

田花丽,谢富欣,汪鑫,等.褪黑素缓解植物水分胁迫的研究进展与应用前景[J].江苏农业科学,2026,54(8):1-8.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2026.08.001

# 褪黑素缓解植物水分胁迫的研究进展与应用前景

田花丽<sup>1</sup>,谢富欣<sup>1</sup>,汪鑫<sup>2</sup>,董鹏<sup>1</sup>,王飞雪<sup>1</sup>,张文菁<sup>1</sup>,刘焱<sup>1</sup>

(1. 南阳市科学院,河南南阳 473000; 2. 南阳农业职业学院,河南南阳 473000)

**摘要:**本文从褪黑素(melatonin)所起的作用以及它在植物水分胁迫中的调控网络展开阐述,剖析褪黑素在植物面对干旱以及涝渍胁迫时存在的差异,以及在缓解植物水分胁迫过程中的生理以及分子机制。综合整理最新的相关研究进展,全面且细致地探讨褪黑素对氧化防御系统、气孔运动、光合保护、渗透调节、离子稳态以及表观遗传修饰等方面的调控作用。在此基础上,分析当前研究的局限性,指出基础研究、遗传改良及品种选育等领域存在的知识缺口,以期期为外源褪黑素在植物水分胁迫中的绿色抗逆技术研发提供参考。

**关键词:**褪黑素;水分胁迫;响应干旱;涝渍;机制;光合作用;表观遗传

**中图分类号:**S184 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2026)08-0001-08

全球范围内极端气候事件频发,干旱与洪涝灾害的破坏性日益凸显。在此背景下,水分胁迫已成为农业可持续发展领域关注的首要非生物逆境因子<sup>[1-2]</sup>。据相关数据显示,作物产量因干旱胁迫作用,每年下降幅度达到 15%~30%,而涝渍胁迫在湿润以及半湿润地区每年所造成的经济损失更是超过了百亿美元<sup>[3]</sup>。因此,开发出高效抗逆技术和产品迫在眉睫。

干旱胁迫常打破植物体内水分平衡,触发气孔关闭,显著抑制光合作用,加剧活性氧(ROS)的积累,渗透调节出现紊乱等生理代谢问题相继显现<sup>[4]</sup>。由此可见,上述连锁反应对植物正常生长构成严重威胁。魏臣杰等的研究表明,处于干旱胁迫状态下的植物个体,其叶片相对含水量呈现 10% 下降幅度,光合作用速率发生 20%~40% 的显著降低现象。与此同时,丙二醛(MDA)含量亦呈现出明显上升趋势,膜脂过氧化损伤程度随之加剧化发展<sup>[5]</sup>。当植物遭受涝渍胁迫时,土壤中氧气不足会导致根系无氧呼吸作用增强,乙醇等有害物质累积,长时间的无氧呼吸还会引发根系腐烂、矿质元素吸收受阻及地上部生长受抑制等生理异常<sup>[6]</sup>。

张祖新等研究发现,经过 72 h 涝渍处理的玉米植株,其根系乙醇脱氢酶(ADH)活性可达到对照组的 3~5 倍水平化提升,而根系生物量则出现超过 40% 幅度的缩减<sup>[7]</sup>。

在传统抗逆技术领域,化学药剂施用等手段存在环境污染物排放的风险性。抗逆品种选育不仅周期较长,其遗传背景亦表现出复杂化的特征。因此,开发出环境友好型且高效化的抗逆调控物质已成为当前研究工作的重点方向。作为广泛分布于动植物界的古老信号分子之一,N-乙酰-5-甲氧基色胺(简称褪黑素)具有生物可降解性、毒性低微以及多重生理效应特性等优势<sup>[8-9]</sup>。自植物体内褪黑素于 1995 年被首次检测到以来,这一物质所展现出的“绿色抗逆调控剂”核心价值迅速引起学界广泛重视<sup>[10-14]</sup>。本文旨在超越现有综述视角,聚焦水分胁迫的 2 个侧面——干旱与涝渍,通过剖析褪黑素在 2 种胁迫下调控的共性与特异性,进而深入探讨不同水分胁迫下关键信号通路(如 ROS、激素、Ca<sup>2+</sup>等)之间的交互作用,以及褪黑素介导的表观遗传调控,力图构建一个整合生理机制、分子响应、应用瓶颈与前景褪黑素响应水分胁迫的研究框架,为未来抗逆技术的发展提供更具实践指导意义的理论支撑。

## 1 褪黑素及其在植物水分胁迫中的应用

### 1.1 褪黑素概述

褪黑素广泛分布于植物的各组织器官当中,其具体含量会随着植物种类不同、组织器官所存在的

收稿日期:2025-07-07

基金项目:国家特色油料产业技术体系建设专项(编号:CARS-14-2-19)。

作者简介:田花丽(1984—),女,河南南阳人,硕士,助理研究员,研究方向为分子育种。E-mail:hualitian0@163.com。

通信作者:刘焱,研究员,研究方向为芝麻遗传育种。E-mail:nysesame@126.com。

差异以及发育阶段的变化而呈现出不一样的状况,在种子从休眠状态被打破、幼苗生长以及面对逆境作出响应的整个过程中,褪黑素均扮演着重要角色<sup>[8-12]</sup>(图 1)。

植物褪黑素的生物合成始于色氨酸,有经典与替代 2 条主要路径(图 2)<sup>[9]</sup>。值得关注的是,合成路径过程中的关键酶,如色氨酸脱羧酶(TDC)、色胺 5-羟化酶(T5H)、N-乙酰基转移酶(SNAT)、5-羟吲哚-O-甲基转移酶(ASMT)、羟基吲哚-O-基转移酶(HIOMT)等活性受到光照、温度及胁迫环境的精确调控,且植物体内独特的褪黑素反向代谢(N-乙酰血清素→血清素)为褪黑素水平的动

态平衡提供了精细调节机制<sup>[13]</sup>。

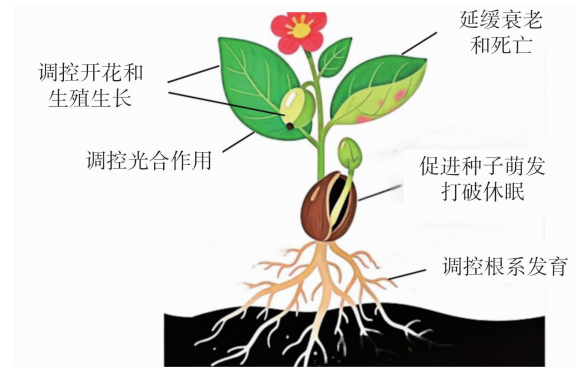
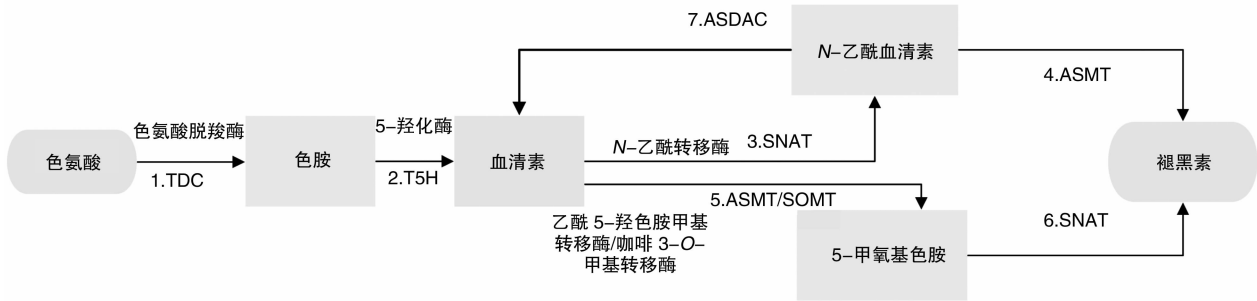


图 1 褪黑素在植物中的作用



1—色氨酸在色氨酸脱羧酶(TDC)的作用下脱羧生成色胺; 2—色胺经色胺 5-羟化酶(T5H)催化形成 5-羟色胺(血清素); 3—5-羟色胺在 N-乙酰基转移酶(SNAT)的作用下乙酰化生成 N-乙酰血清素; 4—N-乙酰血清素由 5-羟吲哚-O-甲基转移酶(ASMT)催化甲基化形成褪黑素; 5—胁迫条件下, 羟基吲哚-O-甲基转移酶(HIOMT)将 5-羟色胺甲基化为 5-甲氧基色胺; 6—经 N-乙酰基转移酶(SNAT)乙酰化生成褪黑素; 7—N-乙酰血清素可在脱乙酰酶作用下转化为血清素。步骤 1、2、3、4 为经典途径; 步骤 1、2、5、6 为替代途径

图 2 植物中褪黑素的合成途径

### 1.2 褪黑素在植物水分胁迫中的应用

褪黑素在农业生产方面的应用,主要通过叶面喷施、根部灌溉和种子处理等方式来进行。不同施用方式、施用时期下的施用效果也存在差异,结果如表 1 所示。施用时期对褪黑素所产生的抗逆效果至关重要。在干旱胁迫出现前 24 h,采取具有预防性的施用褪黑素举措,能够有效地提升植物的耐旱能力。涝渍胁迫发生后 6 h 内,实施补救性施用措施,可有效减轻植物所受到的损伤情况。

## 2 褪黑素参与植物不同水分胁迫类型的响应

### 2.1 褪黑素缓解植物水分胁迫应答的调控机制

褪黑素参与植物水分胁迫应答调控涉及多层次信号网络,其可感知信号起始,启动级联反应,构建抗氧化防御系统,激活转录因子调控网络,并且介导激素信号相互作用,最终达成渗透调节和离子稳态的协同维持,实现生理效应的整合效果<sup>[2,14]</sup>。综合当前已有研究,褪黑素缓解植物水分胁迫的效

应机制如图 3 所示。

### 2.2 褪黑素在不同水分胁迫类型中的差异化响应

研究表明,褪黑素在干旱与涝渍胁迫中的功能表现存在明显差异,但其核心作用机制相通,均通过调控相关信号通路和代谢途径来维持细胞稳态,进而增强植物的生存能力。以下从气孔调节、能量代谢及离子平衡 3 个关键方面进行对比分析(表 2)。

## 3 褪黑素缓解植物水分胁迫的生理与分子机制

### 3.1 氧化防御系统的调控

作为高效的天然抗氧化剂,褪黑素表现突出。褪黑素不仅能直接清除 ROS,更能通过系统性上调超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、APX 等关键抗氧化酶的基因表达与活性,构建多层次防御体系<sup>[23]</sup>。赵丽英等研究发现,在干旱胁迫条件下,植物体内活性氧(ROS)会出现大量堆积的情况,并且对细胞膜脂、蛋白质和核酸发起攻击,进而引发氧化损伤<sup>[34]</sup>。姜超强等研

表 1 褪黑素在植物水分胁迫研究中的实例

植物种类	胁迫类型	褪黑素浓度	胁迫类型	主要观测参数	效果	文献
冬小麦	水盐复合胁迫	100 μmol/L	种子引发(浸种处理)	根系导水率、脯氨酸含量、MDA 含量、Na <sup>+</sup> 吸收量、K <sup>+</sup> 吸收量	单株根系导水率提升 53%，理论层面导水率提升 378%；同时脯氨酸含量上升 23%，MDA 含量下降 36%，Na <sup>+</sup> 吸收有所减少，K <sup>+</sup> 吸收有所增加	[15]
向日葵	干旱胁迫	100 μmol/L	胁迫前叶面喷施(2 次)	株高、叶绿素含量、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性、MDA 含量	叶绿素含量提高 61.43%，株高增加 7.13%，干重上升 12.48%；SOD、POD、CAT 活性均有提升，MDA 的含量则有所下降	[16]
贡菊	淹水胁迫	100 μmol/L	胁迫后叶面喷施	净光合速率、相对电导率、MDA 含量、干重	净光合速率提高 14.46%，干重增加 18.13%；丙二醛含量降低 26.89%，相对电导率下降 23.86%	[17]
棉花	盐旱复合胁迫	150 μmol/L	苗期叶面喷施	生物量、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性、可溶性糖含量、可溶性蛋白含量	根部施加时生物量出现 29.6% 的增长，SOD 活性提高 14.91%，CAT 活性提升 33.74%，可溶性糖含量增加 17.17%，可溶性蛋白含量上升 6.37%	[18]
甘蓝	干旱胁迫(PEG)	100 μmol/L	胁迫前叶面喷施	叶绿素含量、F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> 、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性	叶绿素含量提高 70.79%，F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> 的值上升 47.29%；SOD 活性在叶部是原来的 1.37 倍，在根部则是原来的 1.89 倍；CAT 活性在叶部达到原来的 2.75 倍，在根部为原来的 2.08 倍；MDA 含量降低 51.09%	[19]
黑麦草/苜蓿	干旱胁迫	100 μmol/L	叶面喷施或根施	生物量、N 吸收量、P 吸收量、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性	叶面喷施下，黑麦草的生物量出现 14.5% 的增长，而苜蓿的生物量增长更是达到 36.6%。在采取根施时，黑麦草的生物量增幅为 29.6%，苜蓿的生物量增幅则高达 49.1%。不论是叶面喷施还是根施，其叶片中的 N 和 P 吸收量均有不同程度地提升，CAT 活性也呈现较为明显的上升趋势	[20-21]
水稻	低温 + 淹水胁迫	ABA + MT 复合剂	种子预处理	萌发率、SOD 活性、MDA 含量	种子萌发率提高 76.56% (ABA + 褪黑素)；MDA 含量下降 23%，SOD 活性显著提高	[22-23]
大豆	干旱	200 μmol/L	叶面喷施后胁迫处理	叶片相对电导率、可溶性蛋白含量、可溶性糖含量、硝酸还原酶活性、谷氨酰胺合成酶活性	叶片相对电导率降低，渗透调节物质含量增加，提高氮代谢相关酶活性	[24]
玉米	干旱	100 μmol/L	叶面喷施后胁迫处理	株高、鲜重、干重、根系活力、叶绿素含量	株高、鲜重、干重和根系活力均高于对照组，叶绿素含量下降幅度小于对照组	[25-26]

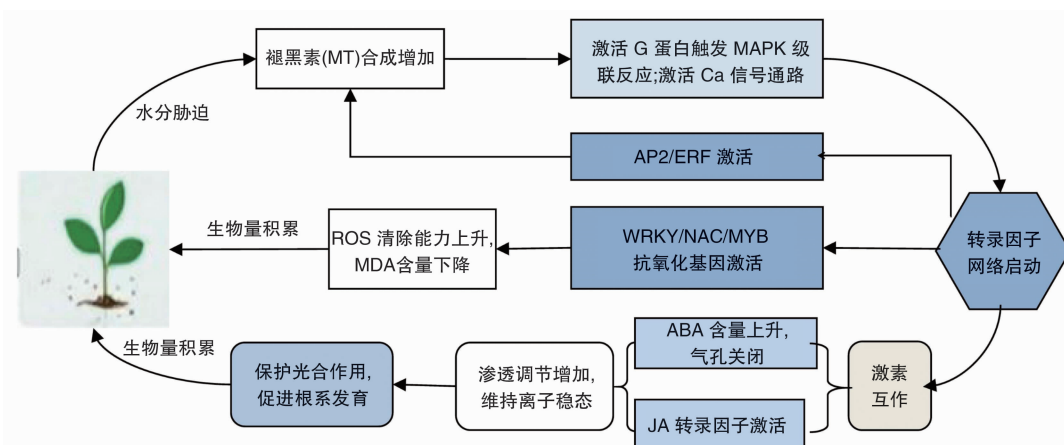


图 3 褪黑素缓解植物水分胁迫的调控网络

究发现,褪黑素凭借其吲哚环结构的电子供体特性,能够直接将·OH和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>淬灭掉,清除效率要比谷胱甘肽(GSH)高出3~5倍<sup>[35]</sup>。外源褪黑素可显著增强植物的抗氧化能力。苗含笑等研究发现,

施用100 μmol/L褪黑素能让处于干旱胁迫下的小麦叶片H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量降低40%~50%,MDA含量减少30%~40%,有效地缓解膜脂过氧化损伤<sup>[36-37]</sup>。崔桂宾研究发现,在不同作物、不同水分胁迫下,外源

表 2 干旱与涝渍胁迫下褪黑素调控的差异机制对比

生理过程	干旱胁迫响应机制	涝渍胁迫响应机制
气孔调节/通气组织	抑制 ABA 合成、OST1 激酶活性,维持气孔开放;提高植物对水分的利用效率,减少因蒸腾而失水 <sup>[27]</sup>	乙烯信号通路受到抑制,皮层细胞程序性死亡而形成通气孔隙;缓解根系缺氧压力,促进气体交换 <sup>[28]</sup>
能量代谢	保护叶绿体类囊体结构,维持光合效率;上调光合相关基因(如 <i>RbcL</i> ),保护 rubisco 活性;维持 ATP 合成,抑制呼吸作用抑制 <sup>[27]</sup>	对糖酵解途径进行调控,促进乙醇发酵;上调 <i>ADHI</i> 和 <i>PDC2</i> 基因表达水平,以此来增强乙醇脱氢酶和丙酮酸脱羧酶的活性 <sup>[29]</sup> ;维持厌氧条件下的 ATP 供应,避免能量代谢崩溃 <sup>[30-31]</sup>
渗透/离子调节	促进渗透调节物质如脯氨酸、可溶性糖等的积累;使细胞渗透压维持稳定,减少水分流失 <sup>[32]</sup>	对 $\text{Na}^+$ 、 $\text{K}^+$ 等离子转运蛋白加以调控,降低有毒离子的吸收情况;使细胞内离子处于稳定状态,进而减轻离子毒害 <sup>[33]</sup>

注:PDC2 为丙酮酸脱氢酶,OST1 为开放气孔 1,*RbcL* 为核酮糖 - 1,5 - 二磷酸羧化酶大亚基基因,rubisco 为核酮糖 - 1,5 - 二磷酸羧化酶,ATP 为三磷酸腺苷。

褪黑素处理对于抗氧化酶活性均具有提升效果,但针对不同酶活性所产生的影响差异显著,特别是对于干旱的环境下 SOD 活性的提升最为显著,为今后褪黑素在植物水分胁迫上的针对性应用提供了参考依据<sup>[38]</sup>。褪黑素的这种保护效应具有物种和胁迫类型依赖性(表 3),揭示其调控网络的复杂性。

表 3 褪黑素对部分作物抗氧化酶活性的影响

作物	胁迫类型	SOD 活性提升 (%)	POD 活性提升 (%)	CAT 活性提升 (%)	参考文献
小麦	干旱	50 ~ 100	30 ~ 70	20 ~ 50	[38 - 40]
大豆	干旱	40 ~ 80	25 ~ 60	15 ~ 40	[41 - 44]
南瓜	涝渍	15 ~ 30	20 ~ 40	10 ~ 25	[45]
番茄	干旱	20 ~ 40	30 ~ 50	15 ~ 30	[46]
紫楠	涝渍	30 ~ 50	40 ~ 60	15 ~ 25	[33]
棉花	涝渍	9.0	10.2	16.8	[29]

当面临干旱胁迫时,褪黑素会依靠 MPK6 ~ MYB44 模块来启动 *FeSOD* 基因的表达,其表达量会上调 2 ~ 3 倍,同时凭借 *NAC072* 转录因子与 APX2 启动子区相结合的方式,进而强化 APX 活性<sup>[47]</sup>。WRKY、MYB、NAC 等转录因子家族在褪黑素所介导的胁迫响应过程中发挥着关键作用<sup>[48-50]</sup>。在干旱胁迫条件下,褪黑素会促使 *DREB2A* 和 *MYB96* 转录因子表达,从而强化对下游抗旱基因的调控效果<sup>[27]</sup>;涝渍胁迫条件下会激活 HY5(低氧响应)和 ERFVII<sub>s</sub> 转录因子,通过这种方式来对厌氧代谢基因表达加以调节<sup>[51]</sup>。正是这些转录因子所产生的调控作用,构建了褪黑素对水分胁迫作出响应的基因表达网络,从而让植物在水分胁迫中呈现出更为积极的抗逆表现。

### 3.2 气孔运动与光合作用的调节

水分胁迫会对植物的光合作用产生抑制作用,

导致作物产量有所降低。而褪黑素能够对光合器官结构和功能起到保护作用,进而维持光合效率。赵成凤等通过电镜观察发现,干旱胁迫条件下,经褪黑素处理的玉米叶片叶绿体类囊体结构能够保持完整状态,基粒片层排列较为整齐,而对照组叶绿体出现膨胀和类囊体解体现象;从生理指标测定来看,经过褪黑素处理后,能够让干旱下净光合速率( $P_n$ )维持在对照组的 80% 左右,光系统 II (PS II) 下最大光化学效率( $F_v/F_m$ )下降的幅度也将减少 50%<sup>[52-53]</sup>。陈东等研究发现,在涝渍胁迫中,褪黑素处理能够使得水稻叶片叶绿素含量提高 30% ~ 40%,净光合速率提高 25% ~ 35%<sup>[22]</sup>。

任元龙等的研究表明,褪黑素可调节气孔运动,作为水分蒸发和  $\text{CO}_2$  吸收的关键通道,气孔在褪黑素作用下通过上调光合相关基因表达、保护 rubisco 活性等方式,减少水分散失并维持稳定的  $\text{CO}_2$  吸收,从而保护光合机构不受氧化损伤。在甘蓝幼苗干旱胁迫试验中,褪黑素处理使  $F_v/F_m$  值提升 47.29%,光合电子传递效率显著改善;在涝渍条件下,褪黑素还能提高叶绿素合成效率,促进光合作用<sup>[19]</sup>。

涝渍胁迫会促进乙烯合成,导致叶片出现脱落,而褪黑素能够抑制乙烯合成,减少叶片脱落。王晓研究发现,褪黑素还能够调节生长素、细胞分裂素等激素的合成与代谢,促进地上部生长<sup>[54]</sup>。卢维娜等研究发现,经过褪黑素处理后,能够使涝渍条件下黄瓜幼苗株高增加 20% ~ 30%,叶片数量增多<sup>[55]</sup>。Shreya 等研究发现,在干旱胁迫中,褪黑素通过抑制基因 *NCED3* (9 - 顺式环氧类胡萝卜素双加氧酶)表达,从而减少脱落酸 (ABA) 的合成量,致使叶片 ABA 含量降低 30% ~ 50%;同时还对 OST1 激酶 (SnRK2.6) 的活性产生抑制作用,减少 SLAC1/

SLAH3 阴离子通道的磷酸化程度,从而维持气孔处于开放状态,极大地提高光合作用效率<sup>[56]</sup>。

### 3.3 渗透调节与离子稳态重建

在水分胁迫发生时,植物会通过积累渗透调节物质来维持自身细胞渗透压。褪黑素可促使脯氨酸、可溶性糖、甜菜碱等渗透调节物质积累,这些物质的积累对于维持细胞膨压很有帮助,可以缓解水分胁迫所带来的伤害<sup>[45]</sup>。秦彬等研究发现,干旱胁迫状态下,经褪黑素处理大豆幼苗内脯氨酸含量提升 2~4 倍,可溶性糖含量增加 50%~100%<sup>[42]</sup>;在涝渍胁迫下,南瓜幼苗中根系的可溶性蛋白含量提高 30%~50%<sup>[57-58]</sup>。

在离子稳态调控方面,褪黑素可借助激活质膜  $H^+ - ATPase$  来推动  $Na^+$  外排,使  $K^+$  得以保留,进而维持细胞内部的离子平衡。Altaf 等研究发现,番茄在遭受涝渍胁迫下,经褪黑素处理后其根部  $Na^+$  含量降低 40%,干叶中  $K^+$  含量能够维持在 3%~4% 之间,而对照组仅有 1.5%,显著缓解了离子毒害<sup>[59-60]</sup>。在涝渍胁迫下,植物根系处于缺氧条件下,有氧呼吸会受到抑制,无氧呼吸将更为活跃,导致乙醇、乳酸等有害物质不断积累,ATP 合成也相应减少。褪黑素可以通过调控糖酵解途径和线粒体功能的方式来维持细胞能量稳态。褪黑素能够抑制乙醇积累,且抑制程度达到 50%~60%,从而避免根细胞出现中毒现象<sup>[13]</sup>。通过电镜观察发现,涝渍胁迫下,经褪黑素处理的南瓜根系线粒体嵴结构完整,而对照组则出现线粒体肿胀、嵴消失现象。从分子机制层面分析发现,褪黑素能够抑制电压依赖性阴离子通道(VDAC)过度开启,进而阻止细胞色素 c 发生泄漏,减少程序性细胞死亡(PCD)的发生,以此来维持线粒体的功能<sup>[45]</sup>。

褪黑素与  $Ca^{2+}$  信号之间也存在紧密的相互作用,其借助对钙调蛋白(CaM)表达的调节,对细胞内  $Ca^{2+}$  浓度和分布状况产生影响,参与到胁迫响应当中。常静静研究发现,在干旱胁迫下,褪黑素凭借 CaM(钙调蛋白)-CIPK 网络激活 CPK8,通过对 RBOHD 进行磷酸化的方式来调控 ROS 爆发情况<sup>[61]</sup>;Kumar 等研究发现,在涝渍条件下,褪黑素诱导胞质  $Ca^{2+}$  升高,激活 CBL1-CIPK23 钙信号模块,CBL1 感知  $Ca^{2+}$  后与 CIPK23 互作,磷酸化激活 AKT1 钾通道促进  $K^+$  吸收,并调控 SOS1  $Na^+/H^+$  逆向转运体维持  $Na^+$  稳态,形成  $Ca^{2+}$  介导的离子信号整合节点<sup>[62]</sup>。Giraldo-Acosta 等研究发现,褪黑素

还可激活 HY5 转录因子,推动 KAT1 钾通道的基因表达,维持保卫细胞的膨压状态,进而形成褪黑素-ABA-SnRK2 的信号调控模式<sup>[63]</sup>。褪黑素与植物体内离子的交互作用,有助于调控离子通道蛋白的表达,维持细胞渗透压,提升植物应对胁迫的能力。

### 3.4 水分与养分吸收优化

根系作为植物感知和响应干旱胁迫的核心器官,其发育过程受到褪黑素的显著调控,进而增强植物从土壤中获取水分的能力。Kaur 等的研究表明,褪黑素能有效促进侧根形成和主根伸长,从而增加根系的深度,扩展其吸收表面积<sup>[64-65]</sup>。Yu 等研究发现,经过 10  $\mu mol/L$  褪黑素处理,能够使拟南芥的侧根密度出现 30%~50% 的增加,主根长度也随之延长 20%<sup>[66]</sup>;杨馨仪等在玉米研究中进一步揭示,褪黑素处理显著提高 0~40 cm 土层根系生物量的占比,提升了 55%~70%,直接增强根系从深层土壤获取水分的能力<sup>[67]</sup>。在涝渍胁迫条件下,臧祎娜等的研究阐明了褪黑素通过抑制乙烯信号,表现为下调 *ERF-VII* 基因表达的方式,诱导皮层细胞程序性死亡,最终使通气组织孔隙率提高 2~3 倍,显著改善了根系氧气供给状况<sup>[8]</sup>。

从根系生理功能方面看,褪黑素可提升根系的吸水和渗透调节能力。Fu 等研究发现,褪黑素种子引发处理可通过调控水通道蛋白基因表达,显著提高小麦根系导水率,改善干旱和盐胁迫下的水分吸收能力。同时,褪黑素处理能提高根系脯氨酸含量,增强渗透调节能力,从而提升小麦抗旱性<sup>[68-69]</sup>。褪黑素还能够凭借调控根系细胞周期相关基因(如 *CYCD3;1*)的表达,促进根系细胞分裂和延伸生长。Liu 等研究发现,在南瓜幼苗中经由 100  $\mu mol/L$  褪黑素处理,能显著增加根系通气组织的形成程度,提高其耐涝性能<sup>[45]</sup>。田强研究发现,在涝渍胁迫下,褪黑素处理可使番茄根系的侧根密度增加 40%~60%,进而改善根系的氧气供应状况<sup>[60]</sup>。闵江艳在对苦荞的研究中发现,涝渍胁迫环境中,褪黑素借助 *ERF-VII-HRE2* 通路来上调 *ADHI*(乙醇脱氢酶)和 *PDC2*(丙酮酸脱羧酶)基因的表达,其上调幅度达到 3~5 倍,确保根系 ATP 水平在渍水 3 d 后仍能够达到 80 nmol/g,而对照组仅为 30 nmol/g<sup>[32]</sup>;同时,Wang 等研究发现,褪黑素还可以抑制依赖性阴离子通道(VDAC)出现过度开放的状况,防止细胞色素 c 发生泄漏现象,减少程序性细胞死亡的情况,从而形成褪黑素-低氧-ADH/

PDC 的信号模块<sup>[70]</sup>。

褪黑素能够借助提升根系水通道蛋白的表达程度,进而提高细胞针对水分跨膜运输的效率,在养分吸收这一层面上,褪黑素可以激活根系质膜上面的离子转运蛋白,推动氮、磷等物质吸收,并且通过调控根尖细胞内的  $\text{Ca}^{2+}$  信号,强化养分转运载体的活性,以此间接确保水分以及养分的吸收通路保持畅通,这在逆境情况下对于维持植物营养平衡有着极为重要的作用。

### 3.5 表观遗传修饰参与

在褪黑素介导的针对水分胁迫响应过程中,表观遗传调控占据着极为关键的地位。经过褪黑素处理后,植物的全基因组甲基化修饰会发生相应的变化,进而会对基因表达产生一定的影响。Ali 等研究发现,褪黑素处理使得 DREB2A 启动子区出现去甲基化现象,其甲基化水平降低 15% ~ 20%,从而增强抗旱基因的持续表达<sup>[71]</sup>。在组蛋白修饰方面,Mukhopadhyay 等研究发现,褪黑素会推动激活标记 H3K4me3 在 HSP70 基因位点不断富集,从而强化热激蛋白的表达,提升植物面对多种不同胁迫时的耐受能力<sup>[72]</sup>。由 microRNA 所介导的基因沉默同样受到褪黑素调控,特日格乐等研究发现,miR398 对铜锌超氧化物歧化酶(CSD)展开的调控操作,会在转录后阶段对植物抗逆性起到影响作用<sup>[73]</sup>。

表观遗传调控机制为褪黑素诱导的胁迫记忆及持久抗逆性奠定了分子基础。在水分胁迫等环境压力下,褪黑素作为表观遗传网络的信号枢纽,通过重塑染色质结构快速激活耐旱、耐涝等相关基因,增强细胞对氧化损伤的耐受能力,并维持染色质重塑因子的氧化还原稳态。这一机制为作物抗逆育种提供了表观遗传靶向调控的理论依据。

## 4 展望与结论

近年来,在增强植物水分胁迫抗性方面的研究已取得重要进展,其不同胁迫类型下的调控差异及生理分子机制正逐渐明晰。本文系统梳理了相关进展,但以下关键领域仍需深入探索。

一是深化基础应用研究。当前对褪黑素作用机制的理解仍存在盲区,尤其是信号传导网络中存在的“黑箱”问题亟待破解。虽然褪黑素通过调控 ABA/乙烯信号拮抗、氧化防御等途径发挥功能已获证实,但淹水胁迫下乙烯信号的主导作用,以及褪黑素对叶绿体(光合保护)、线粒体(能量代谢)和液

泡(离子平衡)的精细调控机制尚不清晰。未来研究需整合转录组与代谢组分析,精准鉴定胁迫特异性响应基因,为靶向调控提供分子基础。

二是加强遗传改良和品种选育。着力挖掘关键基因资源,运用基因编辑技术,靶向褪黑素合成酶基因或 ROS 清除通路等方式,创制具有高内源褪黑素的作物新种质;利用分子设计育种,构建“抗逆-增产”智能调控回路,导入对水分敏感的作物中,培育出能够抵抗水分胁迫并且实现稳定产量的农作物品种。

三是农业应用上实现精准转化。继续在开发纳米载体或脂质体包埋技术方面加强研究,提高外源褪黑素的吸收效率,延长持效期,提升田间应用效率。进一步加强褪黑素与水杨酸、硅等物质的协同效应,加强不同浓度不同配比的复合制剂研究,增强外源褪黑素在作物抗旱耐涝韧性方面的应用研究。同时,建立褪黑素施用的环境安全评价体系,深入剖析在土壤中相关成分的残留和降解情况,进而为全球粮食安全与生态可持续发展大目标提供关键支撑作用。

四是拓展对次生代谢的调控研究。褪黑素的应用价值不仅限于增强作物抗逆性,还体现在显著提升农产品品质与附加值方面。外源褪黑素处理可有效提高果实中抗氧化物质含量,并促进药用植物有效成分的积累,展现出延缓果实衰老、延长货架期及提升药材品质的显著潜力<sup>[74-76]</sup>。因此,系统解析褪黑素对次生代谢途径关键酶基因表达的调控机制,将为创制高品质经济作物开辟全新的技术路径。

### 参考文献:

- [1]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.
- [2]梁甜甜,张艳军,李燕,等. 褪黑素缓解植物涝渍胁迫的生理和分子机制[J]. 植物生理学报, 2023, 59(1): 44-54.
- [3]严加坤,周奇,刘莉. 褪黑素处理对干旱胁迫下玉米种子萌发的影响[J]. 山西农业科学, 2019, 47(2): 159-161, 193.
- [4]Talaat N B. Drought stress alleviator melatonin reconfigures water-stressed barley (*Hordeum vulgare* L.) plants' photosynthetic efficiency, antioxidant capacity, and endogenous phytohormone profile [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, 24(22): 16228.
- [5]魏臣杰,李舒琦,邓飞,等. 干旱胁迫下  $\gamma$ -氨基丁酸喷施对燕麦幼苗生长及叶绿素荧光参数的影响[J]. 草地学报, 2025, 33

- (2):489-497.
- [6]张 昊,刘振宏,曾宁波,等. 渍涝对不同耐性花生品种根系形态特征及解剖结构的影响[J]. 中国油料作物学报,2022,44(4):884-892.
- [7]张祖新,姜华武,魏中一,等. 淹水胁迫下不同耐渍性玉米自交系根系中的酶学研究[J]. 湖北农业科学,2003,42(3):25-27,24.
- [8]臧祎娜,张德闪,李海港,等. 褪黑素调控根系生长和根际互作的机制研究进展[J]. 植物营养与肥料学报,2019,25(4):671-682.
- [9]Yu Y,Lv Y,Shi Y N,et al. The role of phyto-melatonin and related metabolites in response to stress[J]. *Molecules*,2018,23(8):1887.
- [10]Gu Q,Xiao Q Q,Chen Z P,et al. Crosstalk between melatonin and reactive oxygen species in plant abiotic stress responses:an update [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(10):5666.
- [11]Yang K,Sun H C,Liu M X,et al. Morphological and physiological mechanisms of melatonin on delaying drought-induced leaf senescence in cotton [J]. *International Journal of Molecular Sciences*,2023,24(8):7269.
- [12]Erland L A E. Views and perspectives on the indoleamines serotonin and melatonin in plants: past, present and future [J]. *Plant Signaling & Behavior*,2024,19(1):2366545.
- [13]Li J P,Liu J,Zhu T T,et al. The role of melatonin in salt stress responses[J]. *International Journal of Molecular Sciences*,2019,20(7):1735.
- [14]Arnao M B,Hernández-Ruiz J. Melatonin and its relationship to plant hormones[J]. *Annals of Botany*,2018,121(2):195-207.
- [15]付媛媛. 褪黑素引发调控水盐胁迫下冬小麦幼苗根系导水率的生理机制[D]. 阿拉尔:塔里木大学,2023:3-4.
- [16]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.
- [17]陶 雷,李 诚,吴 双,等. 叶面喷施褪黑素对淹水胁迫下茼蒿幼苗生长的影响[J]. 现代农业科技,2024(1):87-90.
- [18]陈明媛,罗雪梅,何皇城,等. 褪黑素对棉花苗期盐与干旱胁迫的生理缓解效应研究[J]. 石河子大学学报(自然科学版),2023,41(1):44-50.
- [19]任元龙,马 蓉,王晓卓,等. 叶面喷施褪黑素对甘蓝幼苗干旱胁迫的缓解作用[J]. 浙江农业学报,2025,37(2):338-348.
- [20]吉国强,周 磊,刘志冰. 丛枝菌根真菌和褪黑素对多年生黑麦草抗旱性的影响[J]. 江苏农业科学,2024,52(14):161-168.
- [21]张 玲,麻冬梅,刘晓霞,等. 根灌外源褪黑素对干旱胁迫下紫花苜蓿生理特性的影响研究[J]. 草地学报,2024,32(1):198-206.
- [22]陈 东,李 强,彭 彦,等. 淹水胁迫下褪黑素浸种对水稻幼苗生长的影响[J]. 华北农学报,2019,34(3):129-136.
- [23]朱春权,魏倩倩,项兴佳,等. 褪黑素和茉莉酸甲酯基质育秧对水稻耐低温胁迫的调控作用[J]. 作物学报,2022,48(8):2016-2027.
- [24]邹京南,曹 亮,王梦雪,等. 外源褪黑素对干旱胁迫下大豆结荚期光合及生理的影响[J]. 生态学杂志,2019,38(9):2709-2718.
- [25]Shakeel A. 外源褪黑素对玉米苗期盐旱胁迫下抗逆生理及灌浆期抗衰老能力与激素应答的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2020:8-12.
- [26]赵成凤. 外源褪黑素提高玉米苗期抗旱性的生理及分子基础[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2022:7-11.
- [27]Dzinyela R,Hwarari D,Opoku K N,et al. Enhancing drought stress tolerance in horticultural plants through melatonin-mediated phytohormonal crosstalk [J]. *Plant Cell Reports*, 2024, 43(11):272.
- [28]Cao Y,Du P H,Yin B Y,et al. Melatonin and dopamine enhance waterlogging tolerance by modulating ROS scavenging, nitrogen uptake, and the rhizosphere microbial community in *Malus hupehensis*[J]. *Plant and Soil*,2022,483:475-493.
- [29]梁甜甜. 褪黑素缓解棉花淹水胁迫的效应及机制[D]. 济南:山东大学,2023:4-10.
- [30]熊海琳. 外源褪黑素和水杨酸对干旱胁迫下白三叶种子萌发和幼苗生理特性的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2024:5-7.
- [31]古威彬,陆玲鸿,宋根华,等. 褪黑素预处理对桃耐涝性的调控效应[J]. 浙江农业学报,2022,34(9):1911-1924.
- [32]闵江艳. 外源褪黑素对苦苣苔干旱胁迫的缓解效应研究[D]. 贵阳:贵州师范大学,2024:5-12.
- [33]许鹏飞. 外源褪黑素对淹水胁迫下紫楠幼苗生理与形态的影响[D]. 荆州:长江大学,2024:4-8.
- [34]赵丽英,邓西平,山 仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 西北植物学报,2005,25(2):413-418.
- [35]姜超强,祖朝龙. 褪黑素与植物抗逆性研究进展[J]. 生物技术通报,2015,31(4):47-55.
- [36]苗含笑,李东晓,王久红,等. 褪黑素对干旱胁迫下小麦生长发育和产量的影响[J]. 干旱地区农业研究,2020,38(5):161-167,191.
- [37]赵靖怡,王宏凯,李先发,等. 干旱胁迫下褪黑素对小麦种子萌发和幼苗生长及生理特性的影响[J]. 江苏农业科学,2025,53(2):75-80.
- [38]崔桂宾. 干旱和 PEG 胁迫下小麦幼苗对褪黑素处理的生理响应及其蛋白质组学分析[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2019:7-10.
- [39]叶 君. 褪黑素提高小麦玉米抗旱耐盐性及其增产的作用机制[D]. 北京:中国科学院大学,2015:5-7.
- [40]叶 君,邓西平,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.
- [41]邹京南,金喜军,王孟雪,等. 外源褪黑素对干旱胁迫条件下大豆苗期光合及生理的影响[J]. 大豆科学,2018,37(6):896-905.
- [42]秦 彬,张明聪,何松榆,等. 褪黑素浸种对大豆种子萌发过程中干旱胁迫的缓解效应[J]. 干旱地区农业研究,2020,38(2):192-198.
- [43]邹京南,金喜军,曹 亮,等. 干旱胁迫下外源褪黑素对大豆苗期抗氧化酶的活性影响[J]. 大豆科技,2018(4):30-34.

- [44]曹亮,杜昕,于高波,等. 外源褪黑素对干旱胁迫下绥农26大豆鼓粒期叶片碳氮代谢调控的途径分析[J]. 作物学报, 2021,47(9):1779-1790.
- [45]Liu Z Y, Sun L, Liu Z W, et al. Effect of exogenous melatonin on growth and antioxidant system of pumpkin seedlings under waterlogging stress[J]. PeerJ, 2024, 12:e17927.
- [46]黄倩. 外源褪黑素对干旱胁迫下番茄幼苗生长和果实产量及品质的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2023:5-8.
- [47]Kapoor B, Kumar P, Sharma R, et al. Regulatory interactions in phytohormone stress signaling implying plants resistance and resilience mechanisms [J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2021, 30(4):813-828.
- [48]王璐瑶. 外源褪黑素通过调控 ROS 代谢减轻采后辣椒果实冷害的机制研究[D]. 湘潭:湘潭大学, 2023:3-7.
- [49]Mao C J, Wang L Y, Mao Y C, et al. Melatonin integrates multiple biological and phytohormonal pathways to enhance drought tolerance in rice[J]. Planta, 2025, 262(1):13.
- [50]Singh N, Kalra G, Bhatla S C. NO-mediated protein tyrosine nitration crosstalks with melatonin homeostasis and HO-1 activity in mitigating salt stress in sunflower seedlings[J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2025, 34(2):526-546.
- [51]Bahgat A R, Dahab A A, Elhakem A, et al. Integrated action of rhizobacteria with *Aloe vera* and *Moringa* leaf extracts improves defense mechanisms in *Hibiscus sabdariffa* L. cultivated in saline soil [J]. Plants, 2023, 12(21):3684.
- [52]赵成凤,杨梅,李红杰,等. 叶面喷施褪黑素对干旱及复水下玉米光合特性和抗氧化系统的影响[J]. 西北植物学报, 2021, 41(9):1526-1534.
- [53]赵成凤,王晨光,李红杰,等. 干旱及复水条件下外源褪黑素对玉米叶片光合作用的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(4):1431-1439.
- [54]王晓. 芝麻典型质量安全性状的分子基础与预警检测[D]. 北京:中国农业科学院, 2022:4-6.
- [55]卢维娜,何斌,万泽华,等. 外源褪黑素对受渍芝麻幼苗生长及抗氧化代谢的影响[J]. 核农学报, 2025, 39(3):624-632.
- [56]Shreya S, Supriya L, Padmaja G. Melatonin induces drought tolerance by modulating lipoxygenase expression, redox homeostasis and photosynthetic efficiency in *Arachis hypogaea* L.[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:1069143.
- [57]Muhammad I, Ahmad S, Shen W J. Melatonin-mediated molecular responses in plants: enhancing stress tolerance and mitigating environmental challenges in cereal crop production [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(8):4551.
- [58]Wei W, Li Q T, Chu Y N, et al. Melatonin enhances plant growth and abiotic stress tolerance in soybean plants [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(3):695-707.
- [59]Altaf M A, Shahid R, Ren M X, et al. Melatonin improves drought stress tolerance of tomato by modulating plant growth, root architecture, photosynthesis, and antioxidant defense system [J]. Antioxidants, 2022, 11(2):309.
- [60]田强. 外源褪黑素对番茄根系形态建成调控作用的研究[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2024:3-6.
- [61]常静静. 西瓜褪黑素合成基因鉴定及褪黑素调控抗冷性的信号传导机制[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2021:7-11.
- [62]Kumar G, Arya M, Padma R, et al. Distinct GmASMTs are involved in regulating transcription factors and signalling cross-talk across embryo development, biotic, and abiotic stress in soybean [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:948901.
- [63]Giraldo-Acosta M, Cano A, Hernández-Ruiz J, et al. Melatonin in redox network and hormonal balance in mungbean seedlings due to fungicide-induced seed stress [J]. Plant Growth Regulation, 2025, 105(1):55-70.
- [64]Kaur H, Mukherjee S, Baluska F, et al. Regulatory roles of serotonin and melatonin in abiotic stress tolerance in plants [J]. Plant Signaling & Behavior, 2015, 10(11):e1049788.
- [65]Sharma A, Zheng B S. Melatonin mediated regulation of drought stress: physiological and molecular aspects [J]. Plants, 2019, 8(7):190.
- [66]Yu Y, Teng Z W, Mou Z M, et al. Melatonin confers heavy metal-induced tolerance by alleviating oxidative stress and reducing the heavy metal accumulation in *Exophiala pisciphila*, a dark septate endophyte (DSE) [J]. BMC Microbiology, 2021, 21(1):40.
- [67]杨馨仪,周广阔,王芳. 外源褪黑素对干旱胁迫下玉米幼苗根系的缓解效应研究[J]. 玉米科学, 2025, 33(1):56-65, 76.
- [68]Fu Y Y, Li P H, Si Z Y, et al. Seeds priming with melatonin improves root hydraulic conductivity of wheat varieties under drought, salinity, and combined stress [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2024, 25(9):5055.
- [69]党建成,姜艳芳,张红磊,等. 叶面喷施褪黑素对 NaCl 胁迫下南瓜幼苗生长和生理的调控作用[J]. 南方农业学报, 2024, 55(12):3656-3665.
- [70]Wang Z, Zhou F, Dou Y, et al. Melatonin alleviates intracerebral hemorrhage-induced secondary brain injury in rats via suppressing apoptosis, inflammation, oxidative stress, DNA damage, and mitochondria injury [J]. Translational Stroke Research, 2018, 9(1):74-91.
- [71]Ali M, Gai W X, Khattak A M, et al. Knockdown of the chitin-binding protein family gene *CaChiVI* increased sensitivity to *Phytophthora capsici* and drought stress in pepper plants [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2019, 294(5):1311-1326.
- [72]Mukhopadhyay R, Boro P, Karmakar K, et al. Advances in the understanding of heat shock proteins and their functions in reducing abiotic stress in plants [J]. Journal of Plant Biochemistry and Biotechnology, 2024, 33(4):474-491.
- [73]特日格乐,刘俊阳,穆卿,等. 褪黑素介导 microRNA 在动物生命活动中的调控作用[J]. 畜牧与兽医, 2023, 55(7):145-151.
- [74]许丽丽. 褪黑素通过乙烯调控葡萄果实酚类物质代谢的分子机制[D]. 泰安:山东农业大学, 2019:10-14.
- [75]刘家粮,张越,刘力霞,等. 褪黑素对采后荔枝果实冷害及生理变化的影响[J]. 中国食品学报, 2022, 22(12):200-213.
- [76]Xia H, Shen Y Q, Shen T, et al. Melatonin accumulation in sweet cherry and its influence on fruit quality and antioxidant properties [J]. Molecules, 2020, 25(3):753.