

引用格式: 周英, 谢科, 蔡汉, 等. 盐胁迫下外源褪黑素和丛枝菌根真菌对月季幼苗生长生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(3): 0370-0380. [ZHOU Y, XIE K, CAI H, et al. Influence of exogenous melatonin and arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiological characteristics of *Rosa chinensis* seedling under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024, 44(3): 0370-0380.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230497

盐胁迫下外源褪黑素和丛枝菌根真菌对 月季幼苗生长生理特性的影响

周 英¹, 谢 科², 蔡 汉³, 黄长兵^{1*}

(1 苏州农业职业技术学院, 江苏苏州 215008; 2 南京航空航天大学, 南京 450003; 3 扬州大学 园艺学院, 江苏扬州 321000)

摘 要 【目的】盐胁迫易导致月季生长发育不良、观赏品质下降, 严重影响其在高盐环境或沿海地区室外绿化应用, 探究施用外源褪黑素(MT)和接种丛枝菌根真菌(AMF)对其幼苗生长、叶绿素荧光参数以及激素代谢的调控作用, 解析它们促进月季适应盐胁迫的生理生化机制, 对于增强月季抗盐性, 扩大月季应用范围具有重要意义。【方法】以月季品种‘月血红’幼苗为试验材料, 采用室内盆栽试验, 设置对照(CK)、100 mol/L NaCl 胁迫、根际施用 MT、根际接种 AMF 幼套近明球囊霉(*Claroideoglomus etunicatum*)及其组合等 8 个处理, 考察各处理对月季幼苗生长、叶绿素荧光参数、激素代谢及抗氧化系统的影响。【结果】(1)施用 MT 可以促进 AMF 对月季幼苗根系的侵染, 提高侵染率、丛枝着生率、泡囊数和侵入点数;(2)月季幼苗株高、茎粗以及生物量等在盐胁迫下显著下降, 在 MT 或 AMF 处理下均不同程度增加, 而 AMF+MT 处理下株高、茎粗无显著变化, 地上部干重、地下部干重分别显著增加 24.1% 和 37.0%; (3)月季幼苗叶绿素含量在盐胁迫下显著下降, 叶绿素荧光参数也降低, MT 或 AMF 处理能提高盐胁迫月季幼苗叶绿素含量以及叶绿素荧光参数, AMF+MT 处理则使叶绿素总量、叶绿素 a/b 分别增加 46.2% 和 67.2%, PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、潜在活性(F_v/F_o)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、有效光化学量子效率(F_v'/F_m')、光化学淬灭系数(q_p)分别增加 4.9%、51.0%、175.0%、168.7% 和 92.5%, 而 NPQ 下降 42.7%; (4)在盐胁迫下, 月季叶片中玉米素(ZT)、赤霉素(GA)、生长素(IAA)含量下降, 而脱落酸(ABA)含量增加, MT 或 AMF 处理有利于盐胁迫下 ZT、GA、IAA 含量的提高以及 ABA 含量的下降, AMF+MT 处理后 ZT、GA、IAA 分别增加 146.9%、116.9%、35.7%, ABA 下降 21.1%; (5)在盐胁迫下, 抗氧化酶 SOD、CAT 活性增强, 超氧阴离子(O_2^-)产生速率和 H_2O_2 累积大量增加, MT 或 AMF 处理有助于增加抗氧化酶活性并减少 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量, 而 AMF+MT 处理能够进一步激活 SOD、CAT 活性, 降低 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 累积。【结论】接种 AMF、添加 MT 或者 AMF+MT 处理均可以提高盐胁迫下月季幼苗叶绿素含量, 保护叶绿素荧光系统, 维持植物内源激素的平衡, 激活 SOD、CAT 等抗氧化酶活性以及降低脂质过氧化和 H_2O_2 累积, 以减轻盐胁迫对月季幼苗的伤害, 促进月季生长, 并以 AMF+MT 处理增强月季幼苗抗盐性的效果更佳。

关键词 月季; 盐胁迫; 褪黑素; 丛枝菌根真菌(AMF); 生长; 叶绿素荧光参数; 激素代谢; 抗氧化酶

中图分类号 Q945.78; S685.12 文献标志码 A

Influence of exogenous melatonin and arbuscular mycorrhizal fungi on growth and physiological characteristics of *Rosa chinensis* seedling under salt stress

ZHOU Ying¹, XIE Ke², CAI Han³, HUANG Changbing^{1*}

(1 Suzhou Polytechnic Institute of Agriculture, Suzhou, Jiangsu 215008, China; 2 Nanjing University of Aeronautics and

收稿日期: 2023-07-31; 修改稿收到日期: 2023-12-01

基金项目: 江苏省种业振兴“揭榜挂帅”项目(JBGS[2021]091)

作者简介: 周 英(1978—), 女, 副教授, 主要从事园林植物研究。E-mail: zhouying197811@126.com

* 通信作者: 黄长兵, 男, 副教授, 主要从事观赏园艺研究。E-mail: 497068556@qq.com

Astronautics, Nanjing 450003, China; 3 College of Horticulture and Landscape Architecture, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 321000, China)

Abstract [Objective] Salt stress leads to poor growth and development and decreased ornamental quality of Chinese rose (*Rosa chinensis* Jacq.), and seriously affects their outdoor greening applications in high salt environments or coastal areas. This study explores the effects of exogenous melatonin (MT) and inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on seedling growth, chlorophyll fluorescence parameters, and cytokinin metabolism, and analyzes their physiological and the biochemical mechanisms that promote rose to adapt to salt stress, in order to enhance salt resistance and expand the application of rose. [Methods] The seedling of Chinese rose variety ‘Yueyue Hong’ was used as experimental material to conduct indoor potting experiments. In addition, control (CK), 100 mol/L NaCl stress, root administration of MT, and root inoculation of AMF larvae of the genus *Claroideoglossum etatunicum* and their combination were set to investigate the effects of each treatment on the growth of rose seedlings, chlorophyll fluorescence parameters, hormone metabolism, and antioxidant system. [Results] (1) Application of MT promoted AMF infestation of the roots of rose seedlings and increased the infection rate, bush growth rate, number of vesicles, and invasion points. (2) Under salt stress, the growth of rose seedlings was inhibited, and plant height, stem thickness, and biomass were decreased significantly. MT and AMF treatments increased the height, stem thickness, and biomass of rose seedlings, whereas AMF+MT treatment had no significant difference in plant height and stem thickness, aboveground dry weight and underground dry weight were increased by 24.1% and 37.0%. (3) Under salt stress, the chlorophyll content of rose seedlings was decreased significantly while chlorophyll fluorescence parameters were decreased, and MT and AMF treatments could improve the chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters. Under AMF+MT treatment, the total amount of chlorophyll and chlorophyll a/b was increased by 46.2% and 67.2%, respectively. PSII maximum photochemical efficiency (F_v/F_m), potential activity (F_v/F_o), actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), effective photochemical quantum efficiency (F_v'/F_m'), and photochemical quenching coefficient (q_p) were increased by 4.9%, 51.0%, 175.0%, 168.7%, and 92.5%, respectively, whereas NPQ was decreased by 42.7%. (4) Under salt stress, zeatin (ZT), gibberellin (GA), auxin (IAA) content in leaves were decreased, whereas the abscisic acid (ABA) content was increased. MT and AMF contributed to the increase in ZT, GA, and IAA content and the decrease in ABA content. Under AMF+MT treatment, ZT, GA, and IAA content were increased by 146.9%, 116.9%, 35.7%, respectively, while ABA was decreased by 21.1%. (5) Under salt stress, the activity of SOD and CAT were increased, and the rate of superoxide anions ($O_2^{\cdot-}$) production and H_2O_2 accumulation was increased. MT and AMF treatments decreased $O_2^{\cdot-}$ production rate and H_2O_2 content, while AMF+MT treatment activated SOD and CAT activity, and reduced the rate of $O_2^{\cdot-}$ production and H_2O_2 accumulation. [Conclusion] Inoculation with AMF, addition of MT, or AMF+MT treatment could increase the chlorophyll content of rose seedlings under salt stress, protect the chlorophyll fluorescence system, maintain the balance of endogenous plant hormones, activate the activity of antioxidant enzymes such as SOD and CAT, and reduce lipid peroxidation and H_2O_2 accumulation, thereby reduce the damage caused by salt stress to rose seedlings, promote rose growth, and enhance the salt resistance of rose seedlings better with AMF+MT treatment.

Key words *Rosa chinensis* Jacq.; salt stress; melatonin; arbuscular mycorrhizal fungi (AMF); growth; chlorophyll fluorescence parameters; hormone metabolism; antioxidant enzymes

盐胁迫严重影响植物的生长发育和繁殖等生命活动,也是人们研究最多的逆境因子之一。丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)在系统发育上属于球囊霉亚门(Glomeromycotina),能与超过80%的陆生植物根系形成共生关系—丛枝菌根^[1-2]。通过AMF庞大的菌丝网络,寄主植物能

够从土壤中获取水分和养分,尤其是土壤磷元素^[3]。大量的研究已经证明,AMF能不同程度地提高寄主植物对盐胁迫的耐受力^[4],这种潜在机制包括增强寄主植物水分利用效率^[5]、增强光合作用^[6]、调控激素合成以及活性氧^[7](reactive oxygen species, ROS)的清除等。鉴于AMF极为广泛的寄主范围

和多样化的生理生态功能,因此在众多有益土壤微生物中地位突出。研究发现,盐胁迫抑制白车轴草的生长,接种 AMF 后形成了复杂的菌丝网络,使得盐胁迫下白车轴草的株高、生物量、PS II 最大光能转换效率和相对含水量呈现增加趋势,丙二醛(MDA)含量以及相对电导率呈现下降趋势,渗透调节物质含量均有所提高^[8];接种 AMF 使盐胁迫下西瓜幼苗叶片的超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)的活性比未接种处理显著提高,并增加了叶片中脯氨酸、赤霉素(GA)和吲哚乙酸(IAA)的含量^[9];盐胁迫下沙枣叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳(C_i)均显著下降,接种 AMF 根内球囊霉(*Glomus intraradices*)则使上述指标显著高于对照(CK),同时随着盐浓度增加,接种 AMF 处理的最大荧光效率(F_v/F_m)、光系统 II 效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_P)、表观电子传递速率(ETR)、光反应中心 PS II 潜在活性(F_v/F_0)呈先升高后下降的趋势,AMF 处理组的变化幅度显著低于 CK 组,结果认为 AMF 在盐胁迫下通过提高植物的光合和叶绿素荧光特性发挥重要作用^[10]。可见,AMF 与植物共生在提高植物耐盐性方面具有一定的应用前景。

褪黑素(melatonin, MT)是一种起源于 35 亿年前原核细菌的古老分子,在动植物以及微生物(细菌、真菌)等生物体中普遍存在。研究表明,褪黑素在植物中不仅可作为一种信号分子调控植物生长发育进程,还能抵御各种非生物胁迫,增强植物抗逆性^[11],在植物根系生长发育、种子萌发、叶片衰老以及果实成熟等生理活动的调节上发挥着重要作用,并通过激发抗氧化酶系统活性来间接清除 ROS,进而增强植物非生物胁迫抗性^[12]。例如,褪黑素处理使‘红粉冠军’番茄内抗氧化酶活性和抗坏血酸(AsA)、谷胱甘肽(GSH)等抗氧化物质含量显著提升,且能有效抑制幼苗体内 MDA 积累,缓解电解质渗透率上升速率,从而提高番茄幼苗的耐盐性^[13]。褪黑素同样能通过促进可溶性蛋白、脯氨酸、水溶性葡聚糖等渗透调节物质的积累来缓解渗透胁迫,最终促进植物株高和根长增加。此外,外源褪黑素还可以诱导脂氧合酶相关基因 LOX 表达水平下调,从而有效缓解盐胁迫对燕麦的伤害^[14]。偶春等^[15]则发现,施加适宜浓度褪黑素能显著促进盐胁迫下香椿植株生长,提高叶片 P_n 、 T_r 、水分利用效率(WUE)、 G_s 和 C_i ,显著增加叶绿素含量,并以 100 $\mu\text{mol/L}$ 褪黑素处理效果最佳。但是,以往的研究

多集中在单一 AMF 或褪黑素处理对盐胁迫下番茄^[16]、水稻^[17]等园艺作物和粮食作物的缓解效应上,二者协同作用对城市园林绿化植物抗盐性的影响则鲜见报道。盐胁迫是影响月季在高盐环境或沿海地区室外绿化应用的主要非生物胁迫种类,容易导致其生长发育不良、观赏品质下降,限制其生长和应用范围。因此,本研究以中国古老月季品种‘月月红’为对象,探究 AMF 和褪黑素共同处理对其幼苗生长、叶绿素荧光参数以及激素代谢的调控作用,解析它们促进月季适应盐胁迫的生理生化机制,对于增强月季抗盐性、扩大月季应用范围具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验于 2022 年 7—9 月在苏州农业职业技术学院内进行,选择开花后且半木质化的月季品种‘月月红’枝条为试材。选取生长一致、粗 2~3 mm 的枝条,剪取约 5 cm 作为插穗(上端平口、下端 45°斜口),扦插于直径 12 cm 的透明塑料花盆内,扦插基质由草炭、珍珠岩、蛭石混合而成(体积比为 1:1:1)。扦插前在基质表面喷施 500 倍的高锰酸钾溶液,用薄膜覆盖,插穗蘸取 3% 硝钠·萘乙酸水剂(滨州巨人生物科技有限公司)促进生根。扦插后,全光照喷雾,确保空气湿度为 85%~100%;扦插 15 d 后插穗生根,挑选生长一致的扦插苗移入塑料花盆中(高 30 cm,直径 25 cm),每盆种植 1 株。AMF 菌种为幼套近明球囊霉(*Claroideoglomus etunicatum*),购自北京市农林科学院植物营养与资源研究所,接种物为菌根根段、含孢子的沙土,经检测每 1 g 接种物中含 50 个孢子。褪黑素(MT)购自济南东轩生物工程有限公司,4 °C 冰箱避光保存备用。试验用土为草炭、壤土、沙子按照 2:1:1(体积比)混合而成。土壤 pH 为 6.93,有机质含量为 42.5 mg/kg,全氮含量为 45.2 g/kg,速效磷含量为 78.3 mg/kg,速效钾含量为 46.9 mg/kg。

1.2 试验方法

试验采用三因素完全随机区组设计,盐浓度(S)设置 0, 100 mmol/L 2 个水平,丛枝菌根真菌(AMF)设置接种和不接种 2 个水平,褪黑素(MT)浓度设置 0, 100 $\mu\text{mol/L}$ 2 个水平,共组成 8 个处理组合($2 \times 2 \times 2$),每个处理重复 5 次。其中,100 mmol/L NaCl(根据中度盐碱地土壤表层含盐量设置)溶液处理模拟盐胁迫环境,试验采用一次性加盐法,并及时把托盘内渗出盐分倒回盆内,保证各试验

盐胁迫水平。AMF 接种处理将 50 g 菌剂施于幼苗根系周围,保证菌剂与根系充分接触,对照处理施加等量灭菌菌剂。MT 浓度的设定则参照白如意等^[18]的试验结果,每天傍晚进行褪黑素叶喷处理(以叶面凝成水滴又不滴下为准),隔 7 d 喷 1 次,共处理 3 次。试验于日光温室中进行(22~28 ℃/16~20 ℃,白天/夜间,相对湿度 75%),后期根据土壤肥力水平和植株生长需要补充 30% 的 Hoagland 营养液,于 45 d 后观测供试植株的各项指标。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 菌根侵染率、丛枝着生率、侵入位点数和泡囊数

依照刘润进等^[19]描述的方法,从各处理中随机抽取 3 株幼苗,每株随机剪取 5 条根,洗净,剪成长 0.5~1 cm 的根段,混匀后随机选取 30 个根段,加入 5% KOH 溶液,80 ℃ 水浴 5 min,清洗 3 次,加 2% HCl 浸泡 5 min 后,加入 0.1% 酸性品红-乳酸甘油染色液,室温下过夜,加乳酸脱色,制片镜检,统计侵入位点数和泡囊数,计算菌根侵染率和丛枝着生率。

1.3.2 生长指标

用刻度尺测定月季根部到植株生长点的距离即为株高;用游标卡尺测定月季茎基部直径即为茎粗;月季植株用清水洗净后迅速将表面水分吸干,用电子天平称取地上部及地下部鲜质量;将月季植株放入 105 ℃ 烘箱中先杀青 0.5 h,后在 85 ℃ 下烘干至恒重,再用电子天平称取地上部干质量和地下部干质量。

1.3.3 叶片叶绿素含量及叶绿素荧光参数

选取月季健康成熟叶片,采用乙醇浸提法测定叶绿素含量。先称取鲜叶加少量碳酸钙粉和石英砂及 95% 乙醇研成匀浆,经过滤定容后利用 UV-5200 紫外分光光度计测定 665,649,470 nm 波长下吸光度值,依据相关公式计算总叶绿素、叶绿素 a 和叶绿素 b 含量及叶绿素 a/b 值。

选取植物叶片暗处理 30 min,用 Pocket PEA (Hansatech Instruments Ltd,UK)测定叶片的叶绿素荧光参数,根据暗适应后测定的最小荧光值(F_0)、最大荧光值(F_m)、可变荧光值(F_v)计算 PSII 的最大光化学量子效率(F_v/F_m)和 PSII 潜在活性(F_v/F_0)。再在自然光下活化 1 h 后,测定 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强作用下的初始荧光(F_0')、最大荧光(F_m')、稳态荧光(F_s),并计算 PSII 有效光化学量子效率(F_v'/F_m')、PSII 实际光化学量子效率 $[\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m']$,光化学淬灭系数 $[q_P = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_v')]$ 和非光化学淬灭系数

$$[C_{\text{NPQ}} = (F_m - F_m')/F_m']。$$

1.3.4 叶片激素含量

采用高效液相色谱法(HPLC)测定月季叶片激素含量。激素提取和测定参照郭滢等^[20]的方法。高效液相色谱仪测定激素含量的条件和技术参数为:色谱柱为 Symmetry Cis(100 mm×2.1 mm, 1.7 μm),流动相为甲酸-甲醇-水溶液,流速为 0.25 mL/min,柱温为 40 ℃,进样量为 10 μL ,紫外检测波长为 254 nm。赤霉素(gibberellins, GAs)、脱落酸(abscisic acid, ABA)、生长素(auxin, IAA)和玉米素(Zeatin, ZT)的标样均购自 Sigma(USA)公司。

1.3.5 叶片活性氧化代谢及相关酶活性

采用王学奎^[21]描述的方法测定。超氧阴离子自由基(O_2^-)产生速率采用羟胺法测定,过氧化氢(H_2O_2)含量采用硫酸钛法测定,超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定,过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测定。

1.4 数据处理

采用 Excel 2003 软件进行处理和绘图,采用 DPS 9.0 和 SPSS 11.0 统计分析软件进行单因素、双因素方差分析以及差异显著性检验(LSR 法, $\alpha = 0.05$)。表中数据为平均值±标准误。

2 结果与分析

2.1 盐胁迫下外源褪黑素对月季根部 AMF 侵染发育情况的影响

由表 1 可以看出,在未接种 AMF 条件下,各处理月季根系中均未检测到菌根侵染;在接种 AMF 处理后,月季根系菌根侵染率、丛枝着生率、侵入点位数、泡囊数分别达 39.3%~46.7%、33.0%~38.0%、6.3~9.0 cm^{-1} 根长、11.0~13.8 cm^{-1} 根长,并均以处理组合 MT+AMF 最高,SS+AMF 最低。与未添加盐处理相比,100 mmol/L 盐处理月季菌根侵染率、丛枝着生率、侵入点位数和泡囊数均不同程度降低,但仅菌根侵染率降幅达到显著水平。在相同盐浓度下,MT+AMF 处理月季菌根侵染率、丛枝着生率、侵入点位数和泡囊数均不同程度高于相应 MT 处理,但大多未达到显著水平;在盐胁迫处理下,SS+MT+AMF 处理的菌根侵染率、丛枝着生率、侵入点位数和泡囊数分别比 SS+AMF 处理提高 10.7%、7.0%、15.9% 和 12.7%,但增幅均不显著($P>0.05$)。可见,盐胁迫显著抑制了月季根系菌根侵染率,100 $\mu\text{mol/L}$ 外源褪黑素能促进盐胁迫下 AMF 的侵染率。

表 1 盐胁迫下 AMF 侵染月季根系情况

Table 1 AMF infection of rose root system under salt stress

处理 Treatments	菌根侵染率 Mycorrhizal colonization rate/%	丛枝着生率 Arbuscule rate/%	侵入位点数 Numbers of entry point /(cm ⁻¹)	孢囊数 Vesicles /(cm ⁻¹)
CK	—	—	—	—
MT	—	—	—	—
AMF	46.7±0.8b	36.3±0.8ab	7.6±0.4ab	12.8±0.3ab
MT+AMF	55.7±1.0a	38.0±1.7a	9.0±0.7a	13.8±0.3a
SS	—	—	—	—
SS+MT	—	—	—	—
SS+AMF	39.3±0.2c	33.0±1.1b	6.3±0.8b	11.0±0.6b
SS+MT+AMF	43.5±0.7bc	35.3±0.9ab	7.3±1.3ab	12.4±0.3ab

注:CK 为无 NaCl、MT、AMF 处理,MT 表示添加 100 μmol/L 褪黑素处理,AMF 表示接种幼套近明球囊霉处理,SS 表示添加 100 mmol/L NaCl 处理。同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。‘—’表示未检测到。下同。

Note: CK, without NaCl, MT, or AMF; MT, adding 100 μmol/L melatonin; AMF, inoculating with *C. etunicatum*; SS, adding 100 mmol/L NaCl. In each column, different lowercase letters mean significant difference among treatments at 0.05 level ($P<0.05$). ‘—’ means not detected. The same as below.

表 2 盐胁迫下外源褪黑素和 AMF 对月季幼苗生长的影响

Table 2 Effects of exogenous melatonin and AMF on the growth of rose seedlings under salt stress

处理 Treatments	株高 Plant height /cm	茎粗 Stem diameter /mm	地上部干质量 Dry mass of aboveground/g	地下部干质量 Dry mass of underground/g	根冠比 Root to shoot ratio
CK	30.2±1.1bcd	4.14±0.03abc	2.15±0.07cd	0.38±0.02bcd	0.179±0.009a
MT	32.4±0.6ab	4.23±0.06ab	2.62±0.17ab	0.43±0.02ab	0.166±0.006ab
AMF	31.7±1.3bc	4.19±0.02abc	2.29±0.17bc	0.41±0.02bc	0.180±0.004a
MT+AMF	35.4±0.7a	4.32±0.08a	2.74±0.12a	0.45±0.02a	0.167±0.004ab
SS	27.3±0.6d	3.79±0.11d	1.87±0.08d	0.27±0.03e	0.155±0.005b
SS+MT	30.0±0.8bcd	3.95±0.11cd	2.24±0.15bcd	0.35±0.02d	0.158±0.009b
SS+AMF	28.8±1.7cd	3.86±0.11d	2.18±0.16cd	0.37±0.02d	0.162±0.009ab
SS+MT+AMF	30.4±1.6bcd	4.04±0.06bcd	2.32±0.16bc	0.37±0.04cd	0.161±0.002ab

2.3 盐胁迫下外源褪黑素和 AMF 对月季幼苗光合色素含量的影响

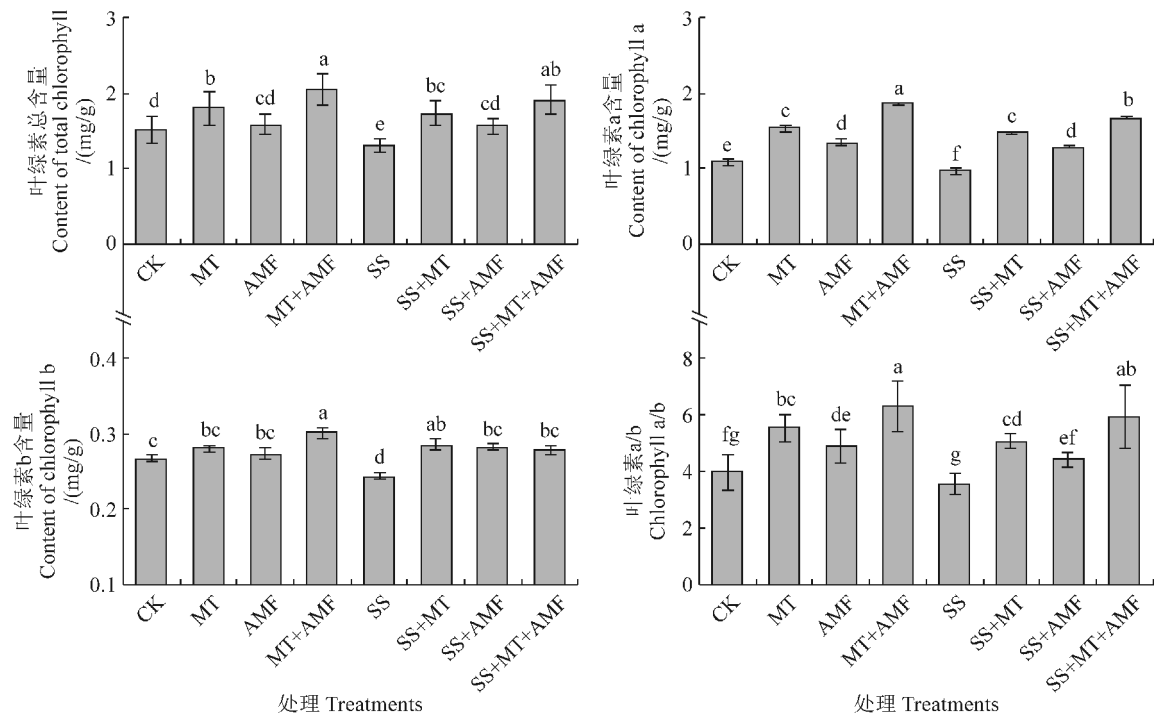
月季幼苗叶绿素总含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和叶绿素 a/b 均以 SS 处理最低,MT+AMF 最高(图 1)。与 CK 相比,SS 处理幼苗叶绿素各指标均不同程度降低,且叶绿素总含量、叶绿素 a 含量和叶绿素 b 含量降幅达到显著水平,分别为 13.1%、10.6%和 9.0%($P<0.05$)。与 SS 处理相比,月季幼苗叶绿素各指标在 SS+MT、SS+AMF、SS+MT+AMF 处理下均显著提高,SS+MT+AMF 处

2.2 盐胁迫下外源褪黑素和 AMF 对月季幼苗生长的影响

表 2 显示,月季幼苗株高、茎粗、地上部干质量和地下部干质量均以 SS 处理最低,MT+AMF 最高。与 CK 相比,SS 处理月季幼苗各指标均不同程度降低,但仅茎粗、地下部干质量和根冠比降幅达到显著水平,分别为 8.4%、28.9%和 13.4%($P<0.05$)。

与 SS 处理相比,月季幼苗各指标在 SS+MT、SS+AMF、SS+MT+AMF 处理下均不同程度提高,株高、茎粗、根冠比的增幅均未达到显著水平,而地下部干质量增幅均达到显著水平,地上部干质量仅在 SS+MT+AMF 处理下增幅显著,SS+MT+AMF 处理地上部和地下部干质量增幅分别达到 24.1%和 37.0%;与 SS+MT、SS+AMF 处理相比,SS+MT+AMF 处理月季幼苗各指标虽有所增加,但均未达到显著水平,却均恢复至对照(CK)水平。可见,100 mmol/L 盐胁迫显著抑制了月季幼苗茎粗、地下部干质量以及根冠比的增长,AMF+MT 处理能够使其恢复至正常水平,且同时显著促进地上部干质量的积累。

理叶绿素总含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和叶绿素 a/b 增幅分别达到 45.8%、72.8%、14.8%和 67.0%;与 SS+MT、SS+AMF 处理相比,SS+MT+AMF 处理幼苗各指标虽有所增加,但仅叶绿素 a 含量和叶绿素 a/b 达到显著水平,且均恢复至对照(CK)水平。可见,100 mmol/L 盐胁迫显著抑制了月季幼苗叶绿素总含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和叶绿素 a/b 的增长,AMF+MT 处理能够使其恢复至正常水平,且同时显著促进叶绿素 a 含量积累和叶绿素 a/b。



不同小写字母表示处理间显著差异($P<0.05$)。下同。
图1 盐胁迫下外源褪黑素和AMF对月季幼苗叶绿素含量的影响

Different lowercase letters mean significant difference among treatments at 0.05 level ($P<0.05$). The same as below.
Fig. 1 Effects of exogenous melatonin and AMF on chlorophyll content of rose seedlings under salt stress

2.4 盐胁迫下外源褪黑素和AMF对月季幼苗叶绿素荧光参数的影响

由图2可知,月季幼苗叶片PSⅡ最大光化学量子效率(F_v/F_m)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_o)、PSⅡ实际光化学量子效率($\Phi_{PSⅡ}$)、PSⅡ有效光化学量子效率(F_v'/F_m')和光化学淬灭系数(q_p)均以SS处理最低,MT+AMF最高,而非光化学淬灭系数(NPQ)则表现相反。与CK相比,SS处理幼苗 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 $\Phi_{PSⅡ}$ 、 F_v'/F_m' 和 q_p 均不同程度降低,但仅 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 q_p 降幅达到显著水平,分别为3.4%、16.3%和19.9% ($P<0.05$),而NPQ有所增加,但未达到显著水平。与SS处理相比,SS+MT、SS+AMF、SS+MT+AMF处理下月季幼苗 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 $\Phi_{PSⅡ}$ 、 F_v'/F_m' 和 q_p 在均不同程度提高,且增幅大多达到显著水平,而其NPQ则均显著下降,SS+MT+AMF处理 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 $\Phi_{PSⅡ}$ 、 F_v'/F_m' 和 q_p 增幅分别达到4.4%、51.1%、171.6%、168.7%和93.4%,NPQ的降幅达42.7%;与SS+MT、SS+AMF处理相比,SS+MT+AMF处理幼苗 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 $\Phi_{PSⅡ}$ 、 F_v'/F_m' 和 q_p 增幅和NPQ降幅均达到显著水平,且均恢复至CK水平。可见,100 mmol/L盐胁迫使月季幼苗 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 $\Phi_{PSⅡ}$ 、 F_v'/F_m' 、 q_p 显著降低和NPQ显著增加,AMF+MT处理能同时显著抑制

这些叶绿素荧光参数的变化,促使其恢复至正常水平。

2.5 盐胁迫下外源褪黑素和AMF对月季幼苗内源激素含量的影响

月季幼苗叶片玉米素(ZT)、赤霉素(GA)和生长素(IAA)含量均以SS处理最低,MT+AMF处理最高,而脱落酸(ABA)含量则表现相反(图3)。与CK相比,SS处理幼苗ZT、GA和IAA含量均不同程度降低,ABA含量有所增加,但变化均未达到显著水平。与SS处理相比,月季幼苗ZT、GA和IAA含量在SS+MT、SS+AMF、SS+MT+AMF处理下均不同程度提高,ABA含量不同程度下降,GA含量的增幅均达到显著水平,IAA含量增幅在SS+MT和SS+MT+AMF处理下均显著,ZT和ABA含量的升降仅在SS+MT+AMF处理下显著,SS+MT+AMF处理的ZT、GA和IAA含量增幅分别达到147.5%、116.6%和35.6%,ABA含量的降幅达17.4%;与SS+MT、SS+AMF处理相比,SS+MT+AMF处理月季幼苗ZT、GA和IAA含量增幅均未达到显著水平,但ABA降幅达到显著水平,且均恢复至CK水平。可见,100 mmol/L盐胁迫抑制了月季幼苗ZT、GA和IAA含量的增长,促进ABA含量的增加,AMF+MT处理能够使其恢复至正常水平,且同时显著促进ABA水平的下降。

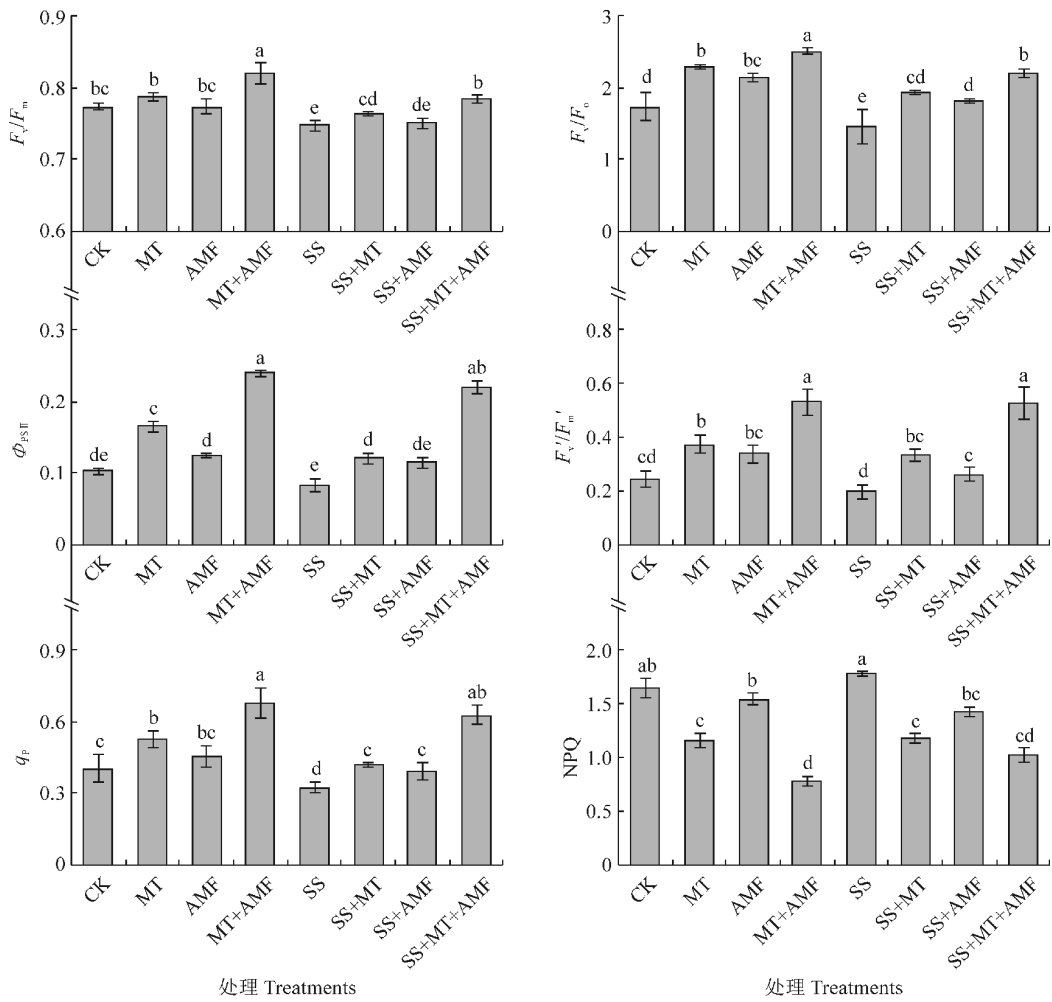


图 2 盐胁迫下外源褪黑素和 AMF 对月季幼苗叶绿素荧光参数的影响

Fig. 2 Effects of exogenous melatonin and AMF on chlorophyll fluorescence parameters of rose seedlings under salt stress

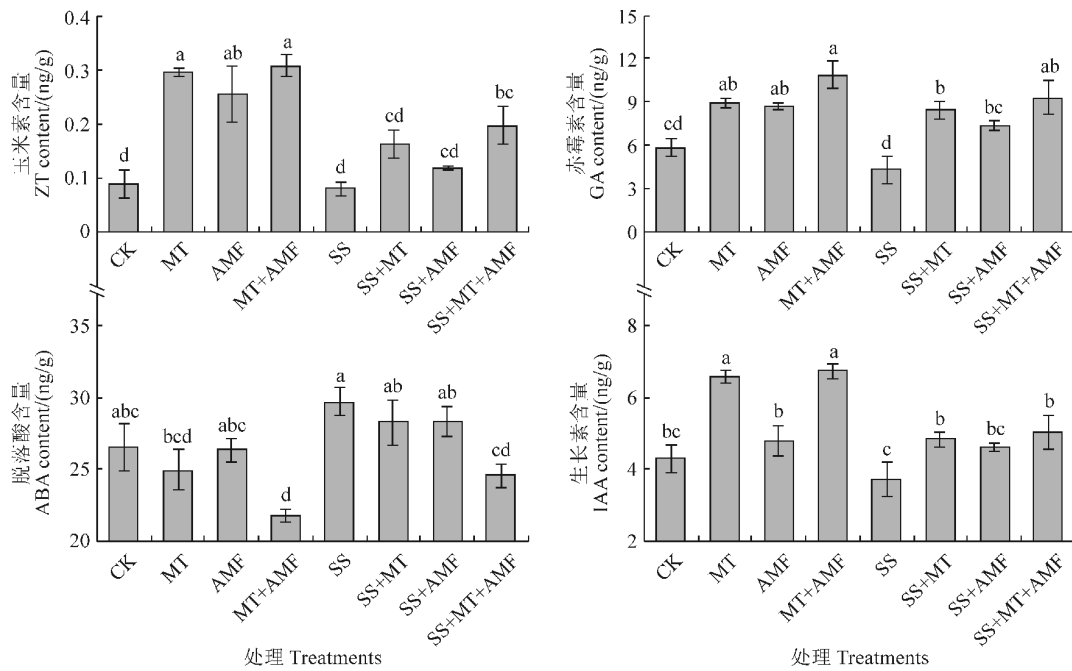


图 3 盐胁迫下外源褪黑素和 AMF 对月季幼苗内源激素含量的影响

Fig. 3 Effects of exogenous melatonin and AMF on the contents of endogenous hormones in rose seedlings under salt stress

2.6 盐胁迫下外源褪黑素和 AMF 对月季幼苗活性氧代谢及相关酶活性的影响

图 4 显示,月季幼苗叶片 O_2^- 产生速率、过氧化氢 (H_2O_2) 含量均以 SS 处理最高,MT+AMF 最低,超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性则均以 SS+MT+AMF 处理最高,CK 最低。与 CK 相比,SS 处理月季幼苗叶片 O_2^- 产生速率、 H_2O_2 含量以及 SOD、CAT 活性均不同程度增加,且 H_2O_2 含量以及 SOD、CAT 活性增幅均达到显著水平,分别为 55.2%、32.6%和 21.9% ($P<0.05$)。与 SS 处理相比,月季幼苗 O_2^- 产生速率、 H_2O_2 含量在 SS+MT、SS+AMF、SS+MT+AMF 处理下均不同程度下降,但 O_2^- 产生速率降幅仅在 SS+MT+AMF 处理下达到显著水平, H_2O_2 含量降幅

在 SS+MT 和 SS+MT+AMF 处理下均显著,SS+MT+AMF 处理幼苗叶片的 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量降幅分别达到 37.2%和 34.3%;与 SS 处理相比,月季幼苗 SOD 和 CAT 活性在 SS+MT、SS+AMF、SS+MT+AMF 处理下均显著增加,SS+MT+AMF 处理的增幅分别达到 96.2%和 96.1%。

与 SS+MT、SS+AMF 处理相比,SS+MT+AMF 处理月季幼苗 O_2^- 产生速率降幅达到显著水平,但 H_2O_2 含量降幅未达到显著水平,SOD 以及 CAT 活性增幅均达到显著水平,且除 O_2^- 产生速率外,其他指标均恢复至对照(CK)水平。可见,100 mmol/L 盐胁迫促进了月季幼苗 O_2^- 产生速率、 H_2O 含量以及 SOD、CAT 活性的增加,AMF+MT 处理能够使其恢复至正常水平,且同时显著促进 O_2^- 产生速率的下降。

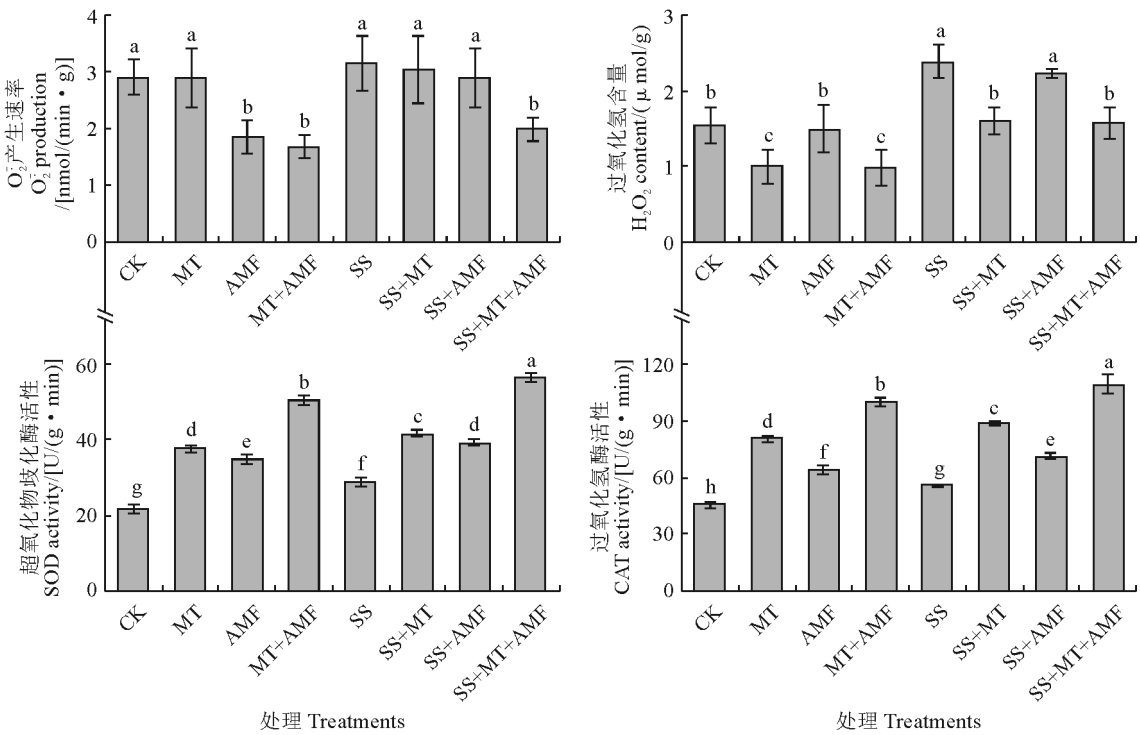


图 4 盐胁迫下外源褪黑素和 AMF 对月季幼苗活性氧代谢及相关酶活性的影响
Fig. 4 Effects of exogenous melatonin and AMF on active oxygen metabolism and related enzyme activities in rose seedlings under salt stress

3 讨 论

植物对盐胁迫的响应是一个非常复杂的过程,涉及到植物生长期各个阶段和一系列生理活动。研究发现,盐胁迫会导致植物生理性缺水,产生活性氧,干扰植物正常的新陈代谢活动,使细胞膜结构遭到破坏,渗透调节系统失调,进而影响植物的生长发育进程^[22]。植物的生长发育状况是评估其受到盐胁迫最直观的形态指标。本试验发现,盐胁迫降低

了月季幼苗株高、茎粗以及地上部、地下部干质量,月季生长受到明显抑制,接种 AMF 幼套近明球囊霉可减轻盐胁迫带来的生长抑制,这与 Zhang 等^[23]研究结果一致,其发现盐胁迫下接种摩西球囊霉 (*Glomus mosseae*) 的小叶锦鸡儿 (*Caragana microphylla* Lam.) 地上部干质量、地下部干质量和总干质量均显著增加。褪黑素广泛存在于植物体中,在植物的整个生长发育阶段发挥重要作用,从促进种子萌发到延缓叶片衰老,显示了其在植物体内功

能的多效性^[24]。本试验中,盐胁迫显著抑制了月季幼苗茎粗、地下部干质量以及根冠比的增长,AMF+MT 处理能够使其恢复至正常水平,且同时显著促进地上部干质量的积累,说明 AMF+MT 处理促进月季生长的效果最好。Eichmann 等^[25]发现激素可通过调节植物防御功能和生长发育或通过分泌激素的直接或间接活性,在根际和根内促进微生物的多样性。本试验中,与 AMF 处理相比,AMF+SS 处理月季根系的菌根侵染率、丛枝着生率、侵入点位数和泡囊数均不同程度下降,但添加 MT 处理后则有所提高,也证实了 MT 能够促进 AMF 的发育。

叶绿素荧光参数在测定植物光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用,目前已证明叶绿素荧光参数主要与光系统Ⅱ有关^[26]。本试验发现,月季幼苗叶绿素总含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量以及叶绿素 a/b 在盐胁迫下均表现为下降趋势,刘行等^[27]也发现金露梅(*Dasi-phora fruticosa*)叶片中叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量在盐胁迫下均呈下降趋势,这可能与盐胁迫引起的离子平衡失调、氧化应激和代谢紊乱有关。本试验条件下,接种 AMF 或者 MT 后月季幼苗叶绿素总含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量以及叶绿素 a/b 均不同程度增加,这可能是 AMF 改善植物碳营养的效应,AMF 能够通过改善植物体内氮、磷、钾及微量元素等营养状况而间接促进光合作用,促进积累干物质和植物生长,但具体原因还需进一步试验证实。此外,滑俊^[28]的研究发现,镁(Mg)作为叶绿素的中心原子及多种酶类的活化剂,参与植物光合作用等多种代谢过程,杜梨(*Pyrus betulaefolia*)接种 AMF 后地上部及地下部的 Mg 含量明显提高,叶片叶绿素 a+b 含量也均显著高于未接种对照,这也证实了 AMF 提高叶绿素含量的效应。同时,本试验也发现,SS 处理导致月季幼苗 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 F_v'/F_m' 和 q_P 下降,而 NPQ 增大,SS+AMF 或者 SS+MT 处理可以显著增加月季幼苗的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 F_v'/F_m' 和 q_P ,而降低 NPQ,其中以 SS+AMF+MT 处理的效果最好,这说明接种 AMF 或者施用 MT 有助于促进 PSⅡ光系统抗逆性并减轻盐胁迫引起的光抑制作用。AMF 能够通过改变植物内源激素平衡状况,尤其是提高细胞分裂素的含量,来影响气孔开度,这在沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)^[29]、金盏菊(*Calendula officinalis*)^[30]等研究上得到了证实,盐胁迫下接种 AMF 或者喷施 MT 均能够增加叶绿素含量,改善植物叶绿素荧光特性。

盐胁迫下植物体内源激素的含量会发生明显变

化,从而调控植物的生理生化过程。研究发现,ABA 能够感知植物所处各种不良环境并传导信号,保持含量稳定;而 GA 能够提高植物的抗盐性,显著增加植物生物量^[31]。有研究发现,盐芥(*Thellungiella halophila*)和拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)受到盐胁迫后,叶片中 IAA、GA、ZT 以及 ABA 等含量变化明显,作为盐胁迫应答激素的 ABA 含量在拟南芥遭受盐胁迫 48 h 后增加近 3 倍;而促进生长的激素种类如 IAA、ZT、GA 主要在盐芥中呈现增加趋势,在拟南芥中则下降,说明盐芥和拟南芥表现出不同的激素平衡方式^[32]。张敏等^[33]报道,抗盐性不同的小麦品种‘德抗 961’和‘泰山 9818’中 ABA 含量随盐胁迫浓度升高而增加,IAA 含量则表现为下降趋势。Ma 等^[34]发现植物激素有助于协调植物对不利条件的反应,也是菌根建立和功能发挥的介质,枣(*Ziziphus jujuba*)幼苗根部 ABA 含量在盐胁迫下显著升高,接种 AMF 则能够促进叶片 IAA 含量的增加。本试验结果也表明,盐胁迫抑制了月季幼苗 ZT、GA 和 IAA 含量的增长,而促进 ABA 含量的增加,AMF+MT 处理能够使其恢复至正常水平,且同时显著促进 ABA 含量的下降。另外,有研究发现,较低水平褪黑素能提高植物内源 IAA 水平,并刺激根的生长,褪黑素的促根作用可能由褪黑素诱导的 IAA 生物合成触发有关^[35],这与本研究中 MT 处理能够增加月季叶片中 IAA、GA、ZT 含量的结果相似,但具体的调控机制还需进一步试验探究。

植物遭受盐胁迫后,其主要伤害就是植物细胞膜系统受损,产生大量的 ROS。在自然条件下,植物利用抗氧化酶系统清除 ROS,保护细胞免受伤害,但在盐胁迫下植物抗氧化酶系统受到抑制,ROS 产生和清除的动态平衡被破坏,使得 O_2^- 产生速率、 H_2O_2 含量均增加^[36],本试验在月季上也证实了这一点。而作为酶促反应系统中的 SOD、CAT 也会在盐胁迫下增强自身活性来消除过量的 ROS。本试验条件下,盐胁迫使得月季幼苗 SOD、CAT 活性增强,而接种 AMF 或者添加 MT 后,月季幼苗叶片 O_2^- 产生速率下降, H_2O_2 含量降低,SOD、CAT 活性进一步提高。王伟香等^[37]认为褪黑素是一种自由基清除素,同时还可以充当抗氧化剂,其通过提高植物细胞中多种与抗氧化抑制相关的酶活性来增加细胞中抗氧化因子,从而稳定酶系统的正常工作。本试验则表明 AMF 或者 MT 可以有效增加盐胁迫下月季幼苗 SOD、CAT 活性,提高月季幼苗对 ROS 的清除能力,降低由盐胁迫引起的 O_2^- 产生速率以及 H_2O_2 含量的增加,有效缓解盐胁迫的伤害,这可能是因为 AMF 不仅增强了抗氧化酶系统的活性,也增加

了抗氧化物质分子的产生,如抗坏血酸、谷胱甘肽和类胡萝卜素等,确保抗氧化系统能更好地清除 ROS;而 Chandrasekar 等^[38]也发现,真菌可以利用宿主植物中普遍存在的质外体内切葡聚糖酶释放一种可以清除活性氧的真菌 β -葡聚糖十糖,从而瓦解植物免疫反应并促进自身定殖,其具体机制还需进一步试验论证。

4 结 论

盐胁迫下月季幼苗生长受抑制,叶片叶绿素含量和叶绿素荧光参数等下降,内源激素平衡被打破,

活性氧的大量积累诱导相关抗氧化酶活性增加。而接种 AMF 幼套近明球囊霉或者添加外源 MT 可以提高盐胁迫下月季幼苗叶绿素含量,保护叶绿素荧光系统,维持植物内源激素的平衡,进一步激活 SOD、CAT 等抗氧化酶活性以及降低脂质过氧化和 H_2O_2 累积,以减轻盐胁迫对月季幼苗的过氧化伤害,促进月季生长。同时,在 100 mmol/L NaCl 盐胁迫下,外源 MT 可以促进 AMF 侵染发育,提高侵染率、丛枝着生率、泡囊数和侵入点数,接种 AMF 并配施褪黑素处理对增强月季抗盐性效果更佳。

参考文献:

[1] ÖPIK M, VANATOA A, VANATOA E, *et al.* The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota) [J]. *New Phytologist*, 2010, 188(1): 223-241.

[2] 王幼珊,刘润进. 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统物种名录[J]. 菌物学报, 2017, 36(7): 820-850.

WANG Y S, LIU R J. A checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in the recent taxonomic system of Glomeromycota[J]. *Mycosystema*, 2017, 36(7): 820-850.

[3] 孙金华,毕银丽,裘浪,等. 土壤中丛枝菌根真菌对宿主植物磷吸收作用机制综述[J]. 土壤通报, 2016, 47(2): 499-504.

SUN J H, BI Y L, QIU L, *et al.* A review about the effect of AMF on uptaking phosphorus by host plants in soil[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2016, 47(2): 499-504.

[4] YANG Y R, HAN X Z, LIANG Y, *et al.* The combined effects of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) and lead (Pb) stress on Pb accumulation, plant growth parameters, photosynthesis, and antioxidant enzymes in *Robinia pseudoacacia* L. [J]. *PLoS One*, 2015, 10(12): e0145726.

[5] FARAHANI H A, LEBASCHI M H, HAMIDI A. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi, phosphorus and water stress on quantity and quality characteristics of coriander[J]. *Advances in Natural and Applied Sciences*, 2008, 2(2): 55-59.

[6] HE F, SHENG M, TANG M. Effects of *Rhizophagus irregularis* on photosynthesis and antioxidative enzymatic system in *Robinia pseudoacacia* L. under drought stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 183.

[7] ZHANG H Q, LI L, REN W, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungal colonization improves growth, photosynthesis, and ROS regulation of split-root poplar under drought stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2022, 44(6): 1-11.

[8] 赵艳兰,曾鑫奕,弓晋超,等. 丛枝菌根真菌接种对白车轴草耐盐性的影响[J]. 草业学报, 2023, 32(3): 179-188.

ZHAO Y L, ZENG X Y, GONG J C, *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on the salt tolerance of *Trifolium repens*[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(3): 179-188.

[9] 徐萌丽,杨俊华,谢宏鑫,等. 盐胁迫下 AM 真菌对西瓜幼苗叶片防御酶和内源激素的影响[J]. 青岛农业大学学报(自然科学版), 2021, 38(4): 235-239.

XU M L, YANG J H, XIE H X, *et al.* Effects of AM fungus on defense enzymes and endogenous hormones in leaves of watermelon seedlings under salt stress[J]. *Journal of Qingdao Agricultural University (Natural Science)*, 2021, 38(4): 235-239.

[10] 贾婷婷,常伟,范晓旭,等. 盐胁迫下 AM 真菌对沙枣苗木光合与叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(4): 1337-1347.

JIA T T, CHANG W, FAN X X, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics in *Elaeagnus angustifolia* seedlings under salt stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(4): 1337-1347.

[11] SUN C L, LIU L J, WANG L X, *et al.* Melatonin: A master regulator of plant development and stress responses[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 126-145.

[12] ZHAO D K, WANG H P, CHEN S Y, *et al.* Phytomelatonin: An emerging regulator of plant biotic stress resistance [J]. *Trends in Plant Science*, 2021, 26(1): 70-82.

[13] 徐宁,曹娜,王闯,等. 外源褪黑素对硝酸盐胁迫下番茄幼苗抗氧化系统的影响[J]. 北方园艺, 2019(3): 1-5.

XU N, CAO N, WANG C, *et al.* Effect of exogenous melatonin on anti-oxidant system of tomato seedlings under nitrate stress[J]. *Northern Horticulture*, 2019(3): 1-5.

[14] 李嘉文,麻冬梅,苏立娜,等. 外源褪黑素对盐胁迫下燕麦幼苗生长及抗氧化系统的影响[J]. 草地学报, 2023, 31(2): 396-403.

LI J W, MA D M, SU L N, *et al.* Effects of exogenous melatonin on oat seedling growth and antioxidant system under salt stress[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(2): 396-403.

[15] 偶春,张敏,姚侠妹,等. 褪黑素对盐胁迫下香椿幼苗生长及离子吸收和光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 39(12): 2226-2234.

OU C, ZHANG M, YAO X M, *et al.* Effect of melatonin on growth, ion absorption and photosynthesis of *Toona sinensis* seedlings under salt stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(12): 2226-2234.

[16] 曹磊,李逸雯,凌康杰,等. 盐渍化胁迫下接种不同丛枝菌根真菌对番茄耐盐性的影响[J]. 福建农业学报, 2022, 37(2): 188-196.

CAO L, LI Y W, LING K J, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi inoculation on salt-tolerance of tomato plants[J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 37(2): 188-196.

[17] 向警,黄倩,鞠春燕,等. 外源褪黑素对盐胁迫下水稻种子萌发与幼苗生长的影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(2): 393-401.

XIANG J, HUANG Q, JU C Y, *et al.* Effect of exogenous melatonin on seed germination and seedling growth of rice under salt stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2021, 57(2): 393-401.

[18] 白如意, 宋希梅, 沈健, 等. 叶面喷施褪黑素对低温胁迫下南瓜幼苗生长和生理特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2023, 43(5): 805-813.

BAI R Y, SONG X M, SHEN J, *et al.* Effect of foliar spraying melatonin on growth and physiological characteristics of pumpkin seedlings under cold stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(5): 805-813.

[19] 刘润进, 陈应龙. 菌根学[M]. 北京: 科学出版社, 2007: 1-447.

[20] 郭滢, 崔看, 覃磊, 等. 芥甘杂交黄籽油菜籽粒中植物激素的变化及其对脂肪酸成分与油脂含量的影响[J]. *激光生物学报*, 2019, 28(6): 548-555.

GUO Y, CUI K, QIN L, *et al.* Changes of plant hormones in yellow-seeded rapeseed of mustard-gum hybrid and their effects on fatty acid composition and oil content[J]. *Acta Laser Biology Sinica*, 2019, 28(6): 548-555.

[21] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 2 版. 北京: 高等教育出版社, 2006.

[22] 韩志平, 郭世荣, 尤秀娜, 等. 盐胁迫对西瓜幼苗活性氧代谢和渗透调节物质含量的影响[J]. *西北植物学报*, 2010, 30(11): 2210-2218.

HAN Z P, GUO S R, YOU X N, *et al.* Metabolism of reactive oxygen species and contents of osmotic substances in watermelon seedlings under salinity stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30(11): 2210-2218.

[23] ZHANG H, BAO Y Y, TE B Q. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and the total flavonoids of *Caragana microphylla* Lam. under salt stress[J]. *Advances in Microbiology*, 2013, 2(3): 71-77.

[24] BAWA G, FENG L Y, SHI J Y, *et al.* Evidence that melatonin promotes soybean seedlings growth from low-temperature stress by mediating plant mineral elements and genes involved in the antioxidant pathway[J]. *Functional Plant Biology*, 2020, 47(9): 815.

[25] EICHMANN R, RICHARDS L, SCHÄFER P. Hormones as go-betweens in plant microbiome assembly[J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(2): 518-541.

[26] 武传兰, 隆小华, 金善钊, 等. 盐胁迫对不同品系杨树幼苗生长和叶绿素荧光的效应[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(6): 1347-1352.

WU C L, LONG X H, JIN S Z, *et al.* Effects of NaCl stress on the growth and chlorophyll fluorescence characteristics of poplar seedlings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(6): 1347-1352.

[27] 刘行, 张彦广. 盐胁迫对金露梅叶片酶活性和叶绿素含量的影响[J]. *西部林业科学*, 2016, 45(4): 95-100.

LIU H, ZHANG Y G. Effects of salt stress on the enzyme activity and chlorophyll content of *Potentilla fruticosa* L. [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2016, 45(4): 95-100.

[28] 滑俊. 丛枝菌根真菌对梨苗镁吸收的效应及其作用机制[D]. 芜湖: 安徽师范大学, 2014.

[29] 贾婷婷, 常伟, 范晓旭, 等. 盐胁迫下 AM 真菌对沙枣苗木光合与叶绿素荧光特性的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(4): 1337-1347.

JIA T T, CHANG W, FAN X X, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics in *Elaeagnus angustifolia* seedlings under salt stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(4): 1337-1347.

[30] 范海霞, 赵飒, 李静, 等. 外源褪黑素对盐胁迫下金盏菊幼苗生长、光合及生理特性的影响[J]. *热带作物学报*, 2021, 42(5): 1326-1334.

FAN H X, ZHAO S, LI J, *et al.* Effects of exogenous melatonin on the growth, photosynthesis and physiological characteristics of *Calendula officinalis* seedlings under salt stress[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2021, 42(5): 1326-1334.

[31] 石海燕, 郭靖, 周颖, 等. 赤霉素和脱落酸在植物生长发育中相互关系的研究进展[J]. *华中师范大学研究生学报*, 2007(1): 138-142.

SHI H Y, GUO J, ZHOU Y, *et al.* The relationship between gibberellin and abscisic acid in plant development[J]. *Central China Normal University Journal of Postgraduates*, 2007(1): 138-142.

[32] 周宜君, 刘玉, 赵丹华, 等. 盐胁迫下盐芥和拟南芥内源激素质量分数变化的研究[J]. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2007, 43(6): 657-660.

ZHOU Y J, LIU Y, ZHAO D H, *et al.* Study on content change of endogenous hormones in *Thellungiella halophilla* and *Arabidopsis thaliana* under salt stress[J]. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2007, 43(6): 657-660.

[33] 张敏, 蔡瑞国, 李慧芝, 等. 盐胁迫环境下不同抗盐性小麦品种幼苗长势和内源激素的变化[J]. *生态学报*, 2008, 28(1): 310-320.

ZHANG M, CAI R G, LI H Z, *et al.* Responses of seedling growth and endogenous hormone contents in different wheat cultivars to salt stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1): 310-320.

[34] MA Z B, ZHAO X C, HE A B, *et al.* Mycorrhizal symbiosis reprograms ion fluxes and fatty acid metabolism in wild jujube during salt stress[J]. *Plant Physiology*, 2022, 189(4): 2481-2499.

[35] 杨过, 聂圣松, 杭俊楠, 等. 褪黑素在植物生长发育和逆境响应中的研究进展[J]. *山地农业生物学报*, 2022, 41(6): 37-46.

YANG G, NIE S S, HANG J N, *et al.* Research progress of melatonin in plant growth and development and response to adversity[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2022, 41(6): 37-46.

[36] 张超强, 杨颖丽, 王莱, 等. 盐胁迫对小麦幼苗叶片 H₂O₂ 产生和抗氧化酶活性的影响[J]. *西北师范大学学报(自然科学版)*, 2007, 43(1): 71-75.

ZHANG C Q, YANG Y L, WANG L, *et al.* Effect of salt stress on H₂O₂ production and antioxidant enzyme activities in leaves of two wheat varieties[J]. *Journal of Northwest Normal University (Natural Science)*, 2007, 43(1): 71-75.

[37] 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.

[38] CHANDRASEKAR B, WANKE A L, WAWRA S, *et al.* Fungi hijack a ubiquitous plant apoplastic endoglucanase to release a ROS scavenging β -glucan decasaccharide to subvert immune responses[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(7): 2765-2784.