

网络出版时间:2015-09-06

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1359.S.20150906.0946.030.html>

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

叶君^{1,2}, 邓西平^{1,3}, 王仕稳^{1,3}, 殷俐娜^{1,3},
陈道钊⁴, 熊炳霖^{1,2}, 王鑫月^{1,2}

(1. 中科院水利部水土保持研究所, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; 4. 西北农林科技大学生命科学学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 为探究褪黑素对小麦幼苗抗旱性的调节作用, 明确褪黑素提高小麦抗旱能力的作用途径, 以小麦水地品种西农 9871 为材料, 通过盆栽试验, 分析了干旱胁迫下根施褪黑素($100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)对小麦幼苗生长、光合特性及活性氧代谢的影响。结果表明, 干旱胁迫抑制了小麦的生长, 降低了叶片叶绿素含量、气孔导度、净光合速率及 PSII 最大光化学效率, 导致过氧化氢(H_2O_2)与丙二醛(MDA)积累增加及抗氧化酶活性、抗氧化剂含量升高。在干旱胁迫下根施褪黑素可增加小麦幼苗的生物量和根冠比, 维持较高的相对叶片含水量、叶绿素含量、净光合速率及光化学效率, 并进一步提高过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化物酶(POD)活性及抗坏血酸(ASA)和谷胱甘肽(GSH)的含量, 减少了 H_2O_2 与 MDA 的积累。复水后, 根施褪黑素处理的小麦幼苗生长表现出较快的恢复能力。以上结果说明, 在干旱胁迫下, 褪黑素通过增加根冠比, 促进水分吸收, 改善叶片的水分状况, 并通过增强抗氧化能力, 减轻氧化伤害。褪黑素处理的植株表现出较好的水分状况和较轻的氧化伤害, 有利于其维持较高的光合能力, 从而提高小麦幼苗的抗旱性及恢复生长的能力。

关键词: 褪黑素; 小麦; 幼苗; 干旱胁迫; 光合生理; 活性氧代谢

中图分类号: S512.1; S311

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2015)09-1275-09

Effects of Melatonin on Growth, Photosynthetic Characteristics and Antioxidant System in Seedling of Wheat under Drought Stress

YE Jun^{1,2}, DENG Xiping^{1,3}, WANG Shiwen^{1,3}, YIN Lina^{1,3},
CHEN Daoqian⁴, XIONG Binglin^{1,2}, WANG Xinyue^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China;
2. University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 4. College of Life Sciences, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The objective of the study is to reveal the effects of melatonin (MEL) on wheat seedlings growth under drought stress. A winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar, Xinong 9871 (drought-sensitive), was selected as the experimental material and was planted in pot under soil conditions. Melatonin ($100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) was applied to the soil. The effects of MEL on wheat seedling growth, the photosynthetic characteristics and active oxygen metabolism were investigated. Results showed that

收稿日期: 2015-03-24

修回日期: 2015-05-10

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目(2015CB150402); 国家自然科学基金项目(51479189); 中科院西部之光项目

第一作者 E-mail: yejun66@126.com

通讯作者: 王仕稳(E-mail: shiwenwang@nwsuaf.edu.cn)

drought stress inhibited the seedling growth, decreased the chlorophyll content, stomatal conductance, net photosynthetic rate and maximum PS II quantum yield; resulted in H_2O_2 and MDA accumulation; and enhanced the activity of antioxidant enzymes and antioxidant content. Under drought stress condition, MEL application increased the biomass and root-shoot ratio; maintained a higher level in RWC, chlorophyll content, net photosynthetic rate and the photochemical efficiency; increased the activity of CAT, APX, POD and AsA, GSH content; and reduced the H_2O_2 and MDA accumulation. After re-watering, the wheat seedlings with MEL application recovered growth quickly. This study indicated that MEL application increased the root-shoot ratio under drought stress; promoted the water absorption; improved leaf water status; enhanced antioxidant capacity; and alleviated the active oxygen damage. Melatonin-treated plants showed a well water status and slight oxidative damage, which was contributed to maintain higher photosynthetic rate, so as to improve the wheat drought tolerance.

Key words: Melatonin; Wheat; Seedling; Drought stress; Photosynthetic physiology; Active oxygen metabolism

干旱是影响作物生长和产量形成的重要因素^[1-3],尤其是在苗期,干旱抑制小麦冬前生长,使其分蘖不足、苗弱、难以越冬,并对中后期生长带来一系列无法逆转的负效应^[4],最终导致小麦减产。植物生长调节剂被广泛用来调节植物生长和提高植物的抗逆能力,因此探索潜在的生长调节物质及其机理对提高作物的抗旱能力具有重要意义。褪黑素是一种吲哚类色胺,化学名称为 N-乙酰-5-甲氧基色胺,广泛存在于动植物中。在植物中,褪黑素含量不一,药用植物含量相对较高^[5]。褪黑素在植物中具有多种功能,包括调节植物生长发育,如促进侧根的生长、改变花期、延缓叶片衰老等。除此之外,褪黑素还可增强植物对干旱、盐害、重金属、高温、冷害等多种逆境的抗性^[6-8]。目前研究认为,褪黑素对植物抗逆的调节作用主要归因于它参与活性氧的清除^[9]。在水分胁迫条件下,褪黑素可增加黄瓜发芽率,并促进根系生长^[10],减轻水分胁迫对葡萄扦插枝条的伤害^[11],延缓干旱诱导苹果叶片的衰老^[12]。尽管针对褪黑素抗旱作用的研究已有报道,但其结果还存在很大的局限性:一方面研究对象主要为园艺作物(如黄瓜、葡萄、苹果等),对大田粮食作物的研究较少;另一方面,研究方法以 PEG 渗透胁迫模拟干旱为主,不能真正反映干旱这一自然过程。同时,关于褪黑素对植物的抗旱作用机理也不够完善。本研究以水地小麦品种西农 9871 为试验材料,通过土培根施褪黑素方法,在苗期人工设置自然干旱和正常水分处理,研究干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗生长、光合及抗氧化特性的影响,并明确其提高小麦抗旱能力的作用途径,为小麦抗旱

栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

试验以小麦水地品种西农 9871 为材料,采用盆栽方法。选用规格统一的塑料杯(内径 8.5 cm,高 12.5 cm),内置粗口吸管并覆风干土 0.5 kg。试验用土相关指标如下,田间最大持水量为 22%,pH 为 7.8,有机质含量为 0.37%,有效 N、P 和 K 含量分别为 20.62、51.78 和 102.55 $mg \cdot kg^{-1}$ 。播种前,种子用 3% 双氧水消毒 5 min,然后用清水冲洗数次,浸泡 24 h。每个塑料杯播种 4 粒种子,播种深度为 3 cm,然后放在气候室中培养。气候室中光周期为 12 h/12 h(昼/夜),温度为 22 °C/18 °C(昼/夜),光强为 400 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,湿度为 50%。出苗后每杯留 2 株。待幼苗长至三叶一心时,连续 3 d 根施褪黑素(100 $\mu mol \cdot L^{-1}$),然后进行干旱胁迫处理,并于每晚 18:00 称重,根据土壤干湿情况进行补水(或褪黑素溶液),其水分日变化设计见表 1。试验共设 4 个处理,分别用 C(正常供水对照)、C+M(正常供水并根施褪黑素处理)、D(干旱胁迫对照)、D+M(干旱胁迫且根施褪黑素处理)表示,每个处理各 90 个重复。干旱处理在水分胁迫 7 d 后复水。于干旱胁迫前、干旱胁迫 7 d 及复水 5 d 后测定相关指标,同时采样,超低温保存用于后续实验。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 生物量测定

选 10 个重复,将地上部与根分离,于 105 °C

杀青 30 min, 80 °C 烘干至恒重后称重。

表 1 干旱胁迫及复水条件下土壤水分含量的变化

Table 1 Changes of soil moisture content with increasing drought stress and recovery

处理天数 Time of treatment/d	土壤水分含量 Mass water content of soil/%	土壤相对含水量 Relative water content of soil/%
0	18	80
1	16	74
2	15	68
3	14	62
4	12	56
5	11	50
6	10	44
7	8	38
8	18	80
9	18	80
10	18	80
11	18	80
12	18	80

盆栽最大持水量为 22%。复水在干旱胁迫第 7 天下午 18:00 进行

The maximum soil water retention capacity in pot is 22%. Re-watering was conducted at 18:00 on the seventh day after drought stress

1.2.2 叶片相对含水量(RWC)与叶绿素含量的测定

叶片相对含水量参照 Schonfeld 等^[13]的方法进行测定。叶绿素含量测定参照高俊凤^[14]的方法进行。

1.2.3 气体交换参数测定

从干旱胁迫前 1 d 开始到复水后 5 d, 每天上午 9:00—11:00 使用 Li-6400 XT 便携式光合仪测定第 3 片完全展开叶(自下往上)的光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间二氧化碳浓度(C_i)。叶温为(29±1)°C, 光强为 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 流速为 500 $\text{mL} \cdot \text{s}^{-1}$ 。3 次重复。

1.2.4 叶绿素荧光参数测定

每天上午 7:00—8:30 使用 Imaging-PAM (Walz, Effeltrich, Germany) 荧光仪测定第 3 片叶的 PSII 最大光化学效率 [$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$]、PSII 实际光化学效率 [$\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$]、光化学淬灭系数 [$q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$] 和非光化学淬灭系数 [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$]。每个处理 3 次重复, 测定日期同光合参数。

1.2.5 过氧化氢(H_2O_2)及丙二醛(MDA)含量测定

分别参照 Loreto^[15]及 Heath^[16]的方法测定

第 3 片叶的 H_2O_2 及 MDA 含量, 3 次重复。

1.2.6 可溶性蛋白及抗氧化酶(SOD、CAT、APX 和 POD)活性测定

参照高俊凤^[14]的方法测定第 3 片叶的可溶性蛋白含量。SOD、CAT、APX 和 POD 活性分别采用 Giannopolitis^[17]、Dhindsa^[18]、Nakano^[19]及曾韶西^[20]的方法进行测定。

1.2.7 抗坏血酸(AsA)与谷胱甘肽(GSH)含量测定

AsA 和 GSH 含量的测定分别参照 Logan^[21]与 Griffith^[22]的方法进行。

1.3 数据处理

Microsoft Excel 2010 软件处理数据, SPSS 20.0 软件在 0.05 水平上进行单因素方差分析, 用 Sigmaplot 12.5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗生长的影响

在正常水分条件下, 褪黑素对小麦幼苗的生长没有影响(图 1)。与正常水分处理(C)相比, 干旱胁迫 7 d 后小麦幼苗地上部和根系干重分别减少 37.2% 与 25.1%; 干旱胁迫下施用褪黑素后, 小麦幼苗地上部和根系干重较 C 处理分别减少 30.0% 和 12.2%。干旱胁迫处理(D)使小麦幼苗根冠比增加 19.1%, 而褪黑素处理(D+M)的小麦幼苗根冠比增加 25.1%。当复水 5 d 后, D+M 处理的小麦幼苗地上部及根系干重仍显著高于 D 处理, 而两者之间根冠比没有明显差异。

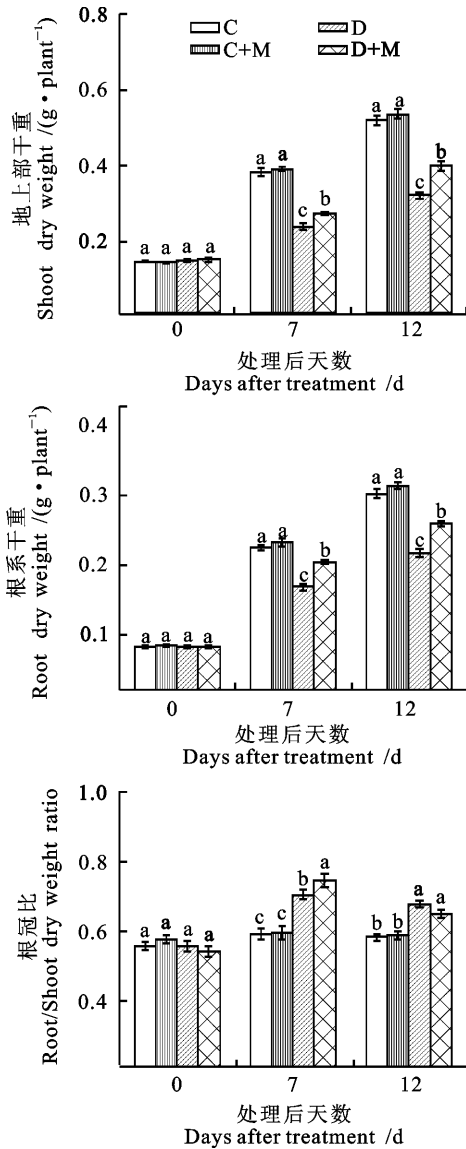
2.2 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶片相对含水量(RWC)的影响

不管是否根施褪黑素, 干旱胁迫均显著降低小麦幼苗叶片 RWC(图 2)。干旱胁迫 7 d 后, 小麦幼苗叶片 RWC 降为 66.5%, 在根施褪黑素条件下 RWC 则为 73.9%, 明显高于单独干旱胁迫处理(D)。在正常水分条件下, 褪黑素对幼苗生长没有明显影响。

2.3 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶片光合特性的影响

2.3.1 对叶绿素含量及 Chla/Chlb 的影响

正常水分条件下根施褪黑素对小麦幼苗叶片叶绿素含量及 Chla/Chlb 均无显著影响(图 3)。与正常供水对照(C)相比, 干旱胁迫 7 d 后, 小麦幼苗叶片叶绿素含量减少 55.7%, 复水 5 d 后(即处理后 12 d)较复水前增加 12.1%。然而, 在干



同一时间内图柱上标注的不同字母表示处理间在 0.05 水平上差异显著。下同

Bars superscripted by different letters are significantly different at the 0.05 probability level among the treatments at the same date. The same as below

图 1 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗地上部干重、根系干重及根冠比的影响

Fig. 1 Effects of melatonin on shoot dry weight, root dry weight and root/shoot ratio of wheat seedlings during drought stress

旱胁迫 7 d 后褪黑素处理 (D+M) 的小麦幼苗叶片叶绿素含量较干旱胁迫对照 (D) 减少 37.2%，复水 5 d 后较复水前增加 14.9% (图 3 I)。此外，干旱胁迫降低了 Chla/Chlb，复水后有所恢复。与干旱胁迫对照 (D) 相比，D+M 处理的小麦幼苗在干旱胁迫 7 d 及旱后复水 5 天后叶片

Chla/Chlb 分别下降 15.2% 和 4.4% (图 3 II)。

2.3.2 对气体交换参数的影响

正常水分条件下，褪黑素对小麦幼苗叶片的气体交换参数没有明显影响 (图 4)。随着干旱胁迫时间的延长，气体交换参数整体呈现下降趋势。干旱胁迫 7 d 后，褪黑素处理 (D+M) 小麦幼苗叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和胞间二氧化碳浓度较干旱对照 (D) 高 32.2%、50.6%、65.5% 和 59.6%。复水 5 d 后，小麦幼苗叶片的气体交换参数均有所恢复，相比之下，褪黑素处理的小麦幼苗恢复较快。

2.3.3 对叶绿素荧光参数的影响

由图 5 可知，正常水分条件下，褪黑素对小麦幼苗叶绿素荧光参数没有影响。干旱胁迫前 4 d 小麦幼苗叶片荧光参数基本没有变化。随着干旱胁迫时间的延长， F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_P 逐渐下降 (图 5 I, 5 II, 5 III)，而 NPQ 呈上升趋势 (图 5 IV)。干旱胁迫 7 d 后，褪黑素处理 (D+M) 小麦幼苗的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 q_P 较干旱对照 (D) 分别增加 4.7%、8.0% 和 1.2%，而 NPQ 减少 10.0%。复水 5 d 后，上述参数均得到部分恢复，而褪黑素处理的小麦幼苗较干旱对照 (D) 恢复快。

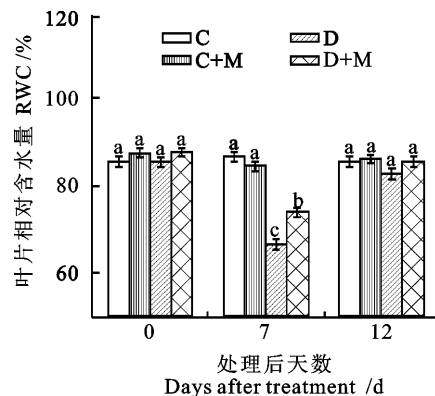


图 2 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶片 RWC 的影响

Fig. 2 Effects of melatonin on RWC of leaves in wheat seedlings during drought stress

2.4 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶片抗氧化性的影响

2.4.1 对 H₂O₂ 和 MDA 含量的影响

在正常水分条件下，褪黑素对小麦幼苗叶片 H₂O₂ 和 MDA 含量没有影响 (图 6)。干旱胁迫 7 d 后，与正常水分相比，小麦幼苗叶片 H₂O₂ 和 MDA 含量分别增加 56.1% 和 114.0%；褪黑素处理 (D+M) 后，小麦幼苗 H₂O₂ 与 MDA 含量分

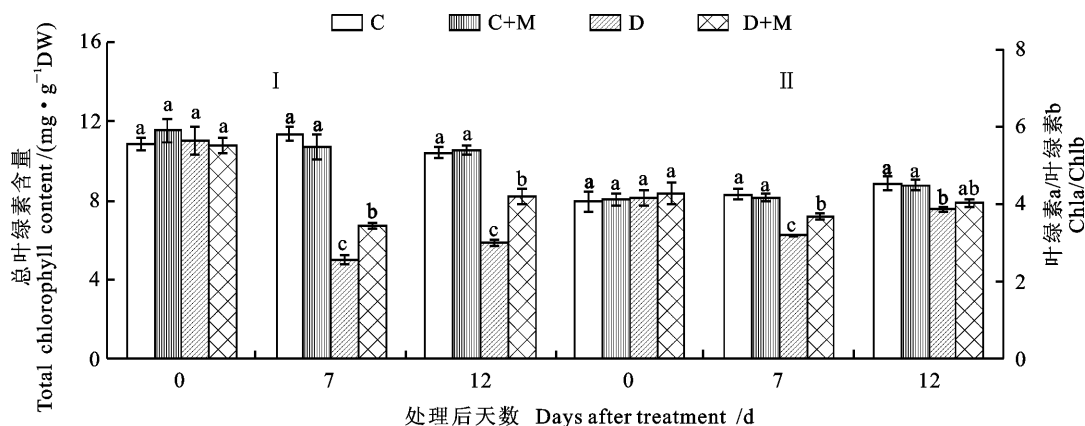


图 3 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶片叶绿素含量及 Chla/Chlb 的影响

Fig. 3 Effects of melatonin on chlorophyll content and Chla/Chlb of leaves in wheat seedlings during drought stress

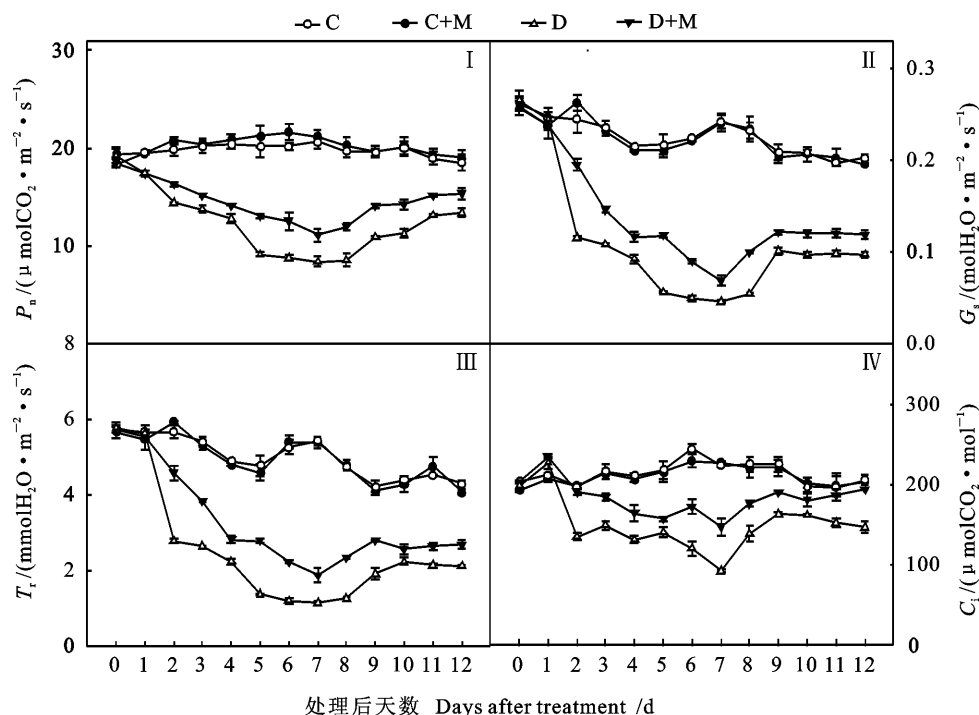


图 4 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗气体交换参数的影响

Fig. 4 Effects of melatonin on gas-exchange parameters in wheat seedlings during drought stress

别增加 34.7% 和 78.2%，明显低于干旱对照 (D)。复水 5 d 后，小麦幼苗叶片 H₂O₂ 和 MDA 含量有所降低，而褪黑素处理 (D+M) 的小麦幼苗较干旱对照 (D) 下降快。

2.4.2 对抗氧化酶活性的影响

由图 7 所示，干旱胁迫 7 d 后，小麦幼苗叶片 SOD、CAT、APX 和 POD 活性不同程度升高，分别较正常水分对照 (C) 增加 291.8%、280.3%、53.1% 和 153.7%；褪黑素处理 (D+M) 后，小麦幼苗叶片 CAT、APX 和 POD 活性较干旱对照

(D) 进一步提高，与之相比分别增加 14.9%、18.4% 和 11.9%，而 SOD 活性没有表现出明显变化。当复水 5 d 后，小麦幼苗叶片抗氧化酶活性均有所降低，且褪黑素处理 (D+M) 的小麦幼苗较干旱对照 (D) 下降快。

2.4.3 对 AsA 和 GSH 含量的影响

由图 8 可见，正常水分条件下，褪黑素处理 (C+M) 对小麦幼苗叶片 AsA 和 GSH 含量没有显著影响。干旱胁迫 7 d 后，小麦幼苗叶片 AsA

和 GSH 含量较正常供水对照 (C) 分别增加 86.0% 和 201.3%; 褪黑素处理 (D+M) 后, 小麦幼苗叶片 AsA 和 GSH 含量进一步提升, 分别增加 97.1% 和 358.3%, 明显高于干旱对照 (D)。复

水 5 d 后, 小麦幼苗 AsA 和 GSH 含量有所下降, 分别减少 23.8% 和 88.3%, 而褪黑素处理分别减少 75.3% 和 202.0%, 降幅显著低于干旱对照 (D)。

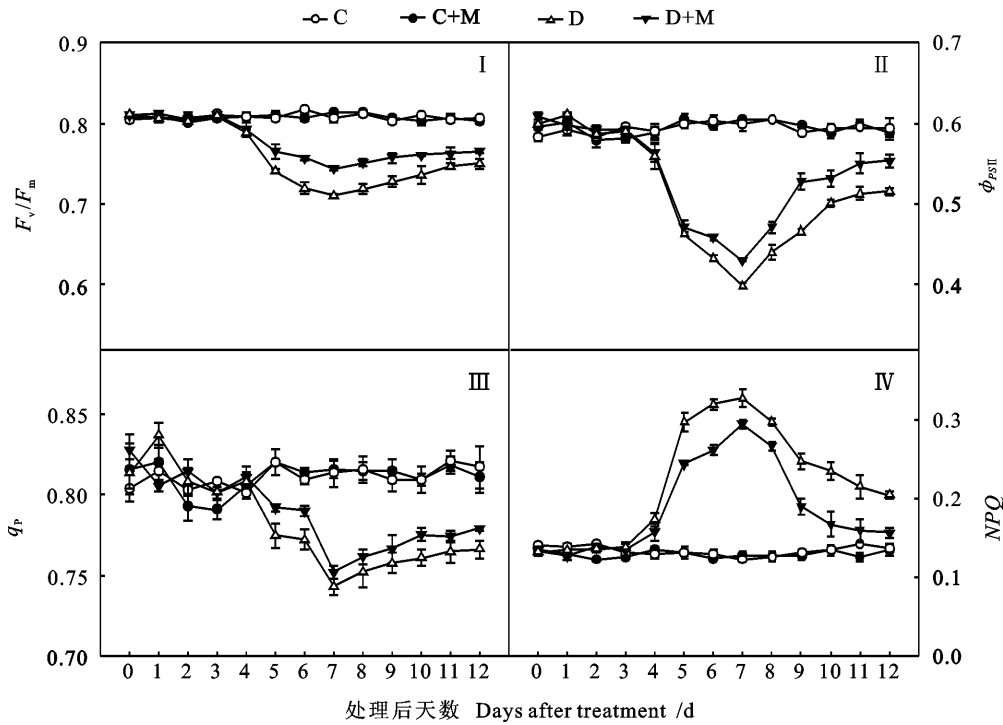


图 5 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响

Fig. 5 Effects of melatonin on chlorophyll fluorescence parameters in wheat seedlings during drought stress

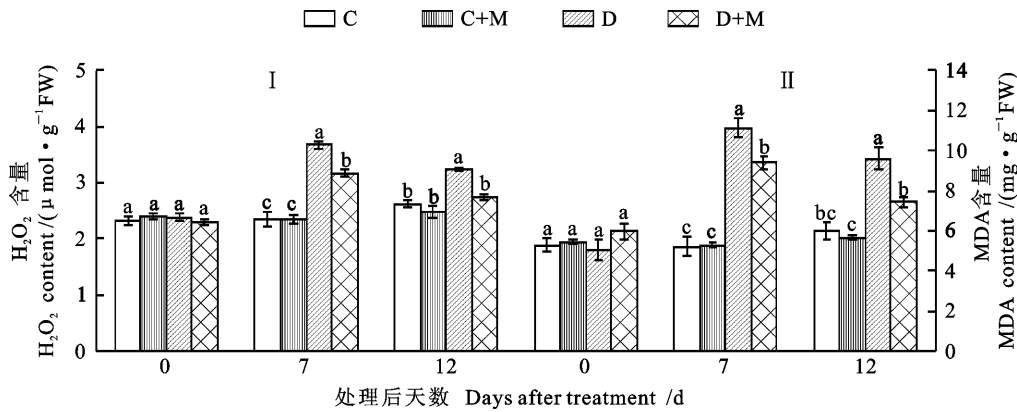


图 6 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶片 H₂O₂ 和 MDA 含量的影响

Fig. 6 Effects of melatonin on chlorophyll fluorescence parameters of leaves in wheat seedlings during drought stress

3 讨论

本试验中, 根施褪黑素显著增加干旱胁迫下小麦幼苗生物量; 复水后褪黑素处理的小麦幼苗迅速恢复生长, 表明根施褪黑素可以提高小麦幼苗的抗旱性和生长恢复能力。在干旱胁迫下褪黑素处理的小麦叶片具有较高的叶绿素含量、净光

合速率及光化学效率, 说明褪黑素提高了植物叶片的光合能力, 从而促进小麦幼苗在干旱条件下的生长及复水后的恢复。同时, 干旱胁迫下, 褪黑素提高叶片 RWC 和抗氧化能力, 改善了植株水分状况, 减轻了氧化伤害, 有利于其维持较高的光合能力。Turk 曾发现, 褪黑素处理后小麦在冷害胁迫下表现出较好的水分状况^[23], 并将其归因于

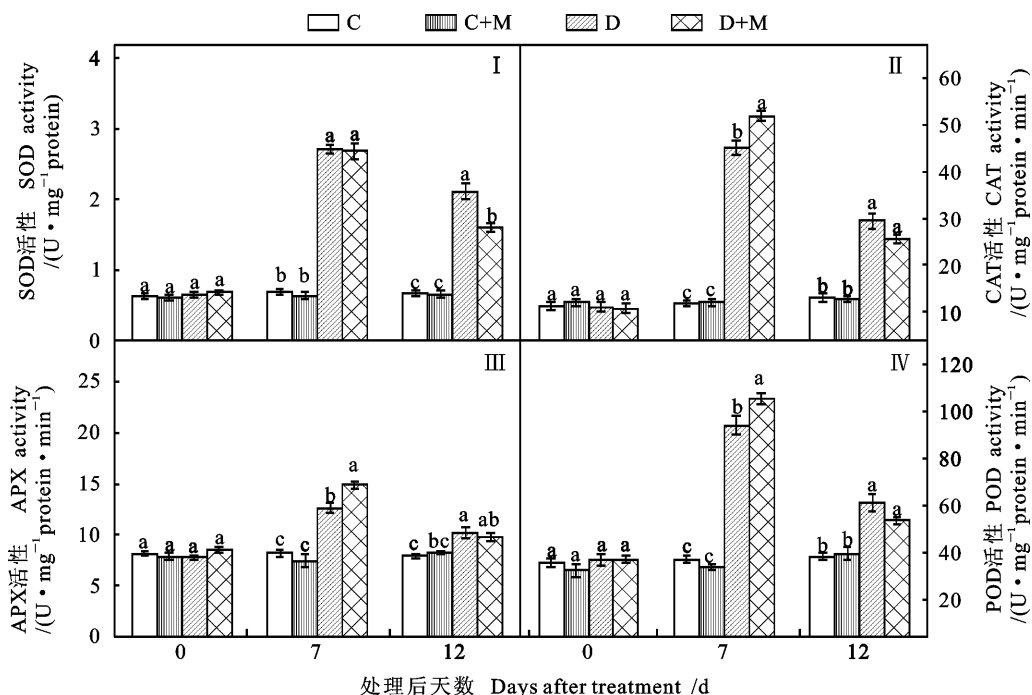


图 7 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 7 Effects of melatonin on antioxidant enzyme activity of leaves in wheat seedlings during drought stress

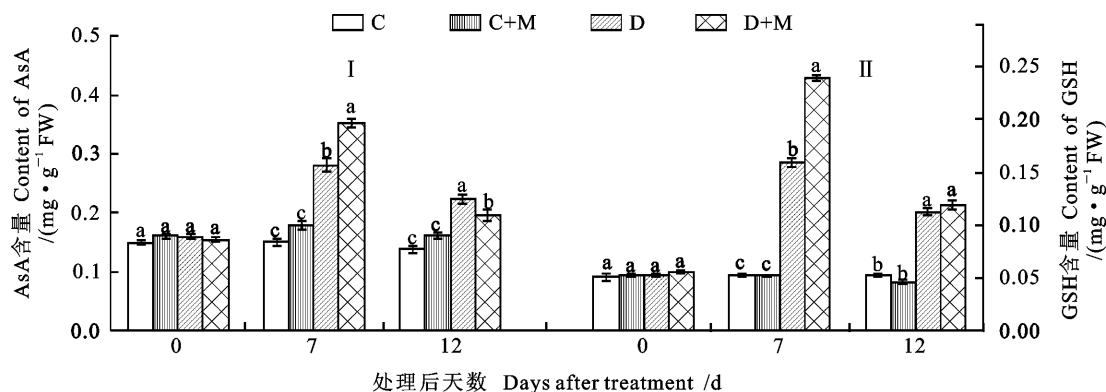


图 8 干旱胁迫下褪黑素对小麦幼苗叶片 AsA 和 GSH 含量的影响

Fig. 8 Effects of melatonin on AsA and GSH content of leaves in wheat seedlings during drought stress

褪黑素对细胞膜的保护作用。在干旱条件下,植物大致可通过两种途径来维持体内的水分:第一,植物叶片迅速关闭气孔,降低蒸腾作用,从而减少水分的散失;第二,通过增强植物的吸水能力来满足植物代谢活动对水分的需求。本研究中,褪黑素处理并未降低小麦幼苗叶片的气孔导度和蒸腾速率,在干旱胁迫下反而增加了以上参数。这说明褪黑素并不是通过关闭气孔来降低水分散失,而可能是通过加强根系吸水能力,来改善植株水分状况。本试验结果表明,褪黑素处理在干旱胁迫下可增加小麦幼苗的根冠比,而根冠比增加有

助于提高植物的吸水能力,维持植物组织含水量。关于褪黑素对根系生长的调节作用在园艺作物已经发现。低浓度褪黑素(0.1 mmol·L⁻¹)可以促进芥菜根系生长^[24]。关于褪黑素促根生长的研究在樱桃上也有报道^[25]。另外,Josefa 研究表明,褪黑素在单子叶植物中与生长素作用类似,但效果仅相当于生长素的 10%~55%^[26]。本试验中,褪黑素处理对正常水分条件下根系的生长没有明显影响,而在干旱胁迫下,褪黑素可促进小麦幼苗根系的生长,且比幼苗地上部促生长的作用更为显著,说明在不同条件下,褪黑素对小麦幼苗生长发挥的作用不同。众所周知,在干旱胁迫

下,气孔关闭导致 CO_2 浓度减少,最终降低植物叶片净光合速率。而褪黑素处理在干旱胁迫下增加了气孔导度和蒸腾速率,从而提高了净光合速率,说明褪黑素处理可通过改善植株水分状况来维持较高的光合能力。

叶绿素是植物叶片进行光合作用的色素分子。干旱胁迫下叶绿素极易降解。本研究表明,干旱胁迫后,小麦幼苗叶绿素含量降低,而经过褪黑素处理的小麦幼苗延缓了叶绿素的降解速度,这与 Wang 等^[27]在苹果上的研究结果一致。叶绿素荧光技术能够快速、灵敏、无损伤地检测 PS II 的状况^[28]。 F_v/F_m 可以反映出水分胁迫下植物的存活能力^[29]。本研究中,干旱胁迫下,褪黑素处理延缓了 F_v/F_m 的降低,并在复水后加快了其恢复速度,干旱胁迫下 NPQ 则表现出上升趋势,而在褪黑素处理后其上升表现不明显,说明褪黑素处理降低了小麦幼苗对干旱胁迫的敏感性。同时根施褪黑素减轻了干旱胁迫对 PS II 反应中心的破坏,使小麦幼苗叶片在干旱胁迫下保持较高的 PS II 光化学效率。

干旱胁迫持续存在时,PS II 活性下调引起光合电子产生与利用间失衡,促使光量子产额失调而出现光能过剩,从而产生活性氧^[30]。过量地累积活性氧会导致膜脂过氧化,而 MDA 就是膜脂过氧化的最终产物,反映了膜的破坏程度^[31]。本研究中,褪黑素处理显著降低了干旱胁迫下小麦幼苗 H_2O_2 与 MDA 含量,同时表现出较快的恢复速度。植物本身可以通过酶促和非酶促抗氧化系统来清除逆境条件下形成的过量活性氧,以保护细胞免受氧化伤害^[32]。在干旱胁迫下,褪黑素处理进一步提高了小麦幼苗 CAT、APX、POD 活性,同时还增加了 AsA 和 GSH 含量,有效地清除了过量的 H_2O_2 ,使得 MDA 含量维持在较低的水平,说明根施褪黑素可提高抗氧化能力,缓解干旱诱导的膜脂过氧化给植株带来的伤害,维持了光合系统的相对稳定,从而改善了叶片的光合特性。

4 结论

综上所述,在干旱胁迫下,褪黑素一方面能够增加根冠比,促进水分吸收,从而改善植株水分状况;另一方面,褪黑素作为一种抗氧化剂及抗氧化系统的调节剂可有效清除叶绿体内过量的活性氧,延缓叶绿素的降解,维持生物膜的流动性,从而保护光合系统免遭氧化损伤。褪黑素通过以上

途径改善了光合特性,提高了小麦幼苗的抗旱性和恢复能力。因此,褪黑素可作为一种潜在生长调节剂提高小麦的抗旱能力。

参考文献:

- [1] Harrison M T, Tardieu F, Dong Z, *et al.* Characterizing drought stress and trait influence on maize yield under current and future conditions [J]. *Global Change Biology*, 2014, 20(3): 867-878.
- [2] Lobell D B, Roberts M J, Schlenker W, *et al.* Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the US Midwest [J]. *Science*, 2014, 344(6183): 516-519.
- [3] Lü Y (吕妍), Wang R H (王让会), Cai Z Y (蔡子颖). The climate change and its impact on arid and semi-arid areas in China [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment* (干旱区资源与环境), 2009, 23(11): 65-71 (in Chinese with English abstract).
- [4] Cao C L (曹翠玲), Li S X (李生秀). Effect of water stress and nitrogen on some physiological characteristics at tillage stage of wheat [J]. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica* (核农学报), 2004, 18(5): 402-405 (in Chinese with English abstract).
- [5] Manchester L C, Tan D X, Reiter R J, *et al.* High levels of melatonin in the seeds of edible plants: possible function in germ tissue protection [J]. *Life Sciences*, 2000, 67(25): 3023-3029.
- [6] Arnao M B, Hernández R J. Melatonin: plant growth regulator and/or biostimulator during stress? [J]. *Trends in Plant Science*, 2014, 19(12): 789-797.
- [7] Paredes S D, Korkmaz A, Manchester L C, *et al.* Phyto-melatonin: a review [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(1): 57-69.
- [8] Zhang N, Sun Q, Zhang H, *et al.* Roles of melatonin in abiotic stress resistance in plants [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(3): 647-656.
- [9] Allegra M, Reiter R, Tan D X, *et al.* The chemistry of melatonin's interaction with reactive species [J]. *Journal of Pineal Research*, 2003, 34(1): 1-10.
- [10] Zhang N, Zhao B, Zhang H J, *et al.* Melatonin promotes water-stress tolerance, lateral root formation, and seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.) [J]. *Journal of Pineal Research*, 2013, 54(1): 15-23.
- [11] Meng J F, Xu T F, Wang Z Z, *et al.* The ameliorative effects of exogenous melatonin on grape cuttings under water deficient stress: antioxidant metabolites, leaf anatomy, and chloroplast morphology [J]. *Journal of Pineal Research*, 2014, 57(2): 200-212.
- [12] 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.
- [13] Schonfeld M A, Johnson R C, Carver B F, *et al.* Water relations in winter wheat as drought resistance indicators [J]. *Crop Science*, 1988, 28(3): 526-531.

- [14] Gao J F (高俊凤). Plant Physiology Experiment Instruction (植物生理学实验指导) [M]. Beijing: Higher education press (北京: 高等教育出版社), 2006 (in Chinese).
- [15] Loreto F, Velikova V. Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of cellular membranes [J]. *Plant Physiology*, 2001, 127(4): 1781-1787.
- [16] Heath R L, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation [J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1968, 125(1): 189-198.
- [17] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases II. purification and quantitative relationship with water-soluble protein in seedlings [J]. *Plant Physiology*, 1977, 59(2): 315-318.
- [18] Dhindsa R S, Plumb D P, Thorpe T A. Leaf senescence: correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1981, 32(1): 93-101.
- [19] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, 22(5): 867-880.
- [20] Zen S X (曾韶西), Wang Y R (王以柔), Li M R (李美如). Comparison of the changes of membrane protective system in rice seedlings during enhancement of chilling resistance by different stress pretreatment [J]. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, 1997, 39(4): 308-314 (in Chinese with English abstract).
- [21] Logan B A, Grace S C, Adams III W W, et al. Seasonal differences in xanthophyll cycle characteristics and antioxidants in *Mahonia repens* growing in different light environments [J]. *Oecologia*, 1998, 116(1-2): 9-17.
- [22] Griffith O W. Determination of glutathione and glutathione disulfide using glutathione reductase and 2-vinylpyridine [J]. *Analytical Biochemistry*, 1980, 106(1): 207-212.
- [23] Turk H, Erdal S, Genisel M, et al. The regulatory effect of melatonin on physiological, biochemical and molecular parameters in cold-stressed wheat seedlings [J]. *Plant Growth Regulation*, 2014, 74(2): 139-152.
- [24] Chen Q, Qi W, Reiter R J, et al. Exogenously applied melatonin stimulates root growth and raises endogenous indoleacetic acid in roots of etiolated seedlings of *Brassica juncea* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(3): 324-328.
- [25] Sarropoulou V, Dimassi-Theriou K, Therios I, et al. Melatonin enhances root regeneration, photosynthetic pigments, biomass, total carbohydrates and proline content in the cherry rootstock PHL-C (*Prunus avium* × *Prunus cerasus*) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2012, 61: 162-168.
- [26] Hernández Ruiz J, Cano A, Arnao M B. Melatonin acts as a growth stimulating compound in some monocot species [J]. *Journal of Pineal Research*, 2005, 39(2): 137-142.
- [27] Wang P, Yin L, Liang D, et al. Delayed senescence of apple leaves by exogenous melatonin treatment; toward regulating the ascorbate-glutathione cycle [J]. *Journal of Pineal Research*, 2012, 53(1): 11-20.
- [28] Bu L D (卜令锋), Zhang R H (张仁和), Chang Y (常宇), et al. Response of photosynthetic characteristics to water stress of maize leaf in seedling [J]. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 2010, 30(5): 1184-1191 (in Chinese with English abstract).
- [29] Woo N S, Badger M R, Pogson B J. A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence [J]. *Plant Methods*, 2008, 4(1): 1-14.
- [30] Reddy A R, Chaitanya K V, Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(11): 1189-1202.
- [31] Miller I M, Jensen P E, Hansson A. Oxidative modifications to cellular components in plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, 58: 459-481.
- [32] Hao J H (郝敬虹), Yi Y (易旻), Shang Q M (尚庆茂), et al. Effects of exogenous salicylic acid on membrane lipid peroxidation and photosynthetic characteristics of *Cucumis sativus* seedlings under drought stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2012, 23(3): 717-723 (in Chinese with English abstract).