR等抗氧化酶的活性[12]。研究发现,在缺水环境下,使用24-表油菜素内酯处理玉米幼苗后,其非酶抗氧化剂(如抗坏血酸和类胡萝卜素)含量增加,抗氧化酶如SOD、CAT和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等的活性也相应提高[13]。此外,BR还能调节植物激素平衡,特别是通过促进ABA的合成和信号传导,增强植物对干旱胁迫的感知和响应,进而提高植物的抗旱性和生产力[14]。上述研究为深入探究BR在缓解植物干旱胁迫中的生理作用提供了较为全面的视角。目前,关于BR应用于谷子的研究,焦点主要集中于其在低温、盐渍以及除草剂等胁迫条件下的生理功能与响应机制,而外源施用BR对孕穗期干旱条件下谷子产量及生理特性的影响尚未见报道[15-16]。因此,本研究采用盆栽人工控水方法模拟实际生产中的谷子孕穗期干旱环境,通过叶面喷施0.1 μmol/L的BR,旨在探究其对谷子孕穗期干旱胁迫下生理代谢的调控机制。本研究通过综合分析产量及其构成因子、光合作用、渗透调节物质、抗氧化酶、氮代谢关键酶和内源激素方面的指标,以期揭示BR对干旱胁迫下谷子生理代谢的缓解效应,为增强谷子抗旱性以及制定更优的农业抗旱生产管理措施提供理论支撑。

1　材料与方法

1.1　试验材料及种植方法

供试材料'晋谷21号',系山西农业大学经济作物研究所选育的谷子品种。试验于2023年5-11月在吕梁学院农业试验基地(37°30′38″ N、111°7′6″ E)进行,年日照时数为2 633.8 h,有效积温3298 ℃,年平均降水量470 mm,半干旱大陆性季风气候[17]。试验采用盆栽法(上顶径35 cm,下底径30 cm,高度30 cm),于5月20日每盆播种16粒饱满种子,保持土壤湿度70%±5%。于幼苗三叶期间苗,六叶期定苗,每盆保留生长一致的6株幼苗(折合大田种植密度42万株/hm^2)。氮肥(普通尿素)施用水平为150 kg/hm^2(折合纯氮),每盆预施4.5 g复合肥(N∶P∶K=15%∶15%∶15%)作为基肥。进行干旱胁迫前,所有植株均参照当地高产田标准进行统一的肥水管理与病虫害防治。试验所用土壤取自试验基地耕作层(0~20 cm),为疏松肥沃的壤土,总体肥力评价为中等水平,在黄土高原地区具有代表性,但其氮素供应不足。其基础理化性状测定结果如下:pH=7.42、全氮含量0.71 g/kg、有效氮含量45 mg/kg、有效磷含量15.2 mg/kg、有效钾含量162.1 mg/kg、有机质含量13.79 g/kg。为保障谷子生长的基础营养需求,并最大限度地消减土壤本底肥力差异对各处理效应的潜在影响,试验过程中统一采用了标准化的基肥与追肥管理措施。

1.2　试验设计

为模拟谷子实际生产中遭遇的干旱胁迫情况,本研究在谷子生长阶段进入孕穗期(2023年7月22日)进行干旱胁迫。试验共设置3个处理,对照组(CK):整个生育期保持土壤相对含水量为70%±5%;喷施清水后干旱组(DS):在孕穗期,连续2 d对植株叶片正反两面均匀喷施蒸馏水至叶片完全湿润且液滴刚从叶尖滴落,随后进行干旱处理;喷施外源BR后干旱组(DBR):孕穗期喷施BR后进行干旱处理。喷施BR方法为干旱处理前2 d的傍晚将0.1 μmol/L的BR均匀喷洒于叶片正反两面,至液体均匀分布,连续喷施2 d。干旱方法为人工控水,当土壤相对含水量降至30%±5%并持续2 d。干旱处理结束后,选取各处理组中相同部位的叶片样本,用于后续生理生化参数的测定与分析。各处理组均设置3个生物学重复,每个重复包含20盆植株,试验采用随机区组排列。产量及产量构成指标于2023年9月22日植株成熟期测定,每处理中随机选取10株生长状况相似的植株。

1.3　测定项目与方法

1.3.1　产量及产量构成测定方法

作物成熟期,从各处理组中随机选取10株长势一致的植株。测定以下主要农艺性状:单株产量(称量法),株高(自茎基部至主穗顶端),穗重,穗码数,千粒重及空秕率。测定结果取平均值。

1.3.2　光合作用及叶绿素荧光参数测定

干旱处理结束后,测定植株光合作用相关指标。各处理组选定5株长势一致的植株进行挂牌标记,于晴朗天气的上午9:00-11:00,采用CI-340便携式光合测定系统(CID Bio-Science,美国)对叶片净光合速率(Pn)和气孔导度(Gs)进行测定。

用叶绿素荧光仪(WALZ PAM-2500,Heinz Walz GmbH,德国)测定各处理组叶片的叶绿素荧光参数。测量前叶片样品需经过30 min的暗适应处理,暗适应结束后,测定并记录光系统Ⅱ(PSⅡ)的基础荧光参数,包括初始荧光(F_0)、稳态荧光(F_s)以及最大荧光(F_m)。随后,基于上述测定值计算PSⅡ光化学效率相关参数,包括暗适应状态下PSⅡ的Fv/Fm、$\Phi_{PSⅡ}$、qP及非光化学淬灭(NPQ)。

1.3.3　SPAD值测定

干旱处理结束后,用手持式叶绿素仪(SPAD-502 Plus,KONICA MINOLTA,日本)对叶片SPAD值进行无损测定,测量时避开叶片主脉。

1.3.4　Rubisco酶活性、抗氧化酶活性、过氧化氢和丙二醛含量测定

干旱处理结束后,采集各处理组的叶片样本进行液氮速冻处理,保存于-80 ℃超低温冰箱中待测。采用检测试剂盒(苏州研犀生物有限公司),并严格遵循其操作规程,分别测定Rubisco酶、SOD、APX和GR的活性,以及过氧化氢(H_2O_2)和丙二醛(MDA)的含量。

1.3.5　渗透调节物质含量测定

各处理组分别称取0.5 g叶片样本,冰浴条件下研磨。使用检测试剂盒(苏州研犀生物有限公司),并严格遵循其操作规程,测定游离脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖含量。

1.3.6　氮代谢酶活性测定

各处理组分别称取0.2 g叶片样本,冰浴条件

下研磨。采用检测试剂盒(苏州研犀生物有限公司),并严格遵循其操作规程,测定硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)及谷氨酸脱氢酶(GDH)的活性。

1.3.7 内源激素含量测定

干旱处理结束后,取各处理组叶片样品进行液氮速冻,委托中国农业大学植物激素研究中心测定ABA和赤霉素(GA_3)含量。

1.4 数据分析

采用SPSS 19.0和Excel 2020软件进行数据统计分析与绘图。采用单因素方差分析(ANOVA)计算均值与标准差,用最小显著性差异(LSD)法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 孕穗期干旱胁迫下外源BR对谷子产量的影响

由表1可见,外源施用BR对孕穗期遭受干旱胁迫的谷子产量及其构成要素表现出显著的调控效应。与CK相比,DS对产量构成要素产生了明显的负面影响,其中穗长、穗重和穗码数分别显著下降了17.52%、15.20%和7.10%($P<0.05$),而空秕率显著增加了87.31%($P<0.05$)。这些不利变化共同导致DS最终产量较CK显著下降了24.54%($P<0.05$)。然而,在干旱胁迫下喷施外源BR有效地缓解了上述不利影响。与DS相比,DBR的穗长和穗重分别提高了3.49%和8.29%,穗码数与千粒重略有增加但差异不显著。此外,DBR的空秕率虽较CK有所上升,但比DS显著降低了26.28%($P<0.05$)。得益于这些指标的改善,DBR的最终产量较DS显著提高16.10%($P<0.05$)。综上,孕穗期干旱通过明显抑制穗长、穗重、穗数,并大幅降低结实率,导致产量显著下降;而外源BR的应用则主要通过维持相对较高的穗重和显著改善籽粒结实率,从而部分补偿了干旱胁迫下的产量损失。

2.2 孕穗期干旱胁迫下外源BR对谷子光合作用的影响

由图1可见,外源BR的应用显著缓解了孕穗期干旱胁迫对谷子光合性能的抑制作用。与CK相比,DS导致光合系统多个指标呈现下降趋势。其中SPAD值和关键光合酶Rubisco的活性分别显著下降了15.84%和31.59%($P<0.05$)。同时,气体交换参数也受到显著抑制,DS的Pn和Gs分别显著下降了24.83%和40.91%($P<0.05$)。这表明,孕穗期干旱通过降低叶绿素含量、抑制Rubisco活性以及显著限制气孔开放进而减少CO_2供应,共同导致了光合效率的显著降低。在干旱条件下喷施BR可促进光合功能的恢复,相较仅受干旱胁迫的DS,DBR的SPAD值和Rubisco活性分别显著提高8.33%和17.48%($P<0.05$),Pn和Gs分别显著提高13.68%和26.15%($P<0.05$)。尽管这些指标尚未完全恢复至CK水平,但DBR与DS之间均差异显著($P<0.05$)。以上结果表明,外源BR通过多重途径缓解干旱对谷子光合作用的抑制,其不仅有助于维持较高的叶绿素含量和Rubisco活性,还促进气孔开放,进而改善净光合速率,有助于减轻干旱胁迫下的光合限制。

2.3 孕穗期干旱条件下外源BR对谷子叶绿素荧光参数的影响

由图2可见,外源施加BR显著调节了孕穗期遭受干旱胁迫的谷子的叶绿素荧光参数。干旱处理导致了PSII光化学效率相关参数的显著抑制。与CK相比,DS的Fv/Fm、Φ_{PSII}和qP分别显著下降19.74%、33.33%和43.64%($P<0.05$)。这表明干旱胁迫严重损害了PSII反应中心的潜在活性和实际光能转化效率。与此同时,NPQ在DS处理

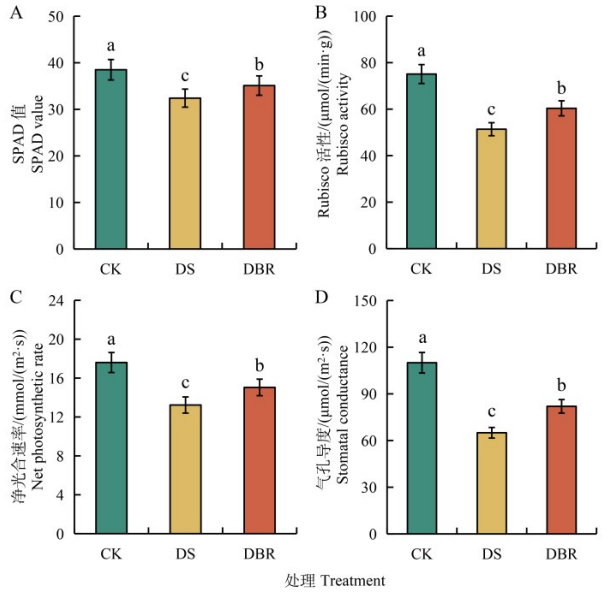
表1 油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下产量的影响

Table 1 Effects of brassinolides on the yield under drought stress during the booting stage

处理 Treatments	穗长/cm Panicle length	穗重/g Grain per panicle	穗码数/个 Spikelet number per panicle	千粒重/g 1000-seed weight	空秕率/% Sterile grain rate	产量/(kg/hm²) Yield
CK	22.95±1.18a	24.47±1.14a	108.36±4.81a	3.05±0.14a	10.03±0.60c	3 953.97±203.24a
DS	18.93±0.92b	20.75±1.05b	100.67±4.06b	2.97±0.11a	18.76±0.72a	3 005.95±157.97c
DBR	19.58±1.07b	22.38±1.16a	103.46±4.31b	3.01±0.12a	13.83±0.63b	3 489.85±184.47b

注:CK为对照,DS为喷施清水后干旱,DBR为喷施0.1 μmol/L油菜素内酯后干旱。

Note: CK: control group, DS: drought stress with water spray, DBR: drought stress with 0.1 μmol/L BR application.



CK为对照,DS为喷施清水后干旱,DBR为喷施0.1 μmol/L油菜素内酯后干旱。图2~图6同

CK: control group, DS: drought stress with water spray, DBR: drought stress with 0.1 μmol/L BR application. The same as Fig. 2 to Fig. 6

图1　油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下光合作用的影响

Fig.1　Effects of brassinolide on photosynthesis under drought stress during the booting stage

下显著增加33.88%($P<0.05$),说明植株启动了更强的热耗散机制以应对过剩光能,减轻光抑制风险。施用外源BR则有效地缓解了干旱诱导的PSII功能损伤。与DS相比,DBR的Fv/Fm、$\Phi_{PS\,II}$和qP分别显著提高11.48%、16.67%和25.81%($P<0.05$),表明外源BR有助于恢复孕穗期谷子在干旱胁迫下的PSII光化学效率和光能利用效率。此外,虽然DBR的NPQ较DS显著降低,但其水平仍显著高于CK。这表明,尽管BR改善了光化学效率,降低了光抑制的程度,但并未完全逆转干旱胁迫下增强的光保护性热耗散响应。

2.4　孕穗期干旱条件下外源BR对谷子活性氧和抗氧化系统的影响

由图3可见,外源BR的施用显著调控了干旱胁迫下谷子的ROS含量及抗氧化系统。相较CK,DS处理表现出典型的氧化应激与防御响应并存的趋势。其中,H_2O_2含量显著增加了68.81%($P<0.05$),表明DS中ROS大量产生并积累。为适应这一变化,关键抗氧化酶SOD、APX和GR的活性也同步上调,分别显著提高了50.16%、27.27%和41.52%($P<0.05$)。这表明,谷子在遭受干旱胁

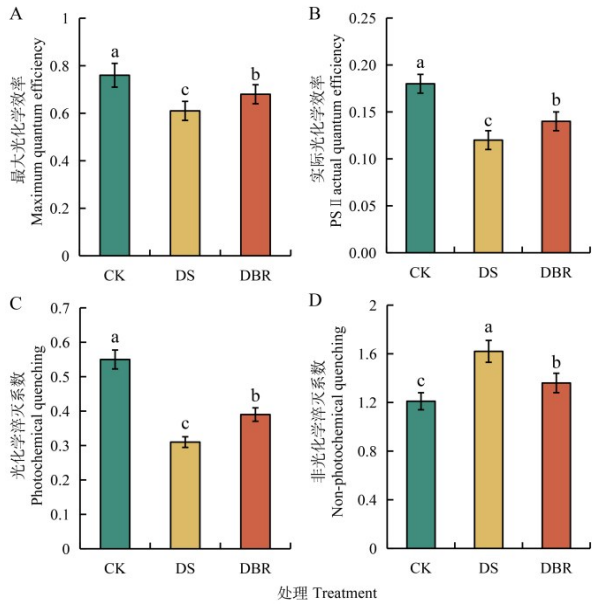


图2　油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下叶绿素荧光的影响

Fig.2　Effects of brassinolides on chlorophyll fluorescence under drought stress during the booting stage

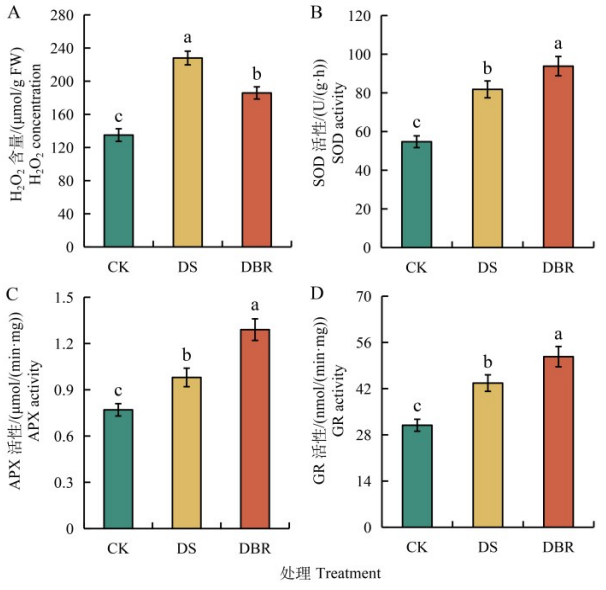


图3　孕穗期干旱条件下外源BR对H_2O_2和抗氧化酶的影响

Fig.3　Effects of exogenous brassinolide on H_2O_2 and antioxidant enzymes under drought stress during the booting stage

迫时,会激活内源抗氧化酶系统以清除过量的ROS。施用外源BR后,DBR的H_2O_2含量虽未恢复至CK水平,但较DS组显著降低18.98%($P<0.05$)。同时,DBR组的SOD、APX和GR活性达到所有处理组中最高,分别较DS组显著提升了14.62%、31.63%和18.39%($P<0.05$)。上述结果表明,外源BR通过显著强化植物自身的抗氧化

酶活性,提升了其清除干旱诱导ROS的能力。

2.5 孕穗期干旱条件下外源BR对谷子渗透调节物质和MDA的影响

由图4可见,外源BR显著影响了孕穗期干旱胁迫下谷子叶片的渗透调节物质含量和MDA含量。与CK相比,DS组的可溶性糖、游离脯氨酸含量分别显著增加39.41%和31.50%($P<0.05$),而可溶性蛋白含量显著下降26.35%($P<0.05$)。同时,DS组的MDA含量较CK显著上升45.76%($P<0.05$),表明孕穗期干旱加剧了谷子叶片细胞的膜脂过氧化。施用外源BR则在干旱胁迫的基础上进一步促进了植株对干旱的响应。与DS组相比,DBR的可溶性糖和脯氨酸含量显著增加,分别提高13.15%和12.14%($P<0.05$),可溶性蛋白含量有所回升,但差异不显著。此外,DBR的MDA含量较DS显著降低15.74%($P<0.05$),表明外源BR有助于减轻干旱诱导的膜脂过氧化损伤。以上结果表明,外源BR通过促进游离脯氨酸等物质积累,并降低MDA含量以减轻膜脂过氧化损伤,有效改善了干旱胁迫下叶片的水分维持能力,从而增强了植株的抗旱性。

2.6 孕穗期干旱胁迫下外源BR对谷子氮代谢酶的影响

由图5可见,外源BR显著影响了孕穗期干旱胁迫下谷子氮代谢关键酶的活性。与CK相比,DS的NR、GS和GOGAT活性分别显著降低38.52%、22.82%和16.75%($P<0.05$),而GDH活性显著升高17.87%($P<0.05$)。这表明干旱胁迫可能抑制了谷子的氮同化过程,导致氮利用效率降低。施用BR有效缓解了干旱胁迫对氮代谢关键同化酶活性的抑制趋势。相较DS组,DBR的NR、GS和GDH活性较DS组分别显著提高了21.19%、14.55%和9.54%($P<0.05$);GOGAT活性虽有所上升,但与DS组相比差异不显著。此外,DBR的氮素同化关键酶活性与DS组相比差异显著,但仍未完全恢复至CK水平。以上结果表明,外源BR可以通过一定程度上恢复受干旱抑制的关键氮同化酶的活性,从而有助于缓解干旱对谷子氮素吸收和同化的不利影响。

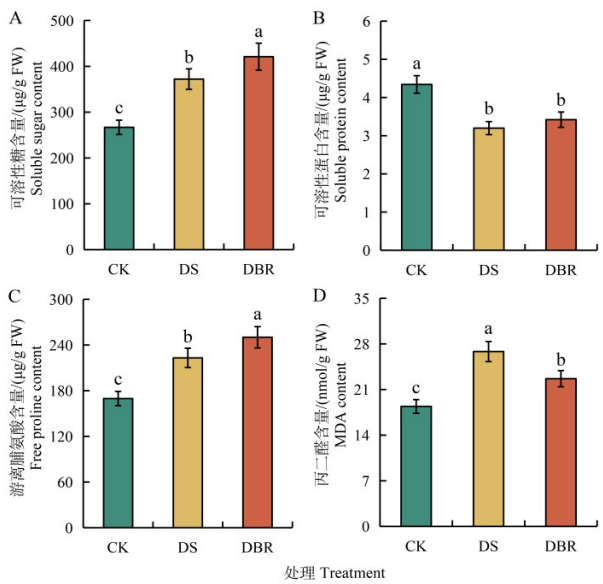


图4 油菜素内酯对孕穗期干旱条件下渗透调节物质和MDA的影响

Fig.4 Effects of brassinolides on osmoregulatory substances and MDA under drought stress during the booting stage

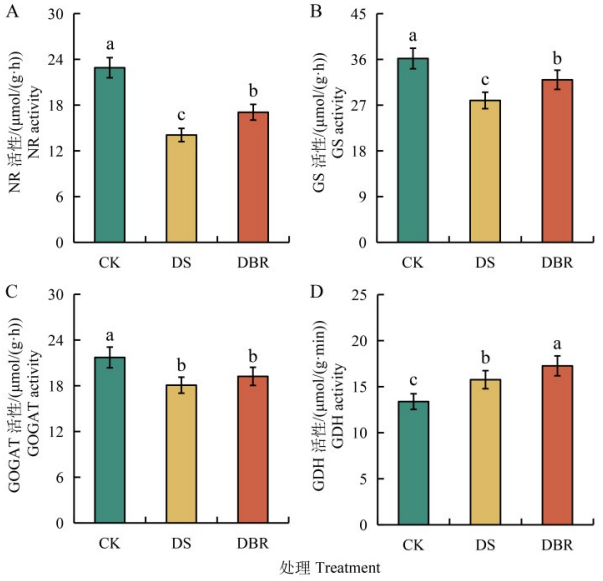


图5 油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下氮代谢酶的影响

Fig.5 Effects of brassinolides on nitrogen metabolism enzymes under drought stress during the booting stage

2.7 孕穗期干旱胁迫下外源BR对谷子内源激素的影响

由图6可见,外源BR显著调节了孕穗期干旱胁迫下谷子叶片关键内源激素的平衡。与CK组相比,DS组的ABA含量显著增加54.12%($P<0.05$),而GA_3含量显著降低22.33%($P<0.05$)。这些变化表明,孕穗期干旱胁迫可能通过影响内源激素平衡来抑制谷子的生长和响应。然而,在干旱条件下施用外源BR可有效调节内源激素的失衡趋势。与DS组相比,DBR处理显著逆转了

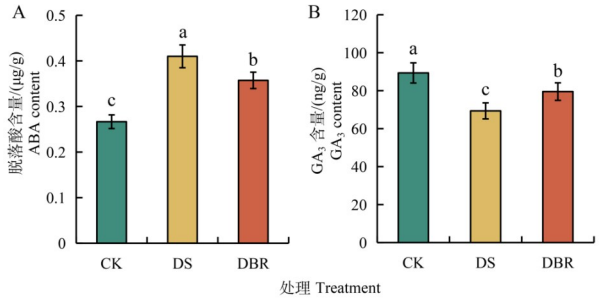


图6　油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下谷子内源激素的影响

Fig.6　Effects of brassinolides on endogenous hormones of millet under drought stress during the booting stage

ABA的积累趋势,使其含量下降了12.86%($P<0.05$);同时,也促进了GA_3含量回升,使其显著提高了14.98%($P<0.05$)。尽管经BR处理后,DBR的ABA和GA_3含量呈现向CK水平恢复的趋势,但与CK相比仍存在显著差异($P<0.05$)。以上结果表明,外源BR可能通过调节ABA和GA_3的水平以促进干旱胁迫下谷子内源激素恢复平衡。这种对关键内源激素平衡的调节作用,可能是外源BR缓解干旱对谷子生长抑制、增强谷子胁迫适应性的重要生理机制之一。

3　讨论

3.1　油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下产量的影响

孕穗期是决定谷子产量潜力的关键生育阶段,此期间的水分亏缺通常导致不可逆的产量损失[18]。于肖等[19]发现,'济谷22'在孕穗期干旱胁迫下穗粒重、出谷率和千粒重等产量性状均显著下降,单株产量降低11.58%。Wang等[4]研究也发现,谷子在孕穗期至成熟期遭受干旱胁迫时,穗长、有效穗数、穗重和千粒重分别减少25.4%、1.6%、23.9%和11.4%,空秕率较对照显著增加51.5%。本研究结果表明,'晋谷21号'在孕穗期干旱胁迫后产量显著下降24.54%,主要归因于穗长、穗重和穗码数均有不同程度下降,且空秕率显著上升87.31%。这可能与干旱环境下植株水分吸收和养分运输受阻有关,导致小穗分化形成期小穗原基发育不全以及部分花败育,从而抑制了穗码数和结实率等产量构成因子[20]。此外,作为谷子灌浆和籽粒形成基础的光合产物,其合成受干旱胁迫导致的叶片光合作用降低的直接影响,进而影响穗部发育和籽粒充实,最终导致谷子产量下降。

BR作为一种新型的植物生长调节剂,在促进作物生长发育和产量形成方面发挥着重要作用[21]。Silva等[22]研究发现,施用表油菜素内酯(EBR)与仅干旱相比,植株在农艺性状和产量恢复方面有显著改善,根、茎、叶的干物质积累量及产量增幅达37.2%~62.8%。Narayan等[23]发现,在绿豆遭受严重干旱胁迫时,喷施0.1 mg/L的BR可有效提升产量、单粒重和千粒重。本研究结果与这些发现的总体趋势相符:在干旱胁迫下,外源BR显著提升了谷子的最终产量、穗长和穗重,并有效降低了空秕率。外源BR通过改善光合效率和促进生物量积累来提升产量是已在多种作物上观察到的相似机制[24],但本研究结果显示,外源BR对谷子穗部性状(穗长、穗重)和结实率的改善尤为突出。这表明,在对穗发育和最终成粒数极为敏感的谷子孕穗期,外源BR可能通过特定的调控途径发挥了关键作用。如,本研究结果中BR对内源激素平衡的调节可能直接参与了改善小穗分化和花器官活力的过程,从而有效降低了空秕率。与此同时,BR对光合性能的显著提升(如Pn、Rubisco羧化活性及叶绿素含量的增加)为穗部发育提供了更为充足的碳水化合物供应,缓解了干旱对穗重的抑制。与部分侧重于BR对单一籽粒重量影响的报道相比[25],本研究结果揭示了外源BR在谷子上通过优化穗结构和提高结实效率来综合提升产量的作用模式。此外,作为C4作物,谷子本身具有较高的光合潜力,外源BR对其光合系统的正向调控可能比在某些C3作物上更能有效地转化为产量优势,但这需要进一步的研究来证实。

3.2　油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下光合作用的影响

光合作用作为植物物质与能量代谢的核心环节,对干旱胁迫高度敏感,其效率的降低是干旱限制作物生产力的主要生理机制之一[26]。本研究结果表明,孕穗期干旱胁迫显著抑制了谷子叶片的光合性能,表现为Pn、Gs及Rubisco活性的显著降低,这与前人关于干旱胁迫下气孔关闭限制CO_2供应及非气孔因素(如叶绿素降解、光合酶活性受损)共同作用的报道相符[27-28]。同时,叶绿素荧光参数的变化进一步佐证了干旱胁迫的损伤效应:与CK相比,DS的叶绿素荧光参数Fv/Fm、$\Phi_{PS\text{Ⅱ}}$及

qP显著降低,而NPQ则显著升高。这表明干旱胁迫损伤了PSII反应中心,降低了光能捕获与电子传递效率,并促使植株增强热耗散以应对过剩光能[29-30]。这些生理变化直接导致植株能量转化与有机物合成效率下降,进而影响谷子的正常生长发育与最终产量。

BR的重要生理功能之一是帮助植物在干旱胁迫下维持较高的光合效率[31]。Yuan等[16]研究表明,叶面喷施3.37 g/hm^{2}的BR可显著增加谷子叶片的Pn、PSII有效量子产率、PSII电子传递速率及类胡萝卜素含量。本研究结果表明,孕穗期干旱胁迫下施用外源BR后,谷子叶片的SPAD值、Rubisco活性、Pn和Gs较DS组均显著提高。DBR的Fv/Fm和$\Phi_{PS\,II}$也显著高于DS组,表明PSII的潜在及实际光化学转换效率得到有效恢复,光抑制程度减轻;同时,qP的显著增加反映了光合电子传递链末端用于光化学反应的能量比例增大。DBR中叶绿素荧光参数提高,结合本研究观察到的BR处理下抗氧化酶活性增强及氧化损伤指标降低,可能是BR通过激活抗氧化防御系统,有效清除了过量活性氧,减轻了氧化胁迫对PSII等光合组件的直接损伤,从而维护了光合机构的结构与功能完整性[32]。此外,BR诱导的可溶性糖和脯氨酸等渗透调节物质积累,可能也通过维持细胞膨压、稳定生物大分子结构等方式,间接为光合作用稳定运行维持了有利的细胞环境。

3.3 油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下抗氧化系统的影响

植物在干旱胁迫下调节抗氧化系统中的抗氧化酶活性和抗氧化物质水平,这是其适应逆境胁迫的重要机制之一。Qin等[33]研究表明,干旱胁迫后,谷子叶片中POD和SOD活性较未干旱增加1.63~3.42倍,MDA含量增加18.2%。本研究结果显示,孕穗期干旱胁迫显著诱导了谷子叶片的氧化应激,活性氧H_2O_2含量及膜脂过氧化产物MDA水平较CK组分别显著增加了68.81%和45.76%。同时,植株抗氧化酶系统被激活,SOD、APX和GR的活性较CK组显著提升27.27%~50.16%,此结果与前人研究结果一致[34]。然而,植株内源性抗氧化酶系统的激活未能完全阻止氧化损伤时,表明该胁迫强度已超出植株自身的抵抗能力[35]。

BR已被证明可通过多种分子机制调节植物抗氧化系统以应对干旱等逆境胁迫。Dehghan等[36]发现,干旱胁迫下施用0.1 mg/L外源BR能显著提高小麦开花期的SOD、CAT和APX活性。本研究表明,与DS组相比,DBR进一步显著提高了关键抗氧化酶SOD、APX和GR的活性。值得注意的是,虽然外源BR对SOD和APX活性的增强效应在小麦和谷子中均有体现[36],但本研究中BR对GR活性的显著提升尤为突出。这可能归因于GR是抗坏血酸-谷胱甘肽循环中的关键酶,该循环在清除H_2O_2和维持细胞氧化还原稳态中占据核心地位,尤其对于保护叶绿体免受氧化损伤至关重要[37]。抗氧化酶活性的协同增强直接体现为ROS清除效率的提高和细胞膜损伤的有效减轻:DBR的H_2O_2积累量和MDA含量较DS组分别显著降低了18.98%和15.74%。这些结果表明,外源BR可能并非替代植株自身的防御机制,而是在植株自身防御系统已被激活的基础上,通过进一步增强关键抗氧化酶的活性,从而更高效地抑制ROS的过度产生与累积,并减轻由此引发的膜脂过氧化损害。综上,外源BR介导的这种抗氧化防御效能的优化,对维持干旱胁迫下细胞的氧化还原平衡、保障细胞结构与功能完整性有重要作用,尤其为保护对氧化胁迫高度敏感的光合机构免受损伤提供了关键屏障[38],这对维持植株在逆境条件下的光合性能和生理稳态至关重要。

3.4 油菜素内酯对孕穗期干旱胁迫下氮代谢和内源激素的影响

氮代谢作为植物生命活动的基础,对干旱胁迫表现出高度敏感性[39]。本研究发现,孕穗期干旱显著抑制了谷子叶片中氮同化关键酶NR和GS的活性,此结果与前人研究一致[40]。这可能与水分亏缺直接影响酶构象与功能,以及光合效率下降导致的能量和碳骨架供应不足相关。与此同时,观察到干旱胁迫处理下GDH活性较CK显著升高,这可能反映了植株在氮素吸收受限条件下,通过增强铵盐再同化或氮素再循环以维持代谢平衡的应激响应[41-42]。已有研究表明,BR可通过多种途径调节植物氮代谢系统以应对干旱胁迫。Zeng等[43]发现,外源表油菜素内酯预处理能够增强葡萄在干旱胁迫下的硝酸盐还原和铵同化能力,NR和GOGAT活性分别显著提高了57%和

13%。本研究结果显示,与DS相比,DBR显著提升了NR和GS活性,表明BR增强了谷子将无机氮转化为有机氮化合物的能力。此外,DBR的GDH活性较DS组显著提高了9.54%,这可能是BR在促进初级氮同化的同时,还优化了胁迫条件下氮素的转运与利用效率,从而共同保障植株的氮素供应。对氮代谢关键酶活性的这些正向调控作用,推测与BR信号通路(如BRI1/BAK1介导)激活相关基因表达有关[44-45]。

在内源激素调控层面,外源BR表现出显著的胁迫缓解效应。与DS组相比,DBR显著降低了胁迫响应关键激素ABA的含量,该结果与本研究观察到的氧化损伤减轻及整体生理生化特性改善相符。尤为重要的是,ABA含量的降低为气孔导度的显著恢复提供了直接的激素调控依据,表明BR通过下调ABA水平一定程度上解除了气孔关闭的限制,从而促进CO_2吸收和光合作用[46]。同时,DBR的GA_3较DS组含量显著增加,进一步印证了BR对生长相关生理过程的促进作用,这与本研究中BR处理下谷子穗长、穗重及最终产量显著提高的结果相一致。因此,外源BR通过调控内源激素平衡,显著降低ABA/GA_3比率,促使植株从胁迫防御状态向生长恢复状态转变[47]。综上所述,外源BR通过改善氮素同化与利用效率,调节内源激素平衡,优化光合性能及强化抗氧化防御系统的协同作用,有效缓解了干旱对谷子生理代谢的负面影响,促进了植株的生长恢复,并最终显著提升了产量。

4　结 论

外源施用0.1 μmol/L油菜素内酯能够显著缓解孕穗期干旱胁迫对谷子的负面效应,并有效提升其最终产量。本研究表明,油菜素内酯增强谷子的生理抗旱机制涉及多个关键生理代谢的协同调控。油菜素内酯通过有效地维持叶片光合效率,强化细胞渗透调节能力并提升抗氧化防御系统,从而保障细胞在干旱胁迫下的稳态。同时,油菜素内酯也显著促进了氮素的高效同化并调节内源激素的平衡。因此,油菜素内酯诱导下谷子耐旱性增强是光合作用、渗透平衡维持、氧化应激缓解、氮素代谢以及激素信号之间相互关联、协同作用的综合结果。本研究结果为油菜素内酯应用于提升谷子抗旱性和生产潜力提供了重要的生理学依据。

参 考 文 献

[1]樊瑀,董淑琦,原向阳,等.谷子种质资源萌发期抗旱性综合评价及抗旱指标筛选[J].中国农业大学学报,2022,27(6):42-54.
Fan Y, Dong S Q, Yuan X Y, et al. Comprehensive evaluation of drought resistance of foxtail millet germplasm resources during germination period and drought resistance index screening [J]. Journal of China Agricultural University, 2022, 27(6): 42-54.

[2]Niu X G, Song L C, Xiao Y N, et al. Drought-tolerant plant growth-promoting rhizobacteria associated with foxtail millet in a semi-arid agroecosystem and their potential in alleviating drought stress[J]. Frontiers in Microbiology, 2018,8:2580.

[3]张强,李栋梁,姚玉璧,等.干旱形成机制与预测理论方法及其灾害风险特征研究进展与展望[J].气象学报,2024,82(1):1-21.
Zhang Q, Li D L, Yao Y B, et al. Progress and prospect of the research on drought formation, prediction, and related risk assessment[J]. Acta Meteorologica Sinica, 2024,82(1):1-21.

[4]O'Leary G, Aggarwal P, Calderini D, et al. Challenges and responses to ongoing and projected climate change for dryland cereal production systems throughout the world[J]. Agronomy, 2018,8(4):34.

[5]梁颖颖,周俊江,周佳敏,等.不同磷处理对谷子磷素积累与分配的影响[J].西南农业学报,2023,36(12):2662-2669.
Liang Y Y, Zhou J J, Zhou J M, et al. Effects of different phosphorus treatments on phosphorus accumulation and distribution of millet [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2023,36(12):2662-2669.

[6]张文英,智慧,柳斌辉,等.谷子孕穗期一些生理性状与品种抗旱性的关系[J].华北农学报,2011,26(3):128-133.
Zhang W Y, Zhi H, Liu B H, et al. Relationship between drought tolerance ability and some physiological characteristics of foxtail millet at booting stage[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2011,26(3):128-133.

[7]Xiao J B, Sun Z X, Chen G Q, et al. Evaluation of drought tolerance in different genotypes of foxtail millet during the entire growth period[J]. Agronomy Journal, 2022,114(1):340-355.

[8]Amoah J N, Adu-Gyamfi M O, Kwarteng A O. Effect of drought acclimation on antioxidant system and polyphenolic content of Foxtail Millet (*Setaria italica* L.)[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2023,29(10):1577-1589.

[9]Zhao J F, Yu A L, Du Y W, et al. Foxtail millet (*Setaria italica* (L.) P. Beauv) CIPKs are responsive to ABA and abiotic stresses[J]. PLoS One, 2019,14(11):e0225091.

[10]Tanveer M, Shahzad B, Sharma A, et al. 24-Epibrassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: a review[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 130:69-79.

[11]孙玉珺,吴玥,马德志,等.外源油菜素内酯对低温胁迫下玉米发芽及幼苗生理特性的影响[J].华北农学报,2019,34(3):119-128.
Sun Y J, Wu Y, Ma D Z, et al. Effects of brassinolide on seed germination and seedling physiology of maize under low temperature stress[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2019, 34(3):119-128.

[12]Ahmad Lone W, Majeed N, Yaqoob U, et al. Exogenous brassinosteroid and jasmonic acid improve drought tolerance in *Brassica rapa* L. genotypes by modulating osmolytes, antioxidants and photosynthetic system[J]. Plant Cell Reports, 2022,41(3):603-617.

[13]Marková H, Tarkowská D, Čečetka P, et al. Contents of endogenous brassinosteroids and the response to drought and/or exogenously applied 24-*epi* brassinolide in two different maize leaves [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1139162.

[14]Nie S M, Huang S H, Wang S F, et al. Enhanced brassinosteroid signaling intensity via SlBRI1 overexpression negatively regulates drought resistance in a manner opposite of that via exogenous BR application in tomato [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019,138:36-47.

[15]Zhao X T, Ma K, Li Z, et al. Transcriptome analysis reveals brassinolide signaling pathway control of foxtail millet seedling starch and sucrose metabolism under freezing stress, with implications for growth and development [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023,24(14):11590.

[16]Yuan X Y, Zhang L G, Huang L, et al. Spraying Brassinolide improves Sigma Broad tolerance in foxtail millet (*Setaria italica* L.) through modulation of antioxidant activity and photosynthetic capacity [J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 11232.

[17]栾青,郭建平,马雅丽,等.山西省主要粮食作物气候资源利用率评估[J].生态学杂志,2021,40(5):1386-1396.
Luan Q, Guo J P, Ma Y L, et al. Evaluation of climate resource utilization rate of main grain crops in Shanxi Province [J]. Chinese Journal of Ecology, 2021,40(5):1386-1396.

[18]王永丽,王珏,杜金哲,等.不同时期干旱胁迫对谷子农艺性状的影响[J].华北农学报,2012,27(6):125-129.
Wang Y L, Wang J, Du J Z, et al. Effects of drought stress at different periods on agronomic traits of millet [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2012,27(6):125-129.

[19]于肖,牛佳红,陈二影,等.施氮与不同时期水分胁迫对谷子生长及生理生化特性的影响[J].山东农业科学,2022,54(1):61-67.
Yu X, Niu J H, Chen E Y, et al. Effects of nitrogen application and water stress at different stages on growth and physiological and biochemical characteristics of foxtail millet [J]. Shandong Agricultural Sciences, 2022,54(1):61-67.

[20]Zhao X, Huang M J, Huang X F, et al. Evaluation of drought resistance and index screening of foxtail millet cultivars [J]. Journal of Water and Climate Change, 2023, 14(7): 2384-2396.

[21]Guo C C, Shen Y X, Li M H, et al. Principal component analysis to assess the changes of yield and quality of two *Pinellia ternata* cultivars after brassinolide treatments [J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2022,41(6):2185-2197.

[22]Silva A L J, Ferreira V M, dos Santos C M, et al. 24-Epibrassinolide promotes activation of physiological compensation mechanisms in response to drought stress and rehydration and improves yield in soybean [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2023,209(3):355-370.

[23]Narayan M K, Jaswal A, Singh A. Effect of soil and foliar application of humic acid and brassinolide on morpho-physiological and yield parameters of black gram (*Vigna mungo*)[J]. Nature Environment and Pollution Technology, 2023,22(4):2201-2208.

[24]Oh M H, Honey S H, Tax F E. The control of cell expansion, cell division, and vascular development by brassinosteroids: a historical perspective [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020,21(5):1743.

[25]Ashraf M, Akram N A, Arteca R N, et al. The physiological, biochemical and molecular roles of brassinosteroids and salicylic acid in plant processes and salt tolerance [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2010,29(3):162-190.

[26]李红英,程鸿燕,郭昱,等.谷子抗旱机制研究进展[J].山西农业大学学报(自然科学版),2018,38(1):6-10.
Li H Y, Cheng H Y, Guo Y, et al. Progress in the mechanisms of drought tolerance in foxtail millet[J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 2018,38(1):6-10.

[27]Helm L T, Shi H Y, Lerdau M T, et al. Solar-induced chlorophyll fluorescence and short-term photosynthetic response to drought[J]. Ecological Applications, 2020,30(5): e02101.

[28]Hu J, Zhao X Y, Gu L M, et al. The effects of high temperature, drought, and their combined stresses on the photosynthesis and senescence of summer maize [J]. Agricultural Water Management, 2023,289:108525.

[29]冯雅楠,王迎宾,任宏芳,等.CO_2浓度升高对谷子干旱胁迫缓解的机制研究[J].中国农业大学学报,2022,27(7):43-57.
Feng Y N, Wang Y B, Ren H F, et al. Mechanism of the effect of elevated CO_2 concentration on mitigating drought stress in foxtail millet [J]. Journal of China Agricultural University, 2022,27(7):43-57.

[30]Luo Y, Xie Y, He D, et al. Exogenous trehalose protects photosystem II by promoting cyclic electron flow under heat and drought stresses in winter wheat[J]. Plant Biology, 2021, 23(5):770-776.

[31]陈燕华,王亚梁,陈惠哲,等.油菜素甾醇类化合物对水稻抗逆的作用及其机制研究进展[J].作物研究,2020,34(6):597-604.
Chen Y H, Wang Y L, Chen H Z, et al. Research progress on effect of brassinosteroids applied on rice stress tolerance and its mechanisms[J]. Crop Research, 2020,34(6):597-604.

[32]Farooq M, Wahid A, Basra S M A, et al. Improving water

relations and gas exchange with brassinosteroids in rice under drought stress[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2009,195(4):262-269.

[33]Qin L, Chen E Y, Li F F, et al. Genome-wide gene expression profiles analysis reveal novel insights into drought stress in foxtail millet (*Setaria italica* L.)[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020,21(22):8520.

[34]Lata C R, Jha S, Dixit V, et al. Differential antioxidative responses to dehydration-induced oxidative stress in core set of foxtail millet cultivars [*Setaria italica* (L.)][J]. Protoplasma, 2011,248(4):817-828.

[35]Zhou R, Kong L P, Yu X Q, et al. Oxidative damage and antioxidant mechanism in tomatoes responding to drought and heat stress[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2019,41(2):20.

[36]Dehghan M, Balouchi H, Yadavi A, et al. Improve wheat (*Triticum aestivum*) performance by brassinolide application under different irrigation regimes[J]. South African Journal of Botany, 2020,130:259-267.

[37]Zhang W Y, Sheng J Y, Xu Y J, et al. Role of brassinosteroids in rice spikelet differentiation and degeneration under soil-drying during panicle development[J]. BMC Plant Biology, 2019,19(1):409.

[38]Guo C C, Chen Y, Wang M Y, et al. Exogenous brassinolide improves the antioxidant capacity of *Pinellia ternata* by enhancing the enzymatic and nonenzymatic defense systems under non-stress conditions[J]. Frontiers in Plant Science, 2022,13:917301.

[39]王新磊,吕新芳.氮代谢参与植物逆境抵抗的作用机理研究进展[J].广西植物,2020,40(4):583-591.
Wang X L, Lü X F. Research progress on mechanism of nitrogen metabolism involved in plant stress resistance[J]. Guihaia, 2020,40(4):583-591.

[40]牛佳红,于肖,陈二影,等.施氮与抽穗后干旱胁迫对谷子生长及生理生化特性的影响[J].山东农业科学,2023,55(6):110-118.
Niu J H, Yu X, Chen E Y, et al. Effects of nitrogen application and drought stress after heading on millet growth and physiological and biochemical characteristics[J]. Shandong Agricultural Sciences, 2023,55(6):110-118.

[41]Zhao J, Zhang S F, Yang X X, et al. Hydrogen sulfide increases drought tolerance by modulating carbon and nitrogen metabolism in foxtail millet seedlings[J]. Agronomy, 2024,14(5):1080.

[42]Du J, Shen T H, Xiong Q Q, et al. Combined proteomics, metabolomics and physiological analyses of rice growth and grain yield with heavy nitrogen application before and after drought[J]. BMC Plant Biology, 2020,20(1):556.

[43]Zeng G H, Wan Z W, Xie R, et al. 24-epibrassinolide enhances drought tolerance in grapevine (*Vitis vinifera* L.) by regulating carbon and nitrogen metabolism[J]. Plant Cell Reports, 2024,43(9):219.

[44]An Y Q, Ma D J, Xi Z. Multi-omics analysis reveals synergistic enhancement of nitrogen assimilation efficiency via coordinated regulation of nitrogen and carbon metabolism by co-application of brassinolide and pyraclostrobin in *Arabidopsis thaliana*[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023,24(22):16435.

[45]Gruszka D. The brassinosteroid signaling pathway-new key players and interconnections with other signaling networks crucial for plant development and stress tolerance[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2013,14(5):8740-8774.

[46]Salvi P, Manna M, Kaur H, et al. Phytohormone signaling and crosstalk in regulating drought stress response in plants[J]. Plant Cell Reports, 2021,40(8):1305-1329.

[47]De Bruyne L, Höfte M, De Vleesschauwer D. Connecting growth and defense: the emerging roles of brassinosteroids and gibberellins in plant innate immunity[J]. Molecular Plant, 2014,7(6):943-959.

(编辑:郭玥微)