

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2025.08.014

朱娅婷, 刘亚敏, 刘玉民, 等. 褪黑素缓解红椿干旱损伤及主导调控因子筛选 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2025, 47(8): 165-176.

褪黑素缓解红椿干旱损伤及主导调控因子筛选

朱娅婷, 刘亚敏, 刘玉民, 代崇雯

西南大学 资源环境学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆 400715

摘要: 为探究褪黑素对干旱胁迫下红椿(*Toona ciliata* Roem.) 的缓解作用, 并明确缓解红椿干旱损伤的主要生理因子, 以 2 年生红椿幼苗作为试验材料, 采用盆栽控水试验, 设置中度干旱胁迫组(土壤相对湿度为 45%)、中度干旱胁迫+外源施加褪黑素组(0.1 mmol/L)和正常供水组(土壤相对湿度为 70%)3 种处理方式。通过比较各处理红椿幼苗的生长、表观形态、渗透调节系统和抗氧化系统的变化, 结合冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)的前向选择法和 Monte Carlo 检验, 筛选出缓解红椿干旱损伤的主导生理因子。结果表明: 与中度干旱胁迫处理组相比, 中度干旱胁迫+外源施加褪黑素处理使红椿的地径、叶长和叶宽增量分别提高了 29.09%、15.77% 和 13.21%; 非结构性碳水化合物(NSC)、可溶性蛋白(Sp)和脯氨酸(Pro)等渗透调节物质的质量分数分别提高了 10.72%、22.67% 和 186.40%; 过氧化氢(H₂O₂)和丙二醛(MDA)含量分别降低了 25.89% 和 31.72%; 抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)等抗氧化酶活性分别提高了 58.11% 和 69.32%; 谷胱甘肽的质量分数提高了 26.33%; 抗坏血酸(AsA)与脱氢抗坏血酸(DHA)之比及谷胱甘肽(GSH)与氧化型谷胱甘肽(GSSG)之比显著提高。RDA 前向选择结果表明, 单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)活性和抗坏血酸(AsA)含量是褪黑素缓解红椿干旱损伤的主要调控因子, 其中单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)活性占主导地位。因此, 褪黑素通过促进渗透调节物质的积累, 增强酶促和非酶促抗氧化剂对活性氧的清除能力, 能够有效缓解红椿的干旱损伤, 为红椿的抗旱栽培提供了新的策略。

关键词: 红椿; 褪黑素; 干旱胁迫; 渗透调节物质; AsA-GSH

循环; 主导调控因子

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



中图分类号: Q945; S792

文献标识码: A

文章编号: 1673-9868(2025)08-0165-12

Melatonin Mitigating the Drought Injury of *Toona ciliata* Roem. and Dominant Regulators Screening

ZHU Yating, LIU Yamin, LIU Yumin, DAI Chongwen

College of Resources and Environment, Southwest University/Key Laboratory of the Three Gorges Reservoir Region's Eco-Environment, Ministry of Education, Chongqing 400715, China

收稿日期: 2024-07-29

基金项目: 国家林业与草原局中央财政林业科技推广示范项目(渝林科推 2025-07); 重庆市林业局科技攻关重点项目(渝林科研 2018-05)。

作者简介: 朱娅婷, 硕士研究生, 主要从事林木抗逆性研究。

通信作者: 刘玉民, 副教授。

Abstract: To explore the alleviating effects of melatonin (MT) on drought stress in *Toona ciliata* Roem. and to identify the main physiological factors that mitigate drought damage in this species, 2-year-old *Toona ciliata* Roem. seedlings were used as experimental materials in a potted water-control experiment. Three treatment conditions were set up: moderate drought stress (soil moisture at 45%), moderate drought stress with exogenous MT application (0.1 mmol/L), and normal water supply (soil moisture at 70%). The growth and apparent morphology of the seedlings, as well as changes in their osmotic regulation and antioxidant systems, were compared among the treatments. The forward selection method of redundancy analysis (RDA) and Monte Carlo tests were used to identify the dominant physiological factors that alleviate drought stress in *Toona ciliata* Roem. The results showed that compared with the moderate drought stress treatment group, moderate drought stress with exogenous melatonin treatment increased the ground diameter, leaf length and leaf width by 29.09%, 15.77% and 13.21%, respectively. The content of osmotic adjustment substances such as non-structural carbohydrates (NSC), soluble protein (Sp), and proline (Pro) was increased by 10.72%, 22.67% and 186.40%, respectively. The content of hydrogen peroxide (H_2O_2) and malondialdehyde (MDA) was reduced by 25.89% and 31.72%, respectively. The activity of antioxidant enzymes such as ascorbate peroxidase (APX) and glutathione reductase (GR) was elevated by 58.11% and 69.32%, respectively, and the content of glutathione was increased by 26.33%. The RDA forward selection results demonstrated that the activity of monodehydroascorbate reductase (MDHAR) and the content of ascorbic acid (AsA) were the primary regulatory factors for alleviation of drought damage of *Toona ciliata* Roem. by melatonin, with the activity of monodehydroascorbate reductase (MDHAR) being dominant. Thus, melatonin effectively mitigated the drought damage of *Toona ciliata* Roem. by promoting the accumulation of osmotic adjustment substances and enhancing the scavenging capacity of enzymatic and non-enzymatic antioxidants against reactive oxygen species. This study provides a novel strategy for the drought-resistant cultivation of *Toona ciliata* Roem.

Key words: *Toona ciliata* Roem.; melatonin; drought stress; osmoregulatory substances; AsA-GSH circulation; dominant regulators

全球干旱和半干旱地区的面积已超过土地总面积的 1/3, 其中我国占近 50%^[1]。由于全球气候变化的持续波动, 干旱的持续时间、频率和空间范围呈现增加趋势, 未来可能会进一步恶化^[2]。干旱不仅是限制植物发育的主要环境因素, 也是制约森林生产力的关键因素^[3]。研究表明, 干旱胁迫会破坏活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)的产生与清除之间的平衡, 从而影响正常的细胞代谢, 并通过抑制植物光合作用、破坏植物渗透调节和抗氧化系统, 限制植物的生长和发育^[4]。

面对干旱胁迫, 植物已进化出多种耐受机制, 例如, 产生抗氧化剂、诱导初级或次级代谢物, 以及通过执行多种生理和代谢反应来适应干旱胁迫^[5]。然而, 这些植物自身的抗旱防御机制效果有限, 因此应用化学调控技术成为缓解植物干旱损伤的重要途径。褪黑素(5-甲氧基-N-乙酰吲哚乙胺, *N-acetyl-5-methoxytryptamine*)是一种吲哚类化合物, 在植物细胞中既作为生长促进剂, 又作为抗氧化剂, 是已知的抗氧化作用最强的内源性自由基清除剂^[6]。褪黑素可以作为活性氧清除剂, 缓解氧化损伤, 并被广泛应用于缓解干旱、低温、盐碱、重金属等各种非生物胁迫。褪黑素调控干旱胁迫的研究已有许多报道, 涵盖油菜(*Brassica napus*)^[7]、绿豆(*Mung Bean*)^[8]、猕猴桃(*Actinidia chinensis* Planch.)^[9]、山核桃(*Carya cathayensis*)^[10]、玉米(*Zea mays* L.)^[9]和紫苜蓿(*Medicago sativa*)^[8]等植物。研究表明, 褪黑素可增加油

菜幼苗的生物量, 提升山核桃的抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate Peroxidase, APX)、脱氢抗坏血酸还原酶(Dehydroascorbate Reductase, DHAR)、谷胱甘肽还原酶(Glutathione Reductase, GR)等抗氧化酶活性, 提高紫苜蓿的脯氨酸(Proline, Pro)、可溶性蛋白(Soluble Protein, Sp)等渗透调节物质的氧化应激能力^[8]。目前, 关于褪黑素调控不同植物耐旱生理过程及机制的研究尚存在差异。褪黑素可通过降低过氧化氢(H₂O₂)含量和增强 APX 活性缓解裸燕麦(*Naked Oat*)幼苗的干旱损伤^[11]; 通过刺激酶促和非酶促抗氧化防御系统, 提升活性氧清除效率, 从而保护山核桃、猕猴桃和油菜等植物免受干旱诱导的氧化应激^[7,9,12]; 通过调节脯氨酸代谢, 缓解紫苜蓿的干旱损伤^[13]。然而, 目前关于褪黑素提高植物抗旱性主导因子的研究仍较为匮乏, 这在很大程度上限制了对褪黑素调控植物干旱损伤的全面理解, 也制约了利用褪黑素调控植物干旱损伤策略的制定。

红椿(*Toona ciliata* Roem.)是我国亚热带地区珍贵速生用材树种, 被誉为“中国桃花心木”。红椿属于楝科香椿属的高大乔木, 也是国家Ⅱ级重点保护植物, 其心材呈深红褐色, 纹理通直, 结构细致, 质地坚韧, 花纹美观, 是建筑、家具和室内装饰等的优良用材^[14-16]。然而, 红椿的生长旺盛期为 7—9 月, 这恰逢重庆市季节性干旱的高发时段。在这一时期, 红椿对水肥的需求量较大, 面临严重的干旱胁迫。因此, 研究红椿抗旱技术对其产业可持续发展至关重要。基于此, 本试验采用盆栽控水法, 以中度干旱强度处理 2 年生红椿幼苗, 探究 0.1 mmol/L 褪黑素喷施叶片对红椿幼苗表观形态及生理特性的缓解作用, 揭示褪黑素在红椿抗旱反应中的作用机制, 并确定其缓解红椿地径、叶长、叶宽生长的关键调控因子, 旨在为提高红椿等速生用材树种的抗旱性提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用地径为 0.6 cm、株高 1 m、生长状况良好的红椿 1 年生幼苗为试验材料。于 2019 年 7 月, 将幼苗移栽至直径 25 cm、高 20 cm 的营养盆中, 每盆填充 5 kg 的培养基质(原土: 泥炭土=2:1), 并配置统一的盆垫。幼苗在移栽后进行正常管护, 并定期浇水。2020 年 7 月, 选取无病虫害、长势一致的幼苗用于试验。

1.2 试验设计

依据 20 世纪 60 年代以来重庆地区的气象数据, 重庆地区主要以轻旱和中旱为主, 且干旱集中在夏秋两季^[17]。因此, 本试验选择在夏季进行红椿幼苗中度干旱胁迫与缓解试验。试验参照《气象干旱等级》(GB/T 20481—2006), 取中度干旱水平, 即土壤相对湿度(土壤相对含水量)为 40%~50%的中间值 45%进行控水试验。本试验共设置 3 个处理: 正常供水组(CK)、中度干旱组胁迫组(MD)、中度干旱胁迫+外源施加褪黑素组(MD+MT), 每个处理选取 3 株幼苗, 并进行 3 次重复试验, 总计 27 株。干旱胁迫开始前, 连续 3 d 对 MD+MT 组叶面喷施 0.1 mmol/L 褪黑素溶液, MD 组和 CK 组喷施纯水, 将各组浇透水(约为田间持水量的 100%), 然后开始自然干旱(CK 组正常供水), 用便携式土壤水分仪(DeltaT wetsensor, 北京博伦经纬科技发展有限公司)监测土壤相对含水量, 在土壤相对含水量达到中度干旱 45%时(18 d 后)开始控水, 并对 MD+MT 组补喷施一次 0.1 mmol/L 褪黑素溶液(图 1)。控水过程中通过便携式土壤水分仪控制水分下限, 称重法控制水分上限。

1.3 测定方法

1.3.1 生长指标

在喷施处理前和中度干旱胁迫处理后 10 d 进行生长指标的测定(图 1)。地径、叶长、叶宽等生长指标采用游标卡尺进行测量, 并确保前后 2 次测量位置一致。

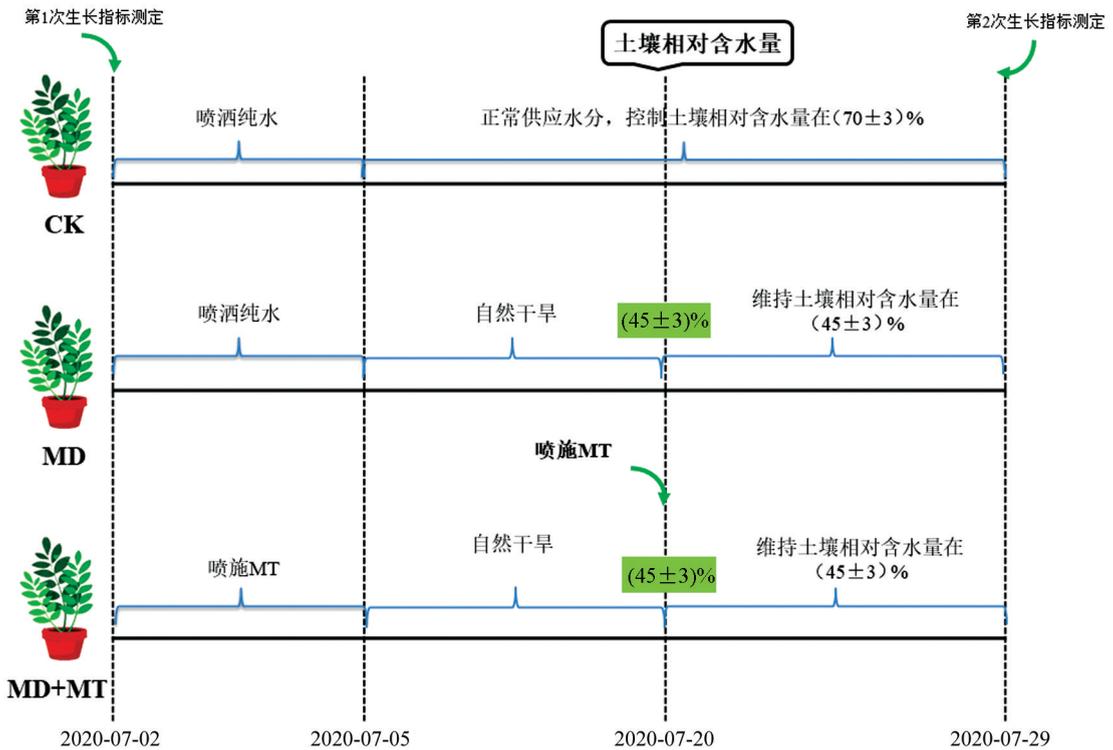


图 1 试验流程示意图

1.3.2 形态观察

在中度干旱胁迫处理 10 d 后, 采用 Nikon Model C-LEDS 体视显微镜对叶色进行观察并拍照记录。

1.3.3 生理指标

本试验的生理指标测定选用中度干旱胁迫处理后第 10 d 采集的各处理植株新稍下方第 3~5 叶序的完整功能叶进行分析(图 1)。每个指标重复测定 3 次。叶片相对含水量(Relative Water Content of Leaves, RWC)采用烘干称重法测定; 可溶性糖(Soluble Sugars, Ss)及淀粉(Starch, St)采用蒽酮乙酸乙酯-浓硫酸法测定^[18]; 可溶性蛋白(Sp)采用考马斯亮蓝法测定; 丙二醛(Malondialdehyde, MDA)采用硫代巴比妥酸法测定^[18]; 过氧化氢(H₂O₂)采用碘化钾法测定^[19]; 抗坏血酸(Ascorbic Acid, AsA)采用 BP 显色法测定^[19]; 脱氢抗坏血酸(Dehydroascorbic Acid, DHA)用二硫苏糖醇-乙醇溶液还原后测定总 AsA 含量, 减去抗坏血酸组测得的 AsA 含量即为 DHA 含量^[19]; 谷胱甘肽(Reduced Glutathione, GSH)、氧化型谷胱甘肽(Oxidized Glutathione, GSSG)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(Glutathione Reductase, GR)、脱氢抗坏血酸还原酶(Dehydroascorbate Reductase, DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(Monodehydroascorbate Reductase, MDHAR)均采用上海优选生物科技有限公司试剂盒进行测定。

1.4 数据处理与统计学分析

使用 Microsoft office 2016 进行数据整理和表格制作, 用 SPSS 19.0 进行方差分析和相关分析, 利用 Duncan 法进行多重比较, LSD 法进行两两比较, 显著性水平设为 0.05^[14]。采用 Origin 64 进行图形的绘制。使用 CANOCO 5.0 软件进行冗余分析(Redundancy Analysis, RDA), 并通过基于随机排序的蒙特卡罗法检验特征值的显著性^[20]。基于 RDA 分析的简单效应和条件效应筛选指标, 确定褪黑素缓解红椿干旱损伤的主要生理因子。

2 结果与分析

2.1 褪黑素对红椿的生长和叶片形态的影响

研究结果显示, 干旱处理显著抑制了红椿幼苗的生长, 相比于正常供水组, 地径增量、叶长增量和叶宽增量均显著减小($p < 0.05$)。喷施褪黑素后, 能够有效缓解干旱对红椿生长的抑制作用, 地径增量、叶长增量和叶宽增量相比于中度干旱胁迫组分别提高了 29.09%、15.77% 和 13.21%(表 1), 表明褪黑素具有缓解干旱抑制红椿生长的效果。在干旱胁迫条件下, 红椿幼苗自下方起叶柄黄化脱落较为严重, 且叶片萎蔫程度最为明显; 外源施加褪黑素后, 叶片脱落变少, 萎蔫程度较干旱组明显减轻(表 2)。干旱胁迫使红椿叶片颜色变浅, 喷施褪黑素后, 叶色恢复为深绿色(图 2)。

表 1 褪黑素对红椿幼苗生长增量的影响

cm

处理方法	地径增量	叶长增量	叶宽增量
CK	0.076 ± 0.006a	0.701 ± 0.087a	0.330 ± 0.043a
MD	0.055 ± 0.010b	0.501 ± 0.076b	0.174 ± 0.063b
MD+MT	0.071 ± 0.004ab	0.580 ± 0.072b	0.197 ± 0.036b

注: 小写字母不同表示组间数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

表 2 褪黑素对红椿表观形态的影响

处理方法	叶片颜色	叶片萎蔫程度	形态描述
CK	A	C	树体笔直, 叶色深绿, 叶片无萎蔫
MD	C	A	树体较直, 叶色最浅, 叶片尖端干枯, 叶脉发红, 叶片自下方起叶柄黄化脱落, 只剩顶端 4 轮复叶
MD+MT	B	B	树体较直, 叶色较绿, 底部叶片少量脱落

注: 叶片颜色深浅与萎蔫程度以 A、B、C 表示, A 为最大程度, 由 A 到 C 依次降低。

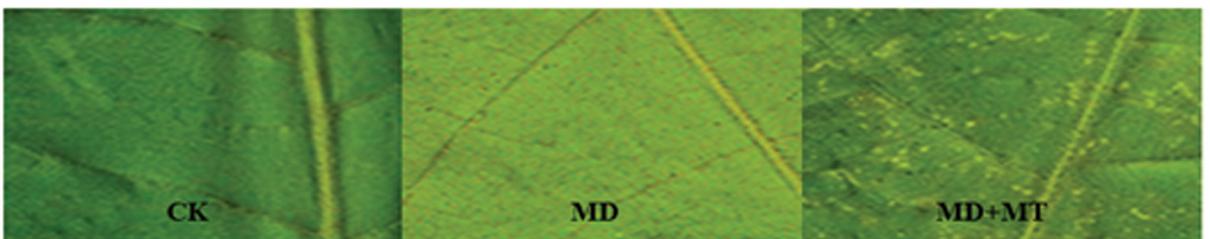


图 2 褪黑素对干旱胁迫红椿叶片颜色的影响

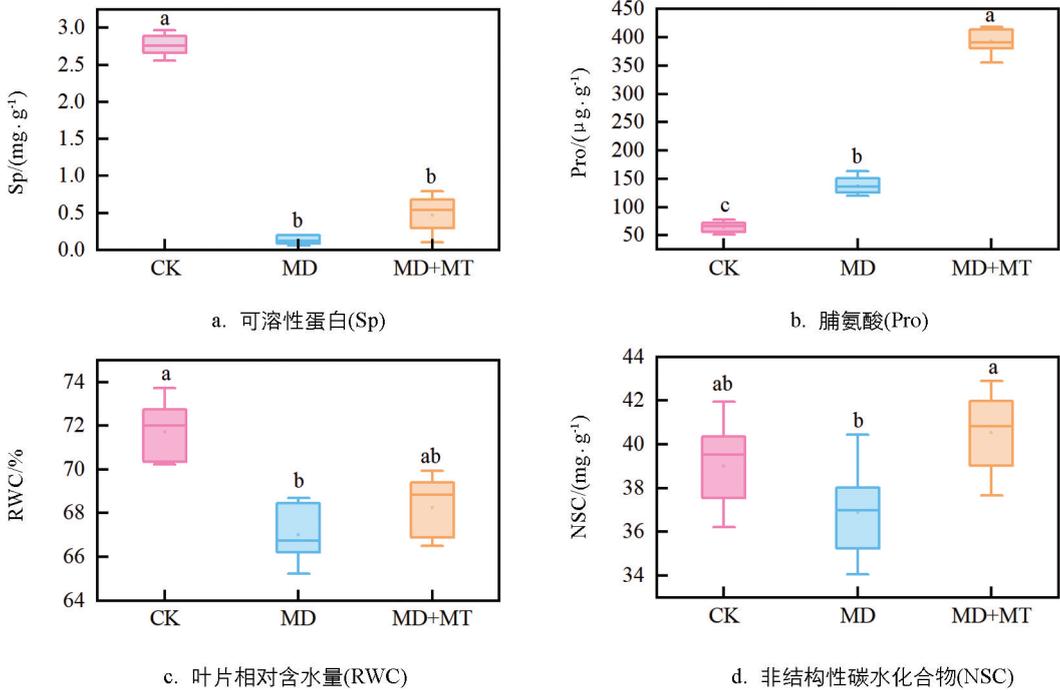
2.2 褪黑素对红椿渗透调节物质的影响

褪黑素对红椿渗透物质具有明显调节作用。与中度干旱胁迫组相比, 褪黑素处理的红椿幼苗叶片可溶性蛋白(Sp)、脯氨酸(Pro)、非结构性碳水化合物(Non-structural Carbohydrates, NSC)的质量分数和叶片相对含水量(RWC)分别提高了 22.67%、186.40%、10.72% 和 3.33%, 且非结构性碳水化合物显著恢复($p < 0.05$)至接近对照组水平(图 3)。这表明褪黑素能够促进渗透调节物质的合成和积累, 降低细胞渗透势, 保护细胞结构与功能, 从而增强植物的渗透调节能力。

2.3 褪黑素对红椿叶片活性氧代谢的影响

2.3.1 褪黑素对红椿叶片活性氧水平和脂质过氧化程度的影响

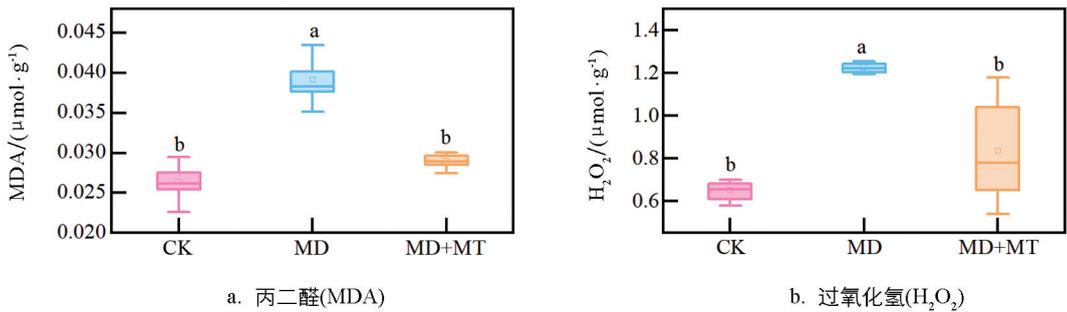
褪黑素处理下, 红椿叶片的丙二醛(MDA)和过氧化氢(H_2O_2)含量相比干旱组分别降低了 31.72% 和



图中不同小写字母表示组间数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

图 3 褪黑素对红椿渗透调节物质的影响

25.89%，且均显著降低至接近对照组水平(图 4)。这表明褪黑素能够有效清除 H_2O_2 ，维持活性氧平衡，从而减轻活性氧对细胞膜的氧化损伤，保持细胞膜完整性。



图中不同小写字母表示组间数据差异具有统计学意义($p < 0.05$)。

图 4 褪黑素对红椿叶片活性氧水平和脂质过氧化程度的影响

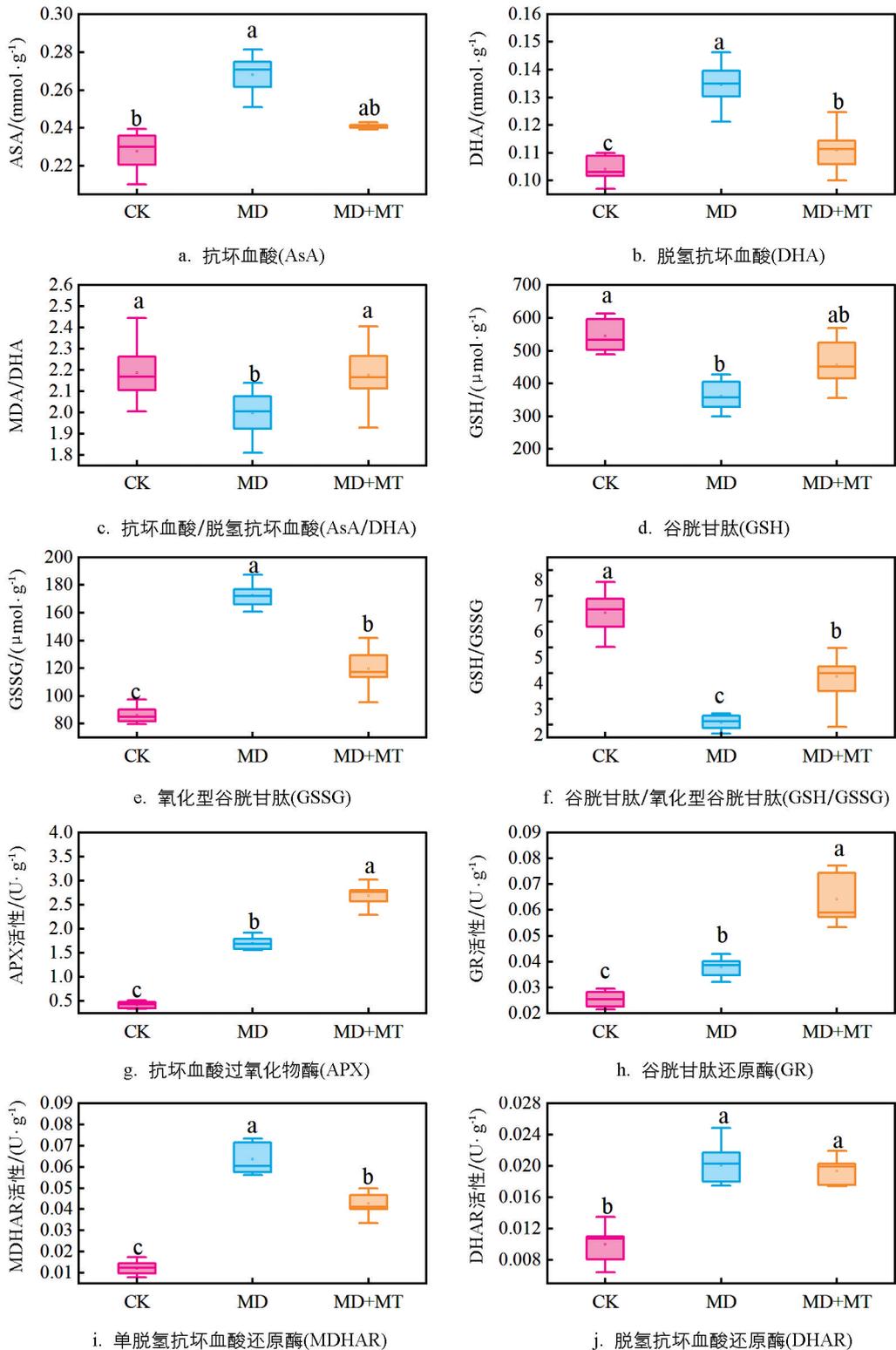
2.3.2 褪黑素对红椿叶片 AsA-GSH 循环的影响

褪黑素对红椿叶片 AsA-GSH 循环的影响如图 5 所示。与中度干旱胁迫组相比，褪黑素处理的红椿幼苗叶片中抗坏血酸(AsA)、脱氢抗坏血酸(DHA)含量分别降低了 10.14% 和 17.77%，差异均具有统计学意义($p < 0.05$)；其中 DHA 含量显著下降至接近对照组水平，褪黑素显著提高了红椿叶片的 AsA 与 DHA 的比值，表明褪黑素可通过提高 AsA 循环效率缓解干旱损伤。

褪黑素处理后，红椿幼苗的叶片谷胱甘肽(GSH)含量较中度干旱胁迫组提高了 26.33%，而氧化型谷胱甘肽(GSSG)含量较干旱组降低了 30.12%，差异均具有统计学意义($p < 0.05$)，且均恢复至接近对照组水平。褪黑素显著提高了 GSH 与 GSSG 的比值，表明褪黑素通过促进 GSH 生成并抑制 GSSG 生成，提高 GSH 循环效率以缓解干旱损伤。

褪黑素处理后，抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)活性分别较中度干旱胁迫组提高

了 58.11% 和 69.32%，差异具有统计学意义 ($p < 0.05$)，而脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)和单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)活性分别下降了 3.64% 和 32.42%，其中 MDHAR 活性与干旱组比较，差异具有统计学意义 ($p < 0.05$)，表明褪黑素主要通过提高 APX 和 GR 酶活性以缓解干旱损伤。



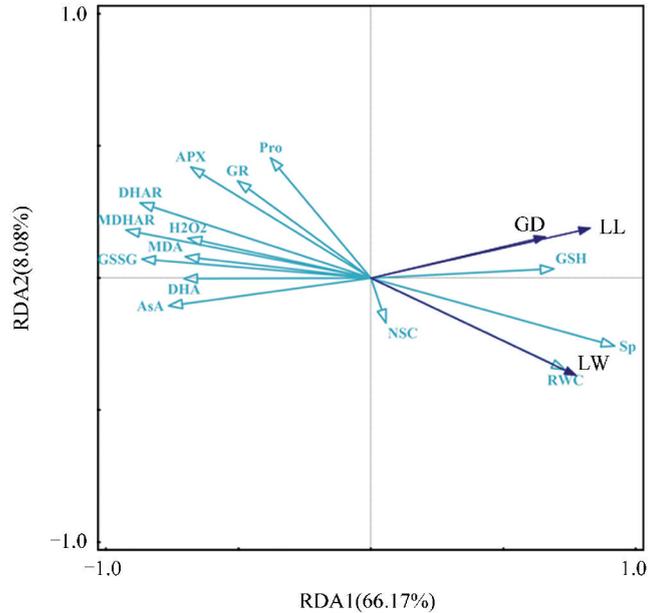
图中不同小写字母表示组间数据差异具有统计学意义 ($p < 0.05$)。

图 5 褪黑素对红椿叶片 AsA-GSH 循环的影响

2.4 褪黑素缓解红椿干旱损伤的主要调控因子

为进一步揭示褪黑素缓解红椿干旱损伤的主要调控因子,对 3 个生长指标和 15 个生理因子进行了冗余分析,结果如图 6 所示;采用前向选择法筛选关键调控因子,并对所有生理因子的简单效应与条件效应进行了比较,结果如表 3 所示。在简单效应分析中,有 7 个因子的贡献率均超过 40.0%,分别为单脱氢抗坏血酸还原酶(MDHAR)、氧化型谷胱甘肽(GSSG)、非结构性碳水化合物(NSC)、抗坏血酸(AsA)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、丙二醛(MDA)和可溶性蛋白(Sp),其中 5 个属于活性氧(ROS)代谢调控因子,2 个为渗透调节因子。

在条件效应分析中,仅有 2 个因子的贡献率超过 5.0%,分别为 MDHAR 和 AsA,二者同为活性氧代谢调控因子。综合简单效应和条件效应分析结果,在 14 个生理因子中,褪黑素处理下,MDHAR 和 AsA 对地径增量(GD)、叶长增量(LL)和为叶宽增量(LW)这 3 个生长指标的调控能力均达到显著水平($p < 0.05$),其共同贡献率为 61.9%,解释能力强且稳定,是褪黑素缓解红椿干旱损伤的主要调控因子,其中 MDHAR 为核心主导地位。



GD 为地径增量; LL 为叶长增量; LW 为叶宽增量; RWC 为叶片相对含水量; NSC 为非结构性碳水化合物; Sp 为可溶性蛋白; Pro 为脯氨酸; AsA 为抗坏血酸; DHA 为脱氢抗坏血酸; GSSG 为氧化型谷胱甘肽; GSH 为谷胱甘肽; APX 为抗坏血酸过氧化物酶; GR 为谷胱甘肽还原酶; DHAR 为脱氢抗坏血酸还原酶; MDHAR 为单脱氢抗坏血酸还原酶; H_2O_2 为过氧化氢; MDA 为丙二醛。下同。

图 6 红椿逆境相关指标与生长指标的冗余分析

表 3 生长指标对生理因子的前向选择和 Monte Carlo 检验

生理因子	简单效应			条件效应		
	解释量/%	伪 F 值	p 值	解释量/%	伪 F 值	p 值
MDHAR	55.9	52.7	0.002	55.9	52.7	0.002
GSSG	52.1	46.8	0.002	1.6	1.9	0.148
Sp	51.0	44.7	0.002	1.2	1.4	0.280
AsA	44.6	34.7	0.002	6.0	6.4	0.002
DHAR	44.6	34.6	0.002	0.3	0.3	0.808
MDA	40.2	28.9	0.002	1.0	1.2	0.316
NSC	40.1	27.8	0.002	2.7	2.8	0.066
H_2O_2	38.6	27.0	0.002	0.5	0.6	0.644
DHA	38.5	26.9	0.002	0.2	0.2	0.852
RWC	35.3	23.5	0.002	1.3	1.5	0.234
GSH	33.9	22.0	0.002	0.5	0.5	0.648
APX	24.9	14.3	0.002	0.6	0.7	0.508
GR	13.3	6.6	0.006	0.3	0.3	0.792
Pro	9.0	4.3	0.032	1.7	2.1	0.090

3 讨论与结论

3.1 讨论

3.1.1 褪黑素对干旱胁迫下红椿生长的缓解作用

干旱是限制植物生长的主要非生物胁迫因子,能够显著抑制植物的生长与生理活动。本研究结果显示,在中度干旱胁迫条件下,红椿幼苗的地径增量、叶长增量、叶宽增量明显下降,叶尖枯黄、叶色变浅、叶片严重萎蔫并脱落,表明干旱显著抑制了红椿的正常生长。褪黑素处理后,上述抑制现象得到明显缓解,说明褪黑素减轻了干旱对红椿幼苗地径、叶长、叶宽的抑制作用,有助于提升红椿对水分的吸收能力,减轻干旱胁迫带来的生理伤害。褪黑素在多种植物中均具有缓解干旱胁迫的作用,但对不同植物的缓解作用存在量效上的差异。例如,叶面喷施 0.05 mmol/L 褪黑素对沙芦草(*Agropyron mongolicum*)生长无明显缓解作用,但对玉米幼苗则具有显著的促进作用^[21-22];叶面喷施 0.2 mmol/L 褪黑素对向日葵(*Helianthus annuus* L.)无明显缓解作用,但喷施 0.1 mmol/L 褪黑素具有较明显的缓解作用;0.1 mmol/L 褪黑素对达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)有明显缓解作用,而 0.05 mmol/L 褪黑素则缓解作用不明显^[22-23]。本研究中,0.1 mmol/L 褪黑素对红椿幼苗的生长具有显著的缓解效果,进一步表明适宜浓度的褪黑素可有效增强植物对干旱胁迫的适应能力。

3.1.2 褪黑素可通过调控渗透系统平衡提高红椿的抗旱性

干旱胁迫会引发植物渗透调节失衡,抑制植物对水分的吸收,从而影响其正常生长发育。渗透调节系统是植物在干旱条件下应对水分胁迫的首要防御机制,对于维持细胞膨压、保护细胞结构与功能具有重要作用^[24]。非结构性碳水化合物(NSC)主要由可溶性糖和淀粉构成,是植物光合作用产物的短期储备形式,其储量可反映植物的能量储备水平,对植物生长、存活及抵御干旱等胁迫具有重要意义^[25]。可溶性蛋白(Sp)作为植物的储存蛋白,能够储存并释放氮、磷等营养元素,从而维持植物的正常生理活动,在逆境胁迫中发挥关键作用^[26]。本研究结果表明,在干旱胁迫下,褪黑素处理能显著提高红椿幼苗叶片中 NSC、Sp、Pro、RWC 的质量分数,其中 NSC 和 Pro 的提升达到显著水平($p < 0.05$)。这表明褪黑素通过增加细胞内渗透调节物质的积累,维持细胞水分平衡,从而有效缓解红椿的干旱伤害。尽管干旱胁迫下褪黑素对渗透系统普遍具有调控作用,但其调控机制在不同植物中存在差异。例如,褪黑素可通过抑制蛋白质降解、促进新蛋白质合成来提高葡萄的渗透调节能力和细胞保水能力以缓解干旱损伤^[27],也可能通过调节脯氨酸代谢来增强紫苜蓿的抗旱能力^[13]。在本研究中,干旱胁迫导致红椿根系吸水能力下降,进而影响氮素吸收和蛋白质合成。褪黑素可能通过促进红椿体内氨基酸的合成,提高 Sp 积累量,从而增强红椿的抗旱能力^[28]。综上所述,褪黑素可能通过维持渗透系统平衡、促进抗旱相关蛋白和储能物质的合成,有效提升红椿对干旱胁迫的耐受能力。

3.1.3 褪黑素可通过调节活性氧代谢来缓解红椿的干旱损伤

干旱胁迫打破活性氧生成与清除之间的平衡,从而引发植物细胞发生氧化应激^[29]。若活性氧无法及时清除,在植物细胞中过度积累,则会造成蛋白质氧化、膜质过氧化以及遗传物质损伤^[30-31]。干旱胁迫通过破坏植物体内的活性氧平衡,导致大量活性氧物质外泄,过多的自由基无法及时清除,会加速膜脂过氧化过程,降低膜系统的完整性,进而损伤蛋白质,最终引发植物体内生理与生化代谢紊乱,抑制其正常的生长发育^[32-33]。本研究结果表明,在干旱胁迫下,褪黑素处理显著降低了红椿叶片中 H_2O_2 和 MDA 含量($p < 0.05$),表明褪黑素在减少活性氧代谢产物、维持活性氧动态平衡方面具有重要作用。

为了缓解干旱引起的氧化应激损伤,植物依赖酶促与非酶促抗氧化系统的协同作用以增强抗旱能

力^[34]。抗坏血酸-谷胱甘肽(AsA-GSH)循环是植物体内重要的抗氧化系统之一,也是清除活性氧的关键代谢通路,由抗氧化物质 AsA、GSH 及多种关键酶共同构成^[22]。其中,AsA 与 GSH 有助于维持细胞内蛋白质的稳定性、保持生物膜结构的完整性,并有效降低膜脂过氧化水平;而 APX、DHAR、MDHAR、GR 等酶则构成高效的自由基清除体系^[35]。在 AsA-GSH 循环中,AsA 在 APX 的催化下与 H_2O_2 发生反应,将其还原为 H_2O ,同时自身被氧化生成 MDHA。MDHA 一部分在 MDHAR 作用下还原为 AsA,重新进入循环;另一部分被进一步氧化为 DHA,DHA 则在 DHAR 催化下以 GSH 为底物重新还原为 AsA。该反应产生的 GSSG 随后在 GR 的作用下,在 NADPH 供能下被还原回 GSH^[35-36]。本研究中,褪黑素处理显著提升了红椿叶片中 APX、GR 活性及 GSH 含量($p < 0.05$),表明其可通过增强关键酶活性促进 AsA 对活性氧的清除。此外,褪黑素显著提高了 AsA/DHA 与 GSH/GSSG 的值,进一步说明其能有效增强 AsA-GSH 循环的运转效率。尽管干旱胁迫下褪黑素普遍对植物 AsA-GSH 循环具有调节作用,但调控的主导因子存在物种差异。已有研究指出,褪黑素可通过调控苹果和番茄中 APX、DHAR、MDHAR 和 GR 的活性来促进 AsA-GSH 循环^[37-38];而在桃子中,主要通过增强 APX 活性、降低 MDA 与 H_2O_2 含量以应对干旱胁迫^[39]。本研究的 RDA 分析表明,MDHAR 与 AsA 是褪黑素缓解红椿干旱损伤的核心调控因子。其中,MDHAR 作为 AsA 代谢路径中的关键酶,其活性在干旱条件下上升,可将 AsA 的氧化产物 MDHA 还原为 AsA,对维持细胞内 AsA 水平和氧化还原平衡发挥关键作用^[40]。本研究结果表明,干旱胁迫激发了红椿叶片中抗坏血酸防御系统,使加快 AsA 循环再生的 MDHAR 酶活性上升,从而维持叶片 AsA 水平和缓解干旱对红椿的伤害。综合来看,褪黑素通过提高 AsA-GSH 循环效率、增强抗氧化酶活性以及提升非酶抗氧化剂水平,有效清除积累的 ROS,减缓干旱引起的膜脂过氧化,恢复细胞膜功能,从而减轻氧化应激反应,缓解红椿的干旱损伤^[41]。

3.2 结论

干旱胁迫显著抑制了红椿幼苗的生长发育,而褪黑素可有效提高其抗旱能力。研究表明,褪黑素可通过促进抗旱相关功能蛋白的合成,维持细胞渗透平衡,并增强 AsA-GSH 循环的活性,有效清除体内 H_2O_2 ,从而减轻干旱带来的氧化损伤,缓解红椿的干旱胁迫反应。进一步分析表明,MDHAR 与 AsA 是褪黑素缓解红椿干旱损伤的关键生理调控因子,其中以 MDHAR 为主导。本研究为开发以褪黑素为基础的植物抗旱调节剂提供了理论依据,对提升干旱环境下红椿产业的可持续发展水平具有重要意义。

参考文献:

- [1] HOOVER D L, BESTELMEYER B, GRIMM N B, et al. Traversing the Wasteland: A Framework for Assessing Ecological Threats to Drylands [J]. *BioScience*, 2020, 70(1): 35-47.
- [2] XU C, LIU H, ANENKHONOV O A, et al. Long-Term Forest Resilience to Climate Change Indicated by Mortality, Regeneration and Growth in Semiarid Southern Siberia [J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(6): 2370-2382.
- [3] 徐培培,曹轶辰,周涛,等. 各种属性森林对干旱胁迫的响应研究进展 [J]. *生态学报*, 2024, 44(13): 5435-5443.
- [4] 王慧,王冬梅,张泽洲,等. 外源褪黑素对干旱胁迫下黑麦草和苜蓿抗氧化能力及养分吸收的影响 [J]. *应用生态学报*, 2022, 33(5): 1311-1319.
- [5] 冯振,郑春燕,薄玉琨,等. 基于转录组和代谢组探究植物应答干旱和植食性昆虫的研究进展 [J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2024, 32(3): 369-379.
- [6] TAN D X, MANCHESTER L C, ESTEBAN-ZUBERO E, et al. Melatonin as a Potent and Inducible Endogenous Antioxidant: Synthesis and Metabolism [J]. *Molecules*, 2015, 20(10): 18886-18906.
- [7] KHAN M N, ZHANG J, LUO T, et al. Seed Priming with Melatonin Coping Drought Stress in Rapeseed by Regulating

- Reactive Oxygen Species Detoxification; Antioxidant Defense System, Osmotic Adjustment, Stomatal Traits and Chloroplast Ultrastructure Perseveration [J]. *Industrial Crops and Products*, 2019, 140: 111597.
- [8] 张玲, 麻冬梅, 刘晓霞, 等. 根灌外源褪黑素对于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.
- [9] 卞凤娥, 唐翠花, 邢浩, 等. 外源褪黑素对于旱胁迫下葡萄内源褪黑素及叶绿素荧光特性的影响 [J]. *植物生理学报*, 2018, 54(10): 1615-1623.
- [10] SHARMA A, WANG J F, XU D B, 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.
- [11] 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.
- [12] LIANG B W, MA C Q, ZHANG Z J, et al. Long-Term Exogenous Application of Melatonin Improves Nutrient Uptake Fluxes in Apple Plants under Moderate Drought Stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, 155: 650-661.
- [13] 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): e12401.
- [14] 高琦, 刘亚敏, 刘玉民, 等. 外源调节物质对于旱胁迫红椿苗木形态及光合生理的影响 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2024, 52(7): 53-63.
- [15] 代崇雯, 刘亚敏, 刘玉民, 等. 3种外源物质对于旱胁迫下红椿生理特性的影响 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2022, 44(2): 48-56.
- [16] 黄红兰, 张露, 贾黎明, 等. 毛红椿天然种群有性繁殖适合度及其繁殖更新 [J]. *应用生态学报*, 2018, 29(4): 1098-1106.
- [17] 张智猛, 万书波, 戴良香, 等. 不同花生品种对于旱胁迫的响应 [J]. *中国生态农业学报*, 2011, 19(3): 631-638.
- [18] 苍晶, 赵会杰. *植物生理学实验教程* [M]. 北京: 高等教育出版社, 2013.
- [19] 刘萍, 李明军. *植物生理学实验* [M], 2版. 北京: 科学出版社, 2016.
- [20] 吴晓玲, 张世熔, 蒲玉琳, 等. 川西平原土壤微生物生物量碳氮磷含量特征及其影响因素分析 [J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2019, 27(10): 1607-1616.
- [21] 王晶, 伏兵哲, 李淑霞, 等. 外源褪黑素对于旱胁迫下沙芦苇幼苗生长和生理特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2023, 34(11): 2947-2957.
- [22] 姜琰, 张辉红, 魏畅, 等. 外源褪黑素对于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.
- [23] 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.
- [24] 沙天珍, 刘莹, 海梅荣. 外源褪黑素对于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.
- [25] HARTMANN H, MOURA C F, ANDEREGG W R L, et al. Research Frontiers for Improving Our Understanding of Drought-Induced Tree and Forest Mortality [J]. *New Phytologist*, 2018, 218(1): 15-28.
- [26] 孙韵雅, 陈佳, 王悦, 等. 根际促生菌促生机理及其增强植物抗逆性研究进展 [J]. *草地学报*, 2020, 28(5): 1203-1215.
- [27] LIANG D, NI Z Y, XIA H, et al. Exogenous Melatonin Promotes Biomass Accumulation and Photosynthesis of Ki-

- wifruit Seedlings under Drought Stress [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 246: 34-43.
- [28] SHEIKHALIPOUR M, MOHAMMADI S A, ESMAIELPOUR B, et al. Exogenous Melatonin Increases Salt Tolerance in Bitter Melon by Regulating Ionic Balance, Antioxidant System and Secondary Metabolism-Related Genes [J]. *BMC Plant Biology*, 2022, 22(1): 380.
- [29] 徐东东, 东琳, 邵丽, 等. TGA 转录因子在调控植物逆境应答和生长发育中的作用研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2024, 60(7): 1079-1086.
- [30] MITTLER R. Oxidative Stress, Antioxidants and Stress Tolerance [J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405-410.
- [31] APEL K, HIRT H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress and Signal Transduction [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 373-399.
- [32] 李柯, 周庄煜, 李四菊, 等. 荆芥的生长、渗透调节和抗氧化能力对干旱胁迫的响应 [J]. *草业学报*, 2020, 29(5): 150-158.
- [33] 谢雪曼, 王凯渊, 余兰, 等. 接种 AM 真菌改善龙眼幼苗抗寒生理的研究 [J]. *西南大学学报(自然科学版)*, 2023, 45(2): 76-85.
- [34] HUSSAIN H A, HUSSAIN S, KHALIQ A, et al. Chilling and Drought Stresses in Crop Plants: Implications, Cross Talk and Potential Management Opportunities [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 393.
- [35] 苗卫东, 王萌, 高换超, 等. 外源褪黑素对低温胁迫下不同葡萄品种抗氧化酶活性和 AsA-GSH 循环的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2021, 49(23): 133-138.
- [36] 和秋兰, 张航, 王正维, 等. 外源褪黑素对低温胁迫下马铃薯幼苗抗氧化系统的影响 [J]. *华北农学报*, 2022, 37(1): 103-111.
- [37] WANG P, SUN X, LI C, et al. Long-Term Exogenous Application of Melatonin Delays Drought-Induced Leaf Senescence in Apple [J]. *Journal of Pineal Research*, 2013, 54(3): 292-302.
- [38] DING F, WANG G, WANG M L, et al. Exogenous Melatonin Improves Tolerance to Water Deficit by Promoting Cuticle Formation in Tomato Plants [J]. *Molecules*, 2018, 23(7): 1605.
- [39] 古威彬, 陆玲鸿, 宋根华, 等. 外源褪黑素预处理对干旱胁迫下桃苗生长的缓解效应 [J]. *植物生理学报*, 2022, 58(2): 309-318.
- [40] WANG S C, LIANG D, LI C, et al. Influence of Drought Stress on the Cellular Ultrastructure and Antioxidant System in Leaves of Drought-Tolerant and Drought-Sensitive Apple Rootstocks [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 51: 81-89.
- [41] KABIRI R, HATAMI A, OLOUMI H, et al. Foliar Application of Melatonin Induces Tolerance to Drought Stress in Moldavian Balm Plants (*Dracocephalum moldavica*) through Regulating the Antioxidant System [J]. *Folia Horticulturae*, 2018, 30(1): 155-167.

责任编辑 苏荣艳

包颖

