

张建新, 孙靖菲, 叶玢好, 等. 外源褪黑素对铝胁迫下番茄生长的调节作用 [J]. 福建农业学报, 2023, 38 (6): 698–706.

ZHANG J X, SUN J F, YE B Y, et al. Regulating Effect of Exogenous Melatonin on Aluminum Toxicity in *Solanum lycopersicum* L. [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2023, 38 (6): 698–706.

外源褪黑素对铝胁迫下番茄生长的调节作用

张建新¹, 孙靖菲², 叶玢好², 李汉美¹, 阮心依², 杜妍纯²,
杨海慧², 叶怡彤², 陈 雪², 刘 鹏^{2*}

(1. 丽水职业技术学院, 浙江 丽水 323000; 2. 浙江师范大学植物学实验室, 浙江 金华 321004)

摘 要:【目的】研究褪黑素对铝胁迫下番茄生理上的调控作用, 为缓解土壤酸化对番茄生长造成的不利影响提供理论依据。【方法】以耐铝品种千禧番茄和铝敏感品种普罗旺斯番茄为供试植物, 设置空白组、单铝组、褪黑素 (MT) 处理组和铝+褪黑素共同施加组, 测定各处理组生长周期 (10 d、20 d、30 d) 过程中番茄叶片抗氧化酶 [超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD) 和过氧化氢酶 (CAT)] 活性、丙二醛 (MDA)、脯氨酸 (Pro)、抗坏血酸 (AsA)、谷胱甘肽 (GSH) 含量、叶绿素含量和叶绿素荧光参数, 检测根部铝富集含量和根系活力, 并对番茄的根、茎、叶进行 DNA 损伤检测。【结果】铝逆境下两品种番茄生长发育均受到严重抑制, 各器官 DNA 均受损严重, 且其根系 DNA 损伤最为严重。施用褪黑素能够明显缓解番茄的铝毒症状, 两品种番茄株高、根长及叶面积等主要生长指标均有所增长; 抗氧化酶活性得到显著提高, 且随实验周期延长呈现先上升后下降的趋势; GSH 和 AsA 含量最大增幅达 91.14%、13.52%; MDA 含量降幅最大可达 38.39%, 脯氨酸含量增幅可达 144.81%, 调节番茄体内渗透平衡; 叶绿素含量明显升高, 各项荧光参数得到改善, 恢复其光合能力; 千禧番茄和普罗旺斯番茄根系活力增幅分别为 5.19% 和 43.03%, 两者的根、茎、叶铝富集能力均降低。同时, 施加褪黑素也能够有效减缓番茄各器官 DNA 拖尾现象, 修复细胞 DNA 损伤。【结论】施加外源褪黑素能有效激活铝胁迫下番茄的各项生理响应, 促进其生长发育, 不仅能提高抗氧化酶系统活性, 增强光合能力与根系活力, 还可以减少植株体内铝含量, 降低细胞 DNA 受损程度, 进一步提升其抗铝能力, 为探索 MT 对逆境下植物的调控作用提供新思路。

关键词: 褪黑素; 番茄; 铝胁迫; 生理响应; DNA 损伤

中图分类号: S641.2

文献标志码: A

文章编号: 1008-0384 (2023) 06-0698-09

Regulating Effect of Exogenous Melatonin on Aluminum Toxicity in *Solanum lycopersicum* L.

ZHANG Jianxin¹, SUN Jingfei², YE Binyu², LI Hanmei¹, RUAN Xinyi², DU Yanchun²,
YANG Haihui², YE Yitong², CHEN Xue², LIU Peng^{2*}

(1. Lishui Vocational and Technical College, Lishui, Zhejiang 323000, China; 2. Key Laboratory of Botany, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

Abstract: 【Objective】Regulating effect of melatonin application on the physiology of a tomato plant under aluminum stress was studied. 【Method】Al-tolerant Millennium tomato and Al-sensitive Provence tomato plants were grown in blank control, Al-added, melatonin-added (MT), or Al-and-melatonin-added (AMT) potting soils. Activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT), contents of malondialdehyde (MDA), proline (Pro), ascorbic acid (AsA), glutathione (GSH), and chlorophyll as well as chlorophyll fluorescence parameters, Al-accumulation, and root activity in the plants were monitored. DNA damage occurred to the roots, stems, and leaves of the plants during the experimentation were recorded. Statistical analysis was performed on all collected data using the one-way ANOVA and Duncan test. 【Result】Under Al-stress, the growth and development of the tomato plants of either variety were severely inhibited, and the DNA in the organs, especially the roots, seriously damaged. Whereas the presence of melatonin in the soil (MT and/or AMT) significantly

收稿日期: 2023-02-02 初稿; 2023-04-18 修改稿

作者简介: 张建新 (1965—), 男, 硕士, 教授, 主要从事植物逆境生理和园艺学研究 (E-mail: lszjx258@126.com)

* 通信作者: 刘鹏 (1965—), 男, 博士, 教授, 主要从事植物逆境生理、环境污染与保护及植物生理生态研究 (E-mail: sky79@zjnu.cn)

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32001224); 丽水市科技计划项目 (2021GYX04)

alleviated the symptoms of Al-toxicity on the plants. For instance, with the addition, the main growth indicators, such as plant height, root length, and leaf area, were improved; the activity of antioxidant enzymes significantly heightened with an increasing trend initially and followed by a decline as treatment duration prolonged; the contents of GSH and AsA raised by 91.14% and 13.52% respectively; the reduction on MDA maximized at 38.39%; proline, which regulates the osmotic balance in tomato, increased to 144.81% and chlorophyll significantly; the fluorescence parameters improved; the photosynthetic capacity much restored; the root activity of Millennial tomato plant increased by 5.19%, and that of Provence tomato by 43.03%; the Al-accumulation in the roots, stems, and leaves significantly reduced; the DNA tailing in organs slowed; and the repairs on damaged DNA in cells observed. 【Conclusion】 Applying exogenous melatonin in soil effectively activated various physiological responses, raised the activity of antioxidant enzymes, enhanced the plant photosynthesis, reduced damage on cellular DNA, and elevated the resistance to Al-toxicity of the tomato plants under the heavy metal stress.

Key words: Melatonin; *Solanum lycopersicum*; aluminum stress; physiological response; DNA damage

0 引言

【研究意义】近年来，由于化学肥料的过量施用、酸性气体的超标排放等人为活动的影响，土壤酸化问题日益严峻^[1]。在酸性条件下，土壤中的固定态铝（Aluminum, Al）被激活成游离态，导致可溶性铝不断积累，严重危害植物的生长发育^[2]。土壤中过量的铝离子会严重破坏植物细胞内部结构^[3]，削减抗氧化酶系统活性，抑制光合及呼吸作用，阻碍根系发育，同时会破坏染色体纺锤丝，抑制有丝分裂，引起DNA损伤^[4]。番茄（*Solanum lycopersicum* L.）为茄科（Solanaceae）番茄属（*Solanum*）草本植物，其营养含量丰富，抗逆性强，种植与利用价值较高，具有广泛的经济前景^[5]。但近年来南方红壤地区土壤酸铝化逐渐加重，导致番茄种植的产量和质量受到了严重限制。因此，寻找构建番茄抗铝新途径，促进番茄在酸性土地的规模化种植，从而增加其经济效益具有重大意义。【前人研究进展】褪黑素（Melatonin, MT）作为一种具有强抗氧化作用的天然吲哚类化合物，普遍存在于各类动植物体内^[6]，其不仅可以清除细胞内活性氧、参与细胞信号传导^[7]、调控基因表达^[8]，还能抵御各种非生物和生物胁迫，调节逆境下植物生长代谢，增强植物抵抗逆境的能力^[9]。赵海亮等^[10]发现施用外源MT能影响番茄的乙烯代谢过程，提高果实中可溶性糖、可溶性蛋白质、可溶性固形物的含量及糖酸比，改变各类氨基酸的组成比例，显著提升果实的综合品质。同时，施用外源MT可减少盐胁迫下黄瓜（*Cucumis sativus* L.）种子内H₂O₂和超氧阴离子的累积，提高其萌发率。此外，研究发现在褪黑素的作用下，植物中柱鞘细胞可以生长出新的根原基，随着时间的推移，不定根的长度和数量均逐渐增加，表明MT还具有促进根部再生的效果。许秋怡等^[11]研究指出，对感染稻瘟病菌ZB15的水稻植株施加外源

MT后，可大幅增强其体内SOD、POD等抗氧化酶的活性，显著提高水稻稻瘟病抗性。此外，Zhao等^[12]研究结果显示，MT可以有效激发干旱胁迫下玉米体内Ca²⁺信号基因的表达，并增强其的抗氧化防御系统活性，提升耐旱性。李阳等^[13]研究发现，对盐胁迫下的棉花（*Gossypium hirsutum* L.）幼苗施加100 μmol·L⁻¹褪黑素可以明显提高其叶片光合色素含量和光化学效率，增强光合作用能力，棉花幼苗的耐盐性得到提升。【本研究切入点】然而，这些研究多侧重于MT对植物抗病胁迫及其生长方面的影响，目前有关外源施加MT对铝胁迫下番茄生理响应及DNA损伤状况的研究还有待深入探讨。【拟解决的关键问题】以筛选得到的耐铝型千禧番茄和铝敏感型普罗旺斯番茄作为试验材料，根据筛选得到的最适浓度的铝溶液和褪黑素溶液，设置CK组（对照）、Al组、MT组、Al+MT组，检测分析番茄生长和生理指标的变化以及DNA损伤情况，以期探明番茄的耐铝机理和MT对铝胁迫下番茄的调控机制及缓解效果，为番茄在酸性土壤地区的推广种植奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试番茄品种为千禧和普罗旺斯，种子由农友种苗（中国）有限公司和寿光欣欣然园艺有限公司提供。

1.2 试验设计

试验于2021年3月至2022年6月在浙江师范大学植物逆境生理实验室进行。试验材料为优质的耐铝性千禧番茄和铝敏感型普罗旺斯番茄种子，在25℃恒温光照培养箱下土培育苗，待幼苗生长至高度约为8 cm时，选择长势良好的幼苗，转移至装有土壤的钵钵中，适应5 d后进行铝胁迫和褪黑素处理。本试验设置CK组（对照）、Al组、MT组、Al+MT

组，每盆种 6 株，每个处理设置 3 次重复。在 10 d、20 d、30 d 时分别进行番茄叶片抗氧化酶活性、丙二醛 (MDA)、脯氨酸 (Pro)、抗坏血酸 (AsA)、谷胱甘肽 (GSH) 等相关生理指标的检测，并在终期进行根系活力、根茎叶铝含量和 DNA 损伤的测定。本试验过程中的溶液浓度，由前期的预试验获得 (Al 溶液浓度为 $1000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ ，MT 溶液浓度为 $150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)，于每日 20:00，沿植物根部浇灌 50 mL 铝处理液达到胁迫效果，在叶面均匀喷施 50 mL 褪黑素溶液于相应试验组。

1.3 试验方法

采用直尺测量株高、根长；Li-3000C 叶面积仪测定叶面积^[14]；叶绿素测定仪 SPAD-502 Plus 测定叶绿素含量^[15]；PAM-210 叶绿素荧光测定仪检测叶绿素荧光参数^[16]；采用苏州锐思生物技术有限公司试剂盒测定超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、过氧化氢酶 (CAT)、谷胱甘肽 (GSH)、抗坏血酸 (AsA)、脯氨酸 (Pro)、丙二醛 (MDA) 的含量；TTC 还原法检测根系活力^[17]；紫外分光光度法测定根、茎、叶铝含量^[18]；采用南京建成生物工程研究所试剂盒测定根、茎、叶细胞 DNA 损伤，

并在荧光显微镜下观察彗星图像。

1.4 数据处理

试验数据用 SPSS 26.0 进行统计，通过单因素方差分析 (one-way ANOVA) 和 Duncan's 法计算平均值和标准误，分析显著性差异 ($\alpha=0.05$ 及 $\alpha=0.01$)，利用 Origin 9.1 软件作图，CCD 拍照获取彗星图像。

2 结果与分析

2.1 外源 MT 对铝胁迫下番茄生长特性的影响

由表 1 可知，单铝处理 (Al 溶液浓度为 $1000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 后，千禧、普罗旺斯番茄的 3 个生长指标均呈下降趋势，且根长降幅最大，分别达 55.69% 和 34.82%。铝处理下施加外源 MT 后，3 个生长指标较单铝处理组均有一定提升，两个番茄品种株高增幅分别为 11.13% 和 17.77%，叶面积增幅为 64.47% 和 53.05%，并且番茄根系伸长抑制受到显著改善，两品种 Al+MT 组番茄根长相较单铝胁迫组增长 141.99% 和 72.22%。由此可见，施用 MT ($150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 能有效缓解铝胁迫对番茄根长、株高和叶面积的毒害，并解除生长抑制。

表 1 外源 MT 对铝胁迫下番茄生长特性的影响
Table 1 Effect of MT on growth of tomato plants under Al-stress

品种 Varieties	处理组 Treatments	株高 Plant height/cm	叶面积 leaf area/cm ²	根长 Root length/cm
千禧 Qianxi	CK	64.25±1.35 b	49.16±2.60 a	9.75±0.76 a
	Al	59.32±1.44 c	33.09±2.24 b	4.33±2.35 b
	MT	69.16±2.07 a	60.76±3.14 a	11.59±1.35 a
	Al+MT	65.92±3.12 b	55.40±1.47 a	10.47±1.32 a
普罗旺斯 Puluowangsi	CK	59.37±1.21 b	37.95±1.24 a	12.64±1.84 a
	Al	51.31±2.74 c	25.88±3.27 b	8.24±2.46 b
	MT	62.81±2.68 a	41.84±1.55 a	16.05±1.27 a
	Al+MT	60.44±1.67 ab	39.62±2.47 a	14.18±0.55 a

表内数据为平均值±标准误差，同项同列数据后相同字母表示无显著差异 ($P>0.05$)，下同。
Datas are mean ± standard error; those with same letter on same line indicate no significant difference ($P>0.05$). Same for below.

2.2 外源 MT 对铝胁迫下番茄抗氧化酶活性的影响

由表 2 可知，3 种抗氧化酶活性的变化趋势相同。以第三周期 (30 d) 为例，铝胁迫下，千禧番茄的 SOD、POD、CAT 活性分别降低 21.63%、40.16%、9.56%，普罗旺斯番茄的 SOD、POD、CAT 活性分别降低 29.10%、19.59%、28.79%。施加 MT 后，两番茄的 3 种抗氧化酶活性均有所上升，千禧番茄的 SOD、POD、CAT 活性较单铝组 (Al 溶液浓度为 1000

$\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 分别提升 18.82%、143.25%、40.89%，而普罗旺斯番茄的 SOD、POD、CAT 活性分别提高 72.25%、102.63%、56.42%，表明 MT ($150\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 能显著增强番茄清除自由基的能力，有效缓解铝胁迫对番茄的生理损伤。

2.3 外源 MT 对铝胁迫下番茄内源性抗氧化物的影响

由表 3 可知，铝胁迫下不同时期，两品种番茄 AsA 与 GSH 含量均呈先上升后下降趋势。胁迫前期

表 2 外源 MT 对铝胁迫下番茄抗氧化酶的影响
Table 2 Effects of MT on antioxidant enzymes of tomato plants under Al-stress

测量指标 Measured indicators	处理 Treatment	千禧 Qianxi			普罗旺斯 Puluowangsi		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
SOD/(U·g ⁻¹)	CK	3 902.26±334.93 b	950.64±36.19 c	675.79±15.47 a	4 457.17±75.413 a	906.62±17.75 d	583.64±12.05 b
	AI	6 536.58±237.21 a	1 288.10±16.24 ab	529.74±5.01 b	5 609.25±138.00 a	1 139.10±25.28 b	472.19±7.09 c
	MT	4 421.31±299.02 b	1 142.93±41.86 bc	694.85±33.19 a	4 712.67±180.63 a	1 041.19±24.62 c	595.65±29.14 b
	AI+MT	8 008.05±193.70 a	1 407.24±34.62 a	629.48±11.85 a	6 600.04±281.52 a	1 314.23±32.45 a	813.36±28.87 a
POD/(△OD470·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	CK	58.25±2.72 a	75.33±2.21 b	163.72±7.11 c	110.56±12.98 bc	113.50±8.86 b	118.62±10.85 c
	AI	55.01±14.66 c	95.76±11.25 b	97.96±13.18 d	42.86±8.97 bc	138.95±9.53 ab	95.42±4.70 d
	MT	64.88±7.39 ab	80.43±11.95 b	192.96±3.54 b	93.16±6.10 bc	124.86±8.80 ab	171.23±6.18 b
	AI+MT	73.31±3.57 a	184.41±26.62 a	238.29±9.09 a	114.05±7.30 ab	152.73±5.39 a	193.36±10.77 a
CAT/(μmol·min ⁻¹ ·g ⁻¹)	CK	5.89±1.53 c	18.36±3.04 b	58.60±1.42 b	9.06±0.99 d	18.50±3.72 d	73.77±1.31 b
	AI	24.54±3.74 b	32.18±2.51 b	53.00±0.98 c	69.52±2.06 c	60.60±0.92 c	52.53±1.32 c
	MT	12.03±3.40 c	21.47±4.46 b	29.31±1.43 b	63.31±1.43 b	73.77±0.49 b	83.63±1.89 a
	AI+MT	61.12±1.96 a	77.17±1.21 a	74.67±1.39 a	74.67±1.39 a	89.77±2.03 a	82.17±1.88 a

表 3 外源 MT 对铝胁迫下番茄内源性抗氧化物的影响
Table 3 Effect of MT on antioxidants in tomato plants under Al-stress

测量指标 Measured indicators	处理 Treatment	千禧 Qianxi			普罗旺斯 Puluowangsi		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
GSH 含量 GSH content/(μmol·g ⁻¹)	CK	0.44±0.01 d	1.07±0.043 a	1.06±0.05 c	0.66±0.01 d	1.11±0.02 b	1.10±0.02 b
	AI	1.14±0.01 b	0.86±0.03 a	0.89±0.03 d	1.09±0.02 b	1.06±0.02 c	0.66±0.02 c
	MT	0.61±0.01 c	1.20±0.02 a	1.69±0.02 a	0.71±0.01 c	1.26±0.01 b	1.30±0.04 a
	AI+MT	1.20±0.02 a	1.65±0.09 a	1.49±0.05 b	1.13±0.02 a	1.57±0.01 a	1.39±0.02 a
AsA 含量 AsA content/(mg·g ⁻¹)	CK	0.03±0.01 d	0.18±0.02 c	0.22±0.03 b	0.14±0.01 d	0.12±0.01 d	0.20±0.02 b
	AI	0.36±0.01 b	0.39±0.01 b	0.11±0.02 c	0.30±0.05 b	0.28±0.05 b	0.13±0.02 c
	MT	0.36±0.01 c	0.41±0.02 ab	0.37±0.02 a	0.16±0.03 c	0.16±0.04 c	0.22±0.02 b
	AI+MT	0.40±0.02 a	0.44±0.02 a	0.36±0.03 a	0.31±0.03 a	0.29±0.03 a	0.26±0.04 a

千禧、普罗旺斯叶片 GSH 含量分别是 CK 组的 2.62 倍、1.59 倍，AsA 含量相应为 11.36 倍、2.01 倍。施加 MT 后，GSH、AsA 水平均有不同程度提高，以第二周期（20 d）为例，千禧、普罗旺斯番茄 GSH 含量分别上升了 91.14%、48.86%，AsA 相应为 13.52%、6.17%。此外，在胁迫条件（AI 溶液浓度为 1000 μmol·L⁻¹）下普罗旺斯 GSH 和 AsA 降比较大，且经 MT（150 μmol·L⁻¹）处理后变化较为显著。综上，在铝胁迫条件下，番茄植株可主动提高 AsA 和 GSH 含量以应对铝毒，而外源喷施 MT（150 μmol·L⁻¹）可进一步提升两者含量，增强番茄抗逆性。

2.4 外源 MT 对铝胁迫下番茄脯氨酸和 MDA 含量的影响

由表 4 可知，铝胁迫下 MDA 含量始终维持在较

高水平，而外源 MT 处理后千禧、普罗旺斯番茄最大降幅分别为 15.81%、38.39%，且 MDA 的增幅有所减缓。此外，随着胁迫时间的延长，脯氨酸含量逐渐上升。施加外源 MT（150 μmol·L⁻¹）后脯氨酸含量增高，千禧、普罗旺斯番茄的最大增幅分别为 144.81%、95.10%。综上，适当施加 MT（150 μmol·L⁻¹）可通过增加植株体内脯氨酸含量和降低 MDA 含量来减弱活性氧对番茄质膜的损伤。

2.5 外源 MT 对铝胁迫下番茄光合特性的影响

由表 5 可知，单铝胁迫下番茄 SPAD、F_v/F_m 均低于对照组，施加 MT（150 μmol·L⁻¹）后，千禧和普罗旺斯番茄的叶绿素含量均有较明显的提高，二者最大增幅分别为 35.64%、22.24%，且随实验周期延长改善效果愈佳。而对于荧光参数，在施加外源

表 4 外源 MT 对铝胁迫下番茄脯氨酸和 MDA 含量的影响
Table 4 Effects of MT on Pro and MDA contents in tomato plants under Al-stress

测量指标 Measured indicators	处理 Treatment	千禧 Qianxi			普罗旺斯 Puluowangsi		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
MDA 含量 MDA content/(nmol·g ⁻¹)	CK	8.08±0.71 b	6.98±0.40 b	6.19±0.49 c	6.41±0.24 b	6.27±0.72 ab	7.77±0.65 c
	AI	9.47±0.65 a	8.03±0.47 a	8.01±0.48 a	7.49±0.73 a	7.11±0.70 a	10.17±0.93 a
	MT	3.43±0.95 ab	4.12±1.15 b	5.83±0.68 c	2.36±0.46 c	5.49±0.52 b	6.95±0.80 c
	AI+MT	8.75±0.63 c	6.76±0.65 c	6.82±0.62 b	7.20±0.22 a	6.52±0.85 ab	8.72±0.38 b
脯氨酸含量 Proline content/(mg·g ⁻¹)	CK	4.94±1.33 c	6.39±1.16 c	16.47±1.90 d	2.24±0.97 c	5.10±1.91 b	13.12±1.20 b
	AI	5.54±1.63 c	9.63±1.43 b	20.23±1.20 c	3.77±0.99 c	8.26±1.82 b	14.43±2.09 b
	MT	9.64±1.15 b	14.39±1.23 a	34.06±1.06 b	6.48±1.54 b	12.34±2.00 a	25.86±2.03 a
	AI+MT	12.64±1.20 a	15.34±2.21 a	45.53±2.08 a	13.25±2.86 a	13.89±3.00 a	28.16±3.06 a

MT (150 μmol·L⁻¹) 的情况下, 相较于铝胁迫组, 千禧和普罗旺斯番茄的受铝胁迫情况获得较明显的缓解, 以 30 d 为例, 千禧和普罗旺斯番茄的 F_0 分别降低 14.52%、23.37%, F_v/F_m 分别升高 8.18%、13.84%。此外, 整体对比发现, 相比于普罗旺斯, 千禧番茄各处理光合指标较好, F_0 值更低, F_v/F_m 值更高, 可以看出千禧具有更优的光合特性, 表现出更强的耐铝能力。据此可得, 铝毒会降低番茄光化学转化效率, 而施加外源 MT (150 μmol·L⁻¹) 能增强其逆境耐受能力。

表 5 外源 MT 对铝胁迫下番茄光合特性的影响
Table 5 Effects of MT on photosynthetic characteristics of tomato plants under Al-stress

测量指标 Measured indicators	处理 Treatment	千禧 Qianxi			普罗旺斯 Puluowangsi		
		10 d	20 d	30 d	10 d	20 d	30 d
SPAD 值 SPAD value	CK	28.17±0.37 a	28.60±0.12 b	35.30±0.32 b	31.37±0.62 b	35.87±0.47 b	35.00±0.38 b
	AI	24.97±0.32 b	25.67±0.26 c	27.30±0.32 c	28.93±0.77 b	29.67±0.23 c	30.27±0.43 c
	MT	28.23±0.38 a	30.43±0.32 a	37.03±0.08 a	36.10±0.98 a	40.37±0.27 a	38.73±0.68 a
	AI+MT	27.03±0.46 a	28.93±0.20 b	34.53±0.55 b	31.40±1.36 b	36.27±0.45 b	34.40±0.10 b
初始荧光 F_0	CK	0.10±0.03 a	0.11±0.04 b	0.11±0.02 c	0.10±0.03 b	0.10±0.07 d	0.11±0.06 c
	AI	0.09±0.01 a	0.13±0.04 a	0.13±0.07 a	0.12±0.04 a	0.16±0.01 a	0.18±0.05 a
	MT	0.06±0.03 c	0.07±0.06 d	0.09±0.05 d	0.09±0.06 c	0.11±0.07 c	0.11±0.04 c
	AI+MT	0.08±0.02 b	0.09±0.05 c	0.11±0.05 b	0.11±0.03 b	0.12±0.04 b	0.14±0.03 b
PSII 最大光化学量子产量 F_v/F_m	CK	0.92±0.03 b	0.93±0.02 a	0.93±0.04 a	0.82±0.03 d	0.81±0.02 b	0.82±0.03 b
	AI	0.84±0.02 d	0.73±0.03 d	0.69±0.02 c	0.72±0.03 b	0.65±0.03 d	0.61±0.02 d
	MT	1.04±0.01 a	1.00±0.01 a	0.94±0.02 a	0.94±0.02 a	0.93±0.03 a	0.95±0.03 a
	AI+MT	0.88±0.01 c	0.78±0.03 c	0.75±0.01 b	0.79±0.01 c	0.71±0.01 c	0.70±0.02 c

2.6 外源 MT 对铝胁迫下番茄根系活力的影响

由图 1 可知: 铝胁迫下, 耐铝型千禧番茄和铝敏感型普罗旺斯番茄根系活力分别降低 7.19% 和 26.94%; 施加外源 MT 后, 千禧、普罗旺斯番茄根系活力较 CK 组分别上涨 30.47%、20.59%; 铝处理下施用 MT (150 μmol·L⁻¹) 后, 千禧番茄增幅为 5.19%, 普罗旺斯番茄增幅为 43.03%。由此分析可得, 铝胁迫对两品种番茄的根系都造成了一定程度的损伤, 而施加一定浓度的外源 MT (150 μmol·L⁻¹)

能有效缓解铝对番茄根系的毒害, 保护地下组织活性。

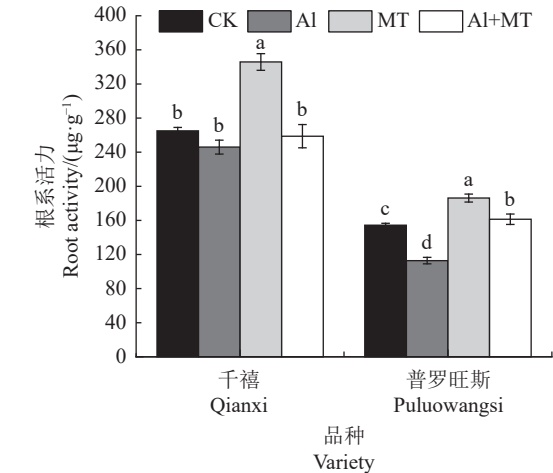
2.7 外源 MT 对铝胁迫下番茄铝富集效能的影响

由表 6 可知, 两品种番茄各器官铝含量的多少顺序均为: 根>茎>叶。经铝处理后, 番茄根、茎、叶的铝含量和富集系数均有一定程度的升高, 千禧品种铝含量分别上升 63.33%、46.57%、48.51%, 富集系数相应为 32.58%、18.97%、20.55%, 而普罗旺斯番茄更多表现出叶的铝敏感性, 铝含量上升 73.68%, 富集系数相应为 50.00%, 两品种的土壤中

铝含量变化较小。外源 MT (150 μmol·L⁻¹) 处理下, 两番茄根、茎、叶铝含量下降明显, 千禧品种降幅分别为 14.66%、9.91%、14.76%, 普罗旺斯品种则为 3.11%、13.32%、14.18%; 同时, MT (150 μmol·L⁻¹) 处理后普罗旺斯番茄的转运系数减小 13.15%。综上, MT 施用可减弱番茄的铝富集能力, 且对铝敏感番茄转运能力也存在一定的削弱作用, 从而降低体内铝含量。

2.8 外源 MT 对铝胁迫下番茄 DNA 损伤的影响

图 2 所示为两番茄品种根、茎、叶彗星电泳图像, 通过观察可得, 未进行铝胁迫处理 (溶液铝含量 1000 μmol·L⁻¹) 的对照组番茄各器官 DNA 几乎全部完好无缺, 在施加铝胁迫后, 普罗旺斯各器官细胞核 DNA 断裂损伤情况均较为严重, 其中根系 DNA 拖尾最长, 损伤最严重, 而喷施 MT (150 μmol·L⁻¹) 后各组尾长明显减短, 有效修复 DNA 结构, 可见 MT 能有效缓解铝毒造成的植物细胞 DNA 损伤。



不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。
Datas with different lowercase letters indicate significant differences between treatments on same tomato variety at $P<0.05$.

图 1 各处理下番茄根系活力的变化
Fig. 1 Changes on tomato root activity under treatments

表 6 外源 MT 对铝胁迫下番茄铝富集效能的影响
Table 6 Effect of MT on Al-accumulation of tomato plants under Al-stress

品种	处理	Al含量 Al content/(mg·kg ⁻¹)				Al富集系数 Al enrichment factor			转运系数 Coefficient of transshipment
		根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	土壤 Soil	根 Root	茎 Stem	叶 Leaf	
千禧 Qianxi	CK	0.13±0.00 c	0.10±0.00 b	0.07±0.01 c	0.83±0.03 bc	0.16±0.01 b	0.12±0.01 b	0.08±0.01 ab	1.29±0.005 a
	Al	0.22±0.02 a	0.14±0.00 a	0.10±0.02 ab	1.02±0.01 a	0.21±0.02 a	0.14±0.01 a	0.10±0.01 a	1.16±0.003 b
	MT	0.12±0.02 c	0.07±0.01 b	0.06±0.01 b	0.86±0.02 c	0.15±0.02 b	0.09±0.01 c	0.07±0.02 b	1.09±0.002 c
	Al+MT	0.18±0.01 b	0.13±0.01 a	0.09±0.01 ab	1.11±0.03 ab	0.17±0.01 b	0.12±0.02 b	0.08±0.01 b	1.20±0.002 b
普罗旺斯 Puluowangsi	CK	0.11±0.01 b	0.09±0.01 b	0.05±0.01 b	0.82±0.06 c	0.13±0.01 a	0.11±0.02 ab	0.06±0.01 b	1.37±0.003 b
	Al	0.15±0.01 a	0.13±0.01 a	0.09±0.001 a	1.02±0.01 ab	0.15±0.03 a	0.13±0.01 a	0.09±0.01 a	1.47±0.004 a
	MT	0.10±0.01 b	0.08±0.01 b	0.05±0.006 b	0.85±0.03 bc	0.12±0.01 a	0.10±0.01 b	0.06±0.01 b	1.38±0.002 b
	Al+MT	0.14±0.01 a	0.12±0.01 a	0.08±0.002 a	1.10±0.01 a	0.14±0.01 a	0.11±0.01 b	0.07±0.01 ab	1.32±0.001 c

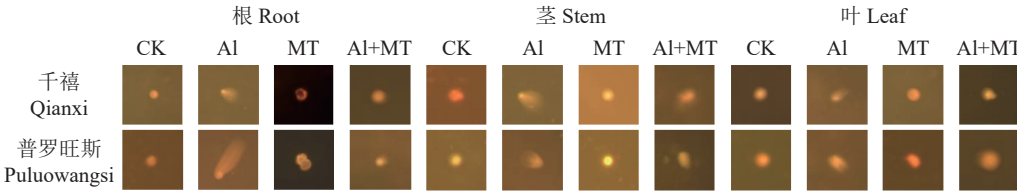


图 2 外源 MT 对铝胁迫下番茄 DNA 损伤的影响
Fig. 2 Effect of MT on DNA damage on tomato plants under Al-stress

3 讨论

褪黑素作为信号分子和抗氧化剂, 可以激活植株非生物胁迫应答, 并参与其调控系统, 增强植物非生物胁迫抗性, 在控制活性氧和其他自由基以及植物细胞中其他有害分子方面具有重要作用^[19]。植物组织在受到病害时会产生大量活性氧 (ROS), 在

线粒体、叶绿体、内质网、过氧化物酶体、质膜等许多部位积累, 导致细胞受到严重损伤^[20]。抗氧化酶系统可以水解植株体内产生的过氧化氢, 从而有效减少活性氧自由基造成的伤害, 为细胞建立起保护屏障^[21]。蒋希瑶等^[22]研究表明外源添加 50~500 μmol·L⁻¹MT, 可有效缓解盐碱胁迫对番茄抗氧酶活性的损伤。本试验结果表明, 单铝处理 (Al 溶液浓

度为 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 下, SOD、POD 和 CAT 三种酶活性波动较大且趋势一致, 较对照组相比酶活性显著降低。施加外源褪黑素后, 两个品种番茄的抗氧化酶活性大幅度提升, 并随着试验周期的延长呈现先上升后下降的趋势, 这与人对盐胁迫下番茄的生理变化研究结果一致。

GSH 和 AsA 是植物体内两类主要的非酶类抗氧化物质, 参与重要的 AsA-GSH 循环。在受到逆境胁迫时, 植物抗氧化酶活性发生改变, 生成大量自由基, 诱使细胞脂膜过氧化。而 GSH 和 AsA 能够快速减少植物中 ROS 含量, 保持活性氧平衡, 以缓解植物过氧化进程, 保护膜完整性^[23]。本试验结果表明, 喷施 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 后, 千禧和普罗旺斯 AsA 和 GSH 含量较单铝组 (Al 溶液浓度为 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 有不同程度的上调且增幅较大, 这说明 MT 能够加速番茄细胞内 AsA-GSH 循环, 产生抗氧化物质, 积累其含量, 从而达到增强植株抗逆性的效果。因此, 外源 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 可激活番茄抗氧化系统, 缓解膜脂过氧化损伤来维持细胞完整, 提高作物耐铝性, 保障植物正常生命活动。

在逆境下, 植物可以通过积累脯氨酸以维持其渗透平衡和膜结构的完整性^[24]。当受到胁迫的植株产生 ROS 的速度远超细胞自身抗氧化物防御系统的清除能力时, 就会发生膜脂过氧化反应而使 MDA 含量快速上升^[25]。本试验结果表明, 遭受铝胁迫时, 番茄植株体中 MDA 和游离脯氨酸含量均大幅上升, 表明铝胁迫会导致叶片 ROS 在短期内大量积累, 引发膜脂过氧化, 进而毒害细胞的正常生理活动。在加入外源 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 后 MDA 下降, 而脯氨酸则仍呈上升趋势, 这与吕婷^[26] 在小麦 (*Triticum aestivum* L.) 上的探究结论相符合, 说明适当施加 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 可通过增加植株体内脯氨酸含量并降低 MDA 含量来减弱活性氧对番茄质膜的损伤, 维持其正常生命代谢。本试验中, 随着胁迫时间的增加, 普罗旺斯叶片 MDA 积累较为明显, 表明铝毒能够破坏普罗旺斯番茄的细胞膜系统且程度随时间延长进一步加深。同时, 铝胁迫下千禧植株的脯氨酸含量较普罗旺斯有更大增幅, 推测可能是千禧具有更好的氧化损伤抗性, 从而表现出更强的耐铝性。而普罗旺斯番茄对铝胁迫的抗逆能力较弱, 外源 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 对其体内生理生化调节更为有效, 耐铝性提升更为明显。

光合作用是植株面对非生物胁迫最复杂、最敏感的生理代谢过程, 其中叶片的叶绿素含量和叶绿素荧光参数常被视为快速检验植物光合能力的探

针^[27]。尹贇鹏等^[28] 研究发现, 在盐胁迫处理下, 外施 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 可以通过平衡 PSII 的受体侧、供体侧和反应中心的电子传递速率, 使番茄叶片的叶绿素含量和光合速率的降低幅度明显减小, 以此来缓解盐胁迫对番茄 PSII 造成的损伤, 提高植株耐盐能力。本试验也得出相似结果, 在施加 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 后, 铝胁迫下的两品种番茄叶绿素含量有了明显提高, 初始荧光 F_0 显著上升, F_v/F_m 则逐渐下降。因此可以看出 MT 可以在一定程度上减弱铝对番茄光合系统的破坏程度, 提高光合转化效率, 增强其在铝胁迫下的适应能力。

根系活力与植物生长密切相关, 铝毒首先表现在对根活力的抑制, 同时会通过断裂双链、碱基修饰等形式对根系 DNA 造成严重损伤^[29]。正常情况下, 番茄 DNA 彗星图像呈圆形, 基本无拖尾。而在铝胁迫下, 两番茄根、茎、叶 DNA 均受到损伤, 其中根系 DNA 拖尾程度最高, 受损情况最严重, 同时, 番茄的根系活力也呈明显下降趋势, 这与 Achary 等^[30] 测定铝易诱导洋葱 (*Allium cepa* L.) DNA 损伤试验结果相同。但外施一定浓度 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 后, 各组番茄 DNA 拖尾程度明显降低, 损伤现象缓减, 其根系活力也有所提高, 可恢复甚至超过对照组水平。此外, 植物生长调节剂的应用还能改变作物对金属离子的吸收能力, 也是缓解由酸铝胁迫导致植物生理失调的重要方法^[31,32]。本试验中, 两品种番茄的铝含量累积情况都表现为: 根 > 茎 > 叶, 且在施加外源 MT 后, 各器官铝富集能力均有所下降。由此可得, 适宜浓度 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 可以增强番茄根系活力, 促进其对养分和水的吸收, 并对 DNA 修复具有一定作用, 可保护番茄基因完整性, 还可以减少根系对铝离子的吸收, 降低体内铝含量, 增强抗逆性。

4 结论

铝胁迫下番茄的生理代谢发生明显变化, 体内积累大量铝元素, 植株生长发育受限, 并且各器官 DNA 受到不同程度的损伤。而外施适宜浓度的 MT ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 可通过提升番茄抗氧化酶活性、光合能力、根系活力, 以及缓解根茎叶 DNA 损伤、降低体内铝含量等方式, 激活番茄生理响应, 抵御铝逆境胁迫。因此, 对于土壤酸化背景下的番茄大规模种植的改良, 可选择对铝胁迫有一定适应能力的千禧番茄, 同时施加适宜浓度的外源 MT 来增强植株生理调控能力, 促进番茄的规模化种植, 为酸铝地区种植改良和环境治理提供一种低成本、限

制少且绿色环保的生物学措施，以期产生更高的经济效益。

参考文献：

- [1] KIMMEL K, FUREY G N, HOBBIIE S E, et al. Diversity-dependent soil acidification under nitrogen enrichment constrains biomass productivity [J]. *Global Change Biology*, 2020, 26 (11) : 6594–6603.
- [2] RIAZ M, YAN L, WU X W, et al. Boron reduces aluminum-induced growth inhibition, oxidative damage and alterations in the cell wall components in the roots of trifoliate orange [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, 153: 107–115.
- [3] YANG Y, MA L, ZENG H, et al. iTRAQ-based proteomics screen for potential regulators of wheat (*Triticum aestivum* L.) root cell wall component response to Al stress [J]. *Gene*, 2018, 675: 301–311.
- [4] 黄凯, 张红宇, 张菡倩, 等. 植物应答铝毒的分子机制研究进展 [J]. 生物技术通报, 2021, 37 (3) : 125–135.
HUANG K, ZHANG H Y, ZHANG H Q, et al. Research progress on the molecular mechanism of plants response to aluminum toxicity [J]. *Biotechnology Bulletin*, 2021, 37 (3) : 125–135. (in Chinese)
- [5] GATSIOS A, NTATSI G, YFANTOPOULOS D, et al. Effects of different organic soil amendments on nitrogen nutrition and yield of organic greenhouse tomato crop [J]. *Nitrogen*, 2021, 2 (3) : 347–358.
- [6] YANG Q A, PENG Z P, MA W N, et al. Melatonin functions in priming of stomatal immunity in *Panax notoginseng* and *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Physiology*, 2021, 187 (4) : 2837–2851.
- [7] ZAHEDI S M, HOSSEINI M S, FAHADI H N, et al. Exogenous melatonin mitigates salinity-induced damage in olive seedlings by modulating ion homeostasis, antioxidant defense, and phytohormone balance [J]. *Physiologia Plantarum*, 2021, 173 (4) : 1682–1694.
- [8] SAMI A, SHAH F A, ABDULLAH M, et al. Melatonin mitigates cadmium and aluminium toxicity through modulation of antioxidant potential in *Brassica napus* L [J]. *Plant Biology*, 2020, 22 (4) : 679–690.
- [9] POSMYK M M, KURAN H N, MARCINIAK K, et al. Presowing seed treatment with melatonin protects red cabbage seedlings against toxic copper ion concentrations [J]. *Journal of Pineal Research*, 2008, 45 (1) : 24–31.
- [10] 赵海亮, 左璐, 马长恩, 等. 果实膨大期叶面喷施褪黑素对番茄品质的影响 [J]. 北方园艺, 2021 (17) : 15–21.
ZHAO H L, ZUO L, MA C E, et al. Effects of foliar spraying melatonin on fruit quality of tomato during fruit expansion [J]. *Northern Horticulture*, 2021 (17) : 15–21. (in Chinese)
- [11] 许秋怡, 陈兆晖, 季富宴, 等. 褪黑素增强盐害条件下水稻幼苗对稻瘟病的抗病能力 [J]. 安徽农业科学, 2018, 46 (9) : 126–128.
XU Q Y, CHEN Z H, JI F Y, et al. Melatonin enhancing resistance of rice seedlings to rice blast under salt stress [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2018, 46 (9) : 126–128. (in Chinese)
- [12] ZHAO C F, YANG M, WU X, et al. Physiological and transcriptomic analyses of the effects of exogenous melatonin on drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 168: 128–142.
- [13] 李阳, 陈静, 刘绍东, 等. 外源褪黑素对盐胁迫下棉花幼苗生长及光合特性的影响 [J]. 新疆农业科学, 2021, 58 (8) : 1418–1426.
LI Y, CHEN J, LIU S D, et al. Effects of exogenous melatonin on growth and photosynthetic characteristics of cotton seedlings under salt stress [J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2021, 58 (8) : 1418–1426. (in Chinese)
- [14] 李方一, 黄璜, 官春云. 作物叶面积测量的研究进展 [J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2021, 47 (3) : 274–282.
LI F Y, HUANG H, GUAN C Y. Review on measurement of crop leaf area [J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2021, 47 (3) : 274–282. (in Chinese)
- [15] SHIBAEVA T G, MAMAEV A V, SHERUDILO E G. Evaluation of a SPAD-502 plus chlorophyll meter to estimate chlorophyll content in leaves with interveinal chlorosis [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2020, 67 (4) : 690–696.
- [16] 努尔凯麦尔·木拉提, 杨亚杰, 帕尔哈提·阿布都克日木, 等. 小麦叶绿素含量测定方法比较 [J]. 江苏农业科学, 2021, 49 (9) : 156–159.
NURKHEIMER M, YANG Y J, PARHATI A, et al. Comparative study on determination methods of chlorophyll content in wheat [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2021, 49 (9) : 156–159. (in Chinese)
- [17] LIU Y, ZHANG J M. Lanthanum promotes bahiagrass (*Paspalum notatum*) roots growth by improving root activity, photosynthesis and respiration [J]. *Plants*, 2022, 11 (3) : 382.
- [18] 王敏, 宁秋燕, 石元值. 茶树幼苗对不同浓度铝的生理响应差异研究 [J]. 茶叶科学, 2017, 37 (4) : 356–362.
WANG M, NING Q Y, SHI Y Z. Study on physiological response of tea plant (*Camellia sinensis*) seedlings to different aluminum concentrations [J]. *Journal of Tea Science*, 2017, 37 (4) : 356–362. (in Chinese)
- [19] ARNAO M B, HERNÁNDEZ-RUIZ J. Melatonin: A new plant hormone and/or a plant master regulator? [J]. *Trends in Plant Science*, 2019, 24 (1) : 38–48.
- [20] 李格, 孟小庆, 蔡敬, 等. 活性氧在植物非生物胁迫响应中功能的研究进展 [J]. 植物生理学报, 2018, 54 (6) : 951–959.
LI G, MENG X Q, CAI J, et al. Advances in the function of reactive oxygen species in plant responses to abiotic stresses [J]. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54 (6) : 951–959. (in Chinese)
- [21] JIAO C J, LAN G P, SUN Y H, et al. Dopamine alleviates chilling stress in watermelon seedlings via modulation of proline content, antioxidant enzyme activity, and polyamine metabolism [J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 40 (1) : 277–292.
- [22] 蒋希瑶, 黄俊杰, 周英杰, 等. 不同浓度外源褪黑素对NaHCO₃胁迫下番茄幼苗生长和生理指标的影响 [J]. 北方园艺, 2022 (9) : 1–9.
JIANG X Y, HUANG J J, ZHOU Y J, et al. Effects of exogenous melatonin on growth and physiological indexes of tomato seedlings

- under NaHCO_3 stress [J]. *Northern Horticulture*, 2022 (9) : 1–9. (in Chinese)
- [23] 杜昕, 李博, 毛鲁泉, 等. 褪黑素对干旱胁迫下大豆产量及AsA-GSH循环的影响 [J]. 作物杂志, 2022 (1) : 174–178.
- DU X, LI B, MAO L X, et al. Effects of melatonin on yield and AsA-GSH cycle in soybean under drought stress [J]. *Crops*, 2022 (1) : 174–178. (in Chinese)
- [24] 陈奋奇, 方鹏, 白明兴, 等. 外源脯氨酸缓解玉米幼苗盐胁迫的效应 [J]. 草业科学, 2022, 39 (4) : 747–755.
- CHEN F Q, FANG P, BAI M X, et al. Mitigation of salt stress in maize seedlings by exogenous proline application [J]. *Pratacultural Science*, 2022, 39 (4) : 747–755. (in Chinese)
- [25] GUO M X, ZHANG X T, LIU J J, et al. OsProDH negatively regulates thermotolerance in rice by modulating proline metabolism and reactive oxygen species scavenging [J]. *Rice*, 2020, 13 (1) : 61.
- [26] 吕婷. 褪黑素对小麦铝毒的缓解作用及其机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2018.
- LV T. *The role of melatonin in alleviating aluminum toxicity in wheat(Triticum aestivum L.)* genotypes differing in aluminum tolerance[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2018. (in Chinese)
- [27] HOU X L, HAN H, CAI L P, et al. Pb stress effects on leaf chlorophyll fluorescence, antioxidative enzyme activities, and organic acid contents of *Pogonatherum crinitum* seedlings [J]. *Flora*, 2018, 240: 82–88.
- [28] 尹贇鹏, 王珍琪, 齐明芳, 等. 外施褪黑素对盐胁迫下番茄幼苗光合功能的影响 [J]. 生态学杂志, 2019, 38 (2) : 467–475.
- YIN Z P, WANG Z Q, QI M F, et al. Effects of melatonin application on photosynthetic function in tomato seedlings under salt stress [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38 (2) : 467–475. (in Chinese)
- [29] HOSSEIN P A, ÖZKAN G, BALPINAR N Ö, et al. Estimation of genomic instability and DNA methylation due to aluminum (Al) stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) using iPBS and CRED-iPBS analyses [J]. *Turkish Journal of Botany*, 2019, 43 (1) : 27–37.
- [30] ACHARY V M M, PARINANDI N L, PANDA B B. Calcium channel blockers protect against aluminium-induced DNA damage and block adaptive response to genotoxic stress in plant cells [J]. *Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*, 2013, 751 (2) : 130–138.
- [31] HE S J, HU Y J, WANG H B, et al. Effects of indole-3-acetic acid on arsenic uptake and antioxidative enzymes in *Pteris cretica* var. *nervosa* and *Pteris ensiformis* [J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2017, 19 (3) : 231–238.
- [32] NAZIR H, ASGHAR H N, AHMAD Z Z, et al. Judicious use of kinetin to improve growth and yield of rice in nickel contaminated soil [J]. *International Journal of Phytoremediation*, 2016, 18 (7) : 651–655.

(责任编辑: 林海清)