

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.

HU J, LIN Y N, WU N, et al. Effects of Melatonin Application on Physiology and Cell Wall of *Bougainvillea* Plant under Cold Stress [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2024, 39 (4): 466–474.

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

胡 华¹, 林雅楠², 吴 楠², 蒋诗睿², 宋 杨²,
张建新¹, 郑玲霞², 陈祺月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】研究褪黑素对低温逆境下三角梅生理生化及细胞壁组分的调控作用, 为缓解低温对三角梅生长造成的不利影响提供理论依据。【方法】以不同耐冷性的 3 个三角梅品种安格斯、口红、变色龙为供试材料, 在 4 °C 低温下对三角梅植株叶面施加不同浓度 (0、50、100、150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 的外源褪黑素, 测定各处理组生长 0、7、14、21 d 的叶面积、叶绿素含量、叶绿素荧光参数 [PS II 最大光化学量子产量 (F_v/F_m)、表观电子传递速率 (ETR)、光化学猝灭系数 (qP)、非光化学猝灭系数 (qN)]、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、膜脂过氧化产物 [超氧阴离子 (O_2^-) 产生速率、过氧化氢 (H_2O_2) 含量]、渗透调节物质 [可溶性糖 (SS)、可溶性蛋白 (SP)] 含量、细胞壁组分 [螯合型果胶 (CSP)、碱溶性果胶 (SSP)、半纤维素 (HC) 和纤维素 (CE)] 含量。【结果】低温逆境下三角梅的正常生长发育受阻, 叶绿素荧光参数失衡, 膜脂过氧化加剧, 细胞壁组分受到影响。而施加 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的褪黑素能够有效地提升三角梅的生理活性, 改善植株萎蔫程度, F_v/F_m 与 ETR 降幅减小; 抗氧化酶活性显著增加, 强耐冷型品种安格斯较于 0 d 的 SOD、POD、CAT 最大可增加 96.45%、104.35%、73.11%; H_2O_2 含量、 O_2^- 生成速率对比同周期 MT_0 最多下降 21.07%、26.85%; 细胞壁组分中 CSP、SSP 上升幅度增加, 较于 0 d 最多可上涨 22.55%、43.08%。【结论】明确了外源褪黑素在生理特性方面对不同品种三角梅冷害的调控作用, 外源施加适宜浓度的褪黑素可以有效缓解低温对三角梅生长的抑制, 减轻光系统损伤, 增强抗氧化酶活性, 减缓膜脂氧化, 并调节细胞壁各组分含量以维持其结构整体稳定, 从而降低低温伤害, 为探索褪黑素对冷害下植物的调控作用提供新思路。

关键词: 褪黑素; 三角梅; 低温逆境; 生理响应; 细胞壁组分

中图分类号: S685.99

文献标志码: A

文章编号: 1008-0384 (2024) 04-0466-09

Effects of Melatonin Application on Physiology and Cell Wall of *Bougainvillea* Plant under Cold Stress

HU Jian¹, LIN Yanan², WU Nan², JIANG Shirui², SONG Yang²,
ZHANG Jianxin¹, ZHENG Lingxia², CHEN Qiyue², 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】Effects of melatonin application on plant physiology and biochemistry as well as cell wall components of *Bougainvillea* plants under low temperature were studied. 【Method】*Bougainvillea* leaves were sprayed with melatonin solutions in the concentrations of 0, 50, 100, and 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ at 4 °C. Leaf area, chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters at the optimal/maximal quantum yield of PS II (F_v/F_m), apparent electron transfer rate (ETR), photochemical quenching coefficient (qP), non-photochemical quenching coefficient (qN), activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT), membrane lipid peroxidation products at the production rate of superoxide

收稿日期: 2024-01-04 修回日期: 2024-03-07

作者简介: 胡华 (1985—), 男, 硕士, 副教授, 主要从事植物逆境生理、园林植物及其应用研究, E-mail: hudainiu@163.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、30540056); 浙江省公益研究计划项目 (LGN19C140009); 浙江大花园建设研究院 2021 年专项课题 (DHYB1001)

anion (O_2^-), hydrogen peroxide (H_2O_2) content, osmotic adjustment soluble sugar (SS) and soluble protein (SP) as well as cell wall components including chelate pectin (CSP), alkali-soluble pectin (SSP), hemicellulose (HC), and cellulose (CE) of the plants were monitored weekly for 3 consecutive weeks from the beginning of treatments (MT_0). 【Result】 At 4 °C, the growth and development of *Bougainvillea* plants was hindered showing unbalanced chlorophyll fluorescence parameters, intensified membrane lipid peroxidation, and altered cell wall composition. The spray of $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ melatonin significantly enhanced the physiological activity, reduced wilting, F_v/F_m and ETR, increased activities of SOD, POD, and CAT (e.g., by 96.45%, 104.35%, and 73.11%, respectively, in Elizabeth Angus), decreased H_2O_2 content by 21.07% and O_2^- production rate by 26.85%, and raised CSP by 22.55% and SSP by 43.08% in the cell wall over those at MT_0 . 【Conclusion】 Melatonin regulated the physiology of *Bougainvillea* plants and effectively mitigated the growth inhibition by cold stress. The spray reduced the damage to the photosystem, enhance the antioxidant enzyme activity, retard the membrane lipid oxidation, and stabilize the cell wall of the plant suggesting a potential treatment for preventing serious harms by temperature decline in winter.

Key words: Melatonin; *Bougainvillea*; cold stress; physiological response; cell wall composition

0 引言

【研究意义】三角梅 (*Bougainvillea spectabilis* Willd.) 适应性强、花期持久、具有较高的观赏价值,是我国南方地区广泛种植的一种木本花卉。由于三角梅不耐冷的特性,低温会对其枝叶造成损伤,甚至死亡,阻碍了三角梅规模化引种与推广^[1]。研究表明,在低温逆境下,植物会发生一系列生理生化变化,如膜脂过氧化损伤、叶绿素降解、抗氧化酶系统平衡失调等,进而影响植物生长发育,致其品质下跌,产量骤降。因此,如何有效缓解低温逆境对三角梅的伤害已成为当下亟须解决的难题。【前人研究进展】褪黑素 (Melatonin, MT) 参与传导细胞信号,调控基因表达,参与植物昼夜节律、种子萌发、根和花发育^[2],还可以通过提高植物防御酶活性以帮助清除活性氧自由基 (Reactive oxygen species, ROS)、降低丙二醛 (Malondialdehyde, MDA) 含量等来提高植物的抗逆性^[3],缓解低温^[4]、干旱^[5]、盐碱^[6]、杀虫剂^[7]等逆境对植物造成的生长抑制,增强其抗逆性。孙志娟等^[8]探索发现, $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 外源褪黑素可以有效提高盐碱胁迫下植株的生物量和光合效率,增加幼苗中可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸的含量,缓解渗透胁迫。任利明等^[9]探究发现,在 4 °C 下,通过叶面喷施褪黑素,可以有效缓解花椒受到的冷害,上调与光系统 II 相关酶基因的表达。【本研究切入点】但目前外源 MT 对低温逆境下三角梅生理活性和细胞壁组分变化的研究鲜有报道。【拟解决的关键问题】本研究以耐冷性不同的安格斯、口红、变色龙等 3 个三角梅品种为试验材料,将各品种扦插苗置于 4 °C 低温环境中,叶面喷施不同浓度的褪黑素溶液,比较各组表现性状、生理指标和细胞壁组分变化,以期探明 MT 在缓解低温对三角梅的损伤并调节细胞壁组分、增强抗寒能力的作用机制奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2022 年 3 月至 2023 年 8 月在浙江师范大学植物逆境生理实验室进行,以购于生长在 20 个地区的两年生三角梅为备试材料。通过预试验对不同三角梅形态学、光合作用、抗氧化系统等指标在不同温度 (0、2、4、6、8、10 °C) 下进行检测,筛选出强耐冷型品种安格斯 (*Bougainvillea* Elizabeth Angus, EA)、中耐冷型品种口红 (*Bougainvillea* SnowCap, SC)、弱耐冷型品种变色龙 (*Bougainvillea* Marry Helen, MH) 作为试验材料。

1.2 试验方法

试验设置 4 个浓度梯度进行褪黑素处理: 0 (MT_0)、50 (MT_{50})、100 (MT_{100}) 和 150 (MT_{150}) $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。选取长势一致的 3 个品种两年生三角梅扦插苗,各处理组设置 3 个平行组,每天于叶片喷施 MT 溶液 (液滴铺满叶面),置于 4 °C 恒温光照培养箱内;分别测定各处理组低温胁迫 0、7、14、21 d 时,植株生长特性、抗氧化酶活性、膜脂过氧化产物、渗透调节物质含量及细胞壁组分含量等指标。各指标均设 3 次组内重复,试验期间每个处理的环境条件及管理措施一致。

1.3 指标测定

Li-3000C 叶面积仪测定叶面积^[10];叶绿素测定仪 SPAD-502 Plus 测定叶绿素含量^[11];PAM-210 叶绿素荧光测定仪检测叶绿素荧光参数^[12];采用氮蓝四唑光化还原法测定超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, SOD) 活性^[13];愈创木酚法测定叶片过氧化物酶 (Peroxidase, POD) 活性^[13];紫外吸收法测定过氧化氢酶 (Catalase, CAT) 活性^[13];羟胺氧化法测定超氧阴离子 (O_2^-) 含量^[14];碘化钾分光光度法测定过氧化氢 (H_2O_2) ^[15];考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白 (Soluble protein, SP) 含量^[16];蒽酮试剂法测定可溶性糖 (Soluble sugars, SS) 含量^[16];细胞壁组分

参考沈蔡慰的方法并做了改进^[17],用以提取和分离螯合型果胶 (Covalent-soluble pectin, CSP)、碱性果胶 (Sodium carbonate soluble pectin, SSP)、半纤维素 (Hemicellulose, HC) 和纤维素 (Cellulose, CE)。

1.4 数据处理

试验数据用 SPSS 26.0 统计软件,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 ($\alpha=0.05$),利用 Origin 2021 软件作图。

2 结果与分析

2.1 外源 MT 对低温逆境下三角梅生长特性的影响

试验结果表明,经 21 d 低温处理后,三角梅的

表观形态受到不同程度的损伤,其中以叶片变化最为显著,安格斯部分叶片发黄,口红叶片失水、萎蔫,变色龙叶片凋落、发黄甚至枯焦。而 MT₁₀₀ 处理各品种三角梅受损程度都有所减轻,安格斯整体形态保持良好,少量叶片局部泛黄;口红则部分叶片下垂、出现黄色斑点;变色龙落叶情况略有缓解,表现为萎蔫下垂 (图 1)。低温下 3 个三角梅品种的叶绿素含量均有不同程度的降低,变色龙褪绿现象明显。MT 处理可缩小叶绿素含量的降幅,安格斯施加 MT₁₀₀ 叶绿素含量有明显上升,并在 21 d 时保持较高水平;而口红、变色龙较于 0 d 仅下降 12.86%、33.09% (图 2)。结果表明,外源褪黑素可以有效减轻低温对植物叶片的损伤,缓解褪绿现象。

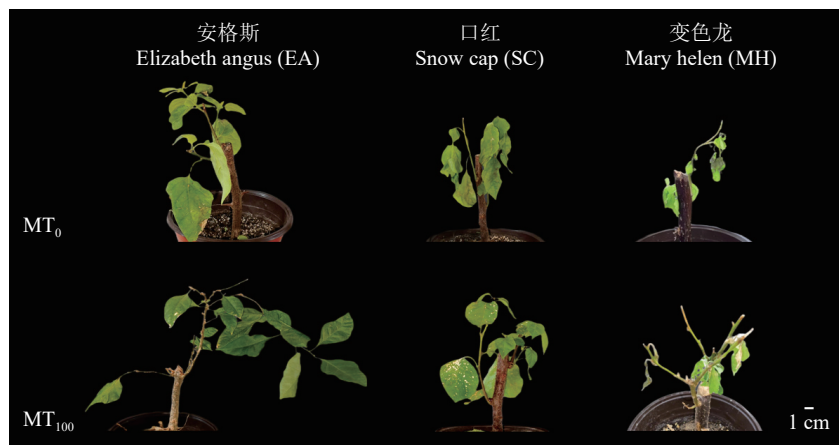


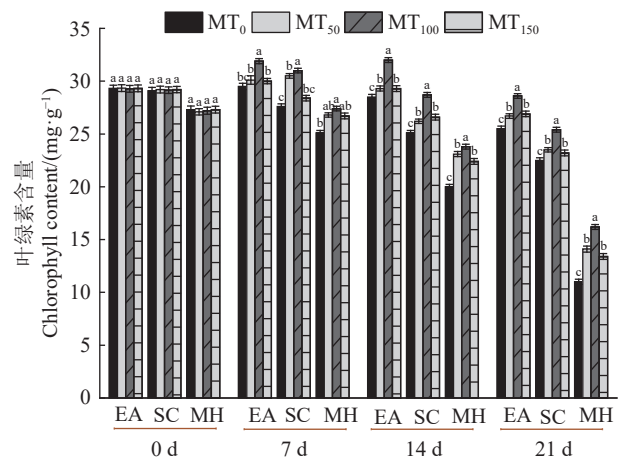
图 1 MT 处理对低温下三角梅表观性状的影响

Fig. 1 Effects of MT at 4 °C on physiology of *Bougainvillea* plants

2.2 外源 MT 对低温逆境下三角梅叶绿素荧光参数的影响

施加不同浓度褪黑素,3 个品种 PS II 最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 降幅均有所减小,其中 MT₁₀₀ 处理效果最佳。安格斯品种表观电子传递速率 (ETR) 在第 21 天时 MT₁₀₀ 处理组提高 17.87%;另外,不同浓度褪黑素处理对口红 ETR 的保持或提升效果更明显,MT₅₀、MT₁₀₀、MT₁₅₀ 处理第 21 天时分别提高了 14.92%、25.55%、12.43%;而变色龙各处理组 F_v/F_m 与 ETR 在后期均显著下降 (图 3A、B),说明施加 MT 难以缓解低温对其造成的损伤。

低温下安格斯与口红的光化学猝灭系数 (qP) 和光化学猝灭系数 (qN) 的变化较为稳定,而变色龙均显著下降。喷施 MT 后,各品种 qP 大幅提升,安格斯与口红 MT₁₀₀ 处理的 qP 在 21 d 分别上升 47.29% 和 27.96%,变色龙的降幅减小至 35.99%;同时,施加 MT 对 3 品种 qN 均有明显提高,口红最为



不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著 ($P<0.05$), 下同。
Data with different lowercase indicate significant differences on same *Bougainvillea* variety at $P<0.05$. Same for below.

图 2 MT 处理对低温下三角梅叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effect of MT at 4 °C on chlorophyll content of *Bougainvillea* plants

显著，在 21 d 时各浓度 MT 较 MT₀ 分别上升 17.20%、28.99% 和 8.80% (图 3C、D)，可见，施加褪黑素可以提升三角梅的电子传递效率以及热耗散能力。

2.3 外源 MT 对低温逆境下三角梅膜脂过氧化产物的影响

试验结果图 4 表明，3 个品种三角梅 O₂⁻产生速

率在低温处理初期显著增加，其中安格斯和变色龙 O₂⁻产生速率分别在 14、21 d 达最大值，而 MT₁₀₀ 较 MT₀ 处理组分别减少 26.85%、18.86% 和 12.27%、6.82%，效果最佳。3 个品种三角梅 H₂O₂ 含量在低温处理初期均无明显变化，但在 14 d 快速增加，21 d 安格斯 H₂O₂ 含量有所下降，变色龙则持续上升

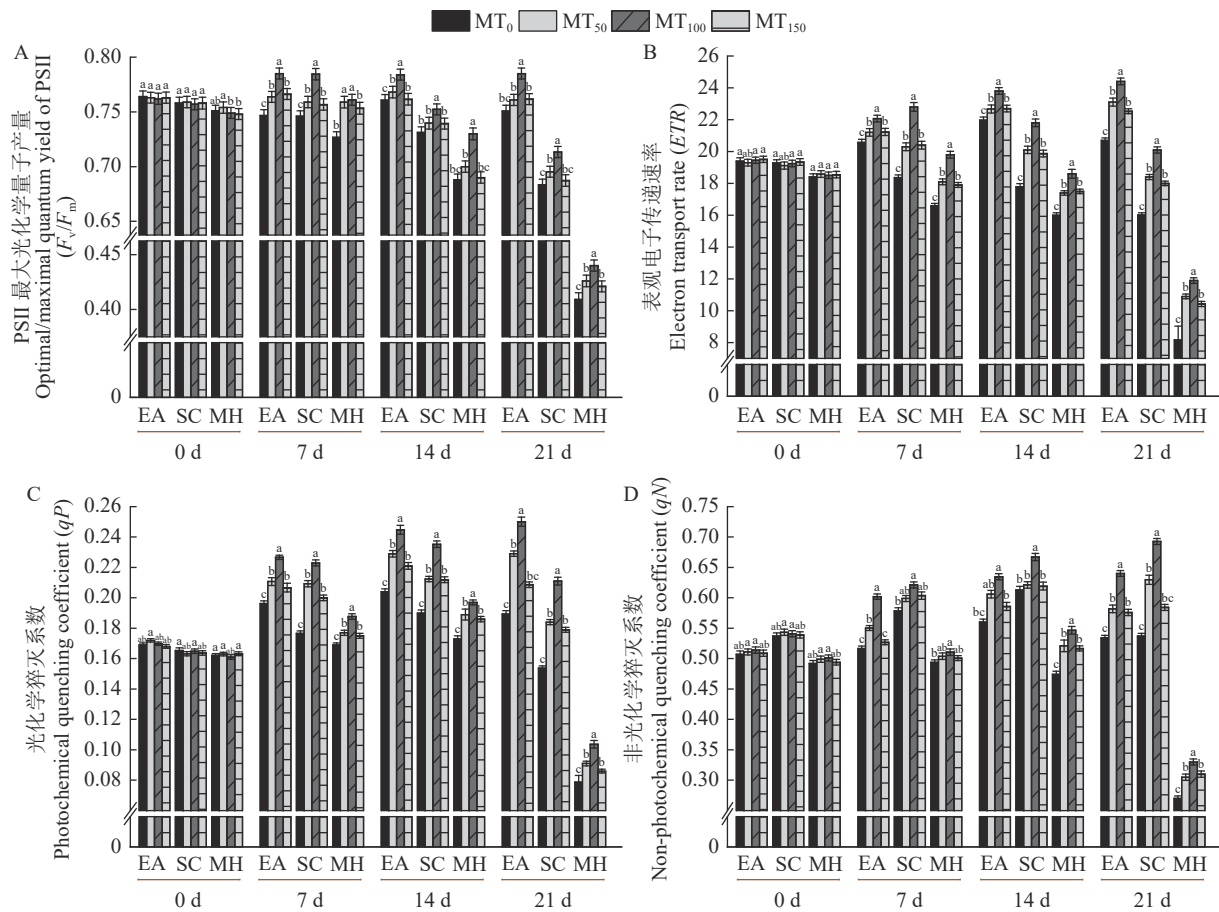


图 3 MT 处理对低温下三角梅叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Effect of MT at 4 °C on chlorophyll fluorescence parameters of Bougainvillea plants

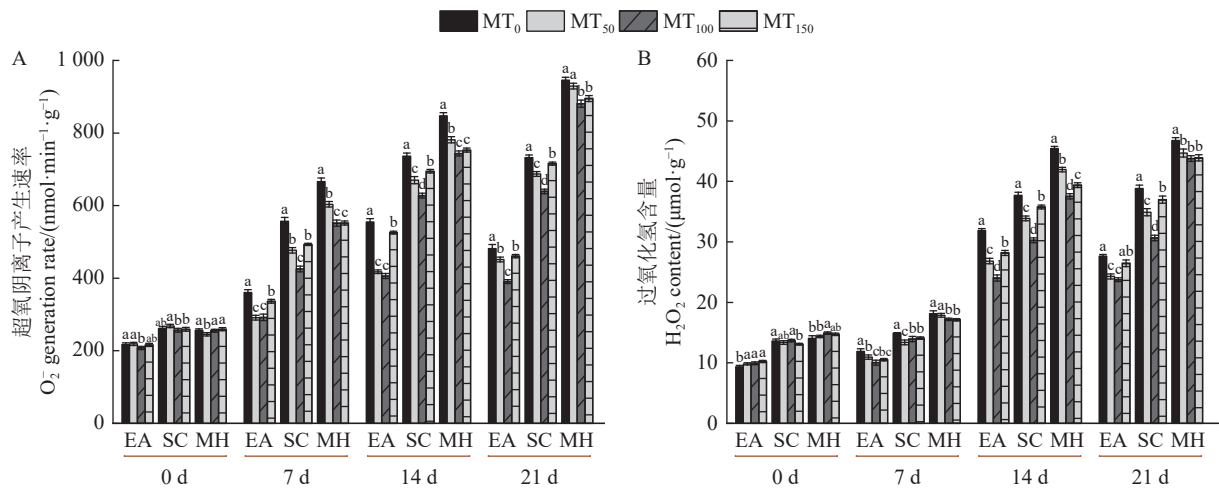


图 4 MT 处理对低温下三角梅过氧化氢含量和超氧阴离子产生速率的影响

Fig. 4 Effect of MT at 4 °C on hydrogen peroxide content and superoxide anion production rate of Bougainvillea plants

较 0 d 增加 232.50%; MT 对 3 个品种 H_2O_2 含量均有不同程度的降低作用, MT_{100} 处理效果最好, 21 d 时安格斯、口红和变色龙较 MT_0 组减少 14.14%、21.07% 和 6.37%。综上, 施加适宜浓度的 MT 可减少低温对三角梅质膜的损伤, 增强其抗逆性。

2.4 外源 MT 对低温逆境下三角梅抗氧化酶系统的影响

试验结果 (图 5) 表明, 在低温处理初期, SOD 活性快速上升, POD、CAT 活性则在胁迫后期有所提高, 安格斯增幅远大于变色龙。外源 MT 对 3 个品

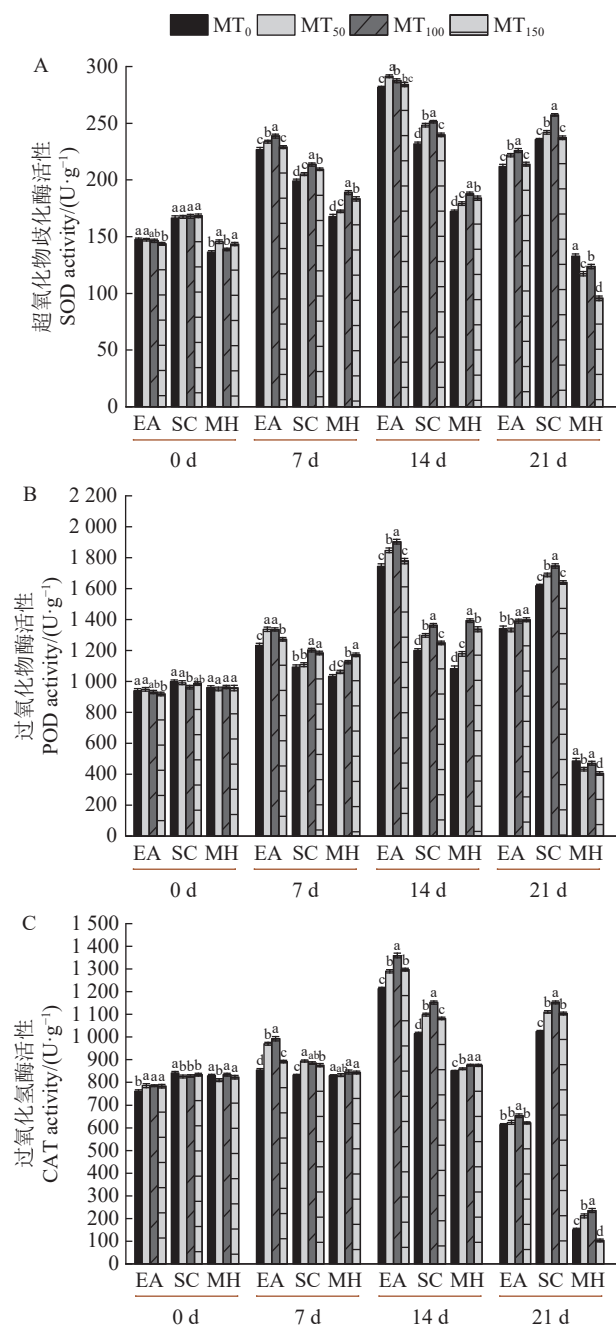


图 5 MT 处理对低温下三角梅抗氧化酶系统的影响

Fig. 5 Effect of MT at 4 °C on antioxidant oxidases of *Bougainvillea* plants

种三角梅的抗氧化酶活性均产生不同程度的增强作用, 其中 MT_{100} 作用效果最好, 在 14 d 时安格斯、口红、变色龙的 POD 活性较 0 d 分别增加 104.35%、38.95% 和 44.60%, CAT 活性分别增加 73.11%、39.09%、4.96%, 表明 MT 能显著增强三角梅清除自由基能力, 有效缓解低温对三角梅的生理损伤。

2.5 外源 MT 对低温逆境下三角梅渗透调节物质含量的影响

3 个品种三角梅经低温处理后叶片可溶性糖 (SS) 和可溶性蛋白 (SP) 含量均有一定程度的提高, MT 处理各品种渗透调节物质的含量随 MT 浓度的变化呈先升后降的变化, 各组均 MT_{100} 处理效果最佳, 安格斯 SS 和 SP 含量在 21 d 时分别比 0 d 时提高 2.52、5.36 倍 (图 6)。可见, 适宜浓度的外源 MT 处理能够通过提高三角梅叶片渗透物质含量, 增强植株抵御低温逆境的能力。

2.6 外源 MT 对低温逆境下三角梅细胞壁组分的影响

3 个品种三角梅经低温处理后叶片整合型果胶 (CSP) 和碱溶性果胶 (SSP) 含量有一定的升高, 安格斯增幅最大; 施加 MT 后, 安格斯的果胶含量呈现的明显上升、增长速度放缓和维持稳定状态, 且 MT_{100} 处理增幅最为明显, CSP 和 SSP 含量较 0 d 分别提高 22.55%、43.08%, 而 MT 对变色龙的果胶含量提高效果有限, 在 MT_{150} 处理达到最佳; 同时与 CSP 相比, SSP 含量在低温处理后的变化更为显著, 安格斯在胁迫后 SSP 的增幅为前者的 2.08 倍 (图 7A、B)。试验结果图 7 C、D 表明, 各组半纤维素 (HC) 和纤维素 (CE) 含量随着胁迫时间延长均呈升高趋势, 且变色龙在胁迫后期剧烈上升; 而经 MT 处理, 各处理组的 HC 和 CE 含量均有小幅下降, 21 d 时变色龙 MT_{150} 较 MT_0 分别减少 4.66%、6.47%。综上, MT 可显著促进低温下三角梅细胞壁果胶含量的提高, 耐冷性强的品种可更快地调节碱溶性果胶含量以维持稳态, 同时限制半纤维素和纤维素含量的增加以保持细胞壁结构稳定。

3 讨论

冷害是植物生长发育过程中常见的自然灾害之一, 会抑制光合电子传递进而导致活性氧自由基 (ROS) 的积累, 使植物生长受到抑制^[18]。褪黑素在植物的生长发育中发挥着重要作用, 不仅促进植物种子萌发及幼苗生长, 还能提高植物对非生物胁迫的耐受性^[14]。表观指标能够直观地反映植物的生长状况^[19], 本研究表明, 三角梅叶片在低温逆境下 (4 °C) 受到严重损伤, 各品种三角梅的叶绿素含量

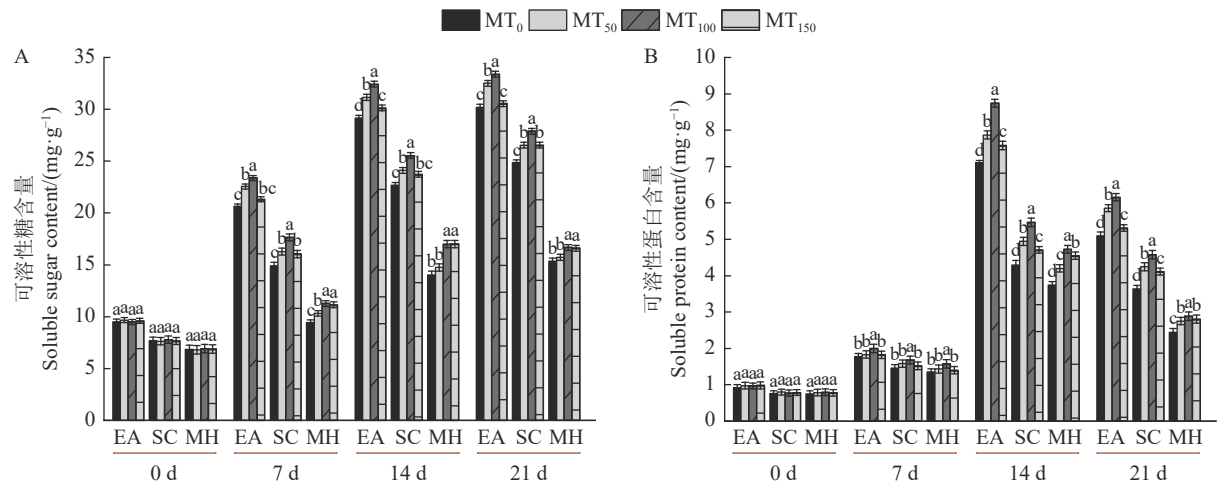


图 6 MT 处理对低温下三角梅可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

Fig. 6 Effect of MT at 4 °C on contents of soluble sugar and soluble protein in *Bougainvillea* plants

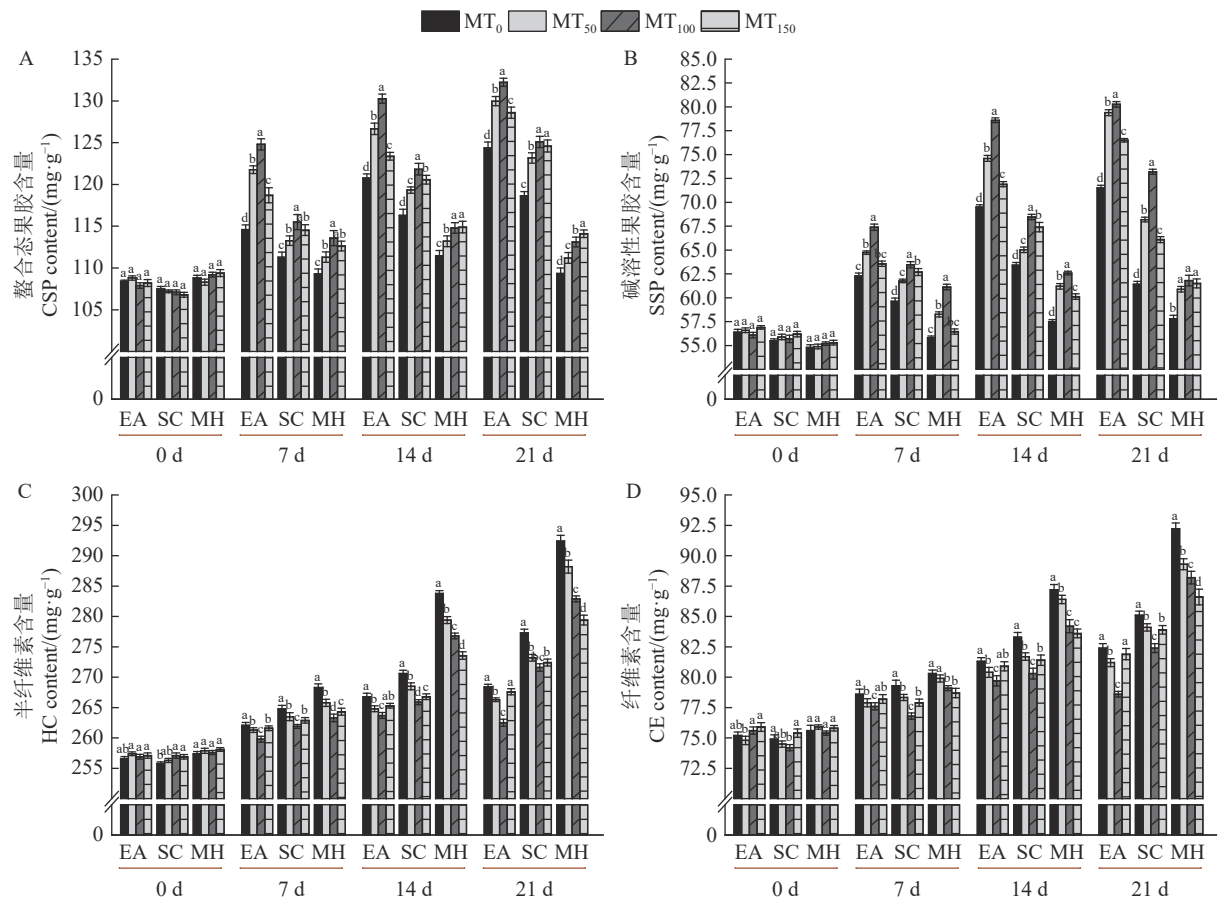


图 7 MT 处理对低温下三角梅细胞壁组分的影响

Fig. 7 Effect of MT at 4 °C on cell wall components of *Bougainvillea* plants

有着不同程度的降低，变色龙甚至出现褪绿现象。而在叶面喷施适宜浓度的褪黑素后均有所改善，且以 MT₁₀₀ 组处理效果最佳，表明外源褪黑素能缓解低温对三角梅叶片叶绿素的降解，增强了冷胁迫下植株的光合作用，这与李欠敏等^[20]等发现适宜浓度的外源褪黑素能增强大白菜幼苗低温耐受性的结论类似。

叶绿素荧光参数能直接反映光系统Ⅱ对光能的吸收、传递和耗散情况，可借此对植株的抗逆性进行判断^[21]。丁东霞等^[22]发现适宜褪黑素处理能显著提高低温弱光下辣椒用于光合作用的能量、 F_v/F_m 以及 qP 等，用于光化学反应的电子增加，并降低 qN ，平衡光能分配，以热或其他方式耗散的光能减少，减轻光抑制程度。本试验也得出相似结果，冷处理后

变色龙品种 F_v/F_m 明显降低, 低温已对其 PSII 造成生理损伤; 前中期安格斯 ETR 呈小幅上涨, 阐明强耐冷型三角梅为抵御寒冷, 通过增强电子传递速率来维持最大光化学电子产量, MT 可有效提升该效果。同时, 强耐冷型品种安格斯区别于其他 2 个品种, qP 始终高于初始水平, 说明其可通过大幅提高光化学猝灭实现对 PSII 反应中心的生理保护。在施加 MT 后, 各品种光化学猝灭系数都明显上升, 非光化学猝灭系数均有提高, 并以 MT_{100} 效果最为显著, 说明三角梅在增强光能利用效率的同时, 能有效激活热耗散机制, 以耗散过量激发能, 从而有效地避免能量过激发对光合器官造成的生理伤害。此外, 耐冷性不佳(中、弱品种)的品种则更倾向于迅速提高自身热耗散来抵御寒冷环境, 但弱耐冷型品种, 其损伤程度或已达阈值, 无法及时启动机制。

植物在冷处理下, ROS 会大量积累加剧膜脂过氧化, 使植物细胞膜结构和功能遭到破坏, 引起一系列生理生化代谢紊乱^[23]; 同时激活抗氧化酶系统, 主要通过调节 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶的活力来清除积累的活性氧, 从而减轻逆境胁迫对植物细胞的伤害^[24]。在低温逆境中, 3 个品种的 O_2^- 产生速率在冷处理初期显著增加, 而 H_2O_2 含量无明显变化但在中期快速上升, 与 SOD、POD、CAT 抗氧化酶活性趋势相对应。施加外源褪黑素后, 发现 MT_{100} 处理能够显著提高三角梅叶片中 SOD、POD、CAT 抗氧化酶活性, 以强耐冷品种效果最佳, 且 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量较对照组均显著降低, 表明适宜浓度的褪黑素可以通过调控三角梅抗氧化酶的活性, 减少膜脂过氧化产物, 从而增强三角梅的耐冷性能, 这与白如意等^[25]发现外源 MT 可以提高南瓜幼苗相关抗氧化酶活性的结论类似。

可溶糖和可溶蛋白是植物细胞质中重要的渗透调节物质, 大量研究报道, 低温胁迫会诱导植物体内渗透调节物质积累以提高细胞的吸水能力^[26]。唐鸿吕等^[27]研究发现低温条件下外源褪黑素处理显著促进了甘蓝幼苗 SS、SP 等物质的积累, 与本研究结果一致, 外源 MT 处理后三角梅的 SS 和 SP 含量与 MT_0 组相比显著增高, 且在 MT_{100} 处理时达到峰值, 说明适宜浓度 MT 的施入在一定程度上提升了低温胁迫下三角梅的渗透调节能力, 维持细胞稳态, 从而提升了三角梅的耐冷性。另外, 冷处理下安格斯的可溶糖和可溶蛋白含量较其余两品种三角梅有更大增幅, 推测可能是安格斯具有更好的氧化损伤抗性, 从而表现出更强的耐寒性, 而口红和变色龙对低温胁迫的抗逆能力较弱。

碱溶性果胶作为植物不溶性多糖的重要组成部分, 与螯合型果胶主要与金属离子相互作用不同, SSP 主要通过与其他细胞壁成分如纤维素和半纤维素相互作用形成网络结构, 有助于增强细胞壁的稳定性和抗张力, 并在维持细胞水势上有着重要作用^[28]。本研究表明, 安格斯可快速积累果胶含量并以碱溶性果胶为主, 褪黑素处理组中此现象更为明显, 尤以 MT_{100} 效果最佳; 推知安格斯可通过维持较高水平的碱溶性果胶以维持细胞壁形状, 这与其叶片未见明显褪绿的表型性状相符。而变色龙果胶含量增长缓慢的同时, 半纤维素和纤维素含量剧烈上升, 施加 MT 可缓解此现象但各处理组下表现效果均欠佳, 仅以 MT_{150} 处理组效果最为明显, 但仍难以维持在合理范围; 推测弱耐冷型三角梅难以维持细胞壁结构稳定, 当低温对植物损害达到阈值时, 难以通过外源附加手段缓解此伤害, 果胶-纤维素-半纤维素网状结构和葡聚糖-纤维素微纤丝网状结构可能已出现解聚的情况。另外, 陈立莉等^[29]研究发现 SSP 因其分子量较小、支链丰富、表面光滑等特征而表现出较好的抗氧化活性, 这也与本试验中安格斯 H_2O_2 含量和 O_2^- 产生速率低的现象相印证。综上, 耐冷性强的三角梅品种在自身抵御低温状况好的同时, 可利用褪黑素互相作用以更好的抵御低温逆境, 通过积累碱溶性果胶以保持细胞壁结构稳定, 防止网状结构解聚造成的纤维素含量剧烈上升, 同时作用于调节细胞水势、抗氧化能力等可能存在的方式, 为细胞内正常代谢提供保障。

4 结论

低温逆境对三角梅的光合作用产生不同程度的抑制, PSII 反应中心开放程度逐渐降低、光能用于电子传递的量子产额变小, MT_{100} 处理可使三角梅叶片褪绿情况得到有效缓解, 提升光合总效率的同时通过加强热耗散以减轻光抑制, 减少光系统损伤。

低温会导致三角梅体内 O_2^- 产生速率上升和 H_2O_2 积累, 同时在一定程度上可调动机体 SOD、POD、CAT 活性。而 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ MT 处理能够显著提高三角梅 3 品种叶片中的抗氧化酶活性, 且对强耐冷型品种的抗氧化酶系统调动更为迅速, O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量较对照组均显著降低。

适宜浓度的 MT 可有效促进三角梅植株内渗透调节物质的积累, 提高细胞膜稳定性, 保证细胞正常的生理活动, 从而缓解低温对三角梅的损伤, 其中弱耐冷型三角梅的调节速度较慢。

低温下三角梅细胞壁各组分含量失衡, 施加适

宜浓度的外源褪黑素可对其有效调节，强耐冷性品种通过积累碱溶性果胶以保持细胞壁结构稳定，但不同品种的最适浓度有所不同。

参考文献：

- [1] QIN B, SHI Y S, TANG Q, et al. Study on the industry status of Chinese *Bougainvillea* and its popularization strategy in Guangxi [J]. *Agricultural Research and Application*, 2020, 33(6): 56–60.
- [2] 张昭, 聂宇婷, 崔凯伦, 等. 褪黑素调控草类植物生长发育及抗逆性功能研究进展 [J]. *草地学报*, 2023, 31 (9): 2571–2581.
- ZHANG Z, NIE Y T, CUI K L, et al. Research progress on the function of melatonin in regulating growth, development and stress resistance in herbaceous species [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(9): 2571–2581.
- [3] SHI H T, CHEN Y H, TAN D X, et al. Melatonin induces nitric oxide and the potential mechanisms relate to innate immunity against bacterial pathogen infection in *Arabidopsis* [J]. *Journal of Pineal Research*, 2015, 59(1): 102–108.
- [4] 蒋朝维, 吴俊杰, 姜浩, 等. 低温胁迫下烤烟幼苗对喷施外源褪黑素的生理响应 [J]. *江苏农业科学*, 2023, 51 (21): 62–66.
- JIANG C W, WU J J, JIANG H, et al. Physiological response of flue-cured tobacco seedlings to exogenous melatonin spray under low temperature stress [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(21): 62–66. (in Chinese)
- [5] IMRAN M, LATIF KHAN A, SHAHZAD R, et al. Exogenous melatonin induces drought stress tolerance by promoting plant growth and antioxidant defence system of soybean plants [J]. *AoB PLANTS*, 2021, 13(4): plab026.
- [6] MICHARD E, SIMON A A. Melatonin's antioxidant properties protect plants under salt stress [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2020, 43(11): 2587–2590.
- [7] LIU N, LI J W, LV J, et al. Melatonin alleviates imidacloprid phytotoxicity to cucumber (*Cucumis sativus* L.) through modulating redox homeostasis in plants and promoting its metabolism by enhancing glutathione dependent detoxification [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 217: 112248.
- [8] 孙志娟, 刘文杰, 郑晓东, 等. 褪黑素对盐碱胁迫下平邑甜茶幼苗生长的影响及其机制 [J]. *园艺学报*, 2023, 50 (8): 1697–1710.
- SUN Z J, LIU W J, ZHENG X D, et al. Effects and functional mechanism of melatonin on the growth of *Malus hupehensis* seedlings under saline-alkali stress [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2023, 50(8): 1697–1710. (in Chinese)
- [9] 任利明, 谢芳, 丁飞, 等. 褪黑素对花椒幼苗低温伤害的缓解效应 [J]. *西北林学院学报*, 2023, 38 (4): 34–43.
- REN L M, XIE F, DING F, et al. The mitigative effect of melatonin on *Zanthoxylum bungeanum* seedlings under chilling stress [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2023, 38(4): 34–43. (in Chinese)
- [10] 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)
- [11] 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.
- [12] 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)
- [13] SEPEHRI E, HOSSEINI B, HEDAYATI A. The effect of iron oxide Nano-Particles on the production of tropane alkaloids, h6h gene expression and antioxidant enzyme activity in *Atropa belladonna* hairy roots [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2022, 69(6): 122.
- [14] TIMINS, PENG J, YU Z. Exogenous glycine betaine treatment enhances chilling tolerance of peach fruit during cold storage [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2016: 104–110.
- [15] 董扬. 低温胁迫对不同耐冷性糜子品种苗期耐冷性的影响 [J]. *作物杂志*, 2023, 39 (6): 1–7.
- DONG Y. Effects of low temperature stress on cold tolerance of broomcorn millet varieties with different cold tolerance at seedling stage [J]. *Crop Journal*, 2023, 39(6): 1–7 (in Chinese)
- [16] 张治安, 陈展宇. 植物生理学实验技术 [M]. 长春: 吉林大学出版社, 2008.
- [17] 沈蔡慰. 硼对铝胁迫下枯楼有机酸及细胞壁成分调控作用的探究 [D]. 金华: 浙江师范大学, 2020.
- SHEN C W. Effects of boron on organic acids and cell wall components of *Trichosanthes kirilowii* Maxim. under aluminum stress [D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2020. (in Chinese)
- [18] DAT J, VANDENABEELE S, VRANOVÁ E, et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences: CMLS*, 2000, 57(5): 779–795.
- [19] 王荣荣, 王海琪, 蒋桂英, 等. 2个不同抗旱性小麦品种耗水特征及根系生理特性对开花期干旱的响应 [J]. *水土保持学报*, 2022, 36 (4): 253–264.
- WANG R R, WANG H Q, JIANG G Y, et al. Response of water consumption and root physiological characteristics of two different drought-tolerant wheat varieties to anthesis stage drought [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2022, 36(4): 253–264. (in Chinese)
- [20] 李欠敏, 杨琳, 段巧红, 等. 外源褪黑素对低温胁迫下大白菜幼苗生长及生理特性的影响 [J]. *山东农业大学学报 (自然科学版)*, 2021, 52 (2): 182–186.
- LI Q M, YANG L, DUAN Q H, et al. Effects of exogenous melatonin on the growth and physiological characteristics of Chinese cabbage seedlings under chilling stress [J]. *Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2021, 52(2): 182–186. (in Chinese)
- [21] 尤鑫, 龚吉蕊. 叶绿素荧光动力学参数的意义及实例辨析 [J]. *西部林业科学*, 2012, 41 (5): 90–94.

- YOU X, GONG J R. Significance and application of chlorophyll fluorescence dynamics process parameters [J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2012, 41(5): 90–94. (in Chinese)
- [22] 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.
- DING D X, LI N H, LI J, et al. Effects of exogenous melatonin on chlorophyll fluorescence and antioxidant system of pepper (*Capsicum annuum* L.) under low temperature and low light stress [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2022, 34(9): 1935–1944. (in Chinese)
- [23] 朱晓丹. 不同乌菜品种在低温胁迫下的生理响应 [D]. 合肥: 安徽农业大学, 2017.
- ZHU X D. Physiological response of different cultivars of under low temperature stress in *Brassica campestris* L. ssp. *Chinese* (L.) Makino var *rosularis* Tsen et Lee [D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2017. (in Chinese)
- [24] AYYAZ A, FAROOQ M A, DAWOOD M, et al. Exogenous melatonin regulates chromium stress-induced feedback inhibition of photosynthesis and antioxidative protection in *Brassica napus* cultivars [J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(11): 2063–2080.
- [25] 白如意, 宋希梅, 沈健, 等. 叶面喷施褪黑素对低温胁迫下南瓜幼苗生长和生理特性的影响 [J]. *西北植物学报*, 2023, 43 (5): 805–813.
- BAI R Y, SONG X M, SHEN J, et al. Effect of foliar spraying melatonin on growth and physiological characteristics of pumpkin seedlings under cold stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(5): 805–813. (in Chinese)
- [26] SALADIN G, CLÉMENT C, MAGNÉ C. Stress effects of flumioxazin herbicide on grapevine (*Vitis vinifera* L.) grown *in vitro* [J]. *Plant Cell Reports*, 2003, 21(12): 1221–1227.
- [27] 唐鸿吕. 外源褪黑素对低温胁迫下甘蓝苗期生长、生理特性及成株产量的影响 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022
- TANG H L. Effects of exogenous melatonin on seedling growth, physiological characteristics and yield of cabbage under low temperature stress [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2022. (in Chinese)
- [28] 宋静蕾, 潘晓帆, 裴家伟, 等. 红薯渣中不同果胶组分的提取及结构表征 [J]. *中国调味品*, 2023, 48 (8): 24–32.
- SONG J L, PAN X F, PEI J W, et al. Extraction and structural characterization of different pectin components from sweet potato pomace [J]. *China Condiment*, 2023, 48(8): 24–32. (in Chinese)
- [29] 陈立莉, 陈小爱, 徐飞, 等. 不同溶解性面包果果胶的理化、结构性质及抗氧化活性的比较 [J]. *现代食品科技*, 2023, 22 (5): 168–172
- CHEN L L, CHEN X A, XU F, et al. Physicochemical, structural properties and antioxidant activity of breadfruit pectin with different solubility [J]. *Modern Food Science and Technology*, 2023, 22(5): 168–172. (in Chinese)

(责任编辑: 黄爱萍)