

引用格式:杨茜如,白朕卿,吴佳文,等.褪黑素及其化学结构类似物对立枯丝核菌的抑制作用研究[J].延安大学学报(自然科学版),2026,45(1):76-81+87. [YANG X R, BAI Z Q, WU J W, et al. Study on the inhibitory effect of melatonin and its homologs on *Rhizoctonia solani* [J]. Journal of Yan'an University (Natural Science Edition), 2026, 45(1): 76-81+87.] DOI: 10.13876/J.cnki.ydnse.250034

褪黑素及其化学结构类似物对立枯丝核菌的抑制作用研究

杨茜如¹,白朕卿¹,吴佳文¹,连清贵^{1,2},周腊梅¹,史蓓蓓^{1*}

(1. 延安大学 生命科学学院,陕西省黄土高原资源植物研究与利用重点实验室/微生物资源开发与绿色循环利用
陕西省高校工程研究中心,陕西 延安 716000; 2. 石河子大学 农学院,新疆 石河子 832003)

摘要:由立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)侵染植物引起的立枯病是重要的土传病害,探究褪黑素及其化学结构相似物对于立枯丝核菌的影响。采用菌丝生长速率法检测褪黑素、5-甲氧基色胺及5-甲氧基吲哚对立枯丝核菌菌丝生长的抑制作用,光学显微镜下对菌丝生长形态进行观察。通过荧光染料二氯荧光黄乙酸酯(DCFH-DA)对菌丝细胞进行染色处理,在荧光显微镜下观察立枯丝核菌细胞内活性氧的变化及立枯丝核菌菌丝细胞凋亡情况和活性氧。利用Hoechst33342/PI荧光双染法检测褪黑素及其化学结构类似物处理后立枯丝核菌细胞活力的变化。结果表明,4.0 mmol·L⁻¹褪黑素、4.0 mmol·L⁻¹ 5-甲氧基色胺和1.0 mmol·L⁻¹ 5-甲氧基吲哚可以显著抑制立枯丝核菌的生长,并造成菌丝体末端异常,局部变形。4.0 mmol·L⁻¹褪黑素、4.0 mmol·L⁻¹ 5-甲氧基色胺和1.0 mmol·L⁻¹ 5-甲氧基吲哚诱导立枯丝核菌菌丝细胞凋亡,且随着浓度的增加,细胞凋亡的越多。褪黑素、5-甲氧基色胺和5-甲氧基吲哚引发活性氧积累抑制立枯丝核菌生长。因此,可以选择5-甲氧基色胺和5-甲氧基吲哚作为褪黑素的功能替代物防治病害。

关键词:褪黑素;5-甲氧基色胺;5-甲氧基吲哚;立枯丝核菌;活性氧;细胞凋亡

中图分类号:S432.4 **文献标志码:**A **文章编号:**1004-602X(2026)01-0076-06

立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)是一种重要的土传病原菌,不产生无性孢子,以菌丝或菌核形态存活于土壤,是危害严重的植物病原真菌^[1]。近年来,由立枯丝核菌引起的病害如水稻纹枯病等,造成较为严重的经济损失^[2]。目前,化学防治是最常用且高效的一种防治手段,但广泛使用杀菌剂会造成病原菌的耐药性和农药残留问题,污染环境,严重威胁人类健康及生物多样性。所以探索新型生态友好型抗真菌剂可以更好地帮助农业生产^[3]。

色氨酸的衍生物N-乙酰-5-甲氧基色胺,即褪黑素(melatonin, N-acetyl-5-methoxytryptamine),是一种广泛存在于植物体内的具有生物活性的小分子物质,可以通过直接或间接清除机体活性氧或抵抗自身和外界引起的氧化作用,能够与大量的ROS和RNS相互作用^[4]。褪黑素同时也作为一种植物的信号调节因子可以与植物褪黑素受体(CAND2/PMTR1)作用,调控受体依赖的气孔关闭^[5]。褪黑素可以抑制植物病菌,且其对植物病原菌具有广谱抑

收稿日期:2025-04-01

基金项目:陕西省教育厅专项科研项目(23JK0722);陕西省红枣重点实验室科技计划项目(sxhzdsys-zj24-04);兵团指导性项目(2022ZD057);“天池英才”青年博士项目(CZ006013)

作者简介:杨茜如(2002—),女,硕士研究生,主要从事生物化学与分子生物学研究。

*通信作者 E-mail:shibeibeiyau.edu.cn

菌功能^[6-8]。虽然褪黑素在很多植物中存在,但因其含量低,且生物合成过程复杂,不具备价格上的优势,极大地限制了褪黑素在农业生产上的应用。因此,寻找价格低,效果好、合成效率高的褪黑素功能替代物对未来农业生产具有较高的应用价值。

5-甲氧基色胺(5-Methoxytryptamine)作为褪黑素的中间产物缺乏褪黑素的乙酰化侧链,保留游离氨基,具有较强碱性;5-甲氧基吲哚(5-Methoxyindole)作为褪黑素的化学合成的中间产物结构仅含吲哚环,5位被甲氧基取代,无侧链修饰,疏水性较强,易于穿透细胞膜。它们的合成相对简单而且可以与褪黑素被植物相同的受体蛋白识别^[9]。同时这两种物质都含有吲哚环,吲哚衍生物具有杀虫、除草、抗菌、抗癌、抗炎、生物生长调节剂等广谱生物活性,引起了众多科研人员的关注。吲哚能够通过特定的转录因子来减少生物膜的形成,影响细菌对于抗生素的抵抗力^[10];吲哚类化合物还表现出了较强的抗植物病原真菌的作用^[11]。因此,选择5-甲氧基色胺和5-甲氧基吲哚作为褪黑素的衍生物探求褪黑素对于立枯丝核菌的抑制作用。

本文探究不同浓度褪黑素及其化学结构类似物在体外条件下对立枯丝核菌菌丝生长的影响从而筛选出理想的褪黑素功能替代物,为褪黑素及其化学结构类似物在抑制立枯丝核菌的应用上提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料、试剂与仪器

立枯丝核菌(*Rhizoctonia solani*)由延安大学陕西省黄土高原资源植物研究与利用省市共建重点实验室保存。褪黑素(N-acetyl-5-Methoxytryptamine, MT)、5-甲氧基色胺(5-Methoxytryptamine, 5-MT)和5-甲氧基吲哚(5-Methoxyindole, 5-MI)(分析纯)均购自索莱宝化学试剂有限公司,化合物的分子结构式如图1所示。

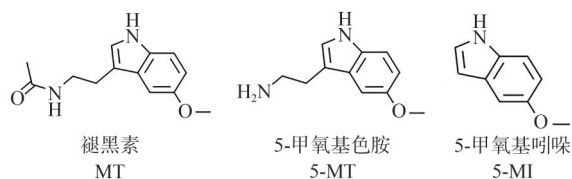


图1 三种化合物的分子结构式

SPX 智能型生化培养箱(宁波江南仪器厂); Olympus BX43 普通显微镜(奥林巴斯显微镜公司)。

1.2 实验方法

1.2.1 菌落直径测定

MT、5-MT 和 5-MI 浓度设为低浓度 $C_1=50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_2=100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_3=200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $C_4=400 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和高浓度 $C_5=0.5 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_6=1.0 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_7=2.0 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $C_8=4.0 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。将不同浓度的 MT、5-MT 和 5-MI 制备 PDA 含药培养基,以蒸馏水为空白对照(CK),培养皿中央移入培养 5 d 的立枯丝核菌菌饼($\Phi=5 \text{mm}$),放置于 28°C 恒温培养箱中培养 3 d。待空白对照菌丝长满培养皿时,采用十字交叉法测量菌落直径^[12]。采用 Excel 2010 和 SPSS 20.0 对相关数据进行统计分析。

1.2.2 菌丝生长形态的观察

根据 1.2.1 结果,得出 C_5-C_8 浓度的 MT 对立枯丝核菌菌丝生长的抑制作用具有显著性差异,因此选用上述浓度进一步探究 MT 对立枯丝核菌的抑制作用影响。同理,选用浓度为 C_7 和 C_8 的 5-MT,选用 C_5 和 C_6 的 5-MI 研究对立枯丝核菌的抑制作用。配置方法同 1.2.1,并于光学显微镜下对菌丝生长形态进行观察。

1.2.3 细胞活力检测

为了进一步探究 MT、5-MT 和 5-MI 对立枯丝核菌的抑制作用,通过检测 MT、5-MT 和 5-MI 处理后立枯丝核菌细胞活力的变化,利用 Hoechst33342/PI 荧光双染法进行评价^[13]。选取 1.2.2 所需使用的观测菌丝生长形态的 MT、5-MT 和 5-MI 的浓度,使用细胞凋亡荧光 Hoechst3322/PI 双染试剂盒对菌丝进行染色,染色后在荧光显微镜下观察细胞凋亡活性并拍照。

1.2.4 活性氧积累检测

为了进一步探究 MT、5-MT 和 5-MI 对立枯丝核菌的抑制作用,对处理后的立枯丝核菌菌丝细胞内活性氧的含量进行检测。配置方法和浓度同 1.2.2。使用对活性氧敏感的荧光染料二氯荧光黄乙酸酯(DCFH-DA)对菌丝细胞进行染色处理^[14],在荧光显微镜下观察立枯丝核菌细胞内活性氧的变化并拍照记录。

2 结果与分析

2.1 MT、5-MT 和 5-MI 对立枯丝核菌菌丝生长的抑制作用

MT、5-MT 和 5-MI 均对立枯丝核菌菌丝生长具有一定的抑制作用,随着处理浓度的升高,MT、5-MT 和 5-MI 的抑制作用均呈增强趋势,立枯丝核菌

菌落直径逐渐减小(图2)。与对照组相比,随着培养基中的药液浓度增加,立枯丝核菌的菌落直径显著减小。其中,通过方差分析可以发现低浓度的

MT和5-MT对立枯丝核菌的抑制效果不是很显著,但是低浓度的5-MI能显著抑制立枯丝核菌的菌丝生长(图2A)。

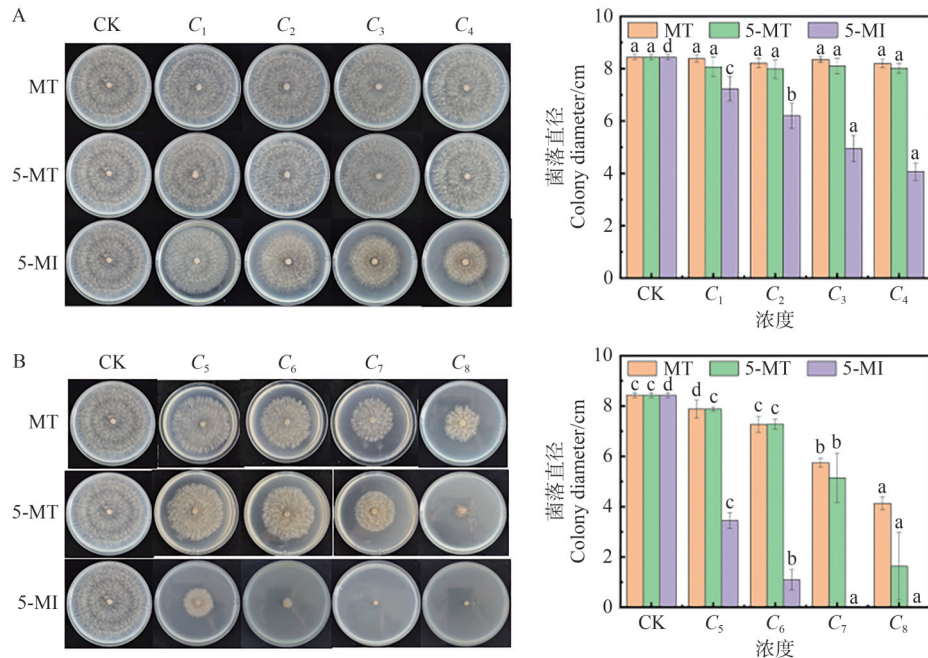


图2 不同浓度MT、5-MT和5-MI对立枯丝核菌生长的抑制作用

注:A:立枯丝核菌在低浓度MT、5-MT和5-MI($C_1=50 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_2=100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_3=200 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $C_4=400 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)的PDA培养基中生长3 d; B:立枯丝核菌在高浓度MT、5-MT和5-MI($C_5=0.5 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_6=1.0 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $C_7=2.0 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $C_8=4.0 \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$)的PDA培养基中生长3 d; 数值代表平均值 \pm 标准差($n=3$)。不同小写字母表示不同处理间存在显著差异($P<0.05$)。

此外,高浓度的MT、5-MT和5-MI(C_7 和 C_8)均能抑制立枯丝核菌的生长(图2B),与对照相比,随着培养基中MT、5-MT和5-MI浓度的增加,立枯丝核菌的菌落直径显著减小。总体来看,同一浓度下(C_7 和 C_8),相比于MT、5-MT和5-MI抑制立枯丝核菌生长的能力显著增强,且5-MI抑制其生长的效果最好。当浓度 C_5 时MT和5-MI开始抑制立枯丝核菌菌丝的生长。当浓度为 C_8 的MT和5-MT,还不能完全抑制立枯丝核菌的生长。但是,浓度为 C_7 和 C_8 的5-MI能完全抑制立枯丝核菌的生长。

根据MT、5-MT和5-MI对立枯丝核菌菌丝生长的抑制作用结果, C_5 - C_8 的MT对立枯丝核菌菌丝生长的抑制作用具有显著性差异,因此,选用上述浓度探究MT对立枯丝核菌菌丝生长形态的影响。同理,选用浓度为 C_7 和 C_8 的5-MT,选用浓度为 C_5 和 C_6 的5-MI探究对立枯丝核菌菌丝生长形态的影响。

2.2 MT、5-MT和5-MI对立枯丝核菌菌丝生长形态的影响

探究MT、5-MT和5-MI对立枯丝核菌菌丝生长形态的影响,在光学显微镜下观察了经处理后立

枯丝核菌菌丝的生长形态。显微镜观察结果显示(图3),一定浓度的MT(C_5 - C_8)、5-MT(C_7 和 C_8)和5-MI(C_5 和 C_6)处理后,立枯丝核菌的菌丝形态发生变化。对照组立枯丝核菌菌丝光滑透明,均匀细长。相较于对照组,MT、5-MT和5-MI处理后,立枯丝核菌菌丝壁出现弯曲变形,出现菌丝缠绕,菌丝体末端出现异常,造成局部变形,甚至出现菌丝体破裂。

2.3 MT、5-MT和5-MI对于立枯丝核菌细胞变化

用细胞凋亡荧光Hoechst3322/PI双染试剂盒对用MT、5-MT和5-MI处理后的立枯丝核菌菌丝进行染色。Hoechst33342是一种能够穿透细胞膜,嵌入细胞核DNA的细胞核染料,能少许的进入正常细胞,使其染为浅蓝色;凋亡细胞通透性增强,染色体DNA结构发生改变,因而进入的Hoechst33342染料也增多,与DNA结合更加稳定有效,荧光强度加大,呈亮蓝色,即正常细胞呈浅蓝色,早期凋亡细胞呈亮蓝色^[15]。碘化丙啶(PI)只能穿过破损的细胞膜从而对细胞核进行染色。即PI对细胞膜完整的正常细胞和凋亡细胞拒染,即可对坏死细胞

染色呈亮红色和少量进入晚期凋亡细胞染色呈浅红色。

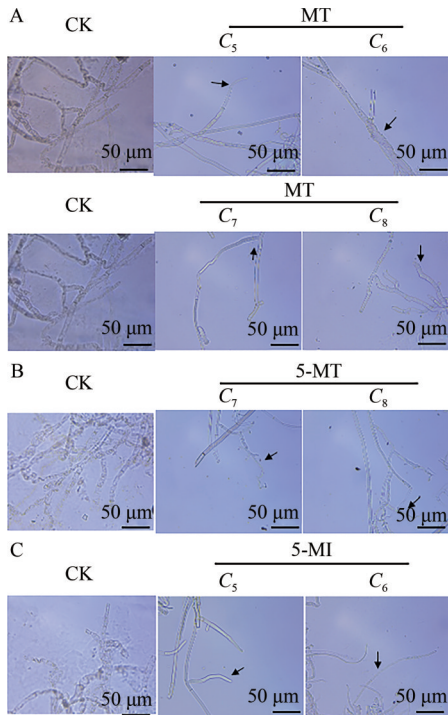


图 3 不同浓度的 MT(A)、5-MT(B)和 5-MI(C)处理对立枯丝核菌菌丝生长的影响

Hoechst3334 染色结果如图 4 和图 5 所示,对照组的立枯丝核菌菌丝呈现出强烈的蓝色荧光,且无红色荧光,表明其为正常细胞,未发生细胞凋亡。经一定浓度的 MT(C₅-C₈)处理后(图 4),随着 MT 浓度的增加,蓝色荧光减弱,红色荧光增强,且红色荧光的强度随着处理浓度增加而增加,在 C₇和 C₈ 的浓度下,没有蓝色荧光,且红色荧光强度最强,说明在这两个浓度下,菌丝细胞死亡。

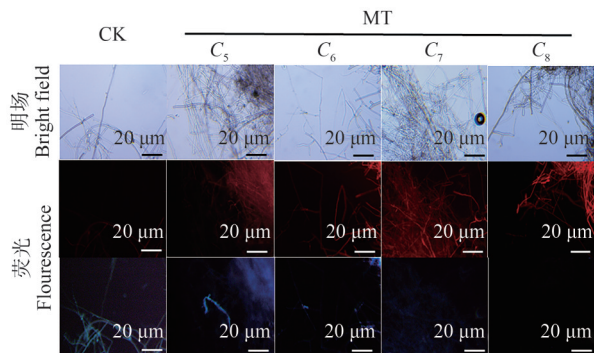


图 4 不同浓度的 MT 处理下立枯丝核菌细胞凋亡活性观察

经 C₇和 C₈浓度的 5-MT 处理后(图 5),没有发现蓝色荧光,只有红色荧光,说明在这两个浓度下,菌丝细胞死亡。经 C₅和 C₆的 5-MI 处理后(图 5),随着

5-MI 浓度的增加,蓝色荧光逐渐减弱,红色荧光增强,且红色荧光的强度随着处理浓度增加而增加,在 C₆浓度下,仅有微弱的蓝色荧光,且红色荧光强度最强,说明在这个浓度下,菌丝细胞大面积死亡。

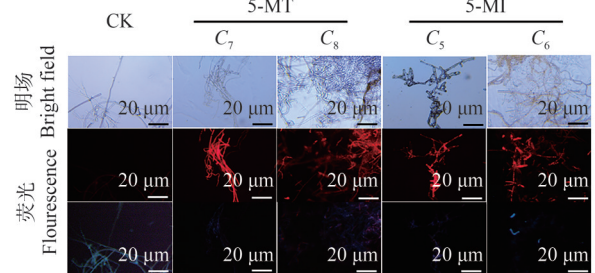


图 5 不同浓度的 5-MT 和 5-MI 处理下立枯丝核菌细胞凋亡活性观察

2.4 MT、5-MT 和 5-MI 处理造成立枯丝核菌氧化损伤

为证明 MT、5-MT 和 5-MI 对立枯丝核菌菌丝生长形态的影响是通过活性氧积累造成的,通过 DCFH-DA 染色处理后,发现立枯丝核菌菌丝内源性活性氧的产生即为 DCFH-DA 染色的活性氧所导致的红色荧光。如图 6 所示,与对照组的立枯丝核菌菌丝相比,实验组在经过处理后的菌丝观察到红色荧光,且红色荧光强度随着处理浓度的增加而增加表明活性氧浓度越高,红色荧光强度在 MT 和 5-MT 在浓度为 C₈ 时最强,5-MI 在浓度为 C₆ 时最强,说明立枯丝核菌菌丝中的活性氧在 MT、5-MT 和 5-MI 处理后随浓度持续增多。

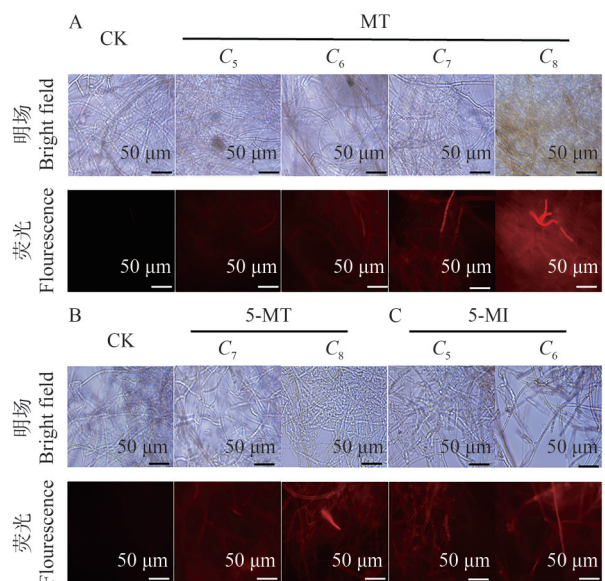


图 6 不同浓度的 MT(A)、5-MT(B)和 5-MI(C)处理下立枯丝核菌的活性氧积累

3 讨论

MT 对抗活性氧和氮类的一种极好的抗氧化剂。它在植物中研究最多方向是在各种外界胁迫压力下发挥保护剂的作用^[4]。MT 除了起到抗氧化作用外,还诱导许多基因的表达,这些应激反应有利于植物应对各种不利情况,比如加强植物应对外界各种胁迫的能力。并且与各种生理作用有关,包括种子发芽、生长、生根、光合作用和对胁迫反应的保护,是一种能起到植物主调节剂的多调节分子^[16]。

3.1 MT、5-MT 和 5-MI 可以抑制病原菌的生长

MT 对植物病原菌具有一定的抗菌作用^[17]。例如,施用外源 MT 能有效降低由灰葡萄孢菌(*Botrytis cinerea*)造成的苹果果实灰霉病的病斑面积和发病率^[18],外源注射 MT 可以有效提高小麦抗氧化酶 POD 和 CTA 的活性,从而使小麦的抗氧化能力显著提升^[19]。MT 能使黄曲霉菌(*Aspergillus flavus*)的孢子萌发和芽管伸长受到抑制,有效减缓了由黄曲霉菌造成的开心果果实腐烂,并降低了黄曲霉毒素的积累^[8]。此外,MT 能够抑制霜疫霉菌(*Peronophythora litchii*)在荔枝果实的扩展^[20]。对草莓叶片和匍匐茎喷施 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 MT,能有效抑制链格孢菌(*Alternaria alternata*)的菌丝生长,延缓其发病进程^[21]。本次研究结果表明,不同浓度的 MT 和 5-MT 及 5-MI 对立枯丝核菌菌丝生长均具有一定的抑制效果。通过显微镜观察表明一定浓度的 MT(C_5 - C_8)、5-MT(C_7 和 C_8)和 5-MI(C_5 和 C_6)可以显著抑制立枯丝核菌的生长,并造成菌丝体末端异常,局部变形,且最高浓度($4.0 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)的 5-MT 及 5-MI 对立枯丝核菌菌丝生长的抑制作用均强于 MT。因此,MT、5-MT 和 5-MI 可以抑制立枯丝核菌的生长,且 5-MT 及 5-MI 的效果强于 MT。

3.2 MT、5-MT 和 5-MI 可以影响病原菌的细胞活性

MT 的类似物 5-MI 不仅能抑制禾谷镰刀菌形成、生长和分生孢子萌发,也可诱导其分生孢子的畸形、活性氧积累,从而引起细胞死亡^[22]。外源的 MT 单独处理或乙基素(IUPAC 名称:1-乙基磺酰磺胺)表现出相似的致病性,例如抑制菌丝生长、降低细胞活力和抑制烟草假单胞菌的毒力。进一步探索 MT、5-MT 和 5-MI 是否诱导菌丝细胞发生变化,对用一定浓度的 MT、5-MT 和 5-MI 处理后的立枯丝核菌菌丝进行荧光染色。实验结果发现一定浓度的 MT、5-MT 和 5-MI 可以诱导立枯丝核菌菌丝

细胞死亡。所有这些结果表明,5-MT 及 5-MI 是一种具有成本效益的 MT 同源物,对立枯丝核菌具有很强的抑制性,可诱导菌丝细胞凋亡和杀死细胞。

3.3 MT、5-MT 和 5-MI 可以影响病原菌的活性氧

正常条件下,细胞体内的活性氧(Reactive Oxygen Species, ROS)(例如 O^{2-} 、 $\cdot\text{OH}$ 、 $^1\text{O}_2$ 、 H_2O_2 等)处于动态平衡状态,但是,当遇到生物或非生物胁迫,或自身代谢通路受到损坏时,这种平衡将会被打破^[23-24]。当细胞中 ROS 浓度增加时,它们会对细胞膜、蛋白质、RNA 和 DNA 分子造成氧化损伤,甚至会导致细胞在氧化应激过程中发生氧化破坏^[25]。ROS 主要作为信号传导分子发挥作用,在植物适应逆境过程中调节不同的途径,但也是逆境代谢的毒性副产物^[26]。高浓度的 ROS 与细胞死亡有关^[27]。MT 也作为抗氧化剂直接参与活性氧的清除^[28-29]。为了评估活性氧是否参与了 MT 及其化学结构类似物的抗菌作用,检测了立枯丝核菌细胞内的活性氧水平。荧光染料 DCFH-DA 可以通过细胞膜,其水解产物被细胞内活性氧化,常用来检测内源性活性氧的产生^[14]。试验结果表明,一定浓度的 MT(C_5 - C_8)、5-MT(C_7 和 C_8)和 5-MI(C_5 和 C_6)处理立枯丝核菌,菌丝中活性氧高度积累,表明一定浓度的 MT、5-MT 及 5-MI 可以通过诱导立枯丝核菌菌丝体内活性氧的大量积累而抑制立枯丝核菌的生长,打破活性氧和抗氧化系统之间的平衡。

4 结论与展望

MT、5-MT 及 5-MI 对立枯丝核菌具有抑制作用,且在同一浓度下,5-MT 及 5-MI 在抑制立枯丝核菌生长、处理造成立枯丝核菌氧化损伤、诱导立枯丝核菌细胞产生凋亡及死亡方面较于 MT 效果更好。因此,可选择 5-MT 和 5-MI 作为 MT 的良好功能替代物。本研究表明 MT 类似物的抑制作用比 MT 更好,成本也更为便宜,可以作为 MT 在农业上的替代品具有更大的利用价值,为以后的 MT 研究分子机制提供研究思路,为农业上防治立枯丝核菌提供了理论基础。

参考文献:

- [1] GONZALEZ M, PUJOL M, METRAUX J P, et al. Tobacco leaf spot and root rot caused by *Rhizoctonia solani* Kühn[J]. Molecular Plant Pathology, 2011, 12(3):209-216.
- [2] HE Y Q, ZHANG K X, LI S J, et al. Multiomics analysis reveals the molecular mechanisms underlying virulence in

- Rhizoctonia* and jasmonic acid-mediated resistance in Tartary buckwheat (*Fagopyrum tataricum*) [J]. *The Plant Cell*, 2023, 35(8):2773–2798.
- [3] MOLLA K A, KARMAKAR S, MOLLA J, et al. Understanding sheath blight resistance in rice: The road behind and the road ahead [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(4): 895–915.
- [4] 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.
- [5] WEI J, LI D X, ZHANG J R, et al. Phytomelatonin receptor PMTR1-mediated signaling regulates stomatal closure in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Journal of Pineal Research*, 2018, 65(2):e12500.
- [6] ARNAO M B, HERNÁNDEZ-RUIZ J. Functions of melatonin in plants: A review [J]. *Journal of Pineal Research*, 2015, 59(2):133–150.
- [7] CHEN X, SUN C, LABORDA P, et al. Melatonin treatments reduce the pathogenicity and inhibit the growth of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzicola* [J]. *Plant Pathology*, 2019, 68(2):288–296.
- [8] JANNATIZADEH A, AMINIAN-DEHKORDI R, RAZAVI F. Effect of exogenous melatonin treatment on *Aspergillus* decay, aflatoxin B1 accumulation and nutritional quality of fresh “Akbari” pistachio fruit [J]. *Journal of Food Processing and Preservation*, 2021, 45(6):e15518.
- [9] 孔孟孟. 褪黑素及其化学结构类似物诱导植物抗病性及其抑菌作用的分子机制研究 [D]. 南京:南京农业大学, 2021.
- [10] FERRER L, MINDT M, WENDISCH V F, et al. Indoles and the advances in their biotechnological production for industrial applications [J]. *Systems Microbiology and Biomanufacturing*, 2024, 4(2):511–527.
- [11] XIE J L, XU W T, SONG H J, et al. Synthesis and antiviral/fungicidal/insecticidal activities study of novel chiral indole diketopiperazine derivatives containing acylhydrazone moiety [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68(20):5555–5571.
- [12] 江兰, 赵江林, 汤焘, 等. 柑橘类果皮提取物对莽麦立枯丝核菌的抑制作用 [J]. *贵州农业科学*, 2019, 47(3):59–63.
- [13] 贾海燕, 霍建飞, 姚玉荣, 等. 利用 Hoechst 33342-PI 荧光双染法评价氰氨化钙对茄病镰刀菌生物活性的影响 [J]. *山东农业科学*, 2023, 55(2):127–134.
- [14] 胡海涛, 钱婷婷, 杨玲. 基于 H2DCFDA 荧光探针的植物活性氧检测方法 [J]. *植物学报*, 2022, 57(3):320–326.
- [15] 杨细飞, 贺春娥, 汤瑞华, 等. Hoechst33342/PI 双染法和 TUNEL 染色技术检测神经细胞凋亡的对比研究 [J]. *癌变·畸变·突变*, 2014, 26(3):180–184.
- [16] 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.
- [17] 刘德帅, 姚磊, 徐伟荣, 等. 褪黑素参与植物抗逆功能研究进展 [J]. *植物学报*, 2022, 57(1):111–126.
- [18] 曹晶晶, 于子超, 张颖, 等. 外源褪黑素对苹果采后灰霉病的防效及防御酶活性的影响 [J]. *植物生理学报*, 2017, 53(9):1753–1760.
- [19] 王硕, 赵港伊, 史天乐, 等. 外源注射褪黑素对小麦抵抗叶锈菌侵染的影响 [J]. *华北农学报*, 2022, 37(5):181–186.
- [20] ZHANG Z K, WANG T, LIU G S, et al. Inhibition of downy blight and enhancement of resistance in *Litchi* fruit by postharvest application of melatonin [J]. *Food Chemistry*, 2021, 347:129009.
- [21] 孙子荀, 倪照君, 高志红, 等. 外源褪黑素提高草莓黑斑病抗性的效果和作用机制初探 [J]. *西北植物学报*, 2020, 40(10):1679–1687.
- [22] KONG M M, LIANG J, ALI Q, et al. 5-methoxyindole, a chemical homolog of melatonin, adversely affects the phytopathogenic fungus *Fusarium graminearum* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(20):10991.
- [23] CASTRO B, CITTERICO M, KIMURA S, et al. Stress-induced reactive oxygen species compartmentalization, perception and signalling [J]. *Nature Plants*, 2021, 7:403–412.
- [24] LIU X Y, ZHANG Z G. A double-edged sword: Reactive oxygen species (ROS) during the rice blast fungus and host interaction [J]. *The FEBS Journal*, 2022, 289(18):5505–5515.
- [25] MITTLER R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9):405–410.
- [26] CHOUDHURY F K, RIVERO R M, BLUMWALD E, et al. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination [J]. *The Plant Journal*, 2017, 90(5):856–867.
- [27] CADENAS E, DAVIES K J. Mitochondrial free radical generation, oxidative stress, and aging [J]. *Free Radical Biology & Medicine*, 2000, 29(3/4):222–230.
- [28] WU S Q, WANG Y, ZHANG J K, et al. Exogenous melatonin improves physiological characteristics and promotes growth of strawberry seedlings under cadmium stress [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2021, 7(1):13–22.
- [29] SONG L J, TAN Z, ZHANG W W, et al. Exogenous melatonin improves the chilling tolerance and preharvest fruit shelf life in eggplant by affecting ROS- and senescence-related processes [J]. *Horticultural Plant Journal*, 2023, 9(3):523–540.

[责任编辑 李晓霞]

(下转第87页)