



丛枝菌根真菌和外源褪黑素提高黄瓜抗冷性的生理机制

朱恒达^{1,2}, 王策^{1,2}, 李伟¹, 郭绍霞¹, 李敏^{1,2,*}

¹青岛农业大学菌根生物技术研究所, 山东青岛266109

²青岛农业大学园艺学院, 山东青岛266109

*通信作者(minli@qau.edu.cn)

摘要: 以‘津优35号’黄瓜(*Cucumis sativus*)幼苗为试材, 利用光照培养箱进行低温(昼12°C/夜5°C)处理, 研究丛枝菌根真菌(AMF)根内根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*)和外源褪黑素(MT)对低温胁迫下黄瓜幼苗生长量和相关生理指标的影响。结果表明: 低温胁迫能明显抑制黄瓜生长, 增加相对电导率以及丙二醛(MDA)、脱落酸(ABA)含量, 降低生长素(IAA)含量; 而接种AMF和/或喷施MT均能促进低温下黄瓜幼苗生长, 提高黄瓜幼苗叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性以及脯氨酸、生长素、赤霉素(GA₃)、玉米素核苷(ZR)含量, 降低相对电导率以及丙二醛、脱落酸含量。其中, 接种AMF+喷施褪黑素处理提高黄瓜抗冷性效果最佳。结论认为AMF和褪黑素能提高抗氧化酶活性和渗透调节能力, 维持植物激素平衡, 从而提高黄瓜幼苗抗冷性。

关键词: 丛枝菌根真菌; 褪黑素; 低温胁迫; 黄瓜幼苗; 生理指标

Physiological mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi and exogenous melatonin improving cold resistance of *Cucumis sativus*

ZHU Hengda^{1,2}, WANG Ce^{1,2}, LI Wei¹, GUO Shaoxia¹, LI Min^{1,2,*}

¹Institute of Mycorrhizal Biotechnology, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China

²College of Horticulture, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China

*Corresponding author (minli@qau.edu.cn)

Abstract: The effects of arbuscular mycorrhizal fungus (AMF) *Rhizophagus intraradices* and exogenous melatonin (MT) on the growth and physiological metabolism of cucumber (*Cucumis sativus*) cultivar ‘Jinyou 35’ seedlings under low temperature (12°C/5°C, day/night) were investigated in an illumination incubator. The results show that low temperature stress obviously inhibited the seedlings growth, increased relative electrical conductivity and malondialdehyde (MDA) and abscisic acid (ABA) contents, and decreased auxin (IAA) content, while AMF inoculation and/or MT spraying treatment could promote the growth of cucumber seedlings under low temperature, increase the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT), as well as the contents of proline, auxin, gibberellin (GA₃) and zeatin riboside (ZR) in leaves of the seedlings, and decrease relative conductivity and the contents of malondialdehyde and abscisic acid. Among them, the treatment with AMF + MT had the best effect on improving cold resistance of cucumber. It is concluded that AMF and MT can improve the cold resistance of cucumber seedlings by in-

收稿 2022-01-07 修定 2022-05-03

资助 山东省重大科技创新项目(2019JZZY010715)、山东省重点研发计划项目(2019GNC106043)和烟台市科技计划项目(2021NYNC017)。

致谢 刘润进教授修改论文英文摘要。

creasing antioxidant enzyme activity and osmotic regulation ability, and maintaining hormone balance.

Key words: arbuscular mycorrhizal fungi; melatonin; low temperature stress; cucumber seedling; physiological indexes

黄瓜(*Cucumis sativus*)作为我国重要的蔬菜作物,在设施农业生产中占据重要地位,但冬春设施生产中经常遭遇低温,导致其抗氧化酶活性降低、膜脂过氧化、光合速率下降、生长发育受到抑制,最终使其产量和品质降低(王芳等2019)。

褪黑素(melatonin, MT)作为一种新型植物生长调节剂备受关注。有研究表明,褪黑素在植物体生理调节、增强植物抗逆性方面起着非常重要的作用,可激活低温(赵小红等2017)、干旱、高温(吴雪霞等2019)、盐胁迫(向警等2021)等多种非生物胁迫下植物的抗氧化系统,通过提高植物防御酶活性、清除活性氧自由基、降低丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量来提高植物的抗逆性,缓解逆境带来的伤害。

丛枝菌根真菌(arbuscular mycorrhizal fungi, AMF)是自然界中广泛存在的真菌,通过侵染植物根系与宿主植物建立互惠共生关系,形成菌根结构。AMF可以通过影响自身合成抵御胁迫的生化物质和激活宿主植物自身响应系统来提高植物抗逆性(马俊2016)。AMF对干旱、高温、重金属等非生物胁迫下的植物具有积极作用(Mitra等2021),可以通过降低植物膜脂过氧化和膜透性、增加渗透调节化合物的积累、提高抗氧化酶的活性和光合作用的能力,来增强植物对非生物胁迫的抵抗力(Yan等2020)。

球囊菌门(Glomeromycota)是菌物界(Fungi)晚近新增加的一个门,下含1纲4目11科27属约300种AMF,均是植物根系重要的共生真菌(王幼珊和刘润进2017)。接种AMF配合施用外源物质能显著提高植物抗性,例如:接种AMF结合施用外源褪黑素可以提高植物产量和抗旱性(Liu等2021);施加外源水杨酸(salicylic acid, SA)配合接种地表球囊霉(*Glomus versiforme*)可以有效提高番茄(*Lycopersicon esculentum*; 陈丽平和李敏2015)和黄瓜(庄福金等2017)幼苗耐冷性;外源褪黑素和根内根孢囊霉(*Rhizophagus irregularis*)联合作用可以提高羊草

(*Leymus chinensis*)耐盐碱性(Yang等2020)。根内根孢囊霉是AMF中比较常见的菌种且对植物具有广泛适应性。目前,关于AMF和褪黑素对黄瓜抗冷性影响的报道多涉及AMF中的斗管囊霉属(*Funneliformis*)和球囊霉属(*Glomus*),而关于根孢囊霉属(*Rhizophagus*)的研究报道较少。本研究旨在探讨AMF根内根孢囊霉配施外源褪黑素提高黄瓜幼苗抗冷性的生理机制,为AMF和褪黑素在设施黄瓜生产上的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试黄瓜(*Cucumis sativus* L.)品种为‘津优35号’,由天津科润农业科技股份有限公司提供,因其具有生长速度快、早熟性好、耐低温、弱光能力强等优点而在北方设施栽培中广泛应用。褪黑素购自上海瑞永生物科技有限公司。供试AMF为根内根孢囊霉[*Rhizophagus irregularis* (Błaszk., Wubet, Renker & Buscot) C. Walker & A. Schüßler 2010; 王幼珊和刘润进2017],由青岛农业大学菌根生物技术研究所提供。

1.2 试验方法

试验于2020年10月—11月在青岛农业大学日光温室和光照培养箱进行。2020年10月13日进行催芽浸种处理,待种子露白后,10月15日播种于上口径12 cm、下口径9 cm、高度9 cm的花盆中,试验花盆用体积分数75%的酒精消毒;培养基质为采用高压蒸汽消毒(121°C, 1 h)后的混合基质(体积比为草炭:蛭石:珍珠岩=3:2:1),每盆AMF菌剂接种量约为6 000接种势单位(刘润进和陈应龙2007),不接种的处理中则加等量AMF灭菌接种物及滤液,以保持其他微生物区系一致,避免菌剂中的基质等对试验结果的影响,根据情况补充Hoagland营养液。

待黄瓜长至四叶一心后,将褪黑素用蒸馏水配成100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的溶液,选取大小一致的黄瓜苗喷施褪黑素,以叶片正反两面均喷施并且形成水

滴为准; 每间隔6 h喷施一次, 不喷施褪黑素处理中则只喷清水; 共计3次, 晾干后放入型号为GXZ-1000-2的光照培养箱(宁波江南仪器厂)低温(昼12 h、12°C, 夜12 h、5°C, 光照强度300 μmol·m⁻²·s⁻¹)处理7 d, 以常温(25°C/15°C)为对照。试验设置5种处理, 即: (1)常温对照(CK); (2)低温胁迫(LT); (3)接种AMF后低温胁迫(LTA); (4)喷施褪黑素后低温胁迫(LTM); (5)接种AMF后喷施褪黑素低温胁迫(LTAM)。完全随机排列, 重复20次; 第8天测量黄瓜幼苗的生长指标并选取从第一片真叶开始上数第三片充分展开的功能叶测定生理指标。

1.3 生长指标测定

随机选取各处理的幼苗10株, 用水冲洗黄瓜幼苗根部的基质, 用吸水纸吸干水分, 测定株高、茎粗、壮苗指数、根冠比等指标, 其中: 壮苗指数=(茎粗/株高+根干重/地上部干重)×植株干重; 根冠比=地下部鲜重/地上部鲜重。

1.4 菌根侵染率测定

依据刘润进和陈应龙(2007)描述的酸性品红染色法测定菌根侵染率。

1.5 生理指标测定

相对电导率用DDS-11A电导率仪(上海虹益仪器仪表有限公司)测定, 丙二醛、脯氨酸含量以及超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性均参照王学奎(2006)所述方法测定。

1.6 激素含量测定

采用青岛农业大学中心实验室的由美国安捷伦公司生产的型号为1290/6460的三重四极杆液质联

用仪测定样品中的玉米素核苷(zeatin-riboside, ZR)、赤霉素(gibberellic acid, GA₃)、生长素(indole-3-acetic acid, IAA)、脱落酸(abscisic acid, ABA)含量。提取方法与仪器参数参照李艳等(2014)的方法并根据实验室条件加以改进。

1.6 数据统计分析

采用Microsoft Excel 2019对试验数据进行分析做图, 利用DPS (v7.05)软件进行方差分析, 采用最小显著差数法(least-significant difference, LSD)进行多重比较。

2 实验结果

2.1 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗生长的影响

低温胁迫明显抑制了黄瓜幼苗生长(表1): 与CK相比, LT处理显著降低了株高、茎粗, 而接种AMF和/或喷施褪黑素促进了低温下幼苗的生长, 缓解了低温对幼苗的伤害。与LT处理相比, LTA、LTM和LTAM处理均显著增加了幼苗株高和茎粗, 其中LTAM处理的株高、茎粗最高, 分别比LT处理提高了9.95%、64.10%。LTAM处理的菌根侵染率与LTA处理相比无显著差异, 但二者均显著高于CK、LT和LTM处理。LT、LTA、LTM和LTAM处理的根冠比和壮苗指数与CK相比无显著差异。双因素方差分析表明, 接种AMF对株高影响显著, 对菌根侵染率、茎粗影响极显著, 对根冠比和壮苗指数无显著影响; 喷施褪黑素对株高、茎粗影响极显著, 对菌根侵染率、壮苗指数和根冠比无显著影响; 而两者的交互作用对菌根侵染率、株高、茎粗、

表1 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗生长的影响
Table 1 Effects of AMF and melatonin on the growth of cucumber seedlings under low temperature stress

处理	侵染率/%	株高/cm	茎粗/cm	壮苗指数	根冠比
CK	0 ^b	25.49±0.33 ^a	0.57±0.03 ^b	0.36±0.04 ^a	0.33±0.01 ^a
LT	0 ^b	22.10±0.42 ^c	0.39±0.01 ^d	0.26±0.02 ^a	0.36±0.03 ^a
LTA	40 ^a	23.64±0.26 ^b	0.50±0.02 ^c	0.32±0.01 ^a	0.37±0.01 ^a
LTM	0 ^b	23.51±0.30 ^b	0.54±0.02 ^b	0.34±0.07 ^a	0.42±0.04 ^a
LTAM	48 ^a	24.30±0.18 ^b	0.64±0.01 ^a	0.32±0.03 ^a	0.32±0.02 ^a

CK: 常温对照; LT: 低温胁迫; LTA: 接种AMF后低温胁迫; LTM: 喷施褪黑素后低温胁迫; LTAM: 接种AMF并喷施褪黑素后低温胁迫(图1~5同此)。同一指标数据用不同小写字母标识表示差异显著(P<0.05)。

壮苗指数和根冠比均无显著影响(表2)。
2.2 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗抗氧化酶活性的影响

低温胁迫明显提高了黄瓜幼苗叶片抗氧化酶活性, 接种AMF和/或喷施褪黑素不同程度提高了低温下叶片POD、CAT和SOD活性; 与LT处理相比, LTA处理显著提高了叶片POD活性, LTM处理显著提高了叶片POD和CAT活性, LTAM处理显著提高了叶片POD、CAT和SOD活性; 其中LTAM处理的POD、CAT和SOD活性最高, 分别比LT处理提高了1.67倍、1.84倍和1.28倍(图1)。双因素方差分析表明: 接种AMF对叶片POD活性影响显著, 对CAT和SOD活性影响极显著, 喷施褪黑素对叶片POD、

表2 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗生长指标影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way analysis of variance of the effects of AMF and melatonin on growth indicators of cucumber seedlings under low temperature stress

指标	A	M	A×M
侵染率	121.00**	1.00 ^{NS}	2.67 ^{NS}
株高	7.66*	9.77**	1.52 ^{NS}
茎粗	840.05**	440.50**	0.16 ^{NS}
壮苗指数	1.27 ^{NS}	0.36 ^{NS}	0.76 ^{NS}
根冠比	0.01 ^{NS}	0.72 ^{NS}	3.25 ^{NS}

表中数值为方差分析F值。A: 接种AMF; M: 喷施褪黑素; A×M: 接种AMF后喷施褪黑素。^{NS}: 不显著; *: 显著($P<0.05$); **: 极显著($P<0.01$)。表3同此。

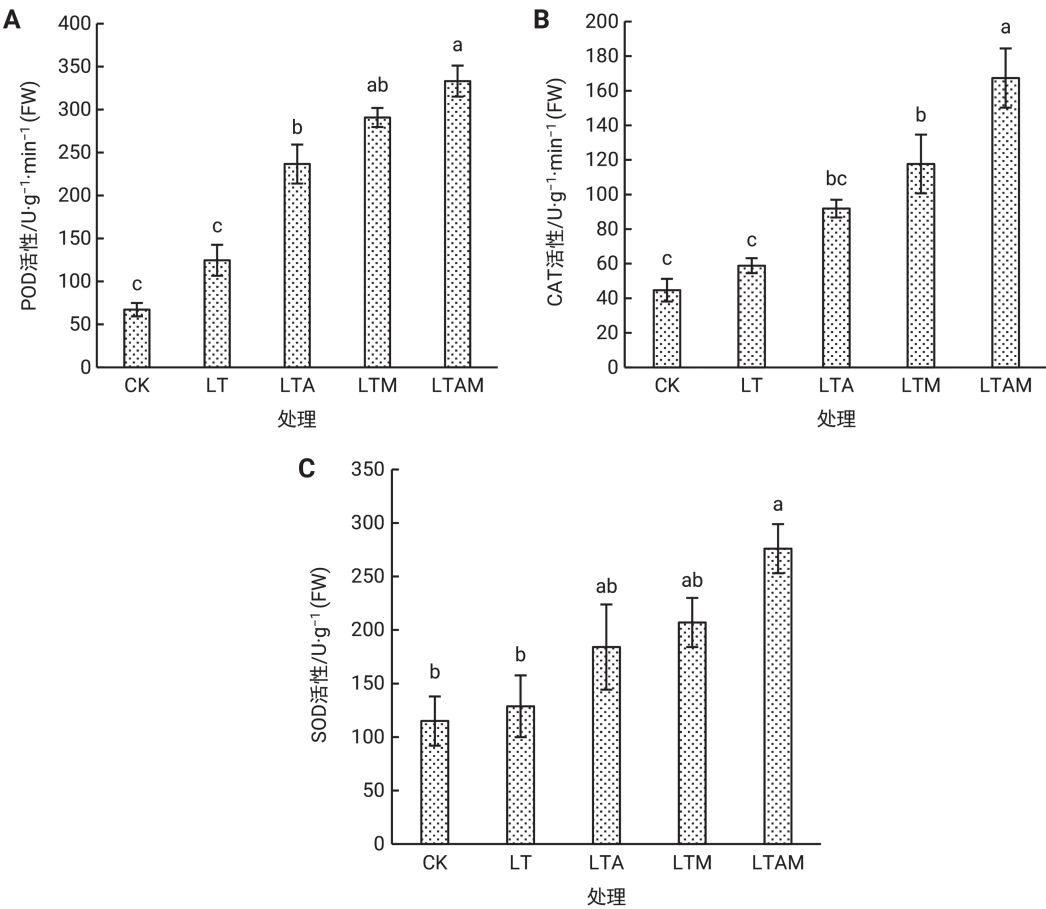


图1 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 1 Effects of AMF and melatonin on the activities of antioxidant enzymes in cucumber seedling leaves under low temperature stress

A: 过氧化物酶(POD)活性; B: 过氧化氢酶(CAT)活性; C: 超氧化物歧化酶(SOD)活性。柱形上用不同小写字母标识表示差异显著($P<0.05$)。

CAT和SOD活性影响极显著, 而两者的交互作用对幼苗POD、CAT和SOD活性无显著影响(表3)。

2.3 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗叶片丙二醛含量的影响

低温胁迫显著增加了黄瓜幼苗叶片丙二醛含量, 而接种AMF和/或喷施褪黑素显著降低了低温胁迫下叶片丙二醛含量, 其中LTAM处理下丙二醛含量最低, 比LT处理下降了63.66% (图2)。双因素方差分析表明, 接种AMF或喷施褪黑素对叶片丙二醛含量影响极显著, 而两者的交互作用对叶片丙二醛含量无显著影响(表3)。

2.4 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗叶片相对电导率的影响

低温胁迫显著提高了黄瓜幼苗叶片相对电导率, 而接种AMF和/或喷施褪黑素不同程度降低了低温胁迫下叶片相对电导率; 与LT处理相比, LTA和LTAM处理均能显著降低叶片相对电导率, 其中LTAM处理的效果最好, 比LT处理降低了21.72% (图3)。双因素方差分析表明, 接种AMF或喷施褪黑素对叶片相对电导率影响极显著, 而两者的交互作用对叶片相对电导率无显著影响(表3)。

2.5 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗叶片脯氨酸含量的影响

低温胁迫明显提高了黄瓜幼苗叶片脯氨酸含

表3 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗生理指标影响的双因素方差分析
Table 3 Two-way analysis of variance of the effects of AMF and melatonin on physiological indicators of cucumber seedlings under low temperature stress

指标	A	M	A×M
POD	4.91*	14.22**	3.77 ^{NS}
CAT	24.60**	64.96**	0.44 ^{NS}
SOD	84.07**	157.71**	0.05 ^{NS}
丙二醛	53.23**	58.35**	1.05 ^{NS}
相对电导率	12.12**	8.50**	2.87 ^{NS}
脯氨酸	9.38*	10.20**	7.14*
赤霉素	256.10**	1 024.42**	0.04 ^{NS}
脱落酸	840.80**	191.16**	0.05 ^{NS}
生长素	56.02**	17.31**	0.47 ^{NS}
ZR	2.56 ^{NS}	2.10 ^{NS}	14.27**

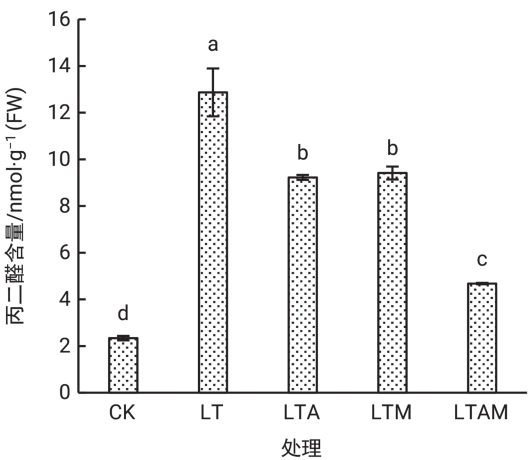


图2 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗叶片丙二醛含量的影响

Fig. 2 Effects of AMF and melatonin on malondialdehyde content in cucumber seedling leaves under low temperature stress

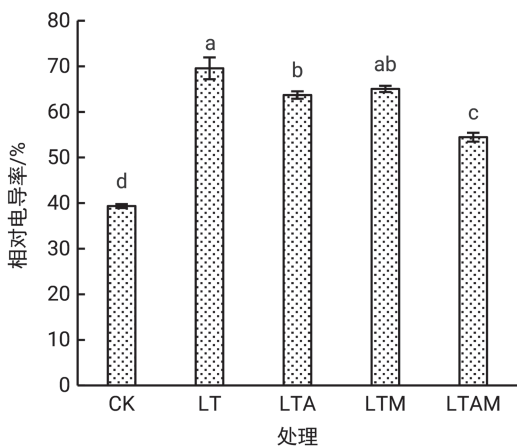


图3 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗叶片相对电导率的影响

Fig. 3 Effects of AMF and melatonin on relative electrical conductivity in cucumber seedling leaves under low temperature stress

量, 接种AMF和/或喷施褪黑素显著增加了低温胁迫下叶片脯氨酸含量, 其中LTAM处理的脯氨酸含量最高, 比LT处理提高了9.60倍(图4)。双因素方差分析表明, 接种AMF对叶片脯氨酸含量影响显著, 喷施褪黑素对叶片脯氨酸含量影响极显著, 两者的交互作用对叶片脯氨酸含量影响显著(表3)。

2.6 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗内源激素含量的影响

低温胁迫下黄瓜幼苗叶片赤霉素含量有所提高, 接种AMF和/或喷施褪黑素不同程度提高了叶片赤霉素含量; 与LT处理相比, LTM和LTAM处理下叶片赤霉素含量显著增加, 其中LTAM处理下赤霉素含量最高, 比LT处理提高了1.91倍(图5-A)。双因素方差分析表明, 接种AMF或喷施褪黑素对叶片赤霉素含量影响极显著, 而两者的交互作用对叶片赤霉素含量无显著影响(表3)。

与常温对照相比, 低温胁迫显著增加了黄瓜幼苗叶片脱落酸含量, 而接种AMF和/或喷施褪黑素显著降低了低温下叶片脱落酸含量, LTA、LTM和LTAM处理下脱落酸含量分别为LT处理的69.97%、49.01%和24.22% (图5-B)。双因素方差分析表明, 接种AMF或喷施褪黑素对叶片脱落酸含量影响极显著, 而两者的交互作用对叶片脱落酸含量无显著影响(表3)。

低温胁迫显著降低了黄瓜幼苗叶片生长素含量, 而接种AMF和/或喷施褪黑素显著增加了低温胁迫下叶片生长素含量, 其中LTAM处理的生长素含量最高, 比LT处理提高了96.44% (图5-C)。双因素

方差分析表明, 接种AMF或喷施褪黑素对叶片生长素含量影响极显著, 而两者的交互作用对叶片生长素含量无显著影响(表3)。

低温胁迫显著提高了黄瓜幼苗叶片ZR含量, 而接种AMF和/或喷施褪黑素不同程度提高了低温胁迫下叶片ZR含量; 与LT处理相比, LTAM处理显著提高了叶片ZR含量, 且比LT处理提高了2.96倍(图5-D)。双因素方差分析表明, 接种AMF或喷施褪黑素对叶片ZR含量无显著影响, 而两者的交互作用对叶片ZR含量影响极显著(表3)。

3 讨论

低温下植物叶片中SOD、POD和CAT等抗氧化酶在清除氧自由基和降低质膜过氧化程度方面起重要作用(Wei等2022)。本研究发现, 低温胁迫提高了黄瓜幼苗叶片抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性, 可见黄瓜幼苗可以通过提高叶片抗氧化酶活性的方式来抵御低温胁迫。褪黑素能有效提高低温下番茄幼苗的SOD和POD活性(包宇等2013), AMF可以提高低温下黄瓜幼苗的POD、SOD和CAT活性(韩冰等2011)。本试验发现, 低温条件下接种AMF能显著提高黄瓜幼苗POD活性; 喷施褪黑素能显著提高黄瓜幼苗POD和CAT活性; 接种AMF后喷施褪黑素能显著提高黄瓜幼苗SOD、POD和CAT活性, 且接种AMF后喷施褪黑素的黄瓜幼苗SOD、POD和CAT活性最强。

丙二醛含量是反映细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标(何凤等2021)。低温胁迫下油菜(*Brassica rapa*)体内丙二醛含量和相对电导率显著提高, 而喷施适宜浓度的外源褪黑素可以缓解低温胁迫引起的细胞膜损伤, 降低丙二醛含量, 提高油菜抗寒性(史中飞等2019)。本研究同样发现, 低温胁迫下黄瓜幼苗丙二醛含量和相对电导率显著高于常温对照, 而喷施褪黑素不同程度降低了幼苗丙二醛含量和相对电导率, 接种AMF显著降低了幼苗丙二醛含量和相对电导率, 这支持了徐雅梅等(2016)接种AMF减轻了活性氧(ROS)对垂穗披碱草(*Elymus nutans*)的氧化伤害, 降低了细胞膜脂过氧化程度, 维持了细胞膜结构的稳定, 缓解了低温胁迫的研究结果, 而且AMF+褪黑素处理下黄瓜

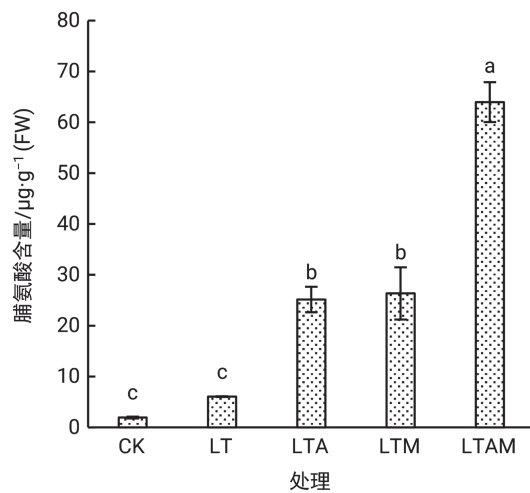


图4 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗叶片脯氨酸含量的影响

Fig. 4 Effects of AMF and melatonin on proline content in cucumber seedling leaves under low temperature stress

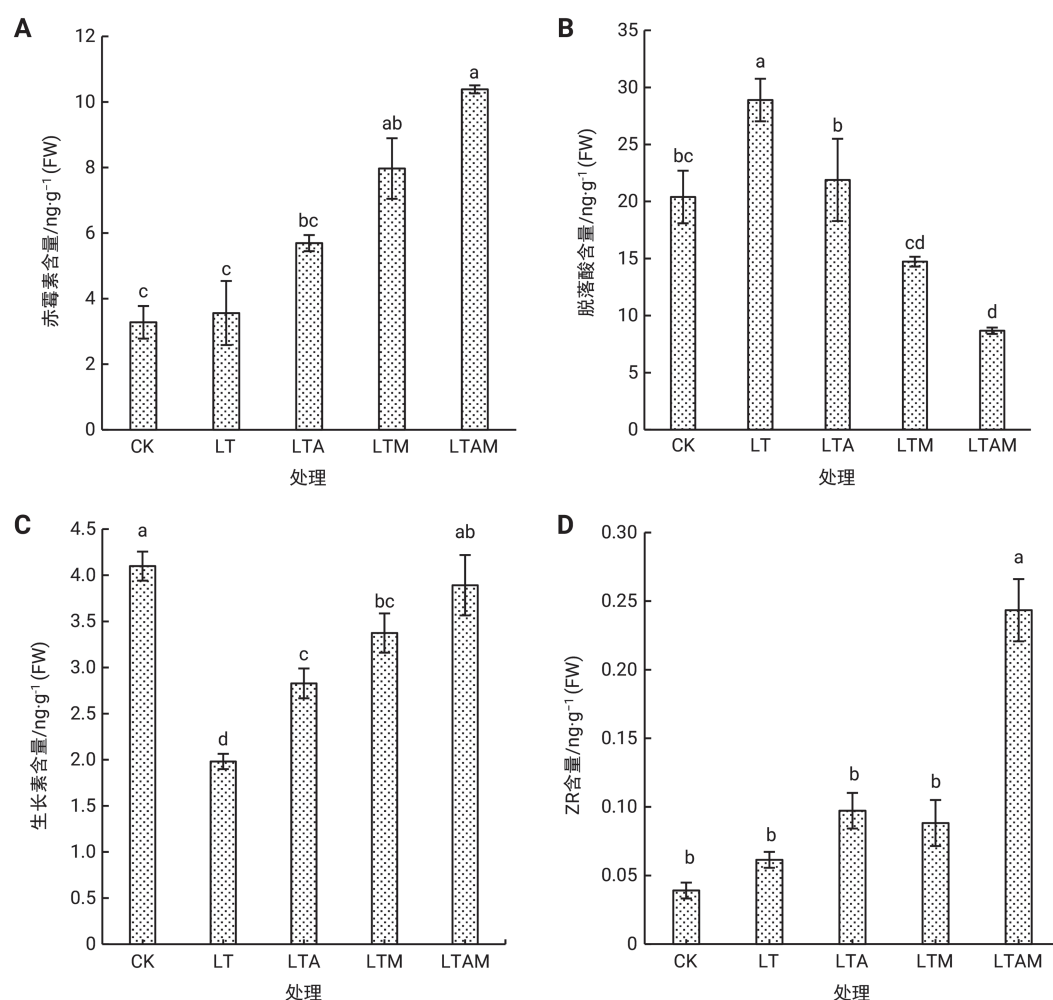


图5 AMF和褪黑素对低温胁迫下黄瓜幼苗叶片内源激素含量的影响

Fig. 5 Effects of AMF and melatonin on endogenous hormone contents in cucumber seedling leaves under low temperature stress

A: 赤霉素含量; B: 脱落酸含量; C: 生长素含量; D: 玉米素核苷(ZR)含量。

幼苗丙二醛含量最低,表明幼苗受低温胁迫较轻。

脯氨酸是植物体内重要的渗透调节物质,脯氨酸的过量产生有助于维持细胞内水分吸收、渗透调节和氧化还原平衡,从而恢复细胞结构,减轻氧化损伤(Ghosh等2022)。本研究发现低温胁迫明显提高了黄瓜幼苗的脯氨酸含量,但与常温对照差异不显著。褪黑素可以显著提高低温下番茄幼苗脯氨酸含量,提高番茄幼苗渗透调节能力(包宇等2013)。接种AMF也可以显著提高低温下养心菜(*Sedum aizoon*)脯氨酸含量(徐冬梅2015)。接种AMF结合外施适宜浓度的水杨酸提高了低温下梨枣

(*Ziziphus jujuba* 'Lizao')脯氨酸含量(郭宗进2014)。本研究发现,接种AMF和/或喷施褪黑素均能提高黄瓜幼苗脯氨酸含量,表明AMF和褪黑素均可以通过提高脯氨酸含量来维持细胞的渗透调节平衡,从而抵御低温胁迫,且二者联合作用效果更好。

脱落酸是植物适应低温胁迫的关键激素之一(Devireddy等2021)。本研究发现低温胁迫显著提高黄瓜幼苗脱落酸含量,显著降低生长素含量,这支持了研究者在玉米(*Zea mays*; Xiang等2021)和黄瓜(Anwar等2018)中的研究结果,表明黄瓜幼苗能够通过提高脱落酸含量来适应低温胁迫。激素在菌根

共生过程中发挥重要作用, 有研究表明, 接种AMF根内根孢囊霉通过促进黄瓜叶片赤霉素和ZR水平的升高并降低脱落酸的含量来缓解低温对黄瓜的伤害(马俊2016)。本试验发现低温下接种AMF和/或喷施褪黑素能显著降低黄瓜幼苗脱落酸含量, 显著提高生长素含量; 褪黑素、AMF+褪黑素处理能显著提高赤霉素含量; 只有AMF+褪黑素处理能显著提高ZR含量。前人研究表明喷施褪黑素能提高植物生长素(Chen等2009)、ZR和赤霉素含量并抑制脱落酸的产生, 这可能是因为褪黑素通过上调生长素信号转导基因(Wang等2016)、赤霉素生物合成基因和脱落酸分解代谢基因表达, 下调脱落酸生物合成基因表达来提高赤霉素和生长素含量, 并降低脱落酸含量(Zhang等2014), 而造成只接种AMF或喷施褪黑素的黄瓜叶片ZR含量与低温处理相比差异不显著的原因可能与AMF的种类和褪黑素的浓度有关。

综上所述, 接种AMF和/或喷施褪黑素均可以提高黄瓜幼苗抗氧化酶活性、渗透调节能力和平衡内源激素水平, 维持膜系统稳定, 从而有效缓解低温胁迫对黄瓜的伤害。

参考文献(References)

- Anwar A, Bai L, Li M, et al (2018). 24-epibrassinolide ameliorates endogenous hormone levels to enhance low-temperature stress tolerance in cucumber seedlings. *Int J Mol Sci*, 19 (9): 2497
- Bao Y, Luo QX, Huang J, et al (2013). Effects of exogenous melatonin on physiological indexes of tomato seedlings under low temperature stress. *J Southwest China Norm Univ-Nat Sci*, 38 (10): 57–61 (in Chinese with English abstract) [包宇, 罗庆熙, 黄娟等(2013). 外源褪黑素对低温胁迫下番茄幼苗生理指标的影响. 西南师范大学学报(自然科学版), 38 (10): 57–61]
- Chen LP, Li M (2015). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and exogenous salicylic acid on chilling tolerance of tomato. *J Qingdao Agric Univ-Nat Sci*, 32 (2): 79–82, 91 (in Chinese with English abstract) [陈丽平, 李敏(2015). 丛枝菌根真菌和外源水杨酸对番茄耐冷性的影响. 青岛农业大学学报(自然科学版), 32 (2): 79–82, 91]
- Chen Q, Qi WB, Reiter RJ, et al (2009). Exogenously applied melatonin stimulates root growth and raises endogenous indoleacetic acid in roots of etiolated seedlings of *Brassica juncea*. *J Plant Physiol*, 166 (3): 324–328
- Chen S, Jin W, Liu A, et al (2013). Arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) increase growth and secondary metabolism in cucumber subjected to low temperature stress. *Sci Hort*, 160: 222–229
- Devireddy AR, Tschaplinski TJ, Tuskan GA, et al (2021). Role of reactive oxygen species and hormones in plant responses to temperature changes. *Int J Mol Sci*, 22 (16): 8843
- Ghosh UK, Islam MN, Siddiqui MN, et al (2022). Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms. *Plant Biol*, 24 (2): 227–239
- Guo ZJ (2014). Effects of arbuscular mycorrhizal fungi and exogenous salicylic acid on cold tolerance of *Ziziphus jujuba* 'Lizao' seedling cultivated in greenhouse (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [郭宗进(2014). 丛枝菌根真菌和外源水杨酸对温室栽培梨枣幼苗耐冷性的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- Han B, He CX, Yan Y, et al (2011). Effects of AMF on seedling growth and leaf antioxidant system of cucumber under low temperature stress. *Sci Agric Sin*, 44 (8): 1646–1653 (in Chinese with English abstract) [韩冰, 贺超兴, 闫妍等(2011). AMF对低温胁迫下黄瓜幼苗生长和叶片抗氧化系统的影响. 中国农业科学, 44 (8): 1646–1653]
- He F, Liu PF, Wang L, et al (2021). Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics of *Eucommia ulmoides* seedlings. *Plant Physiol J*, 57 (3): 661–671 (in Chinese with English abstract) [何凤, 刘攀峰, 王璐等(2021). 干旱胁迫及复水对杜仲苗生理特性的影响. 植物生理学报, 57 (3): 661–671]
- He L, Li C, Liu R (2017). Indirect interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and *Spodoptera exigua* alter photosynthesis and plant endogenous hormones. *Mycorrhiza*, 27 (6): 525–535
- Li Y, Xu JL, Zheng LY, et al (2014). Simultaneous determination of ten phytohormones in five parts of *Sargassum fusiforme* (Hary.) Seichell by high performance liquid chromatography-triple quadrupole mass spectrometry. *Chromatography*, 32 (8): 863–868 (in Chinese with English abstract) [李艳, 徐继林, 郑立洋等(2014). 高效液相色谱-三重四极杆质谱法同时测定羊栖菜5个部位中10种植物激素含量. 色谱, 32 (8): 863–868]
- Liu L, Li D, Ma Y, et al (2021). Combined application of arbuscular mycorrhizal fungi and exogenous melatonin alleviates drought stress and improves plant growth in tobacco seedlings. *J Plant Growth Regul*, 40: 1074–1087
- Liu RJ, Chen YL (2007). *Mycorrhizology*. Beijing: Science Press (in Chinese) [刘润进, 陈应龙(2007). 菌根学. 北京:

- 科学出版社]
- Ma J (2016). Alleviative effects and its mechanism of exogenous arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on cucumber seedlings under cold stress (dissertation). Yangling: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [马俊(2016). 丛枝菌根真菌对黄瓜幼苗低温胁迫的缓解效应及其调控机理(学位论文). 杨凌: 西北农林科技大学]
- Mitra D, Djebaili R, Pellegrini M, et al (2021). Arbuscular mycorrhizal symbiosis: plant growth improvement and induction of resistance under stressful conditions. *J Plant Nutr*, 44 (13): 1993–2028
- Shi ZF, Liang JH, Zhang XH, et al (2019). Effects of exogenous melatonin on cold resistance of rape seedlings under low temperature stress. *Agric Res Arid Areas*, 37 (4): 163–170 (in Chinese with English abstract) [史中飞, 梁娟红, 张小花等(2019). 外源褪黑素对低温胁迫下油菜幼苗抗寒性的影响. *干旱地区农业研究*, 37 (4): 163–170]
- Wang F, Wang Q, Zhao XY (2019). Research progress in phenotypic and physiological responses of plants under low temperature stress. *Mol Plant Breed*, 17 (15): 5144–5153 (in Chinese with English abstract) [王芳, 王淇, 赵曦阳(2019). 低温胁迫下植物的表型及生理响应机制研究进展. *分子植物育种*, 17 (15): 5144–5153]
- Wang Q, An B, Wei Y, et al (2016). Melatonin regulates root meristem by repressing auxin synthesis and polar auxin transport in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 7: 1882
- Wang XK (2006). Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press (in Chinese) [王学奎(2006). 植物生理生化实验原理和技术. 第2版. 北京: 高等教育出版社]
- Wang YS, Liu RJ. (2017). A checklist of arbuscular mycorrhizal fungi in the recent taxonomic system of Glomeromycota. *Mycosystema*, 36 (7): 820–850 (in Chinese with English abstract) [王幼珊, 刘润进(2017). 球囊菌门丛枝菌根真菌最新分类系统菌种名录. *菌物学报*, 36 (7): 820–850]
- Wei Y, Chen H, Wang L, et al (2022). Cold acclimation alleviates cold stress-induced PSII inhibition and oxidative damage in tobacco leaves. *Plant Signal Behav*, 17 (1): 2013638
- Wu XX, Zhang SM, Zhang AD, et al (2019). Effects of exogenous melatonin on photosynthesis and physiological characteristics of eggplant seedlings under high temperature stress. *Plant Physiol J*, 55 (1): 49–60 (in Chinese with English abstract) [吴雪霞, 张圣美, 张爱冬等(2019). 外源褪黑素对高温胁迫下茄子幼苗光合和生理特性的影响. *植物生理学报*, 55 (1): 49–60]
- Xiang J, Huang Q, Ju CY, et al (2021). Effects of exogenous melatonin on seed germination and seedling growth of rice under salt stress. *Plant Physiol J*, 57 (2): 393–401 (in Chinese with English abstract) [向警, 黄倩, 鞠春燕等(2021). 外源褪黑素对盐胁迫下水稻种子萌发与幼苗生长的影响. *植物生理学报*, 57 (2): 393–401]
- Xiang N, Hu JG, Yan S, et al (2021). Plant hormones and volatiles response to temperature stress in sweet corn (*Zea mays* L.) seedlings. *J Agric Food Chem*, 69 (24): 6779–6790
- Xu DM (2015). Effects of AMF and exogenous salicylic acid on cold resistance of the *Sedum aizoon* L. (dissertation). Yaan: Sichuan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [徐冬梅(2015). AMF和外源SA对养心菜耐寒性的影响(学位论文). 雅安: 四川农业大学]
- Xu YM, Chu XT, Wu Y, et al (2016). Effect of arbuscular mycorrhiza inoculation on cold resistance in *Elymus nutans*. *Acta Agrestia Sin*, 24 (5): 1009–1015 (in Chinese with English abstract) [徐雅梅, 褚希彤, 吴叶等(2016). 接种丛枝菌根真菌对低温胁迫下垂穗披碱草影响的研究. *草地学报*, 24 (5): 1009–1015]
- Yan P, Li G, Sun H, et al (2020). Can arbuscular mycorrhizal fungi and biochar enhance plant resistance to low-temperature stress? *Agron J*, 113 (2): 1457–1466
- Yang Y, Cao Y, Li Z, et al (2020). Interactive effects of exogenous melatonin and *Rhizophagus intraradices* on saline-alkaline stress tolerance in *Leymus chinensis*. *Mycorrhiza*, 30 (2–3): 357–371
- Zhang HJ, Zhang N, Yang RC, et al (2014). Melatonin promotes seed germination under high salinity by regulating antioxidant systems, ABA and GA₄ interaction in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *J Pineal Res*, 57 (3): 269–279
- Zhao XH, Luo QX, Rao L (2017). Effects of exogenous melatonin on cold resistance of cucumber seedlings under low temperature stress. *North Hortic*, (14): 55–59 (in Chinese with English abstract) [赵小红, 罗庆熙, 饶玲(2017). 外源褪黑素在低温胁迫下对黄瓜幼苗抗冷性的影响. *北方园艺*, (14): 55–59]
- Zhuang FJ, Chen K, Li M (2017). Effects of salicylic acid combined with mycorrhizal inoculation on cucumber resistance to low temperature. *North Hortic*, (20): 7–11 (in Chinese with English abstract) [庄福金, 陈可, 李敏(2017). 施用水杨酸配合接种菌根改善黄瓜抗低温的效应. *北方园艺*, (20): 7–11]