

植物生物刺激素在农业上的应用（摘要）

摘要：

植物生物刺激素是用能促进植物生长的多种物质和微生物。全球生物刺激素市场预计每年增长 12%，到 2018 年将超过 2.2 亿美元。尽管生物刺激素在农业中使用越来越广泛，但科学界的许多人认为生物刺激素的作用缺乏同行评议。

本文介绍了生物刺激素的新定义，并回顾总结了五类生物刺激素：微生物接种剂，腐殖酸，黄腐酸，蛋白质水解物和氨基酸，以及海藻提取物。

引言

植物生物刺激素或农业生物刺激素包括促进植物生长的多种物质和微生物。预计 2013 年至 2018 年全球生物刺激素的复合年增长率为 12.5%，到 2018 年，全球生物刺激素市场将达到 22.41 亿美元。根据同一项研究，2012 年生物刺激物的最大市场是欧洲。欧洲生物刺激素工业理事会(EBIC)报告说，2012 年在欧洲(定义为欧洲经济区)用生物刺激素处理了 620 多万公顷土地。

植物生物刺激素的定义和概念仍在演变，部分原因是因为生物刺激素的多样性。查询生物刺激素产业联盟（一在欧洲，一在北美）的信息可见生物刺激素的广度。在欧洲，EBIC 对植物生物刺激素的定义如下：“植物生物刺激素指能应用于植物根际的化合物或微生物，刺激植物生理过程，提高植物养分吸收和转化效率，提高植物对非生物胁迫的耐受性，改善作物品质。” **生物刺激素对害虫没有直接作用，因此不是农药，不在农药监管框架下。**因此，这一定义将生物刺激素与生物防治区分开来，生物刺激素通过促进植物生长、增强抗逆性和改善品质，从而诱导抗病性。后来的 EBIC 详细阐述了生物刺激素对植物的影响。生物刺激素能在从种子萌发到植物成熟的整个作物生命周期内促进植物生长和发育，其表现方式包括但不限于：

提高植物新陈代谢的效率，从而增加产量和提高作物品质；

提高植物对非生物胁迫的耐受和恢复；

促进养分吸收、转化和利用；

提高农产品的品质，包括含糖量、颜色、果重等；

提高用水效率；

增强土壤的某些物理化学性质，促进有益土壤微生物的发展。

最后，EBIC 生物刺激素的概念包括含有某些营养物质的产品，但它们对植物生长的影响不是通过直接施肥：“生物刺激素与肥料具有不同的作用机制，不论产品中是否存在营养物质”。

在北美，生物刺激联盟将生物刺激素定义为“用于植物、种子、土壤或其他生长介质的物质（包括微生物），这些物质可能增强植物吸收营养物质的能力，或为植物的发育提供好处。生物刺激素不是植物营养物质，因此不能提出任何营养要求或保证”。生物刺激剂联盟以类似于 EBIC 的方式遵循了生物刺激素的定义，并陈述了生物刺激素对植物的影响：“它们来自自然物或生物，少量应用可促进植物的生长和发育；帮助提高植物养分利用的效率，改善养分吸收或减少对环境的养分损失，或两者兼而有之；或作为土壤改良剂，以帮助改善土壤结构、功能或性能，从而促进植物生长。

2012年11月在法国斯特拉斯堡举行了第一届世界农业生物刺激素使用大会，来自30个国家的700多人出席了会议。这次大会的目的是汇集总结在工业界、学术界和监管机构从事生物刺激素相关工作的个人成果。在本次大会之前，du Jardin（2002）提出对生物刺激素进行科学评估。du Jardin 把生物刺激素分为八大类：腐殖质、复杂有机材料、有益化学元素、无机盐（包括亚磷酸盐）、海藻提取物、甲壳素和壳聚糖衍生物、抗转运蛋白、游离氨基酸和其他含氮物质。du Jardin 将生物刺激素主要参考文献按分类整理成数据库。

本综述以 du Jardin 的分析为基础，对欧洲和北美生物刺激素联合会描述的的生物刺激素定义和各类植物生物刺激素作用科学总结。本综述植物生物刺激素的分类是：微生物接种物、腐殖酸、富里酸、蛋白质水解物和氨基酸，以及海藻提取物。

微生物接种剂 Microbial inoculants

过去二十年中，微生物接种剂在农业中的使用大大增加，公共和私营农业研究和开发部门致力应用微生物接种剂解决与现代农业有关的问题。微生物接种剂通常被归类为生物防治剂（也称为生物杀虫剂）或生物肥料。作为生物肥料的微生物接种剂被认为是生物刺激剂。生物肥料是含有活微生物的生物产品，用于种子、植物表面或土壤，通过增加营养物质的供应、增加根生物量或根面积以及提

高植物的养分吸收能力等多种机制促进生长。生物肥料可以作为矿物肥料的补充。微生物接种剂主要包括自由活菌、真菌和丛枝菌根真菌(AMF)。这些微生物从土壤、植物、植物残留物、水和堆肥肥料等各种环境中分离出来。在已深入研究的生物肥料中，有促进植物生长的根际细菌(PGPR)，植物生长促进细菌(PGPB)。这两种细菌都是主要从根际分离出来的自由活细菌。过去几年发表了一些关于 PGPR 的评论。

在开发有效的微生物接种剂时，必须考虑几个因素。例如，植物的种类有时可能是生物肥料是否有效的一个决定因素。不同的植物种类或品种可以产生不同类型的根系分泌物，这些根系分泌物诱导接种微生物的活性，也作为微生物合成生物活性物质的底物。微生物接种剂效应的可重复性需要在一系列土壤类型和环境条件下进行测试。

接种剂发展的另一个关键因素是商业配方。接种的微生物必须在选定的配方中存活，并在田间接种后产生所需的活性。此外，在常规农业中使用时，微生物还必须与施于目标作物的种子或叶子的化肥和作物保护化学品兼容。

促进养分吸收，从而促进植物生长

微生物接种剂提高植物生长和产量，在某些情况下与提高植物的养分吸收和改善养分状况有关。

据报道，特定微生物接种剂如何刺激植物生长和养分吸收的几种机制，包括（一）非共生固氮（二）营养物质的增溶、（三）通过产生铁载体固铁（四）生产挥发性有机化合物。

一些微生物通过增强养分的增溶，增加了特定土壤养分的可用性，从而增强植物对养分的有效吸收。土壤中可吸收磷的利用率低是农业系统面临的一个重要问题。即使在土壤中添加磷肥，它们也可能不被植物吸收，因为 P 很容易与土壤颗粒结合，植物无法吸收。

微生物增溶 P 的最常见的两个机制是生产有机酸和生产磷酸酶(释放有机 P)。有机酸通过羟基和羧基将不溶性磷酸盐转化为可溶性形式。羟基和羧基与磷酸盐结合成阳离子，从而将其转化为可溶性形式。有机酸也能降低周围土壤的 pH，从而释放磷酸盐离子。许多不同类型的有机酸与磷酸盐增溶有关。微生物释放的有机酸的类型取决于微生物的种类。

有机磷，约占土壤磷的 30%-80%，在农业土壤的磷循环中起着重要作用。有机磷的主要形式是植酸盐（肌醇六磷酸盐和五磷酸盐），它们占土壤有机磷的 60%。然而，植酸盐不能被植物直接吸收，必须用磷酸酶（植酸酶和磷酸酶）去磷酸化才能被植物吸收。根际微生物产生的酸性磷酸酶和植酸酶参与有机磷增溶。土壤中的有机磷酸盐主要以植酸的形式存在，通过接种包括假单胞菌在内的接种菌生产植酸酶和芽孢杆菌已证明有助于促进植物生长。

丛枝菌根真菌(AMF)广泛存在于植物界，对植物 P 营养和自然生态系统的生长有重要贡献。AMF 是大多数农业物种的共生菌，在世界范围内许多农业系统的磷营养中发挥着重要作用，特别是在低磷土壤中。AMF 定殖在植物的菌丝，在 P 采获方面具有与根毛相同的一些功能，并对短根毛品种的磷吸收有特别大的影响。

除 P 外，钾(K)是另一种可被土壤微生物和微生物接种剂溶解的必需植物养分。溶解 K 的微生物通过分泌物直接溶解云母、伊利石和正长石等岩石中的 K；或螯合硅离子的有机酸来溶解 K 矿物。*Bacillus mucilaginosus* 和 *B. megaterium* 与含 K 岩石材料的应用在土壤中，能使土壤中有效 K 含量显著增加。据报道，接种芽孢杆菌 *Bacillus edaphicus* 可增强 K 的吸收是由于产生了直接溶解岩石 K 或螯合硅离子的有机酸(柠檬酸、草酸、酒石酸、琥珀酸和 α 酮基葡萄糖酸)。

微生物接种剂可提高对其他大量和微量营养元素的吸收，有关机制仍在研究。根生物量、根表面积或根毛的增加可能是增强养分吸收的间接机制。种类繁多的微生物和 AMF 能增加 Zn、Cu、Mn、Ca、Mg 和 S 的吸收。

细菌已经进化出 Fe(III)运输系统，使它们能够在铁浓度很低的环境中生长。铁结合螯合剂，称为铁载体(siderophores)，结合或捕获游离 Fe(III)并将铁转运到细胞中。铁载体的产生、铁的吸收和促进植物生长的关系在许多植物和微生物研究中得到证明。

微生物接种诱导植物激素增加，促进植物生长。

30 多年前就有研究报道了多种细菌产生的植物生长调节剂及其对植物生长的影响。微生物接种剂，如 PGPR，可以通过产生或降解主要的植物激素来改变根系结构，促进植物的发育。微生物接种剂也可以改变植物激素的状态。植物激

素，如生长素、细胞分裂素(CKs)、赤霉素(GAS)和乙烯(ET)，可由有益微生物合成。这些植物激素调节多种生理过程，包括根的发生、根的伸长和根毛的形成。

微生物合生长素吲哚-3-乙酸(IAA)已被广泛报道。IAA 调节多种生理功能，如细胞伸长和细胞分裂，顶端优势，根系发生，维管束分化，乙烯生物合成，热激反应，以及特定植物基因的表达，在植物生长和发育中起着至关重要的作用。

细胞分裂素是一组能诱导植物细胞分裂的植物生长调节剂的总称。细胞分裂素在根尖和发育中的种子生物合成后，通过木质部转运到芽、茎，调节细胞分裂、叶片膨大和衰老等过程。

赤霉素(GA)主要参与调节植物细胞的分裂和伸长，从而影响植物生长的几乎所有阶段，包括种子萌发、茎叶生长、花诱导和果实生长。与生长素和细胞分裂素一样，GAs 主要与其他植物激素联合作用。

植物激素乙烯(ET)是众所周知的成熟激素，但它也在其他过程中发挥作用，如种子萌发、细胞膨胀、叶片和花的衰老。此外，ET 是在非生物和生物胁迫的条件下产生的，因此被称为应激激素。

与微生物接种剂有关的新兴领域

近年来的研究表明，微生物接种剂也可以对土壤修复和土壤肥力发挥间接作用。生物修复被认为是恢复受污染场地、恢复受侵蚀地区和恢复退化生态系统的重要工具。植物是生物修复过程的主要组成部分，微生物接种剂在污染土壤生物修复和退化土地重新造林中的应用是一个很有前途的研究领域。

上述讨论的微生物接种剂的例子包括一种或少量的微生物菌株，它们分别发酵或生长，去除发酵培养基，浓缩，然后用一些载体配制成最终的产品形式。另一类接种剂包括混合培养发酵，以产生复杂的微生物混合物和发酵代谢物。这类基于生物刺激剂的产品有一种被称为 EM，即“有效微生物”。

总之，微生物接种剂正受到越来越多的关注，微生物接种剂不但在农业工业化中具有潜力，而且能作为解决环境问题的工具。在过去几年中，人们更多地关注这一潜在的应用，将其作为在作物综合管理实践中加强养分吸收的工具。未来还需开展更多研究，为实验室和温室研究以及适当的实地应用提供更多依据。

腐植酸 Humic acids

腐殖质是土壤中生物体死亡后微生物分解和化学降解的最终产物，是地球上最丰富的天然有机分子和土壤有机物的主要成分。有趣的是，溶解的腐殖质在淡水水体中很常见，它们已被证明与淡水生物相互作用。在土壤中，腐殖质在各种土壤与植物功能中起着关键作用，例如控制土壤与大气之间的养分供应、碳和氧交换，以及有毒化学品的转化和运输。此外，土壤中的腐殖质影响植物生理活动和根际微生物的组成和功能。

腐殖质的活性与其结构特征有关。腐殖质的类别一般有：

（一）腐殖酸 humic acids，可溶于碱性介质，因此通过稀碱从土壤中提取，在酸性介质中沉淀；

（二）富里酸（黄腐酸）fulvic acids，可溶于碱和酸性介质；

（三）胡敏素 humins，不可从土壤中提取。

腐殖酸和富里酸的另一个常见区别是，腐殖酸通常是高分子量的，而富里酸则是低分子量的。Nardi 等认为胡敏素应被描述为一种含腐殖质的物质，而不是一种腐殖质，**因为它是腐殖质和非腐殖质材料的集合体**。腐殖酸和富里酸的具体结构特征根据有机物质的来源及其转化时间的不同而不同。

在过去的二十年里，对腐殖质化学的理解有了很大的进步。腐殖质曾经被描述为难降解的、深色的异质有机化合物，是微生物代谢的副产品。最初产生的腐殖质可以通过聚合改变结构，分子量可以从 500 到 100 万 D。

在 2001 年发表的一篇综述对传统的认为腐殖质是存在于土壤中的聚合物的观点提出异议，文章认为腐殖质是异质的、相对较小分子的超分子缔合体。磁共振试验证实，不同尺寸腐殖质混合物的分子聚集发生在土壤中。腐殖质的分子聚集形成胶体结构，胶体结构是有机分子在水溶液中的排列，形成亲水性外部，同时含有疏水内部。这种理解在于腐殖质结构可以包含任何与胶体结构密切相关的分子，因此它们不能通过物理或化学手段分离。Kelleher and Simpson（2006）认为，从土壤中提取的腐殖质含有蛋白质、碳水化合物、脂肪族生物聚合物和木质素，它们是植物和微生物中的主要化合物。根据这个理论，腐殖质(HS)具有明显的大分子结构，低浓度的单、二和三羧酸的腐殖质溶液能可逆的破坏这个结构。近年来，大量的研究表明，根系分泌物中有机酸的两亲特性可以将 HS 分解成低分子和高分子两种结构。这一新的解释支持了这样的假设，即根际溶解腐殖质，

改变腐殖质构象，因此腐殖质组分与植物-根系细胞的相互作用，可能是由土壤溶液中存在的脱根或微释放的有机酸控制的。这一新的解释支持了根际溶解腐殖质、改变腐殖质结构的假设。因此，腐殖质组分与植物-根系细胞的相互作用也可以通过土壤溶液中存在的根系分泌物或微生物释放的有机酸来控制。

腐殖质的化学结构影响其功能。

20 世纪 80 年代，研究发现富里酸和低分子量腐殖酸都表现出类似激素的活性。Albuzio et al 研究评估了五种从氧化煤和有机土壤中提取的有机质，研究表明最小分子尺寸的腐殖质组分对植物吸收硝酸盐的影响最大，并具有最大的类激素活性。此外，腐殖质的化学分析影响了它们作为生物刺激物的选择，因为它对腐殖质产品行业很重要。来自国际腐殖质协会(IHSS)的行业代表和研究人员于 2008 年举行会议，讨论了商业产品腐殖酸和富里酸含量标准。行业代表后来成立了腐殖质产品贸易协会(Humic Products Trade Association, HPTA)，并呼吁急需开发分析方法，以检测含有糖、其他碳水化合物、氨基酸或蛋白质材料的腐殖质产品中的任何掺假物。

腐殖酸对植物的特异性影响

许多腐殖酸和腐殖质已被证明能引起植物的不同形态变化，引起植物生长的变化。在这方面，主要是 2001 年之后发表的文献综述了腐殖酸对植物生长、产量和营养的影响。表 1 列出了文献的综合摘要，列明腐殖酸和富里酸对各种作物和其他植物生长和生理的影响。重要的是，大多数试验是在培养箱或水培条件下进行的。促进根系发育是最常见的腐殖酸对植物生长的初步影响。

有趣的是，PGPR 和腐殖酸的组合比单独的腐殖酸处理罗勒油产量更高，这表明在本综述中讨论的不同类型的生物刺激物的组合可以增加产量。

特定腐殖质的结构特征，包括大数量的含氧官能团(CO_2H_2 、OH 酚和 $\text{C}=\text{O}$)，它们能够与金属离子相互作用，形成腐殖质与金属元素的复合物，从而影响植物营养。腐殖质如何影响植物对离子的吸收，取决于腐殖质的类型和浓度、生长介质的 pH 值和植物种类。腐殖质具有螯合离子和刺激根系生长的能力，这些物质增加了植物对养分的吸收（表 1）。

改善非生物胁迫

研究显示，腐殖酸能刺激作物生长，以提高对盐度胁迫的耐受性（表 1）。

植物生理和代谢

腐殖质通过改善土壤结构和肥力，影响养分吸收和根系结构，对植物生理产生有益影响。腐殖酸的组分与根系直接相互作用。用 ^{14}C 同位素标记的腐殖质研究表明，这些腐殖质组分在腐殖质-根相互作用的最初几小时内(3h)与细胞壁有更多的联系，随后(18h)成为细胞可溶性成分的一部分。大多数腐殖质与植物细胞壁紧密结合，可以被根吸收，其中一些物质可以转移到芽中。这种直接的植物吸收使腐殖质对植物代谢产生直接影响。腐殖质对植物的生理效应取决于施用的腐殖质组分的来源、浓度和分子量。

如上所述，腐殖酸对植物具有类似生长素的作用，这被认为是腐殖质对植物的多种有益作用的主要生物机制。

在腐殖质的有益作用中，H-ATP 酶活性也被称为质子泵活性，已在几项研究中得到了报道。质膜 H-ATPase 的主要功能是通过产生电化学梯度，形成一种驱动力，推动代谢产物和离子在膜上的进出。腐殖酸通过释放类生长素化合物促进玉米幼苗的根系生长，诱导根细胞质膜中的 H-ATP 酶活性，引起原生质体酸化，促进细胞壁松动和根细胞伸长。

另一个关于腐殖质如何影响植物生长和发育的研究领域是活性氧 (ROS) 的作用，包括 $^1\text{O}_2$ 、 O_2^- 、OH 和 H_2O_2 。活性氧可以通过与生长素不同的途径调节植物的生长。活性氧信号参与了许多植物代谢过程，包括植物生长的调控和发育、对生物和非生物胁迫的反应以及细胞凋亡。

富里酸 fulvic acid (黄腐酸)

在腐殖酸这一节讨论过，腐殖质物质被划分为不同的类别，包括腐殖酸、富里酸和胡敏素。本文将腐殖酸和富里酸分为两类描述，是因为目前正在开发或销售的许多实验和商业生物刺激素被专门确定为腐殖酸或富里酸。同样，科学文献中也包含了具体说明是腐殖酸或富里酸以及只提到腐殖质的。在本节中，我们将研究富里酸相关的科学文献，但读者也需参考关于腐殖酸的上一节，其中包括涉及“腐殖质”的研究文献。历史上，腐殖酸被认为是分子量在几千道尔顿之间的较大分子，而富里酸通常只有几百多道尔顿。如上节所述，富里酸被认为是土壤中可溶于碱，也可溶于酸的有机组分。与腐殖酸相比，富里酸具有更大的总酸度、更多的羧基、更高的吸附力以及阳离子交换能力。富里酸能螯合和转运金属离

子，包括 Fe 和 Al。因其分子大小，富里酸可以通过生物或人工膜系统的微孔，而腐殖酸不能。富里酸螯合 Fe 等营养物质并能通过膜移动，因此它可能在 Fe 和其他微量营养素的吸收和运输中发挥与天然螯合剂相似的作用。也有人认为，由于它们的分子量较小，即使在高盐浓度和大梯度 pH 范围内，FAs 也可以留在土壤溶液中，因此，它们具有与植物根系长期相互作用的潜力。

富里酸对植物的特异性影响

据报告，富里酸在促进植物生长方面与腐殖酸类似，它能促进 16 种以上的植物生长（表 1）。其中一半以上的研究是在培养箱或水培条件下进行的，另一半是温室或实地研究。在所有这些研究中，衡量促进植物生长作用最常用的指标是根系生长。

在温室或田间条件下，试验研究了富里酸对产量或果实品质的影响（表 1）。总的来说，在澳大利亚的研究结果与中国的试验不一致，富里酸作为叶片喷雾剂后产量没有增加。

富里酸增强不同植物营养吸收的能力已经被报道。Rauthan 和 Schnitzer（1981）的早期工作记录了富里酸促进在 Hoagland 溶液中的黄瓜植株对 N、P、K、Ca、Mg、Cu、Fe 和 Zn 的吸收。

与关于腐殖酸的文献相比，富里酸在改善环境胁迫中作用的研究较少。然而，土壤中有害元素和干旱引起的植物胁迫已被证明可受富里酸的影响。富里酸是怎样影响植物生理，从而促进植物生长和增强抗逆性？已有相关研究……。

腐殖酸和富里酸的总结

综上所述，有许多证据表明腐殖酸和富里酸可以与土壤养分相互作用，并诱导植物生理反应，促进植物生长，并在某些情况下减少非生物胁迫对植物的影响。大量的研究证明了植物对腐殖质具有特定生理反应，从而证明了使用它们的意义。Berbara 和 Garcia（2014 年）指出，使用腐殖质正在成为农业中的常规措施。越来越多的文献表明，腐殖酸和富里酸可以通过提高产量、改善品质或增强抗逆性，为植物生产带来经济上的好处，这支持了腐殖质成为农业常规产品的潜力。然而，为了实现这一目标，还需要进行更多的实地研究，以了解腐殖质为作物生产系统增加价值的具体方式。

蛋白质水解物和氨基酸

蛋白质相关产品可以刺激植物生长并增强植物对生物胁迫和非生物胁迫的抗性，这些植物刺激效应似乎不同于额外氮源的营养效应。在这些研究中隐含的假设是，植物可以很容易地吸收氨基酸和肽。Watson 证明植物根系可以吸收标记的氨基酸。叶面也可吸收氨基酸。

蛋白质产物可分为两大类：动物或植物来源的蛋白质水解的肽和氨基酸的混合物，以及谷氨酸、谷氨酰胺、脯氨酸和甘氨酸甜菜碱等游离氨基酸。

蛋白质水解物可通过酶法、化学法或热水解各种动植物残留物制备的，包括动物上皮或结缔组织，动物胶原和弹性蛋白，胡萝卜胚芽蛋白，苜蓿残渣，小麦浓缩液，烟草细胞壁糖蛋白，和藻类蛋白。

蛋白质水解产物肽和游离氨基酸含量在 1%-85%(w/w)和 2%-18%(w/w)范围内变化。主要氨基酸包括丙氨酸、精氨酸、甘氨酸、脯氨酸、谷氨酸、谷氨酰胺、缬氨酸和亮氨酸。Siapton 含有较高比例的脯氨酸和甘氨酸，而胡萝卜胚芽水解产物谷氨酰胺和精氨酸中占主导地位。这些水解物中的其他非蛋白成分也可能有助于对植物的刺激作用。

蛋白质水解物和氨基酸对植物的特异性影响

Maini (2006) 总结了早期研究与第一个商业蛋白水解物——来源于动物上皮组织的 Siapton。1969 年在意大利开发用于叶面喷施，并已在欧洲、中东和远东、南美洲和中美洲使用，对许多作物的生长和产量都有积极的影响，但这些研究是在内部报告或非同行审查的期刊上发表的，作者未获得原始文献。

最近文献中的研究表明，蛋白质水解物的对植物产量和养分吸收的影响，结果好坏参半。

植物生理和代谢——蛋白质水解物已被证明能刺激碳和氮的代谢，并增加氮的同化。

诱导植物对生物和非生物胁迫的防御——有证据表明，蛋白质水解物和特定氨基酸包括脯氨酸、甜菜碱及其衍生物和前体可以诱导植物防御反应，并提高植物对各种非生物胁迫的耐受性，包括盐胁迫、干旱、温度和过氧化。

甘氨酸甜菜碱(甘氨酸的 N-甲基取代衍生物)和脯氨酸作为渗透保护剂或渗透压物质，在高盐浓度和非生理温度的变性效应中稳定蛋白质、酶和膜。

其他氨基酸对非生物胁迫的耐受性也有影响。外源应用谷氨酸和/或鸟氨酸，脯氨酸的前体，也可以提高对盐胁迫的耐受性。精氨酸在植物的氮储存和运输中起着重要作用，已被证明在非生物和生物胁迫下积累。

降低重金属对植物的毒性

氨基酸和肽在植物对重金属的耐受中起着重要作用。植物在受到重金属胁迫时积累脯氨酸，一些耐金属植物即使在没有过量金属离子的情况下也表现出较高的基底脯氨酸含量。

蛋白质水解物和氨基酸的结语

新的分析工具的应用，一步一步揭示了蛋白质水解物的组成，以及它们促进植物生长和增强植物对各种非生物胁迫的抗性的作用。对作为水解制剂成分的单个氨基酸的研究进一步支持了这些作用，并证明了其作为信号分子、C 和 N 代谢调节因子和植物防御应激反应诱导剂的作用

蛋白质水解物由动物或植物废料加工获得。将这些废物回收，应用到农作物中，提高植物的生长，增强植物抗性，对环境有利。虽然因为部分水解物来自动物，人们担心安全性。最近的研究表明，通过化学或酶，解制备的动物来源水解物对土壤微生物区系、酵母菌和植物没有毒性或遗传毒性作用，它们可以安全的在常规和有机农业中使用。

海藻提取物

海藻已经使用了数千年，无论是直接使用还是在堆肥后用于土壤改良，以提高土壤肥力和作物生产力。在 20 世纪 50 年代首次开发了一种获得海藻液体提取物的工艺之后，现在各种商业海藻提取物产品在全世界广泛用于农业和园艺。据报道，这些提取物可作为螯合剂，改善植物对矿物养分的吸收利用，改善土壤结构和通气，这可能刺激根系生长。海藻提取物还起到生物刺激素的作用，促进种子萌发和定植，促进植物生长，提高产量，促进成花和提高果实产量，提高对生物和非生物胁迫的抗性，延长采后保质期。

生物刺激效应通常归因于海藻提取物中存在植物生长激素和相关的低分子量化合物。但其他研究表明，更大的分子，包括独特的多糖和多酚，也可能是重要的生物刺激物，它们可作为化感物质，并提高抗应激能力。

大多数商业海藻提取物是由棕色海藻制成的，包括叶鳞藻、褐藻、海带、马尾藻和紫菜。海藻商业提取物制造过程通常是专有的，可能包括使用水、酸或碱作为加热或不加热的萃取剂，或使用低温磨或高压对海藻进行物理破坏。最终产品是作为液体或干燥配方制备的，可与植物肥料和微量营养素混合。

提取物作低浓度时具生物刺激物（稀释 1: 1,000 或更多）活性，这表明所观察到的影响可能不与直接营养功能相关。海藻提取物是一种复杂的成分混合物，可能因海藻来源、收集季节和使用的提取工艺而有所不同。它们含有广泛的有机和矿物成分，包括在陆生植物中不存在的独特和复杂的多糖，如层粘连蛋白、岩藻聚糖和海藻酸盐以及植物激素。酸提取物中 IAA 浓度在 3 至 47 纳克/克之间。五种矿物 Fe、I、K、Mg 和 S 的浓度差异显著。

海藻提取物对植物的特异性影响

研究表明，海藻提取物在叶面喷施能促进各种植物根系发育。已有研究发现海藻提取物中存在植物激素并发挥作用，如生长素和细胞分裂素。海藻提取物的应用也刺激了植物对矿物质养分的吸收。海藻提取物促进土壤微生物生长，也可能间接刺激根系生长。褐藻提取物促进 AMF 的根定植，并促进体外菌丝生长。

海藻提取物对植物代谢有多种影响

纯化的海藻细胞壁多糖和衍生低聚糖可以促进植物生长。从棕色海藻中提取的寡藻酸盐增强了植物的氮同化和基础代谢。

对非生物胁迫的抗性

海藻提取物可用于减轻各种非生物胁迫，包括干旱、盐胁迫和极端温度。在细胞水平上，细胞膜、细胞壁结构、细胞周期和细胞分裂可能发生变化。

海藻提取物在增强植物抗逆性方面的作用模式尚不清楚，但提取物中存在生物活性分子，如甜菜碱和细胞分裂素，可能起作用。海藻提取物还能提高植物应激相关分子的内源浓度，如细胞分裂素、脯氨酸、抗氧化剂和抗氧化酶。

植物激素

海藻提取物中的激素包括细胞分裂素、生长素、脱落酸、赤霉素和水杨酸。细胞因子和类细胞分裂素化合物是海藻提取物中报道最广泛的化合物，其次是生长素和生长素类化合物，这些通常被认为是海藻提取物促进植物生长的原因。

(Wally et al, 2013)通过高效液相色谱-电喷雾串联质谱(UPLC-ESI-MS/MS)测

定了 12 种不同来源海藻提取物中的植物激素浓度，结果分析海藻提取物中存在的植物激素水平不足以在按推荐浓度施用时对植物产生显著影响。然而，人们发现使用海藻提取物处理后植物表型的改变是由于植物内源的细胞分裂素、生长素和脱落酸代谢物的生物合成、数量和比率的调节，而不是因为海藻提取物本身存在的外源植物激素的影响。

海藻提取物的总结

海藻提取物是含有多糖、微量营养素和植物生长激素的复杂混合物；海藻提取物对植物生长具有刺激作用，并能增强植物对非生物和生物胁迫的抗性。它们的作用模式尚未研究清楚。了解这种可再生资源的作用机制，将有助于优化其在农业和园艺可持续管理系统中的使用。

结论

本综述中提出的许多例子表明各种生物刺激素在提高作物产量，保护植物免受干旱和盐胁迫等非生物胁迫方面具有潜力。

从基础研究的角度来看，更多关于腐殖质的研究将有助于阐明特定的腐殖质如何诱导植物生长、养分吸收和抗逆反应

生物刺激素未来研究和开发的一个明显发展方向是将本综述中提出的一些不同类别的生物刺激素结合起来。例如，微生物接种剂与海藻提取物或腐殖质的组合，理论上可以为作物生产提供更多可重复的好处。