

张子玉,裴红宾,李 莉,等. 不同水分条件下绿豆苗期对氮肥的生理响应[J]. 江苏农业科学,2025,53(9):69-79.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.09.010

不同水分条件下绿豆苗期对氮肥的生理响应

张子玉¹,裴红宾¹,李 莉²,景茂雅¹,秦 成²,合 展³,张泽燕⁴,申 浩²,连慧达²

(1. 山西师范大学生命科学学院,山西太原 030031; 2. 长治学院生命科学系,山西长治 046000;

3. 西北农林科技大学水土保持与荒漠化整治全国重点实验室,陕西杨凌 712100; 4. 山西农业大学农学院,山西太原 030031)

摘要:为明确施氮和不同水分条件下绿豆生长及生理特性的影响,采用盆栽试验,以晋绿豆 3 号、晋绿豆 9 号为供试材料,于 2 叶 1 心期研究 2 个水分条件(充足供水 W1:田间持水量为 70%~75%;干旱胁迫 W2:田间持水量为 30%~35%) 和 2 个氮素水平[无氮 N1:0 g/kg(以干土计,其他同);正常氮水平 N2:0.1 g/kg],对绿豆苗期生长、光合特性、渗透调节能力以及抗氧化酶活性等的影响。结果表明,与 W1N1 处理相比,W2N1 处理晋绿豆 3 号和晋绿豆 9 号植株地上部干重分别降低 19.23%、17.14%,根冠比分别提高 51.35%、35.90%。与 W2N1 处理相比,W2N2 处理晋绿豆 3 号和晋绿豆 9 号植株的净光合速率分别提高 70.83% 和 1.31 倍,脯氨酸含量分别提高 16.43%、17.45%。与 W1N2 处理相比,W2N1 处理晋绿豆 3 号和晋绿豆 9 号植株 SOD 活性分别增加 38.51%、31.05%,可溶性蛋白含量分别增加 25.13%、10.00%。隶属函数分析结果表明,W2N1 处理下的综合评价晋绿豆 9 号(0.643) > 晋绿豆 3 号(0.559)。晋绿豆 3 号植株叶片相对含水量与叶绿素含量、渗透调节物质之间存在显著或极显著负相关关系。晋绿豆 9 号植株叶绿素含量、渗透调节物质含量与地下部生物量、总根长、根冠比呈显著或极显著正相关关系,MDA 含量与根冠比呈显著正相关关系,与根系吸收表面积、叶面积、光合特性指标呈显著或极显著负相关关系。主成分分析结果表明,第 1 主成分(PCA1)和第 2 主成分(PCA2)分别解释 42.5%、32.5%。其中,W2N1 下第 1 主成分中贡献较大的依次是地上部干重、地下部干重、根系吸收表面积、叶面积、光合特性指标、渗透调节物质含量、抗氧化酶活性,第 2 主成分中贡献较大的依次是叶片相对含水量、叶绿素含量、蒸腾速率、瞬时水分利用效率、可溶性糖含量、丙二醛含量。可见,通过干旱条件下施用氮肥可促进渗透调节物质积累,调节抗氧化酶系统活性,改善干旱胁迫下绿豆的生长特性。

关键词:绿豆;干旱胁迫;氮肥;光合能力;生理特性

中图分类号:S522.06 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)09-0069-11

干旱胁迫不仅会限制植物养分的获取与分配、气孔开度,致使光合受阻、细胞内活性氧(ROS)代谢失衡以及细胞膜、细胞器、大分子物质等受到损伤,还会缩短植物生育期,影响作物籽粒营养积累,降低作物产量与品质^[1-2]。植物通过形态与生理等方面的响应,表现出不同的应对策略以适应干旱胁迫^[3]。植物根系接触到干旱环境后,通过调节根系形态与生理应对水分短缺,并降低气孔导度、光合速率减少水分蒸腾,促进地上部渗透调节物质(可溶性蛋白、脯氨酸、可溶性糖)的积累维持细胞水分平衡,上调抗氧化酶系统如超氧化物歧化酶

(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)的活性来清除干旱胁迫导致的活性氧累积,降低膜脂过氧化作用,减缓植物受到二次伤害^[4-6]。

干旱程度的加剧导致土壤有机质、全氮、全磷等养分含量降低,改变植物硝酸还原酶活性,进而影响氮素吸收与积累,抑制植物生长^[7-8]。而缺氮条件也会导致植物的关键通路物质合成受阻,进而对光合进程、渗透物质合成和抗氧化酶系统产生负面影响^[9]。此外,研究发现植物体内存在密切的水氮交互,适当添加水分能够缓解氮素短缺对植物造成的生长抑制^[10]。适量增施氮肥同样能够促进植物对水分的利用,进而提高抗氧化酶活性,缓解干旱胁迫造成的损伤^[11-12]。

绿豆[*Vigna radiata* (L.) R. Wilczek]作为我国重要的经济作物,在热带、亚热带、温带高海拔地区均有广泛种植。其生育期短、适应能力强、营养和食用价值高,因而在我国农产品进出口、加工利用以及种植结构调整等方面发挥着重要作用。山

收稿日期:2024-04-03

基金项目:山西省基础研究计划(编号:20210302124362_20210302124144);

国家食用豆产业技术体系建设专项(编号:CARS-08-G10)。

作者简介:张子玉(2000—),男,山西长治人,硕士研究生,主要从事植物逆境生理研究。E-mail:zzyyyy0821@163.com。

通信作者:连慧达,博士,副教授,主要从事作物逆境栽培生理生态等研究。E-mail:lianhuidada@163.com。

西省作为绿豆主产区之一,长期受到干旱胁迫的影响^[13]。过度施氮肥导致土壤酸化、土壤溶解性有机碳含量降低等问题,阻碍了绿豆高产优质、减水减肥等目标的实现^[14]。目前水氮耦合的研究多集中在增产提质和水氮利用效率等方面,而关于不同水氮条件下水氮耦合对绿豆生长的影响研究较少^[15-16]。山西省极容易发生“春旱”现象,幼苗期又作为植物生长的关键期,因此本研究通过增施氮肥和控制土壤含水量试验,探讨氮素、水分及其交互作用对 2 个绿豆品种幼苗农艺性状与生理指标的影响,揭示不同品种绿豆对不同水氮条件响应的机制差异,以期为利用氮肥和水分调控缓解干旱和低氮胁迫对绿豆生长的不利影响提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为晋绿豆 3 号和晋绿豆 9 号,均由山西农业大学提供。供试土壤选取当地农田耕层 1 m 以下的土壤样品,风干,去除杂质后,将其研磨过筛并充分混匀,用于盆栽试验,土壤容重为 0.274 g/cm^3 ,田间持水量为 21.4%。供试肥料为尿素(含 N 46%)、氯化钾(含 K_2O 52%)、过磷酸钙(含 P_2O_5 15%)。

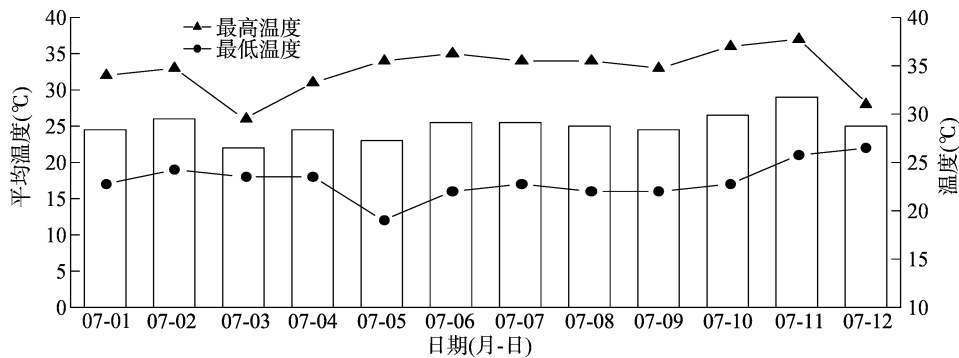


图1 日温度变化曲线

1.3 试验方法

1.3.1 幼苗形态指标 将幼苗冲洗干净,用滤纸擦干幼苗表面水分,用直尺测定其叶长、叶宽、株高。叶面积 = 叶长 × 叶宽 × 0.729 6^[17]。各处理下每个重复随机选取 3 个相同叶位的叶片进行叶面积的测定,每个处理重复 4 次。采用饱和称重法测定叶片含水量,采用 Delta-TSCAN 根系分析系统测定植物总根长,每个处理重复 3 次。在距离表土 1 mm 的地方将植株分成地上部分和地下部分,再将植株分为根部、茎部、叶部,105 °C 杀青 30 min,75 °C 烘干

1.2 试验设计

试验采用 3 因素完全随机设计,设置绿豆品种(V)、水分梯度(W)和氮素处理(N)3 个因素。选用晋绿豆 3 号、晋绿豆 9 号 2 个品种,设充足供水(W1,田间持水量为 70% ~ 75%)、干旱胁迫(W2,田间持水量为 30% ~ 35%)、无氮[N1,尿素用量 0 g/kg(以干土计)]、正常氮水平(N2,尿素用量 0.1 g/kg)、充足供水 + 低氮(W1N1)、充足供水 + 正常氮水平(W1N2)、干旱胁迫 + 无氮(W2N1)、干旱胁迫 + 正常氮水平(W2N2)8 个处理,每个处理重复 10 次,共 80 盆。

2023 年 6—8 月于山西师范大学遮雨棚内进行盆栽试验,采用顶部直径 20 cm、底部直径 17 cm、高度 17 cm 的花盆,每盆装土 3 kg,底肥一次性施入过磷酸钙 0.25 g/kg,氯化钾 0.1 g/kg,试验期间不再追肥。用 1% NaClO 消毒种子 8 min,再用蒸馏水冲洗干净。采用穴播方式播种(6 月 5 日),每盆 6 粒。播种后等量浇水,待绿豆幼苗长至 2 叶 1 心(6 月 20 日)时定苗,保留长势一致的绿豆苗 5 株/盆。于每天 18:00 浇水,采用称重补水法控制水分,使盆栽持水量处于设定水平。干旱胁迫 12 d(7 月 1—12 日)后,选取长势均匀的绿豆幼苗进行植株形态、生理指标测定。试验期间日温度变化曲线见图 1。

至恒重。每个处理 3 次重复。根冠比 = 根系生物量 / (叶生物量 + 茎生物量)。

1.3.2 光合参数的测定 在晴朗的天气 09:00—11:00,采用 Li-6400 光合仪(美国 LI-COR 公司生产)测定绿豆叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r),每个处理随机抽选 3 盆,选取同一叶位的叶片进行 3 次重复测定,计算 WUE_i (瞬时水分利用效率) = P_n/T_r 。

1.3.3 幼苗生理指标测定 每个重复随机选取 3 株绿豆幼苗,用蒸馏水洗净后用滤纸吸干其表面的

水分,进行生理指标的测定。

采用氯化三苯基四氮唑(TTC)法^[18]测定绿豆根系活力:称取 0.20 g 根系鲜样放入试管中,分别加入 2 mL 0.4% TTC 溶液和磷酸缓冲液,在 37 ℃ 暗处放置 2 h 后加入 2 mL 1 mol/L H₂SO₄ 溶液终止反应。将根样从试管中取出吸干表面水分,加入 4 mL 乙酸乙酯于研钵中充分研磨,经过加滤纸的漏斗过滤至试管中,于 485 nm 波长下进行比色。

采用甲烯蓝法^[19]测定根系吸收总面积:取整株根系用排水法在 100 mL 量筒中测定其根系体积。把 0.2 mmol/L 甲烯蓝溶液分别倒入 3 个烧杯中,每杯加入 10 倍体积的溶液,然后顺次浸入 3 个烧杯中,每杯中浸 1.5 min,浸根完成后,从 3 个烧杯中各取 1 mL 溶液加入 3 个试管中,各稀释 10 倍,摇匀后于 660 nm 波长下进行测定。

采用乙醇法^[18]测定叶绿素 a 含量和叶绿素 b 含量:称取 0.20 g 叶片鲜样于研钵中,加入少量石英砂、碳酸钙粉和 5 mL 95% 乙醇,研成匀浆,再加乙醇 5 mL,继续研磨至组织变白,静置 4 min,将其用滤纸过滤至试管中,定容至 15 mL,分别于 665、649 nm 波长下进行测定,并计算总叶绿素含量(总叶绿素含量 = 叶绿素 a 含量 + 叶绿素 b 含量)。

采用硫代巴比妥酸法^[18]测定叶片丙二醛(MDA)含量:称取 0.20 g 叶片鲜样于研钵中,加入 2 mL 10% 三氯乙酸(TCA)研磨成匀浆,4 500 r/min 离心 10 min,取 1 mL 上清液和 3 mL 0.6% 硫代巴比妥酸(TBA)于试管中混匀,沸水浴 15 min,分别于 532、450、600 nm 下进行测定。

采用考马斯亮蓝染色法^[18]测定叶片可溶性蛋白含量:称取 0.20 g 叶片鲜样于研钵中,加入 3 mL 蒸馏水,研磨至匀浆,4 500 r/min 离心 10 min,定容至 10 mL,吸取提取液 0.1 mL,加入 5 mL 考马斯亮蓝溶液,于 595 nm 下进行比色。

采用茚三酮法^[20]测定叶片脯氨酸(Pro)含量:称取 0.20 g 叶片鲜样于研钵中,加入 2 mL 3% 磺基水杨酸研成匀浆,7 800 r/min 离心 10 min,取上清液 1 mL 加入 3 mL 冰乙酸,3 mL 茚三酮于试管中,沸水浴 60 min,冷却后加入 4 mL 甲苯,于 520 nm 下进行测定。

采用蒽酮比色法^[18]测定叶片可溶性糖含量:称取 0.20 g 叶片鲜样于研钵中,加入 2 mL 蒸馏水研成匀浆,过滤至试管中定容至 6 mL,取 1 mL 待测液加入 0.5 mL 蒽酮、5 mL 浓硫酸于 630 nm 下进行

测定。

称取 0.20 g 叶片鲜样,采用氮蓝四唑(NBT)法^[20]测定超氧化物歧化酶(SOD)活性;采用愈创木酚法^[18]测定过氧化物酶(POD)活性;采用紫外吸收法^[20]测定过氧化氢酶(CAT)活性。

1.4 数据处理

采用 Excel 2016 和 SPSS 21.0 对所有试验数据进行分析处理,采用 Duncan's 检验在 $\alpha = 0.05$ 的显著水平上进行多重比较,数值表示为“平均值 \pm 标准误”。采用隶属函数值进行测试性状的综合分析^[21]。采用 Origin 2021 进行相关性和主成分分析。

2 结果与分析

2.1 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗生物量及根系特性的影响

由表 1 可知,不同水氮耦合处理下,2 种绿豆幼苗生物量及根系形态均发生了明显的变化,且晋绿豆 9 号对干旱和氮素更加敏感。与 W1N1 相比,W2N1 处理下 2 个品种的地下部干重和根冠比变化趋势相似。此外,晋绿豆 3 号的总根长在 W2N1 条件下呈上升趋势。与 W1N1 相比,W2N1 处理下,晋绿豆 3 号的地上部干重显著降低 19.23%,地下部干重、总根长及根冠比分别显著增加 33.33%、14.38%、51.35%;晋绿豆 9 号的地上部干重显著降低 17.14%,地下部干重与根冠比分别显著增加 23.08%、35.90%,而 2 个品种的根系活力和根系吸收总面积均呈下降的趋势。与 W1N1 相比,W1N2 处理下 2 个品种的生物量均呈上升趋势,同时,晋绿豆 9 号的总根长和根系活力显著提高。其中,晋绿豆 3 号的地上部干重与地下部干重分别显著增加 15.38%、33.33%,晋绿豆 9 号的地上部干重显著增加 11.43%,晋绿豆 9 号的总根长与根系活力分别显著增加 18.70%、99.11%。与 W2N1 相比,W2N2 处理下晋绿豆 9 号的生物量与总根长均呈上升趋势。其中,晋绿豆 9 号的地上部干重、地下部干重及总根长分别显著增加 13.79%、12.50%、13.91%。与 W1N2 相比,W2N1 处理下 2 个品种的地上部干重呈下降趋势,而根冠比呈上升趋势,同时,晋绿豆 9 号的根系活力也显著降低。其中,晋绿豆 3 号、晋绿豆 9 号植株的地上部干重分别显著降低 30.00%、25.64%,根冠比分别显著增加 40.00%、39.47%,晋绿豆 9 号的根系活力显著降低 53.20%。说明干旱胁迫与氮素添加促进了绿豆地

表 1 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗生物量及根系特性的影响

品种	处理	地上部干重 (g)	地下部干重 (g)	总根长 (mm)	根冠比	根系吸收总 表面积(m ²)	根系活力 [mg/(g·h)]
晋绿豆 3 号	W1N1	0.26 ± 0.01d	0.09 ± 0.01e	5 667.60 ± 476.16e	0.37 ± 0.04b	0.54 ± 0.15cd	3.33 ± 0.45b
	W1N2	0.30 ± 0.02c	0.12 ± 0.00d	6 383.67 ± 531.60cde	0.40 ± 0.03b	0.60 ± 0.17bcd	4.46 ± 1.31b
	W2N1	0.21 ± 0.02e	0.12 ± 0.00d	6 482.67 ± 314.86cd	0.56 ± 0.05a	0.46 ± 0.11d	2.84 ± 0.91b
	W2N2	0.22 ± 0.03e	0.12 ± 0.01d	6 950.93 ± 345.45bc	0.55 ± 0.08a	0.48 ± 0.06d	4.29 ± 1.42b
晋绿豆 9 号	W1N1	0.35 ± 0.01b	0.13 ± 0.01cd	6 163.60 ± 584.67de	0.39 ± 0.01b	0.76 ± 0.09ab	3.37 ± 1.44b
	W1N2	0.39 ± 0.02a	0.15 ± 0.00bc	7 316.17 ± 267.58ab	0.38 ± 0.02b	0.87 ± 0.08a	6.71 ± 1.39a
	W2N1	0.29 ± 0.01c	0.16 ± 0.01b	6 808.27 ± 245.22bcd	0.53 ± 0.04a	0.68 ± 0.05abc	3.14 ± 1.22b
	W2N2	0.33 ± 0.01b	0.18 ± 0.02a	7 755.00 ± 262.36a	0.55 ± 0.06a	0.76 ± 0.08ab	4.91 ± 1.42ab

注:数值为“平均值 ± 标准差”。同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。表 2、表 3 同。

下部生长,提高了总根长与根冠比,干旱胁迫下施用氮肥能够缓解水分短缺,促进根系生长与干物质积累。

2.2 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片特性的影响

由表 2 可知,在不同水氮耦合处理下,2 种绿豆幼苗叶片形态指标均发生了明显变化,且晋绿豆 9 号叶片指标均优于晋绿豆 3 号。与 W1N1 处理相比,W2N1 处理下 2 个品种的叶片特性均呈下降趋势。其中,晋绿豆 3 号的叶面积与叶片相对含水量分别显著降低 21.75%、11.00 百分点,晋绿豆 9 号的叶片相对含水量显著降低 11.00 百分点。与 W1N1 处理相比,W1N2 处理下 2 个品种的叶片特性均呈上升趋势。与 W2N1 处理相比,W2N2 处理下 2 个品种的叶片特性呈上升趋势。其中,晋绿豆 9 号的叶片相对含水量显著增加 8.33 百分点。与 W1N2 处理相比,W2N1 处理下 2 个品种的叶片特性呈下降趋势。其中,晋绿豆 3 号的叶面积与叶片相对含水量分别显著降低 29.47%、14.00 百分点,晋绿豆 9 号的叶面积与叶片相对含水量分别显著降低 21.28%、15.00 百分点。表明干旱胁迫下显著降低了绿豆叶面积与叶片含水量,氮素添加促进了绿豆叶片叶面积、叶片相对含水量的增加,干旱胁迫下施氮肥能够缓解水分短缺,促进叶片生长。

2.3 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片叶绿素含量的影响

由表 3 可知,不同水氮耦合处理下,2 种绿豆幼苗叶片叶绿素含量均发生了明显的变化,且晋绿豆 9 号对于干旱和氮素添加更加敏感。与 W1N1 处理相比,W2N1 处理下 2 个品种的叶片叶绿素含量均呈上升趋势。其中,晋绿豆 3 号的叶绿素 a 含量与总

表 2 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片特性的影响

品种	处理	叶面积 (cm ²)	叶片相对含水量 (%)
晋绿豆 3 号	W1N1	7.31 ± 0.79cd	81.67 ± 2.08b
	W1N2	8.11 ± 0.93cd	84.67 ± 2.08ab
	W2N1	5.72 ± 0.89e	70.67 ± 2.52c
	W2N2	6.82 ± 0.25de	74.33 ± 2.31c
晋绿豆 9 号	W1N1	10.21 ± 1.22ab	84.00 ± 1.00ab
	W1N2	11.09 ± 1.00a	88.00 ± 1.73a
	W2N1	8.73 ± 0.72bc	73.00 ± 3.00c
	W2N2	9.94 ± 0.52ab	81.33 ± 2.08b

叶绿素含量分别显著增加 46.77%、41.57%,晋绿豆 9 号的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量及总叶绿素含量均显著增加,增幅分别为 66.67%、69.56%、69.62%。与 W1N1 处理相比,W1N2 处理下 2 个品种的叶片叶绿素含量呈上升趋势。其中,晋绿豆 3 号的叶绿素 a 含量与总叶绿素含量分别显著增加 29.03%、23.60%,晋绿豆 9 号的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量及总叶绿素含量分别显著增加 64.91%、56.52%、64.56%。与 W2N1 处理相比,W2N2 处理下 2 个品种的叶片叶绿素含量呈上升趋势。其中,晋绿豆 3 号的叶绿素 a 含量、总叶绿素含量分别显著增加 21.98%、23.81%,晋绿豆 9 号的叶绿素 a 含量显著增加 17.89%。与 W1N2 处理相比,W2N1 处理下 2 个品种的叶片叶绿素含量呈上升趋势。表明,干旱胁迫和施氮均能促进绿豆叶片叶绿素含量积累,且干旱胁迫下施氮可进一步促进叶绿素积累。

2.4 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片光合特性的影响

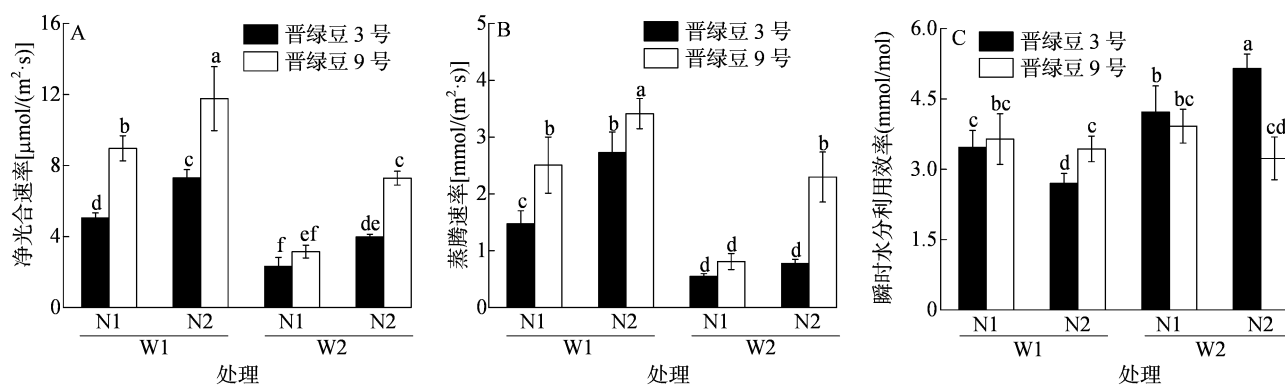
由图 2 可知,在不同水氮耦合处理下,2 种绿豆

表 3 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片叶绿素含量的影响

品种	处理	叶绿素 a 含量 (mg/g)	叶绿素 b 含量 (mg/g)	总叶绿素含量 (mg/g)
晋绿豆 3 号	W1N1	0.62 ± 0.05c	0.27 ± 0.02cd	0.89 ± 0.06e
	W1N2	0.80 ± 0.13b	0.30 ± 0.03bcd	1.10 ± 0.16d
	W2N1	0.91 ± 0.06b	0.36 ± 0.03abc	1.26 ± 0.09cd
	W2N2	1.11 ± 0.12a	0.45 ± 0.06a	1.56 ± 0.17a
晋绿豆 9 号	W1N1	0.57 ± 0.18c	0.23 ± 0.09d	0.79 ± 0.10e
	W1N2	0.94 ± 0.03b	0.36 ± 0.03ab	1.30 ± 0.05bcd
	W2N1	0.95 ± 0.12b	0.39 ± 0.06a	1.34 ± 0.18bc
	W2N2	1.12 ± 0.08a	0.40 ± 0.06a	1.52 ± 0.09ab

幼苗叶片光合特性均发生了明显的变化,且变化趋势相似。与 W1N1 处理相比,W2N1 处理下 2 个品种的净光合速率和蒸腾速率均呈下降趋势。其中,晋绿豆 3 号幼苗的净光合速率与蒸腾速率分别显著降低 53.89%、62.76%,瞬时水分利用效率显著增加 21.69%。晋绿豆 9 号幼苗的净光合速率与蒸腾速率分别显著降低 64.87%、67.68%。与 W1N1 处理相比,W1N2 处理下 2 个品种的光合特性呈上升趋势。其中,晋绿豆 3 号幼苗的净光合速率与蒸腾速率分别显著增加 44.69%、85.07%,瞬时水分利用效率显著降低 22.14%。晋绿豆 9 号的净光合速率与蒸腾速率分别显著增加 31.23%、36.17%。与 W2N1 处理相比,W2N2 处理下 2 个品种的光合特性呈上升趋势。其中,晋绿豆 3 号的净光合速率与瞬时水分利用效率分别显著增加 70.83%、

22.03%,晋绿豆 9 号的净光合速率与蒸腾速率分别显著增加 1.31、1.83 倍。与 W1N2 处理相比,W2N1 处理下 2 个品种的光合特性呈下降趋势。其中,晋绿豆 3 号幼苗的净光合速率与蒸腾速率分别显著降低 68.13%、79.88%,瞬时水分利用效率显著增加 56.28%。晋绿豆 9 号幼苗的净光合速率与蒸腾速率分别显著降低 73.23%、76.26%。表明,干旱胁迫显著降低了 2 种绿豆幼苗的净光合速率和蒸腾速率,但增加了晋绿豆 3 号的瞬时水分利用效率,而施氮与干旱胁迫的影响相反,显著增加了 2 种绿豆幼苗的净光合速率和蒸腾速率,降低了晋绿豆 3 号的瞬时水分利用效率。干旱胁迫下施氮 2 种绿豆幼苗的净光合速率均显著增加,并对蒸腾速率和瞬时水分利用效率产生不同程度的影响。



同一指标不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。图 3、图 4 同

图 2 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片光合特性的影响

2.5 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片渗透调节物质的影响

由图 3 可知,在不同水氮耦合处理下,2 种绿豆幼苗叶片渗透调节物质均发生了明显的变化,且晋绿豆 3 号可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量均明

显低于晋绿豆 9 号,而丙二醛含量则显著高于晋绿豆 9 号。与 W1N1 处理相比,W2N1 处理下 2 个品种的叶片渗透调节物质含量呈上升趋势。其中,晋绿豆 3 号的可溶性蛋白、脯氨酸、可溶性糖及丙二醛含量均显著提高,增幅分别为 31.04%、52.79%、

34.49%、31.92%，晋绿豆 9 号的可溶性蛋白、脯氨酸、可溶性糖及丙二醛含量均显著提高，增幅分别为 19.47%、39.14%、23.99%、50.09%。与 W1N1 处理比，W1N2 处理下 2 个品种的叶片可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量呈上升趋势，而丙二醛含量呈下降趋势。其中，晋绿豆 3 号的脯氨酸与可溶性糖含量分别显著增加 21.94%、17.31%，晋绿豆 9 号的可溶性蛋白、脯氨酸及可溶性糖含量均显著增加，增幅分别为 8.61%、23.26%、18.02%。此外，晋绿豆 9 号 MDA 含量显著降低 27.80%。与 W2N1 处理相比，W2N2 处理下 2 个品种的可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量呈上升趋势，而丙二醛含量呈下降趋势。其中，晋绿豆 3 号的脯氨酸含量显著增

加 16.43%，MDA 含量显著降低 17.15%，晋绿豆 9 号的可溶性蛋白与脯氨酸含量分别显著增加 9.78%、17.45%，MDA 含量显著降低 21.70%。与 W1N2 处理相比，W2N1 处理下 2 个品种的叶片渗透调节物质含量呈上升趋势。其中，晋绿豆 3 号的可溶性蛋白、脯氨酸、可溶性糖及 MDA 含量均显著增加，增幅分别为 25.13%、25.29%、14.65%、50.17%，晋绿豆 9 号的可溶性蛋白、脯氨酸及 MDA 含量均显著增加，增幅分别为 10.00%、12.88%、1.08 倍。表明，干旱胁迫和施氮均能显著增加绿豆可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量，以维持渗透势，增强吸水能力，且干旱胁迫下增施氮肥可进一步提高可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖含量，缓解氧化损伤。

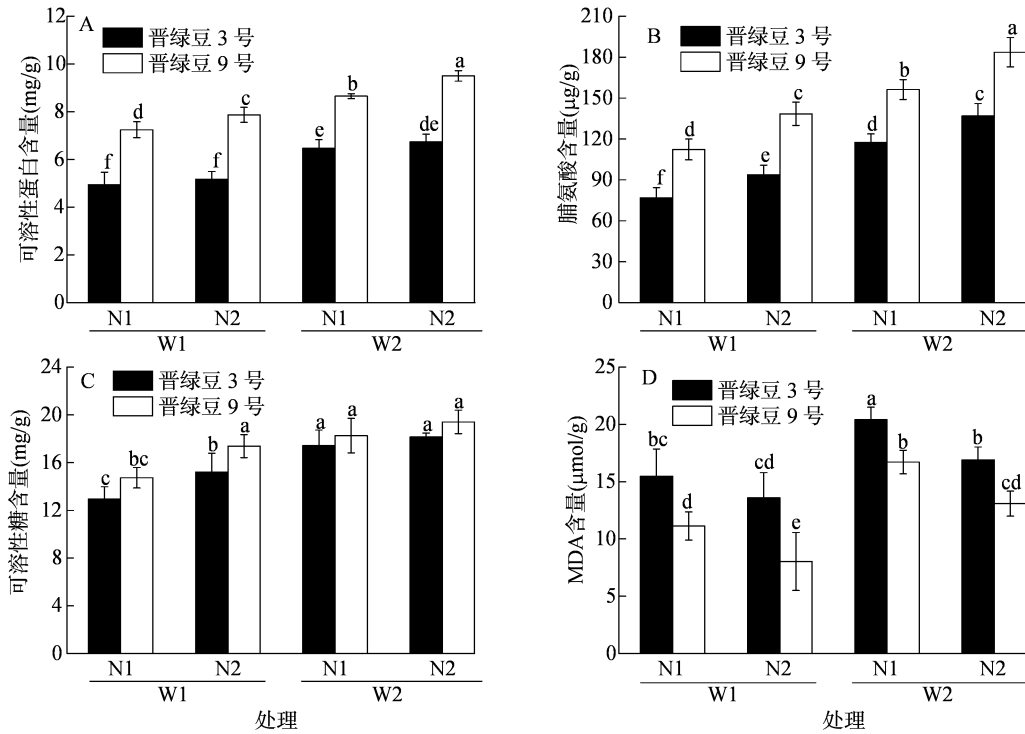


图3 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片渗透调节物质的影响

2.6 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片抗氧化酶系统的影响

由图 4 可知，在不同水氮耦合处理下，2 种绿豆幼苗叶片抗氧化酶系统均发生了明显的变化，且 POD 活性的变化趋势不同。与 W1N1 处理相比，W2N1 处理下 2 个品种的叶片抗氧化酶系统呈现不同的变化趋势。其中，晋绿豆 3 号的 SOD 活性显著降低 37.12%，而晋绿豆 9 号的 POD 活性显著提高 28.28%。与 W1N1 处理相比，W1N2 处理下 2 个品种的 SOD 活性均呈下降趋势，晋绿豆 3 号、晋绿豆 9 号植株的 SOD 活性分别显著降低 54.60%、

29.51%。与 W2N1 处理相比，W2N2 处理下晋绿豆 3 号的 SOD 和 POD 活性呈上升趋势。其中，晋绿豆 3 号的 SOD 与 POD 活性分别显著提高 83.86%、66.82%。与 W1N2 处理相比，W2N1 处理下 2 个品种的叶片 SOD 和 CAT 活性均呈上升趋势，且晋绿豆 3 号的 POD 活性与晋绿豆 9 号的变化趋势相反。其中，晋绿豆 3 号的 SOD 活性显著提高 38.51%，POD 活性显著降低 34.20%。晋绿豆 9 号的 SOD、POD 及 CAT 活性分别显著提高 31.05%、29.34%、23.36%。表明，干旱胁迫对 2 个绿豆品种抗氧化酶系统的影响存在显著差异，而不同水分条件下增施

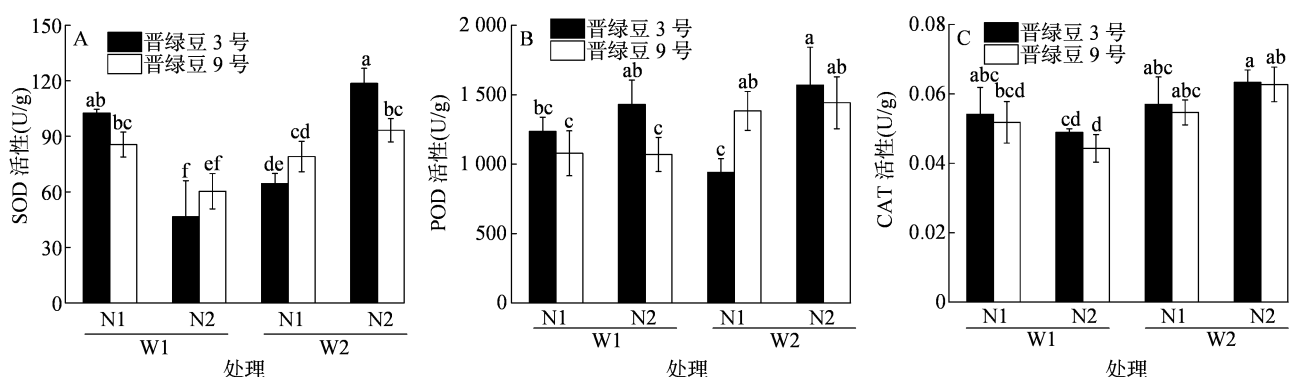


图4 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗叶片抗氧化酶系统的影响

氮肥响应不同,干旱胁迫下施氮肥能够上调抗氧化酶活性,清除多余活性氧,减轻氧化损伤。

2.7 不同水分条件下施氮对绿豆幼苗各性状之间的相关性及其主成分分析

2.7.1 主成分分析 采用主成分分析方法对 W1N2 与 W2N1 处理下绿豆的 21 个测试指标进行主成分分析,将其转化为 2 个综合变量,以综合反映干旱低氮下绿豆的生理响应及 2 个品种之间的响应差异,结果如表 4 和图 5 所示。提取的前 2 个主成分的累计贡献率达 75.0%,其中第 1 主成分 (PCA1) 和第 2 主成分 (PCA2) 分别解释变量方差的 42.5% 和 32.5%。综合分析, W1N2 处理下第 1 主成分中贡献较大的是 ABGB、BGB、TRL、TRASA、LA、Chla、Chlb、Tchl、 P_n 、 WUE_i 、SP、Pro、SS、MDA、POD、CAT,第 2 主成分中贡献较大的是 TRL、R/S、RV、RWC、Chla、Tchl、 P_n 、 T_r 、SOD。W2N1 处理下第 1 主成分中贡献较大的是 ABGB、BGB、TRASA、LA、 P_n 、 T_r 、SP、Pro、MDA、SOD、POD,第 2 主成分中贡献较大的是 TRL、LA、RWC、Chla、Chlb、Tchl、 WUE_i 、SS、MDA、SOD、CAT。

2.7.2 相关性分析 相关性分析结果(图 6)显示,2 个绿豆品种的地上部干重与叶面积、叶片相对含水量、净光合速率以及蒸腾速率之间均存在显著或极显著正相关关系,与根冠比和 MDA 含量之间存在显著或极显著负相关关系。地下部干重与总根长、根冠比、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、总叶绿素含量、可溶性蛋白含量以及脯氨酸含量之间均存在显著或极显著正相关关系。可溶性糖含量与总根长、根冠比、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量以及总叶绿素含量之间均存在显著或极显著正相关关系。MDA 含量与根冠比呈显著正相关关系 ($P < 0.05$),但与叶面积、叶片相对含水量、净光合速率和蒸腾速率之间呈显著或极显著负相关关系。

表 4 水氮复合条件下生长和生理参数的主成分分析结果

指标	W1N2 的载荷值		W2N1 的载荷值	
	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2
ABGB	0.238 93	-0.018 05	0.284 52	-0.074 48
BGB	0.254 55	0.055 19	0.236 28	-0.176 65
TRL	0.230 93	-0.208 38	0.154 64	-0.229 58
R/S	-0.090 61	0.366 99	-0.185 67	-0.191 26
RV	0.177 87	0.308 05	0.100 57	0.000 02
TRASA	0.214 54	0.038 27	0.273 49	-0.054 19
LA	0.233 07	-0.146 43	0.266 00	-0.228 28
RWC	0.151 26	0.234 64	0.184 31	0.224 91
Chla	0.208 56	-0.302 76	0.131 06	0.369 14
Chlb	0.241 33	-0.070 32	0.154 71	0.264 60
Tchl	0.223 19	-0.239 70	0.141 80	0.337 65
P_n	0.243 65	0.223 51	0.261 04	0.096 23
T_r	0.196 58	0.392 66	0.285 24	0.032 04
WUE_i	0.253 80	0.013 50	-0.106 08	0.211 19
SP	0.251 94	0.165 89	0.287 03	-0.135 05
Pro	0.252 55	0.163 80	0.281 59	-0.084 03
SS	0.221 41	-0.106 35	0.173 38	0.407 82
MDA	-0.229 01	0.091 55	-0.256 90	0.237 87
SOD	0.148 28	-0.448 23	0.200 20	-0.241 12
POD	-0.228 25	-0.061 50	0.294 11	0.075 71
CAT	-0.211 98	-0.092 43	-0.094 39	-0.285 81

注: ABGB—地上部干重; BGB—地下部干重; TRL—整株根长; R/S—根冠比; RV—根系活力; TRASA—根系吸收总表面积; LA—叶面积; RWC—叶片相对含水量; Chla—叶绿素 a 含量; Chlb—叶绿素 b 含量; Tchl—总叶绿素含量; P_n —净光合速率; T_r —蒸腾速率; WUE_i —瞬时水分利用效率; SP—可溶性蛋白含量; Pro—脯氨酸含量; SS—可溶性糖含量; MDA—丙二醛含量; SOD—超氧化物歧化酶活性; POD—过氧化物酶活性; CAT—过氧化氢酶活性。图 5、图 6 同。

2.8 不同水分条件下施氮对绿豆各性状的隶属函数数值比较

由表 5 可知,对于不同处理条件下的综合指标

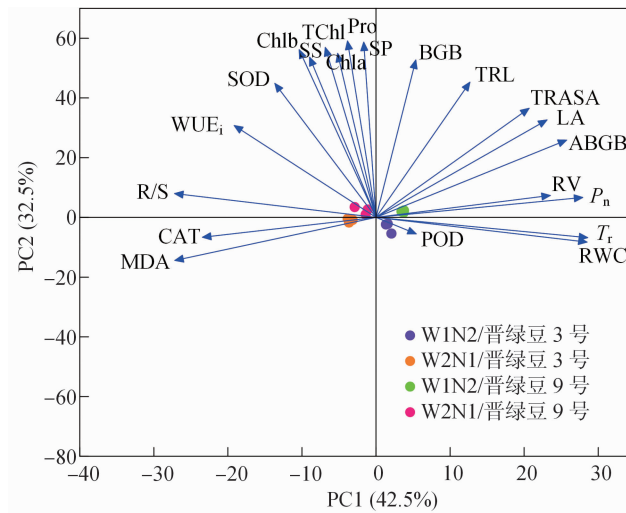


图5 不同处理下 2 个绿豆品种各指标的主成分分析结果

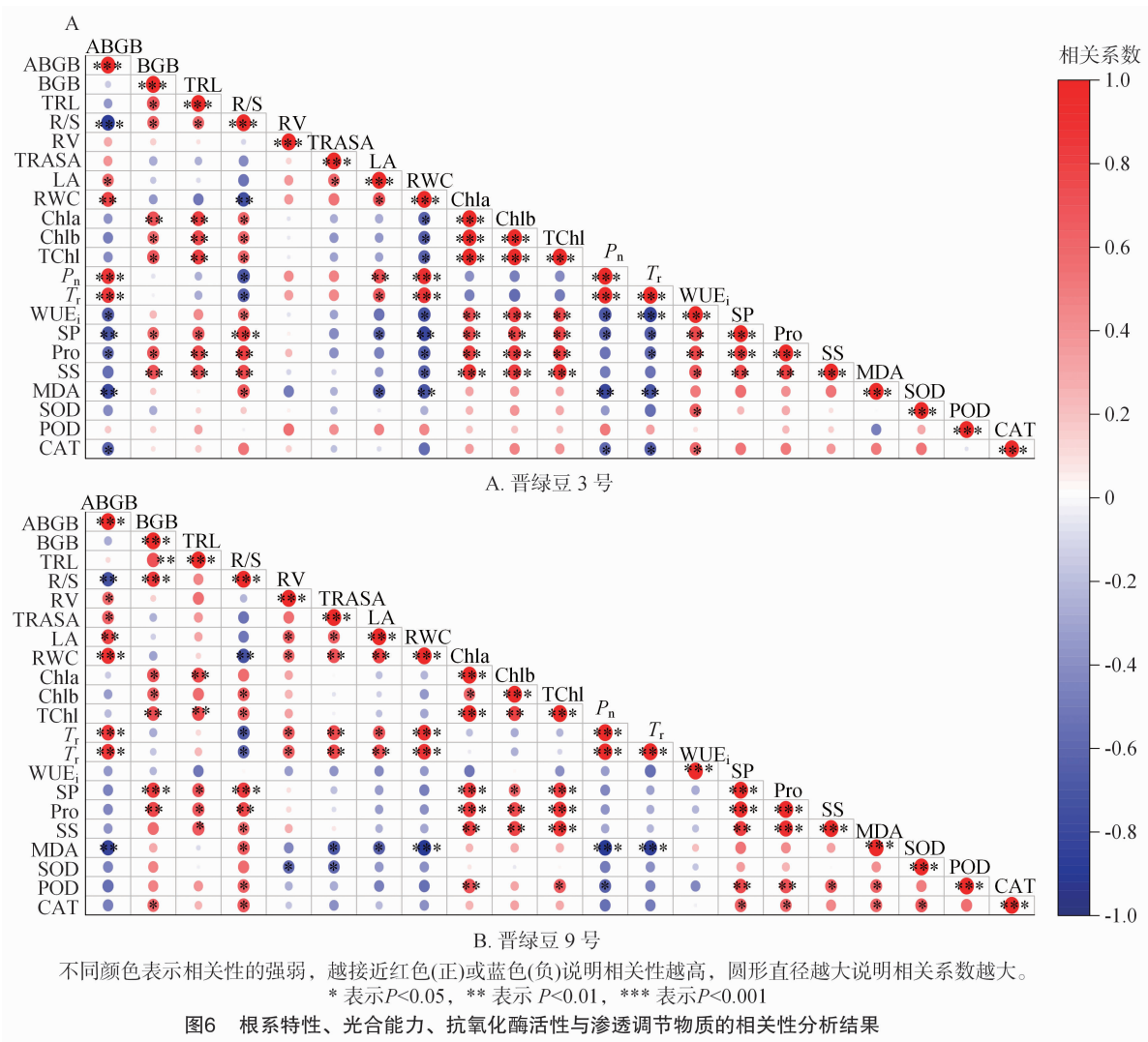


图6 根系特性、光合能力、抗氧化酶活性与渗透调节物质的相关性分析结果

PCA1, W2N2 处理下的晋绿豆 3 号的隶属函数值达到最大,对于综合指标 PCA2, W2N2 下的晋绿豆 9 号的隶属函数值达到最大,说明晋绿豆 3 号与晋绿

豆 9 号的水氮响应存在差异。根据各指标贡献率计算 3 个综合指标的权重,分别为 0.495、0.424 和 0.080。通过综合能力(D 值)比较不同品种的生长

表 5 不同水氮条件下 2 个绿豆品种的综合评价

品种	处理	各主成分得分			隶属函数值			D 值
		PCA1	PCA2	PCA3	$\mu(X_1)$	$\mu(X_2)$	$\mu(X_3)$	
晋绿豆 3 号	W1N1	-0.222	-1.514	0.640	0.418	0.000	0.660	0.260
	W1N2	-0.703	-0.541	0.677	0.243	0.316	0.673	0.309
	W2N1	1.084	-0.672	-1.272	0.893	0.274	0.000	0.559
	W2N2	1.376	0.212	1.624	1.000	0.561	1.000	0.814
晋绿豆 9 号	W1N1	-1.019	-0.507	-0.830	0.128	0.328	0.153	0.214
	W1N2	-1.370	1.015	0.275	0.000	0.823	0.534	0.392
	W2N1	0.661	0.446	-1.054	0.739	0.637	0.075	0.643
	W2N2	0.193	1.560	-0.060	0.569	1.000	0.419	0.740
权重(W_j)				0.495	0.424	0.080		

状况, D 值越大表明其适应能力越强, W2N1 处理下晋绿豆 9 号的 D 值大于晋绿豆 3 号, 表明晋绿豆 9 号更能适应干旱和低氮环境。

3 讨论

3.1 土壤水分与氮肥对绿豆幼苗形态发育的影响

土壤水肥条件是影响植物形态建成的主要环境因子。气温升高、全球降水格局不断变化, 致使连续性降雨与季节性干旱频发, 无效降雨的增多导致植物不得不面对干旱环境。研究表明, 水分短缺抑制植物生长, 阻遏代谢, 从而降低根系活力、根系吸收总表面积以及叶面积、叶片相对含水量, 而适度干旱可以通过促进根系生长, 扩大根系分布面积, 提高根冠比与根系吸水能力^[22-23]。此外, 不同植物在同一干旱程度下的抗旱策略存在差异, 植物在遭遇干旱胁迫时降低根系生长速度, 从而限制植物总根长生长^[24-25]。氮素作为绿豆生长发育的关键元素之一, 适当添加能够促进植物“源”的形态建成与根系发育, 提高植物抗逆性^[26]。本研究中, 晋绿豆 3 号通过伸长根长应对干旱环境, 且干旱胁迫仍导致幼苗叶面积以及干物质积累降低, 抑制植物生长发育; 而不同水分条件下增施氮肥均能促进 2 个品种的干物质积累和根系发育, 缓解干旱胁迫对地上部生长的抑制作用, 达到以肥调水的效果, 这与孟妍君等的研究结果^[10]一致。

3.2 土壤水分与氮肥对绿豆叶片叶绿素含量及光合特性的影响

植物依靠光合色素实现对光能的捕获、传递、转化, 从而完成光合作用, 为植物生长提供必要的能量和物质。叶片光合参数作为光合作用的探针, 能够更直接地反映植物的光合能力。此外, 水分和

氮素也可以直接影响光合作用。研究表明, 干旱胁迫下胡杨叶片叶绿素含量显著增加, 而净光合速率、蒸腾速率被显著抑制, 但干旱胁迫下适量增施氮肥能够促进叶绿素含量积累, 提高净光合速率、蒸腾速率, 缓解干旱胁迫对光合作用的抑制效果^[27]。本研究中, 绿豆幼苗通过积累叶绿素含量, 增强瞬时水分利用效率, 应对干旱胁迫导致的光合抑制; 而不同水分条件下增施氮肥均能促进叶绿素积累, 增强 2 个品种的光合性能。这是由于增施氮肥促进了绿豆根系伸长, 增加了根系吸水能力与叶面积, 从而促进幼苗光合作用, 缓解干旱对绿豆造成的损伤。这与蒲璇等在景观树种所取得的结果^[28]相同, 而与张帆等的干旱胁迫下桃砧木叶绿素含量降低的结论^[29]不一致, 这可能与物种的抗旱机制密切相关, 有待进一步探索。

3.3 土壤水分与氮肥对绿豆幼苗渗透调节物质的影响

干旱胁迫诱导植物体内 ROS 大量累积, 通过与大分子物质如蛋白质、脂质和 DNA 结合, 导致氧化损伤和细胞死亡^[30]。MDA 作为脂质过氧化的产物, 其含量能够反映植物遭受逆境环境的伤害程度^[31]。植物通过促进次生代谢产物积累, 维持细胞膨压与渗透平衡, 抵御逆境。研究表明, 水分短缺条件下, 植物本身会积累大量的渗透调节性物质, 从而缓解干旱胁迫造成的细胞损伤^[32]。且在干旱胁迫下添加氮肥, 小麦根系中可溶性蛋白、脯氨酸、可溶性糖含量呈上升趋势, 进一步维持细胞水分平衡^[33]。本研究中, 绿豆幼苗的 MDA、可溶性蛋白、脯氨酸及可溶性糖含量随着干旱程度的加深而增加。且在不同水分梯度下, 添加氮肥均使可溶性蛋白、脯氨酸及可溶性糖含量呈上升趋势, 而 MDA 含

量变化与之相反。这是由于干旱胁迫导致植物光合器官受损,进而抑制植物光合和生长发育,相关性分析结果也证明了这一点。绿豆通过增加渗透调节物质积累,调控细胞渗透势及根系吸水抵御干旱环境,且增施氮肥可以进一步缓解干旱胁迫对绿豆造成的氧化损伤。这与何梦迪等的研究结果^[33]相同。

3.4 土壤水分与氮肥对绿豆幼苗抗氧化酶系统的影响

干旱胁迫下植物体内活性率(ROS),如过氧化氢(H_2O_2)、超氧阴离子自由基($O_2^- \cdot$)、羟基自由基($\cdot OH$)、单线态氧(1O_2)、有机氧自由基($RO \cdot$ 和 $ROO \cdot$)等在细胞壁氧化酶和 NADPH 氧化酶的作用下大量积累,导致细胞内的多种分子组分受到氧化胁迫,如脂质过氧化、蛋白质与核酸结构被破坏、光合异常、呼吸受阻,最终加速植物衰老^[34-35]。为了防止 ROS 的过度积累而对植物细胞造成氧化损伤,植物通过上调自身抗氧化酶系统与非酶抗氧化剂清除多余的活性氧,维持体内活性氧动态平衡。SOD 作为 ROS 酶促清除系统的第 1 道防线,第一时间将多余的 $O_2^- \cdot$ 转化为 O_2 和 H_2O_2 , H_2O_2 在 POD、CAT、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)的协调作用下还原为 H_2O ,进而减轻细胞受到的毒害^[36]。逆境条件下,植物抗氧化酶活性在一定程度上能够直接反映其抗逆性的强弱。前人的研究表明,水分胁迫下 SOD、POD、CAT 活性显著提高,或呈先升后降的趋势^[6,37]。且在不同水分条件下,随着施氮水平的提高,花生叶片中 SOD、POD、CAT 活性都有所提高^[38]。本研究结果表明,干旱胁迫下晋绿豆 9 号的 POD 活性呈上升趋势,而晋绿豆 3 号的 SOD 活性呈下降趋势,说明植物在受到干旱胁迫时,通过不同的抗氧化酶调节机制来维持体内 ROS 代谢平衡,减轻氧化损伤。不同水分条件下增施氮肥,植物 SOD、CAT 活性呈现相反的变化趋势。正常供水条件下,2 个绿豆品种的 SOD 活性均随氮肥的增加呈下降趋势,而干旱胁迫下晋绿豆 3 号的 SOD、POD 活性均呈上升趋势,这可能与绿豆在不同水分条件下对氮素的响应机制有关,亟待进一步研究。

3.5 土壤水肥条件下 2 个品种绿豆幼苗各性状之间的相关性分析及主成分分析

通过研究植物在不同水氮条件下的形态特征、叶绿素含量、光合作用、渗透调节物质以及抗氧化

酶系统的变化程度,可以深入了解植物对水氮的响应策略。相关性分析结果表明,2 个品种各性状之间存在显著相关性。其中,晋绿豆 3 号地上部生物量与光合特性和根冠比密切相关,地下部生物量与总根长、根冠比、叶绿素含量以及渗透调节物质含量变化密切相关。在 W2N1 处理下,晋绿豆 3 号主要通过将光合产物向地下部倾斜,进而促进根系生长和根冠比,增加渗透调节物质与叶绿素含量维持水分平衡和光合作用,调节 WUE_i 和抗氧化酶活性,积极适应干旱和低氮环境。而 MDA 含量与根冠比呈显著正相关关系,与叶面积、叶片相对含水量、净光合速率、蒸腾速率之间呈显著或极显著负相关关系,说明晋绿豆 3 号在积极适应干旱和低氮环境的同时,植物的生长和光合作用也受到阻碍,导致 MDA 含量增加。而在干旱胁迫下添加适量的氮肥能够显著增强上述过程,进一步提高植物抗旱能力,缓解干旱造成的损伤。这与丁红等的研究结果^[38]一致。通过相关性分析,能够更直观地看出晋绿豆 3 号对干旱和低氮的响应策略。而晋绿豆 9 号与晋绿豆 3 号略有不同,晋绿豆 9 号 WUE_i 与其他性状之间并无显著相关性。晋绿豆 9 号地上部干重与根系活力、根系吸收总面积之间呈显著正相关关系($P < 0.05$)。晋绿豆 9 号 POD 活性与根冠比、总叶绿素含量、可溶性糖及 MDA 含量呈显著正相关关系($P < 0.05$),与叶绿素 a 含量、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量呈极显著正相关关系($P < 0.01$)。通过对 W2N1 进行主成分和隶属函数分析,进一步揭示不同品种对水氮响应的差异。2 个品种的水氮响应机制基本相似,都通过积累叶绿素和渗透调节物质、激活抗氧化酶系统缓解植物受到的生长抑制,但有所不同,晋绿豆 9 号对水氮条件更敏感,且地上部干重和 MDA 含量与形态指标间的相关性更强。

4 结论

合理施用氮肥可缓解水分胁迫对绿豆幼苗造成的氧化损伤,增强瞬时水分利用效率和光合作用强度,促进干物质累积和根苗生长。在水氮供给不足条件下,晋绿豆 9 号比晋绿豆 3 号表现出更强的生长态势。主成分分析结果表明,地上部干重、地下部干重、根吸收表面积、叶面积、光合特性指标、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量、过氧化物酶活性对 PCA1 贡献较大,可溶性糖含量、叶绿素含量(叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、总叶绿素含量)、丙二醛

含量、叶片相对含水量、瞬时水分利用效率对 PCA2 的贡献较大。在良好水氮供应水平下,晋绿豆 9 号更偏向于促进根系生长,提高渗透物质积累和光合作用速率,积累更多的干物质。

参考文献:

- [1] 赵瑜琦,高苗琴,李涛,等. 干旱胁迫对群众杨光合特性与器官干物质分配的影响[J]. 生态学报,2020,40(5):1683-1689.
- [2] Bansal R, Bana R S, Dikshit H K, et al. Seed nutritional quality in lentil (*Lens culinaris*) under different moisture regimes [J]. *Frontiers in Nutrition*,2023,10:1141040.
- [3] 刘牧野,郭丽珠,岳跃森,等. 干旱胁迫下不同性别野牛草生理及抗氧化酶基因表达差异[J]. 草业学报,2023,32(10):93-103.
- [4] 牛素贞,宋勤飞,樊卫国,等. 干旱胁迫对喀斯特地区野生茶树幼苗生理特性及根系生长的影响[J]. 生态学报,2017,37(21):7333-7341.
- [5] 郭艳阳,刘佳,朱亚利,等. 玉米叶片光合和抗氧化酶活性对干旱胁迫的响应[J]. 植物生理学报,2018,54(12):1839-1846.
- [6] 李素,万林,李心昊,等. 3 种类型油菜对干旱胁迫的生理响应[J]. 中国油料作物学报,2020,42(4):563-572.
- [7] 焦硕,戚杰军,刘纪爱,等. 旱区土壤微生物组与土壤健康评价[J]. 土壤学报,2023,60(5):1350-1362.
- [8] Luo L, Zhao C Z, Zheng D H, et al. Nitrogen uptake preference and allocation in *Populus cathayana* in response to drought stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*,2023,213:105415.
- [9] 程丽丽,潘樱,林艳,等. 低氮胁迫对不同光皮桦基因型苗期生长及生理生化特征的影响[J]. 核农学报,2020,34(11):2435-2443.
- [10] 孟妍君,马鑫颖,宋晨,等. 水氮调控对棉花生理性状及产量的影响[J]. 中国生态农业学报(中英文),2023,31(9):1379-1391.
- [11] Ghafoor I, Rahman M H U, Hasnain M U, et al. Effect of slow-release nitrogenous fertilizers on dry matter accumulation, grain nutritional quality, water productivity and wheat yield under an arid environment [J]. *Scientific Reports*,2022,12(1):14783.
- [12] 孙晓梵,张一龙,李培英,等. 不同施氮量对干旱下狗牙根抗氧化酶活性及渗透调节物质含量的影响[J]. 草业学报,2022,31(6):69-78.
- [13] 田静,程须珍,范保杰,等. 我国绿豆品种现状及发展趋势[J]. 作物杂志,2021(6):15-21.
- [14] 张方方,高娜,吴锁智,等. 长期施氮和覆膜对土壤溶解性有机质含量及其结构特征的影响[J]. 环境科学学报,2023,43(11):300-313.
- [15] Ma Z H, Yin J, Yang Y P, et al. Effect of water and nitrogen coupling regulation on the growth, physiology, yield, and quality attributes and comprehensive evaluation of wolfberry (*Lycium barbarum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*,2023,14:1130109.
- [16] 王宁,冯克云,南宏宇,等. 水分亏缺下有机无机肥配施比例对棉花水氮利用效率的影响[J]. 中国农业科学,2023,56(8):1531-1546.
- [17] 郁进元,何岩,赵忠福,等. 长宽法测定作物叶面积的校正系数研究[J]. 江苏农业科学,2007,35(2):37-39.
- [18] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2006:59-217.
- [19] 井大炜,邢尚军,刘方春,等. 保水剂-尿素凝胶对侧柏裸根苗细根生长和氮素利用率的影响[J]. 应用生态学报,2016,27(4):1046-1052.
- [20] 李忠光,龚明. 植物生理学综合性和设计性实验教程[M]. 武汉:华中科技大学出版社,2014:56-67.
- [21] 时佳,王重,高新,等. 不同品种春小麦耐旱性分析及鉴定指标筛选[J]. 干旱地区农业研究,2023,41(6):8-16,63.
- [22] 张一龙,喻启坤,李雯,等. 不同抗旱性狗牙根地上地下表型特征及内源激素对干旱胁迫的响应[J]. 草业学报,2023,32(3):163-178.
- [23] 赵文武,赵鑫,谢文辉,等. 干旱胁迫下白刺花幼苗根系生长和生理特性的响应[J]. 草地学报,2023,31(1):120-129.
- [24] 何小三,周文才,邱凤英,等. 不同油茶品种对干旱胁迫的响应及其抗旱性综合评价[J]. 中南林业科技大学学报,2023,43(9):1-14.
- [25] 傅晓艺,王红光,刘志连,等. 水分胁迫对不同小麦幼苗期生长的影响及抗旱品种筛选[J]. 作物杂志,2023(4):224-229.
- [26] 张馨月,王寅,陈健,等. 水分和氮素对玉米苗期生长、根系形态及分布的影响[J]. 中国农业科学,2019,52(1):34-44.
- [27] 钟小莉,马晓东,吕豪豪,等. 干旱胁迫下氮素对胡杨幼苗生长及光合的影响[J]. 生态学杂志,2017,36(10):2777-2786.
- [28] 蒲璇,王凌晖. 施氮水平对 4 个景观树种光合特性及抗旱性影响[J]. 西部林业科学,2023,52(5):146-154.
- [29] 张帆,王鸿,张雪冰,等. 干旱胁迫及复水对不同桃自根砧生理特性影响[J]. 植物生理学报,2022,58(4):767-776.
- [30] You J, Chan Z L. ROS regulation during abiotic stress responses in crop plants [J]. *Frontiers in Plant Science*,2015,6:1092.
- [31] Catola S, Marino G, Emiliani G, et al. Physiological and metabolomic analysis of *Punica granatum* (L.) under drought stress [J]. *Planta*,2016,243(2):441-449.
- [32] 刘紫俊,秦瑞鑫,石启玲,等. 大白菜幼苗对干旱胁迫和复水的响应[J]. 植物生理学报,2023,59(7):1311-1320.
- [33] 何梦迪,钟宣伯,周启政,等. 氮肥缓解苗期干旱对小麦根系形态建成及生理特性的影响[J]. 核农学报,2019,33(11):2246-2253.
- [34] 王福祥,肖开转,姜身飞,等. 干旱胁迫下植物体内活性氧的作用机制[J]. 科学通报,2019,64(17):1765-1779.
- [35] 郗亚微,贺涛. 褪黑素对模拟干旱胁迫下罗勒幼苗光合性能及抗氧化酶活性的影响[J]. 江苏农业科学,2024,52(3):179-184.
- [36] Miller G, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses [J]. *Plant, Cell & Environment*,2010,33(4):453-467.
- [37] Ge Z L, Cao J Q, Zhang H J, et al. Endogenous hydrogen sulfide homeostasis is responsible for the difference in osmotic stress tolerance in two cultivars of *Vigna radiate* [J]. *Environmental and Experimental Botany*,2022,204:105075.
- [38] 丁红,张智猛,徐扬,等. 氮素缓解花生干旱胁迫的生理和转录调控机制[J]. 作物学报,2023,49(1):225-238.