

外源 NO 供体 SNP 对 PEG 模拟干旱胁迫下高羊茅种子萌发及幼苗抗性生理的影响

回振龙^{1,2} 李自龙^{1,2} 李朝周^{1,2} 张鑫¹ 徐毅¹ 张晓芳¹ 王栋¹

(1. 甘肃农业大学 生命科学技术学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 甘肃农业大学, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 以高羊茅为研究对象, 采用不同 PEG 模拟干旱处理(CK、10% PEG、0.1 mmol/L SNP + 10% PEG、1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 等)方法, 就外源 NO 供体 SNP 对高羊茅种子的萌发、幼苗生长及抗逆性的影响进行了探讨。结果表明, 在 PEG 模拟干旱胁迫下, 高羊茅种子的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数和幼苗叶绿素含量较对照呈下降趋势, 而幼苗丙二醛(MDA)、脯氨酸、可溶性糖、超氧阴离子(O_2^-)和过氧化氢(H_2O_2)含量呈上升趋势, 超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性则呈现先升高后降低的趋势。上述结果说明 PEG 模拟的干旱胁迫, 使得高羊茅在种子萌发及幼苗生长过程中遭受逆境胁迫, 且生长发育受到显著抑制。经外源 NO 供体 SNP 处理后, 模拟干旱胁迫下的高羊茅种子发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数和幼苗叶片叶绿素、脯氨酸、可溶性糖含量及 SOD、POD、CAT 活性均显著升高, 而幼苗叶片 MDA、 O_2^- 和 H_2O_2 含量显著下降, 说明外源 NO 供体 SNP 处理后使 PEG 模拟干旱胁迫下高羊茅的生长发育得到了促进, 减轻了干旱胁迫对高羊茅造成的伤害, 提高了植株的整体抗旱性。通过对比几种不同 SNP 浓度, 结果说明 0.1 mmol/L SNP 对 PEG 模拟干旱胁迫下高羊茅种子萌发及幼苗的保护效应较为显著。

关键词: 外源 NO 供体; 硝普钠; 高羊茅; PEG; 干旱胁迫; 萌发; 抗性

中图分类号: S567.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2013)04-0086-07

Inuelfnces of Exogenous Nitric Oxide Donor SNP on Seed Germination and Seedling Resistance Physiology in *Festuca arundinacea* under PEG Simulated Drought Stress

HUI Zhen-long^{1,2} , LI Zi-Long^{1,2} , LI Chao-Zhou^{1,2} , ZHANG Xin¹ , XU Yi¹ ,
ZHANG Xiao-fang¹ , WANG Dong¹

(1. College of Life Science and Technology ,Gansu Agricultural University ,Lanzhou 730070 ,China; 2. Gansu Provincial Key Laboratory of Agriidland Crop Science ,Gansu Agricultural University ,Lanzhou 730070 ,China)

Abstract: The seed germination ,seedling growth and stress resistance of *Festuca arundinacea* were discussed in this paper as the different treatment(CK ,10% PEG ,0.1 mmol/L SNP + 10% PEG ,1.0 mmol/L SNP + 10% PEG) were carried out in the experiments. The results showed that *Festuca arundinacea* seed germination rate ,germinating energy ,germination index ,vigor index and seedling chlorophyll content and catalase(CAT) activities were downward trend ,but the content of malondialdehyde(MDA) ,proline ,soluble sugar ,superoxide anion(O_2^-) and hydrogen peroxide(H_2O_2) of seedling leaves increased ,the activities of superoxide dismutase(SOD) and peroxidase (POD) increased firstly and then decreased under the simulated drought stress. The results also showed that the growth and development of *Festuca arundinacea* were inhibited significantly under the simulated drought stress and the seedling suffered from drought stress. As being treated with the exogenous NO donor SNP ,the *Festuca arundinacea* seed germination rate ,germinating energy ,germination index ,vigor index ,and the leaves' content of chlorophyll ,proline and soluble sugar ,the activities of SOD ,POD and CAT increased ,the content of MDA , O_2^- and H_2O_2 declined. The results also showed that the growth and development of *Festuca arundinacea* were promoted ,injury miti-

收稿日期: 2013-05-13

基金项目: 国家科技支撑计划课题项目(2012BAD06B03) ; 甘肃省科技重大专项(1102NKDM025) ; 甘肃省农牧厅项目(GNSW-2012-21)

作者简介: 回振龙(1988-) ,男,辽宁黑山人,在读硕士,主要从事植物生态生理的研究。

通讯作者: 李朝周(1963-) ,男,山东苍山人,教授,博士,主要从事植物抗性生理及相关领域的教学和研究。

gated when the seedlings enduring the PEG simulated drought stress being treated with the exogenous NO donor SNP. So it can be concluded that when the seedlings being treated with exogenous NO donor SNP, the protective effect is significant when the seedlings suffered from the 10% PEG solution simulated drought stress.

Key words: Exogenous NO donor; Sodium nitroprusside; *Festuca arundinacea*; PEG; Drought stress; Germination; Resistance

草坪是用多年生矮小草本植株密植,并经修剪的人工草地。草坪在城市园林绿化中扮演着重要的角色,它能大大改善居民的生活环境,对环境的保护作用也是意义重大。草坪又是高速公路、铁路、飞机场护堤、绿化以及防止水土流失、保障基础设施的重要辅助设施^[1]。根据近年我国开展的一系列草坪草种适应性研究,坪用高羊茅是我国常见的三大草坪草种之一,为冷季型禾本科地被植物,适用于我国北方地区,它具有建坪快、根系深、耐贫瘠土壤等特点^[2]。然而高羊茅养护过程中需要大量的水分进行灌溉,以保持其正常的生长,但是灌溉水并没有完全用于高羊茅的生理代谢,部分因蒸腾与下渗而散失和流走,所以北方地区自然的干旱和半干旱条件也极大地影响了草坪草的种植和生长。

植物在干旱环境下维持可利用水分是其存活的关键^[3-4],通常对植物干旱处理的方法有 2 种,一种是土壤干旱,另一种则是模拟渗透胁迫。但是土壤干旱的研究常因为土壤系统自身的胁迫效应和渗透胁迫效应难以区分而造成困扰,而实验室模拟干旱条件,具有方法简单、重复性好等特点。因此,近几十年来,越来越多的人认为利用 PEG 可以很好地模拟自然干旱。聚乙二醇 6000 (PEG-6000,以下简称 PEG) 是一种亲水性非常强的大分子聚合物,能够夺取水分对植物造成渗透胁迫,并在一定程度上阻塞植物系统的输导组织,利用 PEG 模拟渗透胁迫已成为植物抗旱性研究的重要手段^[5-6]。在 PEG 的渗透胁迫下,必然会引起植物体内一系列的生理生化反应,来增强植物的抗旱性^[7-8]。

一氧化氮 (Nitric oxide, NO) 作为一种信使分子,广泛地存在于生物体内,具有多种生理生化功能^[9]。NO 不仅在植物的生长发育中起着重要的作用,而且在植物遭受逆境胁迫时,也可提高植物的抗逆能力^[10-11]。硝普钠 (Sodium nitroprusside, SNP) 是一种常用的外源 NO 供体,通常 0.15 mmol/L 的 SNP 大约产生 0.2 μ mol/L 的 NO^[12]。NO 具有双重作用,NO 对植物生长发育的调控与 NO 的浓度密切相关,即低浓度的保护效应和高浓度的毒害作用^[13-14]。目前已有研究表明,低浓度的 NO 能够增强植物的抗氧化能力,提高抗旱性^[15]。近年来关于

NO 提高植物耐旱性的研究多见于小麦 (*Triticum aestivum*)^[16]、玉米 (*Rubus Suabissimus*)^[17]、石蒜 (*Lycoris radiata*)^[18] 等,而利用外源 NO 供体 SNP 调控高羊茅抗旱性的生理研究还未见报道。

本研究把外源 NO 供体 SNP 应用到 PEG 模拟干旱胁迫下的高羊茅上,研究了 SNP 对高羊茅种子的萌发及幼苗抗性生理的影响,探讨了外源 NO 缓解干旱胁迫对高羊茅毒害作用的机制,旨在为干旱和半干旱地区推广高羊茅的种植以及其抗旱生理研究提供理论支持。

1 材料和方法

1.1 供试材料

试验材料为高羊茅 (*Festuca arundinacea*) 品种 (红宝石),由甘肃省农科院提供。

1.2 试验设计

1.2.1 SNP 溶液浸种对高羊茅种子萌发的影响

挑选大小一致、饱满的高羊茅种子用 5% 的次氯酸钠溶液消毒 5 min,之后用去离子水冲洗 3 次,再用 0.1% 氯化汞溶液灭菌 5 min,最后用去离子水冲洗 5 次进行预处理以备用。向 100 mL 的三角瓶中分别加入浓度为 0, 0.1, 1.0, 2.0, 5.0 mmol/L 的 SNP 溶液各 50 mL,按国家种子质量检验标准^[19]随机抽取预处理高羊茅种子各 300 粒放入三角瓶,置于 25 $^{\circ}$ C 光照培养箱内浸泡 48 h。然后将各浓度 SNP 溶液浸种的高羊茅种子吸干水分后整齐摆放于铺有 2 层滤纸的培养皿内,每个培养皿中各放 100 粒 (培养皿和滤纸事先在 120 $^{\circ}$ C 烘箱内放置 4 h 后冷却至室温),每个处理水平重复 4 次,放入人工智能气候培养箱中进行催芽,光照强度 5 500 lx,湿度 50%,温度 (25 \pm 1) $^{\circ}$ C。每天更换等体积蒸馏水以确保培养环境的湿润^[20]。发芽以胚根长为种子长的 2 倍,胚芽与种子等长作为萌发标准,每天统计发芽的种子数。计算发芽率 (14 d 测试种子发芽数占测试种子总数的百分比),发芽势 (7 d 发芽过程中日发芽种子数达到最高峰时,发芽的种子数占供测样品种子数的百分率),发芽指数 ((GI) = $\sum (Gt/Dt)$,其中 Dt 为发芽日数, Gt 为与 Dt 相对应的每天发芽种子数) 和活力指数 (发芽指数与种子平均鲜重的乘积

再除以测试种子的数量)。

1.2.2 SNP 溶液浸种对 PEG 胁迫下高羊茅种子萌发的影响 根据 SNP 溶液浸种对高羊茅种子萌发的试验结果分别选取 0.1、1.0 mmol/L 的 SNP 溶液将预处理过的高羊茅种子浸种 48 h,然后置于铺有 2 层滤纸的培养皿中,在培养皿加入适量的蒸馏水后放入人工智能气候培养箱(光照强度 5 500 lx,湿度 50%,温度(25±1)℃)中培养 1 d 以进行催芽。将发芽幼苗栽于分别装有 1 kg 蛭石的花盆中,每盆栽 15 株。培养 40 d 后进行分组,选取生长状况一致、健康的高羊茅植株进行干旱胁迫,即开始向蛭石中施加含 10% PEG 的 Hogland 营养液,处理 72 h。试验设计了 4 个处理,分别为:对照组(CK)为蒸馏水、10% PEG、0.1 mmol/L SNP + 10% PEG、1.0 mmol/L SNP + 10% PEG,每个处理重复 3 次。

1.3 测定指标与方法

在 4 个处理后分别于 0(胁迫前)、2、4、6、8 d 后采生长状况一致的幼苗叶片进行生理指标测定。叶绿素含量:乙醇提取法^[21];丙二醛(MDA)含量:硫代巴比妥酸法^[21];脯氨酸含量:茚三酮显色法^[21];可溶性糖含量:蒽酮显色法^[21];超氧化物歧化酶(SOD)活性:参照 Giannopolitis 等^[22]的方法;过氧化物酶(POD)活性:参照 Fu 等^[23]的方法;过氧化

氢酶(CAT)活性:参照 Chance 等^[24]的方法;超氧阴离子(O_2^-)含量:参照 Ke 等^[25]的方法;过氧化氢(H_2O_2)含量:参照 Prochazkova 等^[26]的方法。

1.4 数据处理

各项试验重复 3~5 次,单因素设计,数据采用 EXCEL 和 SPSS 17.0 统计分析软件进行相关数据分析。

2 结果与分析

2.1 SNP 溶液浸种及 PEG 干旱胁迫对高羊茅种子萌发的影响

除了 5.0 mmol/L SNP 溶液浸种处理显著抑制种子萌发外,其他浓度 SNP 溶液浸种均不同程度地促进了高羊茅种子的萌发。当 SNP 溶液的浓度为 0.1 mmol/L 时,发芽率最高,比对照增加了 11.76%(表 1)。

10% PEG 胁迫下,高羊茅种子萌发受到了抑制,在胁迫下加入不同浓度的 SNP 溶液处理后,均能在不同程度上缓解干旱胁迫对种子萌发造成的伤害。0.1、1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组对种子的萌发均有促进作用,比 10% PEG 处理组的发芽率提高了 12.08%、6.04%,尤以 0.1 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组的促进作用最显著(表 2)。

表 1 SNP 溶液浸种对高羊茅种子萌发的影响

Tab.1 Influences of SNP on germination of seeds of *Festuca arundinacea*

SNP 浓度/(mmol/L) SNP concentration	发芽率/% Germination percentage	发芽势/% Germinating energy	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index
0	83.33 ± 1.155c	83.33 ± 1.155c	30.87 ± 0.864c	0.26 ± 0.039b
0.1	96.67 ± 1.155a	92.00 ± 2.000a	36.72 ± 0.682a	0.30 ± 0.028a
1.0	90.67 ± 1.155ab	88.67 ± 1.155b	33.11 ± 0.196b	0.26 ± 0.015b
2.0	84.67 ± 1.155b	83.33 ± 1.155c	31.27 ± 0.636c	0.19 ± 0.030c
5.0	76.67 ± 1.155d	76.67 ± 1.155d	26.64 ± 0.603d	0.19 ± 0.009c

注:同列标不同字母者为差异显著($P < 0.05$)。表 2 同。

Note: Different lower case letters within the same column mean significant at 0.05 level. The same as Tab. 2.

表 2 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫下高羊茅种子萌发的影响

Tab.2 Influences of SNP on germination of seeds of *Festuca arundinacea* under PEG drought stress

处理 Treatments	发芽率/% Germination percentage	发芽势/% Germinating energy	发芽指数 Germination index	活力指数 Vigor index
CK	92.67 ± 1.155a	88.67 ± 1.155a	32.10 ± 0.817a	0.27 ± 0.033a
10% PEG	77.33 ± 1.155d	67.33 ± 6.429d	25.11 ± 0.964c	0.12 ± 0.003d
0.1 mmol/L SNP + 10% PEG	86.67 ± 2.309b	82.67 ± 5.033b	31.37 ± 1.492ab	0.19 ± 0.006b
1.0 mmol/L SNP + 10% PEG	82.00 ± 4.000c	78.67 ± 6.110c	29.80 ± 2.063b	0.15 ± 0.005c

2.2 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫下高羊茅幼苗抗性生理的影响

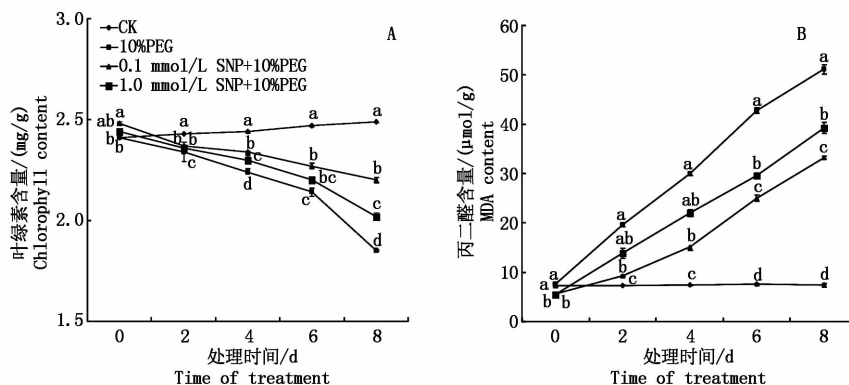
2.2.1 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫下高羊茅幼苗叶片叶绿素和丙二醛含量的影响

随着试验时间的延长,除对照组外,10% PEG、0.1 mmol/L SNP + 10% PEG、1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 这 3 组叶片中叶绿素的含量(以鲜质量计)在不断的减少,整体呈下降趋势。其中 10% PEG 处理组下降趋势最显

著,而 0.1 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组叶片的叶绿素含量下降速率相对最缓慢。施加外源 NO 可以有效地缓解干旱胁迫下高羊茅幼苗叶片中叶绿素含量的减少,尤以 0.1 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组对幼苗叶绿素降解的保护作用最显著(图 1-A)。

除对照外,各处理幼苗叶片 MDA 含量(以鲜质

量计)随胁迫时间的延长呈升高趋势。而 0.1, 1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组叶片 MDA 含量相对 10% PEG 处理组保持在较低水平,其中以 0.1 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组对膜脂氧化的抑制最显著(图 1-B)。



图中不同小写字母表示同一指标不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。图 2~4 同。

Different lower case letters within the same parameter indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same as Fig. 2~4.

图 1 SNP 浸种对 PEG 溶液干旱胁迫下高羊茅幼苗叶片叶绿素和 MDA 含量的影响

Fig. 1 Influences of SNP on chlorophyll and MDA contents of seedling leaves of *Festuca arundinacea* under PEG drought stress

2.2.2 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫下高羊茅幼苗叶片渗透调节物质的影响 干旱胁迫下 0.1, 1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 这 2 个处理组幼苗叶片中脯氨酸与可溶性糖含量(以鲜质量计)均大于 10%

PEG 处理组和对照组,且随着处理时间的延长呈上升的趋势。以 0.1 mmol/L SNP + 10% PEG 处理上升趋势最显著 ($P < 0.05$) (图 2),说明施加外源 NO 使植物提高了抗逆性。

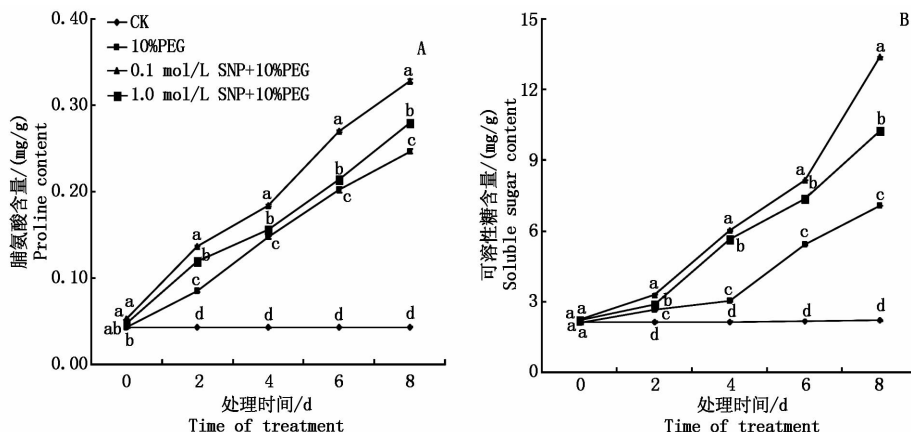


图 2 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫下高羊茅幼苗叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

Fig. 2 Influences of SNP on proline and soluble sugar contents of seedling leaves of *Festuca arundinacea* under PEG drought stress

2.2.3 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫下高羊茅幼苗叶片抗氧化酶活性的影响 除对照外,0.1, 1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 与 10% PEG 处理的高羊茅幼苗叶片的 SOD 和 POD 活性(以鲜质量计)随着胁迫时间的延长呈先升高后降低的趋势。在胁迫第 4 天时,各处理组幼苗叶片 SOD 和 POD 活性达到峰值。0.1, 1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 处理的幼苗叶片 SOD 和 POD 活性均高于 10% PEG 处理组和

对照组(图 3-A、B),而 CAT 活性(以鲜质量计)则随着胁迫时间的延长整体下降趋势,但仍是 0.1, 1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 处理的幼苗叶片 CAT 活性均高于 10% PEG 处理组,尤以 0.1 mmol/L SNP + 10% PEG 处理作用最显著(图 3-C)。

2.2.4 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫下高羊茅幼苗叶片 O_2^- 和 H_2O_2 含量的影响 在胁迫过程中,幼苗叶片 O_2^- 和 H_2O_2 含量(以鲜质量计)表现为:处

理组幼苗叶片氧自由基含量均较对照组高,随处理时间的增加,各处理组 O_2^- 和 H_2O_2 含量整体呈升高趋势,在植物体内积累加剧。10% PEG 处理组幼苗叶片 O_2^- 和 H_2O_2 含量较 0.1, 1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组都大,且变化较为剧烈。0.1 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组幼苗叶片 O_2^- 和 H_2O_2 含量的积累相对较缓慢,对氧化胁迫的抑制最显著(图 4)。

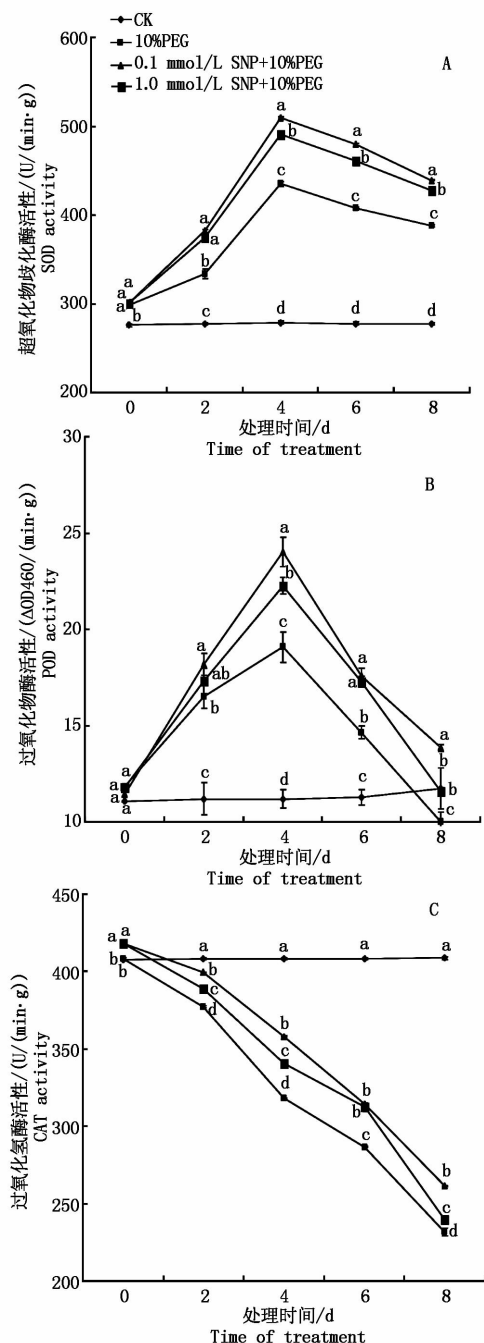


图 3 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫

下高羊茅幼苗叶片 SOD、POD 和 CAT 活性的影响

Fig.3 Influences of SNP on SOD POD and CAT activity of seedling leaves of *Festuca arundinacea* under PEG drought stress

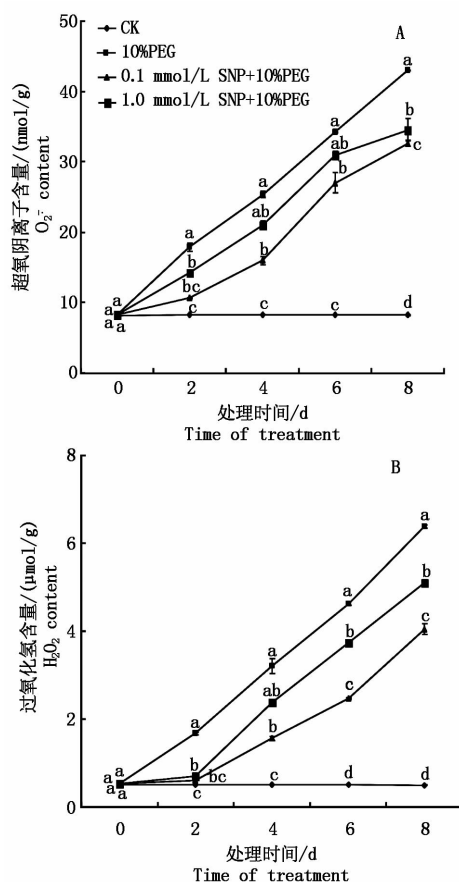


图 4 SNP 溶液浸种对 PEG 干旱胁迫下高羊茅

幼苗叶片超氧阴离子和过氧化氢含量的影响

Fig.4 Influences of SNP on O_2^- and H_2O_2 contents of seedling leaves of *Festuca arundinacea* under PEG drought stress

3 讨论

植物在受到干旱胁迫时,其体内会发生一系列生理生化反应,而在施用外源 NO 后,可很大程度上提高种子的萌发,减轻胁迫对植株造成的伤害^[27]。NO 可以促进植物的防卫反应,诱导细胞产生抗性反应,提高植物的抗氧化能力和增强抗逆性^[28-29]。

叶绿素这种复合酯类作为光合作用的主要色素,其含量的变化不仅影响光合代谢和光合产物的累积,也反应了植物遭受逆境胁迫的程度。经过 SNP 处理后,高羊茅幼苗叶片叶绿素含量下降程度较仅有干旱胁迫处理缓慢,这对提高高羊茅叶片光合效率与光合产物的累积有积极的作用,说明外源 NO 对干旱胁迫具有一定的缓解作用。逆境胁迫会使植物叶片膜脂过氧化程度加重,MDA 便是其膜脂过氧化反应的产物,通过 MDA 的累积也能间接反映出植株体内氧自由基的活动情况。在施加 SNP 后,相对抑制了高羊茅幼苗叶片 MDA 含量的累积,一定程度上抑制了膜脂过氧化。

游离脯氨酸这种氨基酸通常情况下在植物体内含量很低,但在遭遇干旱、盐碱、冻害和衰老等逆境

胁迫时便会在植株体内出现积累现象。脯氨酸和可溶性糖同时作为植物体内的渗透调节物质,在受到逆境胁迫时脯氨酸和可溶性糖含量的增加有利于植株抵抗胁迫造成的伤害,故其积累量一般与植物的抗逆性呈正相关^[30]。研究结果表明,SNP 处理提高了植株体内脯氨酸和可溶性糖含量,这使高羊茅幼苗对干旱逆境产生了一种积极响应。

在干旱胁迫下,由于活性氧水平的升高和累积对植株造成氧化胁迫,细胞结构被破坏,最后导致细胞损伤甚至死亡^[31],所以植物在适应干旱逆境的过程中,自身也形成了一套抗氧化系统来清除自由基或活性氧的侵害^[32-33]。SOD、POD、CAT 则同是植物细胞内重要的酶促防御体系^[34],能与其他抗氧化酶和抗氧化物质协同作用,共同直接或间接防御活性氧及自由基对细胞膜系统的伤害,使生物的活性氧和自由基维持在正常水平,对植物的保护起着非常重要的作用^[35-37]。活性氧和自由基的累积,一方面可以诱导一些抗氧化酶活性的提高,另一方面随着胁迫时间的增加,又可导致这些酶活性的减弱和丧失^[38-40]。因此,高羊茅叶片 SOD 和 POD 活性先升高后下降以及 CAT 活性的降低趋势,很可能是由于氧自由基的不断累积,从而引发了细胞的膜脂过氧化程度加重,造成了这些抗氧化酶活性作用能力下降甚至失活。经过 SNP 处理后,0.1、1.0 mmol/L SNP + 10% PEG 处理组的 SOD、POD 和 CAT 酶活性都高于 10% PEG 处理组,而超氧阴离子和过氧化氢含量则低于 10% PEG 处理组,这对植物抵抗氧自由基的伤害具有积极的作用。

总之,外源 NO 供体 SNP 溶液浸种后相对提高了高羊茅种子的萌发和幼苗的抗旱性。研究结果表明,在干旱胁迫下 SNP 溶液浸种浓度为 0.1 mmol/L 时抗旱效果最佳,这对高羊茅在西北干旱和半干旱地区作为重要草坪草的培育和推广工作具有重要的价值和意义。

参考文献:

- [1] 杨子君,赵树兰,多立安.富营养化水体灌溉对高羊茅生理生态特征的影响[J].植物研究,2009,29(4):439-444.
- [2] 刘慧霞,王康英,郭兴华.不同土壤水分条件下硅对坪用高羊茅种子出苗及生物学特性的影响[J].草业学报,2012,21(1):199-205.
- [3] 代勋,李忠光,龚明.赤霉素、钙和甜菜碱对小桐子种子萌发及幼苗抗低温和干旱的影响[J].植物科学学报,2012,30(2):204-212.
- [4] 马富举,李丹丹,蔡剑,等.干旱胁迫对小麦幼苗根

- 系生长和叶片光合作用的影响[J].应用生态学报,2012,23(3):724-730.
- [5] 马俊会,杨华瑞,许喜堂,等.PEG-6000 胁迫对小麦三叶期蛋白表达的影响[J].麦类作物学报,2010,30(5):858-862.
- [6] 朱教君,康宏樟,李智辉.不同水分胁迫方式对沙地樟子松幼苗光合特性的影响[J].北京林业大学学报,2006,28(2):57-60.
- [7] 冯慧芳,薛立,任向荣,等.4 种阔叶幼苗对 PEG 模拟干旱的生理响应[J].生态学报,2011,31(2):371-382.
- [8] 左利萍,李毅,焦健.渗透胁迫下河北杨叶片的生理响应及相关分析[J].林业科学,2008,44(8):56-61.
- [9] 刘建新,王金成,王瑞娟,等.硝普钠对镧胁迫下黑麦草幼苗光合特性及矿质元素吸收的影响[J].环境科学学报,2012,32(11):2898-2904.
- [10] Besson-Bard A, Pugin A, Wendehenne D. New insights into nitric oxide signaling in plants [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 21-39.
- [11] Crawford N M, Guo F Q. New insights into nitric oxide metabolism and regulatory functions [J]. Trends in Plant Science, 2005, 10: 195-200.
- [12] Garcia-Mata, Lamattina L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant response against drought stress [J]. Plant Physiol, 2001, 126: 1196-1204.
- [13] Beligni M V, Lamattina L. Is nitric oxide toxic or protective [J]. Trends Plant Science, 1999, 4(8): 229-300.
- [14] Beligni M V, Lamattina L. Nitric oxide protects against cellular damage produced by methylviologen herbicides in potato plants [J]. Nitric Oxide, 1999, 3(3): 199-208.
- [15] Zhang H, Shen W B, Xu L L. Effects of nitric oxide on the germination of wheat seeds and its reactive oxygen species metabolisms under osmotic stress [J]. Acta Botanica Sinica, 2003, 45: 901-905.
- [16] 邵瑞鑫,上官周平.外源一氧化氮供体 SNP 对受旱小麦光合色素含量和 PS II 光能利用能力的影响[J].作物学报,2008,34(5):818-822.
- [17] 李海燕,郭永成,李刘洋,等.外源一氧化氮对镧胁迫下玉米幼苗根生长及氧化伤害的影响[J].西北植物学报,2012,32(8):1599-1605.
- [18] 蒋明敏,徐晟,夏冰,等.干旱胁迫下外源氯化钙、水杨酸和一氧化氮对石蒜抗旱性的影响[J].植物生理学报,2012,48(9):909-916.
- [19] 国家技术监督局. GB/T 3543.1-3543.7-1995 农作物种子检验规程[S].北京:中国标准出版社,1995.
- [20] 回振龙,马兰,李朝周. CoCl₂ 对酸胁迫下多花黑麦草种子萌发及幼苗抗性的影响[J].草业科学,2012,

- 29(5): 753–758.
- [21] 邹琦. 植物生理学实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社 2000.
- [22] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases. I. Occurrence in higher plants [J]. *Plant Physiology*, 1977 59: 309–314.
- [23] Fu J M, Huang B. Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress [J]. *Environmental and Experimental Botany* 2001 45: 105–114.
- [24] Chance B, Maehly A C. Assay of catalase and peroxidases [J]. *Methods in Enzymology*, 1955 2: 764–775.
- [25] Ke D S, Wang A G, Sun G C *et al.* The effect of active oxygen on the activity of ACC synthase induced by exogenous IAA [J]. *Acta Botanica Sinica* 2002 44: 551–556.
- [26] Prochazkova D, Sairam R K, Srivastava G C *et al.* Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves [J]. *Plant Science*, 2001, 161: 765–771.
- [27] 曹慧, 王孝威, 邹岩梅, 等. 外源 NO 对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗叶绿素荧光参数和光合速率的影响 [J]. *园艺学报* 2011 38(4): 613–620.
- [28] He Y K, Tang R H, Hao Y *et al.* Nitric oxide represses the Arabidopsis floral transition [J]. *Science*, 2004, 305: 1968–1971.
- [29] Song L L, Ding W, Zhao M G *et al.* Nitric oxide protects against oxidative stress under heat stress in the calluses from two ecotypes of reed [J]. *Photosynthesis Research*, 2006 171: 449–458.
- [30] 李明, 王根轩. 干旱胁迫对干草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响 [J]. *生态学报* 2002 22(4): 503–507.
- [31] Li Chao-zhou, Wang Gen-xuan. Interactions between reactive oxygen species, ethylene and polyamines in leaves of *Glycyrrhiza inflata* seedlings under root osmotic stress [J]. *Plant Growth Regulation* 2004 42: 55–60.
- [32] Foyer C H, Noctor G. Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context [J]. *Plant Cell Environ*, 2009 28: 1056–1071.
- [33] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiol Biochem* 2010 48: 909–930.
- [34] Liu X, Huang B. Heat stress injury in relation to membrane lipid peroxidation in creeping bentgrass [J]. *Crop Science* 2000 40: 503–513.
- [35] 李朝周. CoCl_2 对 Na_2CO_3 胁迫下苜蓿幼苗叶片细胞膜的保护作用 [J]. *草业学报* 2007 16(3): 49–54.
- [36] 焦健, 李朝周, 黄高宝. 钴对干旱胁迫下大豆幼苗叶片的保护作用及其机理 [J]. *应用生态学报* 2006, 17(5): 796–800.
- [37] 焦健, 李朝周, 黄高宝. 乙烯产生抑制剂对高温胁迫下蚕豆幼苗叶片的保护作用 [J]. *植物生态学报*, 2006 30(3): 465–471.
- [38] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制 [J]. *西北植物学报* 2005 25(2): 413–418.
- [39] 王广恩, 金卫平, 李俊兰, 等. 干旱胁迫下外源钙对棉花幼苗抗旱相关生理指标的影响 [J]. *华北农学报*, 2010 25(增刊): 115–118.
- [40] 郭修武, 王丛丛, 周兴本, 等. 水分胁迫下肥料配比对葡萄生长发育的影响 [J]. *华北农学报* 2012 27(2): 140–145.