

杨文雅,翟懿铭,张 黎. 低温弱光胁迫下外源褪黑素和植物根际促生菌对紫罗勒光合特性及花青素代谢的影响[J]. 江苏农业科学,2025,53(14):177-185.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2025.14.022

低温弱光胁迫下外源褪黑素和植物根际促生菌对紫罗勒光合特性及花青素代谢的影响

杨文雅¹, 翟懿铭¹, 张 黎²

(1. 银川能源学院,宁夏银川 750100; 2. 宁夏大学农学院,宁夏银川 750001)

摘要:为探究低温弱光胁迫下外源褪黑素和植物根际促生菌对紫罗勒光合特性及花青素代谢的影响,设置低温弱光胁迫[温度 5℃,光照度 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]下叶面喷施不同浓度(50、100、200 $\mu\text{mol}/\text{L}$)褪黑素以及配施植物根际促生菌(PGPR)的复合处理,以期低温弱光胁迫下应用褪黑素以及 PGPR 协同技术促进植物生长提供理论依据。结果表明,低温弱光胁迫抑制紫罗勒株高、茎粗、叶面积以及植株鲜重的增加,光合作用下降,花青素代谢相关酶活性降低,而低温弱光胁迫下添加各浓度褪黑素以及褪黑素 + PGPR 处理对紫罗勒生长均具有一定的促进作用。低温弱光胁迫下,100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素 + PGPR 处理的紫罗勒根系构型(根系总根长、根系总表面积、根系总体积、根系平均直径)参数最大,SPAD 值、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_o)较对照(LW,不喷施褪黑素、不接种 PGPR)处理分别显著增加 84.1%、124.1% 和 56.6% ($P < 0.05$),NPQ 显著降低 50.3%;与对照处理相比,100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素 + PGPR 处理的紫罗勒叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)分别显著增加 100.0%、87.4%、90.0% 和 73.1%,胞间 CO_2 浓度(C_i)则显著下降 34.7%。此外,添加各浓度褪黑素处理以及褪黑素 + PGPR 处理均对紫罗勒叶片中花青素合成酶(ANS)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、类黄酮 3-葡萄糖基转移酶(3GT/UGT)、查耳酮异构酶(CHI)、二氢黄酮还原酶(DFR)的活性以及花青素含量有不同程度的促进作用,渗透调节物质(可溶性糖和可溶性蛋白)积累量增加,且以 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素 + PGPR 处理最高。综上,低温弱光胁迫下喷施 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素 + PGPR 处理的紫罗勒生长效果最佳。

关键词:褪黑素;植物根际促生菌;光合作用;紫罗勒;花青素

中图分类号:S636.901 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2025)14-0177-09

褪黑素(MT)是生物体内普遍存在的一种吲哚胺类化合物,在 20 世纪 90 年代初首次在植物体内被发现,此后一直受到国内外相关科研人员的广泛关注^[1]。褪黑素可以参与植物种子萌发、根系生长、开花结果和果实成熟等过程^[2-5],也可作为抗氧化剂,增强植物应对低温、盐碱、干旱等非生物胁迫的能力^[6-8]。有研究发现,低温弱光胁迫下对陇椒 10 号辣椒幼苗叶面喷施不同浓度的 MT 能够提高植株叶片叶绿素含量,增加实际光化学效率、光化学猝灭系数等叶绿素荧光参数以及超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶的活性,同时提高可溶性糖含量来增加

植株的抗逆性^[9]。而唐懿等的研究也证实,低温弱光胁迫下喷施 MT 能保持茄子叶绿素和类胡萝卜素含量,提高光系统 PS II 活性,增大光能捕获和转化效率^[10]。以上研究证实了 MT 能够增强植物抵抗低温弱光胁迫的能力。

植物根际促生菌(PGPR)是生活在土壤或附生于植物中的一类促进植物对营养元素的吸收利用、抑制有害微生物的有益菌类,通过合成次生代谢产物(如激素、氨基酸等)来影响土壤理化性质,改变植物根际所处的微生物环境,并对其生长发育起到反馈作用,促进植物对营养物质的吸收利用,增强其对不良环境的抵抗能力^[11-12]。PGPR 作为一类环境友好型细菌,在缓解非生物胁迫(低温、弱光、干旱、盐碱)方面发挥着重要作用^[13-14]。李明源等研究发现,低温胁迫下,具有 1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)脱氨酶活性的 PGPR 接种到垂穗披碱草(*Elymus nutans*)后,能有效提高植物株高、茎粗以及

收稿日期:2024-07-16

基金项目:国家自然科学基金(编号:31960038)。

作者简介:杨文雅(1987—),女,宁夏银川人,硕士,讲师,主要从事园艺方向研究。E-mail:zyzh0619@126.com。

生物量干重,减缓叶绿素的下降速率,提高 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶的活性,并降低丙二醛(MDA)的积累量^[15]。Zubair 等则研究发现,低温下小麦接种 PGPR 嗜冷芽孢杆菌(*Psychrophilic bacillus*)后能调控激素含量的变化,增加脯氨酸的积累量,并通过提高植物的气孔导度和净光合速率来改善小麦的生长状态,促进其鲜重和干重的增长^[16]。在弱光条件下,荷兰重瓣百合(Carolina)接种鞘氨醇杆菌属(SN-2)、不动杆菌属(BG 和 XG)和黄金杆菌属(F)及 4 种混合菌液能够显著提高植株的最大净光合速率、光饱和点和表观量子效率,增强对弱光的抵抗能力^[17]。

紫罗勒(*Ocimum basilicum* ‘Purple Ruffles’)为唇形科罗勒属 1 年生草本植物,生有深紫色叶片,植株含大量花青素及总酚、类黄酮等抗氧化物,可兼顾药食及观赏作用,具有较高的营养和经济价值。为节约能源和资源,解决西北地区冬季低温弱光胁迫对紫罗勒生产带来的种种问题,增强植物自身抗性,成为当前设施生产中不容忽视的重要问题。Saravi 等的研究已证实,PGPR 作为有益微生物,与罗勒属植物能够相互作用,能够促进植株的生长发育,在非生物胁迫下对水分的吸收与利用、营养状况以及产量等都具有重要的作用^[18-19]。目前,针对罗勒的研究多集中在生长特性、精油成分以及种子萌发等方面^[20-21],而有关低温弱光胁迫下使用外源 MT 以及 PGPR 促进紫罗勒光合特性以及花青素代谢的效应则未见报道。基于此,本研究以紫罗勒为对象,探究不同浓度外源 MT 条件下并接种 PGPR 对紫罗勒生长、光合特性以及花青素代谢中相关酶活性的影响,从而研究 MT 和 PGPR 之间是否存在协同效应,为今后非生物胁迫下应用外源生长物质以及植物根际促生菌协同技术促进植物生长、提高植物抗逆性提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

植物材料为紫罗勒种子,购自北京恒博兴业科技有限公司。植物根际促生菌为具有促进效应的解淀粉芽孢杆菌(*Bacillus amyloliquefaciens* SQR9),由中国科学院微生物研究所提供,菌株活化后转移到牛肉膏蛋白胨液体培养基和无机盐培养基培养备用。褪黑素(分析纯)纯度 $\geq 99.0\%$,CAS 编号为 73-31-4,购自上海莼试生物技术有限公司,置于

4℃冰箱避光保存备用。供试土壤取自银川能源学院绿地,土壤类型为壤土,经过 121℃高温高压灭菌 2 h 后备用。经检测后土壤基本理化性质为 pH 值 6.88,有效磷含量 48.9 mg/kg,碱解氮含量 66.8 mg/kg,有机质含量 10.8 g/kg,速效钾含量 10.6 mg/kg。

1.2 试验方法

试验于 2023 年 11 月至 2024 年 3 月在银川能源学院实验室内进行,采用盆栽试验。以常温常光[温度 20℃,光照度 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]为对照(CK),在低温弱光[温度 5℃,光照度 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]条件下设置 7 个处理,分别为 LW(低温弱光+只喷施清水)处理、LM1(低温弱光+叶面喷施 50 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素处理)、LM2(低温弱光+叶面喷施 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素处理)、LM3(低温弱光+叶面喷施 200 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素处理)、LMB1(低温弱光+叶面喷施 50 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素+接种 PGPR 解淀粉芽孢杆菌)、LMB2(低温弱光+叶面喷施 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素+接种 PGPR 解淀粉芽孢杆菌)、LMB3(低温弱光+叶面喷施 200 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 褪黑素+接种 PGPR 解淀粉芽孢杆菌),试验共计 8 个处理组,每处理 4 个重复。首先,将紫罗勒种子用 10% H_2O_2 消毒 15 min 后晾干,播种至 128 孔的穴盘内,温室内(昼夜温度 18℃/8℃,相对湿度 65%)育苗。紫罗勒出苗后,待株高 5 cm 时(2~4 张真叶),选择长势一致、生长健康的幼苗移栽至塑料花盆中(上口直径 20 cm,下盆口直径 18 cm,高 15 cm),每盆 1 株苗,进行低温弱光处理。接种 PGPR 解淀粉芽孢杆菌处理的菌剂剂量为 10 mL/盆(菌剂浓度为 1 亿 CFU/mL),每 7 d 浇灌 1 次,对照则接种等量灭菌的 PGPR 菌剂,以保持相同的其他根围微生物区系环境;MT 叶面喷施浓度分别为 50、100、200 $\mu\text{mol}/\text{L}$,参考丁东霞等的试验设定^[9],其他处理则喷施等量的去离子水。处理 21 d 后分别取样用于各项生理指标的测定。

1.3 指标测定

1.3.1 生长指标测定 自紫罗勒根部到其生长点的距离记为株高;用日本三丰 Mitutoyo 数显游标卡尺测量紫罗勒茎部直径即为茎粗;用便携式叶面积测量仪 YMJ-B 对叶面积进行测量。将整株紫罗勒用清水洗净后将表面水分吸干,用电子天平进行地上部鲜重和根系鲜重的称量。

1.3.2 根系活力及根系构型测定 将紫罗勒根系用清水彻底冲洗干净后,放入 LA-S 植物根系分析仪,测读出根系构型各参数(根系长度、根系总表面

积、根系总体积、根系平均直径)。然后利用氯化三苯基四氮唑(TTC)法测定植株的根系活力。

1.3.3 叶片叶绿素含量及叶绿素荧光参数 选取紫罗勒的健康成熟叶片,利用 SPAD502 叶绿素仪测定植株的相对叶绿素含量(SPAD 值)。选取植物叶片暗处理 30 min,用便携式调制叶绿素荧光仪 PAM-2500 测定叶片的叶绿素荧光参数,根据测定的最小荧光值(F_0)、最大荧光值(F_m)、可变荧光值(F_v)计算 PS II 的最大光化学量子效率(F_v/F_m)和 PS II 潜在活性(F_v/F_0)。然后在自然光下活化 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 PS II 实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(q_p)和非光化学猝灭系数(NPQ)。

1.3.4 光合参数测定 采用 LI-6800 光合荧光测量系统进行紫罗勒光合参数的测定。在设置参数[光照度 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,叶室温度 25 $^{\circ}\text{C}$,湿度 60%, CO_2 浓度 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$]下,于晴朗天气 09:00—11:30 间,测定植株同一部位全部展开的叶片,记录叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)以及水分利用效率(WUE)。

1.3.5 花青素代谢及相关酶活性 紫罗勒叶片花青素含量参考彭祖茂等的方法^[22]测定;苯丙氨酸解氨酶(PAL)的活性参考曹锦萍等的方法^[23]进行测定;查耳酮异构酶(CHI)、二氢黄酮还原酶(DFR)、类黄酮 3-葡萄糖基转移酶(3GT/UFGT)、花青素合成

酶(ANS)的活性均参考 Lister 等的方法^[24]进行测定。酶活性均以鲜重计。

1.4 数据处理

采用 OriginPro 7.5 和 Microsoft Excel 2010 软件对试验数据进行处理并制图,所有统计分析均采用 SPSS 16.0 进行分析,试验数据均进行单因素方差分析(one-way ANOVA)及差异显著性检验(LSD 法, $\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 低温弱光条件下外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒生长的影响

由表 1 可知,低温弱光处理下,紫罗勒的株高、茎粗、叶面积以及植株鲜重均表现为下降趋势。低温弱光条件下,添加 MT 处理以及 MT + PGPR 处理均对紫罗勒的生长有促进作用,LMB1、LMB2 和 LMB3 处理的紫罗勒株高较大,3 个处理间无显著差异($P>0.05$),较 LW 处理分别增加 59.4%、78.3% 和 69.8%;茎粗以 LMB2、LMB3 处理较大,较 LW 处理分别增加 39.2% 和 36.9%;叶面积在 LMB2 处理达到最大值(422.2 cm^2);紫罗勒地上部鲜重和根系鲜重均以 LMB2、LMB3 处理较大,且 2 个处理间无显著差异。由此可知,低温弱光胁迫下,LMB2、LMB3 处理对紫罗勒茎粗、地上部鲜重以及根系鲜重的影响较大,综合来看,LMB2 处理对紫罗勒的促生作用最强。

表 1 外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒生长的影响

处理	株高 (cm)	茎粗 (mm)	叶面积 (cm^2)	地上部鲜重 (g)	根系鲜重 (g)
CK	22.5 $\pm$ 1.7a	5.12 $\pm$ 0.50a	438.7 $\pm$ 28.1a	5.28 $\pm$ 0.32a	4.01 $\pm$ 0.26a
LW	10.6 $\pm$ 1.9e	3.06 $\pm$ 0.24e	239.6 $\pm$ 15.9e	2.43 $\pm$ 0.26e	2.24 $\pm$ 0.15d
LM1	11.4 $\pm$ 0.8de	3.11 $\pm$ 0.04e	279.7 $\pm$ 21.2d	2.57 $\pm$ 0.20de	2.62 $\pm$ 0.13cd
LM2	13.1 $\pm$ 2.2de	3.46 $\pm$ 0.14cd	342.1 $\pm$ 15.1bc	3.28 $\pm$ 0.26c	2.73 $\pm$ 0.20c
LM3	14.0 $\pm$ 1.8cd	3.16 $\pm$ 0.22de	312.6 $\pm$ 11.7cd	3.16 $\pm$ 0.64cd	2.51 $\pm$ 0.27cd
LMB1	16.9 $\pm$ 0.9bc	3.72 $\pm$ 0.14c	353.4 $\pm$ 23.9b	3.54 $\pm$ 0.19c	3.23 $\pm$ 0.21b
LMB2	18.9 $\pm$ 1.3b	4.26 $\pm$ 0.20b	422.2 $\pm$ 24.5a	4.37 $\pm$ 0.40b	3.71 $\pm$ 0.39a
LMB3	18.0 $\pm$ 2.2b	4.19 $\pm$ 0.23b	364.1 $\pm$ 7.2b	4.24 $\pm$ 0.45b	3.61 $\pm$ 0.34ab

注:同列数据后标有不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下表同。

2.2 低温弱光条件下外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒根系活力及根系构型参数的影响

由表 2 可知,与 CK 相比,低温弱光条件下,紫罗勒根系活力、植株总根长、根系总表面积、根系总

体积以及根系平均直径均表现为下降趋势。与 LW 处理相比,添加 MT 处理以及 MT + PGPR 处理均对紫罗勒根系活力及根系构型参数有提升作用,其中以 LMB2、LMB3 处理下的根系活力较高,较 LW 处

理增加 85.8% 和 82.1%;紫罗勒总根长以 LMB2、LMB3 处理较大,较 LW 处理增加 149.7% 和 143.2%;根系总体积和根系平均直径也以 LMB2、LMB3 处理较大,而根系总表面积则在 LMB2 处理

最大(36.00 cm²)。综合可看,低温弱光胁迫下,LMB2 处理对提升紫罗勒根系活力以及改善根系构型参数的效果最优。

表 2 外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒根系活力及根系构型参数的影响

处理	根系活力 [$\mu\text{g}/(\text{g} \cdot \text{h})$]	总根长 (cm)	总表面积 (cm ²)	总体积 (cm ³)	平均直径 (mm)
CK	613.51 ± 9.12a	524.62 ± 8.84a	52.82 ± 1.52a	0.37 ± 0.02a	0.41 ± 0.02a
LW	208.38 ± 7.56f	119.49 ± 8.09f	14.48 ± 0.42f	0.15 ± 0.02f	0.24 ± 0.01e
LM1	261.65 ± 14.23e	196.86 ± 5.45e	20.81 ± 1.24e	0.18 ± 0.01de	0.29 ± 0.05d
LM2	326.76 ± 12.38d	237.87 ± 13.72d	24.41 ± 0.32d	0.23 ± 0.03cd	0.33 ± 0.02c
LM3	285.75 ± 5.68e	172.76 ± 13.33e	18.52 ± 0.58e	0.20 ± 0.01de	0.29 ± 0.04d
LMB1	353.26 ± 3.22c	264.37 ± 2.92c	25.66 ± 0.75cd	0.24 ± 0.02c	0.33 ± 0.02c
LMB2	387.27 ± 9.78b	298.38 ± 10.15b	36.00 ± 0.69b	0.29 ± 0.01b	0.37 ± 0.01b
LMB3	379.43 ± 4.56b	290.54 ± 4.29b	27.63 ± 0.82c	0.27 ± 0.05b	0.35 ± 0.02bc

2.3 低温弱光条件下外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒 SPAD 值及叶绿素荧光参数的影响

由图 1 可知,低温弱光处理下,紫罗勒的叶绿素相对含量(SPAD 值)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_o)、PS II 实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(q_p)表现为下降趋势,而非光化学猝灭系数(NPQ)则呈现为增加趋势。低温弱光胁迫下,添加 MT 处理以及 MT + PGPR 处理均能够增加紫罗勒叶片的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 及 q_p ,而降低 NPQ;各低温弱光处理中,以 LMB2 处理的 SPAD 值、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 最高,较 LW 处理分别显著增加 84.1%、124.1%、56.6%,LMB2 处理的 NPQ 较 LW 处理减少 50.3%,且 LMB1、LMB2、LMB3 处理的 Φ_{PSII} 和 q_p 均无显著差异。综合可知,低温弱光胁迫下,LMB2 处理提高紫罗勒 SPAD 值、增强荧光参数 F_v/F_m 和 F_v/F_o 、降低 NPQ 的效果最好。

2.4 低温弱光条件下外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒光合作用的影响

由表 3 可知,与 CK 相比,低温弱光处理的紫罗勒净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)以及水分利用率(WUE)不断下降,而胞间 CO₂ 浓度(C_i)则表现为增加趋势。低温弱光胁迫下,添加各浓度 MT 处理以及 MT + PGPR 处理均能够提高紫罗勒的光合作用,增加叶片中 P_n 、 T_r 、 G_s 以及 WUE,而降低 C_i ;低温弱光条件下,LMB2、LMB3 处理的紫罗勒叶片 P_n 、 G_s 最大,2 个处理间无显著差异,LMB2 处理的 T_r 和 WUE 最大,分别为 3.8 g/(m² · h)以

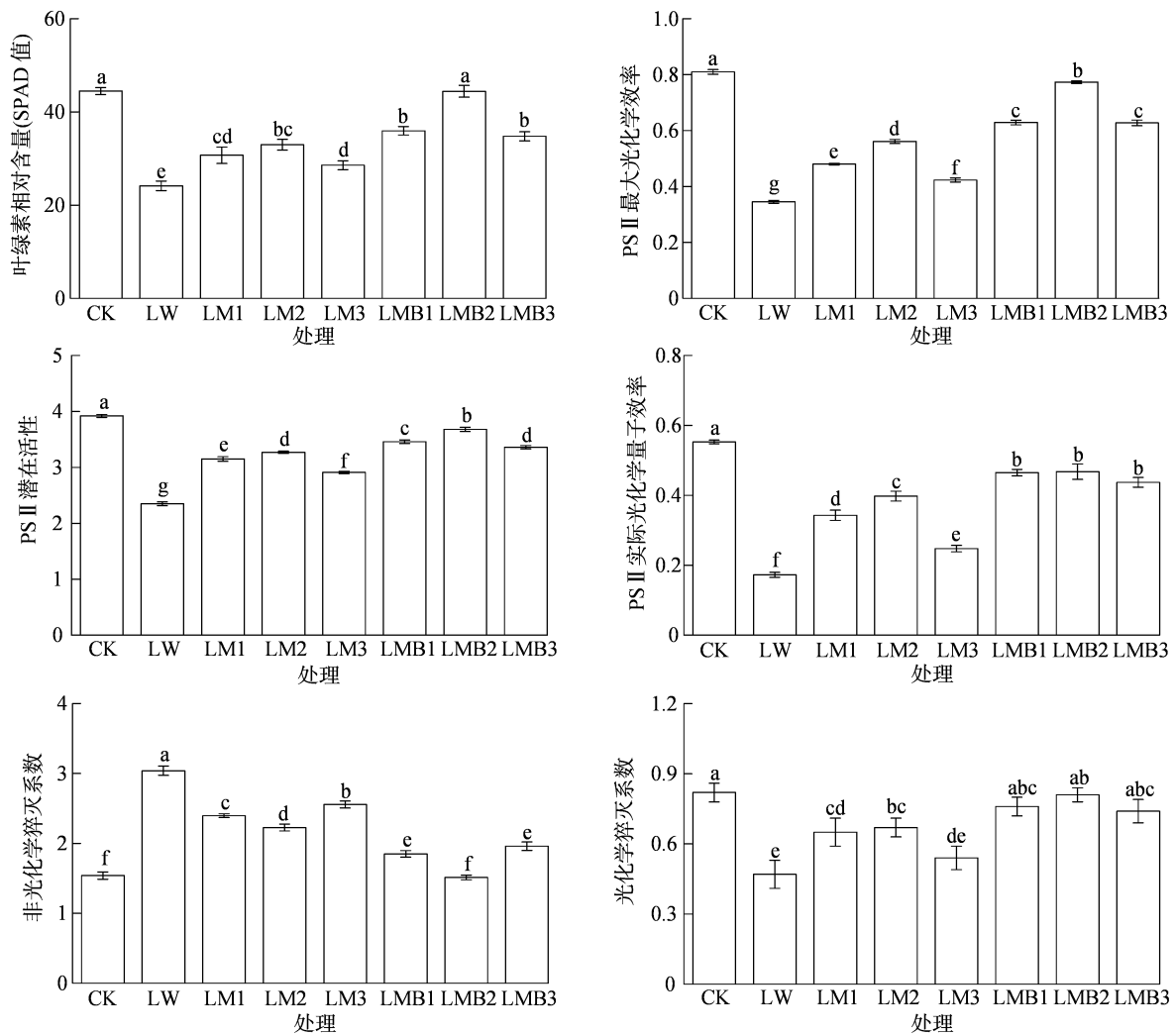
及 4.5 μmol/mol。与 LW 处理相比,LMB2 处理紫罗勒的叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 分别显著增加 100.0%、87.4%、90.0% 和 73.1%, C_i 则下降 34.7%。综合分析可知,低温弱光胁迫下,LMB2 处理提高紫罗勒光合作用的效果最好。

2.5 低温弱光条件下外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒花青素代谢及相关酶活性的影响

由图 2 可知,与 CK 相比,低温弱光条件下,紫罗勒花青素代谢过程受到抑制,花青素合成酶(ANS)、苯丙氨酸解氨酶(PAL)、类黄酮 3-葡萄糖基转移酶(3GT/UFGT)、查耳酮异构酶(CHI)以及二氢黄酮还原酶(DFR)活性均下降,进而导致花青素含量下降。低温弱光胁迫下,与 LW 处理相比,添加各浓度 MT 处理以及 MT + PGPR 处理均对紫罗勒叶片中 ANS、PAL、3GT/UFGT、CHI、DFR 的活性以及花青素含量有不同程度的促进作用;低温弱光条件下,以 LMB2 处理的紫罗勒花青素含量、ANS 活性、PAL 活性、CHI 活性和 DFR 活性最高,较 LW 处理分别显著增加 50.7%、40.6%、76.5%、62.6%、118.6% 和 30.6%;而 3GT/UFGT 的活性在 LMB2 处理和 LMB3 处理较高,且二者间无显著差异。可见,低温弱光胁迫下,LMB2 处理提高紫罗勒花青素代谢相关酶活性及花青素含量的效果最好。

2.6 低温弱光条件下外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒丙二醛及渗透调节物质含量的影响

由表 4 可知,与 CK 相比,低温弱光处理的紫罗勒丙二醛(MDA)含量上升,而可溶性糖(SS)、可溶性蛋白(SP)以及脯氨酸(Pro)的含量表现为下降趋



柱上不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。下图同
图1 外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒 SPAD 值和叶绿素荧光参数的影响

表 3 外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒光合参数的影响

处理	净光合速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	气孔导度 [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	胞间 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	蒸腾速率 [$\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{h})$]	水分利用率 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)
CK	$3.4 \pm 0.2\text{a}$	$92.1 \pm 1.6\text{a}$	$244.8 \pm 6.2\text{e}$	$4.5 \pm 0.2\text{a}$	$5.7 \pm 0.5\text{a}$
LW	$1.4 \pm 0.1\text{e}$	$43.8 \pm 1.5\text{f}$	$430.8 \pm 9.3\text{a}$	$2.0 \pm 0.1\text{d}$	$2.6 \pm 0.1\text{f}$
LM1	$1.9 \pm 0.1\text{d}$	$59.8 \pm 1.4\text{e}$	$373.1 \pm 16.4\text{bc}$	$2.1 \pm 0.2\text{d}$	$3.2 \pm 0.2\text{de}$
LM2	$2.0 \pm 0.1\text{d}$	$67.1 \pm 2.6\text{d}$	$340.8 \pm 7.3\text{c}$	$3.2 \pm 0.1\text{c}$	$3.3 \pm 0.3\text{cde}$
LM3	$2.0 \pm 0.2\text{d}$	$64.8 \pm 2.4\text{de}$	$389.1 \pm 11.2\text{b}$	$3.0 \pm 0.2\text{c}$	$3.0 \pm 0.2\text{ef}$
LMB1	$2.2 \pm 0.3\text{cd}$	$71.8 \pm 3.0\text{cd}$	$302.8 \pm 7.6\text{d}$	$3.1 \pm 0.2\text{c}$	$3.8 \pm 0.3\text{c}$
LMB2	$2.8 \pm 0.1\text{b}$	$82.1 \pm 3.5\text{b}$	$281.1 \pm 12.8\text{d}$	$3.8 \pm 0.1\text{b}$	$4.5 \pm 0.2\text{b}$
LMB3	$2.5 \pm 0.3\text{bc}$	$78.4 \pm 1.8\text{bc}$	$303.4 \pm 2.2\text{d}$	$3.4 \pm 0.2\text{c}$	$3.7 \pm 0.3\text{cd}$

势。与 LW 处理相比,添加各浓度 MT 处理以及 MT + PGPR 处理均对紫罗勒叶片中 SS、SP、Pro 的含量有促进作用,而有效降低 MDA 含量。低温弱光条件下,以 LMB1、LMB2 和 LMB3 处理提升 SS 含量的效果较好,3 个处理间无显著差异,较 LW 处理增加了

125.4%、145.1% 和 122.5%;SP 和 Pro 含量均以 LMB2 处理最高,分别为 5.8 mg/kg 和 40.8 mg/kg,而 LMB2 处理的 MDA 含量则较 LW 处理降低 65.3%。可见,低温弱光胁迫下,LMB2 处理降低紫罗勒 MDA 含量而增加 SS、SP、Pro 含量的效果最好。

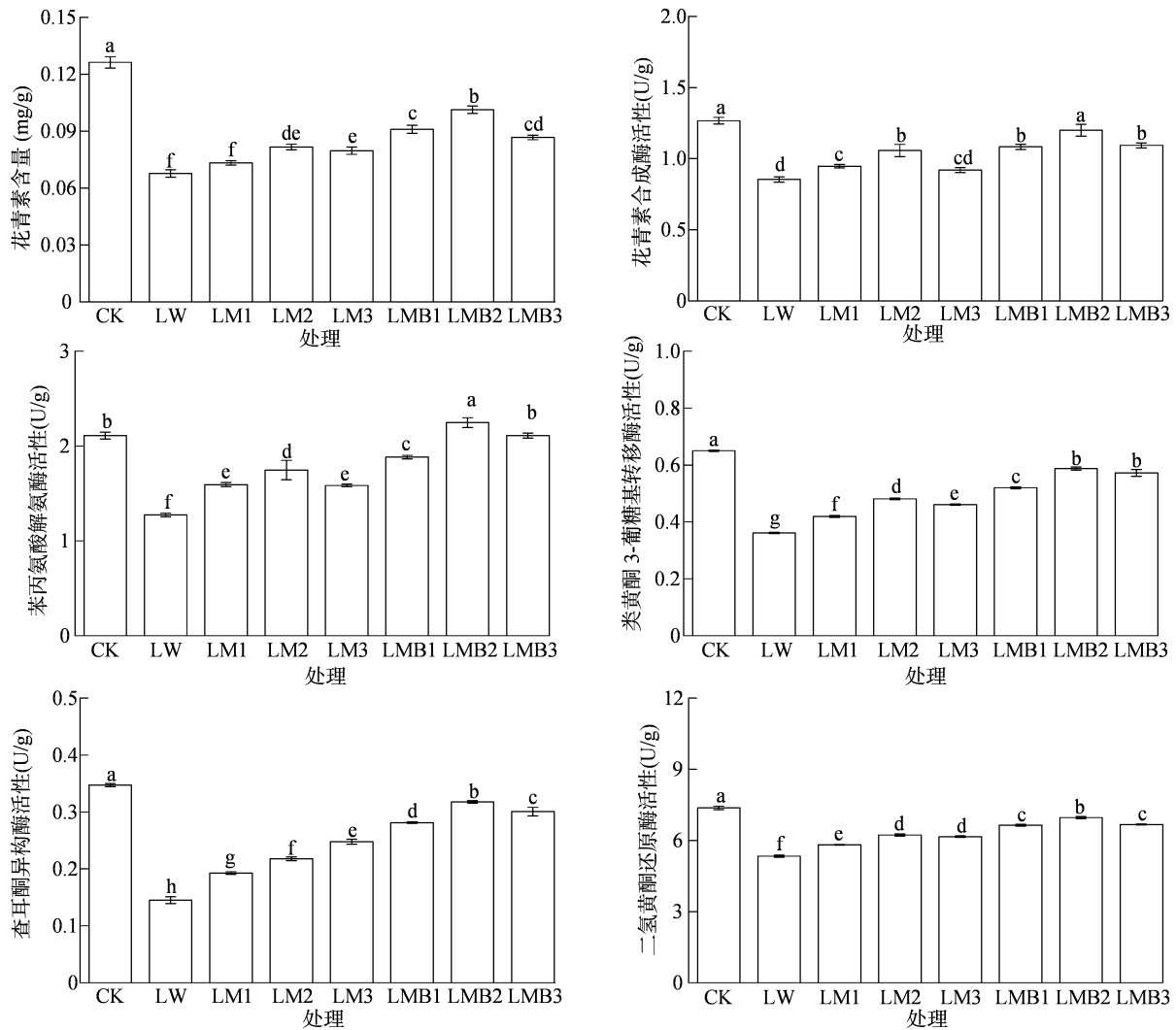


图2 外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒花青素代谢及相关酶活性的影响

表 4 外源 MT 和 PGPR 对紫罗勒丙二醛及渗透调节物质含量的影响

处理	丙二醛含量 ($\mu\text{mol/g}$)	可溶性糖含量 (mg/kg)	可溶性蛋白含量 (mg/kg)	脯氨酸含量 (mg/kg)
CK	$12.5 \pm 0.4\text{f}$	$18.3 \pm 1.1\text{a}$	$6.0 \pm 0.1\text{a}$	$44.8 \pm 3.9\text{a}$
LW	$36.6 \pm 1.0\text{a}$	$7.1 \pm 1.2\text{d}$	$4.5 \pm 0.2\text{f}$	$25.2 \pm 2.8\text{e}$
LM1	$30.7 \pm 1.2\text{bc}$	$10.0 \pm 0.8\text{c}$	$4.7 \pm 0.3\text{e}$	$27.8 \pm 0.8\text{de}$
LM2	$28.1 \pm 0.8\text{cb}$	$13.9 \pm 1.5\text{b}$	$5.1 \pm 0.1\text{d}$	$29.7 \pm 1.4\text{cde}$
LM3	$32.0 \pm 1.2\text{b}$	$9.2 \pm 0.4\text{cd}$	$4.6 \pm 0.1\text{ef}$	$27.0 \pm 2.36\text{de}$
LMB1	$23.7 \pm 1.1\text{e}$	$16.0 \pm 0.8\text{ab}$	$5.7 \pm 0.1\text{b}$	$37.8 \pm 2.0\text{bc}$
LMB2	$12.7 \pm 1.2\text{f}$	$17.4 \pm 1.2\text{a}$	$5.8 \pm 0.2\text{ab}$	$40.8 \pm 2.2\text{ab}$
LMB3	$25.7 \pm 0.8\text{de}$	$15.8 \pm 1.5\text{ab}$	$5.3 \pm 0.1\text{c}$	$34.6 \pm 1.4\text{bcd}$

3 讨论

低温弱光条件下,植物体内活性氧(ROS)含量增加,膜脂过氧化加剧,膜脂脱脂化增加,细胞内外物质交换平衡被打破,植物生长发育受到严重影响^[25]。PGPR 可以定植于植物根际,显著促进植物

的生长和发育,提高植株抵抗非生物胁迫的能力^[26]。近年来,PGPR 已成为科学研究的热点。目前,已知的 PGPR 有 20 多个种属,芽孢杆菌属是种类最丰富、促生效果最好的,能在各种不同的非生物胁迫下通过改变基因表达、蛋白质代谢、激素平衡以及其他代谢产物来帮助植物抵抗不良环境的

侵害^[27]。褪黑素在植物体中不仅可作为一种信号分子调控生长发育,还能抵御各种生物和非生物胁迫,增强植物抗逆性。已有相关研究证实褪黑素在低温胁迫反应中的作用,褪黑素诱导了抗氧化酶的活性和表达增强,进而降低了低温胁迫引起的 H_2O_2 和 O_2^- 积累量;同时,褪黑素减弱了低温胁迫引起的净光合速率下降,并促进了光系统 II 和光系统 I 的光保护,提高了 PS II 的最大光化学效率、实际光化学量子效率和光合电子传递效率^[28]。本试验发现,低温弱光胁迫下,紫罗勒的株高、茎粗、叶面积、植株鲜重均表现出明显的下降趋势,这可能是因为低温弱光胁迫下水分吸收能力下降,最终影响矿质、营养物质等的吸收,从而影响植物的生长状态。而叶面喷施外源褪黑素及接种 PGPR 后,紫罗勒株高、茎粗、叶面积、植株鲜重有明显增加,根系构型(根系长度、根系总表面积、根系总体积、根系平均直径)以及根系活力明显增强,这可能是因为褪黑素可以刺激植物侧根和不定根的形成,从而改变根系构型,这在 Chen 等的研究中得到证实,他们发现外源褪黑素处理苜蓿后,苜蓿体内 H_2O_2 大量积累,刺激细胞周期调控基因 *MsCDKB1* 和 *MsCDKB2* 的显著性表达,从而促进侧根大量增加^[29];而 Liang 等的研究也证实,水稻添加外源褪黑素后侧根和节根的数量和长度显著增加,但是抑制了主根的生长发育^[30]。本试验中褪黑素和 PGPR 二者可以协同发挥作用,进而提高紫罗勒对低温弱光胁迫的抵抗力,这在 Jiao 等的研究中得到证实,他们发现葡萄根围土壤中分离的解淀粉芽孢杆菌 SB-9 在体外能够分泌较高含量的褪黑素,且定植植物根系后能促进植物体内褪黑素的合成^[31]。而本试验中以叶喷 $100\text{ }\mu\text{mol/L}$ 褪黑素 + PGPR 的促生效果最好,是本试验的最优处理。

光合作用是植物进行物质循环的基本途径之一,能够将光能转化成植物所需的化学能,以供植物生长发育。叶绿素作为绿色植物不可或缺的色素,在植物光合作用中发挥着重要作用,植物的叶绿素荧光参数将植物在光合作用中的部分变化信息呈现出来,其中有光能的吸收、传递等^[32]。侯伟等研究发现,低温弱光胁迫降低了西瓜 (*Citrullus lanatus*) 幼苗叶片净光合速率、气孔导度和 PS II 的最大光化学量子产量,增加了胞间 CO_2 浓度,此外, SOD 和 POD 活性在低温弱光胁迫下表现为先增加后降低的趋势,MDA 含量持续增加^[33]。本试验下,

紫罗勒在低温弱光胁迫下也表现为类似的变化趋势,SPAD 值、PS II 最大光化学效率、PS II 潜在活性、PS II 实际光化学量子效率和光化学猝灭系数表现为下降趋势,非光化学猝灭系数呈现为增加趋势;净光合速率、蒸腾速率、气孔导度以及水分利用率也不断下降,渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白)的含量减少,而胞间 CO_2 浓度和 MDA 含量增加;此外,叶面喷施外源褪黑素及接种 PGPR 后,紫罗勒光合作用增强,SPAD 值增加,叶绿素荧光参数也显著提高,可溶性糖和可溶性蛋白含量累积,MDA 含量下降。这可能是因为褪黑素具有良好的抗氧化特性,保护了紫罗勒的叶绿素和光合蛋白,从而保证了所有光合传递链组分发挥更好的功能^[34]。这在 Han 等的研究中也得到证实,添加褪黑素预能够增加水稻叶绿素和类胡萝卜素含量,提高净光合速率、气孔导度和细胞间 CO_2 浓度,以此缓解低温对植株的伤害^[35]。而 Jha 等研究发现,低温环境下玉米接种球形赖氨酸芽孢杆菌 (*Lysinibacillus sphaericus*) YJ4 和赖氨酸芽孢杆菌 (*Lysinibacillus fusiformis*) YJ5 可增加脯氨酸、可溶性糖等渗透调节物质的含量以及 SOD、CAT 等抗氧化酶的活性,从而促进玉米生长并增加生物量,还可降低电解质水平和 MDA 含量,从而减少渗透胁迫和氧化胁迫带来的伤害^[36]。另有研究证实,特基拉芽孢杆菌 (*B. tequilensis*) 具有高产赤霉素、生长素以及脱落酸的能力,能显著增加大豆光合色素含量^[37]。本试验中添加 PGPR 促进了紫罗勒叶绿素以及荧光参数的增加,这可能是因为 PGPR 产生和调节了各种植物激素,增加脯氨酸和可溶性糖的含量以及促进光合作用从而提高植物对低温的耐受性。而褪黑素是否作为植物根际信号物质调控 PGPR 在植物根围土壤以及根系中的定植情况还有待进一步试验研究。

花青素是一种生物类黄酮物质,自然条件下,植物中的主要呈色物质大部分与之有关。花青素的合成通过一系列的酶促反应完成,并借助不同的官能团如羟基等提高自身的稳定性^[38]。苯丙氨酸是花青素代谢途径的起始物质,并在苯丙氨酸解氨酶、查尔酮异构酶、二氢黄酮醇还原酶等相关酶的催化作用下,经过苯基丙酸类合成和类黄酮合成 2 条途径形成稳定的花青素^[39]。此外,花青素具有强效抗氧化和清除自由基的功能,是一类保护植物免受生物和非生物胁迫的重要次生代谢产物^[40]。花青素的生物合成或分解会受到外界环境因素的影响

响,包括光照(强度、光质、时长)、内源激素以及温度等^[41-43]。申宝营等研究发现,低温环境[18℃/13℃,250 μmol/(m²·s)]促进茄子花青素合成,弱光环境[25℃/20℃,120 μmol/(m²·s)]抑制茄子花青素的合成;而在低温弱光[18℃/13℃,120 μmol/(m²·s)]双因素互作下,低温因素对茄子内花青素含量的影响起主导作用,花青素的合成含量大于降解速率,花青素含量增加^[44]。而本试验结果与之不同,低温弱光胁迫下紫罗勒花青素代谢过程受到抑制,花青素合成酶、苯丙氨酸解氨酶、类黄酮3-葡萄糖基转移酶、查耳酮异构酶以及二氢黄酮还原酶活性均下降,进而导致花青素含量下降,这与 Mao 等的研究结果一致,他们发现低温胁迫(4℃或10℃处理)均使草莓果实花青素积累速率和总花青素含量降低^[45]。本试验中,添加各浓度褪黑素处理以及褪黑素+PGPR处理均对紫罗勒叶片中花青素合成酶、苯丙氨酸解氨酶、类黄酮3-葡萄糖基转移酶、查耳酮异构酶、二氢黄酮还原酶的活性以及花青素含量有不同程度的促进作用。Zhang 等研究发现,褪黑素通过 *VvMYB14* 基因直接或间接上调 *VvMYBPA1* 和 *VvMYBPA2* 基因的表达,*VvMYBPA1* 和 *VvMYBPA2* 基因主要通过激活 *VvLARI* 促进原花青素在葡萄(*Vitis vinifera*)内的合成^[46]。而 Li 等的研究也证实外源施用褪黑素,能够选择性地提高茶树(*Camellia sinensis*)叶片中花青素生物合成相关基因的表达,促进叶片中花青素积累^[47]。一些研究表明,黄酮类化合物能够介导 PGPR 和植物之间的交流,这表明其可能在这些相互作用中发挥关键作用,并且在特定微生物类群的诱导植物组织中黄酮类化合物表达和积累^[48],这也为 PGPR 参与花青素的合成代谢提供了理论依据,但具体原因还需进一步试验证实。

4 结论

低温弱光胁迫对紫罗勒生长有显著抑制作用,SPAD 值以及光合作用下降,花青素代谢过程中相关酶活性和花青素含量降低,MDA 含量增加。添加不同浓度褪黑素以及 PGPR 处理能够显著提高紫罗勒叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度以及水分利用效率,增加 SPAD 值;显著提高渗透调节物质(可溶性糖、可溶性蛋白)含量,激活花青素代谢过程中相关酶活性,从而增加花青素含量并缓解低温弱光胁迫对紫罗勒造成的伤害,提高植株的株高、

茎粗、叶面积以及植株鲜重,二者具有协同作用。其中,以外源添加 100 μmol/L 褪黑素并接种 PGPR 处理的效果最好。

参考文献:

- [1] Gao T T, Liu X M, Tan K X, et al. Introducing melatonin to the horticultural industry: physiological roles, potential applications, and challenges[J]. Horticulture Research, 2022, 9(1): 2100–2117.
- [2] Wang L, Tanveer M, Wang H L, et al. Melatonin as a key regulator in seed germination under abiotic stress [J]. Journal of Pineal Research, 2024, 76(1): e12937.
- [3] 徐宁, 陈清芝, 党兴强, 等. 外源褪黑素对连作黄瓜幼苗生长及根际微生态环境的影响[J]. 江苏农业科学, 2023, 51(23): 152–156.
- [4] 姚军, 郑贺云, 张翠环, 等. 外源褪黑素处理对甜瓜采后贮藏品质和后熟衰老的影响[J]. 江苏农业科学, 2024, 52(10): 203–209.
- [5] Yakupoğlu G. The effect of exogenous melatonin application on some biochemical properties and mineral matter uptake in pepper grown in lime medium[J]. Gesunde Pflanzen, 2023, 75(4): 1017–1029.
- [6] 胡华, 林雅楠, 吴楠, 等. 外源褪黑素对低温逆境下三角梅生理特性和细胞壁组分的影响[J]. 福建农业学报, 2024, 39(4): 466–474.
- [7] Zulfiqar F, Moosa A, Ferrante A, et al. Melatonin seed priming improves growth and physio-biochemical aspects of *Zinnia elegans* under salt stress[J]. Scientia Horticulturae, 2024, 323: 112495.
- [8] 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.
- [9] 丁东霞, 李能慧, 李静, 等. 外源褪黑素对低温弱光胁迫下辣椒叶绿素荧光和抗氧化系统的影响[J]. 浙江农业学报, 2022, 34(9): 1935–1944.
- [10] 唐懿, 余雪娜, 何娟, 等. 外源褪黑素对低温弱光胁迫下茄子幼苗生理特性的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2017, 43(3): 257–261.
- [11] Jeepheth P, Thawong N, Atnaseo C, et al. Effect of seed pelleting application of plant growth promoting bacteria on germination and growth of lettuce (*Lactuca sativa*) [J]. Environment and Natural Resources Journal, 2024, 22(1): 1–8.
- [12] Voronina E, Sokolova E, Tromenschleiger I, et al. Properties of potential plant-growth-promoting bacteria and their effect on wheat growth promotion (*Triticum aestivum*) and soil characteristics [J]. Microbiology Research, 2024, 15(1): 20–32.
- [13] 伍国强, 于祖隆, 魏明. PGPR 调控植物响应逆境胁迫的作用机制[J]. 草业学报, 2024, 33(6): 203–218.
- [14] 勾宇春, 王宗抗, 张志鹏, 等. 植物根际促生菌作用机制研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29(2): 495–506.
- [15] 李明源, 王继莲, 姚拓, 等. 产 ACC 脱氨酶细菌的筛选及对低温胁迫下垂穗披碱草生长的影响[J]. 草原与草坪, 2022, 42(5): 37–45.
- [16] Zubair M, Hanif A, Farzand A, et al. Genetic screening and

- expression analysis of psychrophilic *Bacillus* spp. reveal their potential to alleviate cold stress and modulate phytohormones in wheat[J]. *Microorganisms*, 2019, 7(9): 337.
- [17] 艾星梅, 郑舒媛, 杨艳余, 等. 弱光下 PGPR 对重瓣百合开花期光合特性及生长的影响[J]. *西南林业大学学报(自然科学)*, 2017, 37(5): 72–79.
- [18] Saravi H B, Pirdashti H, Yaghoubian Y. Response of chlorophyll fluorescence and physiological parameters of basil (*Ocimum basilicum* L.) to plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) under salinity stress (in Persian)[J]. *Journal of Agricultural & Biological Science*, 2017, 6(19): 89–104.
- [19] Moncada A, Miceli A, Vetrano F. Use of plant growth – promoting rhizobacteria (PGPR) and organic fertilization for soilless cultivation of basil[J]. *Scientia Horticulturae*, 2021, 275: 109733.
- [20] 张 琪. 生物炭和炭基肥施用对绿地土壤性质及大叶罗勒生长特性的影响[J]. *中国土壤与肥料*, 2022(10): 81–88.
- [21] 宋佳昱, 谢 琳, 张玄兵. 绿罗勒、莴苣罗勒和大叶罗勒的精油成分分析[J]. *广西植物*, 2016, 36(3): 373–378.
- [22] 彭祖茂, 邓梦雅, 严虞虞, 等. 植物中花青素含量测定及种类分布研究[J]. *食品研究与开发*, 2018, 39(17): 100–104.
- [23] 曹锦萍, 吕培涛, 程桂平, 等. 部分观赏植物苯丙氨酸解氨酶的初步研究[J]. *仲恺农业工程学院学报*, 2009, 22(4): 14–18.
- [24] Lister C E, Lancaster J E, Walker J R L. Phenylalanine ammonia – lyase (PAL) activity and its relationship to anthocyanin and flavonoid levels in New Zealand – grown apple cultivars[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1996, 121(2): 281–285.
- [25] 李小平, 禹志伟, 郑传举, 等. 大棚辣椒对低温弱光的响应研究[J]. *灌溉排水学报*, 2020, 39(增刊1): 35–39.
- [26] Hyder S, Rizvi Z F, de los Santos – Villalobos S, et al. Applications of plant growth – promoting rhizobacteria for increasing crop production and resilience[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2023, 46(10): 1–30.
- [27] Radhakrishnan R, Hashem A, Abd Allah E F. *Bacillus*: a biological tool for crop improvement through bio – molecular changes in adverse environments[J]. *Frontiers in Physiology*, 2017, 8: 667.
- [28] Zhang X W, Feng Y Q, Jing T T, et al. Melatonin promotes the chilling tolerance of cucumber seedlings by regulating antioxidant system and relieving photoinhibition [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 789617.
- [29] Chen Z P, Gu Q, Yu X L, et al. Hydrogen peroxide acts downstream of melatonin to induce lateral root formation[J]. *Annals of Botany*, 2018, 121(6): 1127–1136.
- [30] Liang C Z, Li A F, Yu H, et al. Melatonin regulates root architecture by modulating auxin response in rice [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 134.
- [31] Jiao J, Ma Y E, Chen S, et al. Melatonin – producing endophytic bacteria from grapevine roots promote the abiotic stress – induced production of endogenous melatonin in their hosts[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1387.
- [32] 李 想, 石广丽, 耿佳麒, 等. 温室栽培对软枣猕猴桃叶片形态及叶绿素荧光特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2024, 44(7): 1037–1045.
- [33] 侯 伟, 孙爱花, 杨福孙, 等. 低温弱光对西瓜幼苗光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. *热带作物学报*, 2015, 36(7): 1232–1237.
- [34] Lazar D, Murch S J, Beilby M J, et al. Exogenous melatonin affects photosynthesis in Characeae *Chara australis*[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2013, 8(3): e23279.
- [35] Han Q H, Huang B, Ding C B, et al. Effects of melatonin on anti – oxidative systems and photosystem II in cold – stressed rice seedlings[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 785–798.
- [36] Jha Y, Mohamed H I. Inoculation with *Lysinibacillus fusiformis* strain YJ4 and *Lysinibacillus sphaericus* strain YJ5 alleviates the effects of cold stress in maize plants[J]. *Gesunde Pflanzen*, 2022, 75(1): 77–95.
- [37] Kang S M, Khan A L, Waqas M, et al. Integrated phytohormone production by the plant growth – promoting rhizobacterium *Bacillus tequilensis* SSB07 induced thermotolerance in soybean[J]. *Journal of Plant Interactions*, 2019, 14(1): 416–423.
- [38] 郭 松, 常庆瑞, 赵泽英, 等. 基于高光谱的不同生育期玉米花青素含量估测[J]. *江苏农业学报*, 2024, 40(2): 303–311.
- [39] 王 欣, 张天柱. 园艺作物花青素合成调控研究进展[J]. *生物技术进展*, 2022, 12(1): 10–16.
- [40] Xu Z J, Wang J C, Ma Y B, et al. The bZIP transcription factor SIAREB1 regulates anthocyanin biosynthesis in response to low temperature in tomato[J]. *The Plant Journal*, 2023, 115(1): 205–219.
- [41] Gao Y, Li Q M, Liu B B, et al. Effects of light quality ratio on photosynthetic characteristics and quality of purple lettuce[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(11): 3649–3657.
- [42] 赵杰堂. 激素调控植物花青素合成分子机制的研究进展[J]. *分子植物育种*, 2016, 14(7): 1884–1891.
- [43] 柯 燚, 高 飞, 金 韬, 等. 温度对植物花青素苷合成影响研究进展[J]. *中国农学通报*, 2015, 31(19): 101–105.
- [44] 申宝营, 吴宏琪, 林碧英. 低温弱光处理对茄子不同时期花青素含量及果实品质的影响[J]. *福建农业学报*, 2024, 39(3): 310–319.
- [45] Mao W W, Han Y, Chen Y T, et al. Low temperature inhibits anthocyanin accumulation in strawberry fruit by activating FvMAPK3 – induced phosphorylation of FvMYB10 and degradation of *Chalcone Synthase 1* [J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(4): 1226–1249.
- [46] Zhang X Q, Ma W Y, Guan X Q, et al. *VvMYB14* participates in melatonin – induced proanthocyanidin biosynthesis by upregulating expression of *VvMYBPA1* and *VvMYBPA2* in grape seeds [J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(2): 214–226.
- [47] Li X, Ahammed G J, Zhang X N, et al. Melatonin – mediated regulation of anthocyanin biosynthesis and antioxidant defense confer tolerance to arsenic stress in *Camellia sinensis* L. [J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, 403: 123922.
- [48] Wang L X, Chen M X, Lam P Y, et al. Multifaceted roles of flavonoids mediating plant – microbe interactions[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 233.