邹询,周宇飞,李广,等.外源褪黑素对干旱胁迫下高粱生理代谢的调节效应研究[J].山西农业大学学报(自然科学版),2024,44(4):24-31.
Zou X, Zhou Y F, Li G, et al. Study on the regulatory effect of exogenous melatonin on the physiological metabolism of sorghum under drought stress[J]. Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition), 2024,44(4):24-31.
doi: 10.13842/j.cnki.issn1671-8151.202401016

外源褪黑素对干旱胁迫下高粱生理代谢的调节效应研究

邹询[1],周宇飞[2],李广[1],王建忠[1],卜庆状[1],王佳旭[1],杨琳琳[1],张飞[1*]

(1.辽宁省农业科学院 高粱研究所,辽宁 沈阳 110161;2.沈阳农业大学 农学院,辽宁 沈阳 110186)

摘　要:[目的]高粱通常生长于干旱环境,芽苗期时常发生干旱。通过探索外源褪黑素对干旱胁迫下高粱种子芽苗发芽率与生理代谢的影响,解析高粱抗旱调节的生理调节途径和关键路径,可为解决高粱芽苗期种子抗旱萌发受阻、形态建成困难的生产难题提供思路和技术支撑。[方法]以高粱品种'辽糯11'为试验材料,通过15% PEG模拟干旱胁迫条件,分别设置0、60、120、180、240和300 μmol·L^{-1}浓度的褪黑素浸种(对应的简称分别为T-0、T-60、T-120、T-180、T-240和T-300),探究干旱胁迫下外源褪黑素对高粱种子萌发的影响,选取发芽率最高的浓度与对照组T-0进行代谢组学分析。[结果]干旱胁迫下,施用褪黑素提高了高粱种子发芽率。其中T-180高粱种子发芽率最高为75.3%,显著高于其它处理,比T-0增加了77.18%,为褪黑素最佳施用浓度。选取T-180和T-0进行代谢组学分析,2个处理共富集到15条关键代谢途径,分别为嘌呤代谢、色氨酸代谢、嘧啶代谢、氮代谢、精氨酸生物合成、二苯乙烯-二芳基庚烷和姜辣素的生物合成、丙氨酸-天门冬氨酸-谷氨酸代谢、谷胱甘肽代谢、玉米素生物合成、氨酰生物合成、乙醛酸盐和二羧酸盐代谢、异喹啉生物碱的生物合成、氨基酸的生物合成、ABC转运蛋白(ATP-binding cassette transporter, ABC transporter)和次生代谢产物的生物合成。[结论]综合分析发现,T-180为褪黑素最佳施用浓度,对高粱芽苗施用外源褪黑素后,15条关键代谢途径中嘌呤代谢、色氨酸代谢2个代谢途径变化活跃,是参与抗旱调节的关键代谢途径。

关键词:高粱; 干旱逆境; 外源褪黑素; 代谢组学分析; 代谢通路
中图分类号:S513　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1671-8151(2024)04-0024-08

高粱作为C4作物,其具有抗旱、耐盐碱、耐瘠薄等多重抗性,在干旱、半干旱区边际土地利用和种植业结构调整中发挥着不可替代的关键作用[1]。尽管高粱是抗旱性较强的作物,但由于其经常处于干旱的环境中,导致高粱季节性干旱和间歇式干旱时常发生,尤其是在芽苗期,造成高粱种子萌发受阻、芽苗形态建成困难,芽苗期干旱已成为限制高粱抗旱生长的最重要的非生物胁迫因素[2-3]。

褪黑素(化学名称为N-乙酰-5-甲氧基色胺)作为一类重要的吲哚类激素物质,在植物种子萌发、幼苗生长、细胞发育与代谢方面等过程中起重要的调控作用,具有效率高、低毒性的特点,大量研究表明,随着我国农业可持续发展战略的实施,褪黑素等植物生长调节物质在农业上的广泛应用,将成为解决我国作物种子抗旱萌发和幼苗形态建成障碍的重要手段[4-6]。曾有报道褪黑素处理在植物种子萌发、幼苗生长、根系和茎叶形态建成等过程中发挥着重要作用,其可提升种子萌发能力、改善生长发育进程,进而提高植物对逆境的抵御能力[7-9]。研究表明植物种子在外源褪黑素处理后,干、鲜重都得到明显提高,种子营养物质积累也有所增加,提升了植物萌发所需的营养物质供给,进而提高了种子发芽率和成苗率[10-11]。此外,学者们还发现,褪黑素能够有效缓解干旱胁迫对

收稿日期:2024-01-07　　**修回日期**:2024-04-17
基金项目:辽宁特色杂粮(高粱、谷子)重金属镉污染水平调查及膳食风险评估(ZBSJJ2022-001);农产品质量安全学科建设项目(2022DD113318);辽宁省藏粮于技重大专项(2023JH1/10200001);辽宁省农科院院绩效后补助项目(2022-HBZ-1008);沈阳市种业创新专项(22-318-2-15);辽宁省农业科学院基本科研业务费(基金类)项目(2021QN2011)
作者简介:邹询,助理研究员,研究方向:农产品质量评估,E-mail: 756155482@qq.com
*通信作者:张飞(ORCID:0000-0001-9310-9264),博士,研究员,研究方向:高粱育种与栽培,E-mail: zhangfei19821121@163.com

植物造成的伤害[3,12-14]。然而,目前外源褪黑素对高粱芽苗抗旱的影响鲜有报道。

本研究通过探索不同浓度外源褪黑素对干旱胁迫下高粱种子萌发的影响,并解析外源褪黑素抗旱调节的关键生物学代谢途径和调控机理,为高粱芽苗期外源褪黑素施用提供科学依据,同时为高粱的抗旱生产提供新型技术手段。对缓解高粱芽苗期干旱胁迫伤害、丰富高粱种子抗旱途径及助力高粱抗旱生产都具有重要意义。

1　材料与方法

1.1　试验设计

本研究以高粱品种'辽糯11'为材料,采用15% PEG模拟干旱胁迫,试验采取完全随机设计,3次重复。采用直径10 cm培养皿作为试验器材,每个培养皿放置15% PEG 15 mL。之后将籽粒饱满、大小均匀、采用次氯酸钠(5%浓度)消毒15 min并用蒸馏水冲洗后晾干的高粱种子放于底部铺好滤纸的培养皿中,每个培养皿放置高粱种子30粒并作好处理标记。设置6个褪黑素处理,分别为0、60、120、180、240和300 μmol·L^{-1},以下分别简称T-0、T-60、T-120、T-180、T-240和T-300,以蒸馏水为对照。将摆放好种子的培养皿置于RXZ-1000B型人工气候箱进行种子控温萌发培养,设昼夜温度25 ℃/20 ℃,光照强度1500 mmol·m^{-2}·s^{-1},光照/黑暗为12∶12,湿度为50%,培养20 d,每2 d补充1次蒸馏水。

1.2　种子发芽率测定

培养第7 d,调查发芽率,发芽率=第7 d的发芽种子数/供试种子数×100%。

1.3　生理代谢途径分析

在15% PEG模拟干旱胁迫第20 d,选取通过发芽率得出的最佳外源褪黑素处理(T-180)和对照(T-0)2个处理取样,提取RNA,进行非靶基因生理代谢组测序。开展代谢组学研究(LC-MS/MS技术),利用Q Exactive高分辨率质谱仪,进行正、负离子模式下数据采集,进而提高代谢物的覆盖度。应用Compound Discoverer 3.1软件进行LC-MS/MS数据分析处理。使用生理代谢组学R软件包metaX及代谢组信息分析流程进行数据预处理,通过生物学统计分析、代谢物分类注释和功能注释解析数据。通过PCA(主成分分析)降维多变量数据,分析变量的分组、趋势及离群值。

1.3.1　高粱样品的BPC光谱

基峰色谱图(Base Peak Chromatogram,BPC)采用Xcalibur 4.3软件进行测定,选择每个时间点最强的离子强度连续描绘得到的图谱,图中包含了离子强度以及离子在色谱中的保留时间。

1.3.2　代谢物的分类和功能注释

对鉴定到的代谢物进行分类注释和功能注释,通过KEGG路径数据库进行功能注释,确定参与的代谢物关键信号转导和生理代谢途径。

1.3.3　统计分析及差异代谢物的筛选

采用单变量分析和多元统计分析相结合的方式来筛选不同处理间差异代谢物。采用差异变化倍数分析和T检验进行单变量分析,采用PCA(主成分分析)进行多元统计分析。

1.3.4　差异代谢物分析

差异代谢物聚类分析:对数据进行z-score标准化和log2转换处理,采用层次聚类算法,采用欧氏距离计算。通过KEGG数据库分析差异代谢物,p-value小于0.05的代谢通路确定为显著富集通路。

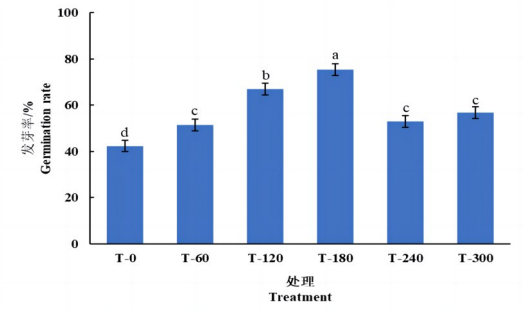
1.4　数据统计与分析

试验采取完全随机处理,发芽率统计共3次重复,生理代谢组数据取样3次生物学重复。采用SPSS 25软件、Excel 2010和DPS v7.50数据统计分析系统作图和数据分析。其中发芽率统计分析采用新复极差法,$P<0.05$为差异显著。

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫下不同褪黑素处理后高粱种子发芽率

褪黑素对干旱逆境下高粱发芽率具有显著的提升效应,同时褪黑素浓度对高粱发芽率的提升幅度有所不同(图1)。随着褪黑素浓度的增加,高粱发芽率呈现先增加再降低的趋势,发芽率表现为T-180>T-120>T-300>T-240>T-60>T-0(对照),其中T-180处理发芽率最高,可达75.3%,是对照的1.79倍。说明褪黑素对干旱逆境下高粱的发芽具有很好的调节能力,可促进干旱逆境高粱种子的发芽,尤其是T-180处理,在提升种子发芽率方面效果显著。



T－0、T－60、T－120、T－180、T－240和T－300分别代表0、60、120、180、240和300 μmol•L^{-1}褪黑素处理；不同小写英文字母代表不同褪黑素处理差异显著($P<0.05$)

T－0, T－60, T－120, T－180, T－240 and T－300 were treated with 0, 60, 120, 180, 240 and 300 μmol•L^{-1} melatonin, respectively. The different lowercase letters in the figure indicate the multiple comparison results of different melatonin treatments at a significant level of 0.05

图1 高粱种子发芽率在干旱逆境下对褪黑素的响应

Fig. 1 Response of sorghum seed germination rate to melatonin under drought stress

2.2 干旱胁迫下不同褪黑素处理后高粱芽苗表型

通过上述试验结果发现，在干旱胁迫下褪黑素T-180处理促进种子萌发效果最佳。因此，选取T-180处理连同对照(T-0)进行非靶基因生理代谢组分析(图2)，以进一步解析褪黑素促进芽苗生长的代谢机理。

2.2.1 外源褪黑素对干旱胁迫下高粱样品的BPC光谱

对参与检测的6个样品(T-180和T-0的2个处理及3次重复)的化验质量检测结果表明，所有样本BPC图谱(样品的色谱重叠、PCA、峰数、峰响应强度差异、重复间相关差异)均符合检测标准，数据分布均匀，同一样品3次处理重复性高，分布均匀，可达到生理代谢组分析要求(图3～图5)。

2.2.2 非靶基因生理代谢相关参数

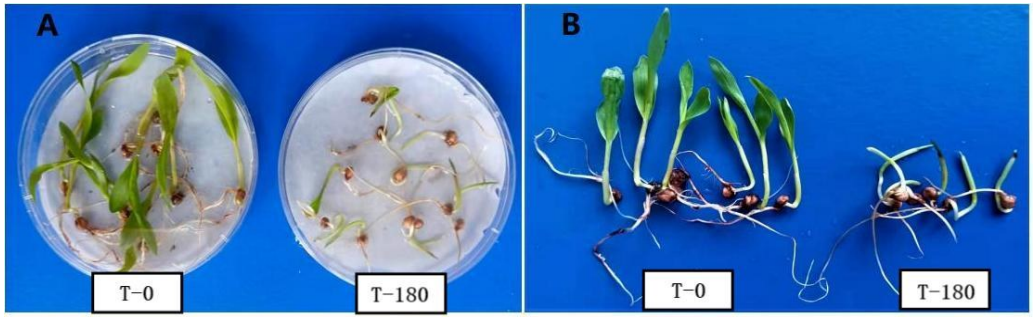
在15% PEG模拟干旱胁迫下，对外源褪黑素处理(T-180)与对照(T-0)2组非靶基因生理代谢组数据进行检测分析，检测到171个代谢(metabolite)，其上调(63个)和下调(108个)分布结果如图6所示。说明外源褪黑素对高粱的代谢过程具有影响，干旱胁迫下施用外源褪黑素可调节高粱的代谢路径。

2.2.3 代谢物的分类与功能注释

从图7可以看出，在干旱胁迫下施用外源褪黑素(T-180)和对照(T-0)2个样品代谢产物及代谢路径存在差异。T-180 vs T-0代谢物主要分为4类，分别为生物学化合物(Compounds with biological roles)、脂类化合物(Lipids)、其它(Others)和植物化合物(Phytochemical compounds)。其中药物(Drugs)、黄酮类(Flavonoids)、萜类(Terpenoids)、苯丙素类(Phenylpropanoids)、内源性代谢产物(Endogenous Metabolites)、脂肪酰基[FA](Fatty acyls[FA])、聚酮类[PK](Polyketides[PK])、氨基酸(Amino acids)、苯及其衍生物(Benzene and derivatives)、氨基酸(Amino acids)、肽与类似物(peptides and analogues)、碳水化合物(Organic acids)、有机酸(Carbohydrates)等代谢物变化数量较多。脂肪酰基[FA](Fatty acyls[FA])最高，为17个，药物(Drugs)次之，为15个，说明这2个代谢在干旱逆境下施用褪黑素后变化活跃，是抗旱调节的关键生理过程。

2.2.4 差异代谢物代谢途径富集分析

通过KEGG数据库对T-180和T-0处理下的

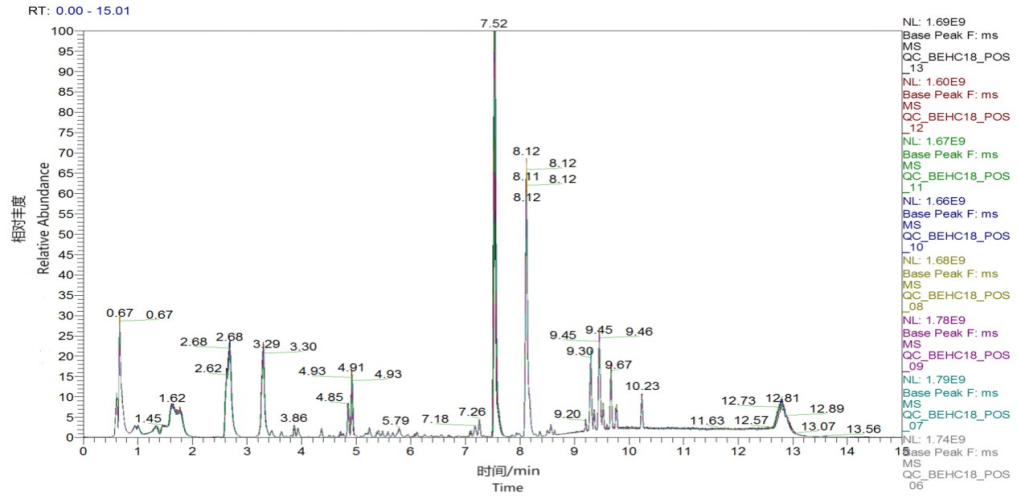


A：经T－0和T－180处理后的高粱芽苗总体表型；B：经T－0和T－180处理后的代表性高粱芽苗表型

A: Overall phenotypes of sorghum seedlings treated with T－0 and T－180; B: Phenotypes of representative sorghum seedlings treated with T－0 and T－180

图2 T-0和T-180褪黑素处理下表型比较

Fig. 2 Phenotype comparison between T-0 and T-180 melatonin treatments

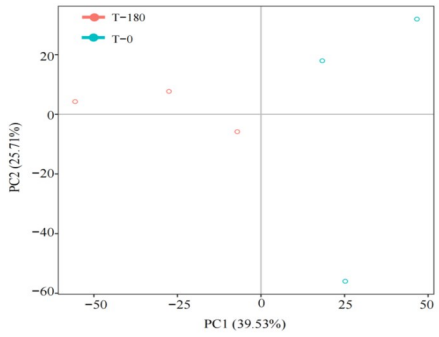


所有样品的BPC(基峰色谱图)色谱图重叠、保留时间、峰响应强度均符合标准,仪器在样品测定分析时信号稳定且状态良好

The BPC (base peak chromatogram) chromatogram overlap, retention time, and peak response intensity of all samples are in accordance with the standard, and the instrument is stable and in good condition for sample determination

图3　QC样品的BPC重叠光谱

Fig. 3　Overlapping Spectrum of QC Samples



PC1和PC2分别代表第一主成分和第二主成分,PCA中的椭圆代表95%置信区间。图中每个点代表1个样本,不同颜色表示不同组别。PC1和PC2括号中的数字表示PC分值

PC1 and PC2 represent the first and second principal components, respectively, and the ellipses in the PCA represent the 95% confidence intervals. Each dot on the route represents a sample, and different colors represent different groups. The numbers in parentheses for PC1 and PC2 indicate the PC score

图4　各样本PCA得分图

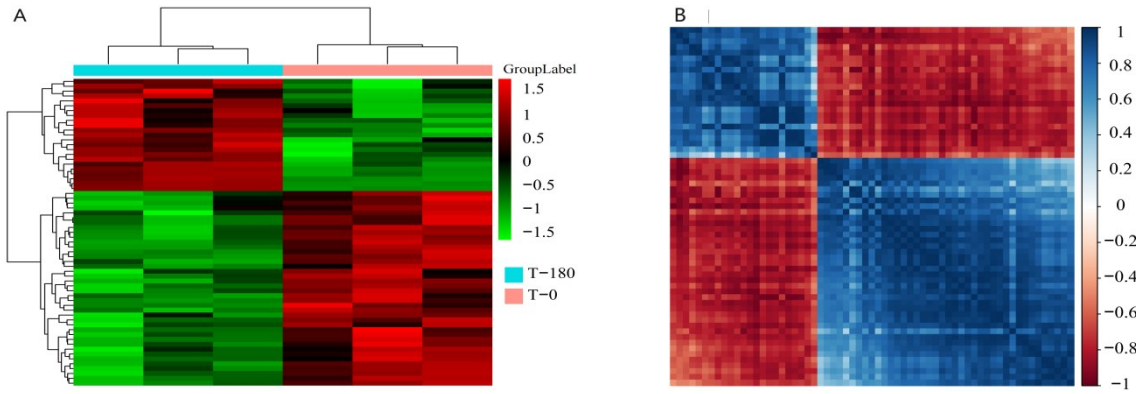
Fig. 4　PCA score graph of all samples

差异代谢途径富集情况进行分析,$P<0.05$的代谢途径为差异代谢物富集显著的代谢途径。分析发现,干旱胁迫下2种褪黑素处理的高粱在代谢通路上存在明显差异。干旱胁迫下,T-180和T-0处理相比富集到15条关键代谢途径,分别为嘌呤代谢(Purine metabolism)、色氨酸代谢(Tryptophan metabolism)、嘧啶代谢(Pyrimidine metabolism)、氮代谢(Nitrogen metabolism)、精氨酸生物合成(Arginine biosynthesis)、二苯乙烯-二芳基庚烷和姜辣素的生物合成(Glutathione metabolism)、丙氨酸-天门冬氨酸-谷氨酸代谢(Alanine, aspartate and glutamate metabolism)等(图8)。其中,嘌呤代谢(Purine metabolism)、色氨酸代谢(Tryptophan metabolism)2个代谢途径代谢物数量较多,分别为95个和82个(表1)。说明这2个代谢为干旱胁迫下施用褪黑素的关键调节代谢通路。

3　讨论

干旱是影响作物种子萌发最为关键的非生物逆境因子之一,干旱会影响种子吸胀,减缓种子内部生理活动过程,进而影响种子萌发能力[15-16]。本研究通过外源褪黑素处理手段尝试提升干旱胁迫下高粱的发芽能力,结果发现外源施用褪黑素可有效提升高粱的发芽率,但不同褪黑素浓度间存在差异,随着褪黑素浓度的增加,高粱发芽率呈现先增加再降低的趋势,180 μmol·L^{-1}浓度下对发芽率提升幅度最大。此研究结果与杜卓等[17]的研究结果相似,但与秦彬等[18]研究提出的500 μmol·L^{-1}褪黑素浸种处理对大豆种子萌发过程中干旱胁迫的缓解效果最佳存在差异,可能与作物种类差异或种子籽粒大小有关,因此在研究褪黑素提升作物发芽率方面,要从作物种类、生长环境和生产方式等多个角度综合考虑。

此外,本研究发现干旱胁迫下施用外源褪黑素后,高粱在代谢通路上存在明显差异,从富集到



A:颜色从绿色到红色,代表代谢物的表达级别由低到高;B:蓝色和红色分别表示正相关和负相关,颜色越深代表概率越大

A: the rows represent differential metabolites and the columns represent samples and the color ranges from green to red represent the expression level from low to high. B: blue and red represent positive and negative correlations, respectively, with darker colors indicating more probability

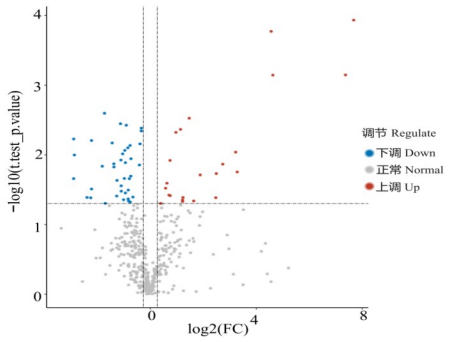
图5 差异代谢物聚类分析

Fig. 5 Differential metabolites clustering

表1 代谢途径富集结果

Table 1 Enrichment results of metabolic pathways

代谢路径 Pathway	数量 Count	总数量 Count All	*P*值 *P* value	路径ID Pathway ID	KEGG名称 KEGG Names	KEGG IDs
嘌呤代谢	4	95	0.0004	map00230	L−Glutamine;Adenosine 3′5′−cyclic monophosphate;Adenine;Guanine	C00064+C00575+C00147+C00242
色氨酸代谢	3	82	0.0002	map00380	5−Hydroxytryptophan;6−Hydroxymelatonin;Melatonin	C00643+C05643+C01598
嘧啶代谢	2	65	0.0037	map00240	L−Glutamine;Cytidine 5′−monophosphate (hydrate)	C00064+C00055
氮代谢	1	19	0.0262	map00910	L−Glutamine	C00064
精氨酸生物合成	1	23	0.0316	map00220	L−Glutamine	C00064
二苯乙烯类、二芳基庚烷类和姜辣素生物合成	1	25	0.0343	map00945	6−Gingerol	C10462
丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢	1	28	0.0383	map00250	L−Glutamine	C00064
谷胱甘肽代谢	1	38	0.0517	map00480	L−Glutathione oxidized	C00127
嘌呤代谢	1	39	0.0530	map00908	Adenine	C00147
氨酰基−tRNA生物合成	1	52	0.0701	map00970	L−Glutamine	C00064
乙醛酸和二羧酸代谢	1	62	0.0830	map00630	L−Glutamine	C00064
异喹啉生物碱生物合成	1	122	0.1570	map00950	Morphine	C01516
氨基酸的生物合成	4	95	0.0009	map00230	L−Glutamine;Adenosine 3′5′−cyclic monophosphate;Adenine;Guanine	C00064+C00575+C00147+C00242
ABC转运	3	82	0.0002	map00380	5−Hydroxytryptophan;6−Hydroxymelatonin;Melatonin	C00643+C05643+C01598
次生代谢物的生物合成	2	65	0.0037	map00240	L−Glutamine;Cytidine 5′−monophosphate (hydrate)	C00064+C00055

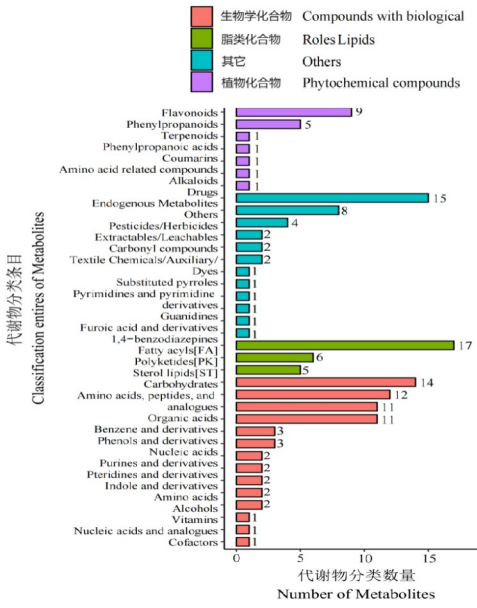


火山图可直观显示所选的差异离子。蓝色为下调的显著差异离子,红色为上调的显著差异离子,圆圈为VIP大于或等于1的离子,不显著的离子标记为灰色

Volcano diagrams are used to visually display the selected difference ions. Blue is the down-regulated significant difference ion, red is the up-regulated significant difference ion, the circle is the ion with VIP greater than or equal to 1, ′×′ is the ion with VIP less than 1, and the non-significant ion is labeled as gray

图6　T-180 vsT-0差异代谢物火山图

Fig. 6　Volcanograph of differential metabolites in T-180 vs T-0

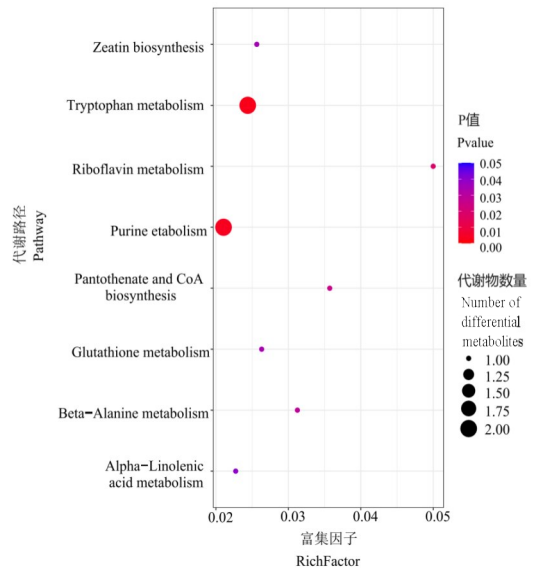


X轴、Y轴分别表示代谢物分类数量和代谢物分类条目,采用HMDB和KEGG数据库进行分析

The X-axis and Y-axis represent the number of metabolite classifications and metabolite classification entries, respectively, and were analyzed using HMDB and KEGG databases

图7　代谢物分类柱状图

Fig. 7　Metabolite classification bar chart



x轴中的RichFactor代表差异代谢物,圆点代表该途径差异代谢物数量

The RichFactor in the x-axis represents the differential metabolites, and the dots represent the number of differential metabolites in this pathway

图8　T-180 vsT-0代谢途径富集情况分析

Fig. 8　Analysis of the enrichment of metabolic pathway for T-180 vs T-0

的15个关键代谢途径,发现嘌呤代谢、色氨酸代谢2个代谢途径变化活跃,是参与抗旱调节的关键代谢途径。此类研究在高粱研究中前人报道相对较少,张瑞栋等[3]研究提出外源褪黑素会对干旱逆境下高粱芽苗代谢过程产生影响,通过调节代谢过程可减缓干旱损伤,该结果与本研究结论基本吻合;曹亮等[19]对大豆干旱逆境下施用褪黑素的研究结果表明,施用褪黑素后半胱氨酸合成、光合作用、碳水化合物代谢和葡萄糖代谢等途径在抗旱调节中发挥着重要作用,可促进干旱胁迫下β-葡萄糖苷酶基因表达,提高了L-天冬酰胺和6-磷酸葡萄糖代谢物的含量,最终提高大豆的抗旱性,该研究发现的代谢途径与本研究存在差异,可能与作物种类差异有关。

褪黑素作为干旱调节物质在农业生产中越来越受到人们的关注。王艳秋等[20]研究发现抗旱型高粱开花前期和后期应对水分亏缺的生理调节存在差异,并提出外援物质可提升高粱的抗旱性;邹京南等[21]研究表明施褪黑素能缓解干旱胁迫对植株生长造成的损伤,在大豆生产中使用可提高其碳氮同化能力,增加干旱逆境下大豆的产量;姜瑛等[22]研究认为喷施外源褪黑素对玉米幼苗抗旱性的效果,外源喷施50 μmol·L^{-1}褪黑素有效提高了地上部光合能力,提升了玉米的抗旱性。随着生物技术的不断发展,从生理代谢组学、转录组学、蛋白组学、基因挖掘等方面对褪黑素的调节机理研究将越来越多,还有待于我们进一步深入研究,

褪黑素在作物抗旱栽培中也将发挥重要作用。

4 结论

综上所述,干旱胁迫下施用褪黑素后,高粱种子发芽率得到显著改善,各浓度中180 μmol·L^{-1}处理种子发芽率最高,对干旱逆境下高粱的发芽具有更好的调节能力。对照组与处理组进行生理代谢分析,共富集到15条关键代谢途径,其中嘌呤代谢、色氨酸代谢2个代谢途径代谢物数量较多,为干旱胁迫下施用褪黑素的关键调节代谢通路。

参 考 文 献

[1]屈洋,张飞,王可珍,等.黄淮西部高粱籽粒产量与品质对气候生态条件的响应[J].中国农业科学,2019,52(18):3242-3257.
Qu Y, Zhang F, Wang K Z, et al. Response of Sorghum (*Sorghum bicolor*(L.) moench) yield and quality to climatic and ecological conditions on the west yellow-huaihe-haihe rivers plain[J]. Scientia Agricultura Sinica,2019,52(18):3242-3257.

[2]张飞,王佳旭,张旷野,等.低氮逆境下氮高效高粱群体微环境及光合荧光应答效应研究[J].山西农业大学学报(自然科学版),2021,41(3):32-41.
Zhang F, Wang J X, Zhang K Y, et al. Study on microenvironment and photosynthetic fluorescence response of nitrogen-efficient sorghum population under low nitrogen stress [J]. Journal of Shanxi Agricultural University(Natural Science Edition),2021,41(3):32-41.

[3]张瑞栋,梁晓红,刘静,等.种子引发对干旱胁迫下高粱种子发芽及生理特性的影响[J].作物杂志,2022(6):234-240.
Zhang R D, Liang X H, Liu J, et al. Effects of seed priming on germination and physiological characteristics of *Sorghum* seeds under drought stress[J]. Crops,2022(6):234-240.

[4]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.

[5]Zhang F, Yu J L, Johnston C R, et al. Seed priming with polyethylene glycol induces physiological changes in *Sorghum* (*Sorghum bicolor* L. Moench) seedlings under suboptimal soil moisture environments[J]. PLoS One,2015,10(10):e0140620.

[6]Rezayian M, Niknam V, Ebrahimzadeh H. Effects of drought stress on the seedling growth, development, and metabolic activity in different cultivars of canola[J]. Soil Science and Plant Nutrition,2018,64(3):360-369.

[7]Zou J N, Jin X J, Zhang Y X, et al. Effects of melatonin on photosynthesis and soybean seed growth during grain filling under drought stress[J]. Photosynthetica,2019,57(2):512-520.

[8]张明聪,何松榆,秦彬,等.外源褪黑素缓解干旱胁迫对春大豆苗期影响的生理调控效应[J].大豆科学,2020,39(5):742-750.
Zhang M C, He S Y, Qin B, et al. The physiological regulation effect of exogenous melatonin relieving drought stress at seedling stage of spring soybean[J]. Soybean Science, 2020,39(5):742-750.

[9]侯雯,杜卓,张凤云,等.种子处理技术对早播玉米出苗及生理特性的影响[J].中国农学通报,2021,37(14):15-20.
Hou W, Du Z, Zhang F Y, et al. Seed treatment: effects on emergence and physiological traits of early-sowing maize [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021,37(14):15-20.

[10]孙传蛟,谭清文,刘晓雪,等.外源褪黑素对铬(Cr^{6+})胁迫下小麦幼苗光合特性和养分吸收的影响[J].麦类作物学报,2022,42(12):1535-1542.
Sun C J, Tan Q W, Liu X X, et al. Effects of exogenous melatonin on photosynthetic characteristics and nutrient absorption of wheat seedlings under Cr^{6+} stress[J]. Journal of Triticeae Crops,2022,42(12):1535-1542.

[11]钟行杰,张明聪,韩爱平,等.外源褪黑素对苏打盐碱胁迫大豆幼苗的缓解效应[J].生态学杂志,2023,42(12):2953-2960.
Zhong X J, Zhang M C, Han A P, et al. Alleviating effect of exogenous melatonin on soybean seedlings under soda saline-alkali stress [J]. Chinese Journal of Ecology, 2023,42(12):2953-2960.

[12]苏小雨.干旱胁迫下褪黑素对玉米幼苗生理生化的调控及蛋白组分析[D].郑州:河南农业大学,2018.
Su X Y. The role of melatonin on regulation mechanism of physiological and proteome analysis in maize seedlings under drought stress[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2018.

[13]Sarropoulou V N, Therios I N, Dimassi-Theriou K N. Melatonin promotes adventitious root regeneration in in vitro shoot tip explants of the commercial sweet cherry rootstocks CAB-6P (*Prunus cerasus* L.), Gisela 6 (*P. cerasus* × *P. canescens*), and MxM60 (*P.avium* × *P.mahaleb*)[J]. Journal of Pineal Research,2012,52(1):38-46.

[14]赵成凤.外源褪黑素提高玉米苗期抗旱性的生理及分子基础[D].杨凌:西北农林科技大学,2022.
Zhao C F. Physiological and molecular bases of exogenous melatonin improving drought resistance in maize seedings[D]. Yangling: Northwest A&F University,2022.

[15]Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants[J]. Plant, Cell & Environment,2002,25(2):275-294.

[16]李红叶,翟秀珍,张少聪,等.外源褪黑素对干旱胁迫小麦发芽及幼苗生理特性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2021,49(6):75-84.
Li H Y, Zhai X Z, Zhang S C, et al. Effect of exogenous melatonin on seed germination and leaf physiological characteristic of wheat seedling under drought stress [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition),2021,49(6):75-84.

[17]杜卓,侯雯,王丽,等.外源褪黑素对干旱胁迫下玉米幼苗的影

响[J].中国农学通报, 2020,36(27):14-19.
Du Z, Hou W, Wang L, et al. Effects of exogenous melatonin on maize seedlings under drought stress [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2020,36(27):14-19.
[18]秦彬,张明聪,何松榆,等.褪黑素浸种对大豆种子萌发过程中干旱胁迫的缓解效应[J].干旱地区农业研究, 2020,38(2):192-198.
Qin B, Zhang M C, He S Y, et al. Alleviating effect of melatonin soaking on drought stress during soybean seed germination [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2020,38(2):192-198.
[19]曹亮,杜昕,于高波,等.外源褪黑素对干旱胁迫下绥农26大豆鼓粒期叶片碳氮代谢调控的途径分析[J].作物学报,2021,47(9):1779-1790.
Cao L, Du X, Yu G B, et al. Regulation of carbon and nitrogen metabolism in leaf of soybean cultivar Suinong 26 at seed-filling stage under drought stress by exogenous melatonin [J]. Acta Agronomica Sinica, 2021,47(9):1779-1790.
[20]王艳秋,张飞,朱凯,等.抗旱型高粱开花前期和后期应对水分亏缺的生理调节研究[J].山西农业大学学报(自然科学版), 2020, 40(3): 37-44.
Wang Y Q, Zhang F, Zhu K, et al. Physiological response to water-deficience of drought-tolerant sorghum variety prior to and post of flowering [J]. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 2020, 40(3): 37-44.
[21]邹京南,于奇,金喜军,等.外源褪黑素对干旱胁迫下大豆鼓粒期生理和产量的影响[J].作物学报, 2020, 46(5): 745-758.
Zou J N, Yu Q, Jin X J, et al. Effects of exogenous melatonin on physiology and yield of soybean during seed filling stage under drought stress [J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(5): 745-758.
[22]姜瑛,张辉红,魏畅,等.外源褪黑素对干旱胁迫下玉米幼苗根系发育及生理生化特性的影响[J].草业学报, 2023, 32(9): 143-159.
Jiang Y, Zhang H H, Wei C, et al. Effects of exogenous melatonin on root development and physiological and biochemical characteristics of maize seedlings under drought stress[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(9): 143-159.

Study on the regulatory effect of exogenous melatonin on the physiological metabolism of sorghum under drought stress

Zou Xun[1], Zhou Yufei[2], Li Guang[1], Wang Jianzhong[1], Bu Qingzhuang[1], Wang Jiaxu[1], Yang Linlin[1], Zhang Fei[1*]

(*1.Sorghum Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Sciences, Shenyang 110161, China; 2.College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110186, China*)

Abstract: [Objective] Sorghum typically grows in arid environment and often experiences drought during the seedling stage. By exploring the effects of exogenous melatonin on the germination rate and physiological metabolism of sorghum seedlings under drought stress, this study aimed to analyze the physiological regulatory pathways and key mechanisms of drought resistance in sorghum. This can provide insights and technical support for addressing the challenges of drought-impeded seed germination and morphological development during the sorghum seedling stage. [Method] The sorghum cultivar 'Liaonuo 11' was used as the experimental material, and the drought stress conditions were simulated using 15% PEG. Seeds were soaked in melatonin solutions at concentrations of 0, 60, 120, 180, 240 and 300 μmol·L^{-1} (abbreviated as T-0, T-60, T-120, T-180, T-240, and T-300, respectively) to investigate the effects of exogenous melatonin on sorghum seed germination under drought stress. The concentration with the highest germination rate was selected for metabolomic analysis along with the control group T-0. [Result] Under drought stress, the application of melatonin increased the germination rate of sorghum seeds. The highest germination rate was observed in the T-180 group, at 75.3%, significantly higher than other treatments and 77.18% higher than the T-0 group, making it the best melatonin application concentration. Metabolomic analysis of T-180 and T-0 identified 15 key metabolic pathways, including purine metabolism, tryptophan metabolism, pyrimidine metabolism, nitrogen metabolism, arginine biosynthesis, stilbene diarylheptane, and gingerol biosynthesis, alanine, aspartic acid and glutamic acid metabolism, glutathione metabolism, zeatin biosynthesis, aminoacyl biosynthesis, glyoxylate and dicarboxylate metabolism, isoquinoline alkaloid biosynthesis, amino acid biosynthesis, biosynthesis of ABC transporters, and secondary metabolite biosynthesis. [Conclusion] Comprehensive analysis showed that T-180 was the optimal melatonin application concentration. After applying exogenous melatonin to sorghum seedlings, purine metabolism and tryptophan metabolism were the most active among the 15 key metabolic pathways, including their key role in drought resistance regulation.

Keywords: Sorghum, Drought adversity, Exogenous melatonin, Metabolomic analysis, Metabolic pathways

(编辑:郭玥微)