

低温弱光下外源褪黑素对黄瓜幼苗 生长及抗氧化系统的影响

高青海, 王亚坤, 陆晓民, 苗永美

(安徽科技学院应用微生物研究所, 安徽蚌埠 233100)

摘要:以黄瓜品种‘津优4号’为材料, 利用人工气候箱进行低温弱光处理(昼/夜, 18 °C/10 °C), 研究外源褪黑素(MT)对低温胁迫下黄瓜幼苗生长和抗氧化系统等生理指标的影响。结果显示: 低温弱光下, 与对照相比, 外源褪黑素处理显著提高了黄瓜幼苗株高、茎粗、植株鲜重和干重, 叶绿素和根系活力分别显著提高了13.3%和18.8%, 抗氧化物质GSH及ASA的含量分别显著增加了39.3%和24.7%, 保护酶SOD、POD、CAT、APX活性均显著升高; 同时, 外源褪黑素处理还显著提高了黄瓜叶片质膜及液泡膜H⁺-ATP酶的活性, 从而使黄瓜幼苗叶片MDA含量和电解质渗漏率分别显著降低了28.7%和29.7%。研究表明, 低温弱光下外源褪黑素可通过提高黄瓜幼苗保护酶活性、抗氧化物质的含量、细胞膜ATP酶活性等来降低质膜过氧化水平, 保持细胞膜的完整性和功能, 从而增强黄瓜幼苗对低温弱光的适应性, 维持其正常生长, 并以200 μmol · L⁻¹褪黑素处理效果较好。

关键词: 低温弱光; 褪黑素; 黄瓜幼苗; 抗氧化系统; ATP酶活性

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Exogenous Melatonin on Growth and Antioxidant System of Leaves in Cucumber Seedlings under Low Temperature and Weak Light Stress

GAO Qinghai, WANG Yakun, LU Xiaomin, MIAO Yongmei

(Institute for Applied Microbiology, Anhui Science and Technology University, Bengbu, Anhui 233100, China)

Abstract: Cucumber cultivar ‘Jinyou 4’ was subjected to low temperature treatment of 18 °C/10 °C (day/night) in the artificial climate chamber. The effects of exogenous melatonin (MT) on the growth and antioxidant system of leaves in cucumber under low temperature and weak light stress were investigated. The results showed that: compared with the control treatment, exogenous MT treatment could significantly promote the increment of plant height, wall thickness, flesh weight, dry weight; the chlorophyll content and root activity increased by 13.3% and 18.8%, GSH content and ASA content by 39.3% and 24.7%, respectively and increased SOD, POD, CAT, APX, membrane H⁺-ATP activities, while reduced MDA content and electrolyte leakage by 28.7% and 29.7% in cucumber seedlings leaves under low temperature and weak light stress. So we can conclude that exogenous MT treatment could raise the activities of antioxidant enzymes and matter, membrane H⁺-ATP activities, decrease the membrane lipid peroxidation, maintain membrane integrity and function, and improve the adaptability of cucumber seedlings under low temperature and weak light stress, the 200 μmol · L⁻¹ MT treatment was better.

Key words: low temperature and weak light; melatonin; cucumber seedlings; antioxidant systems; H⁺-ATP activities

收稿日期: 2014-01-13; 修改稿收到日期: 2014-06-16

基金项目: 安徽省自然科学基金项目(1208085QC55); 安徽科技学院引进人才基金项目(ZRC2009250)

作者简介: 高青海(1977—), 男, 博士, 副教授, 主要从事蔬菜高产栽培生理的研究。E-mail: gaoqh1977@163.com

黄瓜(*Cucumis sativus* L.)属于冷敏感植物,在冬春设施生产中经常受到低温弱光的影响,使得黄瓜幼苗抗氧化酶活性升高、膜质过氧化加剧^[1]、光合速率下降^[2]、生长发育受到抑制,其产量和品质降低^[3]。这已成为目前设施黄瓜栽培亟待解决的问题之一。近年来研究表明,普遍存在于植物体内的褪黑素(melatonin, MT),可作为植物体内一种有效的自由基清除剂或抗氧化剂,可有效地缓解植物盐胁迫^[4]、重金属胁迫^[5]、UV 辐射^[6]、高温胁迫^[7]等非生物胁迫伤害。也有研究报道褪黑素可提高植物细胞中精氨酸脱羧酶的活性,促进多胺合成来提高烟草细胞的耐寒性^[8]。关于水杨酸等外源物质缓解黄瓜的低温胁迫也有较多的报道^[9],但外源物质褪黑素能否提高黄瓜幼苗耐低温弱光能力,以及影响机制如何,迄今鲜有报道。为此,试验以黄瓜幼苗为试材,研究低温弱光胁迫下外源褪黑素对黄瓜幼苗生长及抗氧化系统等生理特性的影响,旨在弄清外源褪黑素提高黄瓜幼苗耐低温弱光的生理机制,为冬春低温季节设施黄瓜的生产提供指导。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试黄瓜品种为‘津优4号’,种子由天津科润黄瓜研究所提供。褪黑素(MT)购自SIGMA-ALDRICH公司。

1.2 试验设计

试验于2013年2月~12月在安徽科技学院园艺实验室进行。挑选饱满的黄瓜种子,消毒后浸种催芽,待种子露白后播种在装有干净河砂的营养钵中(10 cm×10 cm)。待幼苗长出两叶一心时,选择大小一致的幼苗放置在人工气候箱内(光/暗各12 h,光照强度为120 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)进行处理。试验共设6个褪黑素(MT)浓度处理水平,分别为0(CK,清水处理)、25、50、100、150、200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT,每个处理水平20株幼苗,重复3次;处理方法为褪黑素溶液浸种3 h,待幼苗长出真叶时再每2 d喷施1次,并根据幼苗长势补充1/2浓度的Hogland营养液。幼苗处理期间平均昼/夜气温为(18±2)℃/(10±2)℃,在处理10 d时选取植株样品进行相关指标的测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生长指标 在处理10 d时,首先每处理取10株黄瓜幼苗,黄瓜幼苗的株高利用精度为毫米的尺子测量,茎粗利用游标卡尺测量。其次用自来水

洗净,再用去离子水冲洗3遍,吸水纸擦干,利用电子天平称量黄瓜幼苗地上部及根系鲜重;然后105℃杀青15 min,75℃烘至恒重,称干重。每处理重复3次,取平均值。

1.3.2 生理指标 在处理10 d时,在各处理中分别取黄瓜幼苗6株,并剪取生长点下第3片完全展开的功能叶,混合后进行以下各项指标的测定,重复3次。电解质渗漏率用ORION TDS型电导率仪测定^[10],丙二醛(MDA)含量测定参照Cakmak等^[11]的方法。超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用赵世杰^[10]的方法,过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)活性采用Cakmak等^[11]的方法测定,抗坏血酸氧化酶(APX)活性按朱祝军^[12]的方法测定。还原型谷胱甘肽(GSH)含量测定按Ellman^[13]的方法,抗坏血酸(ASA)含量测定参照Tanaka等^[14]的方法。

1.3.3 H^+ -ATPase 活性 质膜 H^+ -ATPase活性参照汪天等^[15]的方法测定,液泡膜 H^+ -ATPase活性的测定参照Zhang等^[16]的方法。

1.4 数据处理

用Excel 2003软件处理试验数据,用DPS 7.55软件的LSD法对数据进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 低温弱光下 MT 对黄瓜幼苗生物量的影响

由表1可以看出,低温弱光下,与对照相比,外源褪黑素(MT)处理促进了黄瓜幼苗的株高、茎粗的生长,提高了黄瓜幼苗植株鲜重和干重,且有随着外源褪黑素处理浓度的增加而逐渐提高的趋势,但增幅有先增后减的趋势。其中,黄瓜幼苗鲜重在200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT处理时比对照显著提高了70.4%,此时黄瓜幼苗植株干重比对照植株显著提高91.2%。由此说明,低温弱光下,外源褪黑素处理促进了黄瓜幼苗的生长和干物质积累,且促进效果在一定浓度范围内随着处理浓度的增加而增强。

2.2 低温弱光下 MT 对黄瓜幼苗叶绿素含量和根系活力的影响

叶绿素含量的多少也能反映出植物的光合效率。由图1可知,在低温弱光下,与对照相比,外源褪黑素可显著提高黄瓜幼苗叶片叶绿素含量,并有随MT浓度增加而逐渐提高的趋势;如当褪黑素处理浓度为200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,黄瓜叶片叶绿素含量为11.9 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,比对照处理的黄瓜幼苗显著提高13.3%。同时,黄瓜幼苗根系活力在低温弱光下

的变化与叶绿素含量的变化相似,即随着褪黑素处理浓度的增加,根系活力呈升高的趋势,且各浓度处理均达到显著水平。由此说明,低温弱光下,外源物质褪黑素也可提高黄瓜幼苗叶绿素含量和根系活力,从而促进其生长。

2.3 低温弱光下 MT 对黄瓜幼苗抗氧化物质含量的影响

植物体内 GSH 和 ASA 组成 ASA-GSH 循环系统,主要清除体内活性氧自由基,排除过氧化物,

保护植物器官结构和功能^[17]。由图 2 可知,在低温弱光条件下,不同浓度外源褪黑素处理均显著提高了黄瓜幼苗叶片 GSH 和 ASA 含量,且有随着褪黑素处理浓度的增加也呈逐渐增加的趋势。如在 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 褪黑素处理时,黄瓜幼苗 GSH 和 ASA 含量分别比对照(CK)显著提高 39.3%和 24.7%。由此说明,低温弱光下,外源褪黑素处理也提高了黄瓜幼苗抗氧化物质 GSH 和 ASA 含量,增强其抵御低温弱光逆境的能力。

表 1 低温弱光下不同浓度 MT 对黄瓜幼苗鲜重的影响

Table 1 Effects of different MT on fresh weight in cucumber seedlings under low temperature and weak light stress(mean±SE)

MT 浓度 MT concentration /($\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)	株高 Plant height /cm	茎粗 Wall thickness /cm	植株鲜重 Plant fresh weight/(g/plant)	植株干重 Plant dry weight/(g/plant)
0(CK)	6.71±0.13c	0.34±0.03c	8.12±0.15e	0.91±0.06d
25	6.84±0.12c	0.40±0.05b	9.25±0.23d	1.13±0.09c
50	7.12±0.15b	0.44±0.03b	10.84±0.31c	1.26±0.07c
100	7.38±0.11b	0.49±0.02a	12.23±0.28b	1.44±0.11b
150	8.04±0.16a	0.51±0.03a	13.35±0.26a	1.51±0.09b
200	8.26±0.14a	0.53±0.04a	13.84±0.41a	1.74±0.12a

注:同列数据后不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异。
Note:Different letters following the data in the same column indicate significant difference among treatments at 0.05 levels.

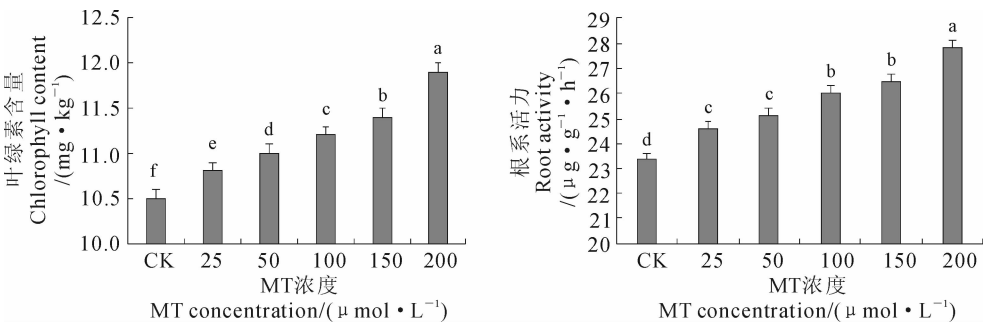


图 1 低温弱光下不同浓度 MT 处理黄瓜幼苗叶绿素含量和根系活力的变化
不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

Fig. 1 The chlorophyll content and root activity in cucumber seedling treated by different concentrations of MT under low temperature and weak light stress

Different letters mean significant difference among treatments at 0.05 levels. The same as below

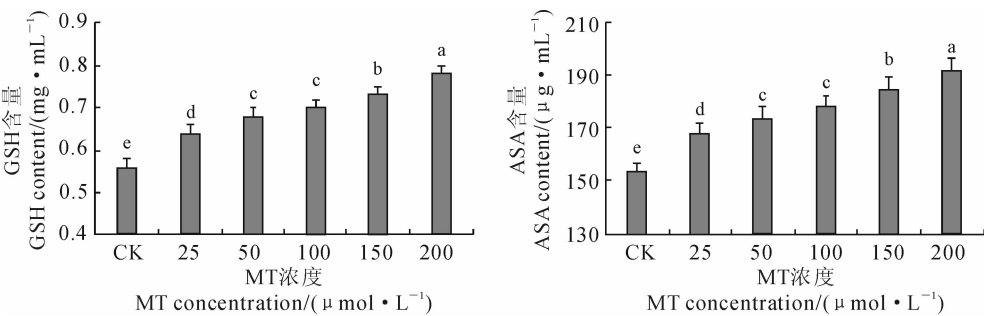


图 2 低温弱光下不同浓度 MT 处理黄瓜幼苗叶片 GSH 和 ASA 含量的变化

Fig. 2 The GSH content and ASA content in cucumber seedling treated by different concentrations of MT under low temperature and weak light stress

2.4 低温弱光下 MT 对黄瓜幼苗保护酶活性影响

由图 3 可知,在低温弱光环境下,外源褪黑素处理大多提高了黄瓜幼苗保护酶活性;随着褪黑素处理浓度的增加,黄瓜幼苗保护酶 SOD、CAT 及 APX 活性均呈逐渐增加的趋势;黄瓜幼苗 POD 活性在 25 和 50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时显著低于对照,而在 100~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时显著高于对照,其随 MT 浓度变化规律不明显。其中,褪黑素处理浓度达 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,黄瓜幼苗叶片 SOD、POD、CAT 及 APX 活性分别为 12.6 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 、34.2 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 、2.8 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1}$ 、19.1 $\mu\text{mol} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$,分别比相应对照显著增加 46.5%、5.9%、86.7%和 69.0%。以上结果说明,低温弱光胁迫下,外源褪黑素可提高黄瓜幼苗主要保护酶活性,从而增强黄瓜叶片清除活性

氧的能力和抗逆性。
2.5 低温弱光下 MT 对黄瓜幼苗 H^{+} -ATP 酶活性的影响

低温胁迫直接影响到植物细胞膜 ATP 酶,使其活性降低,从而降低细胞对物质的交换效率。图 4 显示,低温弱光下,外源褪黑素处理提高了黄瓜幼苗叶片质膜和液泡膜 H^{+} -ATP 酶活性,且表现出随着 MT 处理浓度的增加而逐渐增加的趋势,并大多与对照差异达到显著水平。其中,在褪黑素处理浓度为 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,黄瓜叶片质膜和液泡膜 H^{+} -ATP 酶活性分别比对照显著提高了 111.1%和 31.9%。由此说明,低温弱光逆境下,外源褪黑素提高了黄瓜叶片细胞膜的 ATP 酶活性,促进了黄瓜叶片细胞对物质的吸收和运输。

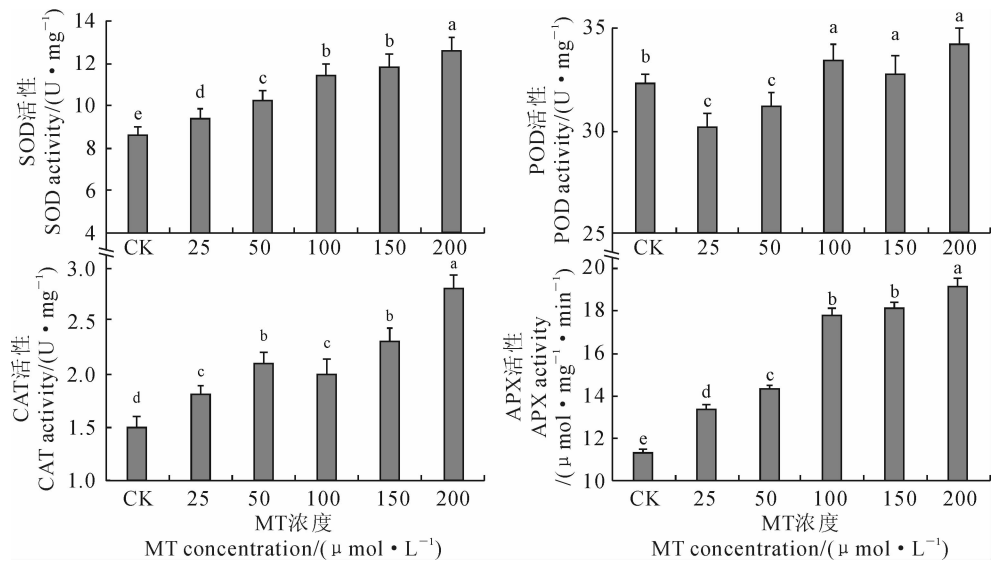


图 3 低温弱光下不同浓度 MT 处理黄瓜幼苗叶片保护酶活性的变化

Fig. 3 The protective enzyme activities in cucumber seedlings treated by different concentrations of MT under low temperature and weak light stress

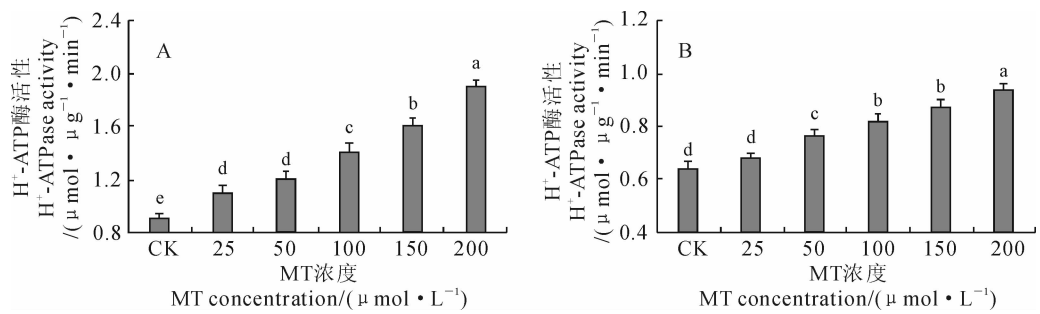


图 4 低温弱光下不同浓度 MT 处理黄瓜幼苗叶片质膜(A)和液泡膜(B) H^{+} -ATP 酶活性的变化

Fig. 4 The H^{+} -ATPase activity in plasmalemma(A) and vacuolar membrane(B) of cucumber seedling treated by different concentrations of MT under low temperature and weak light stress

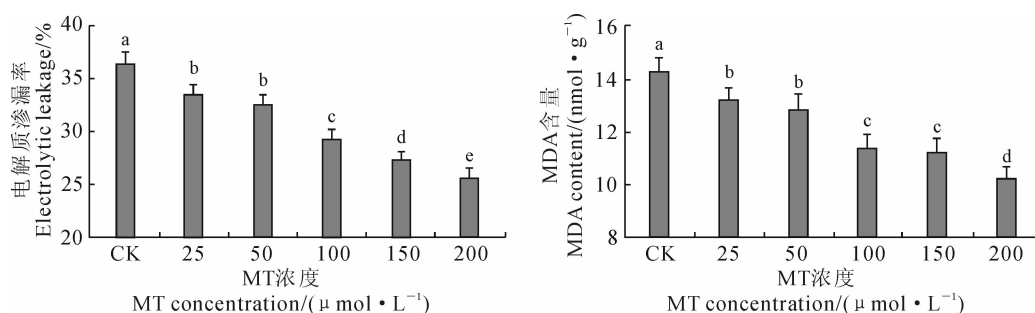


图5 低温弱光下不同浓度 MT 处理黄瓜幼苗叶片电解质渗漏率和 MDA 含量的变化

Fig. 5 The electrolytic leakage rate and MDA content in cucumber seedling treated

by different concentrations of MT under low temperature and weak light stress

2.6 低温弱光下 MT 对黄瓜幼苗电解质渗漏率和 MDA 含量的影响

低温胁迫直接影响植物细胞膜结构和功能,导致细胞内电解质外渗,加重膜脂过氧化水平,其主要产物 MDA 含量可反映植物细胞膜受伤害程度^[18]。在低温弱光环境下,外源褪黑素处理显著降低了黄瓜叶片电解质渗漏率和 MDA 含量;随着褪黑素处理浓度的增加,黄瓜叶片电解质渗漏率和 MDA 含量均呈逐渐降低的趋势(图 5)。其中,当褪黑素处理浓度为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,黄瓜幼苗叶片电解质渗漏率和 MDA 含量分别为 25.6% 和 $10.2 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$,分别比相应对照显著降低 29.7% 和 28.7%。由此说明,外源褪黑素可降低低温弱光对黄瓜幼苗细胞膜的破坏,维持黄瓜细胞膜的正常结构和功能。

3 讨论与小结

当植物受到低温胁迫时,外部形态会受到影响,同时体内发生一系列的生理生化变化。低温胁迫下,植物对 O_2 的利用效率降低,多余 O_2 在植物体内被转化为活性氧^[19],活性氧大量积累会发生质膜过氧化,破坏细胞膜的结构^[20]。植物必须通过体内抗氧化系统及时清除过量活性氧,该抗氧化系统包括抗氧化酶和抗氧化剂,抗氧化酶有超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等^[21],抗氧化剂主要有还原型谷胱甘肽(GSH)和抗坏血酸(ASA)等。在低温胁迫下植物体内保护酶活性和抗氧化剂含量会升高。本研究表明,在低温弱光环境下,外源褪黑素提高了黄瓜幼苗的保护酶活性及抗氧化剂含量,尤其是 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT 处理的黄瓜幼苗 SOD、CAT、APX 活性显著升高,抗氧化剂 GSH 和 ASA 含量也显著增加,有效缓解了低温弱光对黄瓜幼苗细胞膜的破坏,从而降低了膜脂过氧化水平,表

现在黄瓜幼苗叶片电解质渗漏率和 MDA 含量显著降低。外源物质通过提高作物的保护酶活性来降低膜脂过氧化水平的研究较多,在黄瓜等作物上有类似的报道^[22-23]。也有研究表明,外源褪黑素可以提高高温胁迫下黄瓜幼苗保护酶的活性^[7]。

在叶片衰老过程中,外源褪黑素处理可延缓叶片叶绿素含量的降低^[24],本试验结果显示,外源褪黑素不仅可以维持低温弱光下黄瓜叶片较高的叶绿素含量,同时也使得黄瓜幼苗根系保持较高代谢活力,从而为提高黄瓜幼苗对低温弱光的适应能力奠定了基础。因此,外源褪黑素显著促进了低温弱光下黄瓜幼苗的生长,且随着处理浓度的增加,其促进效果越显著。

研究表明,低温胁迫直接影响植物细胞膜的结构和功能,不仅加剧植物的膜脂过氧化水平^[18],引起胞内物质外渗^[25];并且低温降低了细胞膜 ATP 酶的活性,降低细胞膜转运能力,从而影响细胞对物质的主动吸收和运输^[26],导致细胞膨压丧失、胞内溶质外渗。本研究结果表明,在低温弱光下,外源褪黑素可显著提高黄瓜幼苗质膜和液泡膜 H^+ -ATP 酶的活性,从而增强了细胞膜对物质的主动吸收和运输能力,较好地维持细胞电解质平衡,缓解了低温弱光对黄瓜幼苗细胞膜的影响。

总之,外源褪黑素处理缓解了低温弱光对黄瓜幼苗胁迫伤害程度。其一是通过提高黄瓜幼苗保护酶活性和抗氧化剂的含量,增强了清除植物体内活性氧能力;二是通过提高质膜和液泡膜 ATP 酶的活性,维持细胞膜主动运输能力,从而降低了黄瓜叶片膜脂过氧化水平,降低了黄瓜幼苗叶片电解质渗漏率和 MDA 含量。因此,低温弱光下,与对照相比,外源褪黑素处理提高了黄瓜叶片叶绿素的含量,增强了根系活力,促进了黄瓜幼苗的生长,其中 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ MT 处理效果较好。

参考文献:

- [1] CANSEV A, GULEN H, ERIS A. The activities of catalase and ascorbate peroxidase in Olive (*Olea europaea* L. cv. Gemlik) under low temperature stress[J]. *Hort. Environ. Biotechnol.*, 2011, **52**(2): 113–120.
- [2] AI X ZH(艾希珍), WANG X F(王秀峰), GUO Y K(郭延奎), et al. Effects of suboptimal temperature and low temperature under low light intensity on stomatal characteristics and chloroplast ultrastructure of cucumber seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2006, **39**(10): 2 063–2 068(in Chinese).
- [3] GAO ZH J(高志杰), WANG G H(王国华). Progress on chilling resistance of cucumber[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 2002, **17**(S1): 29–31(in Chinese).
- [4] LI C, WANG P, WEI Z W, et al. The mitigation effects of exogenous melatonin on salinity-induced stress in *Malus hupehensis*[J]. *Journal of Pineal Research*, 2012, **53**(3): 298–306.
- [5] POSMYK M M, KURAN H, 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.
- [6] ZHANG L J, JIA J F, XU Y, et al. Production of transgenic *Nicotiana sylvestris* plants expressing melatonin synthetase genes and their effect on UV-B-induced DNA damage[J]. *In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant*, 2012, **48**: 275–282.
- [7] XU X D(徐向东), SUN Y(孙 艳), SUN B(孙 波), et al. Effects of exogenous melatonin on active oxygen metabolism of cucumber seedlings under high temperature stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(5): 1 295–1 300(in Chinese).
- [8] ZHANG G Y(张贵友), LI P(李 萍), DAI Y R(戴尧仁). Arginine decarboxylase activity is increased in tobacco (*Nicotiana tabacum*) suspension cells by exogenous melatonin during cold stress[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2005, **22**(5): 555–559(in Chinese).
- [9] LIU W(刘 伟), AI X ZH(艾希珍), LIANG W J(梁文娟), et al. Effects of salicylic acid on the leaf photosynthesis and antioxidant enzyme activities of cucumber seedlings under low temperature and light intensity[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(2): 441–445(in Chinese).
- [10] 赵世杰, 刘华山, 董新纯. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1998: 146–148, 156–157.
- [11] CAKMAK I, MARSCHNER H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves[J]. *Plant Physiology*, 1992, **98**: 1 222–1 227.
- [12] ZHU ZH J(朱祝军), YU J Q(喻景权), GERENDAS J, et al. Effect of light intensity and nitrogen form on growth and activities of H_2O_2 -scavenging enzymes in tobacco[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 1998, **4**(4): 379–385(in Chinese).
- [13] ELLMAN G L. Tissue sulfhydryl groups[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1959, **82**(1): 70–77.
- [14] TANAKA K, SUDA Y, KONDO N, et al. O_3 tolerance and the ascorbate-dependent H_2O_2 decomposing system in chloroplasts[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1985, **26**(7): 1 425–1 431.
- [15] WANG T(汪 天), LI J(李 娟), GUO SH R(郭世荣), et al. Effects of exogenous polyamines on the growth and activities of H^+ -ATPase and H^+ -PPase in cucumber seedling roots under hypoxia stress[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 2005, **31**(6): 637–642(in Chinese).
- [16] ZHANG W H, LIU Y L. Relationship between tonoplast H^+ -ATPase activity, ion uptake and calcium in barley roots under NaCl stress[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, **44**(6): 667–672.
- [17] FANG X ZH(方学智), ZHU ZH J(朱祝军), et al. Effects of different concentrations of cadmium on growth and antioxidant system in *Brassica campestris* ssp. *chinensis*[J]. *Journal of Agro-Environment Science* (农业环境科学学报), 2004, **23**(5): 877–880(in Chinese).
- [18] CAMPOS P S, QUARTIN V, RAMALHO J C, et al. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. plants[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2003, **160**(3): 283–292.
- [19] CHO U H, PARK J O. Mercury-induced oxidative stress in tomato seedlings[J]. *Plant Science*, 2000, **156**(1): 1–9.
- [20] HERNANDEZ J Z, FERRER M A, JIMENEZ A, et al. Antioxidant systems and O_2^-/H_2O_2 production in the apoplast of pea leaves. Its relation with salt-induced necrotic lesions in minor veins[J]. *Plant Physiology*, 2001, **127**(3): 817–831.
- [21] CAO S F, ZHENG Y H, WANG K T, et al. Methyl jasmonate reduces chilling injury and enhances antioxidant enzyme activity in postharvest loquat fruit[J]. *Food Chemistry*, 2009, **115**(4): 1 458–1 463.
- [22] SHENG R Y(盛瑞艳), LI P M(李鹏民), XUE G X(薛国希), et al. Choline chloride protects cell membrane and the photosynthetic apparatus in cucumber seedling leaves at low temperature and weak light[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 2006, **32**(1): 87–93(in Chinese).
- [23] HAN B(韩 冰), HE CH X(贺超兴), YAN Y(闫 妍), et al. Effects of arbuscular mycorrhiza fungi on seedlings growth and antioxidant systems of leaves in cucumber under low temperature stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2011, **44**(8): 1 646–1 653(in Chinese).
- [24] ARNAO M B, HERNANDEZ-RUIZ J. Protective effect of melatonin against chlorophyll degradation during the senescence of barley leaves[J]. *Journal of Pineal Research*, 2009, **46**(1): 58–63.
- [25] GHAZVINI R F, BAGHBANHA M R, HATAMZADEH A, et al. Effect of water stress on freezing tolerance of Mexican lime (*Citrus aurantifolia* L.) seedlings[J]. *Horticulture, Environment and Biotechnology*, 2008, **49**(5): 276–280.
- [26] JIAN L CH(简令成). Advances of the studies on the mechanism of plant cold hardiness[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 1992, **9**(3): 17–22(in Chinese).