

外源褪黑素对干旱胁迫下玉米幼苗根系的缓解效应研究

杨馨仪¹, 周广阔¹, 王芳^{1,2}

(1. 甘肃农业大学农学院, 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学干旱生境作物学国家重点实验室, 兰州 730070)

摘要: 以抗旱玉米自交系郑58和旱敏感自交系E28为材料, 研究干旱胁迫下外源褪黑素对玉米幼苗根系生长及生理生化特性的影响。结果表明, 与干旱胁迫相比, 干旱胁迫下外施75 $\mu\text{mol/L}$ 的褪黑素能显著促进玉米幼苗根系的生长。郑58总根长、根尖数、根体积和根表面积分别显著增加47.22%、12.69%、39.29%和18.9%, E28总根长、根尖数、根体积和根表面积分别显著增加51.06%、54.78%、44.74%和81.44%。外施75 $\mu\text{mol/L}$ 的褪黑素能显著缓解干旱胁迫带来的损伤, 郑58的SOD、POD、CAT、APX酶活性、可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸含量分别增加72.94%、22.43%、110.52%、79.77%、10.94%、13.63%、19.35%, E28分别增加了66.82%、13.25%、81.25%、51.82%、7.25%、34.10%、33.22%, 且两个玉米自交系的膜脂过氧化程度降低, 抗氧化酶基因SOD、POD和CAT的表达量也显著上调, 表明褪黑素可以减少干旱胁迫对玉米带来的损伤, 提高玉米抗旱性。

关键词: 玉米; 干旱胁迫; 外源褪黑素; 缓解效应

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Alleviative Effect of Exogenous Melatonin on the Root System of Maize Seedlings under Drought Stress

YANG Xin-yi¹, ZHOU Guang-kuo¹, WANG Fang^{1,2}

(1. College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070;

2. State Key Laboratory of Arid Habitat Cropology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: This experiment used drought resistant maize inbred line Zheng 58 and drought sensitive inbred line E28 as materials to study the effects of exogenous melatonin on the root growth and physiological and biochemical characteristics of maize seedlings under drought stress. The results showed that compared to drought stress, the application of 75 $\mu\text{mol/L}$ melatonin significantly promoted the growth of maize seedling roots. The total root length, number of root tips, root volume, and root surface area of Zheng 58 significantly increased by 47.22%, 12.69%, 39.29%, and 18.9%, respectively. Similarly, for E28, these parameters increased by 51.06%, 54.78%, 44.74%, and 81.44%, respectively. External application of 75 $\mu\text{mol/L}$ melatonin can significantly alleviate the damage caused by drought stress. The activities of SOD, POD, CAT, APX enzymes, soluble protein, soluble sugar, and proline in Zheng 58 increased by 72.94%, 22.43%, 110.52%, 79.77%, 10.94%, 13.63%, and 19.35%, respectively; and that of E28 increased by 66.82%, 13.25%, 81.25%, 51.82%, 7.25%, 34.10%, and 33.22%, respectively. Moreover, the degree of membrane lipid peroxidation in the two maize inbred lines decreased, and the expression levels of antioxidant enzyme genes SOD, POD and CAT were significantly up-regulated. The results indicated that melatonin can reduce the damage caused by drought stress and enhance the drought resistance of maize.

Key words: Maize; Drought stress; Exogenous melatonin; Mitigation effect

录用日期: 2024-03-02

基金项目: 国家级科研创新平台项目(2024CXPT-01)、甘肃省自然科学基金重点项目(23JRRA1405)、国家自然科学基金地区科学基金项目(32060487)、甘肃省教育厅产业支撑计划项目(2021CYZC-12)、中央引导地方科技发展资金项目(23ZYQA0322)

作者简介: 杨馨仪(1999-), 女, 甘肃天水人, 硕士, 研究方向为作物遗传育种。E-mail: 1224556759@qq.com

王芳为本文通信作者。E-mail: wangfang@gsau.edu.cn

玉米(*Zea mays* L.)是全球第一大粮食和饲料作物,广泛应用于食品生产和工业品深加工。干旱是一种对植物生长发育产生影响的主要非生物因素,且是制约西北地区玉米产量的主要环境因子之一^[1],严重影响了西北地区的玉米产量^[2]。外源植物生长调节剂(Plant growth regulator, PGR)是一种缓解生物和非生物逆境的方法,可直接和间接地调节植物体内的多种生理生化过程,从而增强植物对逆境的抗性^[3]。因此,发掘可能的生长调节物质并阐明其作用机制,对于改良作物的抗逆性至关重要。

褪黑素(Melatonin, MT)又名N-乙酰-5-甲氧基色胺(N-acetyl-5-methoxytryptamine),属吲哚类色胺^[4-5]。研究发现,褪黑素作为一种广谱的生理调节剂,存在于绝大多数生物有机体中。褪黑素可促进根系的伸长、促进侧根和不定根发育^[6]。叶片喷施褪黑素显著改善了高羊茅(*Tall fescue*)苗期根系生长指标,降低叶片相对电导率及MDA含量,提高了幼苗抗旱性^[7]。叶片喷施褪黑素显著提升了干旱胁迫下达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)的抗旱性^[8]。紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)幼苗和植株的抗旱性也在施用褪黑素后得到明显改善^[9-10]。褪黑素浸种显著提高了模拟干旱条件下多年生黑麦草(*ryegrass*)种子的发芽势和发芽率^[11]。外源褪黑素可以缓解干旱胁迫对沙芦草(*Agropyron mongolicum*)种子萌发和幼苗生长的抑制现象^[12]。干旱条件下外源喷施适宜浓度的褪黑素能提高烟草幼苗(*tobacco*)和向日葵的抗性,最终降低氧化损伤^[13-14]。褪黑素改善了干旱胁迫下大豆的生长状况^[15]。关于外源褪黑素对于旱胁迫下玉米幼苗根系缓解机制的研究鲜有报道。本研究以抗旱自交系郑58和旱敏感自交系E28为试验材料,通过对玉米幼苗根系生长状况、抗氧化酶活性、根系形态指标等生理生化变化的研究,采用实时荧光定量PCR研究抗氧化酶基因的表达水平,明晰褪黑素调节玉米幼苗应对干旱胁迫的作用机理,为减轻玉米干旱胁迫提供新的技术途径,为玉米抗逆栽培种植提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料处理

供试玉米品种为抗旱玉米自交系郑58和旱敏感自交系E28,由甘肃农业大学农学院玉米课题组提供。选择外形饱满、无破损的玉米种子用1%次氯酸钠(NaClO)消毒10 min,蒸馏水冲洗4~5次,种植到装有蛭石的塑料花盆(直径15 cm,盆高14 cm),每盆种植10株,于人工气候箱中培养(温度25℃,湿度

60%),生长至3叶1心之前均只浇水,直到长出第4片叶时,选取长势优良且一致的幼苗进行处理。本试验以蒸馏水为对照(CK),共设3个处理,分别为75 μmol/L褪黑素(前期试验筛选的最佳缓解浓度)的蒸馏水溶液(MT)、20% PEG-6000的蒸馏水溶液(PEG)、75 μmol/L褪黑素和20% PEG-6000的蒸馏水溶液(PM)。每个处理3盆,每盆8株。用上述3个处理的溶液浇灌玉米幼苗,每2 d灌根1次,灌入量为100 mL。在根施溶液后的第8天进行各项指标测定分析。每个指标3次重复,结果取平均值。

1.2 测定项目与方法

将清洗好的幼苗根部置于根系扫描仪(GXY-A)中扫描根系图像,通过根系分析软件分析根系形态指标总根长、根尖数、根体积和根表面积。

超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光化还原法^[16],过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法,过氧化氢酶(CAT)活性和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性采用紫外吸收法。过氧化氢(H₂O₂)含量采用分光光度法测定,丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸(TBA)法,可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝G-250染色法测定,可溶性糖含量测定采用蒽酮法,脯氨酸含量采用茚三酮显色法测定,相对电导率采用电导率仪进行测定。

1.3 观察玉米根尖石蜡切片

采用番红-固绿染色法对玉米幼苗根系最顶端的组织解剖特征观察。

1.4 抗氧化酶基因表达分析

1.4.1 荧光定量特异性引物设计

以玉米Actin基因作为内参基因,采用实时定量PCR技术,测定3种抗氧化酶基因SOD、POD、CAT的表达水平。引物由上海生工有限公司合成,目的基因引物和内参基因序列见表1。

1.4.2 总RNA提取和反转录

总RNA提取:按照TransZol Up植物RNA提取试剂盒(全式金)说明书提取第8天收集的玉米幼苗根系的总RNA,使用BioBnMATER5超微量紫外分光光度计测定其浓度和纯度,通过1%琼脂糖凝胶电泳检测总RNA质量。

反转录按照Evo M-MLV反转录试剂预混液(艾科瑞,AG)说明书进行反转录。根据第一阶段37℃退火15 min、第二阶段85℃延伸5 s,4℃保存的反应条件进行反转录,得到单链cDNA并在-20℃保存备用。

1.4.3 荧光定量PCR

荧光定量测定按照SYBR Green Pro Taq HS预

混型 qPCR 试剂盒(艾科瑞, AG)说明书进行。采用 Step One Plus 实时 PCR 系统(Applied bio-systems, CA, 美国)进行荧光定量 PCR 仪扩增。

1.5 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2007 进行数据统计, 采用 SPSS26.0 进行数据分析, 采用 Origin 2021 作图。

表 1 抗氧化酶基因和内参基因的引物序列
Table 1 Primer sequences of antioxidant enzyme gene and internal reference gene

基因名称 Gene name	上游引物序列 Forward primer sequence	下游引物序列 Reverse primer sequence
<i>SOD</i>	5'-TCACCCAAGAGGGAGATG-3'	5'-TTGCTCGCAGGATTGTAG-3'
<i>POD</i>	5'-CCACGTACACCTACCTCC-3'	5'-GCTTTAAGCCCAATTCCT-3'
<i>CAT</i>	5'-CCGAATCCAAAGACCAAT-3'	5'-ATGCCAACATCGTCAAAGAG-3'
<i>Actin</i>	5'-TGAAACCTTCGAATGCCCAG-3'	5'-GATTGGAACCGTGTGGCTCA-3'

2 结果与分析

2.1 外源褪黑素对干旱胁迫下玉米幼苗根系形态指标的影响

由表 2 可以看出, 干旱胁迫使两个玉米自交系郑 58 和 E28 根系均受到了不同程度的损伤, PEG 处理与对照相比, 总根长分别减少 54.67% 和 38.45% ($P<0.05$), 根尖数分别减少 33% 和 48.35% ($P<0.05$), 根体积分别减少 39.13% 和 50.65% ($P<0.05$), 根表面

积分别减少 26.7% 和 46.35% ($P<0.05$)。外源褪黑素能够有效缓解干旱胁迫对玉米幼苗根系的影响, 与 PEG 处理相比, MT 处理郑 58 总根长、根尖数、根体积和根表面积分别显著增加 47.22%、12.69%、39.29% 和 18.9%; E28 总根长、根尖数、根体积和根表面积分别显著增加 51.06%、54.78%、44.74% 和 81.44%。结果表明, 外施褪黑素能够减轻玉米幼苗根部的干旱胁迫伤害, 且对于旱敏感自交系 E28 的缓解效果更加显著。

表 2 不同处理对两个玉米自交系幼苗根系形态指标的影响
Table 2 Effects of different treatments on root morphological indexes of two maize inbred lines

材 料 Material	处 理 Treatment	总根长(cm/株) Total root length	根尖数(个/株) Root tips	根体积(cm³/株) Root volume	根表面积(cm²/株) Root surface area
郑 58	CK	293.25±43.64 a	564.67±59.34 a	0.46±0.01 ab	39.62±0.61 a
	PEG	132.92±36.62 c	378.33±56.96 b	0.28±0.07 c	29.04±3.88 b
	MT	301.14±3.60 a	539.00±56.03 a	0.49±0.03 a	40.59±1.25 a
	PM	195.69±27.87 b	426.33±48.81 b	0.39±0.04 b	34.53±8.13 ab
E28	CK	515.78±54.41 b	999.00±70.87 a	0.77±0.08 a	51.41±2.89 b
	PEG	317.44±81.72 c	516.00±72.02 c	0.38±0.16 b	27.58±3.99 c
	MT	666.22±46.63 a	1049.33±65.96 a	0.76±0.05 a	60.09±5.33 a
	PM	479.51±40.84 b	798.67±58.53 b	0.55±0.09 b	50.04±4.37 b

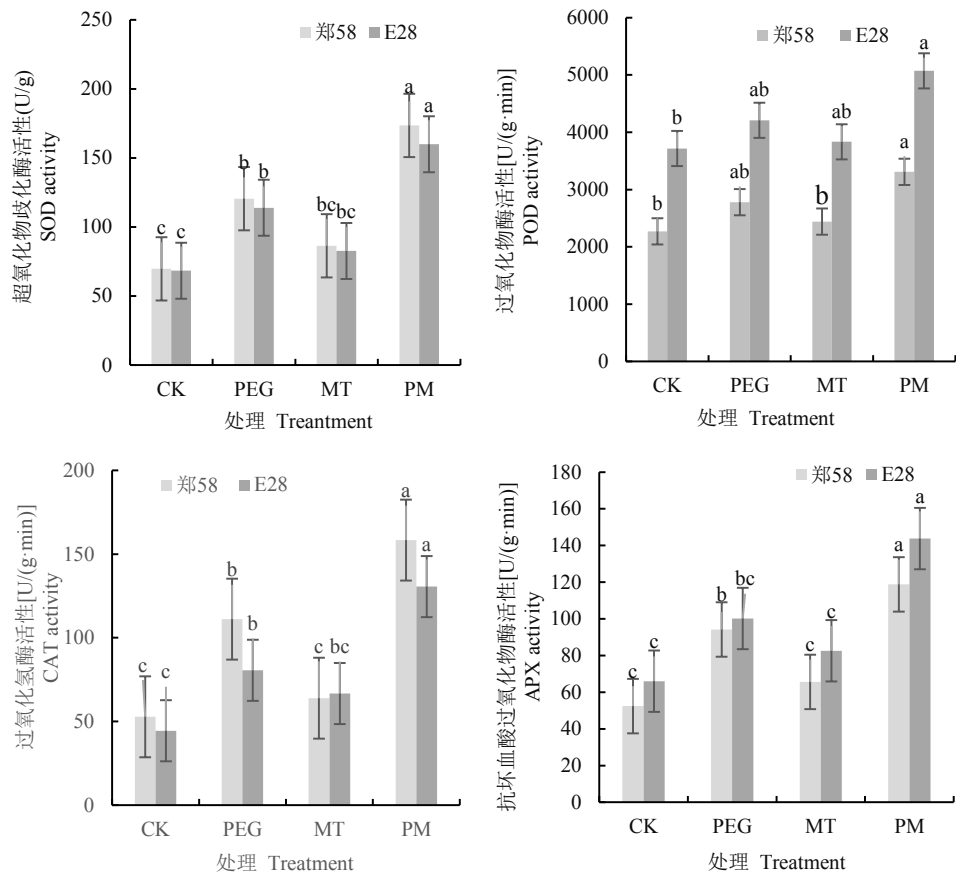
注: 数据用平均数±标准误表示。不同字母表示同一品种不同处理间差异显著($P<0.05$)。下表同。
Note: The data are expressed by mean±standard error, different letters have significant differences($P<0.05$). The same below.

2.2 外源褪黑素对干旱胁迫下玉米根系抗氧化酶活性的影响

由图 1 和表 3 可知, 与 CK 相比, 褪黑素处理使郑 58 和 E28 的抗氧化酶活性均升高, 均未达到显著水平。干旱胁迫下, PEG 处理与对照相比, 郑 58 的 SOD、POD、CAT 和 APX 酶活性均显著升高 72.94%、22.43%、110.52% 和 79.77%; E28 的 SOD、POD、CAT 和 APX 酶活性分别升高 66.82%、13.25%、81.25% 和 51.82%, 其中, POD、APX 未达显著差异水平。表

明玉米在逆境胁迫下, 通过提高自身的抗氧化酶活性来缓解逆境胁迫带来的损伤, 且 SOD 酶活性受品种和处理间交互作用的显著影响($P<0.05$)。干旱胁迫下施加外源褪黑素可进一步提升抗氧化酶的活性, 与干旱胁迫相比, MT 处理郑 58 的 SOD、POD、CAT 和 APX 酶活性分别增加 44%、19.05%、42.50% 和 26.11%; E28 的 SOD、POD、CAT 和 APX 酶活性分别增加 40.33%、20.5%、62.07% 和 43.51%, 其中, POD 未达到显著差异水平。总体来看旱敏感自交

系 E28 上升幅度更大,表明外施褪黑素缓解 E28 品种和干旱胁迫效果更显著,且 SOD 和 CAT 活性受品种和处理交互作用的显著影响($P<0.05$)。



注:图中小写字母表示 $\alpha=0.05$ 水平上差异显著。下表同。
Note: The lowercase letters in the picture show significant differences in the level of $\alpha=0.05$. The same below.

图1 不同处理下两个玉米品种根系抗氧化酶活性的变化
Fig.1 Changes of antioxidant enzymes in maize seedlings under different treatments

表3 两个玉米品种不同处理间的抗氧化酶的交互作用影响

Table 3 Interaction effects of antioxidant enzymes between different treatments of two maize varieties

品 种 Variety	处 理 Treatment	显著性(P值) Significance(P value)			
		SOD	POD	CAT	APX
郑58	CK×PEG	0.008 1**	0.120	0.002 3**	0.041 0*
	PEG×PM	0.047 0*	0.160	0.028 0*	0.220 0
	PM×MT	0.002 2**	0.130	0.005 1**	0.037 0*
E28	CK×PEG	0.035 0*	0.200	0.210 0	0.170 0
	PEG×PM	0.041 0*	0.180	0.045 0*	0.041 0*
	PM×MT	0.009 2**	0.036*	0.004 4**	0.008 8**

注:“**、*”分别表示在0.01、0.05水平下差异显著。下表同。
Note: ** and * represent significant differences at probability levels of 0.01 and 0.05, respectively. The same below.

2.3 外源褪黑素对于旱胁迫下玉米根系细胞质膜透性的影响

由图2可知,干旱胁迫使得玉米根系中MDA含量显著升高,与对照相比,PEG处理郑58和E28分

别显著增加97.76%和45.49%,表明干旱胁迫下促进了活性氧的积累,破坏了植物细胞结构。褪黑素处理后两个品种的MDA含量均下降,未达到显著差异水平。干旱胁迫下施加外源褪黑素可以进一步减

少MDA含量的积累,与干旱胁迫相比,PM处理郑58和E28分别下降101.95%和6.85%,E28未达到显著水平。

干旱胁迫使得玉米根系中H₂O₂含量显著上升,与对照相比,PEG处理郑58和E28分别显著增加121.76%和139.41%。褪黑素处理后两个品种的H₂O₂含量均下降,未达到显著差异水平。干旱胁迫下施加外源褪黑素可进一步降低H₂O₂含量,与干旱胁迫相比,郑58和E28分别显著下降49.30%和70.77%。

干旱胁迫使玉米根系的质膜透性增加,与对照相比,PEG处理郑58和E28的相对电导率分别增加13.83%和58.89%。褪黑素处理后相对电导率有所下降,未达显著水平。干旱胁迫下施加外源褪黑素可使玉米根系的质膜透性降低,与干旱胁迫相比,PM处理郑58和E28分别显著降低44.02%和152.44%。总体来看,早敏感自交系E28的下降幅度更大,表明外施褪黑素对E28品种的干旱胁迫有更明显的缓解作用。

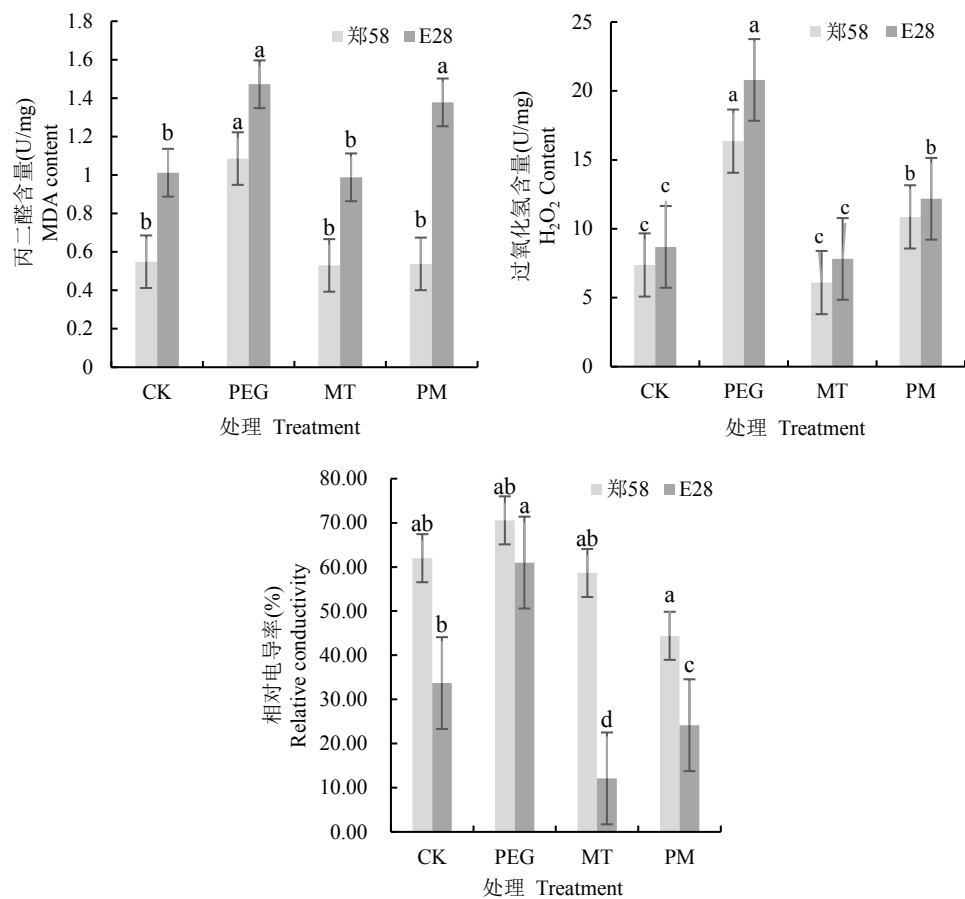


图2 不同处理下两个玉米品种根系MDA含量、H₂O₂含量和质膜透性的变化
Fig.2 Changes in root MDA content, H₂O₂ content, and plasma membrane permeability of two maize cultivars under different treatments

表4 两个玉米品种不同处理间的质膜透性的交互作用影响				
Table 4 Interaction effects of plasma membrane permeability between different treatments of two maize varieties				
品 种	处 理	丙二醛	过氧化氢	相对电导率
Variety	Treatment	MDA	H ₂ O ₂	Relative conductivity
郑58	CK×PEG	0.002 3**	0.008 2**	0.004 9**
	PEG×PM	0.001 2**	0.004 7**	0.001 4**
	PM×MT	0.140 0	0.007 2**	0.350 0
E28	CK×PEG	0.009 8**	0.009 0**	0.007 3**
	PEG×PM	0.260 0	0.006 8**	0.410 0
	PM×MT	0.025 0*	0.005 5**	0.009 1**

由表4可知,质膜透性(MDA、H₂O₂、相对电导率)均受品种(抗旱玉米自交系郑58、早敏感玉米自交系E28)和处理间(CK×PEG)交互作用的显著影响($P<0.05$)。

2.4 外源褪黑素对于旱胁迫下玉米根系渗透调节物质含量的影响

由图3可知,干旱胁迫使得两个玉米自交系根系的可溶性蛋白含量显著增加,与CK相比,PEG处理郑58和E28分别上升29.28%和31.28%。干旱胁迫

下施加褪黑素可进一步增加可溶性蛋白含量,与干旱处理相比,PM处理郑58和E28分别增加10.94%和7.25%,郑58未达显著水平。

在干旱条件下两个玉米自交系根系的可溶性糖含量显著上升,与对照相比,PEG处理郑58和E28分别增加34.58%和43.09%。外施褪黑素降低了可溶性糖的含量,未达显著水平。干旱胁迫下施加褪黑素可显著增加可溶性糖的含量,与干旱处理相比,PM处理郑58和E28增加13.63%和34.10%。

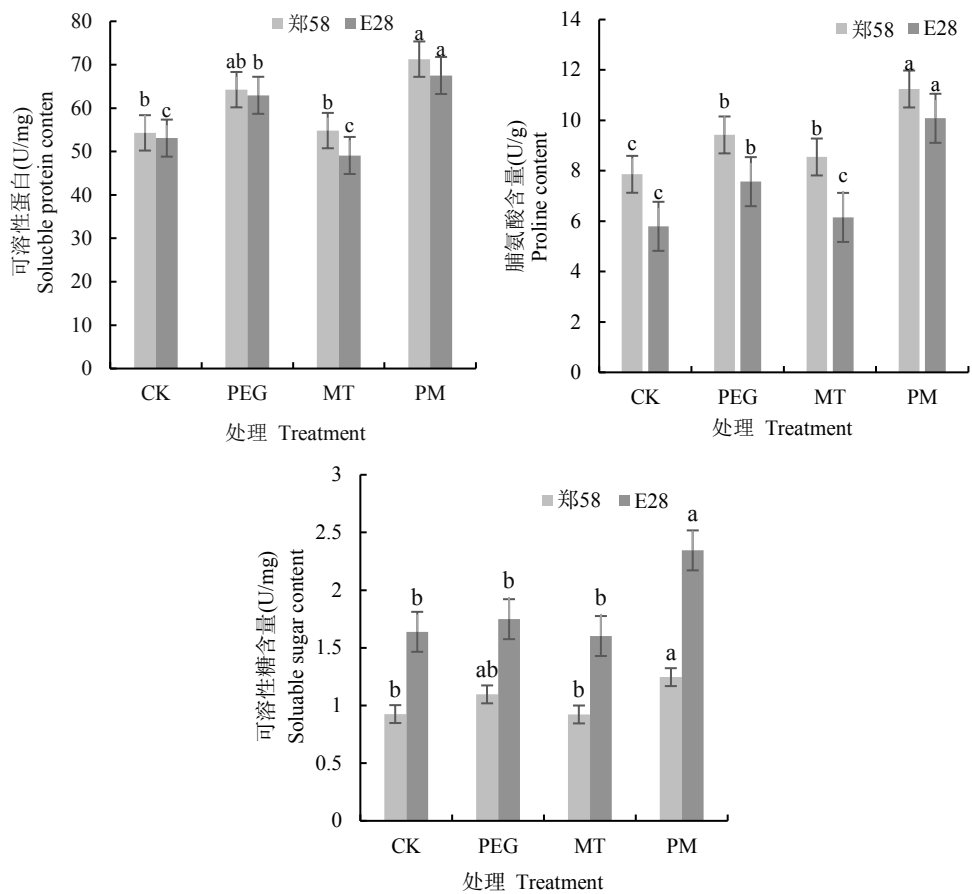


图3 不同处理下两个玉米品种根系可溶性蛋白、可溶性糖和脯氨酸含量的变化

Fig.3 Changes in soluble protein, soluble sugar, and proline contents in the roots of two maize varieties under different treatments

表5 两个玉米品种不同处理间的渗透调节物质的交互作用影响

品 种 Variety	处 理 Treatment	显著性(P值) Significance(P value)		
		可溶性糖 Soluble sugar	可溶性蛋白 Soluble protein	脯氨酸 Proline
郑58	CK×PEG	0.330 0	0.001 7**	0.001 5**
	PEG×PM	0.120 0	0.190 0	0.005 3**
	PM×MT	0.270 0**	0.007 8**	0.006 0**
E28	CK×PEG	0.440 0	0.046 0*	0.001 4**
	PEG×PM	0.510 0	0.025 0*	0.007 3**
	PM×MT	0.002 5**	0.007 0**	0.001 8**

在干旱条件下,两个玉米自交系根系的游离脯氨酸含量显著上升,与对照相比,PEG处理郑58和E28分别增加43.09%和73.97%。外施褪黑素降低了可溶性糖的含量,未达显著水平。干旱胁迫下施加褪黑素可显著增加可溶性糖含量,与干旱处理相比,PM处理郑58和E28分别上升19.35%和33.22%,且早敏感自交系E28下降幅度更大,表明外施褪黑素缓解E28品种的干旱胁迫效果更显著。

由表5可知,渗透调节物质(可溶性糖、游离脯氨酸)受品种(抗旱玉米自交系郑58、早敏感玉米自交系E28)和处理间(CK×PEG)交互作用的显著影响($P<0.05$)。

2.5 外源褪黑素对玉米根系抗氧化酶基因表达量的影响

由图4可知,褪黑素处理后郑58和E28的抗氧化酶基因*SOD*、*POD*、*CAT*的表达量均上调,未达显著水平。干旱胁迫使得抗氧化酶基因表达量显著上调,与CK相比,PEG处理郑58的抗氧化酶基因*SOD*、*POD*、*CAT*的表达量分别增加119.21%、78.41%、143.63%;E28的抗氧化酶基因*SOD*、*POD*、*CAT*的表达量分别增加141.22%、112.31%、110.47%。外施褪黑素可显著缓解干旱胁迫带来的损伤,表现为两个自交系品种的抗氧化酶基因*SOD*、*POD*、*CAT*的表达量均进一步上调,其中,PM处理郑58分别增加20.33%、9.88%、43.79%;E28分别增加39.13%、21.14%、27.27%,且早敏感自交系E28的基因表达量上调幅度更大,表明褪黑素对E28在干旱胁迫下的缓解效果更加显著。

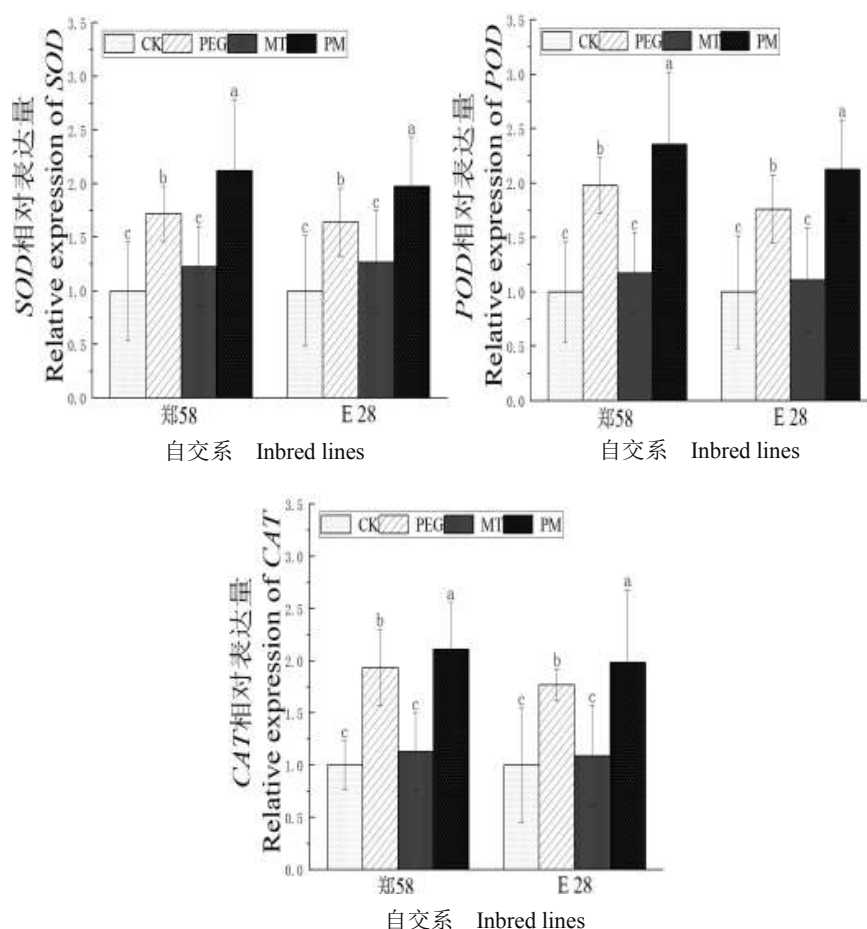


图4 不同处理对两个玉米自交系根系抗氧化酶基因表达量的影响

Fig.4 Effect of different treatments on the expression of antioxidant enzyme genes in the roots of two maize inbred lines

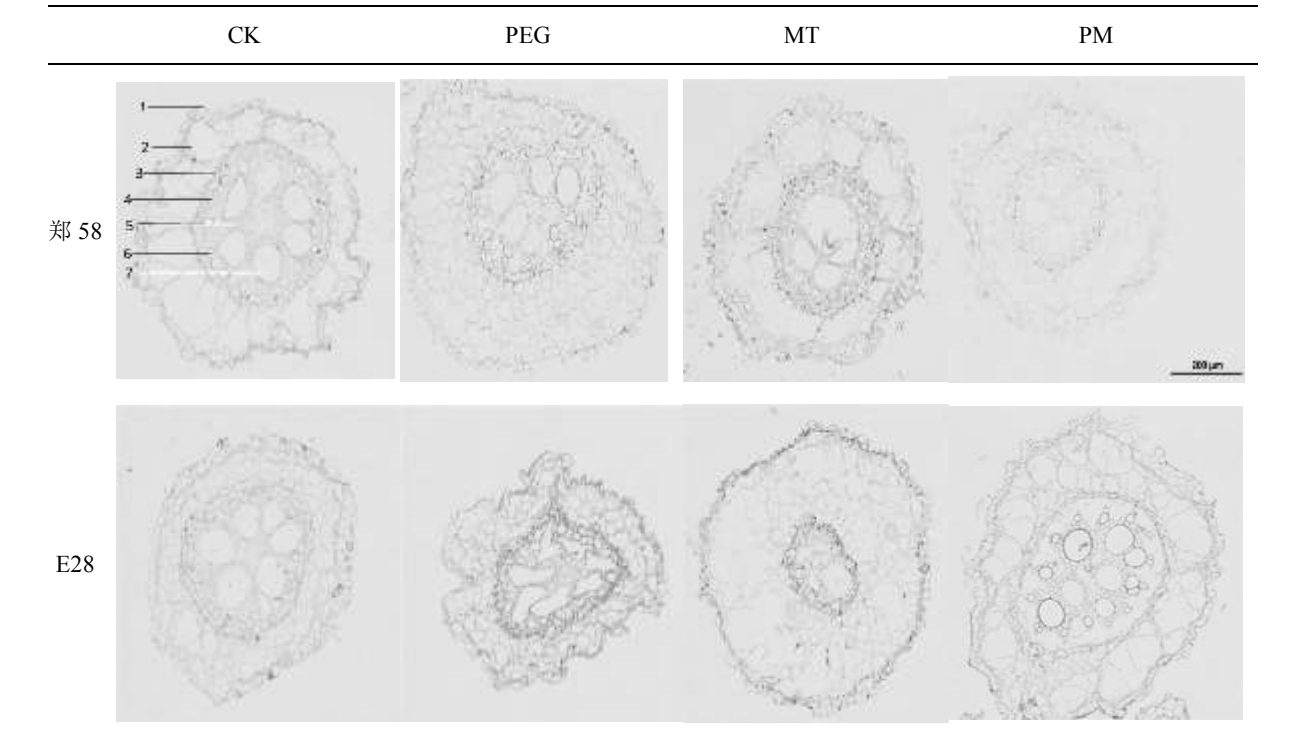
2.6 外源褪黑素对干旱胁迫下玉米根尖显微结构的影响

由图5可知,在正常条件下,抗旱自交系郑58和早敏感自交系E28的根尖显微结构表现为木质部导管呈圆形且导管数量较多,皮层薄壁细胞和内皮层

细胞排列整齐,没有细胞间隙。干旱胁迫下两个玉米自交系的显微结构表现为木质部导管从圆形变成不规则的形状,中部导管数量均减少,表皮和内皮层不同程度的增厚,且E28变化幅度大于郑58,细胞数量减少、排列散乱,表明E28受损程度大于郑58。干旱

胁迫下外施褪黑素后,抗旱自交系郑58木质部导管排列整齐,没有细胞间隙;早敏感自交系E28木质部导管数量、皮层薄皮细胞数量增加,表明干旱胁迫下两个自交系玉米的根系均受损,早敏感自交系E28

受损程度大于郑58。干旱胁迫下外施褪黑素后根部组织结构得到明显缓解,且对早敏感自交系E28的缓解效果更明显。



注:1表示表皮细胞;2表示皮层薄壁细胞;3表示内皮层;4表示中柱鞘;5表示韧皮部;6表示木质部;7表示中部导管。
Note: 1, Epidermal cells; 2, Cortical parenchyma cells; 3, Endothelial layer; 4, Middle column sheath; 5, Phloem; 6, The xylem; 7, Middle conduit.

图5 不同处理下两个玉米自交系根尖显微结构

Fig.5 Microstructure of root tips of two maize inbred lines under different treatments

3 结论与讨论

本研究表明,干旱胁迫严重影响了玉米植株的生长,且抗旱品种与早敏感品种对干旱胁迫的响应机制不同。添加75 μmol/L褪黑素对干旱胁迫下的玉米植株起到了明显的保护作用,提高了抗氧化酶的活性和基因表达量,减少了活性氧的积累,渗透物质含量增加,根部组织结构得到明显改善,提高玉米抗逆性。植物生长过程中,不可避免地会遇到许多逆境如干旱、盐碱、高温、冷害等。干旱限制了我国半干旱地区的农业发展,直接制约着植物的生长发育和产量^[17]。植物根系能直接感知土壤水分的变化,进而调控植物的生长,向叶片运输营养物质^[18],同时也是植物最主要的水分吸收器官。因此,根系的形态结构及形态参数能有效反映其生长发育水平,并能评价其对外部生长环境的适应性。因此,研究干旱胁迫对植物生长及生理作用的影响,提高植物的抗旱能力,对我国半干旱地区作物的产量具有

重要意义。

3.1 根系形态

干旱胁迫下植物的形态和生理生化都会发生改变,生物量的积累和植株形态的改变是植物对干旱胁迫反应的最直接体现^[19],且干旱条件下不同抗旱品种对干旱胁迫的适应性表现出不同的表型特征。本试验表明,与CK相比,早敏感玉米自交系E28比抗旱玉米自交系郑58的根系形态指标下降幅度大,表明干旱胁迫下,敏感品种根体积、根尖数、根表面积明显缩小。其原因在于为了响应干旱胁迫,其对光合产物和能量的分配优先地上部分^[20]。外施褪黑素后可有效缓解干旱胁迫对玉米幼苗根系的影响,明显降低了干旱胁迫对抗旱自交系郑58和早敏感自交系E28根系生长的抑制作用,减轻了干旱胁迫带来的损伤。叶君等^[21]研究发现,干旱胁迫下根施外源褪黑素显著增加了小麦(*Triticum aestivum*)根冠比。本试验玉米幼苗生长指标变化可能是由于褪黑素与生长素有相同的前体物质及部分相似的生理

功能,通过诱导生长素的合成来促进玉米幼苗的生理代谢活动^[22],进而减轻干旱胁迫所造成的毒害,促进玉米幼苗及其根系的正常生长发育。因此,干旱胁迫下施加 75 $\mu\text{mol/L}$ 的褪黑素对玉米幼苗根系的生长有显著的保护作用。

3.2 抗氧化和渗透调节

抗氧化酶通过抑制或清除自由基来保护细胞免受伤害。干旱胁迫下不同抗旱品种的抗氧化酶活性变化不同。本研究中,与 CK 相比,干旱胁迫下两个玉米自交系的抗氧化酶活性均显著上升,且抗旱玉米自交系郑 58 涨幅大于旱敏感自交系 E28,表明抗旱玉米可通过清除部分 ROS 和保持细胞膨压来减轻干旱对玉米的损害。与干旱胁迫相比,干旱胁迫下外施褪黑素后,抗旱自交系玉米郑 58 和旱敏感自交系玉米 E28 的抗氧化酶活性进一步增加,表明施加褪黑素能有效增加抗氧化酶活性,从而提高玉米的抗旱能力^[23]。通过进一步对抗氧化酶基因 *SOD*、*POD*、*CAT* 进行 RT-PCR 验证,结果表明,外源褪黑素能上调抗氧化酶基因的表达量,从而减轻干旱胁迫带来的损伤^[24]。褪黑素处理后上调了干旱胁迫下菊苣(*Cichorium intybus*)中 *CAT*、*SOD* 和 *POD* 酶的基因表达,揭示了褪黑素调节酶活性的分子机制,可通过维持 ROS 的代谢平衡,减少 ROS 对细胞膜系统的损伤,同时还可通过提高自身抗氧化酶活性来清除过多的 ROS^[25],增加植物对逆境的抵抗能力。

干旱胁迫下植物会产生较多活性氧自由基,损害原生质膜并影响正常的生理生化代谢^[26]。其中,MDA 被用来判断膜脂过氧化损伤的严重程度及对干旱的响应^[27]。此外,干旱胁迫还会引起细胞的渗透势上升,从而限制了植物对土壤中吸收水分和营养物质,导致植物组织出现缺水、叶片变黄的现象。可溶性蛋白、可溶性糖和游离脯氨酸作为植物体内重要的渗透调节物质,可通过增加其含量来缓解干旱胁迫所带来的不可逆损伤,从而增加植物的抗旱能力^[28]。本试验表明,与 CK 相比,干旱胁迫下两个玉米自交系的渗透调节物质含量均上升,抗旱玉米自交系郑 58 的可溶性蛋白含量无显著差异,表现出相对稳定的水势;旱敏感自交系 E28 在干旱胁迫下,其蛋白无法被正常降解,只能附着在细胞表面,并在 mRNA 水平上高表达,导致抗逆蛋白的大量合成,致使这种差别的一个重要因素是两个自交系的应答方式不同。由于脯氨酸具有较强的水合作用,对其他细胞器没有损伤,因此,大量增加可防止高浓度的无机离子进入细胞内引起的离子毒性和代谢失调,进而达到高效的渗透调控,维护细胞的正常功

能。与干旱胁迫相比,干旱胁迫下外施褪黑素后,两个玉米自交系的渗透调节物质含量进一步增加,MDA、 H_2O_2 含量减少。说明在逆境胁迫下,外源褪黑素能维持植物细胞膜结构的稳定,降低膜脂过氧化程度,保护植物细胞膜免遭损伤。

3.3 根尖显微结构

根系组织是植物从外部吸收水分的重要器官,根系自身的结构特点与植株的抗旱能力有着密切的联系^[29]。表皮细胞是皮层最外一层或多层排列较紧密的细胞,细胞体积相对较小^[30]。内皮层(endodermis)是皮层组织最内层,常由一层细胞组成,排列整齐紧密,无胞间隙。研究表明,干旱胁迫下抗旱自交系郑 58 和旱敏感自交系 E28 的内外皮层均不同程度的增厚,且 E28 增幅大于郑 58,表明干旱胁迫下旱敏感自交系 E28 受损更加严重。Krishnamurthy^[31]等利用荧光显微镜研究盐胁迫条件下水稻根系时发现,其外皮层细胞壁明显加厚并有大量木栓积累,减少根系对有害离子的吸收与运输^[32],植物可通过加强内皮层细胞栓质化以适应盐胁迫。朱桂才^[33]等研究发现,李氏禾(*Leersia hexandra*)根、茎在淹水胁迫下会形成发达气腔,组织细胞疏松,排列不规则,其根内导管数量少,管腔变小。干旱胁迫下外施褪黑素后,抗旱自交系郑 58 木质部导管排列整齐,细胞无间隙;旱敏感自交系 E28 木质部导管、表皮细胞数目明显增加,表明褪黑素可缓解干旱胁迫对玉米带来的损伤,且对旱敏感自交系 E28 的缓解效果更明显。

参考文献:

- [1] 于小兵,卢逸群,吉中会,等.近 45 a 来我国农业气象灾害变化特征及其对粮食产量的影响[J].长江流域资源与环境,2017,26(10):1700-1710.
YU X B, LU Y Q, JI Z H, et al. Characteristics of changes in agricultural meteorological disasters in China in the past 45 years and their impact on grain yield[J]. Resources and Environment of the Yangtze River Basin, 2017, 26 (10): 1700-1710. (in Chinese)
- [2] 姚小英,吴丽,田广旭,等.甘肃旱作区玉米近 40 年干旱影响评估[J].干旱资源与环境,2015,29(5):192-196.
YAO X Y, WU L, TIAN G X, et al. Drought impact assessment of maize in the dry farming area of Gansu province in the last 40 years [J]. Drought Resources and Environment, 2015, 29(5): 192-196. (in Chinese)
- [3] 尉欣荣,张智伟,周雨,等.褪黑素对低温和干旱胁迫下多年生黑麦草幼苗生长和抗氧化系统的调节作用[J].草地学报,2020,28(5):1337-1345.
WEI X R, ZHANG Z W, ZHOU Y, et al. The regulatory effect of melatonin on the growth and antioxidant system of perennial ryegrass seedlings under low temperature and drought stress[J]. Journal of Grassland Science, 2020, 28 (5): 1337-1345. (in Chinese)

- [4] 赵 瑛. 松果体及褪黑素[M]. 上海:上海科学技术文献出版社, 2004.
- [5] AFREEN F, ZOBAYED S M A, KOZAI T. Melatonin in *Glycyrrhiza uralensis*: response of plant roots to spectral quality of light and UV-B radiation[J]. Journal of Pineal Research, 2006, 41(2): 108-115.
- [6] 彭喜平. 褪黑素的生物学功能研究进展[J]. 青海大学学报(自然科学版), 2004(2): 69-72.
- [6] PENG X P. Research progress on the biological function of melatonin [J]. Journal of Qinghai University(Natural Science Edition), 2004(2): 69-72. (in Chinese)
- [7] 刘文婷. 3种外源植物激素对苇状羊茅苗期耐旱性的影响[D]. 兰州:兰州大学, 2021.
- [8] 佟莉蓉, 倪顺刚, 任星远, 等. 褪黑素对于旱胁迫下达乌里胡枝子幼苗生长及叶片水分生理的影响[J]. 草地学报, 2021, 29(8): 1682-1688.
- [8] TONG L R, NI S G, REN X Y, et al. The effect of melatonin on the growth and leaf water physiology of Wuli Lespedeza seedlings under drought stress[J]. Journal of Grassland Science, 2021, 29(8): 1682-1688. (in Chinese)
- [9] 曹新龙. 干旱胁迫下紫花苜蓿对外源褪黑素的生理响应[D]. 杨陵:西北农林科技大学, 2020.
- [10] ANTONIOU C, CHATZIMICHAIL G, XENOFONTOS R, et al. Melatonin systemically ameliorates drought stress-induced damage in *Medicago sativa* plants by modulating nitro-oxidative homeostasis and proline metabolism[J]. Journal of Pineal Research, 2017, 62(4): 17-29.
- [11] 李本峰, 杜红梅. 褪黑素浸种对多年生黑麦草种子发芽和幼苗生长的初步研究[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2018, 36(4): 30-34, 40.
- [11] LI B F, DU H M. A preliminary study on the effects of melatonin soaking on seed germination and seedling growth of perennial ryegrass[J]. Journal of Shanghai Jiaotong University(Agricultural Science Edition), 2018, 36(4): 30-34, 40. (in Chinese)
- [12] 王 晶. 外源褪黑素缓解沙芦草干旱胁迫的生理及分子机制研究[D]. 银川:宁夏大学, 2023.
- [13] 刘 领, 李 冬, 马宜林, 等. 外源褪黑素对于旱胁迫下烤烟幼苗生长的缓解效应与生理机制研究[J]. 草业学报, 2019, 28(8): 95-105.
- [13] LIU L, LI D, MA Y L, et al. Study on the alleviative effect and physiological mechanism of exogenous melatonin on the growth of flue-cured tobacco seedlings under drought stress[J]. Journal of Grassland Industry, 2019, 28(8): 95-105. (in Chinese)
- [14] 杨新元. 外源褪黑素对于旱胁迫下向日葵幼苗生长、光合及抗氧化系统的影响[J]. 华北农学报, 2019, 34(4): 113-121.
- [14] YANG X Y. Effects of exogenous melatonin on the growth, photosynthesis, and antioxidant system of sunflower seedlings under drought stress[J]. North China Journal of Agriculture, 2019, 34(4): 113-121. (in Chinese)
- [15] 曹 亮, 王明瑶, 邹京南, 等. 外源褪黑素对于旱胁迫下大豆鼓粒期生长特性的影响[J]. 大豆科学, 2019, 38(5): 747-753.
- [15] CAO L, WANG M Y, ZOU J N, et al. The effect of exogenous melatonin on the growth characteristics of soybean during the bulging stage under drought stress[J]. Soybean Science, 2019, 38(5): 747-753. (in Chinese)
- [16] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 2000.
- [17] 陈 斌, 王亚男, 马丹炜, 等. 土荆芥化感胁迫对玉米幼根抗氧化酶活性和基因表达的影响[J]. 生态环境学报, 2015, 24(10): 1640-1646.
- [17] CHEN B, WANG Y N, MA D W, et al. The effect of allelopathic stress on antioxidant enzyme activity and gene expression in maize young roots under soil mustard[J]. Journal of Ecology and Environment, 2015, 24(10): 1640-1646. (in Chinese)
- [18] OSAKABE Y, OSAKABE K, SHINOZAKI K, et al. Response of plants to water stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 86-93.
- [19] LI L J, GU W R, LI J, et al. Exogenously applied spermidine alleviates photosynthetic inhibition under drought stress in maize(*Zea mays* L.) seedlings associated with changes in endogenous polyamines and phytohormones[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 129: 35-55.
- [20] 杨 娟, 姜阳明, 周 芳, 等. PEG模拟干旱胁迫对不同抗旱性玉米品种苗期形态与生理特性的影响[J]. 作物杂志, 2021(1): 82-89.
- [20] YANG J, JIANG Y M, ZHOU F, et al. Effects of PEG simulation of drought stress on the morphology and physiological characteristics of different drought resistant maize varieties during the seedling stage[J]. Journal of Crops, 2021(1): 82-89. (in Chinese)
- [21] 叶 君, 邓 平, 王仕稳, 等. 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗生长、光合和抗氧化特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2015, 35(9): 1275-1283.
- [21] YE J, DENG P, WANG S W, et al. The effect of melatonin on the growth, photosynthesis, and antioxidant properties of wheat seedlings under drought stress[J]. Journal of Wheat Crops, 2015, 35(9): 1275-1283. (in Chinese)
- [22] 郭艳阳. 外源褪黑素对于旱胁迫下玉米光合及生理特性的影响[D]. 杨陵:西北农林科技大学, 2020.
- [23] 张俊康, 马 丽, 吴妹青, 等. 外源褪黑素对软枣猕猴桃低温伤害的缓解效应[J]. 植物生理学报, 2020, 56(5): 1081-1087.
- [23] ZHANG J K, MA L, WU S Q, et al. The alleviative effect of exogenous melatonin on low-temperature injury in kiwifruit[J]. Journal of Plant Physiology, 2020, 56(5): 1081-1087. (in Chinese)
- [24] LIU N, JIN Z Y, WANG S S, et al. Sodic alkaline stress mitigation with exogenous melatonin involves reactive oxygen metabolism and ion homeostasis in tomato[J]. Scientia Horticulturae, 2015, 181: 18-25.
- [25] SHARMA A, WANG J, XU D, et al. Melatonin regulates the functional components of photosynthesis, antioxidant system, gene expression, and metabolic pathways to induce drought resistance in grafted *Carya cathayensis* plants[J]. Science of the Total Environment, 2020, 713: 136675.
- [26] 贺嘉豪, 陈建中, 徐坚强, 等. 外源褪黑素对烟草幼苗抗旱性生理机制的影响[J]. 中国农业科技导报, 2020, 22(2): 50-57.
- [26] HE J H, CHEN J Z, XU J Q, et al. The effect of exogenous melatonin on the physiological mechanism of drought resistance in tobacco seedlings[J]. Chinese Journal of Agricultural Science and Technology, 2020, 22(2): 50-57. (in Chinese)

- erate soil drying irrigation on root traits, grain yield and soil properties in rice[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2022, 36(3): 269–277. (in Chinese)
- [30] BENJAMIN J G, NIELSEN D C. Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea[J]. Field Crops Research, 2005, 97(2): 248–253.
- [31] SONGSRI P, JOGLOY S, VORASOOT N, et al. Root distribution of drought-resistant peanut genotypes in response to drought[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2008, 194(2): 92–103.
- [32] 董娟,邢立文,崔宁博,等.膜下滴灌条件下土壤水势对糯玉米生长及灌溉水利用效率的影响[J].河南农业大学学报,2020,54(1):19–23.
- DONG J, XING L W, CUI N B, et al. Effects of soil water potential under drip irrigation with mulch on maize growth and use efficiency of irrigation water[J]. Journal of Henan Agricultural University, 2020, 54(1): 19–23. (in Chinese)
- (责任编辑:栾天宇)

(上接第65页)

- [27] 赵永长,宋文静,董建新,等.黄腐酸钾对干旱胁迫下烤烟幼苗活性氧代谢的影响[J].中国烟草科学,2017,38(4):29–36.
- ZHAO Y C, SONG W J, DONG J X, et al. The effect of potassium fulvic acid on the metabolism of reactive oxygen species in flue-cured tobacco seedlings under drought stress[J]. Chinese Tobacco Science, 2017, 38(4): 29–36. (in Chinese)
- [28] 李鹏辉,向金友,王林,等.干旱胁迫下外源褪黑素对烟草幼苗生理特性的影响[J].中国农业科技导报,2019,21(5):41–48.
- LI P H, XIANG J Y, WANG L, et al. The effect of exogenous melatonin on the physiological characteristics of tobacco seedlings under drought stress[J]. Chinese Journal of Agricultural Science and Technology, 2019, 21(5): 41–48. (in Chinese)
- [29] 杨小龙,须晖,李天来,等.外源褪黑素对干旱胁迫下番茄叶片光合作用的影响[J].中国农业科学,2017,50(16):3186–3195.
- YANG X L, XU H, LI T L, et al. Effects of exogenous melatonin on photosynthesis of tomato leaves under drought stress[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(16): 3186–3195. (in Chinese)
- [30] 潘晓迪,张颖,邵萌,等.作物根系结构对干旱胁迫的适应性研究进展[J].中国农业科技导报,2017,19(2):51–58.
- PAN X D, ZHANG Y, SHAO M, et al. Research progress on the adaptability of crop root structure to drought stress[J]. China Journal of Agricultural Science and Technology, 2017, 19(2): 51–58. (in Chinese)
- [31] KRISHNAMURTHY P, RANATHUNGE K, FRANKE R, et al. The role of root apoplastic transport barriers in salt tolerance of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Planta, 2009, 230: 119–134.
- [32] 杨朝东,张霞,刘国锋,等.植物根中质外体屏障结构和生理功能研究进展植物研究[J].2013,33(1):114–119.
- YANG C D, ZHANG X, LIU G F, et al. Progress in the study of plant root extracellular barrier structure and physiological function[J]. Plant Research, 2013, 33(1): 114–119. (in Chinese)
- [33] 朱桂才,杨中艺.水分胁迫下李氏禾营养器官的解剖结构研究[J].长江大学学报(自然科学版)农学卷,2008(3):17–20,109.
- ZHU G C, YANG Z Y. Anatomical structure study of the vegetative organs of Li Shihe under water stress[J]. Journal of Changjiang University: Agronomy Volume, 2008(3): 17–20, 109. (in Chinese)
- (责任编辑:姜媛媛)