

沙天珍,刘莹,海梅荣. 外源褪黑素对干旱胁迫下植物生理及根际土壤影响的研究进展[J]. 江苏农业科学,2024,52(15):8-15.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2024.15.002

# 外源褪黑素对干旱胁迫下植物生理及根际土壤影响的研究进展

沙天珍<sup>1,2</sup>, 刘莹<sup>1,2</sup>, 海梅荣<sup>1,2</sup>

(1. 云南农业大学农学与生物技术学院, 云南昆明 650201; 2. 西南中药材种质创新与利用国家地方联合工程研究中心, 云南昆明 650201)

**摘要:**干旱胁迫作为当前对作物生产影响较大的非生物胁迫之一,严重限制植物的生长、发育及产量。干旱胁迫不仅会影响植物光合作用,降低植物抗性基础,改变植物根系结构,降低根系代谢能力,而且会破坏植物根际土壤养分平衡,降低土壤酶活性,改变土壤微生物群落构成,最终会影响植物生长发育,降低作物产量及品质,甚至会导致植物死亡。褪黑素是一种有效的自由基清除剂,外源施加褪黑素能有效缓解干旱胁迫给植物带来的危害,其主要作用途径是增强植物光合作用和抗性,改善根系结构及代谢能力,提高根际土壤质量。针对干旱胁迫下外源施加褪黑素对植物生理及根际土壤的作用,对前人在褪黑素缓解植物干旱胁迫方面的研究进行归纳总结,以期为缓解植物干旱胁迫的相关研究提供一些参考。

**关键词:**干旱胁迫;外源褪黑素;植物生理;根际土壤;研究进展

**中图分类号:**S154;S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2024)15-0008-08

气候变暖不断加剧,导致全球各地区植物遭受的干旱胁迫不断加重。干旱胁迫是植物经常要面临的一种非生物胁迫,因淡水供应不足而发生,维持时间长、难以监测及反复出现,而且不限特定时间和地区<sup>[1]</sup>。大量研究发现,干旱胁迫严重限制植

物的生长发育及产量<sup>[2-4]</sup>。干旱胁迫会改变植物的生理平衡<sup>[5-7]</sup>。土壤在植物生长发育中起着非常重要的作用,为植物提供各种营养成分。根系是最初感受土壤环境变化的,其生长发育受到干旱等各种环境胁迫的影响,根际土壤是环绕在植物根系周围的土壤,是植物与周围环境物质交换的重要区域,其中充满了丰富的土壤有机质、土壤酶及土壤微生物群落<sup>[8]</sup>。植物生长发育的调控及产量的提高基于植物-土壤-微生物及其环境条件的相互作用,当土壤受到干旱胁迫时,植物根系最先感受到干旱胁迫的信号,从而引发一系列有关生理生化变化,影响植物根际土壤环境,最终影响植物的生长

收稿日期:2023-09-16

基金项目:科技发展基金(编号:KX900078000)。

作者简介:沙天珍(1996—),女,云南丽江人,硕士研究生,主要从事作物生理生态与产量品质形成研究。E-mail:2795994236@qq.com。

通信作者:海梅荣,博士,教授,主要从事作物生产生理学、药用植物生理生态学研究。E-mail:2250029499@qq.com。

[61] 章艺,马新焱,余红瑞,等. 十字花科作物根肿病综合防治研究进展[J]. 中国蔬菜,2022(10):27-37.

[62] Peng G, Lahlali R, Hwang S F, et al. Crop rotation, cultivar resistance, and fungicides/biofungicides for managing clubroot (*Plasmodiophora brassicae*) on canola[J]. Canadian Journal of Plant Pathology, 2014, 36(S1):99-112.

[63] 周晓肖,李伟龙,蒋蕊,等. 青花菜根肿病田间防治技术研究[J]. 植物保护, 2020, 46(6):259-263, 278.

[64] Wang W, Qin L, Zhang W J, et al. WeiTsing, a pericycle-expressed ion channel, safeguards the stele to confer clubroot resistance[J]. Cell, 2023, 186(12):2656-2671.

[65] Yang Z Q, Jiang Y F, Gong J F, et al. R gene triplication confers European fodder turnip with improved clubroot resistance[J]. Plant

Biotechnology Journal, 2022, 20(8):1502-1517.

[66] Zhang W, Wang S Y, Yu F W, et al. Genome-wide characterization and expression profiling of *SWEET* genes in cabbage (*Brassica oleracea* var. *capitata* L.) reveal their roles in chilling and clubroot disease responses[J]. BMC Genomics, 2019, 20(1):93.

[67] Walerowski P, Gündel A, Yahaya N, et al. Clubroot disease stimulates early steps of phloem differentiation and recruits *SWEET* sucrose transporters within developing galls[J]. The Plant Cell, 2018, 30(12):3058-3073.

[68] 张智浩,邓毅书,聂强,等. 白菜健康株与根肿病患病株的土壤微生物群落和功能差异[J]. 中国生态农业学报, 2023, 31(4):530-542.

发育<sup>[9]</sup>。受干旱影响,植物生理指标发生变化,土壤养分和酶活性及土壤微生物群落因这些变化而受到干扰,根际土壤质量变差,最终影响植物生长发育及其产量<sup>[10]</sup>。

褪黑素(MT),化学上被称为 *N*-乙酰基-5-甲氧基色胺,最先发现其广泛分布于脊椎动物的松果体中,后来发现各种植物体中也有分布<sup>[11]</sup>。褪黑素是一种有效的自由基清除剂,能有效缓解植物面临的各种环境胁迫,包括干旱、高温、盐胁迫等<sup>[12]</sup>。褪黑素为多功能分子物质,能提高活性氧(ROS)清除效率以保护植物免受干旱胁迫的威胁,有助于保护植物的光合系统,减少干旱引起的氧化应激,提高植物的抗旱能力<sup>[13]</sup>。此外,外源褪黑素的应用研究也逐渐扩展到植物根际土壤方面。研究表明,植物体内合成或外源褪黑素都能有效缓解各种环境胁迫,而且外源褪黑素常应用于缓解植物干旱胁迫<sup>[14]</sup>。外源褪黑素应用于再植土壤,能显著提高土壤酶活性及土壤质量,同时能改变细菌和真菌群落的组成<sup>[15]</sup>。此外,外源褪黑素能改善干旱胁迫下植物根际环境,包括植物根系结构、土壤养分、酶活性以及根际微生物群落结构,从而促进植物对土壤养分的吸收与利用,缓解干旱胁迫对植物生长发育产生的抑制作用<sup>[16]</sup>。尽管目前有许多研究应用外源褪黑素来调控干旱胁迫下植物各器官生理指标的响应,但是对其调控植物根际土壤的研究很少。

外源褪黑素在植物干旱胁迫的调控中具有多重功能,主要通过对植物光合生理、抗氧化防御系统和渗透物质进行调节,通过改善土壤养分、提高土壤酶活性、调节土壤微生物群落的丰度来提升土壤质量,提高植物的抗旱性。具体从以下几个方面综述外源褪黑素对干旱胁迫下植物生理及根际土壤的调控。

## 1 干旱胁迫下施加外源褪黑素对植物生理的影响

### 1.1 光合生理

1.1.1 光合作用 光合作用是植物进行生物物质和能量合成的源泉<sup>[17]</sup>。受干旱胁迫时,植物光合生理的最直接影响是其叶片的气孔关闭,阻碍叶绿体内部的气体交换、减少叶片水分的散失,随之引起气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )的降低,从而升高胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ ),降低光合速率( $P_n$ )<sup>[18]</sup>。有研究表明,干旱胁迫影响到的主要生理过程是光合作用,干旱可以引起气孔导度降低,并降低净光合速

率、蒸腾速率,同时会升高胞间  $CO_2$  浓度,显著降低植物的光合作用和碳汇功能<sup>[19]</sup>。褪黑素通过丝裂原活化蛋白激酶信号通路和抗坏血酸-谷胱甘肽循环途径,提高抗氧化酶活性,保护植物光合系统,以提高植物的抗旱性<sup>[20]</sup>。外源褪黑素能显著提高植株的光能转换效率,增加光合色素的积累,增强光合作用<sup>[21]</sup>。研究表明,褪黑素处理显著提高了菊花的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率,同时降低了胞间  $CO_2$  浓度<sup>[22]</sup>。Huang 等研究也发现,干旱胁迫下外源褪黑激素施用于根系能促进幼苗生长,改善叶片光合作用;外源褪黑激素施用于叶片,不仅减少了叶片的细胞死亡,增加了叶绿素含量,提高了叶片的光合作用效率,而且影响了干旱胁迫下根系的生长和代谢活动<sup>[23]</sup>。

1.1.2 叶绿素含量 绿色植物中,叶绿素是负责光合作用的主要分子。在植物生长受到不利的环境胁迫时,其叶绿素含量会明显下降,光合作用下降,植物的生长发育受阻<sup>[24]</sup>。叶绿素的主要作用是吸收光,产生还原力,是衡量植物光合能力的重要指标,能直接影响光合潜力,在一定程度上反映植物应对干旱胁迫的能力<sup>[25]</sup>。对油松针的研究显示,随干旱胁迫的加剧,其叶片内叶绿素 a、叶绿素 b 的含量下降<sup>[26]</sup>。褪黑素可显著提高受到胁迫植物的叶绿素含量,玉米叶面喷施褪黑素显著提高了叶片衰老过程中的叶绿素含量<sup>[27]</sup>。褪黑素能增加叶片内的叶绿素含量来缓解非生物胁迫的影响,当植物受到胁迫时,褪黑素通过减缓叶绿素的降解速度来提高植物抗性<sup>[28]</sup>。但是,褪黑素具体是通过影响叶绿素合成、降解相关酶,还是调控激素等其他物质而达到抗旱目的,相关机制尚未清楚。

1.1.3 叶绿素荧光参数 叶绿素荧光参数能反映植物的抗旱能力,而且是植物应对干旱胁迫的重要理化性质之一<sup>[29]</sup>。 $F_v/F_m$  是 PS II 最大光化学量子产量,反映光能转换效率; $F_v/F_o$  是最大光能转化潜力。干旱会影响植物的光合气体交换能力<sup>[30]</sup>。叶绿素荧光分析可以较为直观地反映植物的抗旱性,检测叶绿素抗旱性荧光参数普遍得到人们的认可<sup>[31]</sup>。植物在经历干旱胁迫时会引发植物光合结构的损伤。研究表明,植株叶片光系统 II 的最大光能利用效率( $F_v/F_m$ )、潜在光化学效率( $F_v/F_o$ )、光化学猝灭系数( $q_p$ )等荧光参数会随干旱胁迫强度的增强而呈下降趋势<sup>[32]</sup>。值得关注的是,施用褪黑素缓解了干旱胁迫下小麦叶片的最大荧光( $F_m$ )和

PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )<sup>[33]</sup>。有研究表明,施用外源褪黑素明显提高了干旱胁迫下玉米 PS II 的光合能力<sup>[34]</sup>。综上所述,可知外源褪黑素在调控光合效率方面具有很重要的作用。

## 1.2 抗氧化防御系统

**1.2.1 酶抗氧化解毒系统** 大量研究表明,干旱胁迫会导致植物体内产生大量的活性氧自由基,包括单态氧( $^1O_2$ )、超氧阴离子自由基( $O_2^- \cdot$ )、过氧化氢( $H_2O_2$ )和羟基自由基( $\cdot OH$ )等。ROS 持续增加导致膜脂过氧化、细胞氧化损伤等氧化应激反应,使得植物体内的抗氧化酶增加,通过酶促和非酶促反应清除体内过量的活性氧,从而减轻活性氧对自身的伤害,维持代谢平衡。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)是植物体内主要的抗氧化酶,可以维持植物体内的氧化平衡<sup>[35]</sup>。虽然植物体内可产生褪黑素,但是褪黑素的外源应用也可以提高植物的抗氧化机制,可应对各种非生物胁迫<sup>[36]</sup>。外源应用褪黑素通过改善抗氧化酶活性(包括过氧化氢酶、超氧化物歧化酶、抗坏血酸过氧化物酶),减轻干旱胁迫的不利影响<sup>[37]</sup>。研究表明,外源褪黑素还增强了干旱胁迫下裸燕麦幼苗的叶片 SOD、POD、CAT、APX 活性<sup>[38]</sup>。在干旱胁迫条件下,与浇水充足的条件相比,外源应用褪黑素显著增加马铃薯植株的 SOD、CAT、G-POX、APX 活性<sup>[39]</sup>。

**1.2.2 非酶抗氧化解毒系统** 为抵御 ROS 产生的危害,植物还会启动非酶抗氧化解毒系统,该系统由酚类化合物、类黄酮、类胡萝卜素、谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(AsA)、生物碱、 $\alpha$ 生育酚和一些氨基酸组成<sup>[40]</sup>。Liu 等的研究表明,在干旱条件下,番茄植株的 AsA 增加,玉米叶片和根系的 AsA、DHA 水平显著增加<sup>[41]</sup>。王晶等的研究表明,当用外源褪黑素灌溉沙芦草幼苗时,其叶片的 AsA、DHA 显著增加<sup>[42]</sup>。以上研究表明,外源褪黑素除了对酶促反应机制有影响外,还对非酶抗氧化剂有影响,从而减轻干旱胁迫对植物带来的危害。

## 1.3 渗透调节

渗透调节(OA)是植物抵御干旱胁迫的重要生理机制。当植物遭受干旱胁迫时,细胞水势降低,细胞会积累有机溶剂及离子来降低细胞渗透势,促进植物对水分的吸收及保留,以维持细胞的正常结构和功能,提高植物的抗旱能力<sup>[43]</sup>。植物体内有 2 种渗透调节剂:一类是有机溶剂,包括可溶性糖

(SS)、丙二醛(MDA)、脯氨酸(Pro)、甘氨酸、甜菜碱等,能调节细胞渗透势,保护细胞;另一类是无机离子,有钾离子、镁离子、氯化物和硝酸盐等,能帮助离子运输,调节渗透势<sup>[44]</sup>。植物在受到干旱胁迫时会积累可溶性糖、丙二醛、脯氨酸等渗透调节物质,这些溶质的大量积累能够维持细胞的膨压和渗透压,是植物抵御干旱胁迫、保持渗透平衡的重要机制,通过渗透调节降低细胞水势,保持膨压,有助于保持细胞水分和膜的完整性<sup>[45]</sup>。有研究表明,褪黑素显著降低了干旱胁迫下济麦 22 的 MDA 含量、POD 活性、可溶性糖含量,而显著增强其 SOD 活性、可溶性蛋白含量、脯氨酸含量<sup>[46]</sup>。也有研究表明,干旱胁迫下大豆叶片和根系的可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸含量显著增加,说明大豆体内的渗透调节系统对干旱胁迫做出了应激反应;而施用褪黑素后,可溶性蛋白、游离脯氨酸含量进一步上升<sup>[47]</sup>。以上研究表明,干旱胁迫下褪黑素的施用能够进一步提高渗透调节物质的含量,更好地调节细胞渗透势,缓解干旱胁迫对细胞膨压带来的负面影响。

## 2 干旱胁迫下施加外源褪黑素对根际土壤的影响

### 2.1 土壤养分

土壤养分是土壤供给植物必不可少的营养元素,是决定作物生长的关键因素<sup>[48]</sup>。研究表明,土壤碳、氮、磷浓度的变化也会导致养分化学计量关系的变化,土壤碳、氮、磷的比值直接反映土壤肥力,间接反映植物的营养状况<sup>[49]</sup>。土壤中的一些重要元素如氮、磷、钾等还会影响植物的代谢过程,最后影响植物的生物合成<sup>[50]</sup>。当植物的生长环境发生变化时,其根际土壤养分的转化及对养分的吸收过程均会受到干扰<sup>[51]</sup>。向君等发现,对箭竹进行干旱胁迫时,其根际土壤中微生物量碳、可溶性氮及有效磷的含量均降低<sup>[52]</sup>。研究表明,干旱胁迫降低了土壤有机碳和总氮含量<sup>[53]</sup>。褪黑素是植物体中重要的抗氧化活性物质,能够介导植物生长发育的各个过程,目前在植物界抗逆性研究中已备受关注<sup>[54]</sup>。土壤为植物的生长发育提供了必要条件,植物生长发育所需的营养元素都需要从土壤当中获取,土壤养分发生改变,植物也会受到影响。目前,研究者使用各种方法来提高非生物胁迫下的土壤养分状况,也得到一定成效,但是应用外源褪黑素的研究则很少。

根系也是影响植物吸收土壤养分的重要因素。根系是植物吸收水分和补充养分的重要器官,根系最先感受到土壤的变化,将根伸长到养分和水分充足的地方,一般表现为增加和伸长细根来满足植物的正常生长发育<sup>[55]</sup>。在干旱缺水的情况下,植物根系中的侧根及根毛通过扩大密度,提高根系的吸水能力和抗旱性<sup>[56]</sup>。缺水条件还会影响根系的代谢功能<sup>[57-58]</sup>。很多研究都表明,外源褪黑素在减轻干旱胁迫对植物根系的伤害等方面具有很大的成效。Chang 等研究外源褪黑素对夏枯草根系结构的影响,结果表明外源褪黑素能有效增加夏枯草的根长、总根表面积、根尖数及根分支数<sup>[59]</sup>。还有研究表明,在干旱胁迫下褪黑素能有效提高油菜根系主根和侧根的根长及根系活力<sup>[60]</sup>。Wang 等研究发现,干旱胁迫下施用外源褪黑素,可显著上调玉米根系类黄酮合成相关基因,激活干旱响应转录因子,促进玉米根系的生长<sup>[61]</sup>。有研究者认为,褪黑素是影响植物根系生长发育的重要调节物,且褪黑素能直接或间接激活根系生长素信号通路以塑造根的结构<sup>[62]</sup>。Du 等研究干旱胁迫下外源褪黑素对苹果幼苗的影响时发现,干旱胁迫时苹果幼苗根际土壤的有效氮、有效磷、有效钾、土壤有机质含量有不同程度的降低,而施用外源褪黑素有效提高了根际土壤养分含量<sup>[63]</sup>。以上研究说明,外源褪黑素通过调整根系结构和根系代谢来提高抗旱性,而土壤养分的增加可能是因为褪黑素提高了根系分泌物产出,对土壤养分进行了活化,最终提高作物对土壤养分的获取,达到抗旱目的。外源褪黑素在植物根系-土壤调控网络中发挥着重要作用,进一步探索其具体作用机制意义重大。

## 2.2 土壤酶

土壤酶是植物根际环境中的重要有机成分,它是由土壤微生物不断活动,植物根系分泌物和根际环境中动植物残体分解过程中释放的具有催化功能的活性物质<sup>[64]</sup>。土壤酶活性也是衡量土壤的一个重要指标,在土壤有机碳、氮、磷循环中起着重要作用,因此土壤酶活性的变化也会影响土壤养分状况<sup>[65]</sup>。土壤酶对环境胁迫比较敏感,能很快做出响应<sup>[66]</sup>。在土壤中研究较多的土壤酶有过氧化氢酶、硝酸还原酶等氧化还原酶类及蔗糖酶、蛋白酶、磷酸酶、脲酶等水解酶类<sup>[67]</sup>。已有研究表明,土壤蛋白酶和脲酶受干旱影响最大,因此干旱胁迫严重影响土壤酶活性<sup>[68]</sup>。随着全球气候条件的恶化,

缺水导致的干旱胁迫已越来越严重,作物产量和品质受到严重影响,对全球粮食生产形成重大威胁<sup>[69]</sup>。研究者对干旱胁迫下栎树的土壤酶活性进行了探究,结果表明 $\beta$ -葡萄糖苷酶、芳基硫酸酶、磷酸酶等的酶活性都有不同程度的降低<sup>[70]</sup>。干旱胁迫会显著降低土壤碳氮比,对土壤酶活性也有负面影响<sup>[71]</sup>。周来良研究了干旱胁迫对 3 种植物根际土壤酶活性的影响,结果表明 3 种植物的根际蔗糖酶、磷酸酶、脲酶活性随干旱胁迫的增强而降低<sup>[72]</sup>。有研究发现,土壤脲酶与土壤环境中的氮循环有关,其活性高低可反映土壤的供氮能力<sup>[63]</sup>。而目前研究外源褪黑素对土壤酶的研究非常少,未来具有很大的研究空间。

## 2.3 根际土壤微生物群落

根际土壤微生物是直接影响植物根系土壤范围内的微生物,包括细菌、真菌等。根际土壤微生物是植物根际环境中最活跃的成分,能维持氮、磷、钾等重要营养元素的循环,分解土壤中的有机质,改善土壤养分状况,提高土壤酶活性,提高植物养分吸收利用效率,为植物提供必要的营养物质吸收环境,调控植物生长发育,增强植物的抗逆性<sup>[73]</sup>。目前有研究者通过调控根际土壤微生物群落结构来提高植物的抗逆性。

近几年的研究表明,干旱胁迫对各种植物根际土壤微生物群落都有很大的影响<sup>[74-75]</sup>。其中细菌和真菌是衡量土壤微生物的重要指标,也能反映土壤的养分状况<sup>[76-77]</sup>。有研究表明,干旱胁迫改变了水稻根际土壤的细菌和真菌群落,其中细菌群的变化是多种放线菌的富集和酸酐菌等的消耗所导致<sup>[78]</sup>。Zhang 等使用高通量测序技术研究干旱胁迫对牡丹根际细菌群落结构的影响,结果表明干旱胁迫显著改变了牡丹根际细菌的群落结构,其中放线菌的丰度显著增加<sup>[79]</sup>。有关干旱胁迫对单子叶植物根际土壤微生物的影响研究表明,干旱期间放线菌时常聚集在宿主内<sup>[80]</sup>。此外有研究发现,放线菌中的链霉菌在干旱胁迫下富集,有利于提高植物的抗旱性<sup>[81]</sup>。干旱胁迫能显著改变植物根际土壤中的细菌和真菌组成,使土壤细菌富集,降低土壤有机质质量,因此过度干旱会降低土壤微生物结构的多样性<sup>[82]</sup>。

利用特定方法调控植物根际土壤微生物群落结构,能有效改善植物的耐旱性<sup>[83-85]</sup>。过去大量研究表明,褪黑素增强了植物对非生物胁迫的抵抗

力,这引起了人们的广泛关注,但是有关褪黑素对植物根际土壤微生物影响的研究很少。有研究证明,食用褪黑素对人体是安全的,而且应用于植物生产时可以有多种方式,如种子包衣、叶面喷施或施于土壤,因此褪黑素在农业生产中具有很重要的应用前景<sup>[86-88]</sup>。研究者发现,外源褪黑素改变了非生物胁迫下土壤细菌和真菌的组成结构,特定的细菌跟真菌 OTU 表现响应强烈<sup>[89]</sup>。Xiao 等的研究表明,大豆叶面喷施外源褪黑素会改变根际微生物群落<sup>[90]</sup>。根际土壤真菌门水平上的担子菌能分解木质素,与土壤氮循环密切相关<sup>[91]</sup>,此外丛枝菌根真菌也参与土壤养分循环,对土壤环境的调控起着重要作用<sup>[92]</sup>。细菌门水平上的放线菌在促进植物的碳代谢、养分转化及植物对铁的吸收中具有重要作用<sup>[93]</sup>,而长期干旱胁迫会增加放线菌的丰度<sup>[94]</sup>。有研究发现,施用外源褪黑素能有效重塑大麦干旱胁迫下的根际微生物组成,具体为调控细菌群落同质性和优势真菌门的丰度;干旱胁迫增加了放线菌的相对丰度,而施用外源褪黑素降低了放线菌的相对丰度,同时外源褪黑素还丰富了真菌门中的子囊菌门<sup>[95]</sup>。随着植物的生长发育,植物根部环境形成丰富的微生物群落组合,植物与微生物间存在共生关系,可以适应逆境并更好地吸收营养成分<sup>[96]</sup>。因此,保持良好的微生物群落结构十分重要。Du 等的研究表明,干旱胁迫下施加外源褪黑素能调控苹果幼苗根际微生物种群(如羊肚菌、青霉菌)的丰度,提高土壤速效氮含量及土壤脲酶活性,保证苹果幼苗对氮的吸收利用效率,增强其抗旱性<sup>[63]</sup>。综上所述,外源褪黑素在植物-土壤-土壤微生物群落复合关联网络中发挥重要作用,能有效缓解干旱胁迫带来的影响,在未来植物抗旱中具有重要的应用前景。

### 3 总结与展望

综上所述,外源褪黑素在缓解植物干旱胁迫中已得到一定的应用,在生产上可以通过施加外源褪黑素来改善植物生理及土壤环境以提高植物的抗旱性。随着研究的不断深入,外源褪黑素调节植物干旱胁迫的研究成果越来越多,研究内容也从地上植株生理生化水平转移到地下根际土壤以及分子水平方面。外源褪黑素作为多功能物质,有助于保护植物光合系统,增加干旱胁迫下植物叶片的叶绿素含量、提高光合速率、气孔导度及蒸腾速率,降低

胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、提高 PS II 光合能力;减少干旱引起的氧化应激,增强干旱胁迫下植物的抗氧化酶活性;改善根系结构及根系代谢,增加根长,增加细根及根毛数量,调控根系物质合成相关基因,激活干旱响应转录因子及激素信号通路;提高根际土壤质量,提高土壤有效氮磷钾含量,提高土壤脲酶、过氧化氢酶、磷酸酶等活性,调控根际土壤细菌和真菌等群落结构,最终提高植物抗旱性。

有关于外源褪黑素缓解干旱胁迫的研究有很多,目前主要集中在植株生理生化响应等方面,有关外源褪黑素在土壤中的作用机制还待进一步研究。此外很多研究表明,外源褪黑素在缓解植物干旱胁迫方面确实起到了一定的效果,但是植物如何感知外源褪黑素信号、干旱胁迫下如何调控植物分子水平上各器官代谢过程等方面目前还尚未明确。因此,应综合基因、转录及蛋白等水平深入研究外源褪黑素抗旱机制,结合土壤及土壤微生物学,深入研究植物-土壤-土壤微生物及其环境条件间的相互作用机制,形成一套完整的抗旱体系,更好地调控植物生长发育并提高作物产量及品质。

### 参考文献:

- [1] Ahluwalia O, Singh P C, Bhatia R. A review on drought stress in plants: implications, mitigation and the role of plant growth promoting rhizobacteria[J]. Resources, Environment and Sustainability, 2021, 5:100032.
- [2] Hussein H A A, Alshammari S O, Kenawy S K M, et al. Grain - priming with L - arginine improves the growth performance of wheat (*Triticum aestivum* L.) plants under drought stress[J]. Plants, 2022, 11(9):1219.
- [3] Khan N, Ali S, Tariq H, et al. Water conservation and plant survival strategies of rhizobacteria under drought stress[J]. Agronomy, 2020, 10(11):1683.
- [4] Nasir M W, Toth Z. Effect of drought stress on potato production: a review[J]. Agronomy, 2022, 12(3):635.
- [5] Oguz M C, Aycan M, Oguz E, et al. Drought stress tolerance in plants: interplay of molecular, biochemical and physiological responses in important development stages[J]. Physiologia, 2022, 2(4):180 - 197.
- [6] Jia S J, Li H W, Jiang Y P, et al. Effects of drought on photosynthesis and ear development characteristics of maize[J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3):854 - 863.
- [7] Carneiro M, Farias M, Pinho C, et al. Antioxidant defense in sunflower against drought[J]. Journal of Experimental Agriculture International, 2018, 25(1):1 - 9.
- [8] Oppenheimer - Shaanan Y, Jakoby G, Starr M L, et al. A dynamic rhizosphere interplay between tree roots and soil bacteria under

- drought stress[J]. eLife,2022,11:e79679.
- [9] Xu Y, Zhang G C, Ding H, et al. Effects of salt and drought stresses on rhizosphere soil bacterial community structure and peanut yield [J]. Journal of Applied Ecology, 2020, 31(4): 1305 – 1313.
  - [10] Breitzkreuz C, Herzig L, Buscot F, et al. Interactions between soil properties, agricultural management and cultivar type drive structural and functional adaptations of the wheat rhizosphere microbiome to drought[J]. Environmental Microbiology, 2021, 23(10): 5866 – 5882.
  - [11] Dubbels R, Reiter R J, Klenke E, et al. Melatonin in edible plants identified by radioimmunoassay and by high performance liquid chromatography – mass spectrometry [J]. Journal of Pineal Research, 1995, 18(1): 28 – 31.
  - [12] Arnao M B, Hernández – Ruiz J. Melatonin: a new plant hormone and/or a plant master regulator? [J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(1): 38 – 48.
  - [13] Sharma A, Zheng B S. Melatonin mediated regulation of drought stress: physiological and molecular aspects[J]. Plants, 2019, 8(7): 190.
  - [14] Hattori A, Migita H, Iigo M, et al. Identification of melatonin in plants and its effects on plasma melatonin levels and binding to melatonin receptors in vertebrates[J]. Biochemistry and Molecular Biology International, 1995, 35(3): 627 – 634.
  - [15] Li C, Zhao Q, Gao T T, et al. The mitigation effects of exogenous melatonin on replant disease in apple [J]. Journal of Pineal Research, 2018, 65(4): e12523.
  - [16] Gao T T, Liu Y S, Liu X M, et al. Exogenous dopamine and overexpression of the dopamine synthase gene *MdTYDC* alleviated apple replant disease[J]. Tree Physiology, 2021, 41(8): 1524 – 1541.
  - [17] 曾思洁, 朱俊杰. 植物非叶组织器官光合作用研究进展[J]. 生态学杂志, 2023, 42(9): 2241 – 2249.
  - [18] Reis L A C, de Oliveira J A, dos Santos Farnese F, et al. Chlorophyll fluorescence and water content parameters are good biomarkers for selecting drought tolerant eucalyptus clones [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 481: 118682.
  - [19] 郝彦宾, 王艳芬, 崔骁勇. 干旱胁迫降低了内蒙古羊草草原的碳累积[J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 898 – 906.
  - [20] Sun H, Wang X Q, Zeng Z L, et al. Exogenous melatonin strongly affects dynamic photosynthesis and enhances water – water cycle in tobacco[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 917784.
  - [21] Fleta – Soriano E, Díaz L, Bonet E, et al. Melatonin may exert a protective role against drought stress in maize [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2017, 203(4): 286 – 294.
  - [22] Luo Y, Hu T T, Huo Y, et al. Effects of exogenous melatonin on *Chrysanthemum* physiological characteristics and photosynthesis under drought stress[J]. Horticulturae, 2023, 9(1): 106.
  - [23] Huang B, Chen Y E, Zhao Y Q, et al. Exogenous melatonin alleviates oxidative damages and protects photosystem II in maize seedlings under drought stress [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 677.
  - [24] Zhang W, Wang X M, Pan Q M, et al. Hyperspectral response characteristics and chlorophyll content estimation of *Phyllostachys violascens* leaves under drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(18): 6677 – 6684.
  - [25] Liu B H, Liang J, Tang G M, et al. Drought stress affects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Juglans* rootstocks [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 250: 230 – 235.
  - [26] 陈龙涛, 高润梅, 石晓东. 干旱胁迫对华北落叶松和油松幼苗叶绿素含量与根系活力的影响[J]. 农学学报, 2017, 7(3): 67 – 72.
  - [27] Ahmad S, Su W N, Kamran M, et al. Foliar application of melatonin delay leaf senescence in maize by improving the antioxidant defense system and enhancing photosynthetic capacity under semi – arid regions[J]. Protoplasma, 2020, 257(4): 1079 – 1092.
  - [28] 田雨菁, 胡雅琦. 外源褪黑素对非生物胁迫下植物生长发育的影响[J]. 生物化工, 2020, 6(4): 163 – 164, 170.
  - [29] Chiango H, Figueiredo A, Sousa L, et al. Assessing drought tolerance of traditional maize genotypes of Mozambique using chlorophyll fluorescence parameters [J]. South African Journal of Botany, 2021, 138: 311 – 317.
  - [30] Abraham E M, Huang B R, Bonos S A, et al. Evaluation of drought resistance for texas bluegrass, Kentucky bluegrass, and their hybrids [J]. Crop Science, 2004, 44(5): 1746 – 1753.
  - [31] 卢从明, 张其德, 匡廷云. 水分胁迫对小麦叶绿体激发能分配和光系统 II 原初光能转换效率的影响[J]. 生物物理学报, 1995, 11(1): 82 – 86.
  - [32] 未晓巍, 张祖衍, 谈 韞, 等. 玉米毛状根再生植株光系统 II 对干旱胁迫和复水处理的不同响应[J]. 吉林师范大学学报(自然科学版), 2020, 41(4): 86 – 92.
  - [33] 李春雨, 陈春宇, 毛浩田, 等. 干旱胁迫下外源褪黑素对小麦生长和光系统活性的影响[J]. 麦类作物学报, 2022, 42(7): 846 – 856.
  - [34] 姜 瑛, 张辉红, 魏 畅, 等. 外源褪黑素对干旱胁迫下玉米幼苗根系发育及生理生化特性的影响[J]. 草业学报, 2023, 32(9): 143 – 159.
  - [35] 杨新元. 外源褪黑素对干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.
  - [36] Khan A, Numan M, Khan A L, et al. Melatonin: awakening the defense mechanisms during plant oxidative stress[J]. Plants, 2020, 9(4): 407.
  - [37] Langaroudi I K, Piri S, Chaeikar S S, et al. Evaluating drought stress tolerance in different *Camellia sinensis* L. cultivars and effect of melatonin on strengthening antioxidant system [J]. Scientia Horticulturae, 2023, 307: 111517.
  - [38] Gao W Y, Zhang Y J, Feng Z, et al. Effects of melatonin on antioxidant capacity in naked oat seedlings under drought stress[J]. Molecules, 2018, 23(7): 1580.
  - [39] El – Yazied A A, Ibrahim M F M, Ibrahim M A R, et al. Melatonin mitigates drought induced oxidative stress in potato plants through modulation of osmolytes, sugar metabolism, ABA homeostasis and

- antioxidant enzymes[J]. *Plants*,2022,11(9):1151.
- [40] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*:PPB,2010,48(12):909–930.
- [41] Liu J L, Wang W X, Wang L Y, et al. Exogenous melatonin improves seedling health index and drought tolerance in tomato[J]. *Plant Growth Regulation*,2015,77(3):317–326.
- [42] 王 晶, 伏兵哲, 李淑霞, 等. 外源褪黑素对干旱胁迫下沙芦草幼苗生长和生理特性的影响[J]. *应用生态学报*,2023,34(11):2947–2957.
- [43] Al – Yasi H, Attia H, Alamer K, et al. Impact of drought on growth, photosynthesis, osmotic adjustment, and cell wall elasticity in Damask rose[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*,2020,150:133–139.
- [44] Morgan J. Osmoregulation and water stress in higher plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*,1984,35:299–319.
- [45] Fahad S, Bajwa A A, Nazir U, et al. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options[J]. *Frontiers in Plant Science*,2017,8:1147.
- [46] 李红叶, 翟秀珍, 张少聪, 等. 外源褪黑素对干旱胁迫小麦发芽及幼苗生理特性的影响[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*,2021,49(6):75–84.
- [47] 张明聪, 何松榆, 秦 彬, 等. 外源褪黑素缓解干旱胁迫对春大豆苗期影响的生理调控效应[J]. *大豆科学*,2020,39(5):742–750.
- [48] Zhao W, Huang L M. Changes in soil nutrients and stoichiometric ratios reveal increasing phosphorus deficiency along a tropical soil chronosequence[J]. *CATENA*,2023,222:106893.
- [49] Chen Y X, Hu C Y, Deng D H, et al. Factors affecting sorption behaviors of tetracycline to soils: importance of soil organic carbon, pH and Cd contamination[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*,2020,197:110572.
- [50] Liu Z M, Yang D Y, Zhang G T, et al. Effects of soil physical and chemical properties on the quality of Nanjing ‘Yuhua’ tea, a type of famous green tea[J]. *Horticulturae*,2023,9(2):189.
- [51] Suseela V, Williams A, Gao C, et al. Root and rhizosphere processes under drought: digging deeper to enhance ecosystem resilience[J]. *The Bulletin of the Ecological Society of America*,2022,103(2):e01970.
- [52] 向 君, 樊利华, 张楠楠, 等. 施磷对干旱胁迫下箭竹根际土壤养分及微生物群落的影响[J]. *生态学报*,2021,41(23):9422–9431.
- [53] Deng Q, Cheng X L, Bowatte S, et al. Rhizospheric carbon – nitrogen interactions in a mixed – species pasture after 13 years of elevated CO<sub>2</sub>[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*,2016,235:134–141.
- [54] 马 成, 裴子琦, 白 雪, 等. 植物褪黑素功能及其作用机制的研究进展[J]. *寒旱农业科学*,2023,2(10):883–888.
- [55] 董佳乐, 许 涵, 解亚鑫, 等. 氮添加对不同氮需求豆科植物幼苗根系形态性状和根叶养分含量的影响[J]. *生态学杂志*,2024,43(5):1255–1262.
- [56] Hazman M Y, Kabil F F. Maize root responses to drought stress depend on root class and axial position[J]. *Journal of Plant Research*,2022,135(1):105–120.
- [57] Perlikowski D, Augustyniak A, Skirycz A, et al. Efficient root metabolism improves drought resistance of *Festuca arundinacea*[J]. *Plant and Cell Physiology*,2020,61(3):492–504.
- [58] Echeverria A, Larrainzar E, Li W Q, et al. *Medicago sativa* and *Medicago truncatula* show contrasting root metabolic responses to drought[J]. *Frontiers in Plant Science*,2021,12:652143.
- [59] Chang Q S, Zhang L X, Chen S C, et al. Exogenous melatonin enhances the yield and secondary metabolite contents of *Prunella vulgaris* by modulating antioxidant system, root architecture and photosynthetic capacity[J]. *Plants*,2023,12(5):1129.
- [60] Dai L L, Li J, Harmens H, et al. Melatonin enhances drought resistance by regulating leaf stomatal behaviour, root growth and catalase activity in two contrasting rapeseed (*Brassica napus* L.) genotypes[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*,2020,149:86–95.
- [61] Wang Y F, Wang J R, Guo H X, et al. Integrative transcriptome and metabolome analysis reveals the mechanism of exogenous melatonin alleviating drought stress in maize roots[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*,2023,199:107723.
- [62] Liang C Z, Li A F, Yu H, et al. Melatonin regulates root architecture by modulating auxin response in rice[J]. *Frontiers in Plant Science*,2017,8:134.
- [63] Du P H, Cao Y, Yin B Y, et al. Improved tolerance of apple plants to drought stress and nitrogen utilization by modulating the rhizosphere microbiome via melatonin and dopamine[J]. *Frontiers in Microbiology*,2022,13:980327.
- [64] Zhao Z W, Wu Y, Chen W J, et al. Soil enzyme kinetics and thermodynamics in response to long – term vegetation succession[J]. *The Science of the Total Environment*,2023,882:163542.
- [65] Małek S, Ważny R, Błońska E, et al. Soil fungal diversity and biological activity as indicators of fertilization strategies in a forest ecosystem after spruce disintegration in the Karpaty Mountains[J]. *The Science of the Total Environment*,2021,751:142335.
- [66] Sanaullah M, Blagodatskaya E, Chabbi A, et al. Drought effects on microbial biomass and enzyme activities in the rhizosphere of grasses depend on plant community composition[J]. *Applied Soil Ecology*,2011,48(1):38–44.
- [67] 王理德, 王方琳, 郭春秀, 等. 土壤酶学研究进展[J]. *土壤*,2016,48(1):12–21.
- [68] Sardans J, Peñuelas J. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest[J]. *Soil Biology and Biochemistry*,2005,37(3):455–461.
- [69] Berdugo M, Delgado – Baquerizo M, Soliveres S, et al. Global ecosystem thresholds driven by aridity[J]. *Science*,2020,367(6479):787–790.
- [70] Zhang Q Y, Shao M G, Jia X X, et al. Changes in soil physical and chemical properties after short drought stress in semi – humid forests

- [J]. *Geoderma*, 2019, 338: 170 – 177.
- [71] Wang Y H, Yan D H, Wang J F, et al. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and drought on plant physiology, soil carbon and soil enzyme activities [J]. *Pedosphere*, 2017, 27(5): 846 – 855.
- [72] 周来良. 干旱对根际土壤酶、氮磷钾及根部有机酸的影响[D]. 重庆: 西南大学, 2009: 15 – 23.
- [73] 樊利华, 周星梅, 吴淑兰, 等. 干旱胁迫对植物根际环境影响的研究进展[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(5): 1244 – 1251.
- [74] 谢丰璞, 王楠, 高静, 等. 干旱胁迫下药用大黄根部药效成分及根际土壤微生物变化规律及其相互作用机制研究[J]. *中国中药杂志*, 2023, 48(6): 1498 – 1509.
- [75] Kang J, Peng Y F, Xu W F. Crop root responses to drought stress: molecular mechanisms, nutrient regulations, and interactions with microorganisms in the rhizosphere [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(16): 9310.
- [76] Bailey V L, Smith J L, Bolton H. Fungal – to – bacterial ratios in soils investigated for enhanced C sequestration [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002, 34(7): 997 – 1007.
- [77] Soares M, Rousk J. Microbial growth and carbon use efficiency in soil: links to fungal – bacterial dominance, SOC – quality and stoichiometry [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 131: 195 – 205.
- [78] Santos – Medellín C, Edwards J, Liechty Z, et al. Drought stress results in a compartment – specific restructuring of the rice root – associated microbiomes [J]. *mBio*, 2017, 8(4): e00764 – e00717.
- [79] Zhang C J, Wang F, Wang R H, et al. Drought stress affects bacterial community structure in the rhizosphere of *Paeonia ostii* ‘Feng Dan’ [J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2023, 98(1): 109 – 120.
- [80] Naylor D, DeGraaf S, Purdom E, et al. Drought and host selection influence bacterial community dynamics in the grass root microbiome [J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(12): 2691 – 2704.
- [81] Xu L, Coleman – Derr D. Causes and consequences of a conserved bacterial root microbiome response to drought stress [J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2019, 49: 1 – 6.
- [82] Chen Y L, Yao Z M, Sun Y, et al. Current studies of the effects of drought stress on root exudates and rhizosphere microbiomes of crop plant species [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(4): 2374.
- [83] de Vries F T, Griffiths R I, Knight C G, et al. Harnessing rhizosphere microbiomes for drought – resilient crop production [J]. *Science*, 2020, 368(6488): 270 – 274.
- [84] Fitzpatrick C R, Copeland J, Wang P W, et al. Assembly and ecological function of the root microbiome across angiosperm plant species [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(6): E1157 – E1165.
- [85] 王硕, 邢亚娟, 闫国永, 等. 施氮对阔叶红松林土壤微生物多样性和群落结构的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2023, 51(10): 106 – 112, 120.
- [86] Janas K M, Posmyk M M. Melatonin, an underestimated natural substance with great potential for agricultural application [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, 35(12): 3285 – 3292.
- [87] Jiang C Q, Cui Q R, Feng K, et al. Melatonin improves antioxidant capacity and ion homeostasis and enhances salt tolerance in maize seedlings [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(4): 82.
- [88] 魏茜雅, 林欣琪, 梁腊梅, 等. 褪黑素引发处理提高朝天椒种子萌发及幼苗耐盐性的生理机制 [J]. *江苏农业学报*, 2022, 38(6): 1637 – 1647.
- [89] Madigan A P, Egidi E, Bedon F, et al. Bacterial and fungal communities are differentially modified by melatonin in agricultural soils under abiotic stress [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 2616.
- [90] Xiao R H, Han Q, Liu Y, et al. Melatonin attenuates the urea – induced yields improvement through remodeling transcriptome and rhizosphere microbial community structure in soybean [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 903467.
- [91] Koch R A, Yoon G M, Aryal U K, et al. Symbiotic nitrogen fixation in the reproductive structures of a basidiomycete fungus [J]. *Current Biology*, 2021, 31(17): 3905 – 3914. e6.
- [92] Zhang H S, Wu X H, Li G, et al. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and phosphate – solubilizing fungus (*Mortierella* sp.) and their effects on *Kosteletzkya virginica* growth and enzyme activities of rhizosphere and bulk soils at different salinities [J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47(5): 543 – 554.
- [93] Barka E A, Vatsa P, Sanchez L, et al. Taxonomy, physiology, and natural products of Actinobacteria [J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2015, 80(1): 1 – 43.
- [94] Santos – Medellín C, Liechty Z, Edwards J, et al. Prolonged drought imparts lasting compositional changes to the rice root microbiome [J]. *Nature Plants*, 2021, 7: 1065 – 1077.
- [95] Ye F, Jiang M, Zhang P, et al. Exogenous melatonin reprograms the rhizosphere microbial community to modulate the responses of barley to drought stress [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(17): 9665.
- [96] Jiang Y N, Wang W X, Xie Q J, et al. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi [J]. *Science*, 2017, 356(6343): 1172 – 1175.