

茄子耐低温材料的筛选及其耐低温生理响应研究

包崇来,杜黎明,胡天华,朱琴妹,胡海娇,何群燕,毛伟海

(浙江省农业科学院蔬菜研究所,杭州 310021)

摘要:以 100 份茄子种质资源中筛选出的耐低温基因型材料 E659 和低温敏感基因型材料 E646 为试材,研究了低温处理对不同耐寒性茄子叶片的光抑制能力、丙二醛含量、电导率、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸酶(APX)和超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响。结果表明,在 4 °C 处理 5 d 后,与低温敏感材料 E646 相比,低温胁迫下筛选获得的极耐低温基因型材料 E659, F_v/F_m 比值下降较少,表明其 PSII 系统受损较少,而丙二醛含量和电导率上升幅度较低则表明膜脂过氧化反应引起的氧化损伤较轻。4 °C 低温处理 24h 之内,发现 E659 植株中抗坏血酸酶活性增高,过氧化氢酶和超氧化物歧化酶的活性损害减弱或时间推迟。可见,茄子耐低温基因型材料 E659 在低温胁迫下能快速启动应激反应,增强氧化系统清除能力,减轻低温对植株生长发育的伤害。

关键词:茄子;低温胁迫;光氧化反应;生理机制

Screen of Low-temperature Tolerant Cultivar and Analysis of Physiological Mechanism in Eggplant

BAO Chong-lai, DU Li-ming, HU Tian-hua, ZHU Qin-mei, HU Hai-jiao, HE Qun-yan, MAO Wei-hai

(The Institute of Vegetable, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021)

Abstract: In the study, we obtained a low-temperature tolerant cultivar E659 and a cold sensitive cultivar E646 by screening from 100 eggplant germplasm resources under low temperature stress. And the two cultivars were measured the photochemical capacity, oxidative damage, hydrogen peroxide accumulation, and antioxidant enzyme activities. The results showed that compared with E646, E659 had less decrease of F_v/F_m ratio and less increase of malondialdehyde(MDA) content and electrolyte leakage after 4 °C treatment for 5 days, which suggested demonstrating minor damage of PSII system and oxidative damage by lipid peroxidation in this cultivar, respectively. The ascorbate peroxidase (APX) of E659 increased and catalase (CAT) activity superoxide dismutase (SOD) reduced or delayed within 24 hours of 4 °C treatment. These conclusions indicated that the low-temperature tolerant cultivar E659 could possess a rapid response mechanism and had higher reactive oxygen species system(ROS) clearance capacity to lower cold injury.

Key words: eggplant; low temperature stress; photoxidative; physiological mechanism

茄子是起源于热带的喜温蔬菜作物,多数茄子品种在温度低于 7 ~ 8 °C 时,种子发芽和植株营养生长及开花结果都会受到阻碍,低温制约了茄子的生长发育,致使其产量和品质降低^[1]。阎世江等^[2]研究了低温处理下茄子成株期的一些农艺性状,结果表明低温处理对茄子的结果数影响较

大,进而严重影响产量。因此,选育耐低温茄子材料、探讨其耐低温的生理生化机制,对研究茄子耐低温分子调控机理、选育耐低温品种具有非常重要的意义。研究显示,持续 9 d 的夜间低温会造成番茄不可逆的 PSII 光抑制作用^[3]。水稻营养生长期阶段受到低温胁迫时,通过 PSII 系统的电离子运

收稿日期:2013-05-07 修回日期:2013-05-29 网络出版日期:2013-10-22

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20131022.1548.029.html>

基金项目:“十二五”农村领域国家科技计划项目(2012AA100103);浙江省重大科技项目(2012C12903);浙江省农科院创新提升工程项目(2012R23Y01E01)

第一作者研究方向为茄子育种与种质创新。E-mail:baocl@126.com

通信作者:毛伟海,研究方向为蔬菜育种与种质创新。E-mail:maowh@126.com

输会受到抑制,从而引起光抑制^[4]。因此维持较高的光化学反应能力,从而保持 PSII 系统的运输能力是耐低温所必须的。PSII 系统的损坏可能是由于氧化应激造成的,通过形成活性氧造成氧化损伤^[5]。植物体内有多种机制可以减少或防止氧化应激及其引起的不良影响。一个是通过无害辐射扩散过剩能量来防止活性氧形成。由玉米黄素和花药黄素的合成过程形成的叶黄素循环,是过剩能量无害辐射扩散的主要生理机制^[6]。另一个反应就是通过类胡萝卜素或抗氧化酶对活性氧(ROS, reactive oxygen species)进行解毒。抗氧化酶包括超氧化物歧化酶(SOD, superoxide dismutase)、抗坏血酸过氧化物酶(APX, ascorbate peroxidase)和过氧化氢酶(CAT, catalase)^[7-8]。

目前,已有多个报道通过研究抗氧化酶活性变化来探讨茄子耐低温生理机制。王风华等^[9]研究表明低温胁迫下 APX 活性先上升后下降,胁迫处理 72 h 时酶活性最高。张泽煌等^[10]报道在 0~5 ℃低温下,茄子叶片细胞膜透性增大,MDA 含量上升,细胞膜脂过氧化加剧,细胞膜损伤,SOD 和 CAT 活性上升,POD 活性保持相对稳定。张晓艳等^[11]研究表明,低温胁迫下不同组合茄子嫁接苗中,耐低温材料的 SOD、POD 和 CAT 活性均高于不耐低温材料。这些研究结果均表明茄子在低温胁迫时,体内的抗氧化酶活性会发生一系列的变化,但是在不同的品种材料之间,变化趋势是不同的。虽然已有多个研究探讨了茄子的耐低温生理机制,但还未见获得极耐低温茄子基因型材料的报道。本研究获得了 1 份耐低温性非常好的优异种质资源,对选育耐低温茄子新品系具有重要的意义。本研究主要通过测定茄子耐低温与低温敏感品种之间的光化学反应能力和光抑制及氧化损伤反应的区别,旨在探讨该耐低温基因型材料的耐低温机理,为耐低温基因的 QTL 定位、克隆奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料的培养与处理

供试材料为本课题组自主选育的 100 份茄子高代纯合自交系。在人工气候室中采用 50 孔穴盘育苗。育苗期间平均昼夜温度为 25 ℃/18 ℃,白天最大光强为 800 $\mu\text{mol}/\mu\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。幼苗长至 4 叶 1 心时进行低温处理。处理时采取逐步降温的方法。先在昼/夜温度为 15 ℃/10 ℃条件下处理 1 d,再置于昼/夜温度为 10 ℃/5 ℃下处理 1 d,最

后在昼夜温度为 4 ℃下处理 10 d。分别挑选极耐低温材料 E659 和低温敏感材料 E646,再一次播种生长后于 4 叶 1 心时期进行低温处理,处理方式与筛选时期相同。在昼夜温度为 4 ℃处理后,分别于 0 h、6 h、12 h、24 h、48 h、5 d 取样,用于叶绿素荧光参数和生理指标的测定。每次每品种各取 2 株,摘取叶片后迅速用液氮保存,贮存于 -72 ℃超低温冰箱。

1.2 叶绿素荧光参数的测定

用荧光计(英国 Lynn 公司 FMSI Hansatech)分别在对照和处理植株充分扩展的叶片上进行叶绿素荧光测量。叶片在黑暗下预处理 30 min,8000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ photons 曝光 0.8 s,收集数据。光系统 II (PS II) 最大光化学量子产量(F_v/F_m),内在量子产量 F_v/F_m' ,光化学淬灭 qP (photochemical quenching) 由荧光计自动计算得出。 F_v/F_m' 与 qP 的比例为 PSII 效率 P。

1.3 电导率的测定

分别取对照和处理样品 2 片完全舒展的叶片浸泡在 20 mL ddH₂O 中,25 ℃下震荡处理 2 h,然后用 mettler toledo 公司 Secen Easy Conductivity 电导率仪测量水电导率。样品在沸水中煮 30 min,冷却到室温,再次测量水电导率。煮沸后电导率/煮沸前电导率的比率为电导率。

1.4 抗氧化酶活性、膜脂过氧化反应和过氧化氢含量测定

准确称取 0.1 g 叶片组织,液氮研磨后加入 100 mmol/L K₂HPO₄-KH₂PO₄ 缓冲液 900 μL ,制成 10% 的组织匀浆,5000 g 离心 10 min,取上清,待测。超氧化物歧化酶 SOD、过氧化氢酶 CAT、丙二醛含量和过氧化氢 H₂O₂ 的测定方法按照南京建成生物工程研究所研制的试剂盒说明书进行,并按照各自说明书上提供的公式进行计算。

抗坏血酸过氧化物酶 APX 测定采用上海博耀生物公司生产的 APX 定量检测试剂盒(ELISA),按照试剂盒测定方法准备试剂、样品和标准品。加入准备好的样品、标准品和酶标试剂后,37 ℃反应 60 min,洗板 5 次,加入显色液,37 ℃显色 15 min,加入终止液,15 min 内在 450 nm 处测定 OD 值。

1.5 数据分析

3 次独立试验测定,每次测定试验重复 3 个样品,共 9 个数据进行分析。利用 Excel 2003 和 DPSv 9.50 统计软件对获得的数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 耐低温材料的筛选

100 份高代纯合自交系在 4 叶 1 心时经 4 °C 低温处理 10 d 后,基因型 E659 植株形态正常,生长良好,没有出现冷害症状(图 1),而其他基因型几乎都出现叶片萎缩,植株倒伏,呈现典型的冷害特征。基因型 E646 在 4 °C 低温处理后第 4 天叶片逐渐萎缩,第 10 天时所有植株叶片全部倒伏,症状最严重(图 1)。重复 3 次试验结果基本一致,说明基因型 E659 是 1 份耐低温材料。



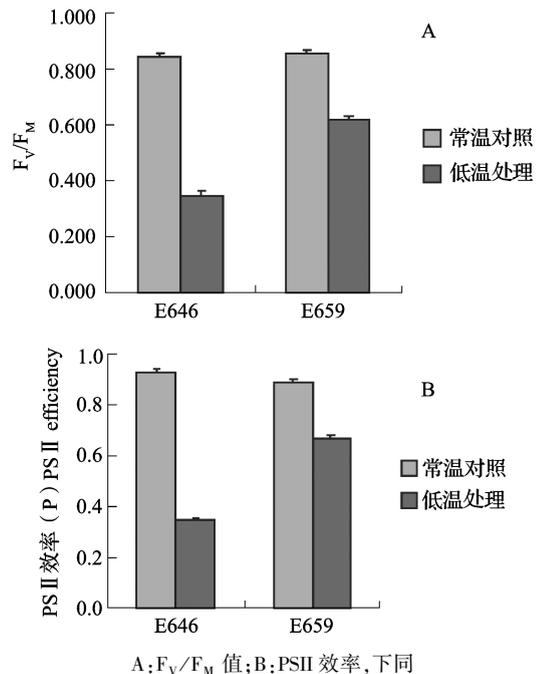
图 1 茄子幼苗低温处理 10 d 后植株生长状况

Fig. 1 The seedlings growth of genotypes E659 and E646 after low temperature stress for 10 days

E659 生长势强,株高 100 ~ 110 cm,第 1 雌花节位 9 ~ 10 节,花蕾紫色,中等大小。平均单株座果数 28.8 个,果长 31.2 cm,果粗 3.0 cm,单果重 110 g 左右,果形直,果皮紫红色,光泽好,外观漂亮,商品性好,耐低温性强,是一个很好的耐低温紫红长茄的亲本材料。

2.2 低温胁迫对茄子光化学反应能力的影响

F_v/F_m 代表 PSII 系统的最高效率,是光抑制反应的最佳体现指标。在低温处理 24 h 之前,2 种基因型的 F_v/F_m 比值没有明显变化。直到低温处理 5 d 后(图 2A),不耐冷基因型 E646 中, F_v/F_m 比值明显比未经低温处理的对照降低 60% 左右,而耐低温基因型 E659 中, F_v/F_m 比值比未处理的样品下降幅度较小。表明耐低温品系中光化学反应受损较少,光抑制能力较强,PSII 系统中最大效率 P 值与 PSII 光化学反应中的光吸收能力相对应。图 2B 表明,低温处理 5 d 后,与常温对照的材料相比,E646 中 P 值下降了将近 60%,而 E659 中 P 值只稍微下降,而且低温处理后,E659 中的 P 值明显高于不耐低温材料 E646,说明 E659 的光合系统在低温处理下受损较小,能维持较强的光化学反应能力。



A: F_v/F_m 值; B: PSII 效率, 下同

A: F_v/F_m ratio; B: PSII efficiency, the same as below

图 2 茄子幼苗低温处理 5 d 后基因型 E646 和 E659 的 F_v/F_m 值和 PSII 效率

Fig. 2 F_v/F_m ratio and PSII efficiency in eggplant seedlings of genotypes E646 and E659 after low temperature treatment for 5 days

2.3 低温胁迫对质膜稳定性的影响

机体通过酶系统产生氧自由基,攻击生物膜中的不饱和脂肪酸,从而引发膜脂过氧化反应,并因此形成膜质过氧化产物,如醛基丙二醛等。因此,可以通过测定丙二醛反应底物巴比妥酸 TBA 的含量变化来显示丙二醛的含量,从而反应膜脂过氧化反应,揭示细胞损伤情况。图 3A 表明,低温处理 5 d 后,不耐低温基因型 E646 中,丙二醛含量比未经低温处理的对照升高将近 7 倍;而在耐低温材料 E659 中,丙二醛含量与未经低温处理的对照相比,只升高了 3.5 倍左右,升高幅度为 E646 的一半,说明耐低温基因型中膜脂过氧化反应较弱,细胞损伤情况相对较轻。图 3B 表明,当低温处理 5 d 后,不耐低温基因型 E646 的电导率升高了 7 倍,而基因型 E659 约只升高了 4 倍,表明在耐低温基因型中,细胞膜的受损程度较低,离子渗漏程度较轻,而 E646 中,细胞膜破坏及离子渗漏严重。

2.4 低温胁迫对过氧化氢酶和抗氧化酶活性的影响

已有的研究表明,低温处理初期氧化反应指标非常重要^[5]。如图 4 显示,胁迫 6 h 后, H_2O_2 产量在耐冷基因型 E659 中快速增加,但是不耐冷材料 E646 中 H_2O_2 产量只见微弱升高,变化不大。基因型 E659 中的 H_2O_2 产量虽然从 12 h 就开始下降,

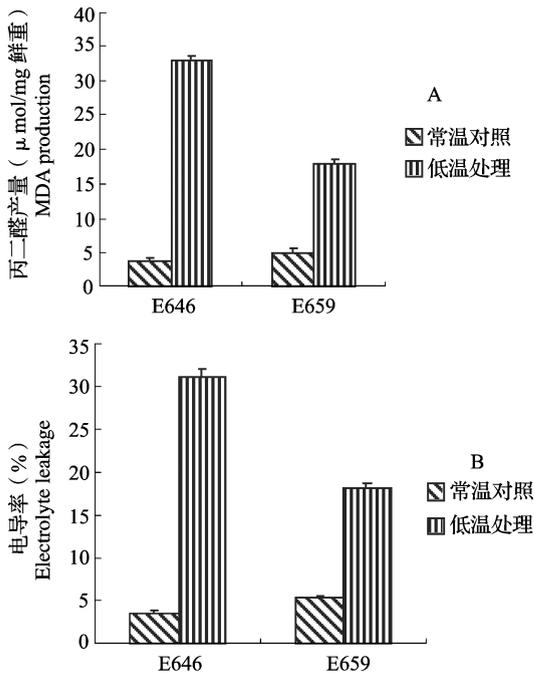


图3 茄子幼苗低温处理5d后对基因型E646和E659的丙二醛含量(A)和电导率(B)的影响

Fig. 3 Oxidative damage in eggplant seedling leaves of genotypes E646 and E659 subjected to low temperature stress for 5 days. (A) Malondialdehyde production measured. (B) Membrane integrity measured as relative ion leakage

但是到24 h时,一直都比基因型E646中的 H_2O_2 产量高,到了48 h时,2种材料中的 H_2O_2 产量才达到几乎一致。结果表明E659可能通过增加 H_2O_2 产量诱发某种调控机制来抵抗低温胁迫。

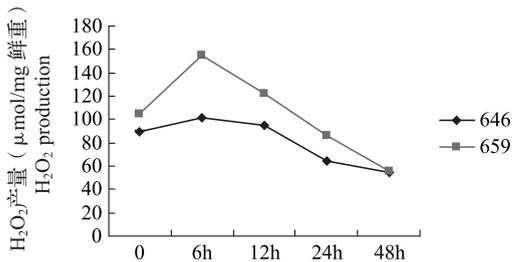
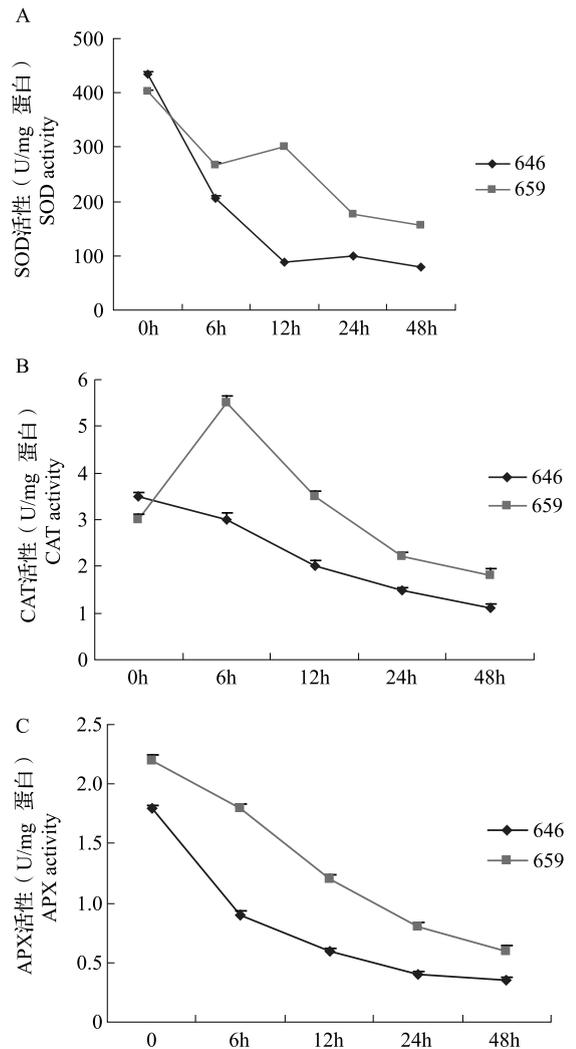


图4 茄子幼苗低温处理下基因型E646和E659中过氧化氢含量的变化

Fig. 4 H_2O_2 production in seedlings of the genotypes E646 and E659 subjected to low temperature stress

2种基因型在低温处理24~48 h时,SOD、CAT和APX的活性变化不大(图5)。但在胁迫处理24h之前,各种抗氧化酶的活性及变化程度都是不一样的。未经低温处理时,2种基因型中的同一种抗氧化酶活性差不多。超氧化物歧化酶SOD对机体的氧化与抗氧化平衡起着至关重要的作用,能清除超

氧阴离子自由基,保护细胞免受损伤。如图5A所示,在2种基因型中,处理6~48 h期间,SOD酶活性较未处理时均下降,但是不耐低温基因型E646中酶活性下降量显著多于耐低温基因型E659,表明基因型E646中SOD酶活性受低温影响较大,失活较严重。过氧化氢酶CAT能分解 H_2O_2 ,消除毒性。在开始低温处理6 h后,耐低温基因型E659中酶活性显著上升,几乎达到了2倍,12 h后开始缓慢下降到原来水平,到48 h时下降了40%左右。在不耐低温基因型E646中,低温处理开始时CAT酶活性就开始下降,12 h后下降了40%,到48 h时几乎下降了70%左右(图5B)。低温处理后,抗坏血酸过氧化



A: SOD 活性; B: CAT 活性; C: APX 活性

A: SOD activity, B: CAT activity, C: APX activity

图5 茄子幼苗低温处理下基因型E646和E659的活性氧清除系统抗氧化酶活性的变化
Fig. 5 Activity of ROS scavenging enzymes in seedlings of the genotypes E646 and E659 subjected to low temperature stress

物酶 APX 的活性也呈现下降,开始处理 6 h 时基因型 E646 中酶活性下降将近 50%,到 48 h 时下降了 70% 左右。而 E659 中,虽然酶活性到 48 h 时也下降了 70% 左右,但是到 6 h 之前,下降速度明显比 E646 慢。说明在不耐低温的材料中酶活性受低温影响较快且较强烈(图 5C)。

3 讨论

目前,已有部分关于茄子耐低温研究的报道^[9,12],但尚未见苗期在 4 ℃ 低温处理 10 d 后仍能保持正常生长状态,没有受到明显损害的种质材料。本研究获得的茄子耐低温基因型 E659,为茄子耐低温抗性种质资源的创制和耐低温新品种的选育提供了新的基因源,并可作为茄子耐低温分子调控机制研究的新材料。

植物受到低温胁迫时,会发生一系列生理生化反应^[13-16]。研究表明,在不耐冷水稻品系中,冷胁迫处理下的响应系统是 PSII 系统而不是 PSI 系统,最大效率因子 F_v/F_m 是光抑制反应的最佳指示剂^[17-19]。V. Bonnacerrere 等^[5] 研究表明,在耐低温水稻品种中,与冷敏感材料相比, F_v/F_m 比值下降幅度相对较小。不同的耐低温水稻品种中,抗性更强的基因型, F_v/F_m 比值更能维持在较高水平^[18],因此 F_v/F_m 比值可用来量化植物的耐低温抗性程度。研究表明,茄子幼苗在低温胁迫下,随着处理时间的延长, F_v/F_m 和 P 值均呈下降的变化趋势,表明低温处理均会损坏茄子的光反应系统;低温敏感材料 E646 的 F_v/F_m 和 P 值比耐低温材料 E659 下降幅度大,表明 E659 中的光反应系统 PSII 受损情况较轻,光化学反应能力较强,因此可抵抗低温胁迫,在长时间的低温处理下都能维持植株的正常生长。

抗氧化反应和细胞膜的完整性可衡量耐低温基因型的耐低温机制,如 M. R. Morsy 等^[13] 研究表明耐低温水稻基因型材料的抗氧化损害程度比冷敏感基因型材料相对较低,反应细胞膜完整性的电导率也是在冷敏感基因型中多升高了 6 倍。研究表明,在低温处理后,2 种基因型均出现膜脂过氧化反应,但基因型 E659 过氧化程度明显比低温敏感材料 E646 低,丙二醛含量在低温处理后升高倍数为 E646 的一半。电导率的测定结果也显示 E646 中电导率升高倍数是 E659 的 1.8 倍。表明在低温胁迫后,耐低温基因型 E659 细胞膜的受损程度明显要低于低温敏感基因型 E646,因此能保持比较完整的细胞性状,保证离子通道的完整性,使离子能正常运

输,防止离子的大量渗漏,从而确保植物能正常发育生长。而不耐低温基因型中由于细胞膜不完整,可能会出现离子大量外漏,从而导致细胞破碎,植株呈现倒伏、萎蔫,甚至死亡。李建设等^[20] 的研究结果也表明,低温下耐寒性强的品种能保持更好的细胞膜完整性和更低的 MDA 含量。张素勤等^[12] 研究表明,低温胁迫下耐冷性强的品种细胞受伤害程度较轻,耐冷性弱的品种则相反。

在正常情况下细胞内自由基的产生和清除处于一种动态平衡的状态,自由基过高或者过低都能引起机体损失^[21]。当 H_2O_2 浓度较低的时候,会阻止叶绿体 sulfhydryl-containing enzymes 的产生及抑制 PSII 系统蛋白的合成,光氧化系统受到损害。 H_2O_2 还是诱导氧化胁迫抵抗机制启动的信号因子^[5,22]。K. Y. Yun 等^[23] 研究表明,冷害处理的开始阶段,氧化胁迫会引起相应基因表达, H_2O_2 浓度的升高是引导这种反应的信号。V. Bonnacerrere 等^[5] 也表明水稻冷害胁迫时,主要在前 6 h 会发生 H_2O_2 浓度的急剧升高,而 24 h 后浓度恢复到原来表达水平。尽管这种变化在低温胁迫过程中的功能还未知,但可能正是由于这种 H_2O_2 浓度的急剧升高,启动 ROS 系统的一些响应调控途径^[5]。本试验中结果表明,低温处理 6 h 基因型 E659 中 H_2O_2 产量迅速增加,12 h 后 H_2O_2 产量仍显著高于未处理情况下的产量。而 E646 低温处理 12 h 前 H_2O_2 产量变化不大。到 24 h 后,2 种基因型中的 H_2O_2 产量区别不大。结果表明耐低温材料可能在低温处理开始的 12 h 之间,通过 H_2O_2 浓度的升高来启动响应的低温防御机制,与上述研究一致。

细胞在低温胁迫过程中会受到不同程度的氧化损伤,促进自由基的产生,引发膜脂过氧化作用,加速细胞内有害代谢产物的积累,造成次生伤害。氧化损伤是由于植物叶绿体中的 ROS 产量升高引起的,保持稳定 ROS 水平对应答胁迫十分重要^[21]。B. Demming-Adams 等^[6] 提出植物通过过量能量的安全释放及 ROS 系统清除的抵抗机制来抵御低温胁迫。细胞中也存在着清除这些自由基的多种途径,如 ROS 清除系统,包括超氧化物歧化酶 SOD、过氧化氢酶 CAT 和谷胱甘肽转移酶 GST 等在内的保护酶系统及内源抗氧化剂,防止或终止脂质过氧化。以往研究表明,许多物种中,如水稻和茄子,低温处理后很多耐低温和低温敏感材料中都会导致这些活性氧酶活性产生不同的变化^[7,8,13,24],表明活性氧导致的抗氧化代谢和氧化胁迫是植物应答低温胁迫的重要组成部分。人们认为,较高水平的酶活性能有

利于植物抵抗非生物胁迫^[25]。李建设等^[20]表明,低温下耐寒性强的品种能保持更高的 SOD 和 POD 等保护酶活性。张素勤等^[12]研究表明,低温胁迫下,耐冷性强的品种能维持较高的酶活性。本研究结果显示,当茄子经低温胁迫时,耐低温基因型 E659 中, CAT 的活性在开始的 6 h 内迅速升高,之后开始下降,但活性一直强于基因型 E646。SOD 和 APX 的活性在低温处理的时候开始下降,但 E659 中下降明显较少,一直到 48 h 后,都比 E646 中的酶活性强。因此本研究的结果也表明, E659 基因型能通过升高抗氧化酶活性如 CAT 或者尽量减少酶活性损耗如 SOD 和 APX 来维持 ROS 系统清除能力,抵抗低温胁迫,保证茄子植株正常生长。

本试验通过分析耐低温材料和低温敏感材料之间的光抑制和氧化损伤表明,茄子耐低温基因型 E659 也是通过过量能量的安全释放及 ROS 清除系统的抵抗机制来抵御低温胁迫。推断在低温胁迫开始的早期阶段能通过累积更多的 H₂O₂ 产量,启动基因表达抵抗低温胁迫。然后增强抗氧化物酶 CAT 的酶活性,尽量抵抗 SOD 和 APX 的失活,维持较强的 ROS 系统清除能力,进一步来抵抗低温胁迫。而随着胁迫时间的增长,则是通过保护系统 PSII,维持较强的光反应能力和保存细胞膜完整性来抵御低温危害,维持植株正常生长,因此能在低温胁迫处理 10 d 时还未出现冷害症状。

参考文献

[1] 日本农业渔村文化协会. 蔬菜生物生理学基础[M]. 北京农业大学,译. 北京:农业出版社,1985:281-294

[2] 阎世江,张继宁,刘洁. 低温下茄子成株期几个农艺性状的遗传分析[J]. 植物遗传资源学报,2012,13(5):884-889

[3] Liu Y F, Qi M F, Li T L. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery [J]. Plant Sci, 2012, 196:8-17

[4] Jeong S W, Choi S M, Lee D S, et al. Differential susceptibility of photosynthesis to light-chilling stress in rice (*Oryza sativa* L.) depends on the capacity for photochemical dissipation of light [J]. Mol Cell, 2002, 13:419-428

[5] Bonnacerrere V, Borsanib O, Diaz P, et al. Response to photooxidative stress induced by cold in *japonica* rice is genotype dependent [J]. Plant Sci, 2011, 180:726-732

[6] Demming-Adams B, Adams III W W. Photo protection and other responses of plants to high light stress[J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43:599-626

[7] Saruyama H, Tanida H M. Effect of chilling on activated oxygen-scavenging enzymes in low temperature-sensitive and tolerant cul-

tivars of rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Sci, 1995, 109: 105-113

[8] Huang M, Guo Z. Responses of antioxidative system to chilling stress in two rice cultivars differing in sensitivity[J]. Biol Plantarum, 2005, 49:81-84

[9] 王凤华,李光远,刘宝国,等. 低温胁迫对茄子幼苗 APX 活性的影响及 cDNA 序列克隆研究[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(13):5272-5277

[10] 张泽煌,黄碧琦,陈钟佃,等. 低温胁迫对茄子的伤害及茄子抗寒机理[J]. 福建农业学报, 2000, 5(1):40-42

[11] 张晓艳,徐坤. 低温胁迫下砧穗互作对茄子嫁接苗叶片抗氧化酶系统的影响[J]. 山东农业科学, 2009(6):39-41, 45

[12] 张素勤,程智慧,耿广东. 低温胁迫对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, 2006, 32(4):393-396

[13] Morsy M R, Jouve L, Hausman J F, et al. Alteration of oxidative and carbohydrate metabolism under abiotic stress in two rice (*Oryza sativa* L.) genotypes contrasting in chilling tolerance [J]. J Plant Physiol, 2007, 164:157-167

[14] Zbierzak A M, Porfirova S, Griebel T, et al. A TIR-NBS protein encoded by *Arabidopsis* Chilling Sensitive 1 (CHS1) limits chloroplast damage and cell death at low temperature [J]. Plant J, 2013, 75(4):539-552

[15] 刘春英,陈大印,盖树鹏,等. 高、低温胁迫对牡丹叶片 PS II 功能和生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(1):133-139

[16] Miura K, Furumoto T. Cold signaling and cold response in plants [J]. Int J Mol Sci, 2013, 14(3):5312-5337

[17] Hirotsu N, Makino A, Ushio A, et al. Changes in the thermal dissipation and the electron flow in the water-water cycle in rice grown under conditions of physiologically low temperature [J]. Plant Cell Physiol, 2004, 45:635-644

[18] Hirotsu N, Makino A, Yokota S, et al. The photosynthetic properties of rice leaves treated with low temperature and high irradiance [J]. Plant Cell Physiol, 2005, 46:1377-1383

[19] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide [J]. J Exp Bot, 2000, 51:659-668

[20] 李建设,耿广东,程智慧. 低温胁迫对茄子幼苗抗寒性生理生化指标的影响[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2003, 31(1):90-96

[21] 陈晓玲,张金梅,辛霞,等. 植物种质资源超低温保存现状及其研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2013, 14(3):414-427

[22] Cheng C, Yun K Y, Ransom H W, et al. An early response regulatory cluster induced by low temperature and hydrogen peroxide in seedlings of chilling-tolerant japonica rice [J]. BMC Genomics, 2007, 8:175-193

[23] Yun K Y, Park M R, Mohanty B, et al. Transcriptional regulatory network triggered by oxidative signals configures the early response mechanisms of *japonica* rice to chilling stress [J]. BMC Plant Biol, 2010, 10:16

[24] Guo Z, Ou W, Lu S, et al. Differential responses of antioxidative system to chilling and drought in four rice cultivars differing in sensitivity [J]. Plant Physiol Biochem, 2006, 44:828-836

[25] Turkan I, Melike B, Ozdemir F, et al. Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress [J]. Plant Sci, 2005, 168:223-231