



水分胁迫下外源褪黑素对大豆苗期抗氧化特性和产量的影响

何松榆, 秦 彬, 张明聪, 金喜军, 王孟雪, 任春元, 张玉先

(黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江 大庆 163319)

摘要:为探究大豆苗期干旱外源褪黑素对其抗氧化性和产量的影响,以干旱敏感型大豆品种绥农 26 为试验材料,分析水分胁迫下叶面喷施和根施褪黑素对大豆叶片和根系抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性和丙二醛(MDA)含量以及产量的影响。结果表明:与水分胁迫(CK)相比,施用褪黑素显著提高大豆叶片抗氧化酶活性,处理后第 4 天,叶面喷施和根施处理与 CK 相比,SOD 活性在 V5 期分别提高 6.3% 和 19.5%,POD、CAT 活性在 V1 期分别提高 7.5%、12.7% 和 5.6%、9.9% ($P < 0.05$),MDA 含量在 V3 期分别降低了 9.4%、10.3% ($P < 0.05$);处理后第 7 天,叶面喷施褪黑素与对照相比,在 V1 期 SOD、POD、CAT 活性分别提高了 6.3%、9.5%、4.9% ($P < 0.05$),而根施褪黑素处理较对照分别提高了 6.9%、20.9%、11.1% ($P < 0.05$),MDA 含量叶面喷施和根施褪黑素处理与 CK 相比分别降低了 6.9%、10.3% ($P < 0.05$);V1、V3 和 V5 期叶面喷施褪黑素处理的产量与 CK 相比分别提高了 31.6%、29.8%、12.6% ($P < 0.05$),而根施褪黑素处理的产量较对照分别提高了 43.3%、31.8%、24.9% ($P < 0.05$)。结果表明:外源褪黑素通过降低 MDA 含量,提高抗氧化酶活性、维持细胞水分平衡、提高大豆的抗旱能力,最终提高其产量,而且根施褪黑素效果要显著优于叶施。

关键词:大豆;苗期;褪黑素;水分胁迫;抗氧化酶;产量

Effects of Exogenous Melatonin on Antioxidant Properties and Yield of Soybean Seedling Under Water Stress

HE Song-yu, QIN Bin, ZHANG Ming-cong, JIN Xi-jun, WANG Meng-xue, REN Chun-yuan, ZHANG Yu-xian

(College of Agronomy, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China)

Abstract: To explore the effects of exogenous melatonin on the antioxidant properties and yield of soybean on its seedling drought, we used soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] cultivar Suinong 26 with drought sensitive, this study investigated the effects of antioxidant enzymes activity (SOD, POD, CAT), malondialdehyde (MDA) content and yield of soybean leaves and roots under water stress by using melatonin on the leaf and root. Our results indicated that compared with water stress(CK), the antioxidant enzyme activity of soybean leaves was significantly increased by using melatonin. When applied melatonin on the leaf and root at 4 d after treatment, the activity of SOD was increased by 6.3% and 19.5% at V5 stage ($P < 0.05$), POD increased by 7.5% and 12.7% ($P < 0.05$), CAT increased by 5.6% and 9.9% at V1 stage ($P < 0.05$), and the contents of MDA decreased by 9.4% and 10.3% at V3 stage ($P < 0.05$) as compared to the CK. When compared to the CK at the 7 d after treatment, the activity of SOD, POD, CAT with applying melatonin of leaf at V1 stage increased by 6.3%, 9.5% and 4.9%, respectively. The activity of SOD, POD, CAT with applying melatonin of root increased by 6.9%, 20.9% and 11.1%, respectively. The content of MDA with applying melatonin of leaf and root at V1 stage decreased by 6.9% and 10.3% ($P < 0.05$) at V1 stage. Compared to the CK, yield of applying melatonin of leaf at V1, V3 and V5 stages were increased by 31.6%, 29.8% and 12.6%, respectively, and yield of applying melatonin on root at V1, V3 and V5 stages were increased by 43.3%, 31.8% and 24.9%, respectively. The result showed that exogenous melatonin could improve the drought resistance of soybean, increased the yield and maintained the water balance of the cells by means of reducing the content of malondialdehyde, and finally increased the activity of antioxidant enzymes. Furthermore, the root application of melatonin was better than leaf application.

Keywords: Soybean; Seedling stage; Melatonin; Water stress; Antioxidant enzymes; Yield

植物在生长过程中遭受逆境胁迫是不可避免的,干旱环境下,植物体细胞内会产生大量的活性

氧(ROS),引起膜脂过氧化,使细胞膜透性增强、细胞膜完整性遭到破坏,影响细胞正常代谢^[1]。为了

收稿日期:2019-01-23

基金项目:国家自然科学基金(31801303);黑龙江省自然科学基金面上项目(C2016042);中国博士后科学基金(2016M591568);黑龙江八一农垦大学博士科研启动基金(XYB2014-04);国家现代农业产业技术体系(CARS-04-PS17)。

第一作者简介:何松榆(1992-),男,硕士,主要从事大豆高产生理生态研究。E-mail:hsyspark@163.com。

通讯作者:张玉先(1968-),男,博士,教授,博导,主要从事大豆高产生理生态研究。E-mail:zyx_lxy@126.com。

防止 ROS 对机体的损伤,植物在长期的进化过程中形成了复杂的抗氧化保护系统来清除 ROS^[2],其中抗氧化酶(SOD、POD、CAT)能有效地清除活性氧,使活性氧生成与清除之间维持动态平衡^[3]。王启明等^[4]研究表明,耐旱性较强的大豆具有较高的 SOD、POD 和 CAT 活性,同时其 MDA 含量较低,由此可见,较高的 SOD、POD 和 CAT 活性,较低的 MDA 含量对大豆的耐旱性有促进作用。褪黑素(melatonin)是广泛存在于植物体内的抗氧化物质^[5]。叶君等^[6-7]研究表明,在干旱胁迫下根施褪黑素可提高小麦幼苗过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)活性,减少 MDA 的积累。Wang 等^[8]的研究表明,褪黑素能够缓解氧化胁迫对苹果树叶片造成的伤害;此外,褪黑素被认为是内源性的自由基清除剂^[9]和抗氧化剂^[10]。Tan 等^[11]认为褪黑素是抵御体内和外部环境氧化胁迫的第一道防线,在植物中发挥重要作用。

现阶段有关褪黑素在干旱胁迫下对小麦^[6-7]、番茄^[12-13]等抗氧化特性影响的研究较多,而关于褪黑素对大豆苗期干旱胁迫下的影响少有报道,因此本文以干旱敏感型大豆品种绥农 26 为试验材料,采用盆栽的试验方法,在苗期利用 PEG6000 产生的水分渗透势来模拟干旱环境,研究干旱胁迫环境下褪黑素对大豆幼苗的生长和抗氧化特性的影响,并明确其对大豆苗期抗旱能力的作用途径,为提高大豆抗旱性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

以干旱敏感型大豆品种绥农 26 为试验材料,无限结荚习性,生育期 120 d 左右。

供试褪黑素购于北京酷来搏科技有限公司,分子式为 C₁₃H₁₆N₂O₂,相对分子质量为 232.28,纯度>99%。

1.2 试验设计

试验采用盆栽方法,于 2017 年,在黑龙江省大庆市高新区国家杂粮工程技术研究中心实验基地防雨大棚内进行,桶高 36 cm、直径 29 cm,桶底钻 5 个直径 0.5 cm 小孔并垫上纱网,以 1:1 比例的蛭石和珍珠岩混拌作栽培基质,于 5 月 18 日播种,播种前选取饱满、色泽均匀、大小一致的种子,用 5% 次氯酸钠进行消毒。每盆播 9 粒种子,真叶期间苗,每盆保留均匀一致的幼苗 3 株。

设置 3 个不同处理:CK 为对照处理,浇灌 1 L 含 15% PEG6000 的 Hoagland 营养液作为对照;T1

为叶面喷施处理,浇灌 1 L 含 15% PEG6000 的 Hoagland 营养液 + 叶面喷施 100 μmol·L⁻¹ 的褪黑素;T2 为根施处理,浇灌 1 L 含 15% PEG6000、100 μmol·L⁻¹ 褪黑素的 Hoagland 营养液。15% PEG6000 的渗透势为 -0.37 MPa^[3]。每个处理每次取样 6 盆,留 5 盆用于最终测产。试验分别于大豆生长达到 V1、V3、V5 期的第 0 天和第 3 天进行处理;处理结束后第 3 天傍晚用流动清水冲洗残留的 PEG 直至与 CK 保持一致,后期正常浇 Hoagland 营养液以保证其正常生长发育。于最后一次处理结束后的第 4 天、第 7 天上午 9:00 取样,取完全生长的倒 2 叶、根系取根尖 2 cm 处,分别用锡箔纸包好,并于 -80℃ 保存,用于测定 SOD、POD、MDA、CAT 等指标。试验设 3 次重复,完全随机区组设计。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 SOD、CAT、POD 活性测定 参照李合生的测定方法^[14]。

1.3.2 MDA 含量测定 参照中国科学院上海植物生理研究所,上海市植物生理学会的硫代巴比妥酸(TBA)测定方法^[15]。

1.3.3 形态指标测定 在大豆收获期随机选取各处理 10 株,测量株高、单株荚数、总荚数、百粒重。

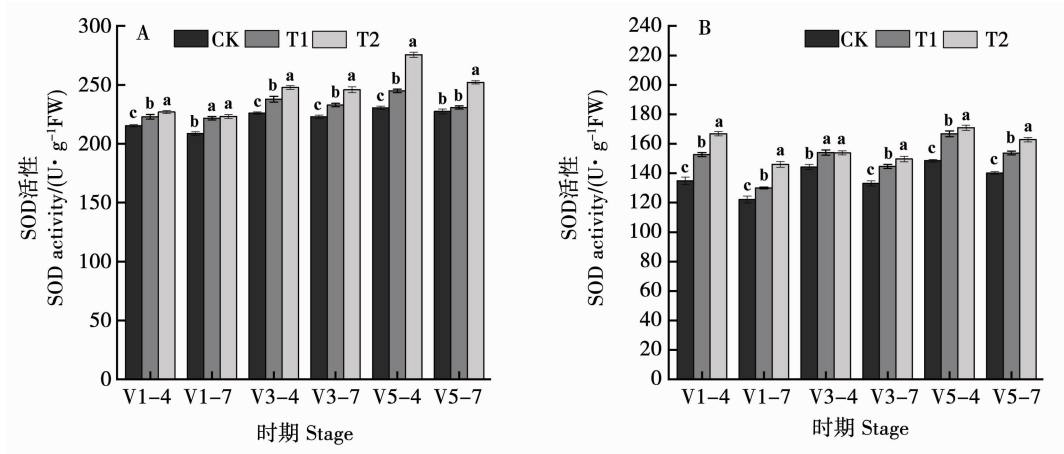
1.4 数据分析

用 Excel 2010 进行数据处理,用 SPSS 17.0 软件在 P≤0.05 水平进行单因素方差分析,用 Origin 2018 软件作图。

2 结果与分析

2.1 对大豆叶片及根系 SOD 活性的影响

超氧化物歧化酶能将细胞内超氧阴离子(O₂⁻)歧化成 H₂O₂ 和 O₂,从而减少其对机体细胞的伤害。由图 1 可知:V1、V3 和 V5 期的第 4 天取样时,叶面喷施和根施褪黑素处理下,大豆叶片和根系的 SOD 活性均高于 CK,并达到显著水平,其中 V5 期,大豆叶片 SOD 活性分别较 CK 高 6.3% 和 19.5%,而根系 SOD 活性在 V1 期分别比 CK 提高 13.2% 和 23.7%。第 7 天取样时,叶面喷施处理下,大豆叶片的 SOD 活性在 V1、V3 和 V5 期分别较 CK 提高了 6.3%、4.4% 和 1.4%,而根施处理较 CK 相比分别提高了 6.9%、10.2% 和 10.8%,根系 SOD 活性在叶面喷施下分别比 CK 提高 6.4%、8.7% 和 9.7%,根施则分别提高 19.5%、12.4% 和 16.1%,达到显著水平。说明干旱胁迫下,外源褪黑素能够提高大豆叶片和根系的 SOD 活性,增强大豆的抗旱能力,其中根施褪黑素较叶面喷施相比效果更加明显。



V1-4、V1-7: V1 时期处理后第 4 天和第 7 天取样; V3-4、V3-7: V3 时期处理后第 4 天和第 7 天取样; V5-4、V5-7: V5 时期处理后第 4 天和第 7 天取样。不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

V1-4 and V1-7: Sampling at the 4th and 7th day after treatment in the V1 period; V3-4 and V3-7: Sampling at the 4th and 7th day after treatment in the V3 period; V5-4 and V5-7: Sampling at the 4th and 7th day after treatment in the V5 period. Different lowercase indicate there is significant difference between treatments ($P < 0.05$). The same below.

图 1 褪黑素对大豆叶片 (A) 及根系 (B) SOD 活性的影响

Fig. 1 Effect of melatonin on SOD activity in soybean leaves (A) and roots (B)

2.2 对大豆叶片及根系 POD 活性的影响

过氧化物酶是一类性质比较稳定的氧化还原酶类,能够清除由 SOD 催化 ROS 产生的 H₂O₂,避免 H₂O₂对卡尔文循环中的酶造成失活^[15]。由图 2 可知:3 个生长阶段第 4 天取样时,叶面喷施褪黑素处理下,大豆叶片的 POD 活性在 3 个期分别较 CK 提高 7.5%、3.6% 和 13.4%。根施处理较 CK 相比分别提高 12.7%、5.1% 和 7.4%,根系 POD 活性在叶面喷施处理下分别较 CK 提高 3.2%、4.6% 和

7.4%,根施处理则分别提高 3.5%、5.1% 和 16.3%,均达到显著水平。与 CK 相比,3 个生长阶段第 7 天取样时大豆叶片 POD 活性在叶面喷施处理下分别提高 9.5%、2.9% 和 1.3%,根施处理则分别提高 20.9%、10.1% 和 10.2%,均达到显著水平。而与 CK 相比,3 个时期大豆根系 POD 活性在根施处理下分别高 2.7%、3.5% 和 11.1%,差异达到显著水平。由此可见根施褪黑素可以更好地调节大豆体内 POD 活性,以应对外界不良环境。

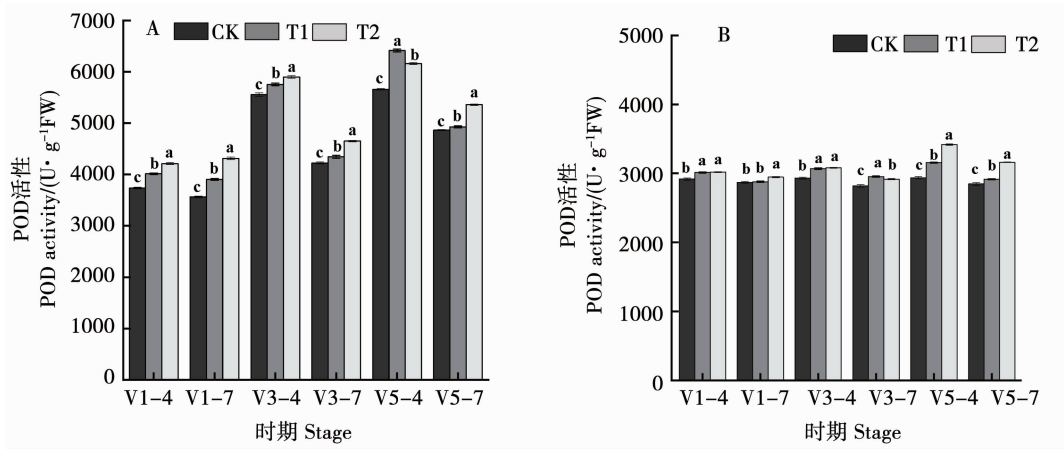


图 2 褪黑素对大豆叶片 (A) 及根系 (B) POD 活性的影响

Fig. 2 Effect of melatonin on POD activity in soybean leaves (A) and roots (B)

2.3 对大豆叶片及根系 CAT 活性的影响

过氧化氢酶是一种血红素聚合酶,能够催化 H₂O₂歧化反应,使 H₂O₂生成 H₂O 和 O₂,从而减轻 H₂O₂对机体的损害^[16]。由图可知,褪黑素处理均提高了干旱胁迫下大豆叶片和根系的 CAT 活性。

第 4 天取样时,叶面喷施和根施褪黑素处理下,大豆叶片的 CAT 活性在 V1 期提高最明显,其中叶喷处理较 CK 提高 5.6%,根施处理较 CK 提高 9.9%,而根系 CAT 活性在 V3 期叶面喷施处理较 CK 相比高 5.0%,根施处理比 CK 提高 10.3%,均达到显著水

平。第7天取样时,与CK相比,叶面喷施处理下V1期大豆叶片的CAT活性提高4.9%,根施处理提高11.1%,而根系的CAT活性也是V1期提升最明显,叶喷处理下提高4.9%,根施处理提高10.2%。

说明褪黑素处理对大豆CAT活性的调节在V1期效果要优于其它时期,并且根施处理的提升效果强于叶面喷施。

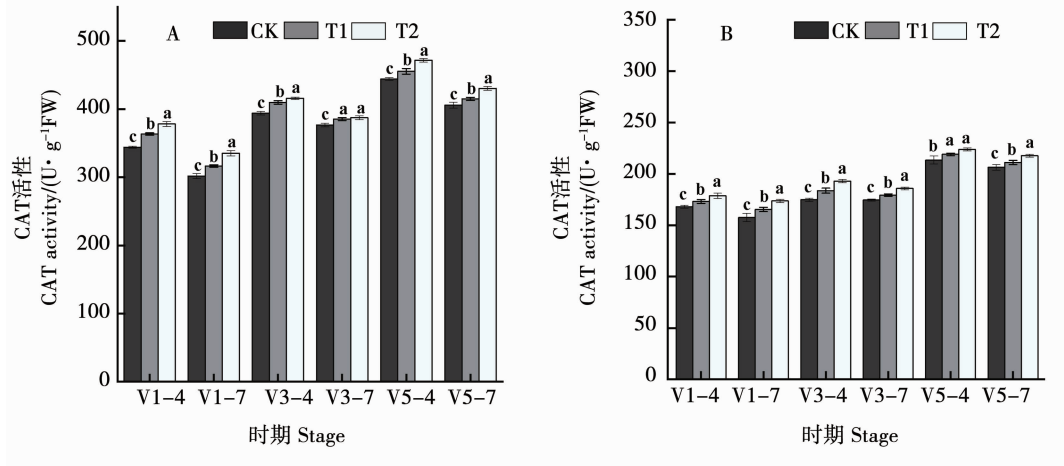


图3 褪黑素对大豆叶片(A)及根系(B)CAT活性的影响

Fig. 3 Effects of melatonin on CAT activity in soybean leaves(A) and roots(B)

2.4 对大豆叶片及根系MDA含量的影响

丙二醛(MDA)是膜脂过氧化最终分解产物,对许多生物大分子物质如核酸、蛋白质、脂类、碳水化合物和酶等具有很强的破坏性,对细胞产生毒性作用,能打破细胞自身的协调平衡^[16]。由图4可知:处理后第4天取样时,叶面喷施褪黑素处理下,大豆叶片MDA含量在3个生长阶段较CK分别下降0.2%、9.4%和6.4%,而根施处理则分别下降6.3%、10.3%和12.7%,根系的MDA含量与CK相比在叶喷处理下降低了12.6%、3.8%和6.0%,根

施处理则降低了16.9%、9.0%和6.4%。第7天取样时,和CK相比,3个生长阶段大豆叶片MDA含量在叶面喷施褪黑素处理下分别降低6.9%、8.7%和5.6%,根施处理分别下降10.3%、12.2%和12.6%,而根系的MDA含量在叶面喷施处理下分别下降9.8%、0.9%和1.1%,根施处理则分别降低18.3%、2.6%和9.9%。说明褪黑素在苗期的不同阶段,能够不同程度地降低由于干旱引起的大豆叶片和根系的MDA含量,同时以根施处理效果比较好。

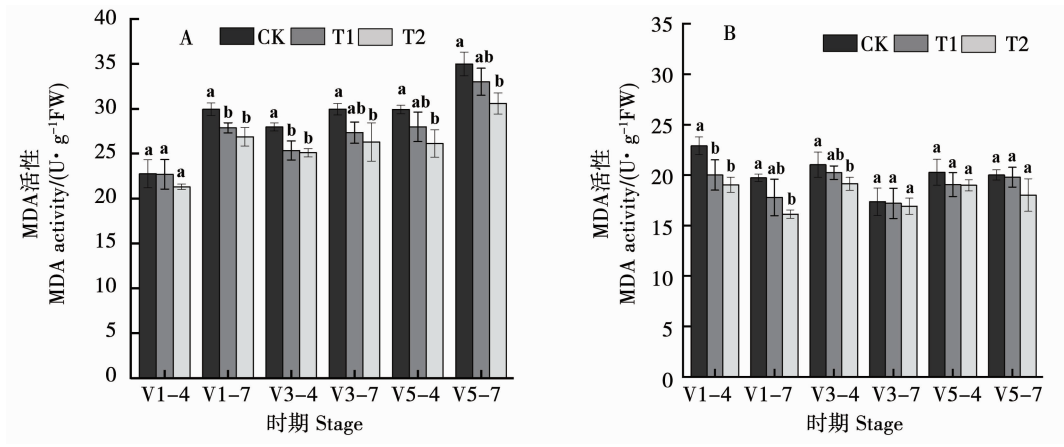


图4 褪黑素对大豆叶片(A)及根系(B)MDA含量的影响

Fig. 4 Effect of melatonin on MDA content in soybean leaves(A) and roots(B)

2.5 对大豆产量构成因素的影响

水分胁迫下褪黑素对大豆产量构成因素影响的分析结果如表5所示:V1、V3、V5时期,与CK相比较,叶面喷施与根施褪黑素均能显著提高大豆的株高,其中叶喷处理分别提高16.7%、5.1%和

6.9%,根施处理分别提高27.2%、14.6%和16.1%。根施褪黑素在3个时期的百粒重与CK相比,分别提高2.9%、4.2%和2.2%。3个时期叶面喷施处理与CK相比,产量分别提高31.6%、29.8%和12.6%,根施处理较CK分别提高43.3%、

31.8%和24.9%株高、百粒重和产量的提高均以根施褪黑素处理的效果最明显。根施褪黑素可能主要通过提高大豆3、4粒荚数量和总粒数以及百粒重来提高其最终产量。

表 1 外源褪黑素对大豆的产量及产量构成因素的影响

| Table 1 Effects of external melatonin on soybean yield and yield components | | | | | | | | | |
|---|----|--------------------------|-------------------------|-------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------------------------|-----------------------------|------------------------------|
| 处理 Treatment | | 株高 Plant height/cm | 1 粒荚 One-seed pod | 2 粒荚 Two-seed pod | 3 粒荚 Three-seed pod | 4 粒荚 Four-seed pod | 单株粒数 Seeds number per plant | 百粒重 100-seed weight/g | 单株产量 Yield per plant/g |
| V1 | CK | 61.00 c | 1.33 c | 6.17 c | 9.50 c | 2.33 b | 51.50 c | 17.19 c | 8.85 c |
| | T1 | 71.17 b | 2.33 a | 9.50 a | 12.83 b | 1.67 c | 66.50 b | 17.52 b | 11.65 b |
| | T2 | 77.60 a | 1.60 b | 9.20 b | 13.20 a | 3.00 a | 71.60 a | 17.71 a | 12.68 a |
| V3 | CK | 63.50 c | 2.25 b | 5.75 b | 10.50 b | 1.00 b | 49.25 c | 17.22 c | 8.48 c |
| | T1 | 66.75 b | 4.00 a | 10.75 a | 9.75 c | 2.00 a | 62.75 a | 17.55 b | 11.01 b |
| | T2 | 72.75 a | 3.50 c | 5.50 c | 13.25 a | 2.00 a | 62.25 b | 17.96 a | 11.18 a |
| V5 | CK | 67.50 c | 1.50 c | 7.67 c | 10.50 b | 1.17 b | 53.00 c | 17.23 c | 9.13 c |
| | T1 | 72.17 b | 2.33 b | 9.83 a | 10.50 b | 1.17 b | 58.17 b | 17.68 a | 10.28 b |
| | T2 | 78.40 a | 2.40 a | 8.20 b | 12.40 a | 2.20 a | 64.80 a | 17.61 b | 11.41 a |

3 讨 论

研究表明,外源褪黑素能降低亚低温胁迫下甜瓜幼苗叶片的MDA含量^[17],延缓苹果叶片的衰老^[18]、缓解干旱胁迫对番茄幼苗光合性能的抑制,加强光合运转效率^[19]。干旱胁迫会破坏植物体内活性氧的产生和清除系统之间的平衡,导致抗氧化能力下降^[20],本研究中,叶面喷施和根施褪黑素均可提高干旱胁迫下叶片和根系的抗氧化酶活性,而作物体内抗氧化酶的活性对提高作物的抗旱性具有重要的意义^[21]。有报道指出,外源褪黑素可有效抑制硝酸盐胁迫条件下黄瓜幼苗中MDA的积累,增强SOD、POD、CAT的活性^[22];Zhang等^[23]的研究表明,外源褪黑素能有效缓解由聚乙二醇造成的水分渗透胁迫对黄瓜种子萌发的抑制作用,提高SOD、POD、CAT等抗氧化物质的含量和活性,这与Cui等^[24]研究褪黑素能提高小麦抗旱性的研究结果相似。在本研究中,与CK相比,叶面喷施和根施褪黑素处理在大豆苗期的不同阶段显著提升了干旱胁迫下抗氧化酶(SOD、POD、CAT)的活性,降低了MDA含量,有效清除了过量的活性氧,降低膜脂过氧化程度,降低叶片萎蔫程度,说明褪黑素在干旱胁迫下对大豆苗期不同阶段、不同酶活性和MDA含量的调节效果不同,褪黑素的处理有助于提高大豆的吸水能力,维持大豆组织含水量,从而提高大豆的株高、3粒荚数、4粒荚数和总粒数以及百粒重,提高干旱胁迫下的大豆单株产量,这与宋雪飞等^[25]在水稻中的研究结果相似。

此外,本研究中还发现干旱胁迫下叶面喷施和

根施褪黑素对大豆抗氧化酶活性和MDA含量的调节效果不同,相同的取样时期,褪黑素根施的调节效果总体上要好于叶面喷施,且部分时期达到了显著水平。宋雪飞等^[26]的研究均为叶面喷施褪黑素作处理较好,而本研究在叶面喷施的处理上,探讨了干旱胁迫下根施褪黑素对大豆抗氧化酶的影响,得出的结果表明根施褪黑素的调节效果优于叶面喷施,这可能是大豆根系对褪黑素的根施吸收效果较叶面喷施要好,但其具体机理还有待进一步研究。

4 结 论

综上,水分胁迫下,施用褪黑素可以降低大豆体内丙二醛(MDA)含量,提高抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性,促进大豆的生长发育,因此,施用褪黑素能够提高大豆的株高,增加3粒荚、4粒荚数,总粒数以及百粒重,增强大豆幼苗的抗旱能力,最终提高大豆的产量。

参考文献

[1] Blokhina O, Virolainen E, Gagerstedt K V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: A review[J]. Annals Botany, 2003, 91:179-194.

[2] 夏民旋, 王维, 袁瑞, 等. 超氧化物歧化酶与植物抗逆性[J]. 分子植物育种, 2015, 13(11): 2633-2646. (Xia M X, Wang W, Yuan R, et al. Superoxide dismutase and its research in plant stress-tolerance[J]. Molecular Plant Breeding, 2015, 13(11), 2633-2646.)

[3] 赵立琴. 干旱胁迫对大豆抗旱生理指标及产量和品质影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014. (Zhao L Q. Effect of drought stress on soybean biological drought-resistance indexes yield and quality [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2014.)

- [4] 王启明. 干旱胁迫对大豆苗期叶片保护酶活性和膜脂过氧化作用的影响[J]. 农业环境科学学报, 2006, 23(4): 918-921. (Wang Q M. Effects of drought stress on protective enzymes activities and membrane lipid peroxidation in leaves of soybean seedlings [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2006, 23 (4): 918- 921.)
- [5] Hardeland R. Melatonin in plants-diversity of levels and multiplicity of functions [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 7:198.
- [6] 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. (Ye J, Deng X P, Wang S W, et al. Effects of melatonin on growth, photosynthetic characteristics and antioxidant system in seedling of wheat under drought stress[J]. Journal of Triticeae Crops, 2015, 35(9):1275 -1283.)
- [7] 孟祥萍. 褪黑素引发生子对冬小麦水分胁迫下生长及生理的影响[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2016. (Meng X P. Effects of melatonin priming seedlings treatment on growth and physiology of wheat under water stress [D]. Xianyang: North West Agriculture and Forestry University, 2016.)
- [8] 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: 292-302.
- [9] Reiter R J, Tan D X, Terron M P, et al. Melatonin and its metabolites: New findings regarding their production and their radical scavenging actions [J]. Acta Biochimica Polonica, 2007, 54: 1-9.
- [10] Reiter R J. Oxidative damage in the central nervous system: Protection by melatonin [J]. Progress in Neurobiology, 1998, 56: 359-384.
- [11] Tan D X, Hardeland R, et al. Functional roles of melatonin in plants, and perspectives in nutritional and agricultural science [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(2): 577-597.
- [12] 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.)
- [13] 刘建龙. 外源褪黑素对干旱胁迫下番茄抗氧化系统及产量和果实品质的影响[D]. 咸阳: 西北农林科技大学, 2015. (Liu J L. Influence of exogenous melatonin on tomato antioxidant system and yield and fruit quality under drought stress[D]. Xianyang: North West Agriculture and Forestry University, 2015.)
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社: 2000, 267-268. (Li H S. Experimental principles and techniques of plant physiology and biochemistry [M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 267-268.)
- [15] 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学出版社: 1999, 127. (Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai Plant Physiology Society. Guidelines for modern plant physiology experiments[M]. Beijing: Science Press, 1999: 127.)
- [16] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 415-421. (Li H S. Modern plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2003: 415-421.)
- [17] 高青海, 贾双双, 苗永美, 等. 亚低温条件下外源褪黑素对甜瓜幼苗氮代谢及渗透调节物质的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(2): 519-524. (Gao Q H, Jia S S, Miao Y M, et al. Effects of exogenous melatonin on nitrogen metabolism and osmotic adjustment substances of melon seedlings under sub-low temperature[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27 (2): 519-524.)
- [18] Wang P, Sun X, 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.
- [19] 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.)
- [20] 宋吉轩, 李金还, 刘美茹, 等. 油菜素内酯对干旱胁迫下羊草渗透调节及抗氧化酶的影响研究[J]. 草业学报, 2015, 24 (8): 93-102. (Song J X, Li J H, Liu M R, et al. Effects of brassinosteroid application on osmotic adjustment and antioxidant enzymes in *Leymus chinensis* under drought stress[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24 (8): 93-102.)
- [21] Boguszewska D, Grudkowska M, Zagdanska B. Drought-responsive antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Potato Research, 2010, 53: 373-382.
- [22] 王伟香, 张锐敏, 孙艳, 等. 外源褪黑素对硝酸盐胁迫条件下黄瓜幼苗抗氧化系统的影响[J]. 园艺学报, 2016, 43(4): 695-703. (Wang W X, Zhang R M, Sun Y, et al. Effect of exogenous melatonin on the antioxidant system of cucumber seedlings under nitrate stress [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43 (4):695-703.)
- [23] Zhang N, Zhao B, Zhang H J, et al. Melatonin promotes water-stress tolerance, lateral root formation, and seed germination in cucumber[J]. Journal of Pineal Research, 2013, 54:15-23.
- [24] Cui G B, Zhao X X, et al. Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 118:138-149.
- [25] 宋雪飞, 甘淳丹, 赵海燕, 等. 叶面喷施褪黑素调控水稻幼苗耐盐性的浓度效应研究[J]. 土壤学报, 2018, 55(2): 455-466. (Song X F, Gan C D, Zhao H Y, et al. Concentration-dependent effect of foliar spraying of melatonin on salt tolerance of rice[J]. ACTA Pedologica Sinica, 2018, 55(2):455-466.)