



# 外源 6-BA 对不同生育时期淹水花生根系生长和荚果产量的影响

李颖, 赵继浩, 李金融, 钱必长, 刘兆新, 高芳, 杨东清, 李向东

(山东农业大学农学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

**摘要:** 【目的】土柱栽培条件下, 研究外源细胞分裂素(6-BA)对花生不同生育时期淹水胁迫下根系呼吸酶活性、内源激素含量及荚果产量的影响, 为提高淹水胁迫下花生抗性及采用外源激素调控花生生长提供理论依据。

【方法】选用山花 108 为试验材料, 以全生育时期正常水分管理(CK)为对照, 设置苗期(V3)、花针期(R3)、结荚期(R5)、饱果期(R7)4 个淹水时期, 于淹水 10 d 后喷施  $15 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$  的 6-苄基腺嘌呤(6-BA), 共 9 个喷施组合处理, 即全生育时期正常水分管理(CK)、苗期淹水(V3-W)、苗期淹水后喷施外源细胞分裂素(V3-S)、花针期淹水(R3-W)、花针期淹水后喷施外源细胞分裂素(R3-S)、结荚期淹水(R5-W)、结荚淹水后喷施外源细胞分裂素(R5-S)、饱果期淹水(R7-W)、饱果期淹水后喷施外源细胞分裂素(R7-S)。处理后每隔 5 d, 取样测定根系无氧呼吸酶、有氧呼吸酶活性, 内源激素含量, 根系干重及根长密度等指标。【结果】淹水显著降低了 20—60 cm 土层的根系干重及根长密度。淹水结束后, V3-W 处理 20—40 cm 土层无根系。2018 与 2019 生长季, R3-S 处理 20—60 cm 土层根系干重及根长密度比 R3-W 处理平均提高 5.15% 和 8.59%。淹水提高了根系乙醇脱氢酶(ADH)、乳酸脱氢酶(LDH)活性, 降低了苹果酸脱氢酶(MDH)活性。淹水结束后, V3-W 处理 ADH 和 LDH 活性分别提高了 12.49 倍和 18.99 倍, 而 MDH 活性降低了 65.15%。与 CK 相比, 2018 与 2019 生长季 V3-W、R3-W、R5-W、R7-W 处理 ABA 含量分别平均提高了 22.71%、15.81%、10.57%、5.64%, 而喷施 6-BA 显著降低了 R3 时期 ABA 含量, 较 R3-W 处理降低了 7.60%。淹水降低了根系 ZR 含量, 淹水结束后, 2018 与 2019 生长季 V3-W、R3-W、R5-W、R7-W 分别较 CK 平均降低了 16.84%、15.61%、15.35%、8.51%; 喷施 6-BA 增加了 R3 时期 ZR 含量, 较 R3-W 处理增加了 5.47%。淹水显著降低 R5 时期单株结果数与单株产量, 2018 年分别下降 38.39% 和 30.43%; 2019 年分别下降 31.60% 和 25.06%。R3 时期在 2018 与 2019 生长季喷施 6-BA 后分别较 R3-W 处理增产 5.38%、6.91%。【结论】淹水后喷施外源 6-BA 通过降低根源 ABA 含量, 增加 ZR 含量, 提高根系 ADH、MDH 活性, 降低 LDH 活性, 增强根系呼吸性能; 提高叶片叶绿素含量与光合速率, 增加叶片的光合生产能力, 从而增加干物质积累与转运, 最终提高产量。

**关键词:** 淹水胁迫; 细胞分裂素; 脱落酸; 根系呼吸酶; 产量

## Effects of Exogenous 6-BA on Root Growth and Pod Yield of Flooded Peanut at Different Growth Stages

LI Ying, ZHAO JiHao, LI JinRong, QIAN BiChang, LIU ZhaoXin, GAO Fang, YANG DongQing, LI XiangDong

(College of Agriculture, Shandong Agricultural University/State Key Laboratory of Crop Biology, Taian 271018, Shandong)

**Abstract:** 【Objective】The objective of this study was to investigate the effects of flooding stress and spraying exogenous cytokinin on root respiratory enzymes activities, endogenous hormone content and pod yield at different peanut growth stages, so as to provide a theory base for improving peanut resistance to flooding and using exogenous cytokinin hormone to regulate peanut growth.

【Method】Peanut (Shanhua108) was grown in the pot culture experiments with flooding treatment during 10 days at the seedling

收稿日期: 2019-12-30; 接受日期: 2020-02-26

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD1000900)、山东省重大科技创新工程项目(2018YFJH0601-3)、山东省农业重大应用技术创新项目(SD2019ZZ11)、山东省现代农业体系花生创新团队首席专家专项基金(SDAIT-04-01)

联系方式: 李颖, E-mail: ly15610301945@163.com。通信作者杨东清, E-mail: chengyang2364@126.com。通信作者李向东, E-mail: lixdong@sdau.edu.cn

stage (V3), the flower needle stage (R3), the pod setting stage (R5), and the full fruit stage (R7), respectively. And the normal water management during the whole growth period (CK) was used as the control. Exogenous 6-benzyladenine (6-BA) ( $15 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ) were sprayed to the whole plants at a rate of  $250 \text{ mL} \cdot \text{m}^{-2}$  after waterlogging. A total of 9 spraying combinations, namely, normal water management during the whole growth period (CK), flooding at the seedling stage (V3-W), spraying 6-BA after flooding at the seedling stage (V3-S), and flooding at the flower needle stage (R3-W), spraying 6-BA after flooding at the flower needle stage (R3-S), flooding at the pod setting stage (R5-W), spraying 6-BA after flooding at the pod setting stage (R5-S), flooding at full fruit stage (R7-W), spraying 6-BA after flooding at full fruit stage (R7-S). And then the anaerobic respiratory enzymes, aerobic respiratory enzymes activity, endogenous hormone contents, root dry weight (RDW), and root length density (RLD) were determined every 5 days after treatment. **【Result】** The RDW and RLD in 20-60 cm soil layers were significantly decreased by waterlogging treatment. There was no root system in 20-40 cm soil layer under V3-W treatment after waterlogging. Compared with the R3-W treatment, the values of RDW and RLD of the 20-60 cm soil layer under the R3-S treatment was increased by 5.15% and 8.59% in the growing seasons of 2018 and 2019, respectively. Flooding stress increased the activities of Alcohol dehydrogenase (ADH), Lactate dehydrogenase (LDH), and decreased the activity of Malate dehydrogenase (MDH). For example, the activity of ADH and LDH was increased under V3-W treatment by 12.49 and 18.99 times, respectively. Whereas, the activity of MDH decreased by 65.15%. In addition, compared with CK treatment, ABA content in the two growing seasons was increased by 22.51%, 15.81%, 10.57% and 5.64% under V3-W, R3-W, R5-W and R7-W, respectively. However, spraying 6-BA significantly reduced the ABA content during R3 stage, which was 7.60% lower than that of R3-W treatment. On the contrary, endogenous ZR content was reduced by flooding stress at all the growth stages. Compared to CK treatment, ZR content under V3-W, R3-W, R5-W and R7-W treatment was decreased by 16.84%, 15.61%, 15.35%, and 8.51%, respectively. While application of exogenous 6-BA decreased the ABA content, but increased the ZR content. Flooding significantly reduced the number of fruit per plant and the yield per plant in the R5 period, which decreased by 38.39% and 30.43% in 2018, respectively, and decreased by 31.60% and 25.06% in 2019. The R3 period was sprayed with 6-BA in the growth season of 2018 and 2019, increased production by 5.38% and 6.91%, respectively.

**【Conclusion】** Application of exogenous 6-BA after flooding increased peanut yield due to increasing root respiration performance and the leaf photosynthetic productivity resulting from reducing the root ABA content and increasing the ZR content to enhance root ADH and MDH activity, and to increase leaf chlorophyll content and photosynthetic rate.

**Key words:** flooding stress; cytokinin; abscisic acid; root respiratory enzymes; yield

## 0 引言

**【研究意义】**黄淮海地区是我国重要的花生生产区, 该区域属温带大陆性季风气候, 夏季降水量多且集中, 易导致农田土壤积水<sup>[1-2]</sup>, 对花生生产造成很大的影响。因此, 研究不同生育时期淹水对花生生长发育的影响和栽培调控的作用机制, 对花生品种选育、栽培管理等具有重要理论参考意义。**【前人研究进展】**根系是植物吸收养分的主要器官, 也是植物激素等物质合成的器官<sup>[3]</sup>, 其生长分布与功能对地上部植株发育和产量形成有重要调节作用<sup>[4-5]</sup>。淹水条件下, 根系缺氧, 其细胞呼吸代谢方式发生转变, 表现为有氧呼吸锐降, 无氧呼吸增强<sup>[6-7]</sup>。前人研究发现植物淹水后根系乳酸脱氢酶 (LDH)、乙醇脱氢酶 (ADH) 活性增加, 苹果酸脱氢酶 (MDH) 活性降低<sup>[8-9]</sup>。植物内源激素脱落酸、细胞分裂素等作为植物体内的痕量信号分子, 对于调节植物的生长发育过程和环境的应答具有十分重要的意义<sup>[10]</sup>。淹水环境下叶片 ABA 含量

会明显升高, 致使气孔开度减小或关闭<sup>[11]</sup>, 影响作物的光合作用, 进而影响干物质积累, 最终降低产量<sup>[12]</sup>。玉米素核苷 (ZR) 在逆境中起到从地下到地上的信息介质作用<sup>[13]</sup>。通过对河竹的研究发现, 淹水显著降低了根系 ZR 含量, 提高了 ABA 含量<sup>[14]</sup>。6-苄基腺嘌呤 (6-BA) 是一种人工合成的细胞分裂素。REN 等<sup>[15]</sup>研究发现外源 6-BA 增加了淹水胁迫下的夏玉米叶片叶绿素含量, 提高了光合性能, 延缓了叶片衰老, 有效地缓解了涝渍对夏玉米的不利影响。**【本研究切入点】**淹水胁迫对作物发育影响的研究已有报道, 但淹水对不同生育期花生根系生长及 6-BA 对淹水的缓解作用尚缺乏深入研究。**【拟解决的关键问题】**本研究选用山花 108 为材料, 研究外源细胞分裂素对不同生育时期淹水胁迫下花生根系干重、根长密度、根系呼吸酶活性及根系内源激素的影响, 探讨淹水逆境下外源 6-BA 对不同生育时期根系生长的调控作用, 深入认识激素在淹水逆境下调控根系发育及产量形成的作用机制, 为花生生长的化学调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2018—2019 年在山东农业大学农学试验农场和作物生物学国家重点实验室进行。试验采用土柱栽培，供试土壤基本养分状况见表 1。

花生品种选用山花 108，种植于直径 32 cm，高 100 cm 的 PVC 管中。每土柱施 6.04 g 复合肥(N、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>、K<sub>2</sub>O 含量均为 15%)。播种前进行灌水沉实，使土柱与大田状况尽可能一致。2 年试验均于 4 月 27 日播种，每柱播 3 粒种子，出苗后留生长一致的花生 2 株，9 月 8 日收获。其他如除草、除虫等田间管理同一般高产大田。在花生 V3、R3、R5、R7<sup>[16]</sup>4 个时期进行淹水处理（水面高于土面 3 cm），淹水持续 10 d。淹水结束后，每天 18: 00 后叶片喷施 15 mg·L<sup>-1</sup>6-BA，用量为 250 mL·m<sup>-2</sup>，连续喷 5 d。为使激素能更好地附着于叶片，激素溶液中加入 0.5% Tween-20。试验设 9 个处理组合，分别为正常水分管理（生育期内保持田间持水量 60%—70%）(CK)、苗期淹水处理(V3-W)、苗期淹水后喷施 6-BA 处理(V3-S)、花针期淹水处理(R3-W)、花针期淹水后喷施 6-BA 处理(R3-S)、结荚期淹水处理(R5-W)、结荚期淹水后喷施 6-BA 处理(R5-S)、饱果期淹水处理(R7-W)、饱果期淹水后喷施 6-BA 处理(R7-S)，每次取样 3 次重复。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 取样方法 分别在 V3 时期淹水处理后 0、5、10、15、20、60、80、100 d；R3 时期淹水处理后 0、5、10、15、20、40、60、80 d；R5 时期淹水处理后 0、5、10、15、20、40 d；R7 时期淹水处理后 0、5、10、15 d 取样，每次取 6 柱，分为两部分，一部分用于测定植株干物质积累和根系形态分析；另一部分用去离子水冲洗，吸水纸吸干后保存于-80℃冰箱中，用于测定根系呼吸酶活性和内源激素含量。

1.2.2 根系形态测定分析和干物质积累测定 采用扫描系统(Epson Perfection V800 Photo)对根系进行扫描。扫描时将根系放入特制的透明托盘内，加入 3—5 ml 水以避免根系分支的互相缠绕。扫描后采用

分析程序(Win Rhizo Pro Vision 5.0 a)对图像进行分析，得到根系长度，计算根长密度。扫描后的根系在 105℃中杀青 0.5 h，65℃烘箱中烘干 48 h 至恒重后测定植株根系干物质量。

1.2.3 根系无氧呼吸酶活性的测定 选取长 3—5 cm、直径 1.5 mm 左右的生长根，称取 0.5 g 左右，放入预冷研钵中，加入 2 mL pH 6.8 的 50 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl 提取液（含 5 mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>、5 mmol·L<sup>-1</sup> β-巯基乙醇、体积分数为 15%甘油、1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA、1 mmol·L<sup>-1</sup> EGTA 和 0.1 mmol·L<sup>-1</sup> 苯甲基磺酰氟），冰浴研磨，于 4℃12 000×g 离心 20 min，上清液即为酶液。

参考 WATER 等<sup>[17]</sup>方法测定乙醇脱氢酶（ADH）活性。取 2.85 mL pH 8.0 的 150 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl 反应液（含 0.3 mmol·L<sup>-1</sup> NADH）和 50 μL 酶液混匀，然后加入 30 μL 95%乙醇启动反应，于 340 nm 处测定吸光度值的变化。

依据 BERGMEGER<sup>[18]</sup>方法测定乳酸脱氢酶（LDH）活性。取 3 mL pH 7.0 的 0.1 mol·L<sup>-1</sup> 磷酸缓冲液（含 4 μmol·L<sup>-1</sup> NADH、0.2 mol·L<sup>-1</sup> 丙酮酸），用 0.15 mL 酶提取液启动反应，于 340 nm 处测定吸光度值的变化。

1.2.4 根系有氧呼吸酶活性的测定 选取长 3—5 cm、直径 1.5 mm 左右的生长根，称取 0.5 g 左右，放入预冷研钵中，加入 2 mL pH 8.0 的 50 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl 提取液（含 5 mmol·L<sup>-1</sup> MgCl<sub>2</sub>、25 mmol·L<sup>-1</sup> β-巯基乙醇、5 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA），冰浴研磨后，于 4℃12 000×g 离心 20 min，上清液即为酶液。

参照薛应龙<sup>[19]</sup>的方法测定苹果酸脱氢酶（MDH）活性。取 880 μL pH 8.0 的 25 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl（含 1 mmol·L<sup>-1</sup> EDTA、0.2 mmol·L<sup>-1</sup> NADH、20 μL 酶液），用 100 μL 的 0.5 mmol·L<sup>-1</sup> 草酰乙酸启动反应，于 340 nm 处测定吸光度的变化。

1.2.5 根系内源激素含量测定 采用酶联免疫法测定根系内源 ZR 和 ABA 的含量<sup>[20]</sup>。液氮研磨样品成粉末状，称取 0.2 g，加 2 mL 样品提取液（80%甲醇，内含 1 mmol·L<sup>-1</sup> 二叔丁基对甲苯酚），并在 4℃下保存过夜，10 000×g 离心 20 min，取上清液。沉淀继

表 1 试验土壤基本养分状况

Table 1 Soil basic properties in the experimental site

年份 Year	有机质 Organic matter (g·kg <sup>-1</sup> )	全氮 Total nitrogen (g·kg <sup>-1</sup> )	速效磷 Available P (mg·kg <sup>-1</sup> )	速效钾 Available K (mg·kg <sup>-1</sup> )	pH
2018	16.68	0.768	76.53	108.27	7.6
2019	15.83	0.735	73.38	101.25	7.4

续用 1 mL 提取液, 提取 2 次, 合并上清液。上清液过 Sep-Pak C-18 固相萃取柱 (Waters, USA)。具体步骤是: 100% 甲醇活化→纯水洗柱→上样→纯水冲洗→80% 甲醇洗脱。将洗脱液转入 5 mL 离心管, 氮气吹干, 用 1 mL PBS ( $0.01 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ , pH7.4) 复溶, 然后用 ZR 和 ABA 酶联免疫试剂盒 (南京草本源提供) 测定 ZR 和 ABA 含量。

1.2.6 净光合速率测定 采用 Li-6400 便携式光合仪 (Li-Cor Inc, USA) 测定主茎倒三叶的净光合速率 ( $P_n$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 各处理选取 5 株长势一致的植株。

1.2.7 SPAD 值测定 采用 MultiSpeQ 多功能植物测量仪 (Photosynp, USA) 测定主茎倒三叶 SPAD 值, 测定时每处理选取 10 个有代表性的叶片。

1.2.8 花生产量测定 收获时测定单株产量。每处理取 10 株考察单株结果数, 待花生荚果晒干至恒重后测定单株产量。

### 1.3 数据统计分析

采用 Microsoft Excel 2007 与 SigmaPlot 12.0 进行

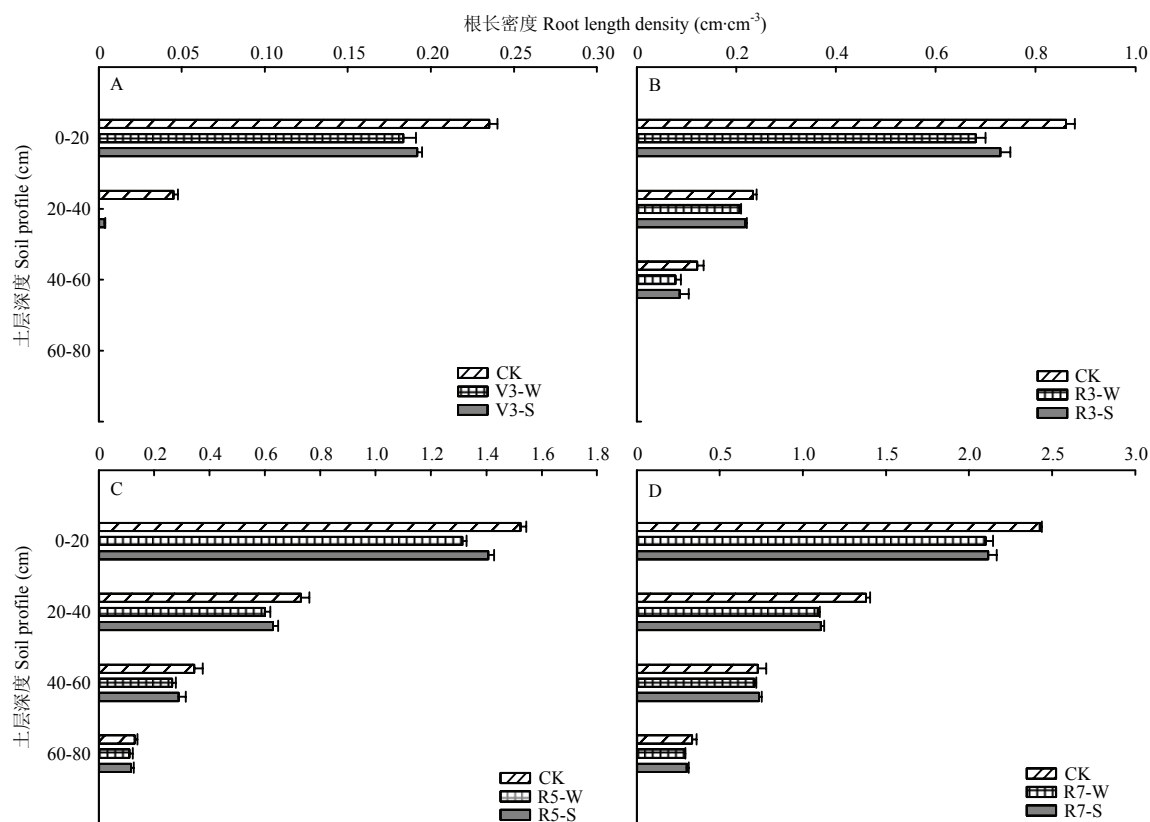
数据处理与作图, 用 DPS10.0 统计分析软件对试验数据进行分析, 差异显著性检验采用 LSD 法。由于 2 年趋势相近, 文中数据为 2018 与 2019 年数据平均值。

## 2 结果

### 2.1 外源 6-BA 对淹水胁迫下根系生长发育的影响

2.1.1 外源 6-BA 对淹水胁迫下不同土层根长密度的影响 图 1 是不同生育时期淹水结束后 5 d 的根长密度。可以看出, 与 CK 相比, 各生育时期淹水均降低了根长密度, V3 时期淹水对根系生长影响最大, 表现为 20—40 cm 土层无根系。与淹水处理相比, 淹水后喷施 6-BA 显著增加了 V3、R3 和 R5 时期的根长密度。2018 与 2019 生长季, V3-S 处理 0—20 cm 土层平均增加了 21.75%; R3-S 处理 20—40 cm 土层平均增加了 11.35%; R5-S 处理 40—60 cm 土层增加了 22.56%。但饱果期淹水后喷施 6-BA 对根长密度无显著影响。

2.1.2 外源 6-BA 对淹水胁迫下不同土层根系干重的影响 图 2 是不同生育时期淹水结束后 5 d 的根系干



A, B, C, D 表示 V3, R3, R5, R7 时期淹水处理。下同  
A, B, C, and D represent flooding during the V3, R3, R5 and R7 periods, respectively. The same as below

图 1 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根长密度的影响

Fig. 1 Effects of exogenous 6-BA on root length density in peanut under water-logging stress at different growth stages

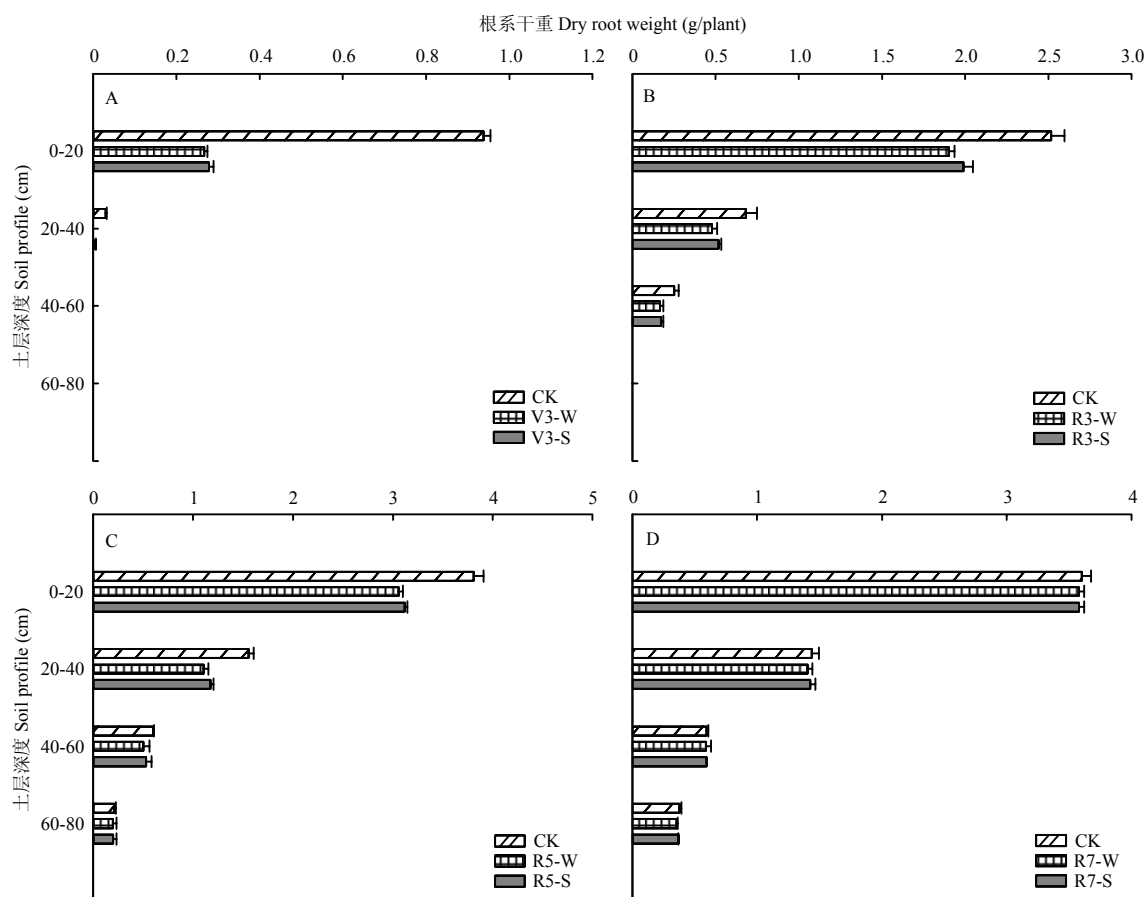


图 2 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根系干重的影响

Fig. 2 Effects of exogenous 6-BA on dry root weight in peanut under water-logging stress at different growth stages

重。可以看出,各生育时期淹水均抑制了根系的生长,降低了根系的干重。2018 与 2019 生长季, V3-W 处理 20—40 cm 土层根系干重为零;而 R3-W 处理 40—60 cm 土层的根系干重平均降低了 39.33%; R5-W 处理 40—60 cm 土层的根系干重平均降低了 15.93%。淹水后喷施 6-BA 后增加了 V3-S、R3-S、R5-S 处理的根系干重,其中 V3-S 处理 0—20 cm 土层根系干重较 V3-W 处理增加了 4.72%, R3-S 处理 20—40 cm 土层根系干重较 R3-W 处理增加了 8.42%。饱果期淹水及喷施 6-BA 对根系干重无显著影响。

## 2.2 外源 6-BA 对淹水胁迫下根系呼吸酶活性的影响

**2.2.1 外源 6-BA 对淹水胁迫下根系乙醇脱氢酶 (ADH) 活性变化的影响** 由图 3 可以看出,不同生育时期淹水均提高了根系 ADH 活性。淹水结束后 0 d, V3-W、R3-W、R5-W 与 R7-W 2 年较 CK 平均增加了 12.50 倍、8.41 倍、6.74 倍与 6.16 倍。其中 V3-W 于淹水结束后 0—20 d 内逐渐恢复到 CK 水平; R3-W 处

理于淹水结束后 20—40 d 恢复到 CK 水平;而 R5-W 处理于淹水结束后 40 d 逐渐恢复到与 CK 差异较小。淹水后喷施 6-BA 增加了根系 ADH 活性,且以花针期喷施效果最为明显。

**2.2.2 外源 6-BA 对淹水胁迫下根系乳酸脱氢酶 (LDH) 活性变化的影响** 由图 4 可知,不同生育时期淹水显著增加了根系 LDH 活性。且随着淹水时期的延后,增加幅度逐渐降低。淹水结束后, V3-W 处理 2 年较 CK 平均增加了 18.99 倍,而 R7-W 处理增加了 6.66 倍。且 V3-W 处理于淹水结束后 0—20 d 内逐渐恢复到 CK 水平; R5-W 处理淹水结束后 20—40 d 恢复到与 CK 差异较小。淹水后喷施 6-BA 缓解了 LDH 活性的升高,尤其降低了 R3-S 处理 LDH 的活性,喷施 10 d 后, LDH 活性比 R3-W 处理下降了 7.40%。

**2.2.3 外源 6-BA 对淹水胁迫下根系苹果酸脱氢酶 (MDH) 活性变化的影响** 由图 5 可知,不同生育时期淹水均降低了根系苹果酸脱氢酶 (MDH) 的活性。淹

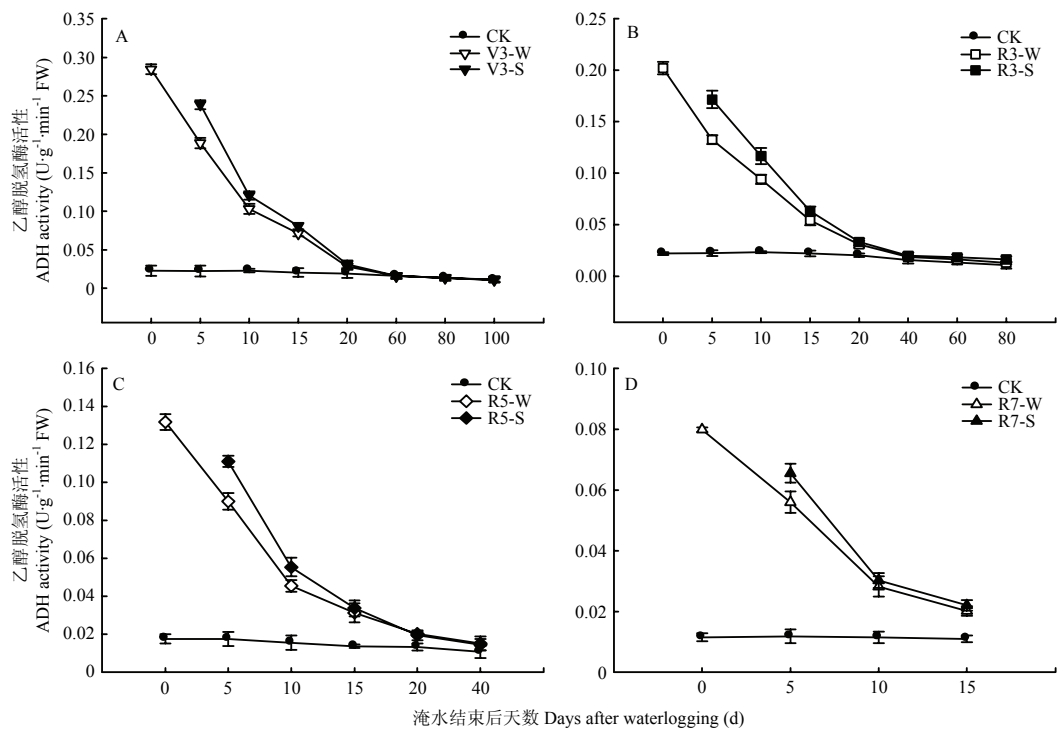


图 3 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根系乙醇脱氢酶活性变化的影响

Fig. 3 Effects of exogenous 6-BA on ADH activity changes in peanut root under water-logging stress at different growth stages

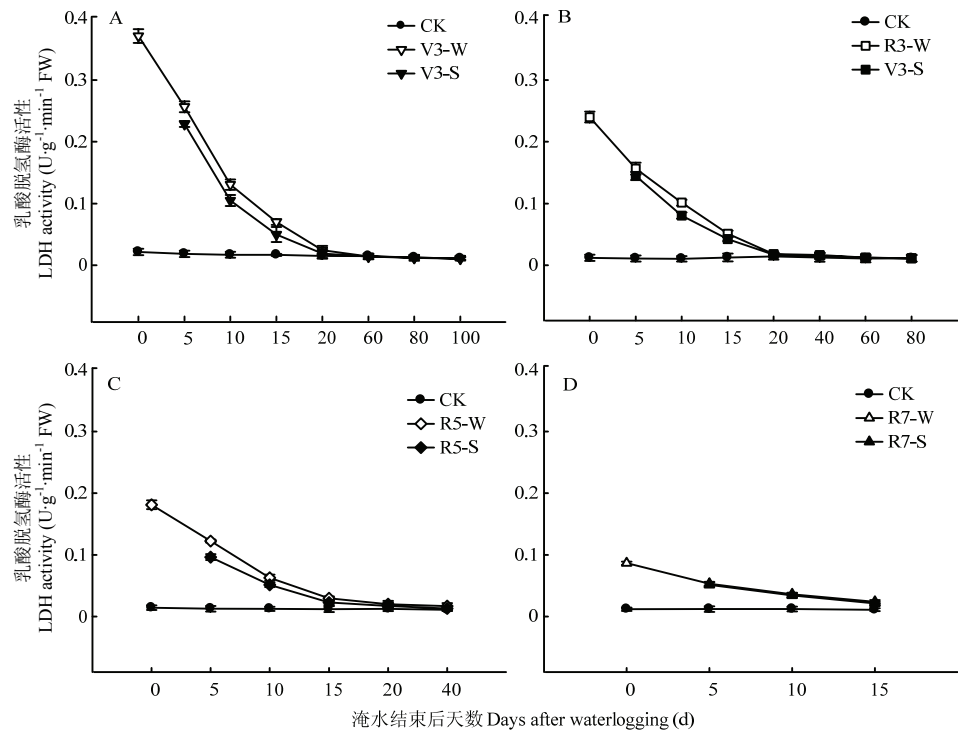


图 4 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根系乳酸脱氢酶活性变化的影响

Fig. 4 Effects of exogenous 6-BA on LDH activity changes in peanut root under water-logging stress at different growth stages



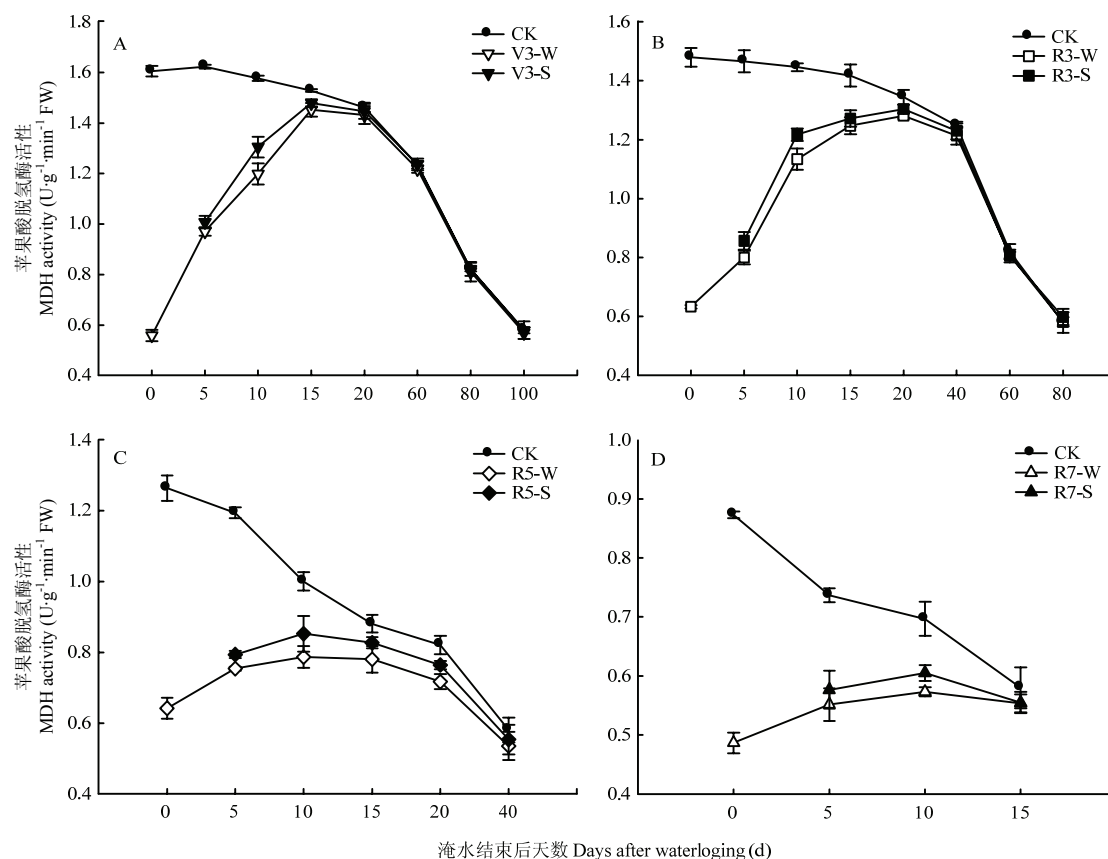


图5 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根系苹果酸脱氢酶活性变化的影响

Fig. 5 Effects of exogenous 6-BA on MDH activity changes in peanut root under water-logging stress at different growth stages

水结束后 0 d, V3-W、R3-W、R5-W 与 R7-W 处理 2 年较 CK 降低了 65.16%、57.15%、49.25%、44.16%。且 V3-W 于淹水结束后 0—20 d 内逐渐恢复到 CK 水平; R3-W 在淹水结束后 15—20 d 恢复到 CK 水平。淹水后喷施 6-BA 缓解了 MDH 活性的下降, 在喷施激素 10 d 后, V3-S 处理较 V3-W 处理 2 年平均增加了 8.94%; R3-S 处理增加了 8.97%。饱果期淹水后喷施 6-BA 对 MDH 活性无显著影响。

### 2.3 外源 6-BA 对淹水胁迫下根源激素变化的影响

**2.3.1 外源 6-BA 对淹水胁迫下根源 ZR 变化的影响**  
随着生育时期的推进, 根系中 ZR 含量表现为先升后降, 在结荚期达到最大(图 6)。淹水结束后, V3-W、R3-W、R5-W 与 R7-W 处理 2 年平均降低了 16.84%、15.61%、15.35%、6.58%。胁迫解除后, V3-W 与 R3-W 处理 ZR 含量增加并逐渐恢复到 CK 水平。淹水后喷施 6-BA 增加了根系 ZR 含量, 增加幅度表现为 R3-S > V3-S > R5-S > R7-S, 分别较各淹水处理增加了 5.47%、4.51%、4.31%、1.78%。

**2.3.2 外源 6-BA 对淹水胁迫下根源 ABA 变化的影响**  
2018 与 2019 年, 根系 ABA 含量呈现先降后升的趋势, 并于结荚期达到最低值(图 7)。与 CK 相比, 不同生育时期淹水均增加了根系 ABA 含量, V3-W 处理 2 年平均增加了 30.84%; R3-W 处理增加了 21.35%; R5-W 处理增加了 17.21%; R7-W 处理增加了 11.91%。且 V3-W 与 R3-W 处理分别于淹水结束后 20—60 d 与 40—60 d 内逐渐恢复到 CK 水平。淹水后喷施 6-BA 降低了 ABA 含量, 以 R3-S 处理喷施效果明显, 2 个生长季平均比 R3-W 处理降低了 5.66%。

### 2.4 花生根系内源激素与根系呼吸酶的关系

由表 2 相关分析结果表明, 根系脱落酸(ABA)含量与乳酸脱氢酶(LDH)活性呈极显著正相关关系, 与乙醇脱氢酶(ADH)、苹果酸脱氢酶(MDH)活性相关性不显著。根系玉米素核苷(ZR)含量与苹果酸脱氢酶(MDH)活性呈极显著正相关关系, 与乙醇脱氢酶(ADH)、乳酸脱氢酶(LDH)活性无显著性相关关系。

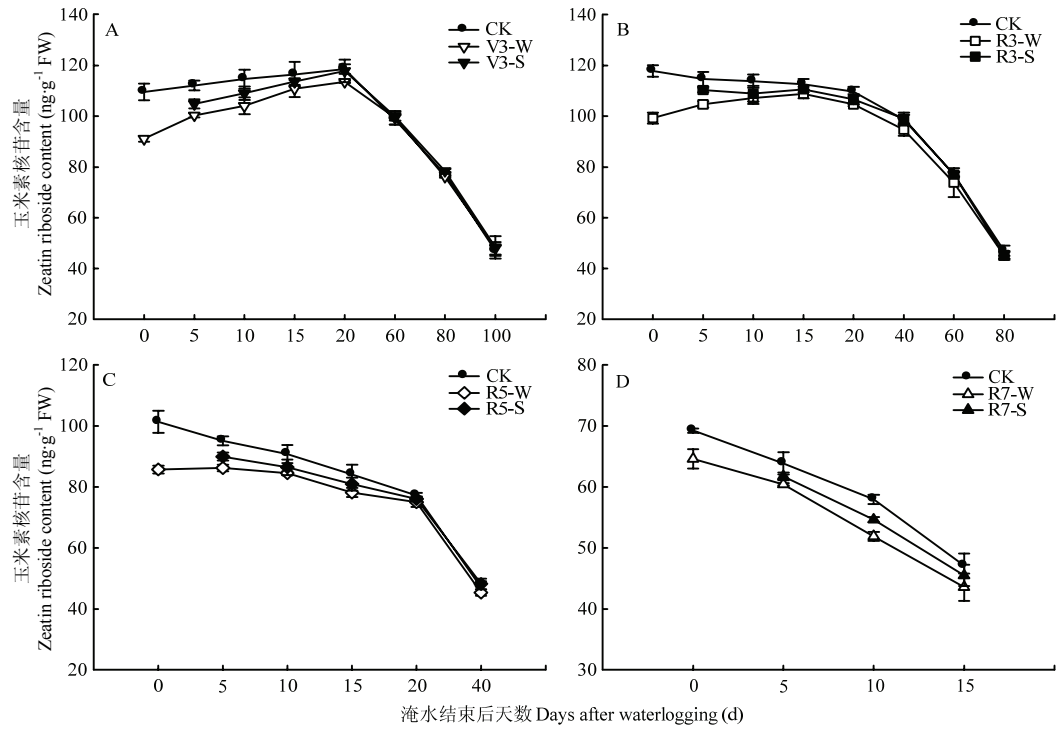


图 6 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根系 ZR 含量变化的影响

Fig. 6 Effects of exogenous 6-BA on ZR content changes in peanut root under water-logging stress at different growth stages

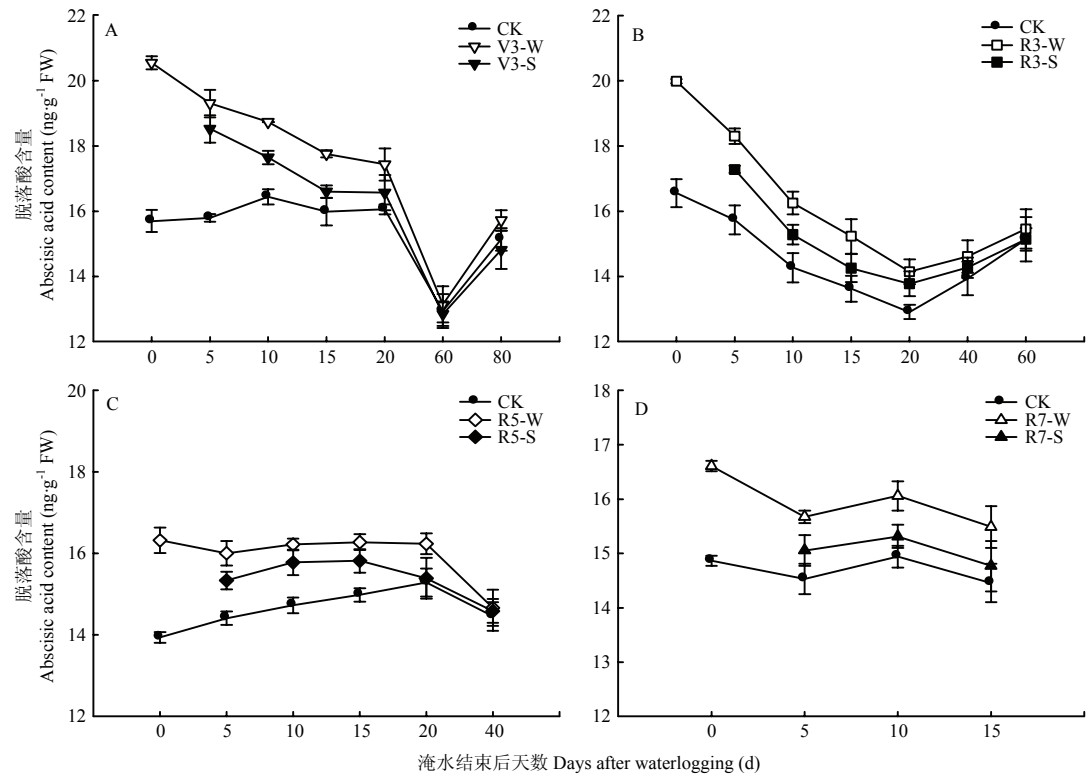


图 7 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根系 ABA 含量变化的影响

Fig. 7 Effects of exogenous 6-BA on ABA content changes in peanut root under water-logging stress at different growth stages



表 2 花生根系内源激素与根系呼吸酶的相关性

	玉米素核苷 ZR	脱落酸 ABA	乙醇脱氢酶 ADH	乳酸脱氢酶 LDH
脱落酸 ABA	0.397			
乙醇脱氢酶 ADH	0.286	0.480		
乳酸脱氢酶 LDH	0.305	0.685**	0.898**	
苹果酸脱氢酶 MDH	0.705**	0.006	-0.225	-0.265

\*, \*\*分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著 \*, \*\* represent significance at 0.05 and 0.01 levels, respectively

2.5 外源 6-BA 对淹水胁迫下叶片光合特性的影响

2.5.1 外源 6-BA 对淹水胁迫下叶片净光合速率( $P_n$ )变化的影响 由图 8 可以看出, 叶片净光合速率在花生生育期内呈单峰变化, 在结荚期达到最大值。不同生育时期淹水后花生净光合速率下降。V3-W、R3-W、R5-W 与 R7-W 处理  $P_n$  2 年平均降低了 17.98%、19.74%、25.57%与 14.32%。淹水结束后, V3-W 与 R3-W 处理净光合速率逐渐恢复到 CK 水平。喷施

6-BA 后提高了主茎倒三叶的  $P_n$ , 其中以 R3-S 处理增加效果显著, 比 R3-W 处理增加了 7.92%。饱果期淹水后喷施 6-BA 对  $P_n$  无显著影响。

2.5.2 外源 6-BA 对淹水胁迫下叶片 SPAD 值变化的影响 由图 9 可以看出, 淹水使花生主茎倒三叶的 SPAD 值降低。降低幅度表现为 R5-W>R3-W>V3-W>R7-W。喷施 6-BA 后, SPAD 值提高, 增加幅度表现为 R3-S>R5-S>V3-S>R7-S。淹水结束后 0 d, 2018

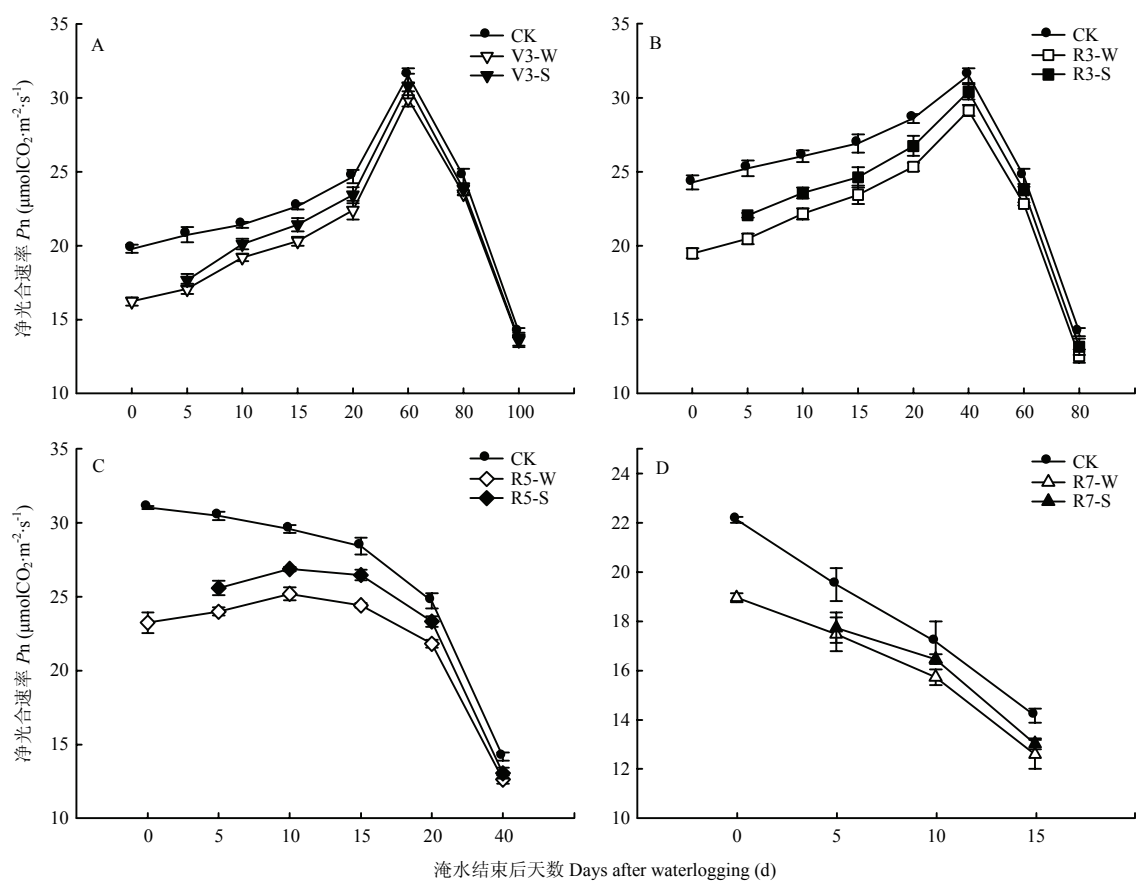


图 8 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生叶片  $P_n$  变化的影响

Fig. 8 Effects of exogenous 6-BA on  $P_n$  changes in peanut leaves under water-logging stress at different growth stages

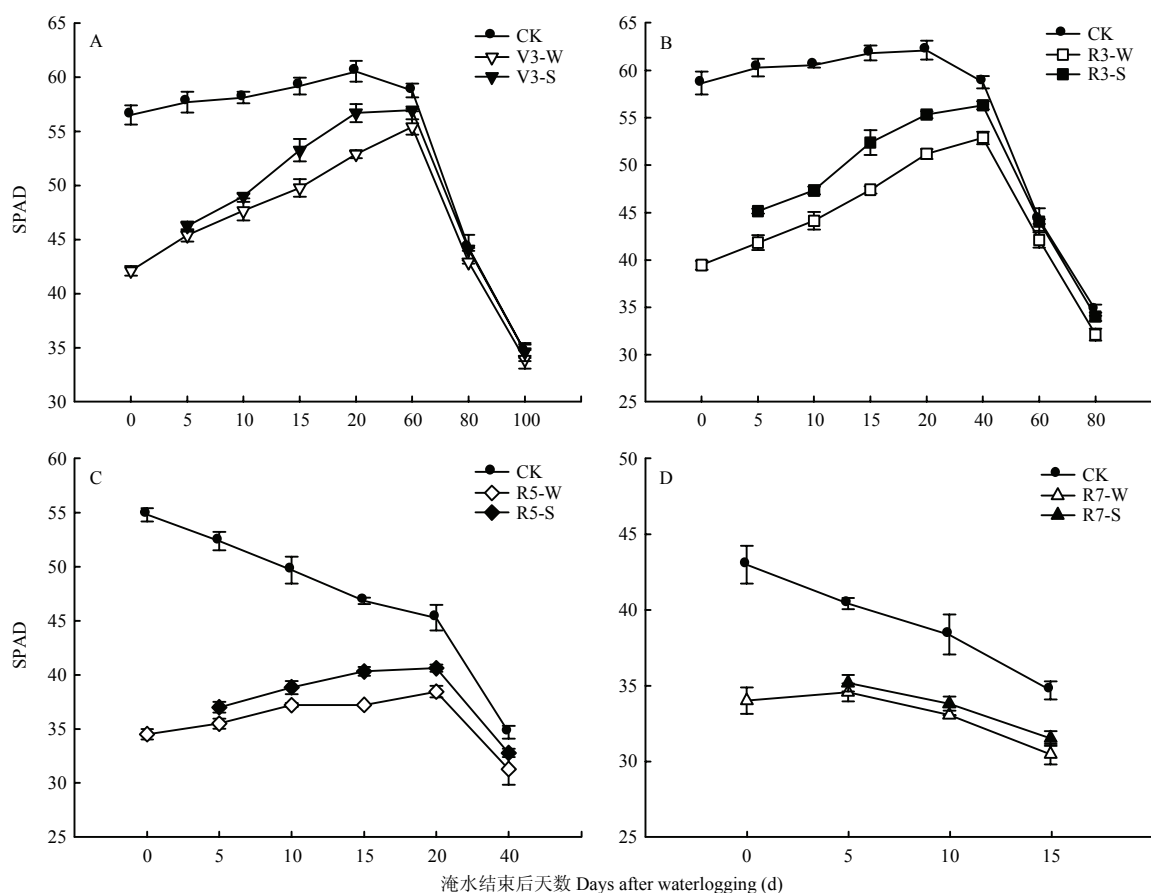


图9 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生叶片 SPAD 值变化的影响

Fig. 9 Effects of exogenous 6-BA on the SPAD value of peanut leaves under water-logging stress at different growth stages

与 2019 生长季 R5-W 处理 SPAD 值较 CK 平均降低了 37.05%。喷施 6-BA 后 5 d, R3-S 处理较 R3-W 平均增加了 7.98%。R3-W 与 R3-S 处理于胁迫解除后 60—80 d 逐渐恢复。R5-W 与 R5-S 处理在淹水解除后一直低于 CK。而 R7-W 与 R7-S 处理 SPAD 值于淹水结束后 15 d 内逐渐降低。

## 2.6 外源 6-BA 对淹水胁迫下荚果产量的影响

由表 3 可知,不同生育时期淹水显著降低了花生的单株结果数、单株产量、出仁率。与 CK 相比, R5 时期淹水减产幅度最大, R5-W 处理的单株产量 2 年度分别降低 30.43% (2018) 与 25.75% (2019)。喷施 6-BA 后,不同生育时期喷施外源 6-BA 提高了花生单株产量,但增加幅度不同,以花针期喷施增产幅度最大。与 R3-W 处理相比, R3-S 处理的单株产量 2 年分别提高了 5.68% (2018) 与 8.10% (2019),这是由于外源 6-BA 显著提高了单株结果数与双仁果率。与 R7-W 处理相比, 饱果期喷施 6-BA 对单株结果数

及百果重无显著影响。

## 3 讨论

### 3.1 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根系呼吸特性的影响

淹水导致可用的  $O_2$  含量降低,根系从有氧呼吸转化无氧呼吸,表现为无氧呼吸酶 ADH 与 LDH 活性增强<sup>[21]</sup>, 有氧呼吸酶 MDH 活性降低<sup>[22]</sup>,从而可以促进乙醇发酵与乳酸发酵,提高 NADH 的再氧化过程,并维持适当的 ATP 水平<sup>[23]</sup>。僧珊珊等<sup>[24]</sup>研究发现淹水条件下,与耐涝品种相比,不耐涝玉米品种根系的 ADH 与 LDH 活性显著增加。另外,张凤等<sup>[25]</sup>的研究发现,不同生育时期淹水,花生根系的 ADH 活性差异显著。本研究结果表明不同生育时期淹水均抑制了花生根系 MDH 活性,同时诱导了 ADH、LDH 活性的上升;不同生育时期相比,苗期酶活性增加幅度最大,表明淹水对根系生育前期的呼吸代谢影响较大。淹水

表 3 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生产量及产量构成因素的影响

Table 3 Effects of exogenous 6-BA on yield and yield components of peanut under water-logging stress at different growth stages

年份	处理	单株结果数	百果重	双果仁率	单株产量	出仁率
Year	Treatment	Pods number per plant	Weight per 100 kernel (g)	Double kernel rate (%)	Pod mass per plant (g)	Kernel rate (%)
2018	CK	20.47a	135.49a	66.30a	27.05a	68.46a
	V3-W	18.33d	129.85abc	61.77bc	23.80c	67.61a
	V3-S	20.39bc	133.27a	62.98ab	25.06b	67.93a
	R3-W	16.67e	126.51bcd	55.70d	22.17d	66.22abc
	R3-S	17.33e	131.92ab	58.28cd	23.43c	65.87abc
	R5-W	14.17g	122.24d	55.48d	18.82e	68.34a
	R5-S	15.67f	124.92cd	55.79d	19.62e	67.13ab
	R7-W	19.67c	129.35abc	64.66ab	24.70b	62.05c
	R7-S	20.33bc	130.17abc	64.95ab	25.15b	62.49bc
2019	CK	18.20a	148.85a	65.40a	27.21a	67.55a
	V3-W	17.83a	146.84ab	63.65ab	26.17a	66.95a
	V3-S	18.00a	150.28a	64.44a	27.05a	67.52a
	R3-W	15.33abc	137.55bc	55.51c	22.60bc	64.90abc
	R3-S	16.83ab	145.51ab	58.50bc	24.43ab	65.42ab
	R5-W	14.83c	131.11c	57.97bc	19.39c	59.07d
	R5-S	15.25bc	136.90bc	58.54bc	20.88c	61.71bcd
	R7-W	17.25a	147.02ab	56.53c	25.37ab	60.83cd
	R7-S	17.33a	148.00a	56.73c	25.73ab	61.05bcd

同列不同小写字母表示 0.05 水平差异显著  
Different small letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level

胁迫解除后，ADH、LDH 活性逐渐恢复到对照水平。淹水后喷施外源 6-BA 显著提高了根系 MDH 与 ADH 活性，降低了 LDH 活性，且淹水胁迫解除后缩短了恢复期；各生育时期喷施 6-BA 相比，花针期喷施 6-BA 处理的 ADH 与 MDH 活性变化幅度最大，这表明淹水后施用外源 6-BA 可改善根系的呼吸作用；而 ADH 活性的提高可以促进乙醛转化为乙醇，降低其对根系细胞的毒性，缓解其对植株的伤害<sup>[26]</sup>。前人研究表明，LDH 作为催化乳酸发酵的关键酶，其催化产生的乳酸引起胞质酸化是引起植株死亡的主要原因之一<sup>[27]</sup>。外源 6-BA 的施用减缓了其活性的升高，抑制了胞质的酸化程度，降低了根尖细胞的损伤，从而提高了花生的抗涝性。

3.2 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生根系内源激素的影响

ABA 和 CTK 是两种重要的激素信号物质，在逆境胁迫中具有重要的作用<sup>[28]</sup>。前人研究发现，在涝渍胁迫下，内源性 ABA 含量迅速增加，通过合成第二信使（Ca<sup>2+</sup>、ROS、NO）来调节气孔开闭<sup>[29]</sup>。WANG

等<sup>[30]</sup>发现叶片气孔关闭不仅仅受 ABA 的影响，而是 ABA 含量增加和 ZR 含量下降共同作用的结果。ZR 在根中催化合成，通过木质部转运到枝条中以协调气孔开闭<sup>[31]</sup>。本研究发现各生育时期淹水均增加了花生根系中 ABA 的含量，降低了 ZR 的含量。这是由于淹水促进了细胞分裂素氧化酶基因的表达，提高了氧化酶活性，不利于 ZR 积累<sup>[32]</sup>。前人研究发现，ABA 通过延缓细胞伸长来抑制根系的生长，而此过程的实现需要抑制 CTK 信号的转导<sup>[33]</sup>。本研究发现，不同生育时期淹水抑制了根系生长，降低了根系长度。ABA 抑制根的生长与 NADPH 氧化酶的活化和 ROS 的积累有关<sup>[34]</sup>。胁迫后喷施外源细胞分裂素可以提高内源 CTK 的含量<sup>[35]</sup>。刘敬然等认为外源 6-BA 可以显著提高棉花 CTK 含量，降低 ABA 含量<sup>[36]</sup>。本研究发现，淹水后喷施 6-BA 降低了根系 ABA 含量，提高了 ZR 含量。与淹水处理相比，淹水后喷施 6-BA 增加了根系长度，提高了根系干重，表明外源 6-BA 一方面降低了内源 ABA 对根细胞伸长的抑制作用，促进根系的生长；另一方面提高了叶片的光合速率，促进了光

合产物向根系的转运, 进而提高根系生物量。研究发现, 缺氧条件下低能量信号传导与植物激素信号传导途径密切相关<sup>[37]</sup>。而淹水缺氧条件下, 根系产生 ATP 的主要机制为糖酵解与发酵。本试验相关性分析表明, ABA 含量与 LDH 活性呈极显著正相关关系, ZR 含量与 MDH 活性呈极显著正相关关系, 这表明内源 ZR 和 ABA 含量变化在根系呼吸中起重要作用。喷施外源细胞分裂素通过调节内源 ZR、ABA 含量, 进而调控 LDH 和 MDH 活性。

### 3.3 外源 6-BA 对不同生育时期淹水胁迫下花生产量及其构成因素的影响

淹水影响叶片的光合作用, 光合同化生产能力减弱, 进而导致干物质积累量减少, 影响籽粒充实, 最终导致产量下降<sup>[38-39]</sup>。前人研究表明, 淹水后小麦旗叶的叶绿素含量显著下降<sup>[40]</sup>。叶绿素是植物叶片光合作用的物质基础, 其含量高低能反映植物的生长状况和叶片的光合能力。本研究表明, 不同生育时期淹水后主茎倒三叶的 SPAD 值显著降低 (图 9), 分析原因为淹水胁迫影响了花生的呼吸代谢, 细胞内积累较多的有害物质 (氧自由基、乙醛、乳酸等), 破坏了叶绿体的结构, 加速了叶绿体的分解, 最终导致叶绿素含量下降<sup>[41-42]</sup>。花生淹水后地上部叶片光合速率显著降低 (图 8), 进而影响花生的干物质积累与分配, 降低了花生的单株结果数与百果重, 最终降低花生产量。本研究结果表明, R5 时期淹水显著降低了花生的单株结果数, 单株产量 2 年平均降低 29.58%。研究发现涝后喷施 6-BA 能够提高作物的叶面积指数<sup>[15]</sup>, 增加叶绿素含量<sup>[43]</sup>, 从而提高作物光合生产能力, 最终提高产量。本研究表明, 淹水后喷施 6-BA 可显著提高花生单株产量, 且以 R3 时期处理效果显著, 产量比淹水处理平均提高 6.89%, 这表明 6-BA 对花生花针期淹水的调控效应最明显。

## 4 结论

淹水通过增加根系内源 ABA 含量, 降低 ZR 含量, 一方面降低了根系 MDH 活性, 提高了根系 ADH 与 LDH 活性; 另一方面降低了叶片的叶绿素含量与光合速率, 减少了光合产物的积累, 产量降低。淹水后喷施外源 6-BA 降低了根系内源 ABA 含量, 提高了 ZR 含量, 一方面提高了根系 ADH、MDH 活性, 降低了 LDH 活性, 改善根系的呼吸性能, 促进根系生长; 另一方面提高了叶片叶绿素含量和光合

速率, 促进干物质的积累与分配, 提高了单株结果数与单株产量, 且不同生育时期相比, 花针期喷施单株产量增加效果明显。

## References

- [1] 郭洪海, 杨丽萍, 李新华, 杨萍, 万书波. 黄淮海区域花生生产与品质特征的研究. 中国生态农业学报, 2010, 18(6): 1233-1238.  
GUO H H, YANG L P, LI X H, YANG P, WAN S B. Characteristics of production and quality of peanut in Huang-Huai-Hai region. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(6): 1233-1238. (in Chinese)
- [2] 万书波. 中国花生栽培学. 上海: 上海科技出版社, 2003.  
WAN S B. *Chinese Peanut Cultivation*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2003. (in Chinese)
- [3] SHABALA S, WHITE R G, DJORDJEVIC M A, RUAN Y L, MATHESIUS U. Root-to-shoot signalling: integration of diverse molecules, pathways and functions. *Functional Plant Biology*, 2016, 43(2): 87-104.
- [4] WANG Y H, HU W L, ZHANG X L, LI L X, KANG G Z, FENG W, ZHU Y J, WANG C Y, GUO T C. Effects of cultivation patterns on winter wheat root growth parameters and grain yield. *Field Crops Research*, 2014, 156(2): 208-218.
- [5] HEŘMANSKÁ A, STŘEDA T, CHLOUPEK O. Improved wheat grain yield by a new method of root selection. *Agronomy for Sustainable Development*, 2015, 35(1): 195-202.
- [6] YORDANOVA R Y, POPOVA L P. Flooding-induced changes in photosynthesis and oxidative status in maize plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2007, 29: 535-541.
- [7] CAPON S J, JAMES C S, WILLIAMS L. Responses to flooding and drying in seedlings of a common Australian desert floodplain shrub: *Muehlenbeckia florulenta* Meisn. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 66(2): 178-185.
- [8] KOMATSU S, DESCHAMPS T, HIRAGA S, KATO M, CHIBA M, HASHIGUCHI A, TOUGOU M, SHIMAMURA S, YASUE H. Characterization of a novel flooding stress-responsive alcohol dehydrogenase expressed in soybean roots. *Plant Molecular Biology*, 2011, 77(3): 309-322.
- [9] DU H Y, LIU D X, LIU H P, KURTENBACH R. Relationship between polyamines and anaerobic respiration of wheat seedling root under water-logging stress. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2018, 65(6): 874-881.
- [10] SAKAKIBARA H. Cytokinins: activity, biosynthesis and translocation. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 431-449.
- [11] BLATT M R, THIEL G. Hormonal control of ion channel gating.

- Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1993, 44(1): 543-567.
- [12] ASHRAF M, ARFAN M. Gas exchange characteristics and water relations in two cultivars of *Hibiscus esculentus* us under waterlogging. *Biologia Plantarum*, 2005, 49: 459-462.
- [13] 胡朝晖, 杨丽霞, 宋涛平, 彭新凯, 李玲. 水分胁迫对花生幼苗叶片内源激素含量的影响. *中国农学通报*, 2009, 25(17): 133-136.
- HU Z H, YANG L X, SONG T P, PENG X K, LI L. The effect of water stress on endogenous phytohormones content in peanut (*Arachis hypogaea* L.) leaves. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(17): 133-136. (in Chinese)
- [14] 李迎春. 河竹对淹水环境的生理生态响应特征[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- LI Y C. Eco-physiological responses of phyllostachys rivalis to waterlogging[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017. (in Chinese)
- [15] 任佰朝, 朱玉玲, 李霞, 范霞, 董树亭, 赵斌, 刘鹏, 张吉旺. 大田淹水对夏玉米光合特性的影响. *作物学报*, 2015, 41(2): 329-338.
- REN B Z, ZHU Y L, LI X, FAN X, DONG S T, ZHAO B, LIU P, ZHANG J W. Effects of waterlogging on photosynthetic characteristics of summer maize under field conditions. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(2): 329-338. (in Chinese)
- [16] BOOTE K J. Growth stages of peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Peanut Science*, 1982, 9(1): 35-40.
- [17] WATER I, MORELL S, GREENWAY H, COLMER T D. Effects of anoxia on wheat seedlings: II. Influence of O<sub>2</sub> supply prior to anoxia on tolerance to anoxia, alcoholic fermentation, and sugar levels. *Journal of Experimental Botany*, 1991, 42(11): 1437-1447.
- [18] BERGMEGER H U. *Methods of Enzymatic Analysis*. Weinheim: Verlag Chemie, 1983.
- [19] 薛应龙. 植物生理学实验手册. 上海: 上海科学技术出版社, 1985.
- XUE Y L. *Plant Physiology Experiment Manual*. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985. (in Chinese)
- [20] 杨建昌, 王志琴, 朱庆森, 苏宝林. ABA 与 GA 对水稻籽粒灌浆的调控. *作物学报*, 1999, 25(3): 341-348.
- YANG J C, WANG Z Q, ZHU Q S, SU B L. Regulation of ABA and GA to the grain filling of rice. *Acta Agronomica Sinica*, 1999, 25(3): 341-348. (in Chinese)
- [21] ZENG Y, WU Y, WAYNE T A, KAREN E K. Differential regulation of sugar-sensitive sucrose synthases by hypoxia and anoxia indicate complementary transcriptional and posttranscriptional responses. *Plant Physiology*, 1998, 116(4): 1573-1583.
- [22] 陈强, 郭修武, 胡艳丽, 毛志泉. 淹水对甜樱桃根系呼吸强度和呼吸酶活性的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(7): 1462-1466.
- CHEN Q, GUO X W, HU Y L, MAO Z Q. Effects of waterlogging on root respiration in tensity and respiratory enzyme activities of sweet cherry. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(7): 1462-1466. (in Chinese)
- [23] VAN DONGEN, JOORT T, LICAUSI, FRANCESCO. Oxygen sensing and signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 2015, 66(1): 345-367.
- [24] 僧珊珊, 王群, 李潮海, 刘天学, 赵龙飞. 淹水胁迫下不同玉米品种根结构及呼吸代谢差异. *中国农业科学*, 2012, 45(20): 4141-4148.
- SENG S S, WANG Q, LI C H, LIU T X, ZHAO L F. Difference in root structure and respiration metabolism between two maize cultivars under waterlogging stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(20): 4141-4148. (in Chinese)
- [25] 张凤, 王媛媛, 张佳蕾, 杨传婷, 杨晓康, 顾学花, 李艳红, 李向东. 不同生育时期淹水对花生生理性状及产量、品质的影响. *花生学报*, 2012, 41(2): 1-7.
- ZHANG F, WANG Y Y, ZHANG J L, YANG C T, YANG X K, GU X H, LI Y H, LI X D. Effects of water-logging at different growing periods on physiological characteristics, pod yield and kernel quality of peanut. *Journal of Peanut Science*, 2012, 41(2): 1-7. (in Chinese)
- [26] 潘澜, 薛立. 植物淹水胁迫的生理机制研究进展. *生态学杂志*, 2012, 31(10): 2662-2672.
- PAN L, XUE L. Plant physiological mechanisms in adapting to waterlogging stress. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(10): 2662-2672. (in Chinese)
- [27] 汪贵斌, 曹福亮, 张晓燕, 张往祥. 涝渍胁迫对不同树种生长和能量代谢酶活性的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(3): 590-596.
- WANG G B, CAO F L, ZHANG X Y, ZHANG W X. Effects of waterlogging on the growth and energy-metabolic enzyme activities of different tree species. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(3): 590-596. (in Chinese)
- [28] PANDEY G. *Mechanism of Plant Hormone Signaling Under Stress*. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons, 2017.
- [29] TRAPET P, KULIK A, LAMOTTE O. NO signaling in plant immunity: A tale of messengers. *Phytochemistry*, 2015, 112: 72-79.
- [30] WANG Y Y, FRANK P M, EVA W N. Near-optimal control of nonstandard singularly perturbed system. *Automatica*, 1994, 30(2): 277-292.
- [31] DAVIES W J, KUDROYAROVA G, HARTUNG W. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2005, 24(4): 285-295.

- [32] ZHANG F Q, WANG Y S, LOU Z P. Effect of heavy metal stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of two mangrove plant seedlings (*Kandelia candel* and *Bruguiera gymnorhiza*). *Chemosphere*, 2007, 67(1): 44-50.
- [33] TAKATSUKA H, UMEDA M. ABA inhibits root cell elongation through repressing the cytokinin signaling. *Plant Signaling & Behavior*, 2019, 14(3): e1578632.
- [34] JIAO Y, SUN L, SONG Y. AtrbohD and AtrbohF positively regulate abscisic acid-inhibited primary root growth by affecting  $\text{Ca}^{2+}$  signalling and auxin response of roots in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(14): 4183-4192.
- [35] POSPÍŠLOVÁ J. Interaction of cytokinins and abscisic acid during regulation of stomatal opening in bean leaves. *Photosynthetica (Prague)*, 2003, 41(1): 49-56.
- [36] 刘敬然, 刘佳杰, 孟亚利, 王友华, 陈兵林, 张国伟, 周治国. 外源 6-BA 和 ABA 对不同播种期棉花产量和品质及其棉铃对位叶光合产物的影响. *作物学报*, 2013, 39(6): 1078-1088.
- LIU J R, LIU J J, MENG Y L, WANG Y H, CHEN B L, ZHANG G W, ZHOU Z G. Effect of 6-BA and ABA applications on yield, quality and photosynthate contents in the subtending leaf of cotton with different planting dates. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(6): 1078-1088. (in Chinese)
- [37] SASIDHARAN R, HARTMAN S, LIU Z. Signal dynamics and interactions during flooding stress. *Plant Physiology*, 2018, 176(2): 1106-1117.
- [38] WILKINSON S, KUDOYAROVA G R, VESELOV D S, ARKHIPOVA T N, DAVIES W J. Plant hormone interactions: innovative targets for crop breeding and management. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(9): 3499-3509.
- [39] 于奇, 冯乃杰, 王诗雅, 左官强, 郑殿峰. S3307 对始花期和始粒期淹水绿豆光合作用及产量的影响. *作物学报*, 2019, 45(7): 1080-1089.
- YU Q, FENG N J, WANG S Y, ZUO G Q, ZHENG D F. Effects of S3307 on the photosynthesis and yield of mung bean at R1 and R5 stages under waterlogging stress. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(7): 1080-1089. (in Chinese)
- [40] ARAKI H, HAMADA A, HOSSAIN M A, TAKAHASHI T. Waterlogging at jointing and/or after anthesis in wheat induces early leaf senescence and impairs grain filling. *Field Crops Research*, 2012, 137: 27-36.
- [41] YEUNG E, BAILEY-SERRES J, SASIDHARAN R. After the deluge: plant revival post-flooding. *Trends in Plant Science*, 2019, 24(5): 443-454.
- [42] 刘义玲, 李天来, 孙周平, 顾丰颖, 何雨. 根际  $\text{CO}_2$  浓度升高对网纹甜瓜光合特性及产量和品质的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(10): 2871-2877.
- LIU Y L, LI T L, SUN Z P, GU F Y, HE Y. Effects of elevated rhizosphere  $\text{CO}_2$  concentration on the photosynthetic characteristics, yield, and quality of muskmelon. *Chinese Journal of Applied Ecology*. 2013, 24(10): 2871-2877. (in Chinese)
- [43] 杜厚江, 王小燕, 赵晓宇. 6-BA 对小麦开花期渍害的缓减效应. *麦类作物学报*, 2014, 34(12): 1672-1676.
- DU H J, WANG X Y, ZHAO X Y. Effects of 6-BA on alleviating grain yield loss of wheat by waterlogging at anthesis. *Journal of Triticeae Crops*, 2014, 34(12): 1672-1676. (in Chinese)

(责任编辑 杨鑫浩)