

## 腐植酸类物质与植物抗逆性研究进展

谷端银<sup>1</sup>,王秀峰<sup>1,2\*</sup>,魏珉<sup>1,3</sup>,杨凤娟<sup>1,2</sup>,史庆华<sup>1,2</sup>

1. 山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东 泰安 271018
2. 作物生物学国家重点实验室, 山东 泰安 271018
3. 农业部黄淮海设施农业工程科学观测实验站, 山东 泰安 271018

**摘要:** 腐植酸类物质是一类广泛存在于土壤、水体等的有机物质, 对土壤物理、化学、生物性质及植物生长具有十分重要的作用, 可通过从土壤、动物粪便、低级别煤等中提取。本文综述了腐植酸类物质促进植物生长发育的生理机制, 并分别从抗旱、抗盐碱、抗低温/高温、抗重金属污染、抗病等方面详细介绍了腐植酸类物质对植物抗逆性的影响, 最后展望了在可持续农业中腐植酸类物质在作物上的应用和研究方向。

**关键词:** 腐植酸类物质; 植物; 抗逆性; 研究进展

**中图分类号:** TQ444.6

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000-2324(2016)03-0321-06

## Research Progress of Humic Substances on Plant Stress Resistance

GU Duan-yin<sup>1</sup>, WANG Xiu-feng<sup>1,2\*</sup>, WEI Min<sup>1,3</sup>, YANG Feng-juan<sup>1,2</sup>, SHI Qing-hua<sup>1,2</sup>

1. College of Horticulture Science and Engineering/Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China
2. State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, China
3. Scientific Observing and Experimental Station of Environment Controlled Agricultural Engineering in Huang-Huai-Hai Region, Ministry of Agriculture, Tai'an 271018, China

**Abstract:** Humic substances(HS) are a series of organic matter found in soil and lakes etc. HS could be extracted from soil, animal waste, and low degrades coal and other organic wastes. HS are very important for soil physical, chemical and microbial properties as well as for plants growth. This review summarized the mechanism of HS on plants growth and also introduced the effects of HS on the plant stress resistances in detailed, including drought resistance, saline-alkali resistance, low/high temperature resistance, heavy metals resistance and disease resistance. The research and application prospects of HS in advanced sustainable agriculture were introduced in the end.

**Keywords:** Humic substances; plant; stress resistance; research progress

逆境胁迫是全世界农业面临的共同问题, 近年来受到了科学家们的重视。随着代谢组学、蛋白质组学、基因组学、转录组学等技术及纳米技术、mRNA、基因沉默等技术的应用, 使植物抗逆研究在分子水平上研究更加深入<sup>[1,2]</sup>。碳水化合物、糖代谢物、各种有机质及营养元素等物质在植物抗逆中扮演着重要的角色。

腐植酸类物质(Humic Substances, HS)是有机质中重要的组成部分, 具有独特的生理功能, 来源广泛, 容易获得, 成本相对较低, 应用方式多样, 因此腐植酸在农业上应用的越来越广泛。腐植酸类物质可来自于土壤、动物粪便、低阶煤(泥炭、褐煤、风化煤等), 农业副产品及废弃物在处理过程中也可产生类似腐植酸类的物质。随着腐植酸类物质在农业中的应用, 它在植物抗逆性中的作用也越来越受到关注。

腐植酸类物质作为生物刺激素(Biostimulant)中最为主要的一类, 目前单独作为生物刺激素、肥料添加剂、农药添加剂等方式已广泛使用。生物刺激素是全球农业投入品市场上的一个最新的概念, 是指通过少量施用就可达到促进植物生长和发育, 而且这种促进作用通过传统植物营养的方式很难达到。Du Jardin<sup>[3]</sup>将目前生物刺激素按其内含的主要的活性成分分为腐植酸类物质、复合有机矿物、有益化学元素、无机盐类(如亚磷酸盐)、海藻提取物类、甲壳素及壳聚糖、氨基酸类等。生物刺激素的靶标是农作物本身, 它通过改善植物的生理生化状态, 提高农药和肥料的利用率, 改善作物抵抗逆境的能力, 最终实现农作物产量提高和农产品品质改善。生物刺激素在国外农业上的研究和应用已有详细介绍<sup>[4,5]</sup>。随着国内对安全农业的不断重视以及未来市场对于生物刺激素类产品的需求

**收稿日期:** 2015-09-15

**修回日期:** 2015-11-16

**基金项目:** 国家现代农业产业技术体系大宗蔬菜专项建设资助(CARS-25)

**作者简介:** 谷端银(1979-),女,在读博士,农艺师。E-mail:guduanyin@163.com

**\*通讯作者:** Author for correspondence. E-mail:xfwang@sdau.edu.cn

不断增加,将更加促进腐植酸类物质的研究和应用。

本文针对腐植酸对作物的影响机制及在逆境中对植物的缓解研究进展进行了分析,以期腐植酸类物质在逆境中的应用和研究提供支持。

## 1 腐植酸类物质促进植物生长的生理机制

### 1.1 腐植酸类物质的直接刺激植物功能

1.1.1 腐植酸类物质对植物的营养作用 Chen 等<sup>[6]</sup>研究表明,腐植酸类物质对作物有直接的促进作用,这种促进作用被认为是腐植酸中含有类似植物激素的物质<sup>[7-9]</sup>。Femiindez-Escobar 等<sup>[10]</sup>通过对橄榄幼树叶面喷施煤基腐植酸的试验发现,在土壤中不施入肥料时,喷施腐植酸可显著促进盆栽幼树茎干生长,但当在土壤中施入肥料后促进作用差异不显著。大田试验中,叶面喷施腐植酸可促进橄榄树茎干生长并提高叶片中 K、B、Mg、Ca、Fe 的含量。但当土壤中养分满足橄榄生长需求后,施用腐植酸则对不能提高叶片中这些元素的含量。Silva-Matos<sup>[11]</sup>在西瓜幼苗上叶面喷施煤基腐植酸后,促进了西瓜幼苗地上部生长,并促进了西瓜幼苗的根长和根体积。

腐植酸类物质富含碳素,廖宗文等<sup>[12]</sup>认为以褐煤为原料,加碱生成的腐植酸可作为碳肥施用。Ertani 等<sup>[13]</sup>从农业废弃物中提取的腐植酸可以促进玉米中氮代谢。植物吸收有机小分子黄腐酸后,可直接影响植物的代谢过程。分子量较小的腐植酸(LMS<3500 Da)能够直接通过细胞膜进入原生质体内发挥作用,分子量较大的腐植酸(HMS>3500 Da)不能通过细胞膜,但是可以影响细胞膜的性质,从而影响营养元素的吸收。

1.1.2 腐植酸类物质促进植物基因表达 Quaggiotti 等<sup>[14]</sup>发现低分子量的腐植酸类物质 Hef 可能直接影响玉米根系中基因的转录,如 *Mha2* 基因编码 H<sup>+</sup>-ATP 酶;同时 Hef 可以长距离影响地上部编码硝酸盐转运的基因 *ZmNrt2.1* 发生变化。Billard 等<sup>[15]</sup>采用海藻中提取的 AZAL5 及黑炭中提取的腐植酸 HA7 两种生物刺激素,研究了施用 AZAL5、HA7 对冬油菜的矿质元素吸收及基因表达的影响。结果发现这两种生物刺激素均促进根系生长和 N、S、K、P 的吸收。两种物质均刺激了叶绿体的分化。此外,植物体内 Mg、Mn、Na 和 Cu 的浓度也有所提高,并提高了 Fe 和 Zn 在根-冠中的转运。这些结果的产生是伴随着 Cu 转录子(*COPT2*)和据推断是 Fe 和 Zn 转运的基因 *NRAMP3* 的表达量的提高。

1.1.3 腐植酸类物质促进激素合成 一些研究人员认为腐植酸促进了激素的合成。陈玉玲等<sup>[16]</sup>发现黄腐酸(FA)能使 IAA、ABA 水平增加,且 FA 与这两种激素都没有协同作用。Mora 等<sup>[17-19]</sup>等相关研究表明,从风化煤中纯化得到的纯化腐植酸(PHA)促进了黄瓜根系中 NO、IAA 的含量,同时 PHA 依赖于 NO-IAA 途径介导作用提高了黄瓜根系中 ABA、ETH 的含量;同时发现根系所富集的腐植酸能显著增加黄瓜幼苗的生长与植物根系 H<sup>+</sup>-ATP 酶活性增强有关,使得植物幼芽中硝酸盐浓度增加而根系中浓度降低,这种硝酸根浓度的变化影响了细胞分裂素和多胺物质在植物幼苗中的富集。

1.1.4 腐植酸类物质促进植株体内相关酶活性 Cordeiro 等<sup>[20]</sup>采用土壤提取的腐植酸(HA)在低氮和高氮的营养液中研究了对 CAT 酶活性及 ROS 产生的影响。结果表明,施入 HA 后,ROS 增加,同时 CAT 酶活性提高,说明 HA 对植物的作用依赖于 ROS 产生,以此促进了根系生长并促进了侧根发生。Canellas 等<sup>[21]</sup>发现从蚯蚓粪中提取的高分子腐植酸组分,通过提高酶含量促进了 H<sup>+</sup>-ATP 活性。Zandonadi 等<sup>[22]</sup>研究证明 NO 介导了腐植酸促进根系生长以及质膜上 H<sup>+</sup>-ATP 活性的提高。Mora 等<sup>[17]</sup>也证实了腐植酸提高了质膜上 H<sup>+</sup>-ATP 活性。

1.1.5 腐植酸类物质调节气孔开闭 许旭旦等<sup>[23]</sup>研究发现临界期干旱时喷施腐植酸类物质能使小麦叶片气孔开张度减小,蒸腾降低,水分消耗速度减慢,从而使小麦体内水势提高,小麦抗旱性提高。梅慧生等<sup>[24]</sup>发现不同来源的 HA 和 FA 均可抑制气孔开启,类似 ABA 的作用,都抑制了 K<sup>+</sup>在保卫细胞中的积累,使用浓度以 100 ppm 为宜,并发现在 pH5 所得的 HA 抑制作用最大。Russell 等<sup>[25]</sup>则发现从蚯蚓粪中提取的腐植酸诱导的气孔开放,是通过活化磷脂酶 A2 完成的,这与 IAA 一样,而不是通过壳梭孢素及光照诱导的信号途径完成。

### 1.2 腐植酸类物质的间接作用

腐植酸作为土壤有机质的主要组成部分,通过促进土壤的保水持水能力,影响土壤结构,释放

土壤中的营养元素,促进微量元素的有效性,达到促进土壤肥力的作用。当腐植酸在土壤中施用,或者与肥料养分混合时,腐植酸可复合一定的营养元素离子并影响作物吸收营养元素的数量,以此间接方式影响对植物大量及微量营养元素的吸收,促进作物的生长。

## 2 腐植酸类物质在各种逆境中的表现及研究、应用进展

### 2.1 腐植酸类物质与植物干旱胁迫

李绪行等<sup>[26]</sup>发现干旱条件下喷施 FA 后可促进小麦叶片脯氨酸含量的增加,促进了细胞的持水能力,也提高了抗旱性。腐植酸类物质作为抗旱剂及抗蒸腾剂使用越来越多在农业研究和应用<sup>[27,28]</sup>。腐植酸类物质作为添加剂加入肥料后制成的复混肥或者水溶肥,成为腐植酸发挥抗旱作用的主要途径。薛世川等<sup>[29]</sup>在完全营养液或肥料中添加适量腐植酸类物质均可提高小麦根内和叶片内 NR、SOD 和 POD 活性,降低细胞质膜透性,提高了小麦幼苗的抗旱性。刘伟等<sup>[30]</sup>研究表明,施用腐植酸水溶肥可提高提高燕麦的抗氧化系统提高燕麦的抗旱性。张小冰等<sup>[31]</sup>发现 400~500  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  黄腐酸钾浸种后,玉米植物体细胞保护酶活性,丙二醛含量降低,降低膜脂的过氧化程度,增加膜的稳定性,提高植物抗旱性。梁强等<sup>[32]</sup>研究发现喷施黄腐酸提高 ROC22#和园林 6#甘蔗苗期的抗旱性,以 200、400 mg/L 处理效果较好。回振龙等<sup>[33]</sup>用黄腐酸浸种提高了紫花苜蓿在 PEG 处理下的抗旱性。张磊等<sup>[34]</sup>研究发现富含腐植酸的植物生长营养液对马铃薯具有抗旱增产作用,增产幅度随水分胁迫程度的增加而增大,重度水分胁迫处理下增幅达 33.33%。腐植酸还可提高鸡冠花对干旱的抗性<sup>[35]</sup>。

Vasconcelos 等<sup>[36]</sup>研究了干旱胁迫下施用 3 种不同组分的含有腐植酸的生物刺激素后在玉米和大豆上抗性酶系统的响应。结果发现,施用 1 号生物刺激素后,SOD、APX 酶的活性提高,但 CAT 酶的活性没有增强。García 等<sup>[37]</sup>采用从蚯蚓粪中提取的腐植酸,研究发现不同浓度的腐植酸影响了水稻抗氧化系统中 SOD、POD、CAT、APX 酶的活性,抑制了 ROS 产生和膜脂过氧化。同时,腐植酸也影响在液泡膜中编码水通道蛋白亚家族(*OsTIPs*)基因表达。进一步研究发现<sup>[38]</sup>,HA 在可同时调控植物根系和叶片的水通道蛋白基因表达,腐植酸团聚体中占主要优势的烷基、羧基、羰基结构是腐植酸在根系发挥作用的主要原因。结果表明,腐植酸发挥作用是独立于 ABA 的信号机制,它调控 *OsTIPs* 基因表达,同时腐植酸特殊结构与植物根系之间的物理和化学作用使其产生对植物的保护作用。

### 2.2 腐植酸类物质与植物盐碱胁迫

腐植酸类物质对植物的抗盐碱性研究,国内外多从腐植酸对盐碱土壤的改良方面研究<sup>[39-42]</sup>,通过腐植酸改良土壤理化性质,间接提高植物的耐逆性和抗逆性。Adin 等<sup>[41]</sup>在 8 种不同盐(NaCl、Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、CaCl<sub>2</sub>、CaSO<sub>4</sub>、KCl、K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>、MgCl<sub>2</sub>、MgSO<sub>4</sub>)、4 种浓度(0、30、60、120 mM)处理下,土壤中施用 3 种浓度(0、0.05、0.1% w/w)腐植酸钾,研究了大豆(*Phaseolus vulgaris* L.)的抗盐性。结果表明,施用腐植酸钾降低了土壤 EC 值,促进了植株体内 NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N、N、P 含量,降低了植株电解质渗漏率,缓解了盐胁迫。Hanafy Ahmed 等<sup>[42]</sup>通过在盐碱土上叶面喷施腐植酸和腐胺研究了埃及棉花(*Gossypium barbadense* L.)生长及产量构成的影响。结果发现,1%腐植酸增产效果及对产量指标效果最好。

探索直接施用腐植酸类物质缓解植物盐碱胁迫的研究相对较少。郭伟等<sup>[43,44]</sup>通过腐植酸浸种,采用水培方式研究了腐植酸对盐碱胁迫下小麦的缓解效应。结果证明,腐植酸浸种处理下 $\alpha$ -淀粉酶活性降低,总可溶性糖含量表现为叶片中升高而根系中下降;蔗糖含量表现为叶片中下降而根系中升高,叶片和根系浸出液电导率下降,推测腐植酸浸种可能是通过调控果糖浓度变化,使盐胁迫下小麦幼苗的质膜损伤得到缓解。同时小麦叶片 SOD 和 CAT 活性提高,谷胱甘肽含量升高,有效缓解了盐碱胁迫对幼苗生长的影响。张小冰等<sup>[45]</sup>采用腐植酸钾浸种玉米,提高了玉米幼苗在 NaCl 胁迫下 SOD、POD、CAT 酶活性,降低了 MDA 含量,提高了玉米的耐盐性。

### 2.3 腐植酸类物质与植物温度胁迫

金平等<sup>[46]</sup>对水稻喷施煤基腐植酸后,再进行 14 °C 低温处理,结果表明,腐植酸可提高水稻脯氨酸含量及脱落酸含量,多酚氧化酶比活力增强,提高了水稻的抗冷性,并且以 450 mg·L<sup>-1</sup> 浓度较好。张彩凤等<sup>[47]</sup>试验发现,叶面喷施腐植酸钾,可有效提高低温胁迫下红掌细胞内保护酶(SOD、CAT)

的活性, 并减少 MDA 的产生, 而且可减弱植物在低温胁迫后蒸腾速率、气孔导度、净光合速率的降低程度, 有效提高红掌的抗低温能力。

在高温胁迫下, 腐植酸类物质也有良好的表现。王润正等<sup>[48]</sup>研究发现喷施含腐植酸水溶肥料, 可以提高小麦的光合能力, 籽粒产量有所增加, 抗高温能力提高。林梅桂<sup>[49]</sup>试验发现喷施矿源黄腐酸(MFA)后的辣椒幼苗进行高温胁迫后, 与对照(喷施清水)相比, CAT、SOD、POD 酶活性均有提高, 降低了超氧阴离子产生速率和  $H_2O_2$  的含量, 提高了辣椒的抗热性。

## 2.4 腐植酸类物质与植物重金属胁迫

随着经济发展和城镇化程度的提高, 在工矿企业周边、污水灌区及大中城市郊区等重点区域的农田受到重金属污染。而农药和畜禽粪便等农业投入品的过量使用带来的重金属污染危害, 造成作物减产和农产品品质下降。腐植酸类物质中含有多种官能团, 可以通过络合、螯合、还原作用使重金属固定在土壤颗粒表面, 从而影响它们的迁移并减少了重金属水溶态, 降低其毒性。

马建军等<sup>[50]</sup>研究发现腐植酸钠可缓解重金属 Cd 元素对小麦幼苗的毒害作用, 表现在小麦幼苗干物质积累增加, 抑制小麦幼苗对 Cd 元素的吸收, 并促进小麦幼苗对 Cu、Zn、Fe、Mn 等营养元素的吸收和积累。郭凌等<sup>[51]</sup>研究发现不同煤基腐植酸对砷胁迫下玉米有促进生长的作用, 但根据腐植酸对土壤中砷的活化和钝化的特点, 筛选出配合植物可以替代 EDTA 活化土壤砷, 与植物配合以提高砷污染土壤的植物修复速度和效果 8 号和 9 号煤基腐植酸; 6 号和 10 号则可用于土壤砷钝化剂, 以保证作物产品的安全。常思敏等<sup>[52]</sup>研究发现在砷污染的土壤中对烤烟施用黄腐酸处理, 与对照相比提高了 NR 活性, 促进了  $NO_3^-$ -N 的同化能力, 从而减轻了土壤砷污染对烤烟氮同化的毒害。

## 2.5 腐植酸类物质与植物抗病性

20 世纪 70~80 年代, 我国开展了较大规模腐植酸钠抗病试验, 多地试验表明腐植酸钠有良好的提高作物的抗病能力<sup>[53]</sup>。刘贺昌等<sup>[54]</sup>对腐植酸钠与黄瓜霜霉病防治方面开展了研究, 结果显示, 腐植酸钠可抑制霜霉病孢子囊萌发, 同时腐植酸钠通过增加叶片含糖量及叶绿素含量促进生长, 也间接提高了黄瓜的抗病能力。金平等<sup>[55]</sup>也发现腐植酸与农药“克露”复配可显著降低黄瓜霜霉病的发生。

谢文闻等<sup>[56]</sup>通过将腐植酸类物质(黄腐酸钾粉剂、黄腐酸钠粉剂及黄腐酸液体)与药肥 SY 复配, 发现腐植酸类物质加入后增强了 SY 的抑制黄瓜矮化线虫和根结线虫的效果。但 3 种腐植酸类物质直接差别不大。Singh 等<sup>[57]</sup>通过在草莓上连续喷施蚯蚓粪淋溶物提取的腐植酸类物质, 显著降低了草莓白化病、果实畸形和灰霉病的发生率, 提高了草莓的品质。

腐植酸因特殊结构及功能广泛用于农药助剂<sup>[58]</sup>, 也证明腐植酸对植物抗病性具有良好的作用。

## 2.6 腐植酸类物质与植物自毒作用

设施蔬菜种植面临的连作障碍, 一方面原因来自于植物根系分泌物产生的自毒作用。张丽娜<sup>[59]</sup>、卢艺彬等<sup>[60]</sup>研究了腐植酸对自毒物质苯丙烯酸胁迫下黄瓜种子萌发及生理生化特性的影响。结果发现,  $25\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  处理可以缓解苯丙烯酸胁迫对种子萌发的抑制作用, 表现为发芽势提高, 种子活力、 $\alpha$ -淀粉酶、 $\beta$ -淀粉酶和蛋白酶活性以及种子物质消耗率提高。

## 3 展望

腐植酸类物质是有机质中重要的组成部分, 可以减少肥料的施用, 提高养分使用效率, 部分替代生物合成的植物生长调节剂, 并改善蔬果品质, 提高植物抗旱性, 减少病虫害发生, 促进植株早发和开花等, 也适合于作为微生物的载体应用于作物栽培中<sup>[61]</sup>。腐植酸类物质作为生物刺激素不仅可以与其它农业措施综合使用以实现农业种植的高产和高效, 而且对环境十分友好。这些有益功能将促进腐植酸类物质在作物栽培中的研究和应用。

近年来, 腐植酸类物质作为生物刺激素的重要成员吸引了众多科学家对其作用和机理进行重新认识。腐植酸类物质未来的研究重点将更加关注对植物营养促进的机理研究, 并将从分子水平上研究腐植酸参与养分代谢及生理调节机制<sup>[62]</sup>, 尤其是研究腐植酸类物质与植物激素间的互作关系<sup>[63]</sup>。

未来的研究重点还将对腐植酸类物质与植物抗逆性关系进一步深入研究,并将从生理和分子水平上研究腐植酸类物质在不同作物、不同逆境条件下发挥抗逆作用的机理。随着研究和应用的深入,将促进腐植酸类物质在农业生产中的广泛应用。

### 参考文献

- [1] 吴运荣,林宏伟,莫肖蓉.植物抗盐分子机制及作物遗传改良耐盐性的研究进展[J].植物生理学报,2014,50(11):1621-1629
- [2] 周宜君,冯金朝,马文文,等.植物抗逆分子研究机制[J].中央民族大学学报:自然科学版,2006,15(2):169-176
- [3] Jardin PD. The science of plant biostimulants—A bibliographic analysis, ad hoc study report[R/OL]. European Commission.<http://hdl.handle.net/2268/169257>,2012
- [4] Calvo P, Nelson L, Kloepper JW. Agricultural uses of plant biostimulants[J]. Plant Soil, 2014,383:3-41
- [5] Sharma HSS, Fleming C, Selby C, et al. Plant biostimulants: a review on the processing of macroalgae and use of extracts for crop management to reduce abiotic and biotic stresses[J]. J Appl Phycol, 2014,26:465-490
- [6] Chen Y, Aviad T. Effects of humic substances on plant growth. In: Humic substances in soil and crop science[M]. Madison: American Society of Agronomy and Soil Science Society of America,1990:161-186
- [7] O'Donnell RW. The auxin-like effects of humic preparations from leonardite[J]. Soil Sci. ,1973,116:106-112
- [8] Casenave de Sanflippo, Argiello E, Abdala JA, et al. Content of auxin-inhibitor and gibberellin-like substances in humic acids[J]. Biol. Plant., 1990,32:346-351
- [9] Zhang X, Schmidt RE. Hormone-containing products' impact on antioxidant status of tall fescue and creeping bentgrass subjected to drought[J]. Crop Science, 2000,40:1344-1349
- [10] Femiindez-Escobar R, Benlloch M, Barranco D, et al. Response of olive trees to folk application of humic substances extracted from leonardite[J]. Scientia Horticulturae, 1996,66:191-200
- [11] Silva-Matos RRS, Cavalcante ÍHL, Júnior GBS, et al. Foliar spray of humic substances on seedling production of watermelon cv.Crimson Sweet[J]. Journal of Agronomy, 2012,11(2):60-64
- [12] 廖宗文,毛小云,刘可星.有机碳肥对养分平衡的作用初探-试析植物营养中的碳短板[J].土壤通报,2014,51(3):656-659
- [13] Ertani A, Pizzeghello D, Baglieri A, et al. Humic-like substances from agro-industrial residues affect growth and nitrogen assimilation in maize (*Zea mays* L.) plantlets[J]. Journal of Geochemical Exploration, 2013,129:103-111
- [14] Quagiotti S, Ruperti B, Pizzighello D, et al. Effect of low molecular size humic substances on nitrate uptake and expression of genes involved in nitrate transport in maize(*Zea mays* L.)[J]. J Exp. Bot., 2004,55:1-11
- [15] Billard V, Etienne P, Jannin L, et al. Two Biostimulants derived from algae or humic acid induce similar responses in the mineral content and gene expression of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.)[J]. J Plant Growth Regul, 2014,33:305-316
- [16] 陈玉玲,曹敏,周燮,等.黄腐酸对冬小麦幼苗 IAA、ABA 水平的的影响及作用机理的探讨[J].植物学通报,1999,16(5):587-590
- [17] Mora V, Bacaicoa E, Zamarreño AM, et al. Action of humic acid on promotion of cucumber shoot growth involves nitrate-related changes associated with the root-to-shoot distribution of cytokinins, polyamines and mineral nutrients[J]. J Plant Physiol, 2010,167:633-642
- [18] Mora V, Baigorri R, Bacaicoa E, et al. The humic acid induced changes in the root concentration of nitric oxide, IAA and ethylene do not explain the changes in root architecture caused by humic acid in cucumber[J]. Environ Exp Bot, 2012,76:24-32
- [19] Mora V, Bacaicoa E, Baigorri R, et al. NO and IAA Key Regulators in the Shoot Growth Promoting Action of Humic Acid in *Cucumis sativus* L.[J]. J Plant Growth Regul, 2014,33:430-439
- [20] Cordeiro FC, Santa-Catarina C, Silveira V, et al. Humic acid effect on catalase activity and the generation of reactive oxygen species in corn (*Zea mays* L.)[J]. Biosci Biotechnol Biochem, 2011,75:70-74
- [21] Canellas LP, Dobbss LB, Oliveira AL, et al. Chemical properties of humic matter as related to induction of plant lateral roots [J]. Eur J Soil Sci, 2012,63:315-324
- [22] Zandonadi DB, Santos MP, Dobbss LB, et al. Nitric oxide mediates humic acids-induced root development and plasma membrane H<sup>+</sup>-ATPase activation[J]. Planta, 2010,231:1025-1036
- [23] 许旭旦,诸涵素,杨德兴,等.叶面喷施腐植酸对小麦临界期干旱的生理调节作用的初步研究[J].植物生理学报,1983,9(4):367-374
- [24] 梅慧生,杨建军.腐植酸钠调节气孔开启度与植物激素作用的比较观察[J].植物生理学报,1983,9(2):142-149
- [25] Russell L, Stokes AR, Macdonald H, et al. Stomatal responses to humic substances and auxin are sensitive to inhibitors of phospholipase A2[J]. Plant Soil, 2006,283:175-185
- [26] 李绪行,殷蔚慧,邹莉楣,等.黄腐酸增强小麦抗旱能力的生理生化机制初探[J].植物学通报,1992,9(2):44-46
- [27] 程扶玖,杨道麒,吴庆生.腐植酸对小麦抗旱性的生理效应[J].应用生态学报,1995,6(4):363-367

- [28] 张卫星,赵致,廖景容,等.作物抗旱剂的应用研究进展[J].中国农学通报,2004,20(6):334-339,341
- [29] 薛世川,刘秀芬,邓景华.施用腐植酸复合肥对小麦抗旱防衰能力的影响及其机理[J].中国生态农业学报,2006,14(1):139-141
- [30] 刘伟,刘景辉,萨如拉,等.腐植酸水溶肥料对水分胁迫下燕麦叶片保护酶活性和渗透物质的影响[J].灌溉排水学报,2014,33(1):107-109
- [31] 张小冰,邢勇,郭乐,等.腐植酸钾浸种对干旱胁迫下玉米幼苗保护酶活性及MDA含量的影响[J].中国农学通报,2011,27(7):69-72
- [32] 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
- [33] 回振龙,李自龙,刘文瑜,等.黄腐酸浸种对PEG模拟干旱胁迫下紫花苜蓿种子萌发及幼苗生长的影响[J].西北植物学报,2013,33(8):1621-1629
- [34] 张磊,刘景辉,徐胜涛,等.植物生长营养液对不同灌溉量马铃薯光合特性及产量的影响[J].西北农林科技大学学报,2013,41(2):145-151
- [35] 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
- [36] Vasconcelos ACF, Zhang XZ, Ervin EH, *et al.* Enzymatic antioxidant responses to biostimulants in maize and soybean subjected to drought[J]. *Sci. Agric. (Piracicaba, Braz.)*, 2009,66(3):395-402
- [37] García AC, Santos LA, Izquierdo FG, *et al.* Vermicompost humic acids as an ecological pathway to protect rice plant against oxidative stress[J]. *Ecol Eng*, 2012,47:203-208
- [38] García AC, Santos LA, Izquierdo FG, *et al.* Potentialities of vermicompost humic acids to alleviate water stress in rice plants (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Geochemical Exploration*, 2014,136:48-54
- [39] 孙在金.脱硫石膏与腐植酸改良滨海盐碱土的效应及机理研究[D].北京:中国矿业大学,2013
- [40] 赵秋,高贤彪,宁晓光,等.适用于滨海盐碱土改良剂的应用研究[J].西北农业学报,2014,23(3):107-111
- [41] Aydin A, Kant C, Turan M. Humic acid application alleviates salinity stress of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) plants decreasing membrane leakage[J]. *Afr J Agric Res*, 2012,7:1073-1086
- [42] Hanafy Ahmed AH, Darwish E, Hamoda SAF, *et al.* Effect of Putrescine and Humic Acid on Growth, Yield and Chemical Composition of Cotton Plants Grown under Saline Soil Conditions[J]. *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.*, 2013,13(4):479-497
- [43] 郭伟.盐碱胁迫对小麦生长的影响及腐植酸调控效应[D].沈阳:沈阳农业大学,2011
- [44] 郭伟,王庆祥.腐植酸浸种对盐碱胁迫下小麦幼苗抗氧化系统的影响[J].应用生态学报,2011,22(10):2539-2545
- [45] 张小冰,王晓丽.腐植酸钾浸种对玉米幼苗保护酶及MDA的影响[J].运城学院学报,2011,29(5):42-44
- [46] 金平,刘山莉.腐植酸与水稻抗冷性的研究初探[J].东北农业大学学报,1997,28(1):90-93
- [47] 张彩凤,王慧,潘虹,等.低温胁迫下叶面喷施腐植酸钾对红掌生理生化指标的影响[J].山西农业科学,2015,43(2):167-171,191
- [48] 王润正,高觅,张雪花,等.腐植酸水溶肥对小麦产量及抗逆性的影响效应[J].腐植酸,2013,4:18-22
- [49] 林梅桂.矿源黄腐酸对甜椒幼苗生长和耐热性的影响[J].福建农林大学学报,2013,42(6):593-599
- [50] 马建军,邹德文,吴贺平,等.腐植酸钠对镉胁迫小麦幼苗生物效应的研究[J].中国生态农业学报,2005,13(2):91-93
- [51] 郭凌,卜玉山,张曼,等.煤基腐植酸对外源钾胁迫下玉米生长及生理性状的影响[J].环境工程学报,2014,8(2):758-766
- [52] 常思敏,韦凤杰,郑宪彬,等.砷污染土壤中施用黄腐酸对烤烟(*Nicotiana tabacum* L.)氮代谢的影响[J].中国农业大学学报,2010,15(6):59-64
- [53] 秦万德.腐植酸的综合利用[M].北京:科学出版社,1987
- [54] 刘贺昌,秦兰萍.腐植酸钠防治黄瓜霜霉病的研究[J].河北农业技术师范学院学报,1998,2(4):11-16
- [55] 金平,刘山莉,杨百艳,等.腐植酸复配克露防治黄瓜霜霉病的生理机制初探[J].黑龙江大学自然科学学报,1998,15(1):124-126,67
- [56] 谢文闻,刘奇志,高灵旺,等.腐植酸类物质对温室黄瓜根际植物线虫数量的影响[J].腐植酸,2008,4:14-17
- [57] Singh R, Gupta RK, Patil RT. *et al.* Sequential foliar application of vermicompost leachates improves marketable fruit yield and quality of strawberry (*Fragaria×ananassa* Duch.)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2010,124:34-39
- [58] 高灵旺,谢文闻.腐植酸类物质与农业生态系统健康研究概述[J].腐植酸,2008,6:5-11
- [59] 张丽娜.腐植酸对外源苯丙烯酸胁迫下黄瓜种子萌发和幼苗生长的影响[D].福州:福建农林科技大学,2008
- [60] 卢艺彬,张丽娜,李延.胡敏素对苯丙烯酸胁迫下黄瓜种子萌发特性的影响[J].热带作物学报,2012,33(2):274-278
- [61] Canellas LP, Olivares FL, Aguiar NO, *et al.* Humic and fulvic acids as biostimulants in horticulture. *Sci. Hortic.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.013>
- [62] Vaccaro S, Ertani A, Nebbioso A. *et al.* Humic substances stimulate maize nitrogen assimilation and amino acid metabolism at physiological and molecular level. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture* (2015) 2:5, February 13, 2015, DOI:10.1186/s40538-015-0033-5
- [63] Olaetxea M, Mora V, Bacaicoa E. *et al.* ABA-regulation of root hydraulic conductivity and aquaporin gene26 expression is crucial to the plant shoot growth enhancement caused by rhizosphere humic acids. *Plant Physiology Preview*. October 8, 2015, DOI:10.1104/pp.15.00596