

外源甜菜碱对烤烟幼苗干旱胁迫的缓解效应

魏晓凯, 罗小兵, 赵 杰, 姚忠虎

(甘肃省烟草公司庆阳市公司, 甘肃 庆阳 745000)

摘 要:为明确甜菜碱缓解烤烟干旱胁迫的作用机理,以秦烟96为供试品种,用15%的聚乙二醇(PEG 6000)模拟干旱胁迫环境,探究叶面喷施不同浓度(35、40、45、50 mmol/L)的甜菜碱对烤烟幼苗农艺性状及相关生理指标的影响,同时以正常条件下生长的烟苗为正面对照(CK),以干旱胁迫下生长的烟苗为负面对照(CK₀),共设6个处理。结果表明,干旱胁迫显著抑制了烤烟幼苗的生长发育,而叶面喷施甜菜碱可以缓解干旱对烤烟幼苗胁迫,其中,45 mmol/L的甜菜碱处理缓解效果最佳,该处理下烤烟幼苗的株高、叶面积、地上部干质量分别较CK₀显著增加了6.69%、38.78%和25.00%;超氧阴离子产生速率和MDA含量分别较CK₀显著降低了39.88%和52.28%;SOD、POD和CAT活性分别较CK₀显著增加了44.04%、36.33%和104.26%;叶绿素含量、Pn、Gs和Tr分别较CK₀显著增加了177.38%、116.85%、72.97%、67.27%,而Ci较CK₀显著降低了22.31%;脯氨酸和可溶性蛋白含量分别较CK₀显著提高了156.64%和93.58%;根系活力较CK₀显著增加了130.77%;失水率较CK₀显著降低了27.27%,而相对含水率较CK₀显著提高了12.35%。整体来看,喷施适宜浓度的外源甜菜碱可以显著缓解干旱胁迫对烤烟幼苗的伤害。

关键词:甜菜碱;干旱胁迫;烤烟;抗氧化酶;渗透调节物质

中图分类号:S572

文献标识码:A

文章编号:1002-2481(2024)01-0079-07

Alleviating Effect of Exogenous Betaine on Drought Stress in Flue-cured Tobacco Seedlings

WEI Xiaokai, LUO Xiaobing, ZHAO Jie, YAO Zhonghu

(Qingyang Branch of Gansu Provincial Tobacco Company, Qingyang 745000, China)

Abstract: In order to clarify the mechanism of betaine alleviating drought stress in flue-cured tobacco, Qinyan 96 was used as the test variety, and 15% of polyethylene glycol(PEG 6000) was used to simulate the drought stress environment. The effects of different concentrations(35, 40, 45, 50 mmol/L) of betaine on agronomic traits and related physiological indexes of flue-cured tobacco seedlings were investigated. Six treatments were set up in the experiment, with tobacco seedlings growing under normal conditions as the positive control(CK) and tobacco seedlings growing under drought stress as the negative control(CK₀). The results showed that drought stress significantly inhibited the growth and development of flue-cured tobacco seedlings, but foliar application of betaine mitigated the drought stress in flue-cured tobacco seedlings. Among those, there was the optimal mitigation effect under the betaine concentration of 45 mmol/L. Specifically, the plant height, leaf area, and aboveground dry weight of flue-cured tobacco seedlings increased significantly by 6.69%, 38.78%, and 25.00% compared with those in CK₀, respectively. The superoxide anion production rate and MDA content were significantly reduced by 39.88% and 52.28% compared with those in CK₀; SOD, POD and CAT were significantly increased by 44.04%, 36.33% and 104.26% compared with those in CK₀, respectively. The chlorophyll content, Pn, Gs, and Tr significantly increased by 177.38%, 116.85%, 72.97%, and 67.27% compared with those in CK₀, while Ci significantly decreased by 22.31% compared with that in CK₀. The contents of proline and soluble protein were significantly increased by 156.64% and 93.58% compared with those in CK₀. Root activity increased significantly by 130.77% compared with that in CK₀. The water loss rate was significantly reduced by 27.27% compared with that in CK₀, while the relative water content was significantly increased by 12.35% compared with that in CK₀. Overall, spraying appropriate concentration of exogenous betaine could significantly alleviate the damage of drought stress on flue-cured tobacco seedlings.

Key words: betaine; drought stress; flue-cured; tobacco; antioxidant enzyme osmotic; osmotic adjustment substances

收稿日期:2023-03-02

基金项目:甘肃省烟草公司庆阳市公司科技计划项目

作者简介:魏晓凯(1994-),男,河南漯河人,在读硕士,研究方向:烟草栽培。

通信作者:罗小兵(1977-),男,甘肃庆阳人,农艺师,主要从事烟草栽培研究工作。

烟叶作为我国一种重要的经济作物,株高叶大,组织非常柔嫩,含水量特别高,对水分较为敏感。然而,在我国北方许多烟区,由于地理位置等多种因素的影响,干旱问题时有发生,这已成为北方烟区烟草可持续健康发展的主要限制性因素^[1-2]。因此,积极探寻抗旱途径和方法,增强烤烟的抗旱能力对提高北方烟区烟叶的品质、产量以及烟农经济效益意义重大。

有研究表明,在长期缺水条件下,烤烟的生长会受到抑制,烟株萎蔫,根系发育不良,叶片小且偏厚,叶数也会有不同程度的减少^[3]。孙明升等^[4]研究发现,严重的干旱胁迫会造成植物细胞膜结构和功能发生变化,原生质失水变性,水解酶活性增强,MDA 含量增加,光合能力减弱,加剧对细胞毒害。孙梅霞等^[5]研究发现,长期的干旱胁迫会使烤烟叶片的组织变密,糖类物质含量降低,烟碱和蛋白质等含氮化合物增加,香气不足,吃味差且余味辛辣,严重影响烟叶的工业可用性和烟农的经济利益。前人对于如何提高植物的抗旱性探究出了很多方法。师雅鑫等^[6]探索了干旱胁迫下不同施氮水平对梭梭幼苗生理响应的影响,结果表明,5.00 g/m²的氮肥可以提高幼苗可溶性蛋白、可溶性糖含量,进而提高抗旱能力。罗正英等^[7]以甘蔗幼苗为试验材料,探索了海藻糖对干旱胁迫下甘蔗幼苗生理指标的影响,结果表明,海藻糖可以通过提高 SOD 和 POD 的活性来降低干旱胁迫引起的氧化毒害,达到缓解干旱胁迫的目的。通过外源物质提高抗旱能力因其投入低、效果好及抗逆性广的特点,从而被广大农业科技工作者所推崇。

甜菜碱是一种广泛分布在植物中的一种无毒渗透调节物质,早在 20 世纪 80 年代人们就发现,甜菜碱通过降低细胞的渗透势,减弱对膜、蛋白质、酶等物质结构和功能的逆境损伤^[8]。代欢欢等^[9]采用人工模拟盐胁迫的方式探索了外源甜菜碱对盐胁迫下颠茄生理特性的影响,结果表明,叶面喷施甜菜碱可以显著提高逆境胁迫下颠茄叶片的叶绿素含量,增强叶绿体希尔反应活力,提高光合能力。马明臻等^[10]以 2 年生的苹果幼苗为研究对象,采用叶面喷施的方式,研究了甜菜碱对干旱胁迫的缓解作用,结果表明,喷施甜菜碱显著增加幼苗的相对含水率,提高叶绿素含量,增强光合性能,减弱干旱胁迫对苹果幼苗的伤害。前人对于甜菜碱在抗逆方面的研究大多集中在苹果、辣椒、小麦和苜蓿等作物上,而对于烤烟的研究却鲜有

报道。

本研究采用室内盆栽方法,以烤烟秦烟 96 为供试品种,用 15% 的聚乙二醇(PEG 6000)模拟干旱胁迫环境,以 4 个浓度(35、40、45、50 mmol/L)的甜菜碱对烤烟幼苗进行叶面喷施,旨在探究外源甜菜碱对干旱胁迫下烤烟幼苗生理特性的影响,明确烤烟生产中干旱胁迫的生理机理和缓解干旱胁迫的最适甜菜碱浓度,为解决烤烟生产中的干旱问题寻求更多途径。

1 材料和方法

1.1 供试材料

供试烤烟品种为秦烟 96;外源甜菜碱,纯度≥99%。

1.2 试验设计

试验于 2022 年 6 月在人工气候室中进行,采用漂浮育苗,当烤烟幼苗长至 4 片真叶时,移栽入盛有 Hoagland 营养液的塑料盆中。在 Hoagland 营养液中加入浓度为 15% (m/v) 的 PEG 6000 模拟干旱环境。试验共设置 6 个处理:CK. 叶面喷施蒸馏水;CK₀. 干旱胁迫+叶面喷施蒸馏水;T1. 干旱胁迫+叶面喷施 35 mmol/L 的甜菜碱;T2. 干旱胁迫+叶面喷施 40 mmol/L 的甜菜碱;T3. 干旱胁迫+叶面喷施 45 mmol/L 的甜菜碱;T4. 干旱胁迫+叶面喷施 50 mmol/L 的甜菜碱。每个处理进行 3 次重复,每天 17:00 左右喷施一次相应浓度的甜菜碱溶液,连续喷施 3 d,在胁迫第 5 天后进行各项指标的测定。

1.3 测定指标及方法

按照《YC/T 142—2010》测定农艺性状(株高和叶面积);将烤烟幼苗地上部分和地下部分,置于 105 °C 烘箱中杀青 15 min 后,80 °C 烘干,分别测定其干物质量;抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性、超氧阴离子产生速率和 MDA 含量采用试剂盒测定;根系活力、渗透调节物质(可溶性蛋白、脯氨酸)含量分别采用 TTC 法、考马斯亮蓝 G-250 染色法和水合茚三酮法测定^[11-13]。采用型号为 Li-6400 的光合仪于 9:00—11:00 测定叶片光合特性的相关指标;叶绿素含量的测定参照李合生^[14]的方法进行;叶片相对含水率和失水率采用李鹏辉^[15]的方法测定。

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2016 和 SPSS 17.0 进行数据处理和分析。

2 结果与分析

2.1 不同浓度外源甜菜碱对烤烟幼苗农艺性状和生物量的影响

表1结果表明,干旱胁迫(CK₀)下烤烟幼苗的株高、叶面积和地上部分干物质质量均明显降低,较CK分别降低8.47%、32.25%和25.93%,说明干旱胁迫抑制了烤烟幼苗的生长发育。叶面喷施甜菜碱显著增加了烤烟幼苗的株高($P<0.05$),T1、T2、

T3、T4处理分别较CK₀增加3.15%、5.12%、6.69%和5.91%;低浓度的甜菜碱对于提高幼苗叶面积作用不大,而浓度为40、45、50 mmol/L时作用较为明显,分别较CK₀增加33.09%、38.78%和34.26%;干旱胁迫下叶面喷施甜菜碱浓度为45、50 mmol/L时显著增加了幼苗的地上部干物质质量,较CK₀均增加25.00%,而喷施甜菜碱对地下部干物质质量则没有明显的影响。整体来看,甜菜碱可以有效促进烤烟幼苗的生长发育,改善植物学性状。

表1 不同处理下的烤烟幼苗农艺性状和生物量调查
Tab.1 Investigation of agronomic traits and biomass of flue-cured tobacco seedlings under different treatments

处理 Treatment	株高/cm Plant height	叶面积/cm ² Leaf area	地上部干物质质量/(g/株) Aboveground dry matter mass	地下部干物质质量/(g/株) Underground dry matter mass
CK	5.55±0.03a	32.96±0.44a	0.27±0.01a	0.06±0.01a
CK ₀	5.08±0.12d	22.33±0.48d	0.20±0.02b	0.05±0.01a
T1	5.24±0.06c	23.04±0.51d	0.21±0.01b	0.06±0.02a
T2	5.34±0.02b	29.72±0.53c	0.21±0.01b	0.05±0.00a
T3	5.42±0.07b	30.99±0.47b	0.25±0.00a	0.06±0.01a
T4	5.38±0.11b	29.98±0.16c	0.25±0.01a	0.06±0.00a

注:同列不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)。下同。
Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences between different treatments($P<0.05$). The same as below.

2.2 不同浓度外源甜菜碱对烤烟幼苗超氧阴离子产生速率和MDA含量的影响

由图1可知,与对照CK相比,干旱胁迫加剧了烤烟幼苗的膜脂过氧化程度,MDA含量也显著增加,而叶面喷施甜菜碱的浓度为40、45、50 mmol/L时,与CK₀相比,烤烟幼苗的超氧阴离子产生速率分别显著降低了20.70%、39.88%和36.55% ($P<$

0.05),而喷施浓度为35 mmol/L时则没有明显的变化;干旱胁迫下,与CK₀相比,叶面喷施甜菜碱显著降低了烤烟幼苗的MDA含量,各处理的降幅分别为30.28%、40.20%、52.28%和41.53%。说明干旱胁迫下叶面喷施适宜浓度的外源甜菜碱可以有效减少烤烟幼苗的活性氧积累,降低胁迫对细胞的毒害作用。

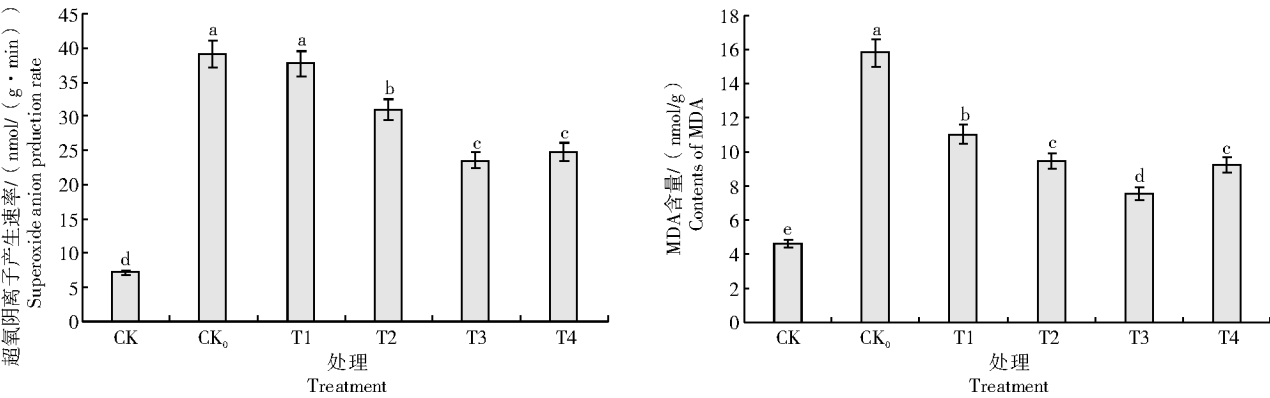


图1 不同处理下烤烟幼苗的超氧阴离子产生速率和MDA含量
Fig.1 The superoxide anion production rate and MDA content in flue-cured tobacco seedlings under different treatments

2.3 不同浓度外源甜菜碱对烤烟幼苗抗氧化酶活性的影响

由图2可知,干旱胁迫下烤烟幼苗的SOD、POD和CAT活性均显著提高($P<0.05$)。与CK₀相

比,叶面喷施甜菜碱浓度为35、40、45、50 mmol/L时,烤烟幼苗的SOD活性分别显著提高了18.29%、21.88%、44.04%和12.69%;POD活性分别显著提高了21.44%、31.94%、36.33%和31.58%;CAT活

性分别显著提高了 52.28%、75.15%、104.26% 和 84.15%。烤烟幼苗的 SOD、POD 和 CAT 活性均在叶面喷施浓度为 45 mmol/L 达到最大值。随着叶面喷施甜菜碱浓度的升高,幼苗的 SOD、POD 和

CAT 活性 T4 处理与 T3 处理相比有下降趋势,但均高于干旱处理。说明外源甜菜碱对提高烤烟幼苗的抗氧化酶活性有显著的作用,但浓度过高时,作用效果也会逐渐减弱。

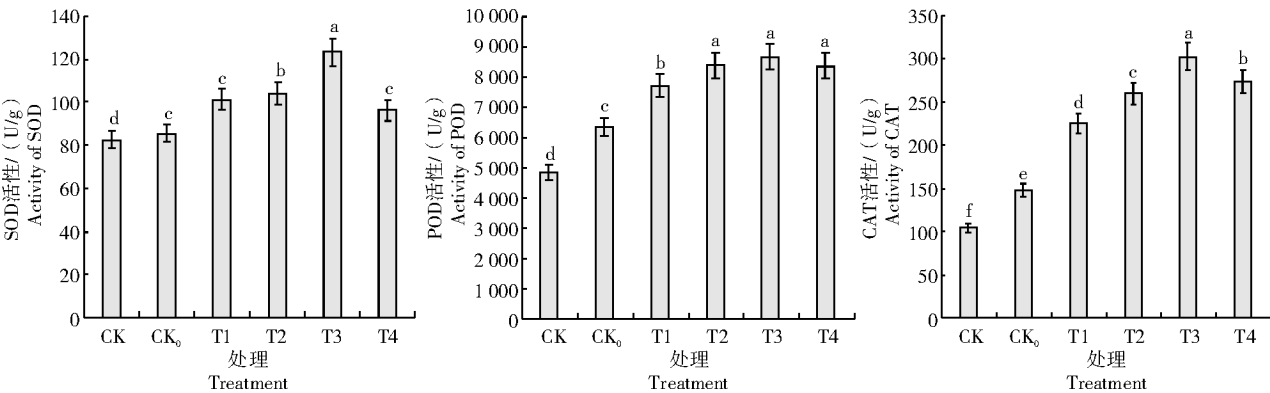


图2 不同处理下烤烟幼苗 SOD、POD、CAT 活性
Fig.2 The activity of SOD, POD, and CAT in flue-cured tobacco seedlings under different treatments

2.4 不同浓度外源甜菜碱对烤烟幼苗光合特性的影响

由表 2 可知,干旱胁迫不利于叶绿素的合成和积累,而叶面喷施甜菜碱能够不同程度上增加烤烟幼苗的叶绿素含量。其中,与 CK₀相比,甜菜碱喷施浓度为 40、45、50 mmol/L 时,叶绿素含量增幅较大,分别提高了 77.38%、177.38% 和 154.76%,而浓度为 35 mmol/L 时则没有明显的作用。

随着喷施甜菜碱浓度的增加,烤烟幼苗的 Pn、Gs 和 Tr 均呈现先升高后降低的变化趋势,而 Ci 则

没有明显的变化规律。与 CK₀相比,叶面喷施甜菜碱, T1、T2、T3、T4 处理的 Pn 分别显著提高了 52.55%、105.90%、116.58% 和 110.37% ($P<0.05$), Gs 分别显著提高了 24.32%、56.76%、72.97% 和 59.46% ($P<0.05$), Tr 分别显著提高了 40.46%、43.81%、67.27% 和 63.14% ($P<0.05$), 而 Ci 则降低了 1.80%、22.45%、22.31% 和 30.10%。说明适宜浓度的甜菜碱能够提高干旱胁迫下烤烟幼苗的光合特性,进而增强其抗旱能力,促进生长发育。

表2 不同处理下烤烟幼苗光合特性调查
Tab.2 Investigation of photosynthetic characteristics of flue-cured tobacco seedlings under different treatments

处理 Treatment	Pn/($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	Gs/($\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	Ci/($\mu\text{L}/\text{L}$)	Tr/($\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)	叶绿素/(mg/g) Chlorophyll
CK	36.67±2.45a	0.81±0.02a	188.02±7.58c	7.74±1.20a	3.53±0.02a
CK ₀	16.10±1.46e	0.37±0.07d	335.94±8.59a	3.88±1.33d	0.84±0.04d
T1	24.56±1.42d	0.46±0.06c	341.99±8.36a	5.45±0.85c	1.15±0.12cd
T2	33.15±0.09c	0.58±0.03b	260.51±8.47b	5.58±0.78c	1.49±0.12c
T3	34.87±2.45b	0.64±0.04b	260.98±10.24b	6.49±1.14b	2.33±0.03b
T4	33.87±2.48bc	0.59±0.01b	234.81±11.24b	6.33±1.21b	2.14±0.02b

2.5 不同浓度外源甜菜碱对烤烟幼苗渗透调节物质含量的影响

从图 3 可以看出,干旱胁迫下烤烟幼苗的脯氨酸和可溶性蛋白含量均明显增加,与 CK 相比,分别增加 59.20% 和 25.47%。随着喷施甜菜碱浓度的增加,脯氨酸和可溶性蛋白含量均呈先升高后降低的变化趋势,与单独干旱胁迫处理 CK₀相比, T1、T2、T3、T4 处理的脯氨酸含量分别显著提高了

41.61%、94.42%、156.64% 和 93.83% ($P<0.05$), 可溶性蛋白含量分别显著提高了 39.55%、65.82%、93.58% 和 51.04% ($P<0.05$), 尤以浓度 45 mmol/L 时效果最好。说明适宜浓度的外源甜菜碱有利于降低细胞渗透势,促进细胞的渗透平衡。

2.6 不同浓度外源甜菜碱对烤烟幼苗根系活力、失水率和相对含水率的影响

根系是植物吸收矿质营养的主要器官。由图 3

可知,干旱胁迫降低了烤烟幼苗的根系活力。与CK₀处理相比,叶面喷施甜菜碱能够显著增加幼苗的根系活力,T1、T2、T3、T4处理分别增加70.84%、93.34%、130.77%和86.20%;但随着甜菜

碱浓度的增加,根系活力先升高后降低,尤以浓度为45 mmol/L时效果最好。说明只有适宜的甜菜碱浓度才能最大限度的发挥作用。

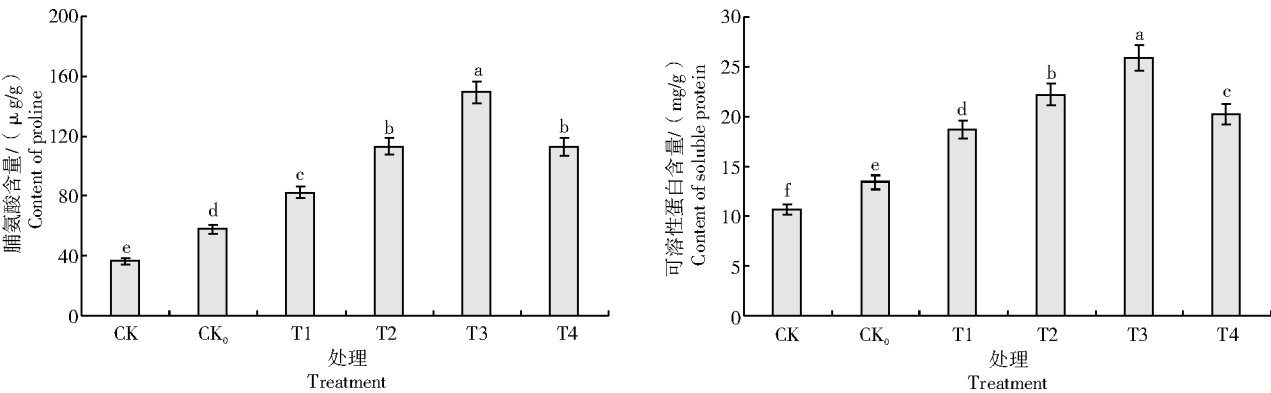


图3 不同处理下烤烟幼苗的脯氨酸和可溶性蛋白含量
Fig.3 The content of proline and soluble protein in flue-cured tobacco seedlings under different treatments

由表3可知,干旱胁迫下,叶面喷施甜菜碱显著提高了烤烟幼苗的相对含水率,降低了失水率。而叶面喷施甜菜碱能够提高其相对含水率,T1、T2、T3、T4处理分别较CK₀提高2.47%、4.94%、12.35%和11.11%;而失水率则相反,T1、T2、T3、T4处理分别较CK₀降低6.06%、18.18%、27.27%和24.24%。说明适宜浓度的甜菜碱能够增强烤烟幼苗的保水能力,降低失水率。

表3 不同处理下烤烟幼苗的根系活力、失水率和相对含水率
Tab.3 Root vitality, water loss rate, and relative water content in flue-cured tobacco seedlings under different treatments

处理 Treatment	根系活力/(mg/g) Root activity	失水率/% Water loss rate	相对含水率/% Relative water content
CK	418.17±21.25a	0.22±0.01e	0.92±0.12a
CK ₀	149.78±13.25e	0.33±0.03a	0.81±0.06e
T1	255.88±13.69d	0.31±0.14b	0.83±0.03d
T2	289.58±20.01c	0.27±0.00c	0.85±0.02c
T3	345.65±28.39b	0.24±0.01d	0.91±0.02ab
T4	278.89±24.25c	0.25±0.02d	0.90±0.01b

3 结论与讨论

植物的根系活力反映了其对营养物质的吸收能力,而干物质积累量则是营养成分多寡的重要指标^[16-17]。在本研究中,干旱胁迫显著降低了烤烟幼苗的株高、叶面积、干物质质量和根系活力,这主要是因为干旱严重抑制了烤烟幼苗根系的H⁺-

ATPase活性,导致幼苗的生长发育受阻,植株矮小,影响了形态建成。而叶面喷施外源甜菜碱可以显著提高烤烟幼苗的株高、叶面积、干物质质量和根系活力,这与柴文臣等^[18]的研究类似。原因是甜菜碱可以通过提高根系质膜H⁺-ATPase活性,增加根系活力,进而促进对水分和营养物质的吸收能力,这也可能与甜菜碱作为渗透调节物质降低了细胞的膨压有关^[19]。

植物在受到逆境胁迫时,会降低细胞对活性氧的清除能力,MDA含量急剧增加,细胞膜受到破坏,影响植物正常生长^[20-21]。而抗氧化系统是由多种抗氧化酶组成的,主要包括SOD、POD和CAT等,它们相互作用构成的网络能保护细胞免受氧化应激伤害。华智锐等^[22]研究表明,逆境胁迫下,甜菜碱可以显著增强龙胆幼苗的SOD、POD和CAT活性,降低活性氧积累,这与本研究结果一致。在本研究中,适宜浓度的甜菜碱进一步刺激了烤烟幼苗SOD、POD和CAT活性,提高了烟株的抗氧化能力,降低了逆境伤害。究其原因,一些学者认为,甜菜碱可以和抗氧化酶的酶蛋白结合,进而促进了酶蛋白的激活,提高了抗氧化酶的活性,降低了脂质过氧化伤害^[23-24]。

光合作用是一切生物体的物质来源。有研究表明,植物叶片的光合作用会对于干旱胁迫产生显著的消极响应^[25]。在本研究中,干旱胁迫下烤烟幼苗的光合能力显著降低,这与范春丽等^[26]研究结果一致。原因有2个,一是干旱胁迫导致了烤烟叶片的气孔导度下降;二是干旱胁迫下,烤烟幼苗的PSⅡ

反应活性中心降低,对光能的转化效率减弱,过剩的光能对光合作用产生了光抑制^[27]。研究发现,外源甜菜碱可以通过稳定 PS II 放氧复合体的结构来提高逆境胁迫下植物的光合能力,也有研究认为,甜菜碱促进光合能力的提高与植物气孔导度的开放程度有关^[28-29]。在本研究中,干旱胁迫下喷施适宜浓度的甜菜碱可以显著提高烤烟幼苗的 Pn、Gs 和 Tr,降低 Ci,这与李帆等^[30]的研究相一致。此外,本研究还发现,喷施外源甜菜碱对于提高烤烟叶片叶绿素含量也有明显的作用,这可能也与甜菜碱能够稳定 PS II 放氧复合体的结构有关。

本研究中干旱胁迫时烤烟幼苗的脯氨酸和可溶性蛋白的含量显著提高,而随着甜菜碱浓度的增加,2 种渗透调节物质含量均呈先升高后降低的变化趋势,但均显著高于 CK₀ ($P < 0.05$),这与张玲等^[31]报道的外源甜菜碱可以显著提高干旱胁迫下苹果叶片的脯氨酸和可溶性蛋白的含量的结果一致。研究进一步发现,外施 45~50 mmol/L 甜菜碱可以显著提高烤烟根系活力和幼苗的含水率,减少幼苗失水率,这与黄义春等^[32]在玉米上的研究类似。这主要是因为甜菜碱能够通过积累植物内渗透调节物质含量,降低细胞渗透势,维持了细胞的膨压,进而保护了细胞膜结构和功能的稳定,促进了植物对水分的吸收能力。

本研究以 PEG6000 模拟干旱环境,通过采取室内盆栽的方法,设置 35、40、45、50 mmol/L 的 4 个甜菜碱处理对烤烟幼苗进行叶面喷施,结果表明,干旱胁迫下,烤烟幼苗的生长发育受到抑制,而叶面喷施甜菜碱能够通过提高烤烟幼苗的渗透调节能力,增加抗氧化酶活性和光合能力,来降低细胞的过氧化损伤,增强烟株对水分的吸收和利用能力,进而促进烟苗的生长发育,提高其抗旱能力,尤以 45 mmol/L 甜菜碱处理效果最佳。但因本研究是在人工气候室中进行,具有一定的局限性,后续将在烟叶大田生长时期进一步验证。

参考文献:

- [1] 何辰宇,李蓓蓓,杨菲. 高温干旱对茶叶生产的影响及应对措施[J]. 江苏农业科学,2016,44(4):215-217.
HE C Y, LI B B, YANG F. Effects of high temperature and drought on tea production and countermeasures[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2016, 44(4): 215-217.
- [2] 郑世英,郑芳,潘恩敬,等. 干旱胁迫对马铃薯苗期生理指标的影响[J]. 安徽农学通报,2021,27(5):14-15.
ZHENG S Y, ZHENG F, PAN E J, et al. Effects of drought stress on physiological indexes of potato seedlings[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2021, 27(5): 14-15.
- [3] 单嘉烨,张学伟,鄢敏,等. 喷施稀土微肥对干旱胁迫下烤烟生长及生理特性的影响[J]. 作物杂志,2023(2):100-105.
SHAN J Y, ZHANG X W, YAN M, et al. Effects of spraying rare earth micro-fertilizer on growth and physiological characteristics of flue-cured tobacco under drought stress[J]. Crops, 2023(2): 100-105.
- [4] 孙明升,胡颖,陈旋,等. 外源调节物质对干旱胁迫下格木幼苗生理特性的影响[J]. 林业科学,2020,56(10):165-172.
SUN M S, HU Y, CHEN X, et al. Effects of exogenous regulating substances on physiological characteristics of *Erythrophloeum fordii* seedlings under drought stress[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2020, 56(10): 165-172.
- [5] 孙梅霞,汪耀富,张全民,等. 烟草生理指标与土壤含水量的关系[J]. 中国烟草科学,2000,21(2):30-33.
SUN M X, WANG Y F, ZHANG Q M, et al. Relationship between tobacco physiological indexes and soil moisture content[J]. Chinese Tobacco Science, 2000, 21(2): 30-33.
- [6] 师雅鑫,王泽,任财等. 不同施氮水平下梭梭幼苗对干旱胁迫的生理响应研究[J/OL]. 广东农业科学:1-9[2024-01-01].
SHI Y X, WANG Z, REN C, et al. Physiological response of *Haloxylon ammodendron* seedlings to drought stress under different nitrogen application levels[J/OL]. Guangdong Agricultural Science: 1-9[2024-01-01]
- [7] 罗正英,胡鑫,刘新龙,等. 外源海藻糖提高甘蔗幼苗抗旱能力并促进植株生长[J]. 中国农业科学,2023,56(21):4208-4218.
LUO Z Y, HU X, LIU X L, et al. Application of trehalose enhances drought resistance in sugarcane seedlings and promotes plant growth[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2023, 56(21): 4208-4218.
- [8] 王贵平,薛晓敏,路超,等. 甜菜碱提高植物抗逆性的作用及其作用机理[J]. 江西农业学报,2014,26(8):22-26.
WANG G P, XUE X M, LU C, et al. Role of glycinebetaine in improvement of plant stress resistance and its action mechanism[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2014, 26(8): 22-26.
- [9] 代欢欢,山雨思,辛正琦,等. 外源甜菜碱对盐胁迫下颠茄生理特性及托品烷类生物碱含量的影响[J]. 植物科学学报,2020,38(3):400-409.
DAI H H, SHAN Y S, XIN Z Q, et al. Effects of exogenous betaine on physiological characteristics and tropidine alkaloid content in *Atropa belladonna* L. under NaCl stress[J]. Plant Science Journal, 2020, 38(3): 400-409.
- [10] 马明臻. 干旱胁迫下外源甜菜碱对苹果叶片光合及相关特性的影响[J]. 中国南方果树,2016,45(5):113-116,120.
MA M Z. Effects of exogenous betaine on photosynthesis and related characteristics of apple leaves under drought stress[J]. South China Fruits, 2016, 45(5): 113-116, 120.
- [11] 蔡何青,李彩斌,戴彬,等. 不同生物炭用量对烤烟钾素积累及产量的影响[J]. 山西农业科学,2022,50(8):1131-1135.
CAI H Q, LI C B, DAI B, et al. Effects of different biochar amounts on potassium accumulation and yield of flue-cured tobacco[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2022, 50(8): 1131-1135.
- [12] 田佳,李佳,孟清波,等. 不同苹果品种叶片耐热阈值及高温下生理生化响应[J]. 河南农业科学,2021,50(1):121-128.
TIAN J, LI J, MENG Q B, et al. Heat tolerance threshold and

- physiological and biochemical responses of leaves of different apple varieties[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2021, 50(1): 121-128.
- [13] 聂永雄,覃永业,唐世斌,等. PEG胁迫对六堡茶生理指标的影响[J]. 山西农业科学, 2020, 48(4): 535-539.
- NIE Y X, QIN Y Y, TANG S B, et al. Effects of PEG stress on physiological indexes of Liupao tea[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2020, 48(4): 535-539.
- [14] 李合生,王学奎. 现代植物生理学[M]. 4版. 北京:高等教育出版社, 2019.
- LI H S, WANG X K. Modern plant physiology[M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2019.
- [15] 李鹏辉,向金友,王林,等. 干旱胁迫下外源褪黑素对烟草幼苗生理特性的影响[J]. 中国农业科技导报, 2019, 21(5): 41-48.
- LI P H, XIANG J Y, WANG L, et al. Effects of exogenous melatonin on physiological characteristics of tobacco seedlings under drought stress[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2019, 21(5): 41-48.
- [16] 麻云霞,李钢铁,张宏武,等. 外源硅对酸枣生长和生理生化特征的影响[J]. 江苏农业学报, 2018, 34(5): 1113-1119.
- MA Y X, LI G T, ZHANG H W, et al. Effects of exogenous silicon on growth, physiological and biochemical characteristics of zizyphus jujube plant[J]. Jiangsu Journal of Agricultural Sciences, 2018, 34(5): 1113-1119.
- [17] 常云霞,徐克东,陈臻,等. 水杨酸对低温胁迫下大豆幼苗生长抑制的缓解效应[J]. 大豆科学, 2012, 31(6): 927-931.
- CHANG Y X, XU K D, CHEN C, et al. Salicylic acid mitigating the inhibition of low temperature stress to soybean seedlings[J]. Soybean Science, 2012, 31(6): 927-931.
- [18] 柴文臣,阎世江. 甜菜碱对干旱胁迫下茄子幼苗生长及生理指标的影响[J]. 中国瓜菜, 2021, 34(8): 78-83.
- CHAI W C, YAN S J. Effect of betaine on the growth and physiological indexes of eggplant seedlings under drought stress[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2021, 34(8): 78-83.
- [19] 王洁敏,陈祖武,陈英姿,等. 甜菜碱对植物镉胁迫抗性影响的研究进展[J]. 湖南农业科学, 2022(10): 103-106.
- WANG J M, CHEN Z W, CHEN Y Z, et al. Research progress on the regulation of betaine on plant resistance to cadmium stress[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2022(10): 103-106.
- [20] 李素华,余佳,韩浩章,等. 干旱胁迫下外源ABA处理对孔雀草幼苗生理特性的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2021, 42(4): 8-11.
- LI S H, YU J, HAN H Z, et al. Effects of exogenous ABA on physiological characteristics of *Tagetes patula* seedlings under drought stress[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University(Natural Science Edition), 2021, 42(4): 8-11.
- [21] 朱春权,徐青山,曹小闯,等. 不同属性特征基质对早稻秧苗耐低温的影响[J]. 中国水稻科学, 2021, 35(5): 503-512.
- ZHU C Q, XU Q S, CAO X C, et al. Effects of substrates with different properties on chilling tolerance of early rice seedlings[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2021, 35(5): 503-512.
- [22] 华智锐,崔行,李小玲. 外源甜菜碱对盐胁迫下龙胆幼苗生理特性的影响[J]. 江西农业学报, 2022, 34(5): 81-87.
- HUA Z R, CUI H, LI X L. Effects of exogenous betaine on physiological characteristics of *Gentiana scabra* seedlings under salt stress[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2022, 34(5): 81-87.
- [23] LOU Y H, YANG Y, HU L X, et al. Exogenous glycinebetaine alleviates the detrimental effect of Cd stress on perennial ryegrass[J]. Ecotoxicology, 2015, 24(6): 1330-1340.
- [24] 马婷燕,李彦忠. 外源甜菜碱对NaCl胁迫下紫花苜蓿种子萌发及幼苗抗性的影响[J]. 草业科学, 2019, 36(12): 3100-3110.
- MA T Y, LI Y Z. Effects of exogenous betaine on alfalfa seed germination and seedling resistance under NaCl stress[J]. Pratacultural Science, 2019, 36(12): 3100-3110.
- [25] 高渐飞,周玮,孙燕,等. 干旱胁迫对药用植物马比木叶片光合特性的影响[J]. 信阳师范学院学报(自然科学版), 2022, 35(4): 549-556.
- GAO J F, ZHOU W, SUN Y, et al. The effect of drought stress on the photosynthetic characteristics of leaves of *Nothapodytes pittosporoides*[J]. Journal of Xinyang Normal University(Natural Science Edition), 2022, 35(4): 549-556.
- [26] 范春丽,罗青. 干旱胁迫下外源甜菜碱对石榴光合作用、渗透调节及保护酶活性的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(11): 229-232.
- FAN C L, LUO Q. Effects of exogenous betaine on photosynthesis, osmotic adjustment and protective enzyme activity of pomegranate under drought stress[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2016, 44(11): 229-232.
- [27] 吴雨涵,刘文辉,刘凯强,等. 干旱胁迫对燕麦幼苗叶片光合特性及活性氧清除系统的影响[J]. 草业学报, 2022, 31(10): 75-86.
- WU Y H, LIU W H, LIU K Q, et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and active oxygen scavenging system of oat seedlings leaves[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(10): 75-86.
- [28] 侯彩霞,於新建,李荣,等. 甜菜碱稳定PSⅡ放氧中心外周多肽机理[J]. 中国科学C辑:生命科学, 1998, 28(4): 355-361.
- HOU C X, YU X J, LI R, et al. Mechanism of betaine stabilizing peripheral polypeptide of PSII oxygen evolution center[J]. Scientia Sinica(Vitae), 1998, 28(4): 355-361.
- [29] MÄKELÄ P, MUNNS R, COLMER T D, et al. Effect of foliar applications of glycinebetaine on stomatal conductance, abscisic acid and solute concentrations in leaves of salt- or drought-stressed tomato[J]. Functional Plant Biology, 1998, 25(6): 655-663.
- [30] 李帆,莫朝牧,李晓衡,等. 甜菜碱对盐胁迫下糯米幼苗光合特性的影响[J]. 天津农林科技, 2021(6): 9-11.
- LI F, MO C M, LI X H, et al. Effects of photosynthetic characteristics of waxy corn seedlings under salt stress[J]. Science and Technology of Tianjin Agriculture and Forestry, 2021(6): 9-11.
- [31] 张玲. 黄腐酸和甜菜碱对苹果抗旱生理及果实产量品质的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2016.
- ZHANG L. The effects of humic acid and betaine on drought resistance physiology and fruit yield and quality of apples[D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University, 2016.
- [32] 黄义春,李建民,段留生,等. 甜菜碱对玉米幼苗抗旱性的诱导效应[J]. 玉米科学, 2011, 19(1): 95-100.
- HUANG Y C, LI J M, DUAN L S, et al. Drought resistance of maize seedlings induced by betaine[J]. Journal of Maize Sciences, 2011, 19(1): 95-100.