

DOI:10.3969/j.issn.2096-7047.2024.06.020

腐殖酸对植物生长的调控效应及其影响因素*

罕文琪¹, 班紫欣¹, 史梦玲², 骆艳娜¹, 石磊¹, 潘文涛¹, 景建元¹, 叶新新¹, 熊启中¹

(1. 农田生态保育与养分资源高效利用安徽省重点实验室/安徽省绿色磷肥智能制造与高效利用工程研究中心/自然资源部江淮耕地资源保护与生态修复重点实验室/安徽农业大学资源与环境学院 安徽合肥 230036; 2. 阜阳技师学院 安徽阜阳 236000)

摘要: 腐殖酸是一种广泛存在于自然界的大分子有机物质, 可通过直接刺激植物体内的代谢过程和间接改善植物的矿质营养两种途径来影响植物生长。介绍了腐殖酸调控植物生长的5个功能, 系统总结了影响腐殖酸调控植物生长的因素。提出今后应深入探索腐殖酸在植物生长中的作用机制, 特别是腐殖酸与其他植物生长调节剂的相互作用, 为协同调控植物生长提供新思路; 综合评价腐殖酸在植物生长促进方面的优缺点, 合理制定其在农业生产中的应用方案, 确保生态效益和经济效益的共赢。

关键词: 腐殖酸; 植物生长; 调控效应; 影响因素; 展望

中图分类号: S141

文献标志码: A

文章编号: 2096-7047(2024)06-0134-07

Regulatory Effects of Humic Acid on Plant Growth and Its Influencing Factors

HAN Wenqi¹, BAN Zixin¹, SHI Mengling², LUO Yanna¹, SHI Lei¹, PAN Wentao¹, JING Jianyuan¹, YE Xinxin¹, XIONG Qizhong¹

(1. Anhui Province Key Lab of Farmland Ecological Conservation and Nutrient Utilization/Anhui Province Engineering and Technology Research Center of Intelligent Manufacture and Efficient Utilization of Green Phosphorus Fertilizer/Key Laboratory of JiangHuai Arable Land Resources Protection and Eco-restoration, Ministry of Natural Resources/College of Resources and Environment, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui 230036, China;
2. Fuyang Technician Institute, Fuyang, Anhui 236000, China)

Abstract: Humic acid, a kind of macromolecular organic substance widely existing in nature, can influence plant growth through two approaches: directly stimulating metabolic processes within plants and indirectly improving their mineral nutrition. Five functions of humic acid regulating plant growth are introduced and the factors affecting humic acid regulating plant growth are systematically summarized. It is suggested that the mechanism of humic acid in plant growth should be further explored, especially the interaction between humic acid and other plant growth regulators, so as to provide new ideas for synergistic regulation of plant growth. It is necessary to comprehensively evaluate the advantages and disadvantages of humic acid in promoting plant growth, and rationally formulate its application program in agricultural production to ensure the win-win situation of ecological and economic benefits.

Keywords: humic acid; plant growth; regulatory effect; influencing factor; expectation

* 基金项目: 2024年安徽省省级大学生创新创业训练计划项目(S202310364244)

作者简介: 罕文琪(2002—), 女, 大学本科在读; wenqihan@stu.ahau.edu.cn

通信作者: 景建元(1990—), 男, 博士, 讲师, 从事植物养分高效利用、新型肥料研发相关工作; jyjing@ahau.edu.cn

腐殖酸是动植物残体或微生物细胞经化学与生物降解、转化形成的含复杂组分与结构,呈无定型、胶质及多分散的有机复合体^[1-2],在土壤、沉积物、渗滤液及地表水中均可被发现^[3],是自然界中有机质的重要组成部分。近些年来,随着人们越来越重视环境问题,腐殖酸在农业领域的应用潜力逐渐被挖掘。大量的研究发现,腐殖酸对植物的生长有明显的促进作用。腐殖酸对植物生长的调控可以直接通过刺激植物体内生物化学与代谢过程实现,也可以间接通过改善植物的矿物质营养来完成^[3]。如腐殖酸可以通过影响作物对养分的利用和积累,提高作物鲜质量及养分利用效率,改善植物体内各种生理活性物质的含量^[4]。Rose 等^[5]利用 Meta 分析发现,施用腐殖酸后,植物地上部与根部干质量可以分别增加 22% 和 21%。此外,腐殖酸可以诱导开花、早熟及调节根系发育,对植物各生育期均有积极影响^[6]。本文主要综述了腐殖酸对植物生长的影响及其影响因素,对科学利用腐殖酸资源,开发植物生长刺激素提供一定的参考。

1 腐殖酸对植物生长的促进作用

1.1 促进植物根系生长

腐殖酸是一种公认的植物根系生长促进剂,可以促进植物根系生长^[7]。腐殖酸可以通过增加根系大小/分支及根毛密度,增大根系表面积,进而对植物根系构型与生长动态等产生影响^[8]。Jannin 等^[9]的研究表明,经腐殖酸处理后,冬油菜总干质量可以提高约 29%,其中根系干质量增加幅度最大,可以达到 88%。张水勤等^[10]的研究表明,腐殖酸可以促进根系伸长及侧根产生,增强植物根系活力,增大根系表面积,进而促进植物对养分的吸收。周丽平等^[11]的研究表明,在霍格兰营养液中添加不同质量浓度的腐殖酸(0~20 mg/L),可以显著提高玉米根系干物质质量、根系活力和根系氯化三苯基四氮唑(TTC)还原总量。同时,腐殖酸还可以改善玉米根系形态,增加根系轴根数、轴根长度及侧根数,有效提高根系糖类、碳水化合物、脂类、蛋白质、多肽及氨基酸类物质等的含量。腐殖酸对植物根系生长的影响,与其对根系质膜 H⁺-ATP 酶活性的影响有关。Canellas 等^[12]的研究表明,从牛粪蚯蚓堆肥中分离的腐殖酸,可以提

高根系质膜 H⁺-ATP 酶活性,进而促进玉米侧根增殖,这可能与腐殖酸对有丝分裂位点的诱导有关。Li 等^[13]和 Xu 等^[14]的研究表明,腐殖酸可以提高根系质膜 H⁺-ATP 酶等的活性,而根系质膜 H⁺-ATP 酶可以促进 H⁺外排,提高根际酸化程度,进而促进根系形成。

1.2 促进植物吸收矿质养分

腐殖酸对根系质膜 H⁺-ATP 酶活性影响的研究表明,腐殖酸对植物的影响并不局限于根系结构,还会影响植物对矿质养分的吸收,因为在植物中大部分养分吸收的驱动力来自细胞膜的电化学梯度变化^[8]。如 Chen 等^[15]指出,腐殖质对根系的刺激作用与大量元素的吸收相关性较强;李兴杰等^[16]的研究表明,随着腐殖酸浓度的升高,生菜对氮、磷、钾、钙及镁的利用效率也随之提高;Zanin 等^[7]的研究发现,可溶性泥煤腐殖酸(以碳计,5 mg/L,下同)可以促进玉米根系对 NO₃⁻的吸收,添加腐殖酸后,根系对 NO₃⁻的吸收速率在培养后第 4 小时即可达到峰值。Albuzio 等^[17]利用不同浓度的腐殖酸培养大麦,培养 4 h 后发现根系对 NO₃⁻的吸收速率显著提高,且吸收速率随腐殖酸浓度的提高先增大后减小,腐殖酸质量浓度为 100 mg/L 时,NO₃⁻的吸收速率最大。Tomasi 等^[18]的研究表明,添加腐殖酸后,前 6 h 玉米根系对 NO₃⁻的吸收速率始终大于对照处理的。腐殖酸可以促进植物对 NO₃⁻的吸收,一方面与根系质膜 H⁺-ATP 酶活性提高有关^[17,19-20],另一方面也与腐殖酸诱导 NO₃⁻转运体编码基因 *BnNRT1.1* 与 *BnNRT2.1* 的表达有关^[9]。此外,腐殖酸也可以提高植物对其他矿质养分的吸收。王振振等^[21]的研究表明,腐殖酸可以促进甘薯吸钾,从而造成生育前期土壤速效钾含量降低。Maggioli 等^[22]的研究表明,腐殖酸可以提高植物对钾离子、硫酸根的吸收,吸收速率分别增大 33%、106%。Jannin 等^[9]的研究表明,腐殖酸可以提高冬油菜对氮、硫养分的吸收,冬油菜地上部吸氮量、吸硫量分别增加 15%、76%,根系吸氮量、吸硫量分别增加 108%、137%。

腐殖酸影响植物对养分的吸收,主要与根系质膜 H⁺-ATP 酶的活性有关^[20]。Azevedo 等^[23]的研究表明,腐殖酸可以促进玉米根系 *Mha1* 的表

达,进而提高根系伸长区 P-H⁺-ATP 酶的活性,促进根系 H⁺的外排,促使细胞膜内外形成电化势梯度,有利于植物对硝酸盐的吸收。Xu 等^[24]的研究发现,质膜 H⁺-ATP 酶活性提高,有利于植物对磷的吸收。另外通过对硝酸盐吸收相关基因的表达可以知道,相对分子质量较小的腐殖酸可以提高高亲和硝酸盐转运体编码基因 *NRT2.1* 以及质膜 H⁺-ATP 酶编码基因亚型 *Mha2* 的表达,进而促进植物对硝酸盐的吸收^[18]。Quaggiotti 等^[25]也有类似的研究。此外,Azevedo 等^[23]的研究表明,腐殖酸可以提高根系水通道蛋白编码基因 *ZmPIP1* 的表达,进而有利于养分运输。

1.3 影响植物体内的碳氮代谢

腐殖物质可以通过触发多个相互关联的信号传导途径来调节植物的生理和生化过程^[26]。Jannin 等^[9]通过微阵列分析发现,植物主要的代谢途径,如光合作用、细胞代谢、氮硫代谢及植物的抗逆性等,均受腐殖酸影响。研究表明,腐殖酸可以通过提高叶片的叶绿素和二磷酸核酮糖羧化酶的含量来刺激光合作用^[27]。Jannin 等^[9]发现腐殖酸并未显著影响叶绿素含量,但是冬油菜叶片净光合速率显著提高,说明腐殖酸可以影响光合作用的光反应阶段;另外,培养 30 d 后对比发现,腐殖酸处理的冬油菜叶绿体淀粉含量更高,说明腐殖酸也会影响植物的暗反应阶段;进一步通过微阵列分析发现,腐殖酸能够影响碳酸酐酶编码基因的表达,也说明腐殖酸可以影响光合作用暗反应阶段。El-Shabrawi 等^[28]的研究表明,腐殖酸可以诱导植物体内的二磷酸核酮糖羧化酶、腺苷二磷酸葡萄糖合酶以及 NADP 依赖性甘油醛-3-磷酸脱氢酶 (GAPN) 等 3 个酶,通过提高参与光合作用、蔗糖生物合成和淀粉积累的质体酶的活性,进而提高植株的整体性能,以增加作物碳和氮的代谢能力。如腐殖酸可以诱导卡尔文循环质体酶编码基因的表达,促进三磷酸甘油醛的生成,后者可以用于生成不同的碳水化合物,因此腐殖酸对叶片碳水化合物代谢有促进作用。腐殖酸还可以激活腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶,后者可以催化葡萄糖-1-磷酸与 ATP 生成淀粉合成的底物。

此外,腐殖酸也会通过影响硝酸还原酶等的活性来影响植物氮同化过程^[17]。Tomasi 等^[18]发

现,水溶性腐殖酸可以正向调节硝酸盐吸收和同化相关基因的表达;通过测定硝酸还原酶编码基因 *NR2* 的表达,发现腐殖酸处理的 *NR2* 基因的表达量显著高于对照处理的。Vaccaro 等^[29]发现,腐殖酸会对参与植物体内无机氮还原及同化的关键酶产生正面效应,用 1、5 mg/L 腐殖酸溶液处理,硝酸还原酶活性显著提高 10%、56%,亚硝酸还原酶活性提高 12%、41%。同时,腐殖酸对氮代谢相关酶活性及转录也产生正面影响,添加腐殖酸可以提高谷氨酰胺合成酶 (GS) 及谷氨酸合成酶 (NADH-GOGAT) 的活性,且上述活性随腐殖酸添加量的增加而增大;低浓度腐殖酸会抑制天冬酰胺合成酶的活性,高浓度腐殖酸则与之相反。Albuzio^[17]也指出,腐殖酸可以提高大麦叶片硝酸还原酶 (NR)、谷氨酸脱氢酶 (GDH) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 的活性,与对照相比分别提高 65%、35% 和 45%。腐殖酸对氮代谢的影响主要表现在转录水平上。Zanin 等^[7]的研究表明,低相对分子质量的可溶性腐殖酸 (泥煤腐殖酸, 5 mg/L) 可以促进并加快植物对硝酸盐的吸收,并在转录水平上对氮素的代谢和同化起作用,如在含硝酸盐的营养液中添加可溶性腐殖酸,可以上调硝酸盐转运蛋白编码基因 *NRT1.1B*、*NRT1.1D*、*NRT1.2*、*NAR2.1* 及 *VPT* 等的表达和氮同化途径关键酶的活性;可溶性腐殖酸参与氮同化基因的过度表达,也可能导致高亲和硝酸盐转运系统的早期反馈调节。低相对分子质量的腐殖物质可以刺激玉米根部对硝酸盐的吸收,促进硝酸盐转运蛋白编码基因 (*ZmNrt2.1* 和 *ZmNrt1.1*) 及 H⁺-ATPase 亚型编码基因 (*Mha1* 和 *Mha2*) 的表达,也表明低相对分子质量腐殖物质可能对根的基因转录产生直接影响^[25]。

1.4 提高植物的抗逆性

腐殖酸可以提高植物抗养分胁迫的能力。如在减少硝态氮供应的条件下,腐殖酸可以有效协调植物的氮代谢过程,降低植物对氮素的消耗,促进植物的生长^[30]。同时,与氮胁迫相关的基因表达也受腐殖酸的影响^[7]。如腐殖酸可以上调蛋白酶抑制剂编码基因的表达,同时下调能够限制凋亡抑制基因 (SRG) 编码基因的表达,进而延缓叶片衰老^[9]。也有研究表明,腐殖酸可以提高植物抗干旱胁迫的能力。如施用腐殖酸有利于改善

根际土壤环境,提高土壤含水量,在植株受到干旱胁迫后有一定的缓冲时间,而且可延长藜麦的活跃生长期,为后期藜麦籽粒灌浆提供更多的能量,有利于提高产量^[31]。此外,腐殖酸可以提高植物抗氧化及抗盐胁迫的能力,如腐殖酸可以提高生菜叶片超氧化物歧化酶(SOD)与过氧化物酶(POD)的活性^[30]。腐殖酸配施适宜的氮肥可以提高藜麦 POD 活性,在逆境胁迫下可以减弱过氧化物的毒害作用^[31]。在 200 mmol/L NaCl 盐度水平下,6 g/kg 腐殖酸处理的种子幼苗根系长度、总干质量、耐盐指数、幼苗活力指数、枝条长度、蛋白质含量、抗坏血酸盐过氧化物酶(APX 型)活性、叶绿素 b 和叶绿素总量等均有所增加^[32]。

1.5 影响种子萌发

腐殖质对植物种子萌发与幼苗发育这一阶段的影响较强,并最终影响作物产量,这一特质吸引了很多研究者的关注^[15,33]。Nandhini 等^[34]将玉米种子在不同质量浓度(5~50 g/L)的腐殖酸溶液中浸泡不同时间(10、60、120、180、240、300 min),结果发现玉米种子在 10 g/L 腐殖酸溶液中浸泡 180 min 处理的发芽率能够达到 100%,且最佳茎、根长分别为 13.15、8.65 cm,根茎比为 0.658。也有研究表明,使用 180 g/L 腐殖酸溶液 0~500 mL 处理 100 kg 玉米种子,可以促进玉米幼苗生长,增加茎干干物质量,玉米种子发芽势在腐殖酸溶液用量为 158 mL 时最大^[35]。同时,水溶性木质素被证明可以显著增加玉米幼苗的胚根、侧根和胚乳的长度,有效提高玉米植株的根干质量和根长,这与木质素具有类似腐殖质的超分子结构有关^[36]。此外,腐殖酸也能促进萝卜、大麻等种子的发芽^[37-38]。

腐殖酸对种子萌发的影响与腐殖酸的结构特征有关。Bento 等^[39]利用水热碳法得到甘蔗渣源类腐殖物质,发现腐殖物质两亲性分子的存在促进了生物活性分子从超分子结构中释放,并刺激种子萌发。Savy 等^[36]也指出,类腐殖物质的生物活性与其构象稳定性及两亲性分子的含量有关,构象稳定性及两亲性分子的含量会影响类腐殖物质与根系的黏附,以及其与根系分泌的有机酸的相互作用。Fedotov 等^[40]认为腐殖酸的生物活性可能与腐殖酸调节植物生长过程的能力有关,种子膨胀到超分子复合体时,腐殖酸可以结合种子

产生的生长抑制剂(如脱落酸),进而刺激种子萌发。Asgharipour 等^[41]也指出,腐殖酸可以通过影响种子的异养生长,产生更强壮的幼苗。也有研究表明,腐殖酸对种子萌发会产生抑制作用^[42],主要是由于腐殖酸影响了种子的代谢过程(柠檬酸循环过程),进而影响了氨基酸的合成^[43]。此外,也有研究报道,腐殖酸对生菜与番茄种子的萌发影响较小^[44]。

2 腐殖酸调控植物生长的影响因素

2.1 腐殖酸的用量

首先,腐殖酸的用量会显著影响植物的生长发育^[3,5,15],这主要与腐殖酸的来源及针对的植物类型有关,不同来源的腐殖酸针对不同的植物,会出现如促进、抑制或无明显影响等表现^[5]。在全营养液中,生菜植株鲜/干质量均随腐殖酸质量分数(0~1.41 mg/g)的增大而增加,叶片硝酸盐与可溶性糖含量随腐殖酸浓度的增大逐渐降低,可溶性蛋白与维生素 C 含量随腐殖酸浓度的增大先增加后减少^[45]。在土壤养分供应充足的条件下,施用 30 kg/hm² 腐殖酸可以显著提高小麦产量,但当腐殖酸的用量超过 90 kg/hm² 时,小麦的增产趋势开始下降^[46]。在砂壤土中种植小麦,喷施不同浓度的腐殖酸能显著增加作物产量,且与喷施浓度呈正相关关系^[28]。Maggioni 等^[22]的研究表明,当有机碳的质量浓度高于 1 mg/L 时,腐殖酸会抑制根系 Mg²⁺ 依赖性 ATP 酶与 K⁺ 刺激性 ATP 酶的活性;当有机碳的质量浓度为 0.33~1 mg/L 时, Mg²⁺ 依赖性 ATP 酶受到抑制,但是 K⁺ 刺激性 ATP 酶活性得到提高。

2.2 腐殖酸的添加时期

腐殖酸的添加时期也会影响植物生长。生育前期添加腐殖酸不利于作物鲜质量的累积,甚至会产生负面效果。研究表明:在生菜幼苗期,随着腐殖酸添加量的增加,叶片鲜质量、叶绿素含量、净光合速率与叶绿素荧光参数均降低,这是由于腐殖酸破坏了叶片的 PS II 光系统,不利于生菜幼苗的生长,此时腐殖酸对生菜光合作用的影响主要受非气孔因素影响,叶片对 CO₂ 的利用率与光合利用效率均较低;在生育旺盛期添加腐殖酸,生菜鲜质量、叶绿素含量及净光合速率均逐渐增加,同时后期添加腐殖酸也缓解了生长前期腐殖酸对

光合电子传递过程的抑制作用,此时气孔是腐殖酸影响光合速率的因素^[47]。同时,也有研究表明,在生菜收获前 15 d,营养液中添加质量分数 2.26 mg/g 腐殖酸,可实现高产优质的目标^[48]。

2.3 腐殖酸内的激素种类及含量

腐殖酸是类激素物质,可以起到类似植物激素的作用。Eyheraguibel 等^[6]认为,腐殖酸作为一种类激素物质,可促进种子根系的伸长,提高植物对水分及矿质养分的吸收能力。同时,Quaggiotti 等^[25]和 Canellas 等^[12]分别借助酶联免疫吸附试验(ELISA)与气相色谱-质谱联用等方法直接证明了腐殖物质中存在生长素。Canellas 等^[8]认为,腐殖酸可以上调质膜 H⁺-ATP 酶编码基因的表达,很大程度上也与腐殖酸中含有生长素或其他生物活性物质有关。Trevisan 等^[49]也认为腐殖酸对植物侧根的诱导主要依赖于其含有的生长素,因为腐殖酸作用下生长素响应报告基因 *DR5::GUS* 被激活,生长素应答基因 *IAA19* 的转录增强。但 Jannin 等^[9]的研究表明,具有生物活性的腐殖酸中,未检测到吲哚乙酸、脱落酸及细胞分裂素,腐殖酸的内源激素对冬季油菜生长的促进作用较小。

2.4 腐殖酸的结构

腐殖酸的结构是影响植物生长的关键因素。Vaughan 等^[50]认为,相对分子质量较小、以芳环为核心的腐殖酸具有生物活性。腐殖酸可以促进根系生长与玉米囊泡质子泵的活性,尤其是羧基含量高、疏水性更强的腐殖酸表现得尤为明显^[51]。腐殖酸的相对分子质量对植物生长的影响较大,添加水溶性较好、相对分子质量较小的腐殖酸(5 mg/L),可以提高玉米对硝酸盐的吸收与同化^[18]。通过凝胶渗透色谱法得到的 3 个相对分子质量级分的腐殖酸,发现腐殖酸相对分子质量越小,越有利于硝态氮的吸收^[17]。与相对分子质量较大的腐殖酸相比,相对分子质量较小的腐殖酸含有更多的酚基碳(7.32%)与羧基碳(29.98%),对硝酸盐的吸收促进作用更明显^[52]。Nardi 等^[53]通过分析两种不同相对分子质量级分的腐殖酸(<3.5 kDa 与 >3.5 kDa)对燕麦幼苗硝酸盐吸收及 ATP 酶活性的影响发现,相对分子质量 <3.5 kDa 的腐殖酸级分提高了根系 K⁺-ATP 酶的活性,促进了 H⁺ 的外排,同时促进植物对硝态

氮的吸收与转运;添加相对分子质量 >3.5 kDa 的腐殖酸会抑制硝态氮的转移,对 ATP 酶未产生较大影响。相对分子质量较小的腐殖酸可提高玉米对硝酸盐的吸收,不仅与硝酸盐的转运有关,也可能与腐殖酸促进 H⁺ 外排,促使 H⁺ 与 NO₃⁻ 的结合有关^[52]。Pinton 等^[19]报道,相对分子质量较小的腐殖酸对根系质膜 H⁺-ATP 酶有很强的刺激作用。

3 结语

本文综述了腐殖酸对植物生长的影响及其影响因素,认为腐殖酸作为一种天然有机物质,其在多个层面上对植物生长均具有显著的促进作用,如植物根系生长、植物对矿质养分的吸收、植物体内的碳氮代谢、植物抗逆性以及种子萌发等。同时,腐殖酸的用量、添加时期以及结构特征等也会对其调控植物生长产生影响。未来关于腐殖酸的研究可拓展至以下几个方面:进一步探讨腐殖酸在不同植物品种、生长阶段和环境条件下的促进效果及其差异,以期优化植物生长提供更加精确的指导;研究腐殖酸与其他植物生长调节剂的相互作用,以期协同调控植物生长提供新思路;深入挖掘腐殖酸在植物生长过程中的信号传导途径及其与相关基因的表达调控关系,以期植物生长调控提供新的靶点;探讨腐殖酸在植物抗病、抗逆等方面的作用机制,以期提高植物抗逆性和病虫害防治提供新的策略;开展腐殖酸在农田土壤中的应用研究,评估其对土壤质量、作物产量和环境保护等方面的影响,为现代农业发展提供科学依据;综合评价腐殖酸在植物生长促进方面的优缺点,合理制定其在农业生产中的应用方案,确保生态效益和经济效益的共赢。通过以上研究的深入开展,有望为我国农业生产和生态环境的可持续发展提供有力的理论支持和技术保障。

参考文献

- [1] HAYES M H B, WILSON W S. Humic substances, peats and sludges[M]. Cambridge: Woodhead Publishing, 1997.
- [2] HIMURA Y, FUJIMOTO M, TAMURA K, et al. Black humic acid dynamics during natural reforestation of Japanese pampas grass (*Miscanthus sinensis*)[J]. Soil Biology & Biochemistry, 2013, 57: 60-67.
- [3] TAHIRI A, DESTAIN J, DRUART P, et al. Physical-

- chemical and biological properties of humic substances in relation to plant growth. A review [J]. *Biotechnologie Agronomie Societe Et Environnement*,2014,18(3):436-445.
- [4] 彭正萍,毕淑芹,门明新,等. 腐植酸复合肥料对油菜的施用效应及生理指标的影响[J]. *河北农业大学学报*,2005,28(6):15-18.
- [5] ROSE M T, PATTI A F, LITTLE K R, et al. Chapter two-a meta-analysis and review of plant-growth response to humic substances: practical implications for agriculture [J]. *Advances in Agronomy*,2014,124:37-89.
- [6] EYHERAGUIBEL B, SILVESTRE J, MORARD P. Effects of humic substances derived from organic waste enhancement on the growth and mineral nutrition of maize [J]. *Bioresource Technology*,2008,99(10):4206-4212.
- [7] ZANIN L, TOMASI N, ZAMBONI A, et al. Water-extractable humic substances speed up transcriptional response of maize roots to nitrate[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018,147:167-178.
- [8] CANELLAS L P, OLIVARES F L. Physiological responses to humic substances as plant growth promoter[J]. *Chemical & Biological Technologies in Agriculture*,2014,1:3.
- [9] JANNIN L, ARKOUN M, OURRY A, et al. Microarray analysis of humic acid effects on *Brassica napus* growth: involvement of N, C and S metabolisms [J]. *Plant and Soil*, 2012,359:297-319.
- [10] 张水勤,袁亮,林治安,等. 腐植酸促进植物生长的机理研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*,2017,23(4):1065-1076.
- [11] 周丽平,袁亮,赵秉强,等. 不同用量风化煤腐殖酸对玉米根系的影响[J]. *中国农业科学*,2019,52(2):285-292.
- [12] CANELLAS L P, OLIVARES F L, OKOROKOVA-FAÇANHA A L, et al. Humic acids isolated from earthworm compost enhance root elongation, lateral root emergence, and plasma membrane H⁺-ATPase activity in maize roots [J]. *Plant Physiology*,2002,130(4):1951-1957.
- [13] LI S, PAN X X, BERRY J O, et al. OsSEC24, a functional SEC24-like protein in rice, improves tolerance to iron deficiency and high pH by enhancing H⁺ secretion mediated by PM-H⁺-ATPase[J]. *Plant Science*,2015,233:61-71.
- [14] XU W, JIA L, SHI W, et al. The tomato 14-3-3 protein TFT4 modulates H⁺ efflux, basipetal auxin transport, and the PKS5-J3 pathway in the root growth response to alkaline stress[J]. *Plant Physiology*,2013,163(4):1817-1828.
- [15] CHEN Y, AVIAD T. Effects of humic substances on plant growth[M]//MACCARTHY P, CLAPP C E, MALCOLM R L, et al. *Humic substances in soil and crop sciences: selected readings*,Madison:The American Society of Agronomy,1990.
- [16] 李兴杰,胡笑涛,杨鑫,等. 腐植酸对水培生菜生长及矿质元素吸收特性的影响[J]. *北方园艺*,2016(20):9-14.
- [17] ALBUZIO A, FERRARI G, NARDI S. Effects of humic substances on nitrate uptake and assimilation in barley seedlings[J]. *Canadian Journal of Soil Science*,1986,66(4):731-736.
- [18] TOMASI N, MONTE R, RIZZARDO C, et al. Effects of water-extractable humic substances on molecular physiology of nitrate uptake in two maize inbred lines with different nitrogen use efficiency[C]//DEPARTMENT OF PLANT SCIENCES, UC Davis. *The proceedings of the international plant nutrition colloquium XVI*. California;UC Davis,2009.
- [19] PINTON R, CESCO S, IACOLETTIG G, et al. Modulation of NO₃⁻ uptake by water-extractable humic substances: involvement of root plasma membrane H⁺ ATPase[J]. *Plant and Soil*,1999,215:155-161.
- [20] FAÇANHA A R, FAÇANHA A L O, OLIVARES F L, et al. Bioatividade de ácidos húmicos: efeitos sobre o desenvolvimento radicular e sobre a bomba de prótons da membrana plasmática[J]. *Pesq Agropec Bras*,2002,37(9):1301-1310.
- [21] 王振振,张超,史春余,等. 腐植酸缓释钾肥对土壤钾素含量和甘薯吸收利用的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2012,18(1):249-255.
- [22] MAGGIONI A, VARANINI Z, NARDI S, et al. Action of soil humic matter on plant roots: stimulation of ion uptake and effects on (Mg²⁺ + K⁺) ATPase activity[J]. *Science of the Total Environment*,1987,62:355-363.
- [23] DE AZEVEDO I G, OLIVARES F L, RAMOS A C, et al. Humic acids and *Herbaspirillum seropedicae* change the extracellular H⁺ flux and gene expression in maize roots seedlings [J]. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*,2019,6:8.
- [24] XU W, SHI W, JIA L, et al. *TFT6* and *TFT7*, two different members of tomato 14-3-3 gene family, play distinct roles in plant adaption to low phosphorus stress [J]. *Plant Cell and Environment*,2012,35(8):1393-1406.
- [25] QUAGGIOTTI S, RUPERTI B, PIZZEGHELLO 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]. *Journal of Experimental Botany*,2004,55(398):803-813.
- [26] SHAH Z H, REHMAN H M, AKHTAR T, et al. Humic substances: determining potential molecular regulatory processes in plants [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018,9:263.
- [27] SLADKY Z. The effect of extracted humus substances on growth of tomato plants [J]. *Biologia Plantarum*, 1959,1:142-150.
- [28] EL-SHABRAWI H M, BAKRY B A, AHMED M A, et al. Humic and oxalic acid stimulates grain yield and induces accumulation of plastidial carbohydrate metabolism enzymes in wheat grown under sandy soil conditions [J]. *Agricultural Sciences*,2015,6(1):175-185.

- [29] VACCARO S, ERTANI A, NEBBIOSO A, et al. Humic substances stimulate maize nitrogen assimilation and amino acid metabolism at physiological and molecular level[J]. Chemical and Biological Technologies in Agriculture, 2015, 2: 5.
- [30] HAGHIGHI M. The effect of humic and glutamic acids in nutrient solution on the N metabolism in lettuce[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2012, 92 (15): 3023-3028.
- [31] 庞春花, 贺笑, 张永清, 等. 氮肥与腐殖酸配施对藜麦根系抗旱生理效应及产量的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2019, 33(3): 184-188.
- [32] ALI A Y A, IBRAHIM M E H, ZHOU G, et al. Exogenous jasmonic acid and humic acid increased salinity tolerance of sorghum[J]. Agronomy Journal, 2020, 112(2): 871-884.
- [33] ABBASI S B, GUL B, KHAN M N, et al. Effect of humic acid on seed germination of sub-tropical halophytes under salt stress [J]. Pakistan Journal of Botany, 2017, 49(6): 2079-2088.
- [34] NANDHINI R S, SHELISHIYAH R, PRAKASH P. Effect of humic acid on seed germination of *Zea mays* [J]. Indian Journal of Environmental Protection, 2018, 38(10): 862-866.
- [35] RODRIGUES L A, ALVES C Z, REGO C H Q, et al. Humic acid on germination and vigor of corn seeds [J]. Revista Caatinga, 2017, 30(1): 149-154.
- [36] SAVY D, COZZOLINO V, NEBBIOSO A, et al. Humic-like bioactivity on emergence and early growth of maize (*Zea mays* L.) of water-soluble lignins isolated from biomass for energy [J]. Plant and Soil, 2016, 402: 221-233.
- [37] PRAKASH P, RONIESHA A M M, NANDHINI S R, et al. Effect of humic acid on seed germination of *Raphanus sativus* L. [J]. International Journal of ChemTech Research, 2014, 6(9): 4180-4185.
- [38] IEVINSH G, VIKMANE M, KIRSE A, et al. Effect of vermicompost extract and vermicompost-derived humic acids on seed germination and seedling growth of hemp[J]. Proceedings of the Latvian Academy of Sciences (Section B: Natural, Exact, and Applied Sciences), 2017, 71(4): 286-292.
- [39] BENTO L R, MELO C A, FERREIRA O P, et al. Humic extracts of hydrochar and Amazonian Dark Earth: molecular characteristics and effects on maize seed germination [J]. Science of the Total Environment, 2020, 708: 135000.
- [40] FEDOTOV G N, SHOBA S A, FEDOTOVA M F, et al. On the probable nature of biological activity of humic substances [J]. Eurasian Soil Science, 2018, 51: 1034-1041.
- [41] ASGHARIPOUR M R, RAFIEI M. The effect of different concentration of humic acid on seed germination behavior and vigor of barley [J]. Australian Journal of Basic and Applied Sciences, 2011, 5(12): 610-613.
- [42] DE SANFILIPPO E C, ARGÜELLO J A, ORIOLI G A. The effect of humic acids and their different molecular mass fractions on germination in sunflower [J]. Biologia Plantarum, 1990, 32: 42-48.
- [43] MUSCOLO A, PANUCCIO M R, SIDARI M, et al. Alteration of amino acid metabolism by humic substances during germination of *Pinus laricio* seeds [J]. Seed Science and Technology, 2002, 30(1): 205-210.
- [44] PICCOLO A, CELANO G, PIETRAMELLARA G. Effects of fractions of coal-derived humic substances on seed germination and growth of seedlings (*Lactuca sativa* and *Lycopersicon esculentum*) [J]. Biology and Fertility of Soils, 1993, 16: 11-15.
- [45] 李兴杰, 李志军, 胡笑涛, 等. 腐植酸对水培生菜产量和水分及养分利用的影响[J]. 节水灌溉, 2016(8): 43-47.
- [46] AHMAD I, ALI S, KHAN K, et al. Use of coal derived humic acid as soil conditioner to improve soil physical properties and wheat yield [J]. International Journal of Plant & Soil Science, 2015, 5(5): 268-275.
- [47] 李兴杰. 腐植酸对水培生菜生理生长及营养液特性的影响研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [48] 李兴杰, 胡笑涛, 杨鑫, 等. 腐植酸对水培生菜生长和品质的影响[J]. 西北农业学报, 2016, 25(11): 1679-1685.
- [49] TREVISAN S, PIZZEGHELLO D, RUPERTI B, et al. Humic substances induce lateral root formation and expression of the early auxin-responsive *IAA19* gene and DR5 synthetic element in *Arabidopsis* [J]. Plant Biology, 2010, 12(4): 604-614.
- [50] VAUGHAN D, MACDONALD I R. Some effects of humic acid on cation uptake by parenchyma tissue [J]. Soil Biology and Biochemistry, 1976, 8(5): 415-421.
- [51] JINDO K, MARTIM S A, NAVARRO E C, et al. Root growth promotion by humic acids from composted and non-composted urban organic wastes [J]. Plant and Soil, 2012, 353: 209-220.
- [52] NARDI S, PIZZEGHELLO D, GESSA C, et al. A low molecular weight humic fraction on nitrate uptake and protein synthesis in maize seedlings [J]. Soil Biology and Biochemistry, 2000, 32(3): 415-419.
- [53] NARDI S, CONCHERI G, DELL'AGNOLA G, et al. Nitrate uptake and ATPase activity in oat seedlings in the presence of two humic fractions [J]. Soil Biology & Biochemistry, 1991, 23(9): 833-836.

(收到修改稿日期 2024-11-19)