

三十烷醇纳米制剂对冬小麦 抗旱生理特性的影响

张鑫,王崇,李丽,王超,马海洋,邢佳伊,王耀生

(中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所/作物高效用水与抗灾减损国家工程实验室/
农业农村部旱作节水农业重点实验室,北京 100081)

摘要:以‘XR4347’品种冬小麦为供试作物,在步入式气候室内开展盆栽试验,设置3种叶面喷施剂型和3个灌溉水平,剂型为市售三十烷醇微乳剂(TRIA, T1)、水滑石负载三十烷醇纳米制剂(TRIA-LDH, T2)和助剂条件对照(T3);灌溉水平分别设置为土壤田间持水量的90%(充分灌溉, W1)、60%(中度水分胁迫, W2)和40%(重度水分胁迫, W3)。结果表明:(1)在相同水分处理下,喷施TRIA和TRIA-LDH对小麦叶片光合速率有促进作用。中度水分胁迫下,喷施TRIA和TRIA-LDH的小麦地上部干质量较对照处理分别增加69.9%和32.7%,水分利用效率分别增加32.2%和16.4%;重度水分胁迫下,喷施TRIA-LDH的小麦耗水量比喷施TRIA显著降低24.0%,地上部干物质积累量增加,因此水分利用效率显著提高13.6%。(2)中度水分胁迫下喷施TRIA-LDH的小麦叶片过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)活性比喷施TRIA处理显著增加2倍,重度水分胁迫下喷施TRIA-LDH的小麦叶片SOD活性比喷施TRIA处理显著增加1倍,表明喷施TRIA-LDH比喷施TRIA对抗氧化酶活性的促进效果更好。(3)重度水分胁迫下,喷施TRIA-LDH与TRIA的小麦叶片ABA含量分别比对照处理显著降低21.8%和30.9%,表明重度水分胁迫下外源施用三十烷醇可通过降低叶片ABA含量有效缓解水分胁迫对于植株生长的抑制。(4)重度水分胁迫下,喷施TRIA的小麦叶片保卫细胞Ca²⁺大量外流,而喷施TRIA-LDH的叶片保卫细胞Ca²⁺内流,可见植物对TRIA-LDH的吸收利用效果更好。在水分胁迫下,三十烷醇纳米制剂增强了植株的抗旱能力,提高了植株的水分利用效率。因此,水滑石纳米载体可用于负载三十烷醇,实现三十烷醇对植物高效、可持续的调控。

关键词:三十烷醇;水滑石纳米载体;冬小麦;水分利用效率;抗旱性

中图分类号:S512.1;S143.8 **文献标志码:**A

Effects of TRIA-LDH on physiological characteristics of drought resistance in winter wheat

ZHANG Xin, WANG Chong, LI Li, WANG Chao, MA Haiyang, XING Jiayi, WANG Yaosheng

(Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences,
State Engineering Laboratory of Efficient Water Use of Crops and Disaster Loss Mitigation, Key Laboratory
of Dryland Agriculture, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081, China)

Abstract: A pot experiment in the climatic chamber was conducted with the variety ‘XR4347’ of winter wheat. The experiment included three spraying types with commercial triacontanol microemulsion (TRIA, T1), LDH-loaded triacontanol nano-preparation (TRIA-LDH, T2) and blank control (T3), and three water treatments with 90% (well-watered, W1), 60% (moderately water-stressed, W2) and 40% (severely water-stressed, W3) of the field capacity. The result showed that: (1) Under the same water treatment, TRIA and TRIA-LDH treatments had a positive impact on the net photosynthetic rate of wheat. Compared with the control treatment, under the moderate water stress, TRIA and TRIA-LDH treatments increased the above-ground dry biomass of wheat by 69.9% and 32.7%, and the WUE by 32.2% and 16.4%, respectively. Particularly under severe water stress, the TRIA-LDH treatment significantly decreased water consumption by 24.0% compared with the TRIA treatment. It

收稿日期:2023-03-07

修回日期:2023-05-29

基金项目:国家重点研发计划政府间国际科技创新合作重点专项(2018YFE0107000)

作者简介:张鑫(1997-),女,河南新乡人,硕士研究生,研究方向为农业资源开发与利用。E-mail:zhangxin07@caas.cn

通信作者:王耀生(1980-),男,河南濮阳人,研究员,主要从事作物-环境互作研究。E-mail:wangyaosheng@caas.cn

concurrently increased above-ground dry biomass, leading to a significant improvement in *WUE* by 13.6%. (2) Compared with the TRIA treatment, the activity of catalase (CAT) and superoxide dismutase (SOD) under moderate water stress in wheat leaves sprayed with TRIA-LDH significantly increased by 2 folds, and SOD under severe water stress in wheat leaves sprayed with TRIA-LDH significantly increased by 1 fold, indicating that TRIA-LDH had a higher effect on antioxidant enzyme activities than TRIA. (3) Under severe water stress, the ABA content of wheat leaves sprayed with TRIA-LDH and TRIA decreased significantly by 21.8% and 30.9% compared with the control, indicating that exogenous triacontanol (TRIA-LDH and TRIA) effectively alleviated the water stress on plant growth by reducing the ABA content of leaves under severe water stress. (4) Under severe water stress, wheat plants sprayed with TRIA presented a large Ca^{2+} efflux in guard cells, while the Ca^{2+} influx in guard cells of wheat plants sprayed with TRIA-LDH was observed, demonstrating that plants had better absorption and utilization of TRIA-LDH. Under water stress, TRIA-LDH enhanced the drought resistance and improved the *WUE* of wheat. Therefore, LDH nano-carrier can be used to load triacontanol and achieve the efficient and sustainable regulation of triacontanol to plants.

Keywords: triacontanol; layered double hydroxide nano-carrier; winter wheat; water use efficiency; drought resistance

水是影响作物产量的关键因素,而我国水资源分布不均,降水量从东南沿海向西北内陆递减,约 1/2 的国土属于干旱半干旱地区^[1]。小麦是中国第三大粮食作物,以冬小麦为主,约占中国小麦总产量的 90%^[2]。增强作物抗旱性、发展节水农业、提高水资源利用率,进而提高干旱及半干旱地区的粮食产量,是我国农业高效可持续发展的必然选择。

植物生长调节剂可促进植物体内各种酶类物质活性的增强,影响植物的生理生化进程,调控植物的生长和产量,已广泛应用于农业、林业和生态修复等不同领域^[3]。植物生长调节剂种类多样且作用范围广,对不同种类植物作用功效不尽相同,但由于其本身也存在毒副作用,可能会引起生态环境和食品安全问题,在应用时应保证其安全性和有效性。三十烷醇(1-Triacontanol, TRIA)是由 30 个碳原子组成的长链脂肪醇,其化学式为 $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_{28}\text{CH}_2\text{OH}$ 。TRIA 广泛存在于自然界中,是沉积在植物叶、茎、花、果实和种子保护层上的蜡质的重要组分,是一种天然存在的植物生长调节物质^[4]。1975 年,在苜蓿试验中首次发现 TRIA 具有一定的生理活性,后来发现自然提取或人工合成的 TRIA 对番茄、黄瓜、莴苣、玉米、水稻等均有增产效应^[5]。TRIA 能促进种子萌发、幼苗发育、光合作用和提高酶活性等代谢过程,在干旱、低温、重金属和盐胁迫等非生物胁迫下可以增强植物的抗逆性^[6],但植物感应 TRIA 的过程及其对各反应作用信号的传递机制尚不明确^[7]。一个可能的级联效应是 TRIA 的第二信使(L(+)-腺苷)是 9- β -L(+)-腺苷,即 9H-嘌呤-6 胺,外源应用的 TRIA 通过表皮

细胞膜迅速移动到植物细胞,并诱导 L(+)-腺苷的形成^[8]。L(+)-腺苷可通过打开质膜上的离子通道使 Ca^{2+} 流入胞内, Ca^{2+} 浓度的升高导致其与钙调蛋白结合,激活的钙调蛋白可直接调节转录因子(MYB2、CAMTA3、GTL 等),并激活激酶和磷酸酶的活性,从而诱导相关基因(如光合基因、ABA 响应基因和逆境蛋白相关基因等)表达。Chen 等^[9-10]和 Lesniak 等^[11]的研究结果证明了这一假设。此外,TRIA 与激素的协同作用对植物的酶活性、光合速率和干物质积累等有显著影响^[12]。

近年来,得益于特殊的高分散特性、表面效应及量子尺寸效应,许多纳米材料及相关技术被应用于农业领域。水滑石、类水滑石及其插层材料统称为水滑石类材料(Layered doubled hydroxides, LDH),是一种低成本、无毒、高热稳定性和环境友好型的新型无机纳米材料,其结构非常类似于水镁石,主要由带正电荷的单元层、带负电荷的阴离子和溶剂(水)分子三部分组成^[13],其化学通式一般可以表示为: $[\text{M}_{(1-x)}^{2+}\text{M}_x^{3+}(\text{OH})_2] \cdot (\text{A}^{n-})_{x/n} \cdot m\text{H}_2\text{O}$ 。其中 M^{2+} 和 M^{3+} 分别代表二价和三价金属阳离子(如 Mg^{2+} 、 Ni^{2+} 、 Co^{2+} 、 Fe^{2+} 、 Zn^{2+} 、 Cu^{2+} 、 Al^{3+} 、 Cr^{3+} 、 Fe^{3+} 、 Sc^{3+} 等), A^{n-} 代表层间阴离子(NO_3^- 、 Cl^- 、 CO_3^{2-} 、 SO_4^{2-} 、 PO_4^{3-} 等), m 为层间通道内结晶水的数量, x 为 $\text{M}^{3+}/(\text{M}^{2+}+\text{M}^{3+})$ 的摩尔比值^[14]。位于层上带正电的 M^{2+} 、 M^{3+} 与层间带负电的阴离子平衡,使 LDH 的整体结构呈电中性。由于层板与层间阴离子通过氢键连接,使 LDH 层间阴离子具有可交换性。此外,在氢氧化物层中同时存在着一些水分子,这些水分子可以在不破坏层状结构的条件下去除。由

于 LDH 独特的层状结构和阴离子可交换特性,其作为纳米载体的潜力较大,许多分子被用来修饰水滑石层板实现特定的功能化结构,此种方法已广泛应用于生物医药(生物传感和生物成像应用^[15]、基因和药物传递的纳米载体^[16])、环境治理^[17]、能源化学^[18]等领域。

TRIA 在水溶液中的溶解度极低,若不借助有机溶剂,在实际农业生产中利用 TRIA 达到提质增产的效果存在巨大挑战。目前 TRIA 主要有乳剂型和丙酮剂型,前者多利用乙醇(热乙醇)、氯仿、二氯甲烷和苯等有机溶剂将 TRIA 溶解后加入一定量的乳化剂(如吐温-20、吐温-80、十二烷基硫酸钠等),其中有机溶剂的作用是为了使 TRIA 均匀分布在水中,但其分散度较差且易发生乳析沉淀;后者多利用丙酮等极性有机溶剂将 TRIA 溶解后加入一定量的氯化钙和生长物质(如吡啶乙酸等),这两种剂型的 TRIA 颗粒半径不够小,表现为多态和不稳定性,虽然可以借助超声波来“粉碎”TRIA 颗粒使其溶于胶体分散系,但该剂型在大田应用的效果也不稳定,存在使用的有机溶剂毒性大的问题^[5]。

本研究通过界面自组装的方法设计并制备了 1-三十烷醇修饰的 LDH (TRIA-LDH)^[19],设置了 3 种喷施剂型和 3 个灌溉水平,探究不同水分胁迫下喷施三十烷醇纳米制剂对小麦生理生化及水分利用效率的影响,并阐明纳米载体 LDH 在 TRIA 调控中的作用,以期为发展抗旱节水绿色栽培技术、创制新型植物生长调节剂提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点与供试材料

盆栽试验于 2021 年 9—12 月在北京中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所步入式气候室内进行,试验期间气候室内设定每日光照时长为 16 h (6:00—22:00),光照强度为 $700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,昼/夜温度为 $25^\circ\text{C}/18^\circ\text{C}$,湿度为 60%。供试土壤为营养土,pH 值为 6.48,有机质含量为 8.05%,总氮含量为 $8.29 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾含量为 $513.00 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷含量为 $38.92 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。供试塑料盆钵体积为 2.9 L (顶部直径 16 cm,底部直径 13 cm,高 17.5 cm)。每盆装营养土 0.91 kg,盆底开有小孔,可以自由排水,试验期间没有出现底部排水情况。盆内土壤田间持水量为 38.1%。供试作物为冬小麦,品种为‘XR4347’。试验过程中施用标准 Hoagland 营养液,每周每盆施用一次,施用量为 100 mL。

供试纳米制剂组成成分如表 1,制作方法如下:

将可溶性金属盐 $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ (0.2 M) 和 $\text{Al}(\text{NO}_3)_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ (0.1 M) 溶解于去离子水 (500 mL),配成混合溶液 A;将十二烷基磺酸钠 (SDS) (0.002 M) 和 NaOH (0.6 M) 溶于去离子水 (500 mL) 中,配成混合溶液 B, 45°C 下将 1.11g 三十烷醇 (纯度 90%) 溶于 100 mL 二氯甲烷 (CH_2Cl_2),配成浓度为 $10.0 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 的溶液 C。将混合溶液 A 和 B 同时加入到胶体磨中,在 3 000 rpm 下快速混合(保持体积比例为 1:1),剧烈搅拌 3 min,剪切乳化后得到疏水性水滑石纳米载体溶液(LDH 的结构如图 1 所示)。取 100 mL 疏水性水滑石纳米载体溶液逐滴加入溶液 C 中,采用界面自组装的方法(即分子间根据亲水性和疏水性差异按照比例进行自组装负载),加入适量乳化剂,再次剪切乳化后,旋蒸除去 CH_2Cl_2 ,定容至 1 L 得到 $1.0 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 水滑石负载三十烷醇纳米制剂 (TRIA-LDH),使用时根据需要将 TRIA-LDH 稀释 500 倍至 $2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 喷施。

表 1 叶面喷施三十烷醇剂型组成成分表

Table 1 Composition of the foliar spraying types of triacontanol

制剂类型 Spraying type	水 Water /mL	表面 活性剂 SDS/g	乳化剂 Tween-80 /mL	载体 LDH /mL	三十烷醇 TRIA /($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)
三十烷醇 纳米制剂 TRIA-LDH (T2)	500	0.00004	0.0004	0.04	2
助剂条件 对照制剂 Additive control (T3)	500	0.00004	0.0004	0.00	0

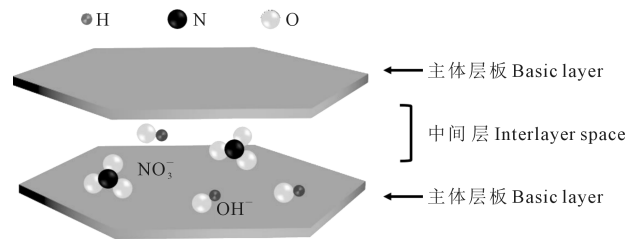


图 1 LDH 的结构

Fig.1 The structure of LDH

1.2 试验设计

试验设置 3 种叶面喷施剂型和 3 个灌溉水平,剂型为市售‘国光优丰’三十烷醇微乳剂 (TRIA, T1) 和水滑石负载三十烷醇纳米制剂 (TRIA-LDH, T2),同时用助剂 (T3) 作为条件对照 (表 1),T1 和 T2 中 TRIA 浓度均为 $2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$;灌溉水平为土壤田间持水量的 90% (充分灌溉, W1)、60% (中度水分

胁迫, W2) 和 40% (重度水分胁迫, W3)。试验采用完全随机设计, 共 9 个处理 (T1W1、T2W1、T3W1、T1W2、T2W2、T3W2、T1W3、T2W3、T3W3), 每个处理重复 4 次, 共计 36 盆。

选取颗粒饱满、大小一致的种子, 先用蒸馏水浸泡 5 min, 经 75% 的酒精浸泡 1 min, 用蒸馏水反复冲洗后催芽, 待芽长至 3~5 cm 后播种, 幼苗长至三叶一心时进行间苗, 每盆保留长势一致的壮苗, 间苗后土壤表层覆盖约 2 cm 厚的珍珠岩防止水分蒸发。

从四叶期 (播种后 25 d) 开始喷施制剂, 每隔 3~5 d 喷施一次, 至收获前共喷施 10 次, 每次喷施以叶面表层形成一层水雾但不下滴为准。第一次喷施制剂后开始进行水分胁迫, 先停止灌水, 使土壤含水量降至目标含水量。在非水分胁迫处理阶段, 小麦进行充分灌溉, 土壤水分含量保持在土壤田间持水量的 90%。每天 18:00 采用称重法控制每盆的含水量, 即每天称重后, 按照土壤田间持水量的 90%、60% 和 40% 计算每盆的灌水量并灌溉, 以补充前一天植株的耗水量, 试验过程中定期移动盆栽位置以避免边际效应带来的误差。由于相邻两日植株生长量增加很小, 因此忽略不计。水分处理开始后各处理土壤相对含水量动态变化如图 2 所示。在水分处理 62 d 后收获植株。

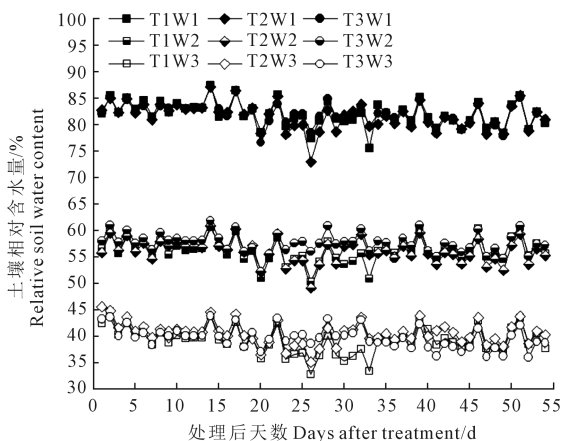


图 2 水分处理期间各处理的土壤相对含水量动态变化

Fig.2 Variations of relative soil water content under different treatments during water treatment period

1.3 测定项目与方法

气体交换参数测定: 分别在水分胁迫后 31、38、45 d 的 9:00—12:00 每盆随机选取 1 片成熟健康的叶片测定净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率 (T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和气孔导度 (g_s , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 统计分析 3 次测定数据的平均值。测

定使用便捷式光合作用测量系统 (LI-6800, Li-Cor, USA), 设定光量子通量密度为 $1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 叶片温度为 25°C 和 60% 相对湿度。叶片瞬时水分利用效率 (WUE_{ins} , $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) 计算公式如下:

$$WUE_{\text{ins}} = P_n / T_r \quad (1)$$

叶片保卫细胞的钙离子 (Ca^{2+}): 水分胁迫 51 d 后 (最后一次喷施结束), 摘取各处理上层完全展开的叶片, 用非损伤测定仪 (NMT 100, Younger USA LLC, USA) 测定叶片保卫细胞的 Ca^{2+} 流速^[20], 用 Ca^{2+} 传感器测定 Ca^{2+} 离子通量。测定过程如下: 从叶片上切下一个 $8 \text{ mm} \times 5 \text{ mm}$ 的片段, 水平固定在培养皿底部, 向培养皿中加入 5 mL 测定液 ($0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{KCl}$, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{CaCl}_2$, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{MgCl}_2$, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{NaCl}$, $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}_2\text{SO}_4$, $0.3 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1} \text{MES}$, pH 值为 6.5) 平衡 10 min, 使叶片修复机械损伤造成的伤害, 并在测定前更换 5 mL 新的测定液。测量过程中先对离子传感器进行校准^[21], 将其放置在细胞表面上方约 $3 \mu\text{m}$ 处, 测定 Ca^{2+} 的流速, 使用 imFluxes 2.0 软件计算净离子通量。每 4 s 记录一次离子通量数据, 每个样品收集 5 min 的稳定数据。

叶片抗氧化酶活性和激素含量测定: 收获前一天 (水分处理 61 d), 取每盆小麦完全展开的地上部叶片到样品管中, 用液氮速冻并保存在 -80°C 超低温冰箱中。叶片样品使用液氮经高通量组织研磨器研磨后, 使用北京索莱宝科技有限公司试剂盒测定过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD) 的活性; 使用北京绿源伯德生物科技有限公司酶联免疫吸附 (ELISA) 试剂盒测定脱落酸 (ABA)、赤霉素 (GA_3)、生长素 (IAA) 和细胞分裂素 (ZR) 的含量。

地上部干质量和水分利用效率测定: 水分处理 62 d 后, 将各盆地上部植株全部收获, 分别装入纸袋, 在 75°C 下烘干至恒重后称量干质量, 即地上部干质量 ($\text{g} \cdot \text{pot}^{-1}$)。生物量水平的水分利用效率 (WUE , $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) 为地上部干质量与整个试验期内耗水量 (ET , $\text{L} \cdot \text{pot}^{-1}$) 的比值。小麦整个试验期内耗水量用水量平衡法计算, 即:

$$ET = I - \Delta W \quad (2)$$

式中, I 为试验期内灌水总量 (L); ΔW 为试验结束时土壤蓄水量 (L)。

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2019 进行数据整理, SPSS 19.0 进行单因素方差分析和多重比较, 用 LSD 法比

较处理间的差异显著性($P<0.05$),用 Origin 2023 软件进行作图。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫下喷施三十烷醇对冬小麦地上部干质量、耗水量和植株 WUE 的影响

由表 2 可知,水分处理、喷施种类及其交互作用均显著影响小麦地上部干质量、耗水量和 WUE 。充分灌溉下地上部干质量和耗水量不受喷施处理的影响,而水分胁迫下喷施三十烷醇(T1 和 T2 处理)显著影响地上部干质量和耗水量。中度水分胁迫下,T1、T2 处理的地上部干质量分别比 T3 处理显著增加 69.9%和 32.7%;重度水分胁迫下,T1 处理地上部干质量分别比 T2 和 T3 处理显著增加 15.9%和 28.7%。此外,中度、重度水分胁迫下 T2 处理的耗水量分别比 T1 处理显著降低 11.4%和 24.0%。由图 3 可见,小麦地上部干质量与耗水量之间具有显著的线性正相关关系,地上部干质量随耗水量的减少而降低,而地上部干质量和耗水量的变化直接影响小麦 WUE 。充分灌溉下喷施处理对小麦 WUE 无显著影响,中度水分胁迫下 T1、T2 处理的小麦 WUE 分别比 T3 处理显著增加 32.2%和 16.4%;重度水分胁迫下 T2 处理的小麦 WUE 分别比 T1 和 T3 处理显著增加 13.6%和 22.7%(表 2)。

土壤水分含量的下降引起小麦地上部干质量和耗水量的降低。T2 处理在中度水分胁迫下的地上部干质量和耗水量分别比充分灌溉显著降低 25.3%和 14.4%;在重度水分胁迫下分别比充分灌溉显著降低 44.9%和 32.6%,比中度水分胁迫显著降低 26.1%和 21.3%。T3 处理水分胁迫下的地上部干质量和耗水量分别较充分灌溉显著降低 43.5%和 24.3%。T1 处理的小麦耗水量在各水分处理下无显著变化,重度水分胁迫下地上部干质量较充分灌溉、中度水分胁迫分别显著降低 39.1%和 33.2%。重度水分胁迫显著降低小麦的 WUE 。T1、T3 处理的小麦 WUE 在重度水分胁迫下分别比充分灌溉显著降低 31.8%和 29.7%,比中度水分胁迫显著降低 6.2%和 21.1%;T2 处理的小麦 WUE 在重度水分胁迫下比充分灌溉显著降低 18.0%。

2.2 水分胁迫下喷施三十烷醇对冬小麦叶片气体交换和 WUE_{ins} 的影响

由图 4 可知,水分处理对小麦 P_n 和 WUE_{ins} 有显著影响,而喷施种类对小麦 P_n 、 T_r 和 g_s 有显著影响。喷施三十烷醇对小麦气体交换有促进作用。充分灌溉下,T1、T2 处理的 P_n 比 T3 处理分别显著增加

表 2 不同水分和喷施处理对冬小麦地上部干质量、耗水量和水分利用效率 (WUE) 的影响

Table 2 Effect of different water and triacontanol treatments on above-ground dry biomass, water consumption and water use efficiency (WUE) of winter wheat

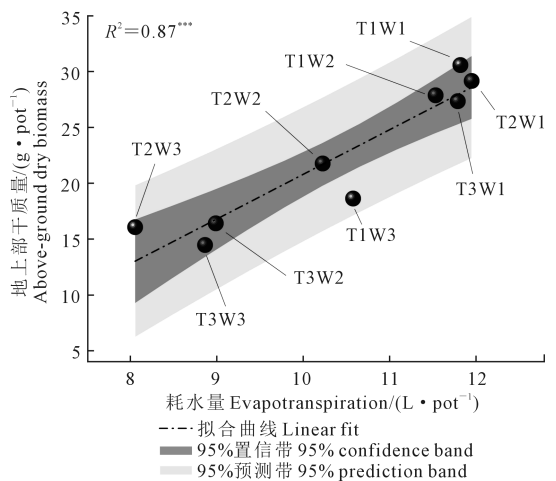
处理 Treatment	地上部干质量 Above-ground dry biomass/(g · pot ⁻¹)	耗水量 Evapotranspiration /(L · pot ⁻¹)	水分利用效率 Water use efficiency /(g · L ⁻¹)
T1W1	30.58aA	11.82aA	2.58aA
T1W2	27.88aA	11.54aA	2.42aB
T1W3	18.63aB	10.58aA	1.76bC
T2W1	29.16aA	11.95aA	2.44aA
T2W2	21.77bB	10.23bB	2.13bAB
T2W3	16.08bC	8.05bC	2.00aB
T3W1	27.35aA	11.79aA	2.32aA
T3W2	16.41cB	8.99cB	1.83cB
T3W3	14.48bB	8.86bB	1.63bC

显著性 Significance

水分处理(W) Water treatment	** *	** *	** *
喷施种类(T) Spaying type	** *	** *	** *
水分×喷施种类 (W×T)	**	**	**

注:不同小写字母表示相同灌溉水平下不同喷施处理之间差异显著,不同大写字母表示相同喷施处理下不同灌溉水平之间差异显著($P<0.05$)。* * 和 * * * 分别表示 $P<0.01$ 和 $P<0.001$ 显著性。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among triacontanol treatments under the same water level. Different capital letters indicate significant differences among water levels under the same triacontanol treatment ($P<0.05$). * * and * * * indicate significance at $P<0.01$ and $P<0.001$, respectively. The same below.



注: * * * 表示在 $P<0.001$ 水平的显著性。

Note: * * * indicates significance at $P<0.001$.

图 3 冬小麦地上部干质量与耗水量的关系

Fig.3 Relationship between above-ground dry biomass and water consumption of winter wheat

18.3%和 21.3%, g_s 比 T3 处理分别显著增加 24.0% 和 32.0%; 中度水分胁迫下, T1、T2 处理的 T_r 分别比 T3 处理显著增加 27.4% 和 28.2%, T2 处理的 P_n 比 T3 处理显著增加 22.1%; 重度水分胁迫下, T1、T2 处理的 P_n 分别比 T3 处理显著增加 35.5% 和 22.6%, T1 处理的 T_r 和 g_s 比 T3 处理分别显著增加 17.9% 和 24.1%。在相同水分处理下, T2 处理的 P_n 比 T3 处理平均增加 22.0%, T1 处理的 g_s 比 T3 处理平均增加 29.4%。

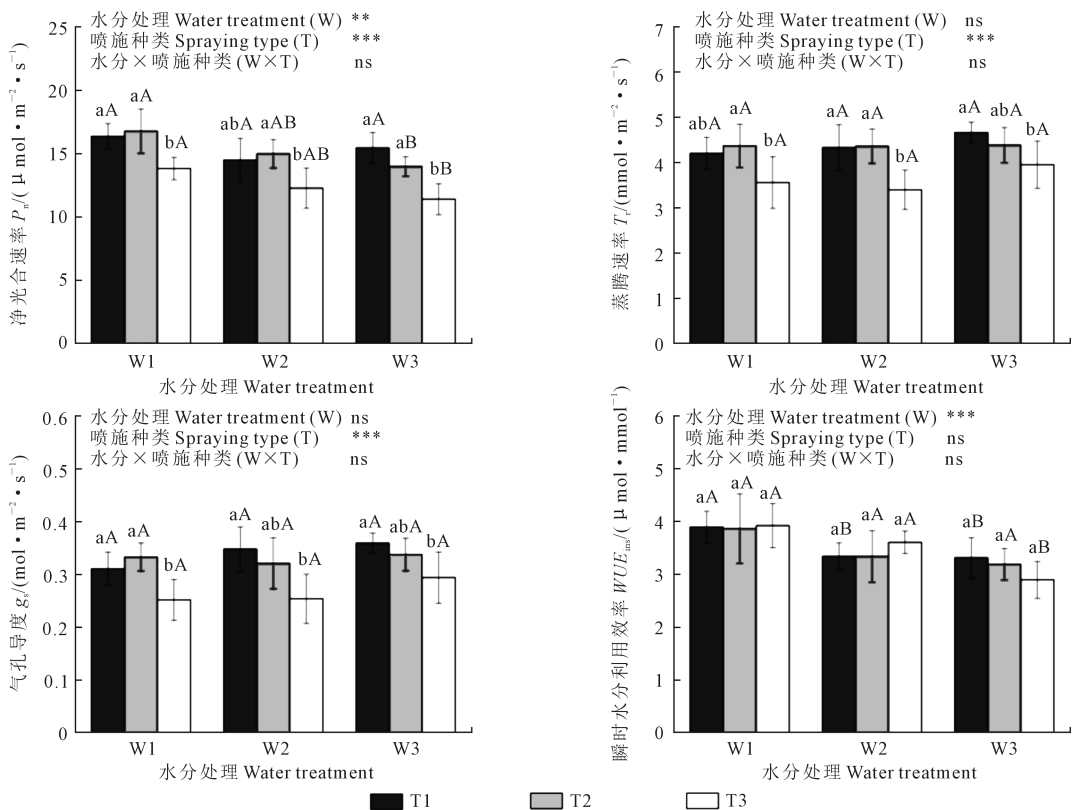
T1 处理的小麦 P_n 不受水分处理的影响, 而 T2 处理的 P_n 在充分灌溉下比重度水分胁迫显著增加 19.9%。T1 处理的 WUE_{ins} 在中度、重度水分胁迫下分别比充分灌溉显著降低 14.1% 和 14.9%, 而 T2 处理的 WUE_{ins} 不受水分处理的影响。T3 处理的小麦 WUE_{ins} 随土壤水分含量的下降而减小, 重度水分胁迫处理的 WUE_{ins} 分别比充分灌溉、中度水分胁迫处理显著降低 26.0% 和 19.6%。

2.3 水分胁迫下喷施三十烷醇对冬小麦叶片保卫细胞 Ca^{2+} 流速的影响

由图 5 可知, 水分处理、喷施种类及其交互作用均显著影响小麦叶片保卫细胞 Ca^{2+} 流速。在充分灌溉下, T1、T2 处理的的小麦叶片 Ca^{2+} 向胞内流入, T3 处理的 Ca^{2+} 相反; 中度水分胁迫下, T1、T2 处理的小麦叶片 Ca^{2+} 向胞外流出, T3 处理的 Ca^{2+} 相反; 重度水分胁迫下, T2 处理的小麦叶片 Ca^{2+} 向胞内流入。T1 处理在水分胁迫下叶片 Ca^{2+} 外排, 重度水分胁迫下叶片 Ca^{2+} 的流速达到最大; T2 处理的小麦在充分灌溉下叶片 Ca^{2+} 的流速更大; T3 处理的小麦叶片 Ca^{2+} 在重度水分胁迫下流速最大。

2.4 水分胁迫下喷施三十烷醇对冬小麦叶片抗氧化酶活性和激素含量的影响

由表 3 可知, 水分处理显著影响 POD 和 SOD 活性, 喷施种类对 CAT 和 SOD 活性有显著影响, 两者交互对 CAT、POD 和 SOD 活性均有显著影响。充



注: *、**、*** 和 ns 分别表示在 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 水平显著及不显著。不同小写字母表示相同灌溉水平下不同喷施处理之间差异显著, 不同大写字母表示相同喷施处理下不同灌溉水平之间差异显著 ($P<0.05$)。下同。

Note: *, **, *** and ns indicate significance at $P<0.01$, $P<0.001$ and non-significance, respectively. Different lower-case letters indicate significant differences among triacontanol treatments under the same water level. Different capital letters indicate significant differences among water levels under the same triacontanol treatment ($P<0.05$). The same below.

图 4 不同水分和喷施处理对冬小麦叶片气体交换参数和 WUE_{ins} 的影响

Fig.4 Effects of different water and triacontanol treatments on the leaf gas exchange parameters and WUE_{ins} of winter wheat

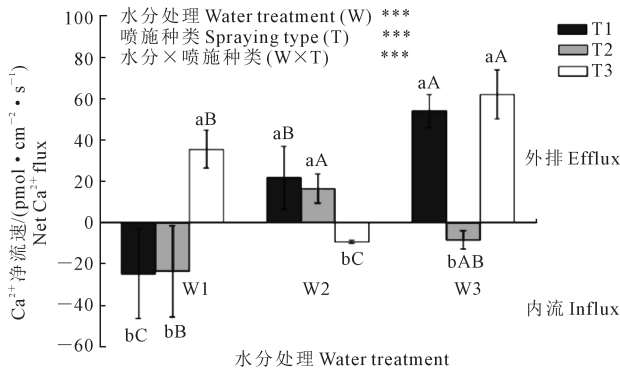


图 5 不同水分和喷施处理对冬小麦叶片保卫细胞 Ca^{2+} 净流速的影响

Fig.5 Effects of different water and triacontanol treatments on net Ca^{2+} flux of leaf guard cells in winter wheat

分灌溉下, T1、T2 处理的 POD 活性分别比 T3 处理显著增加 27.3% 和 30.2%。中度水分胁迫下, T2 处理的 CAT 和 SOD 活性较 T1 处理显著增加 2 倍, CAT 活性比 T3 处理显著增加 70.8%, SOD 活性与 T3 处理无显著差异; T1 和 T2 处理的 POD 活性无显著差异且低于 T3 处理。重度水分胁迫下, T2 处理的 SOD 活性显著高于其他喷施处理, 其活性约是其他喷施处理的 2 倍; 而 T1、T2 处理的 POD 活性比 T3 处理分别显著降低 14.6% 和 15.5%。T1 处理在充分灌溉下 POD 活性显著高于水分胁迫处理。T2 处理中度水分胁迫下 SOD 活性比充分灌溉处理显著增加 36.4%, 而 POD 活性显著降低 28.9%; 重度水分胁迫下 CAT 和 POD 活性分别比充分灌溉处理显

表 3 不同水分和喷施处理对冬小麦叶片抗氧化酶活性和激素含量的影响
Table 3 Effects of different water and triacontanol treatments on leaf antioxidant enzyme activities and hormone contents of winter wheat

处理 Treatment	抗氧化酶活性/($\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) Antioxidant enzyme activity			激素含量/($\text{ng} \cdot \text{g}^{-1}$) Hormone content				GA_3/ABA	IAA/ABA	ZR/ABA
	CAT	POD	SOD	ABA	GA_3	IAA	ZR			
T1W1	0.41aA	43.18aA	0.08aA	44.08aA	394.01aA	299.71aA	40.23aA	8.98bB	6.82bB	0.91bA
T1W2	0.27cA	32.28aB	0.05bA	30.91aC	307.89aB	233.44aB	30.93aB	9.96abB	7.56aB	1.00aA
T1W3	0.46aA	34.27bB	0.08bA	35.74cB	408.78aA	317.53aA	36.61aAB	11.44aA	8.88aA	1.02aA
T2W1	0.64aA	44.19aA	0.11aB	44.66aA	400.58aA	333.62aA	35.53aA	8.98bAB	7.48bA	0.80bAB
T2W2	0.82aA	31.40aB	0.15aA	30.71aC	342.65aAB	200.70aB	31.01aAB	11.21aA	6.54aAB	1.02aA
T2W3	0.28aB	33.92bB	0.15aA	40.45bB	266.39bB	213.32cB	23.30bB	6.58bB	5.27bB	0.57bB
T3W1	0.41aA	33.92bB	0.09aAB	26.33cB	383.20aA	334.05aA	41.31aA	14.58aA	12.70aA	1.57aA
T3W2	0.48bA	37.69aA	0.18aA	30.78aB	257.84aB	240.60aB	36.07aA	8.35bB	7.82aB	1.17aB
T3W3	0.47aA	40.13aA	0.07bB	51.76aA	296.83bB	248.00bB	29.62abA	5.74bC	4.79bC	0.57bC
显著性 Significance										
水分处理(W) Water treatment	ns	***	*	***	***	***	***	***	***	***
喷施种类(T) Spraying type	**	ns	***	*	**	*	*	*	***	***
水分×喷施种类 (W×T)	***	***	**	***	***	***	ns	***	***	***

著降低 56.3% 和 23.2%, SOD 活性增加 36.4%。T3 处理中度、重度水分胁迫下的 POD 活性比充分灌溉处理分别显著增加 11.1% 和 18.3%, 而水分胁迫下的 CAT 和 SOD 活性与充分灌溉处理间无显著差异。

由表 3 可知, 水分处理和喷施类型对小麦叶片激素 (ABA、 GA_3 、IAA 和 ZR) 含量及各激素含量比值 (GA_3/ABA 、 IAA/ABA 、 ZR/ABA) 均有显著影响, 交互作用对 ABA、 GA_3 、IAA 含量及激素含量比值影响极显著。中度水分胁迫下 T2 处理 GA_3/ABA 比 T3 处理显著增加 34.3%, 重度水分胁迫下 T1、T2 处理的叶片 ABA 含量分别比 T3 处理显著降低 30.94% 和 21.84%; 充分灌溉下, 喷施三十烷醇 (T1、T2 处理) 的叶片 ABA 含量显著高于 T3 处理, 而激素各比例均显著低于 T3 处理。T2 处理重度水分胁迫

下叶片 GA_3 、IAA、ZR 含量及 IAA/ABA 显著低于充分灌溉处理, 中度水分胁迫下的 IAA 含量显著低于充分灌溉处理。T1 处理中度水分胁迫下的 ABA、 GA_3 、IAA、ZR 含量均显著低于充分灌溉处理, 而重度水分胁迫下的 GA_3/ABA 和 IAA/ABA 显著高于充分灌溉。T3 处理的小麦中度、重度胁迫下的 GA_3 、IAA 及各激素比例均显著低于充分灌溉, 而水分胁迫下的 ABA 含量显著高于充分灌溉。

3 讨论

3.1 水分胁迫下喷施三十烷醇对冬小麦气体交换和 WUE 的影响

水分是影响作物生长发育的关键因素之一。本研究结果表明, 冬小麦地上部干质量受土壤水分

状况的显著影响,喷施三十烷醇 (TRIA 和 TRIA-LDH) 可以显著提高植株的地上部干质量 (表 2)。Islam 等^[6]的水分胁迫下外源施用三十烷醇可以显著促进作物的地上部生长和 Ali 等^[22]的非生物胁迫下喷施三十烷醇可促进小麦生长的研究结果一致。水分和三十烷醇还可以影响小麦植株的 *WUE*。在本试验中, *WUE* 受水分和喷施处理的显著影响, 中度水分胁迫下喷施 TRIA (T1)、TRIA-LDH (T2) 处理的小麦 *WUE* 分别比对照显著增加 32.2% 和 16.4%, 这主要是由于喷施三十烷醇大幅提高了小麦地上部的干物质积累; 重度水分胁迫下喷施 TRIA-LDH 的小麦植株 *WUE* 最高, 分别比 TRIA 和对照显著增加 13.6% 和 22.7%。

已有研究表明三十烷醇会对植株的光合作用和气体交换产生影响^[10], 叶面喷施三十烷醇可以促进干旱^[23]、重金属^[24]、盐^[25]等非生物胁迫条件下植株的光合作用, 提高核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) 的活性和光合相关基因 *rbcs* 的表达水平^[6]。本研究结果表明, 植株叶片光合速率随土壤水分含量的降低而下降, 而喷施三十烷醇 (TRIA 和 TRIA-LDH) 能显著提高植株的净光合速率 (图 4), 从而促进光合产物的积累, 增加小麦的地上部干质量。相同水分处理下喷施 TRIA 处理的 g_s 较对照显著增加 29.4%, 说明喷施 TRIA 能保持植株的气孔开放, 进而提升植株的光合速率; 此外相同水分处理下喷施 TRIA-LDH 处理的 P_n 比对照显著增加 22.0%, 可见喷施 TRIA 和 TRIA-LDH 都能促进同化物积累。TRIA 和 TRIA-LDH 在相同水分处理下对植株 P_n 、 T_r 和 g_s 的影响无明显差异, TRIA-LDH 在中度水分胁迫下对植株 P_n 、 T_r 和 g_s 的影响与充分灌溉下差异不显著 (图 4), 这表明喷施 TRIA-LDH 在不同水分处理下均能实现对植物光合作用和气体交换的优化调控, 特别是中度水分胁迫下其对植株的作用效果不亚于充分灌溉, 可见 TRIA-LDH 在水中的分散效果可以达到 TRIA 在有机溶剂中的分散效果。水分处理对植株瞬时水分利用效率也有显著影响 (图 4), 喷施 TRIA 的小麦 WUE_{ins} 在中度、重度水分胁迫下比充分灌溉显著降低 14.1% 和 14.9%, 而喷施 TRIA-LDH 的小麦 WUE_{ins} 不受水分处理的影响。对照处理的小麦 WUE_{ins} 随土壤水分含量的下降而减小, 重度水分胁迫处理的小麦 WUE_{ins} 分别比充分灌溉、中度水分胁迫处理显著降低 26.0% 和 19.6%。

3.2 水分胁迫下喷施三十烷醇对冬小麦抗旱作用的机理分析

作为植物细胞重要的第二信使, Ca^{2+} 参与植物

多种胁迫反应的信号转导。在中度水分胁迫下喷施三十烷醇 (TRIA 和 TRIA-LDH) 后小麦叶片保卫细胞 Ca^{2+} 向胞外排出 (图 5), 这与已有研究结果有所不同^[11-12], 可能是长期水分胁迫导致的细胞质内 Ca^{2+} 含量增加对细胞正常生理活动造成负担^[26], Ca^{2+} 通过向叶绿体膜输送或向胞外排出从而缓解其对细胞造成的伤害。充分灌溉下喷施 TRIA 和 TRIA-LDH 及重度水分胁迫下喷施 TRIA-LDH 的小麦叶片保卫细胞 Ca^{2+} 向胞内流入 (图 5), 前者细胞对 Ca^{2+} 摄取的增多可能与 ABA 的升高有关^[27], 从而改善因蒸腾速率过大引起的细胞水势变化, 后者内流的 Ca^{2+} 可能更多地用于启动水分胁迫基因或参与渗透调节的钙神经元信号传导, 帮助植物适应水分胁迫, 从而提高细胞的抗旱保水能力。此外, 重度水分胁迫下喷施 TRIA 的小麦保卫细胞 Ca^{2+} 大量外流, 而喷施 TRIA-LDH 的小麦保卫细胞 Ca^{2+} 内流 (图 5), 可见植物对 TRIA-LDH 的吸收利用效果更好, 可能是 LDH 纳米载体的应用有效减小了三十烷醇的粒径, 显著提高了 TRIA-LDH 在水中的溶解性^[19]。

活性氧的积累影响植物细胞的正常代谢, 快速有效地清除活性氧对于避免细胞水平的损伤至关重要^[28], 抗氧化酶浓度较高的植物有更强的抗氧化能力^[25]。水分胁迫下小麦通过增加抗氧化酶活性来维持自身生长, 本研究中对照处理的小麦叶片在中度水分胁迫下 SOD 活性是充分灌溉处理的 2 倍 (表 3), 在重度水分胁迫下 POD 活性比充分灌溉显著提升 18.3%; 水分处理对喷施 TRIA 的小麦叶片 CAT 和 SOD 活性没有显著影响, 但 CAT 和 SOD 活性在重度水分胁迫下较中度水分胁迫有上升趋势; 喷施 TRIA-LDH 的叶片 SOD 活性在水分胁迫下比充分灌溉显著增加 36.4%。喷施 TRIA-LDH 对不同抗氧化酶活性的促进或抑制效果不同, 但可以增强抗氧化酶系统的活性。重度水分胁迫下喷施 TRIA-LDH 能显著提高 SOD 活性, 其活性约是其他喷施处理的 2 倍, 这与 Ca^{2+} 向胞内流入的结果一致 (图 5)。有研究表明 Ca^{2+} 在抗氧化酶信号转导中起关键作用, 高浓度 Ca^{2+} 可以显著增强 SOD 和 CAT 活性^[29], 这也能解释本研究中中度水分胁迫下喷施 TRIA-LDH 后 CAT 活性比对照显著增加 70.8%, 而 Ca^{2+} 外排限制了 TRIA-LDH 对 SOD 活性的提升, Ca^{2+} 内流增强了对照处理下小麦叶片 SOD 活性, 从而导致喷施 TRIA-LDH 与对照处理的 SOD 活性无显著差异。但不同水分胁迫下 Ca^{2+} 对不同抗氧化酶信号转导的详细机制尚不明确。本研究还发现, 中度水分胁迫

下喷施 TRIA-LDH 的小麦叶片 CAT 和 SOD 活性及重度水分胁迫下喷施 TRIA-LDH 的小麦叶片 SOD 活性均显著高于喷施 TRIA (表 3), 表明喷施 TRIA-LDH 比喷施 TRIA 对抗氧化酶的作用效果更显著, 且 TRIA-LDH 对 SOD 的影响更大。水分处理和喷施类型的交互作用对抗氧化酶活性影响显著, 可见喷施处理对抗氧化酶系统的作用受水分状况的影响。另外, 本试验发现水分胁迫下 TRIA 对 POD 活性无显著促进作用, 和已有研究结果稍有不同^[30], 可能与植物的种类和胁迫类型不同有关。

水分胁迫会改变植物激素和生理代谢的平衡, GA₃、IAA 和 ZR 是生长促进激素, GA₃ 最突出的作用是加速细胞的伸长, IAA 和 ZR 可以维持根尖分生组织中的细胞分裂, 进而影响植株的地上部干质量。为进一步研究外源三十烷醇对冬小麦抗旱性的影响, 本研究测定了小麦叶片激素 (ABA、GA₃、IAA、ZR) 含量并分析了各激素与 ABA 含量的比值变化。TRIA-LDH 处理重度水分胁迫下叶片的 GA₃、IAA、ZR 含量、IAA/ABA 及中度水分胁迫下的 IAA 含量显著低于充分灌溉处理; TRIA 处理中度水分胁迫下的 GA₃、IAA、ZR 含量显著低于充分灌溉处理; 对照处理水分胁迫下的 GA₃、IAA 及各激素比例均显著低于充分灌溉, GA₃、IAA、ZR 含量的减少导致地上部干质量显著降低 (表 2)。不同激素之间的协同或拮抗作用增加了植物激素系统的复杂性, 长期干旱条件下植物对环境的适应能力极其重要, 而三十烷醇对植株的改善作用可能归因于其对抗氧化酶系统和植物激素 (ABA、GA₃、IAA、ZR) 的整体调节^[25]。本研究中, 与对照处理相比, 中度水分胁迫下喷施 TRIA-LDH 的小麦叶片 GA₃/ABA 显著增加 34.3%, IAA/ABA 显著降低 19.57%, 两种喷施处理的其他激素及各比值无显著差异 (表 3); 该处理下小麦叶片光合速率、地上部干质量和 WUE 显著高于对照 (图 4、表 2), 叶片 CAT 活性也显著高于对照, POD 活性则显著低于对照 (表 3)。由此可见, 不同剂型对植物逆境生长的调控方式和效果不同。TRIA-LDH 主要通过增加 CAT 活性和 GA₃ 含量有效改善植物在逆境下的生长, 对照制剂则是通过增加 POD 活性和 IAA 含量维持植株正常生长, 其影响机制有待进一步研究。有研究表明 ABA 可以通过调节气孔关闭和胁迫响应基因的表达增强植株的抗旱性^[31], 当缺水程度加重时 ABA 含量会增多^[32], 诱导气孔关闭, 降低光合作用, 抑制植株生长, 降低干物质积累。本研究中, 重度水分胁迫下喷施 TRIA-LDH 与 TRIA 的小麦叶片 ABA 含量分

别比对照显著降低 21.8% 和 30.9%, 表明重度水分胁迫下外源施用三十烷醇可通过降低叶片 ABA 含量有效缓解水分胁迫对于植株生长的抑制。

4 结 论

1) 适度提高土壤含水量或喷施三十烷醇可以显著促进冬小麦植株的生长。外源施用三十烷醇 (TRIA 或 TRIA-LDH) 可以显著提高小麦植株的地上部干质量, 植株的水分利用效率也相应增加, 与对照制剂相比, 中度水分胁迫下两处理小麦地上部干质量分别增加 69.9% 和 32.7%, 水分利用效率分别增加 32.2% 和 16.4%。

2) 当土壤水分含量下降时, 喷施三十烷醇改善了细胞抗氧化酶系统活性和植物激素代谢, 提高了小麦在水分胁迫下的光合性能, 促进了光合产物的积累, 植株水分利用效率也相应提高。重度水分胁迫下, 喷施制备的 TRIA-LDH 比市售 TRIA 对小麦水分利用效率的提升效果更好, 前者较后者 WUE 显著增加 13.6%; 而充分灌溉条件下两种三十烷醇对小麦水分利用效率的作用效果无明显差异。

3) 重度水分胁迫下, 喷施市售 TRIA 的小麦叶片保卫细胞 Ca²⁺ 大量外流, 而喷施纳米 TRIA-LDH 的叶片保卫细胞 Ca²⁺ 内流, 植株对 TRIA-LDH 的吸收利用效果更好。

4) 纳米载体 LDH 与 TRIA 的结合在避免有机溶剂对环境危害的同时, 仍能发挥三十烷醇在逆境下对植物的调节作用, 维持作物正常生长, 提高水分利用效率。研究结果可为创制新型植物生长调节剂提供新思路, 为发展抗旱栽培技术提供新方法。

参 考 文 献:

- [1] 杨肖丽, 罗定, 叶周兵, 等. 基于 SPI-RRV 的中国气象干旱及其风险时空演变特征研究[J/OL]. 水资源保护: 1-10. (2023-09-15) [2023-10-11]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/32.1356.TV.20230914.1941.004.html>.
 - [2] 蔡剑, 姜东. 气候变化对中国冬小麦生产的影响[J]. 农业环境科学学报, 2011, 30(9): 1726-1733.
 - [3] 张义, 刘云利, 刘子森, 等. 植物生长调节剂的研究及应用进展[J]. 水生生物学学报, 2021, 45(3): 700-708.
- ZHANG Y, LIU Y L, LIU Z S, et al. The research and application progress of plant growth regulators[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2021, 45 (3): 700-708.

- [4] RIES S K, WERT V, SWEETLEY C C, et al. Triaccontanol: a new naturally occurring plant growth regulator[J]. *Science*, 1977, 195(4284): 1339-1341.
- [5] 刘德盛, 张群, 陆东和. 我国三十烷醇研究进展及其在农业上的应用前景[J]. *中国工程科学*, 2001, 3(2): 91-94.
LIU D S, ZHANG Q, LU D H. Progress in the study of triaccontanol (TA) and the prospect of its application in agriculture[J]. *Strategic Study of CAE*, 2001, 3(2): 91-94.
- [6] ISLAM S, MOHAMMAD F. Triaccontanol as a dynamic growth regulator for plants under diverse environmental conditions[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2020, 26(5): 871-883.
- [7] ISLAM S, ZAID A, MOHAMMAD F. Role of triaccontanol in counteracting the ill effects of salinity in plants: a review[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40(1): 1-10.
- [8] RIES S. Triaccontanol and its second messenger 9- β -L(+)-adenosine as plant growth substances[J]. *Plant Physiology*, 1991, 95(4): 986-989.
- [9] CHEN X P, YUAN H Y, CHEN R Z, et al. Isolation and characterization of triaccontanol-regulated genes in rice (*Oryza sativa* L.): possible role of triaccontanol as a plant growth stimulator[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2002, 43(8): 869-876.
- [10] CHEN X P, YUAN H Y, CHEN R Z, et al. Biochemical and photochemical changes in response to triaccontanol in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Plant Growth Regulation*, 2003, 40(3): 249-256.
- [11] LESNIAK A P, HAUG A, RIES S K. Stimulation of ATPase activity in barley (*Hordeum vulgare*) root plasma membranes after treatment with triaccontanol and calmodulin[J]. *Physiologia Plantarum*, 1989, 75(1): 75-80.
- [12] AFTAB T, KHAN M M A, IDREES M, et al. Stimulation of crop productivity, photosynthesis and artemisinin production in *Artemisia annua* L. by triaccontanol and gibberellic acid application[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2010, 5(4): 273-281.
- [13] WANG J Y, ZHANG T P, LI M, et al. Arsenic removal from water/wastewater using layered double hydroxide derived adsorbents, a critical review[J]. *RSC Advances*, 2018, 8(40): 22694-22709.
- [14] LU X Y, XUE H R, GONG H, et al. 2D layered double hydroxide nanosheets and their derivatives toward efficient oxygen evolution reaction[J]. *Nano-Micro Letters*, 2020, 12(1): 86.
- [15] JIN W J, PARK D H. Functional layered double hydroxide nanohybrids for biomedical imaging[J]. *Nanomaterials*, 2019, 9(10): 1404.
- [16] USMAN M S, HUSSEIN M Z, FAKURAZI S, et al. Gadolinium-based layered double hydroxide and graphene oxide nano-carriers for magnetic resonance imaging and drug delivery[J]. *Chemistry Central Journal*, 2017, 11(1): 47.
- [17] TORRES-DORANTE L O, LAMMEL J, KUHLMANN H. Use of a layered double hydroxide (LDH) to buffer nitrate in soil: long-term nitrate exchange properties under cropping and fallow conditions[J]. *Plant and Soil*, 2009, 315(1): 257-272.
- [18] ZHOU D J, LI P S, LIN X, et al. Layered double hydroxide-based electrocatalysts for the oxygen evolution reaction: identification and tailoring of active sites, and superaerophobic nanoarray electrode assembly [J]. *Chemical Society Reviews*, 2021, 50(15): 8790-8817.
- [19] WANG C, GAO F, SUN C J, et al. Self-assembly of 1-triaccontanol onto layered double hydroxide nano-carriers toward sustainable growth regulation of maize[J]. *Environmental Science: Nano*, 2022, 9(2): 797-804.
- [20] LI L, XING J Y, MA H Y, et al. *In situ* determination of guard cell ion flux underpins the mechanism of ABA-mediated stomatal closure in barley plants exposed to PEG-induced drought stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, 187: 104468.
- [21] SUN J, CHEN S L, DAI S X, et al. NaCl-induced alternations of cellular and tissue ion fluxes in roots of salt-resistant and salt-sensitive poplar species[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(2): 1141-1153.
- [22] ALI H M M, PERVEEN S. Effect of foliar applied triaccontanol on wheat (*Triticum aestivum* L.) under arsenic stress: a study of changes in growth, yield and photosynthetic characteristics[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2020, 26(6): 1215-1224.
- [23] OSTROWSKA A, GRZESIAK M T, HURA T. Exogenous application of growth stimulators improves the condition of maize exposed to soil drought[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2021, 43(4): 62.
- [24] ZAID A, MOHAMMAD F, FARIDUDDIN Q. Plant growth regulators improve growth, photosynthesis, mineral nutrient and antioxidant system under cadmium stress in menthol mint (*Mentha arvensis* L.) [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2020, 26(1): 25-39.
- [25] SARWAR M, ANJUM S, ALI Q, et al. Triaccontanol modulates salt stress tolerance in cucumber by altering the physiological and biochemical status of plant cells [J]. *Scientific Reports*, 2021, 11(1): 24504.
- [26] 王凤茹, 张晓红. 干旱逆境下小麦幼苗细胞叶绿体内钙离子浓度变化的电镜细胞化学研究[J]. *电子显微学报*, 2002, 21(2): 106-109.
WANG F R, ZHANG X H. Cytochemistry of Ca^{2+} in the chloroplast of the wheat seedling under water stress[J]. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 2002, 21(2): 106-109.
- [27] CHEN S L, LI J K, WANG S S, et al. Salt, nutrient uptake and transport, and ABA of *Populus euphratica*; a hybrid in response to increasing soil NaCl[J]. *Trees*, 2001, 15(3): 186-194.
- [28] LI X C, ZHONG Q Y, LI Y X, et al. Triaccontanol reduces transplanting shock in machine-transplanted rice by improving the growth and antioxidant systems[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 872.
- [29] AGARWAL S, SAIRAM R K, SRIVASTAVA G C, et al. Role of ABA, salicylic acid, calcium and hydrogen peroxide on antioxidant enzymes induction in wheat seedlings[J]. *Plant Science*, 2005, 169(3): 559-570.
- [30] NABI A, PARWEZ R, AFTAB T, et al. Triaccontanol protects *Mentha arvensis* L. from nickel-instigated repercussions by escalating antioxidant machinery, photosynthetic efficiency and maintaining leaf ultrastructure and root morphology[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40(4): 1594-1612.
- [31] KUROMORI T, FUJITA M, TAKAHASHI F, et al. Inter-tissue and inter-organ signaling in drought stress response and phenotyping of drought tolerance[J]. *The Plant Journal*, 2022, 109(2): 342-358.
- [32] XING H L, ZHOU W B, WANG C, et al. Excessive nitrogen application under moderate soil water deficit decreases photosynthesis, respiration, carbon gain and water use efficiency of maize[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 166: 1065-1075.