

亚低温条件下外源褪黑素对甜瓜幼苗氮代谢及渗透调节物质的影响

高青海* 贾双双 苗永美 陆晓民 李慧敏

(安徽科技学院生命科学学院, 安徽蚌埠 233100)

摘要 以甜瓜品种‘羊角酥瓜’幼苗为试材,利用人工气候室进行亚低温处理(昼/夜 18 ℃/12 ℃)6 d,研究外源褪黑素(MT)对亚低温条件下甜瓜幼苗叶片氮代谢酶[硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)]活性、叶片总氮、铵态氮、硝态氮和渗透调节物质含量的影响.结果表明:与对照相比,亚低温处理降低了甜瓜总氮、硝态氮及硝酸还原酶活性,增加了铵态氮含量,抑制了甜瓜幼苗的生长.外源 MT 可显著提高亚低温下甜瓜幼苗氮代谢酶的活性,尤其可显著提高叶片 GS 和 GOGAT 活性,从而有效降低铵态氮含量;外源 MT 还可以提高叶片脯氨酸、可溶性蛋白质和可溶性糖的含量,进而降低了亚低温对细胞膜的伤害,表现为甜瓜叶片相对电导率和丙二醛(MDA)含量较低.总之,在亚低温条件下,外源 MT 在一定程度上可通过降低甜瓜叶片铵态氮含量和促进渗透调节物质的积累,降低膜质过氧化水平,从而增加其对亚低温的适应性.

关键词 亚低温;甜瓜;褪黑素;氮代谢;渗透调节物质

Effects of exogenous melatonin on nitrogen metabolism and osmotic adjustment substances of melon seedlings under sub-low temperature. GAO Qing-hai*, JIA Shuang-shuang, MIAO Yong-mei, LU Xiao-min, LI Hui-min (College of Life Sciences, Anhui Science and Technology University, Bengbu 233100, Anhui, China).

Abstract: The melon cultivar ‘Yangjiaosu’ was subjected to the treatment of 18 ℃/12 ℃ (day/night) in an artificial climate chamber for 6 days, and the activities of nitrogen metabolism related enzymes [nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS), glutamate synthase (GOGAT) and glutamate dehydrogenase (GDH)], the contents of total N, NO_3^- -N and NH_4^+ -N as well as the osmotic adjustment substances of melon leaf were then determined. The results showed that, compared with the control, sub-low temperature treatment reduced the contents of total N, NO_3^- -N and the NR activity, but increased the content of NH_4^+ -N, thereby leading to the growth inhibition of melon. Exogenous MT treatment significantly improved the activities of nitrogen metabolism related enzymes, especially the activities of GS and GOGAT, effectively reducing the content of NH_4^+ -N. Moreover, MT treatment increased the contents of proline, soluble protein and soluble sugar, and alleviated the damage of sub-low temperature on the cell membrane by reducing the relative electrical conductivity and MDA content of melon leaves. In short, this work suggested that exogenous MT would enhance the sub-low temperature adaptability of melon by decreasing the leaf content of NH_4^+ -N, increasing the contents of osmotic adjustment substances and reducing the membrane lipid peroxidation levels.

Key words: sub-low temperature; melon; melatonin; nitrogen metabolism; osmotic adjustment substance.

本文由安徽省教育厅自然科学重点研究项目(KJ2014A054)和安徽省自然科学基金项目(1208085QC55)资助 This work was supported by the Natural Science Foundation of Education Department of Anhui Province (KJ2014A054) and Anhui Provincial Natural Science Foundation (1208085QC55).

2015-07-27 Received, 2015-12-01 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaoqh1977@163.com

甜瓜 (*Cucumis melo*) 起源于我国及印度温暖湿润地区, 为喜温光、耐热的果菜, 已成为早春大棚等设施栽培的重要水果型蔬菜之一。在栽培过程中, 经常遇到低温、阴雨等不良环境的影响, 不仅抑制了甜瓜的生长发育^[1], 而且还延迟果实成熟、降低收益。亚适宜温度不仅对作物的光合、抗氧化酶活性、活性氧、膜质过氧化产生影响^[2-3], 同时也影响到作物的碳氮代谢, 进而影响作物的产量和品质。有关外源物质通过提高植物抗氧化酶活性、渗透调节物质等来缓解其对低温的适应研究较多^[4-6]。褪黑素 (melatonin, MT) 作为一类重要的吲哚类激素物质, 普遍存在于动植物和微生物体内, 其在生物内的含量因器官及时间不同而差异较大。近年来研究表明, 褪黑素在植物体内含量甚微, 却在生理调节、提高植物的抗逆性等方面起着重要的作用。作为植物体内氧化应激反应的第一道防线^[7], 褪黑素可以通过提高体内抗氧化酶的活性, 降低活性氧的积累, 从而增强作物对干旱、重金属、紫外线、低温等非生物胁迫适应能力^[8-10]。低温胁迫降低了作物的氮代谢关键酶的活性, 抑制其生长发育^[11]。外源物质褪黑素对逆境胁迫下氮代谢的影响尚无相关报道。为此, 本研究以甜瓜为材料, 研究亚低温条件下, 外源褪黑素对其氮代谢的影响, 探讨亚低温条件下外源 MT 对甜瓜氮代谢及渗透调节物质的调控作用, 为农业生产上使用简单的化学调控手段提高作物对低温胁迫的耐受性提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验于 2015 年 1 月—2015 年 6 月在安徽科技学院种植科技园人工气候室内进行。供试甜瓜品种为‘羊角酥瓜’, 甜瓜品种由安徽科技学院园艺教研室提供。选取饱满、整齐的甜瓜种子, 按照常规育苗程序浸种、催芽, 然后播种在装有基质的穴盘中。待子叶展平后浇灌营养液, 幼苗长至 2 叶 1 心时移栽到 9 cm×9 cm 的营养钵中。

1.2 试验处理

待幼苗长至 3 叶 1 心时开始试验处理, 选择大小一致甜瓜幼苗, 移至人工气候室内, 在常温 (昼/夜 25 °C/18 °C±1 °C) 下培养 3 d 后开始亚低温处理。试验共设 3 个处理, 分别为 CK (常温: 昼/夜 25 °C/18 °C±1 °C), T₁ (亚低温: 昼/夜 18 °C/12 °C±1 °C), T₂ (亚低温: 昼/夜 18 °C/12 °C±1 °C, 外源喷施 200 μmol·L⁻¹ MT), 每处理 40 株, 重复 3 次。T₂ 处理

每天喷施 1 次 200 μmol·L⁻¹ MT, 其他处理喷施蒸馏水, 每次喷施以叶片均匀附着一层小水滴为准。本试验 MT 施用浓度是在前期预备试验基础上得出的。各处理光照条件一致, 光量子通量密度为 400 μmol·m⁻²·s⁻¹, 处理 3 和 6 d 时进行取样, 测定相关指标。各生长指标测定重复 5 次, 生理指标测定重复 3 次。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 生物量的测定 在处理 6 d 时, 利用游标卡尺及电子天平测量甜瓜幼苗株高 (茎基部到生长点的高度)、茎粗、地上部和根系鲜质量。每处理统计 10 株, 重复 5 次, 取平均值。

1.3.2 氮代谢相关生理指标的测定 在处理 3、6 d 时, 另取处理后的甜瓜幼苗 8 株, 剪取叶片, 清洗擦干, 去除叶脉, 剪碎混合后进行相关生理指标的测定, 每组处理 3 次重复。硝酸还原酶 (NR) 和谷氨酰胺合成酶 (GS) 活性的测定参照 Debouba 等^[12] 的方法, 谷氨酸合酶 (GOGAT) 和谷氨酸脱氢酶 (GDH) 活性的测定参照 Debouba 等^[13] 的方法。

1.3.3 渗透调节物质的测定 可溶性蛋白质含量、脯氨酸含量、可溶性糖含量、相对电导率和丙二醛 (MDA) 含量测定参照高俊凤^[14] 的方法。

1.3.4 叶片总氮、铵态氮及硝态氮的测定 采用凯式定氮法^[15]。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 和 DPS 6.55 软件进行数据分析, 采用 Duncan 新复极差法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗生物量的影响

由表 1 可以看出, 与常温相比, 亚低温条件下甜瓜幼苗的生长受到抑制, 表现在株高、茎粗和植株鲜质量显著降低。喷施外源 MT 处理的各项指标均高于 T₁ 处理, 但仍低于对照。在处理 6 d 时, T₂ 处理的株高、地上部鲜质量、根系鲜质量分别比 T₁ 处理高 15.2%、12.7% 和 15.7%。由此说明, 叶面喷施 200 μmol·L⁻¹ MT 缓解了亚低温对甜瓜幼苗生长的抑制, 且效果显著。

2.2 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗叶片氮含量的影响

由表 2 可知, 与常温处理相比, 亚低温处理不仅降低了甜瓜对氮素的吸收, 叶片总氮含量有所减少, 而且还影响了甜瓜叶片内氮素存在形态及其含量,

表 1 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗生长的影响
Table 1 Effects of MT on growth of melon seedlings under sub-low temperature

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	茎粗 Stem diameter (cm)	地上部鲜质量 Shoot fresh mass (g·plant ⁻¹)	根系鲜质量 Root fresh mass (g·plant ⁻¹)
CK	15.42±0.91a	0.41±0.02a	14.48±0.82a	4.48±0.29a
T ₁	11.65±0.63c	0.38±0.02a	10.36±0.52c	3.25±0.21c
T ₂	13.42±0.57b	0.39±0.02a	11.68±0.49b	3.76±0.25b

同列数据后不同字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$) Different letters following the data in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

表 2 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗叶片总氮、硝态氮、铵态氮和可溶性蛋白含量的影响
Table 2 Effects of MT on total N, NO₃⁻-N, NH₄⁺-N and soluble protein of melon seedling leaves under sub-low temperature

处理 Treatment	时间 Time (d)	总氮 Total N (mg·g ⁻¹ DM)	硝态氮 NO ₃ ⁻ -N (mg·g ⁻¹ DM)	铵态氮 NH ₄ ⁺ -N (mg·g ⁻¹ DM)	可溶性蛋白 Soluble protein (mg·g ⁻¹ FM)
CK	3	35.6±1.8a	5.8±0.30a	0.48±0.03c	4.8±0.25a
	6	36.8±1.9a	5.7±0.30a	0.49±0.04c	4.9±0.26a
T ₁	3	27.8±1.4b	3.4±0.18c	0.72±0.05a	6.2±0.32b
	6	28.5±1.5b	3.5±0.1c	0.69±0.05a	5.1±0.25b
T ₂	3	28.2±1.5b	4.2±0.22b	0.52±0.03b	7.5±0.39a
	6	27.6±1.3b	4.1±0.20b	0.51±0.04b	6.9±0.32a

其中,硝态氮含量降低,而铵态氮含量和可溶性蛋白含量则显著增加 ($P<0.05$). 与 T₁ 处理相比,叶面喷施 200 μmol·L⁻¹ MT, 尽管没有提高甜瓜叶片总氮的含量,但增加了叶片硝态氮含量,在处理 3 d 时,比 T₁ 处理增加了 23.5%; 同时 MT 处理还降低了叶片中铵态氮的含量,如处理 6 d 时 T₂ 处理比 T₁ 处理降低了 20.3%,但仍高于对照处理. 叶片喷施 MT 还促进了甜瓜叶片可溶性蛋白的合成,其含量显著高于其他处理. 由此说明,亚低温条件下,叶片喷施 MT 可显著降低叶片铵态氮的含量,提高硝态氮和可溶性蛋白的含量,进而促进其对亚低温环境的适应.

2.3 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗叶片氮代谢酶活性的影响

氮代谢是植物幼苗的主要代谢活动,氮代谢水平直接关系到植物的生长发育. 由表 3 可知,与对照处理相比,亚低温处理显著降低了甜瓜叶片 NR、

GDH 活性,但是诱导了 GS 和 GOGAT 活性,在处理 3 d 时,T₁ 处理的甜瓜叶片 NR 和 GDH 活性分别比对照降低了 26.4% 和 22.7%,而其 GS 和 GOGAT 活性分别比对照提高了 21.8% 和 12.9%. 随着处理的进行,叶片 GS 和 GOGAT 活性有所降低,而喷施 MT 可显著提高其活性,如在处理 6 d 时,T₂ 处理的甜瓜叶片 GS 和 GOGAT 活性比 T₁ 分别提高了 51.9% 和 25.8%; 叶片喷施 MT 对 NR 和 GDH 活性的影响不大. 由此说明,亚低温条件下,氮代谢关键酶 GS 和 GOGAT 活性有所升高,随着低温处理时间的延长,其活性有所降低; 叶片喷施 MT 可有效提高 GS 和 GOGAT 活性,促进甜瓜叶片氮的同化.

2.4 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

由图 1 可知,与对照处理相比,亚低温处理甜瓜叶片脯氨酸和可溶性糖含量显著增加,尤其是喷施

表 3 MT 对亚适温条件下甜瓜幼苗叶片 RN、GS、GOGAT 和 GDH 活性的影响
Table 3 Effects of MT on NR, GS, GOGAT and GDH activities of melon seedling leaves under sub-low temperature

处理 Treatment	时间 Time (d)	NR (μg·g ⁻¹ FM·h ⁻¹)	GS (μmol·g ⁻¹ FM·h ⁻¹)	GOGAT (μmol·g ⁻¹ FM·min ⁻¹)	GDH (μmol·g ⁻¹ FM·min ⁻¹)
CK	3	56.8±2.9a	6.4±0.33b	25.6±1.23c	96.8±4.21a
	6	60.4±3.2a	6.6±0.34b	24.8±1.20c	97.4±5.20a
T ₁	3	41.8±2.0b	7.8±0.40a	28.9±1.42b	78.9±4.12b
	6	42.4±2.1b	5.4±0.29c	23.6±1.24c	79.4±3.94b
T ₂	3	43.5±2.2b	8.9±0.41a	32.6±1.65a	81.2±4.15b
	6	44.3±2.2b	8.2±0.38a	29.7±1.52b	79.6±3.85b

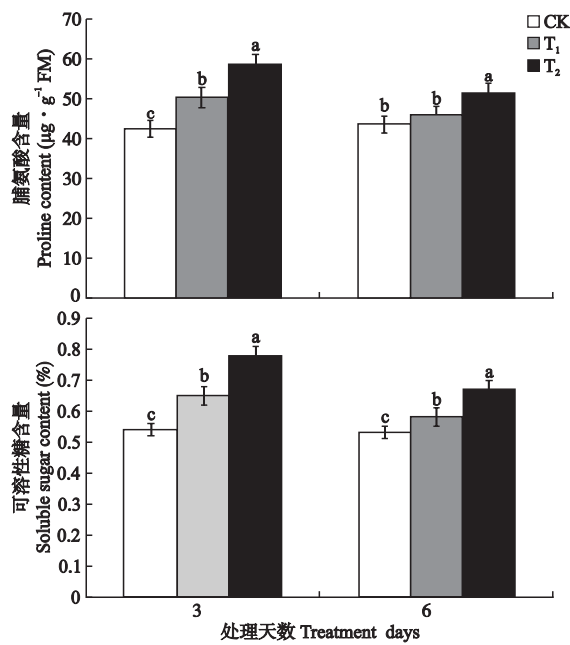


图 1 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

Fig.1 Effects of MT on leaf proline and soluble sugar contents of melon seedlings under sub-low temperature.

不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different letters meant significant difference among treatments at 0.05 level.

MT 处理的甜瓜叶片,在处理 3 d 时,其脯氨酸和可溶性糖含量分别比对照高 38.1% 和 44.4%;随着亚低温处理时间的延长, T₁ 处理叶片脯氨酸和可溶性糖含量迅速降低,叶面喷施 MT 可有效缓解甜瓜叶片脯氨酸和可溶性糖含量的降低,在处理 6 d 时,其脯氨酸和可溶性糖含量比 T₁ 处理分别高 12.0% 和 15.5%.由此说明,亚低温条件下,叶面喷施 MT 可显著提高甜瓜叶片脯氨酸和可溶性糖积累量,从而有效调节细胞内水分平衡和保护细胞膜的结构,减少对细胞的破坏.

2.5 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗叶片相对电导率和 MDA 含量的影响

从图 2 可以看出,与对照的常温处理相比,亚适温下甜瓜叶片相对电导率和 MDA 含量显著增加 ($P < 0.05$).尤其是在处理 6 d 时, T₁ 处理下甜瓜叶片相对电导率达 32.4%;叶片喷施 MT 后可显著降低甜瓜叶片相对电导率,比 T₁ 处理降低了 16.4%.亚低温也加重了甜瓜叶片细胞膜脂过氧化水平, T₁ 处理下甜瓜幼苗叶片 MDA 含量明显升高,在处理 3 d 时达到 3.5 nmol · g⁻¹ FM,叶面喷施 MT 可显著缓解叶片 MDA 含量的升高,处理 3 d 时仅为 2.8 nmol · g⁻¹ FM.由此说明,叶面喷施 MT 可以有效缓解亚适温条件对甜瓜叶片细胞膜的伤害.

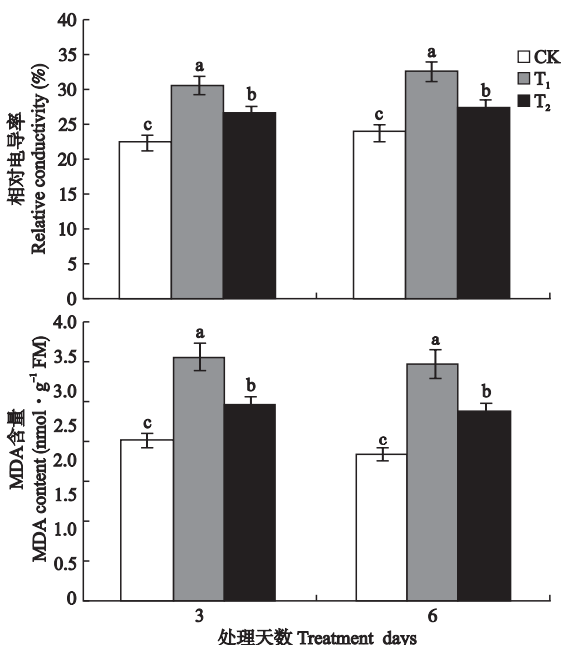


图 2 MT 对亚低温条件下甜瓜幼苗叶片相对电导率和 MDA 含量的影响

Fig.2 Effects of MT on relative conductivity and MDA content of melon seedling leaves under sub-low temperature.

3 讨 论

植物从土壤中吸收氮素形态主要是硝态氮和铵态氮,植物吸收硝态氮,一部分在叶片中还原,另一部分在根系中还原为铵态氮,之后铵态氮被迅速同化为氨基酸及蛋白质,以降低其在细胞组织中的大量积累,减少毒害.正常环境条件下,植物主要通过 GS 和 GOGAT 协同完成氮转化过程^[16-17].其中 GS 普遍存在于各种植物组织中,是处于氮代谢中心的多功能酶,参与多种代谢,对氮具有很高的亲和力,在 ATP 存在下,催化谷氨酸 (Glu) 与氨合成谷氨酰胺 (Gln),而 Gln 在 GOGAT 的催化下合成 2 分子的 Glu,并且 Glu 和 Gln 是植物体内氨基酸、蛋白质等大分子合成的主要供体^[18];而且 GS 还与作物的产量、氮素利用效率、抗逆性^[19]等有着直接的关系.当植物遇到干旱、土壤紧实、高温等逆境胁迫时,植物根系对氮素的吸收减少,氮代谢关键酶 NR、GS、GOGAT 活性降低,硝态氮和铵态氮转化受到影响,铵态氮含量增加,氨基酸和蛋白质的合成受到抑制^[20-22].本试验结果表明,与对照相比,亚低温降低了甜瓜叶片总氮和硝态氮的含量,同时也提高了叶片中的铵态氮含量;喷施外源 MT 尽管没有提高叶片总氮含量,但可显著提高甜瓜叶片 GS 和 GOGAT 活性,加速了叶片铵态氮同化,降低了叶片铵态氮含

量,减轻了铵毒害^[23]。

有研究表明,低温诱导植物根系 GS 活性升高,加快铵的同化^[24]。本研究发现,亚低温也诱导了甜瓜叶片 GS 和 GOGAT 活性,但随着处理时间的延长,其叶片 GS 和 GOGAT 活性降低,这可能是由于长时间亚低温胁迫下,植物氮代谢过程中缺乏底物和所需要的 ATP 等能量造成的^[25]。喷施外源 MT 可显著提高甜瓜叶片 GS 和 GOGAT 活性,从而促进了铵的同化,减少铵在叶片内的积累,这与前人在黄瓜幼苗上的研究结果相似^[22]。

植物细胞膜是对低温最为敏感的细胞器。植物遭受低温胁迫后,细胞膜受损,膜透性增加,细胞内电解质外渗,膜质过氧化加剧^[4]。植物为了适应低温环境,体内会积累大量的脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白等渗透调节物质,一是可以提高细胞内渗透势,维持细胞内膨压,防止细胞过度失水;二是稳定细胞器结构,调节细胞膜的运输能力,保护组织不受低温损伤等作用^[26]。本试验结果显示,亚低温条件下,甜瓜幼苗可溶性蛋白、脯氨酸及可溶性糖含量升高,尤其是喷施外源 MT,叶片细胞内渗透调节物质含量增加显著,而且还维持较高的水平,维持细胞渗透平衡,减少细胞失水,从而降低了甜瓜叶片相对电导率和 MDA 的含量。这可能是由于外源 MT 作为亲水和亲脂的特性物质,很容易进入细胞内,吸附在细胞膜上,维持细胞膜的稳定性^[27];同时外源 MT 处理可提高植物体内多胺的合成,从而提高了甜瓜对亚低温的适应能力^[28]。

总之,亚低温降低了甜瓜叶片总氮、硝态氮的含量及 NR、GDH 活性,而且叶片铵态氮含量显著升高,细胞膜受损,生长受到抑制;叶片喷施一定浓度的 MT,不仅可显著提高甜瓜叶片 GS 和 GOGAT,有效降低甜瓜叶片铵态氮的含量;而且还促进叶片可溶性蛋白、脯氨酸及可溶性糖含量迅速积累,并保持较高的水平,有效缓解了细胞内的渗透压,保护了细胞膜的稳定性及运输功能,表现在电解质渗漏率和 MDA 含量降低。因此叶片喷施 MT 可提高甜瓜对亚低温的适应能力。

参考文献

- [1] Wang Y-K (王亚坤), Gao Q-H (高青海). Effects of sub-low temperature on the physiological characteristics of different varieties of melons. *Journal of Anhui Science and Technology University* (安徽科技学院学报), 2014, **28**(1): 41–45 (in Chinese)
- [2] Yang Q-Y (杨全勇), Wang X-F (王秀峰), Han Y-R

- (韩宇睿), *et al.* Effects of NO_3^- stress on cucumber seedling growth and magnesium absorbing under suboptimal temperature. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(5): 1343–1350 (in Chinese)
- [3] Gao Q-H (高青海), Wang Y-K (王亚坤), Lu X-M (陆晓民), *et al.* Effects of exogenous melatonin on growth and antioxidant system of leaves in cucumber seedlings under low temperature and weak light stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2014, **34**(8): 1608–1613 (in Chinese)
- [4] Zhang M (张蒙), Wang X-F (王秀峰), Zhang F-Y (张帆洋), *et al.* Effects of chlorophyllin-iron on osmotic adjustment and activities of antioxidative enzymes in cucumber seedlings under suboptimal temperature. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(12): 3527–3532 (in Chinese)
- [5] Xu PL, Guo YK, Bai JG, *et al.* Effects of long-term chilling on ultrastructure and antioxidant activity in leaves of two cucumber cultivars under low light. *Physiologia Plantarum*, 2008, **132**: 467–478
- [6] Długosz-Grochowska O, Leja M, Grabowska A, *et al.* The effect of preliminary chilling of broccoli transplants on some antioxidative parameters. *Folia Horticulturae*, 2012, **24**: 131–139
- [7] Tan DX, Hardeland R, Manchester LC, *et al.* Functional roles of melatonin in plants, and perspectives in nutritional and agricultural science. *Journal of Experimental Botany*, 2012, **63**: 577–597
- [8] Zhang N, Zhao B, Zhang HJ, *et al.* Melatonin promotes water-stress tolerance, lateral root formation, and seed germination in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Pineal Research*, 2013, **54**: 15–23
- [9] Turk H, Erdal S, Genisel M, *et al.* The regulatory effect of melatonin on physiological, biochemical and molecular parameters in cold-stressed wheat seedlings. *Plant Growth Regulation*, 2014, **74**: 139–152
- [10] Galano A, Tan DX, Reiter RJ. Melatonin as a natural ally against oxidative stress: A physicochemical examination. *Journal of Pineal Research*, 2011, **51**: 1–16
- [11] Chen X-Y (陈笑莹), Song F-B (宋凤斌), Zhu X-C (朱先灿), *et al.* Effect of arbuscular mycorrhizal fungus on nitrogen metabolism of maize seedlings under low temperature stress. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 2014, **29**(4): 205–212 (in Chinese)
- [12] Debouba M, Gouia H, Suzuki A, *et al.* NaCl stress effects on enzymes involved in nitrogen assimilation pathway in tomato "*Lycopersicon esculentum*" seedlings. *Journal of Plant Physiology*, 2006, **163**: 1247–1258
- [13] Debouba M, Maâroufi-Dghimi H, Suzuki A, *et al.* Changes in growth and activity of enzymes involved in nitrate reduction and ammonium assimilation in tomato seedlings in response to NaCl stress. *Annals of Botany*, 2007, **99**: 1143–1151
- [14] Gao J-F (高俊凤). *Experimental Guidance of Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 2006 (in Chinese)

- [15] Leleu O, Vuylsteker C. Unusual regulatory nitrate reductase activity in cotyledons of *Brassica napus* seedlings: Enhancement of nitrate reductase activity by ammonium supply. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**: 815–823
- [16] Gajewska E, Sklodowska M. Nickel-induced changes in nitrogen metabolism in wheat shoots. *Journal of Plant Physiology*, 2009, **166**: 1034–1044
- [17] Lam HM, Coschigano KT, Oliveira IC, *et al.* The molecular-genetics of nitrogen assimilation into amino acids in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*, 1996, **47**: 569–593
- [18] Ding B-Q (丁邦琴), Li T-J (李铁军). Differential gene expression of the high glutamine producing strain of *Arthrobacter globiformis* in the different NH_4^+ concentration. *Genomics and Applied Biology* (基因组学与应用生物学), 2013, **32**(1): 41–45 (in Chinese)
- [19] Rana NK, Mohanpuria P, Yadav SK. Expression of tea cytosolic glutamine synthetase is tissue specific and induced by cadmium and salt stress. *Biologia Plantarum*, 2008, **52**: 361–364
- [20] Hao J-H (郝敬虹), Yi Y (易 旻), Shang Q-M (尚庆茂), *et al.* Effect of exogenous salicylic acid on nitrogen assimilation of cucumber seedling under drought stress. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2012, **39**(1): 81–90 (in Chinese)
- [21] Wang D-Y (王德玉), Sun Y (孙 艳), Zheng J-X (郑俊骞), *et al.* Effects of soil compaction stress on the growth and nitrogen metabolism of cucumber roots. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(5): 1394–1400 (in Chinese)
- [22] Zhao N (赵 娜), Sun Y (孙 艳), Wang D-Y (王德玉), *et al.* Effects of exogenous melatonin on nitrogen metabolism in cucumber seedlings under high temperature stress. *Plant Physiology Journal* (植物生理学报), 2012, **48**(6): 557–564 (in Chinese)
- [23] Chai X-Q (柴小清), Yin L-P (印莉萍), Liu X-L (刘祥林), *et al.* Influence of different concentrations of NO_3^- and NH_4^+ on the activity of glutamine synthetase and other relevant enzymes of nitrogen metabolism in wheat roots. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1996, **38**(10): 803–808 (in Chinese)
- [24] Wang Y (王 英), Lv D-G (吕德国), Qin S-J (秦嗣军), *et al.* Effects of low-temperature on enzymes activities of nitrogen metabolism and free amino acids contents in root of *Malus baccata* Borkh. and *Malus hupehensis* Rehd. seedlings. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2010, **37**(2): 179–184 (in Chinese)
- [25] Kyaing MS, Gu L-J (顾立江), Cheng H-M (程红梅). The role of nitrate reductase and nitrite reductase in plant. *Current Biotechnology* (生物技术进展), 2011, **1**(3): 159–164 (in Chinese)
- [26] Zhang B-Q (张保青), Yang L-T (杨丽涛), Li Y-R (李杨瑞). Comparison of physiological and biochemical characteristics related to cold resistance in sugarcane under field conditions. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2011, **37**(3): 496–505 (in Chinese)
- [27] Turk H, Erdal S, Genisel M, *et al.* The regulatory effect of melatonin on physiological, biochemical and molecular parameters in cold-stressed wheat seedlings. *Plant Growth Regulation*, 2014, **74**: 139–152
- [28] Szafranska K, Glinska S, Janas KM. Ameliorative effect of melatonin on meristematic cells of chilled and rewarmed *Vigna radiata* roots. *Biologia Plantarum*, 2013, **57**: 91–96

作者简介 高青海,男,1977年生,博士,副教授.主要从事蔬菜高产栽培生理生态研究. E-mail: gaoqh1977@163.com

责任编辑 张凤丽