

干旱胁迫条件下外源 NO 对翅果油树幼苗生理生化特征的影响

马引利¹, 闫桂琴¹, 李 瑾¹, 张媛华²

(1. 山西师范大学 生命科学学院, 山西 临汾 041004; 2. 渭南师范学院 环境与生命科学系, 陕西 渭南 714000)

摘 要:研究了 NO 供体硝普钠(Sodium nitroprusside, SNP)预处理和 PEG-6000 渗透液处理对水分胁迫下翅果油树幼苗叶片相对含水量、叶绿素含量、净光合速率、膜脂过氧化和保护酶活性的影响。结果表明:外源 NO 能提高翅果油树幼苗叶片的相对含水量,缓解水分胁迫下叶片的水分丢失,提高其叶绿素含量;低浓度外源 NO(0.1、0.2、0.4、0.6 mmol·L⁻¹ SNP)能促进叶片的光合速率,高浓度(0.8、1.0 mmol·L⁻¹ SNP)则明显抑制光合速率。外源 NO 使各处理组叶片丙二醛含量和相对电导率均降低;随着 SNP 浓度的升高,各处理组 POD 活性呈逐渐上升趋势,而 CAT 活性先上升后下降,且均高于对照。外源 NO 可通过诱导叶片 POD 和 CAT 活性的升高来延缓活性氧的积累,从而减轻水分胁迫对翅果油树的伤害,增强树木的耐旱能力。

关键词:翅果油树;水分胁迫;一氧化氮;氧化伤害;保护酶

中图分类号:S718.43 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2011)03-0030-06

Effects of Exogenous Nitric Oxide on the Physiological and Biochemical Characteristics in *Elaeagnus mollis* Seedlings Under Water Stress

MA Yin-li¹, YAN Gui-qin¹, LI Jin¹, ZHANG Yuan-hua²

(1. College of Life Science, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China;
2. Department of Environment and Life Sciences, Weinan Teachers University, Weinan, Shaanxi 714000, China)

Abstract: Effects of different levels of NO donor (sodium nitroprusside, SNP) pretreatments and PEG-6000 treatment on the leaf relative water content, chlorophyll content, net photosynthesis rate, lipid peroxidation and cell protective enzyme activity in *Elaeagnus mollis* seedling leaves under water stress were studied. The results showed that exogenous NO had a remarkable positive effect on leaf relative water content and could increase chlorophyll content. Lower concentrations of NO (0.1, 0.2, 0.4 and 0.6 mmol·L⁻¹ SNP) could increase photosynthesis rate, but higher concentrations of NO (0.8 and 1.0 mmol·L⁻¹ SNP) had adverse effects. Exogenous NO could decrease MDA content and relative leakage ratio. With the increase of SNP level, POD activity in leaves showed an increasing trend, while CAT activity first increased and then decreased, and higher than CAT activity of the control. It is obvious that exogenous NO could retard the accumulation of active oxygen through inducing POD and CAT activities of leaves, alleviate the hurt of water stress to *E. mollis* seedlings, and increase its drought-resistant capacity.

Key words: *Elaeagnus mollis*; water stress; nitric oxide; oxidation damage; protective enzymes

翅果油树(*Elaeagnus mollis*)是胡颓子科胡颓子属的落叶乔木或灌木,20 世纪 80 年代被列为国家第一批二级重点保护植物^[1],为中国特有的珍稀濒危植物,主要分布于山西省和陕西省。由于翅果

油树地理分布的局限性,对它的研究报道很少。在国外自 L. Diels 1905 年发表该种以来再未见到有关的研究报道。在国内有人对翅果油树做了少量的研究^[2-5]。

一氧化氮(NO)被认为是一种新植物信号分子,它调节植物生长发育的诸多生理过程,如促进种子萌发^[6]、延缓衰老^[7]、诱导气孔关闭^[8]、调节植物抗病^[9]以及影响主侧根及不定根发育等^[10]。Belign等^[11]提出 NO 对植物具有双重作用,植物细胞的生理条件和 NO 浓度有关。当 NO 浓度较低时,对植物细胞具有保护作用^[12];NO 浓度较高时,则可能具有毒害作用^[11]。2001 年,García-Mata 和 Lamattina 首次发现外源 NO 预处理可以提高干旱胁迫条件下植物叶片的保水性、降低离子渗漏、诱导气孔关闭以及增加胚胎发育后期丰富蛋白编码基因的转录,从而提高耐旱性^[8]。SNP 能促进渗透胁迫下小麦种子萌发,提高 CAT 与 APX 活性、Pro 含量和幼苗的抗氧化能力^[13]。低浓度($0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)SNP 能降低渗透胁迫下小麦幼苗 MDA、 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 积累,提高 Pro 含量和 SOD 活性^[14]。SNP 还能缓解水分胁迫下杨树叶片的水分丢失,提高 POD 和 SOD 活性,增强植株的耐旱能力^[15]。目前,NO 对树木生理反应及调控作用的研究很少^[15-16]。笔者研究了外源 NO 对水分胁迫下翅果油树幼苗叶片生理生化特征的影响,探讨 NO 在树木对水分胁迫适应性中的作用机理,对翅果油树的抗旱机制研究具有一定的理论意义。

1 材料与方法

1.1 材料

翅果油树种子购自山西省琪尔康生物制品有限公司。用隔年种子培育幼苗。将翅果油树种子用流水冲洗浸泡 24 h 后,剥去坚硬的中果皮及革质中种皮,用 0.1 % 氯化汞灭菌 1 min 后,再剥去种皮,使胚根露出,成为裸露的种仁^[17],再次用 0.1 % 氯化汞灭菌 30 s 后种于花盆中,放置于温室中使其萌发。待真叶长出后,选取长势一致的幼苗,栽种于直径 23 cm、深 17 cm 的试验盆中。采用营养土与洗净烘干细砂(比例为 2 : 1)为培育基质,每盆栽植 10 株。移栽后定时定量浇灌 1/2 Hoagland 营养液(pH6.0)。培养条件为:温度 $26^\circ\text{C} \pm 2^\circ\text{C}$,每日光照 12 h(8:00—20:00),光照强度 $300 \sim 350 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.2 方法

1.2.1 胁迫处理 植株高 10 cm 左右时,选长势良好的植株作为处理对象,将其从花盆里移出(避免破坏其根系),转入三角瓶中。将植株分为 7 组进行 NO 处理,所用 NO 供体为硝普钠(sodium nitroprusside, SNP, Sigma 公司生产),7 个处理组分别

为 CK(蒸馏水)、0.1、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 溶液。连续培养 3 d 后,将上述幼苗移入含 PEG-6000(渗透势 $-0.9 \sim -1.2 \text{ MPa}$)的 1/2 Hoagland 营养液里,进行水分胁迫处理,以正常营养液培养的植株为对照,每个处理 3 个重复。处理 3 h 后,取叶片进行有关生理生化指标测定,各指标测定均重复 3 次。

1.2.2 叶片相对含水量测定^[18] 对照和各处理分别取 3 株幼苗,用吸水纸吸干叶片表面水分,在称取鲜重(W_f)后,然后放入大试管中加入足量的蒸馏水,浸没材料使其充分吸水,当材料重量不再发生变化时,称取重量即为饱和重(W_t),将称取饱和重的材料于 105°C 下杀青 10 min,再于 75°C 条件下烘干 24 h,称干重(W_d)。计算其相对含水量(RWC)。

$$\text{RWC} = [(W_f - W_d) / (W_t - W_d)] \times 100\% \quad (1)$$

1.2.3 相对电导率测定^[19] 选取叶龄、层次相同的植物叶片置于平底试管中,用去离子水冲洗 3 次。加入 20 mL 重蒸去离子水,真空渗入 20 min 使叶片完全浸入,然后于 25°C 放置 3 h,用 PDS-H 型电导仪测电导率(S_1),再用沸水煮 0.5 h,冷却后测总电导率(S_2),相对电导率按下式计算:

$$\text{相对电导率} = (S_1 / S_2) \times 100\% \quad (2)$$

1.2.4 抗氧化酶、丙二醛含量和叶绿素含量测定 过氧化物酶和过氧化氢酶活性的测定参照李柏林^[20]和李合生^[21]的方法;丙二醛含量和叶绿素含量测定参照张志良^[22]的方法。

1.2.5 净光合速率测定 用 LI-6400 便携式光合作用测定仪(美国 LI-COR 公司生产)随机测定各处理幼苗第一片真叶的光合速率。每次测定 4 株幼苗,测定于处理当日 12:00—13:00 进行,光强为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.2.6 数据分析 采用 Microsoft Excel 软件进行数据分析,用 SPSS 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下外源 NO 对翅果油树幼苗叶片相对含水量的影响

研究表明,PEG 干旱处理条件下,不同浓度 SNP 处理的翅果油树叶片相对含水量均高于对照,0.1、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理分别较对照提高 8.8 %、26.7 %、43.0 %、59.6 %、51.4 %、78.6 %, $\geq 0.4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 均显著($p < 0.05$)提高了叶片的相对含水量,且叶片含水量随 SNP 浓度的升高而增加(图 1)。表明 NO 能够增强

干旱条件下翅果油树幼苗水分胁迫的耐受力。

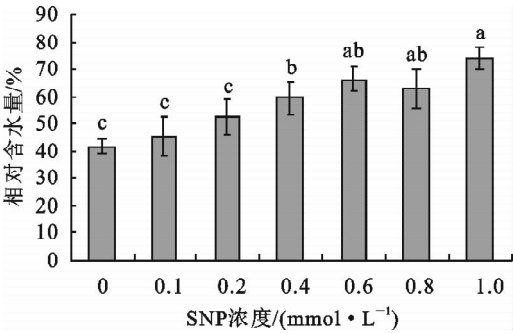


图 1 SNP 对翅果油树幼苗叶片相对含水量的影响

Fig. 1 Effect of SNP on relative water content of *E. mollis* leaves

2.2 干旱胁迫下外源 NO 对翅果油树幼苗叶片叶绿素含量的影响

由图 2 知,PEG 干旱处理条件下,不同浓度 SNP 处理对翅果油树幼苗叶绿素含量具有明显影响,且随着 SNP 浓度的升高而增加。经 0.1、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 mmol · L⁻¹ SNP 诱导处理后,叶绿素含量分别较对照增加了 15.6 %、19.6 %、28.2 %、34.1 %、35.6 %、42.1 %,≥0.4 mmol · L⁻¹ SNP 均显著($p<0.05$)提高了叶绿素含量。可见,NO 可以缓解干旱胁迫对翅果油树幼苗叶片造成的损伤。

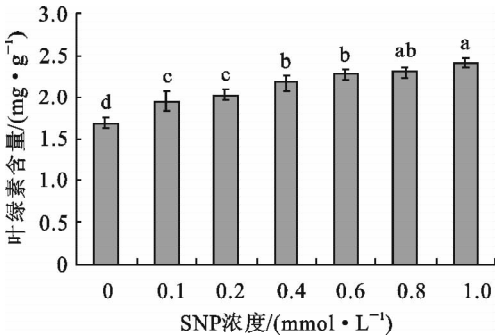


图 2 SNP 对干旱胁迫下翅果油树幼苗叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effect of SNP on chlorophyll content of *E. mollis* leaves under drought stress

2.3 干旱胁迫下外源 NO 对翅果油树幼苗叶片丙二醛(MDA)含量的影响

由图 3 可以看出,未经 SNP 诱导处理的翅果油树幼苗叶片 MDA 含量最高,表明干旱胁迫使植物细胞膜脂过氧化,而经过 SNP 处理后,MDA 含量先降低后升高,但均比对照低。0.6 mmol · L⁻¹ SNP 处理后,MDA 含量下降幅度最大;0.8 mmol · L⁻¹ 和 1.0 mmol · L⁻¹ SNP 处理后,MDA 含量有所回升。与对照相比,经 0.1、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 mmol · L⁻¹ SNP 诱导处理后,MDA 含量分别降低了 17.8 %、20.0 %、29.1 %、49.5 %、23.5 %、

6.6 %。0.1~0.8 mmol · L⁻¹ SNP 处理均显著($p<0.05$)降低了叶片 MDA 含量。因此,NO 可以缓解干旱胁迫对翅果油树幼苗叶片造成的膜脂过氧化损伤作用。

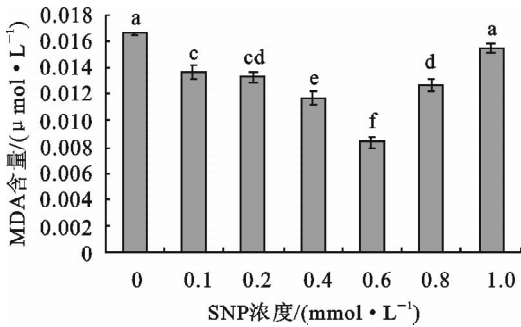


图 3 SNP 对翅果油树幼苗叶片丙二醛含量的影响

Fig. 3 Effect of SNP on MDA content of *E. mollis* leaves under drought stress

2.4 干旱胁迫下外源 NO 对翅果油树幼苗叶片相对电导率的影响

研究结果表明,干旱处理条件下,随着 SNP 浓度的增加,翅果油树幼苗叶片相对电导率有不同程度的减少(图 4)。未经 SNP 诱导处理(对照)的相对电导率最高,而经过 SNP 诱导处理后,相对电导率先降低后升高。0.6 mmol · L⁻¹ SNP 处理后,叶片相对电导率下降幅度最大,0.8 mmol · L⁻¹ 和 1.0 mmol · L⁻¹ SNP 处理后有所回升。与对照相比,经 0.1、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 mmol · L⁻¹ SNP 诱导处理后,相对电导率分别平均降低了 3.7 %、12.8 %、27.3 %、37.1 %、16.5 %、14.1 %,0.2~1.0 mmol · L⁻¹ SNP 处理均显著($p<0.05$)降低了叶片相对电导率。

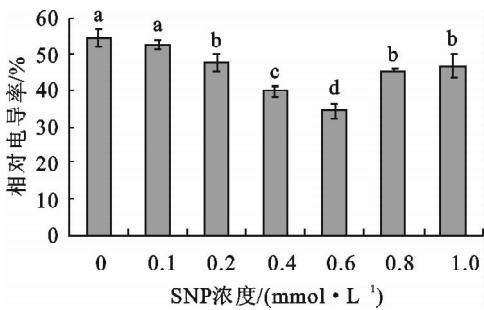


图 4 SNP 对翅果油树幼苗叶片质膜相对透性的影响

Fig. 4 Effect of SNP on relative leakage ratio in *E. mollis* leaves

2.5 干旱胁迫下外源 NO 对翅果油树幼苗叶片过氧化物酶(POD)活性的影响

PEG 干旱处理条件下,NO 对翅果油树幼苗叶片 POD 活性具有显著影响($p<0.05$),随着 SNP 浓度的增加,POD 活性呈升高趋势(图 5)。与对照相

比,经 0.1、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 mmol · L⁻¹ SNP 诱导处理后,POD 活性分别升高了 6.2 %、10.7 %、33.6 %、37.0 %、103.1 %、110.0 %,0.4 ~1.0 mmol · L⁻¹ SNP 均显著($p<0.05$)提高了叶片 POD 活性。表明 NO 能明显提高翅果油树幼苗叶片 POD 活性,从而可以缓解干旱胁迫对它的氧化伤害作用。

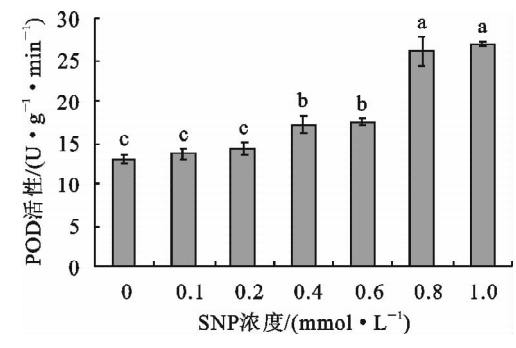


图 5 SNP 对翅果油树幼苗叶片 POD 活性的影响

Fig. 5 Effect of SNP on the POD activity in *E. mollis* leaves

2.6 干旱胁迫下外源 NO 对翅果油树幼苗叶片过氧化氢酶(CAT)活性的影响

由图 6 可见,PEG 干旱处理条件下,NO 可以明显提高翅果油树幼苗叶片 CAT 活性。未经 SNP 诱导处理(对照)的翅果油树幼苗叶片 CAT 活性相对较低,经 SNP 处理后,各处理的 CAT 活性先升高后降低。与对照相比,0.1、0.2、0.4、0.6、0.8、1.0 mmol · L⁻¹ SNP 处理的 CAT 活性分别升高了 11.5 %、12.0 %、78.9 %、70.3 %、17.3 %、0.3 %,0.1~0.8 mmol · L⁻¹ SNP 处理均显著($p<0.05$)提高了 CAT 活性。因此,NO 可以缓解干旱胁迫造成的活性氧伤害作用。

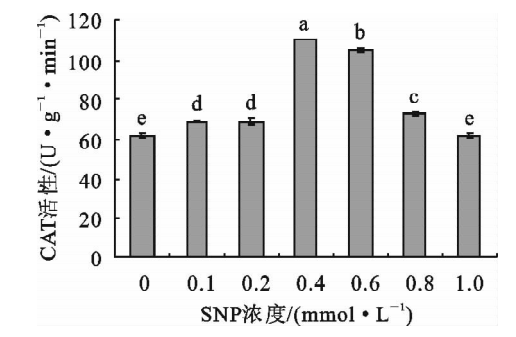


图 6 SNP 对翅果油树幼苗叶片 CAT 活性的影响

Fig. 6 Effect of SNP on the CAT activity in *E. mollis* leaves

2.7 干旱胁迫下外源 NO 对翅果油树幼苗叶片净光合速率的影响

由图 7 可以看出,PEG 干旱处理条件下,在 SNP 作用下,翅果油树幼苗叶片净光合速率先升高后降低。除 0.8 mmol · L⁻¹ 和 1.0 mmol · L⁻¹ 处理

外,其他处理组叶片净光合速率均比对照高,0.1、0.2、0.4、0.6 mmol · L⁻¹ SNP 处理叶片净光合速率较对照升高了 74.5 %、32.0 %、21.9 %、11.5 %,0.1~0.4 mmol · L⁻¹ SNP 处理均显著($p<0.05$)提高了叶片净光合速率。由此推断,SNP 对树木叶片光合作用的影响具有双重性,低浓度促进作用,高浓度则有抑制作用。

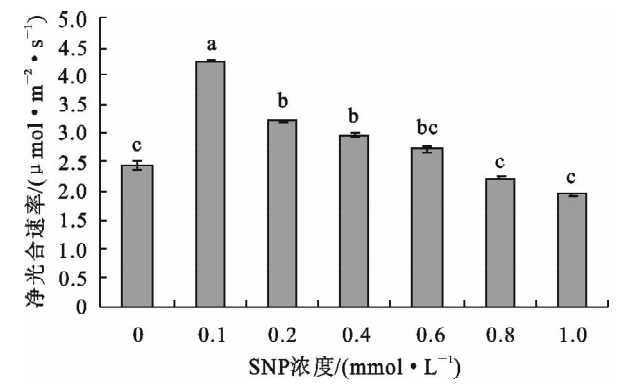


图 7 SNP 对翅果油树幼苗叶片净光合速率的影响

Fig. 7 Effect of SNP on net photosynthetic rate of *E. mollis* leaves under drought stress

3 结论与讨论

NO 非常活跃,对氧化胁迫状态下的叶片具有保护作用。它在植物体内主要通过一氧化氮合成酶(NOS)和硝酸还原酶(NR)催化合成^[23-24],也可由非酶促的氧化还原反应产生,参与多种生化反应^[25-27]。SNP 是一种重要的 NO 供体,Delledonne 等^[9]证明 0.5 mmol · L⁻¹ SNP 能产生 2.0 μmol · L⁻¹ 的 NO。NO 处理能缓解干旱、盐等对植物叶片的氧化损伤,能增强植物对干旱的耐受力^[28-29]。Bray 等^[29]研究报道,当植物受到干旱胁迫时,NO 处理使植物对干旱耐受力增高。本研究表明,0.4~1.0 mmol · L⁻¹ SNP 处理能显著($p<0.05$)提高 PEG 模拟水分胁迫的翅果油树幼苗叶片的相对含水量,这与赵翔等^[30]和 Carlos 等^[31]的研究结果一致。NO 提高翅果油树的相对含水量可能是在水分胁迫条件下,诱导叶片气孔关闭,增加气孔阻力,降低蒸腾速率所致^[32]。

叶绿素含量是影响植物光合作用的一个指标。植物受到外界不良环境(如干旱胁迫)影响时,叶绿素含量会有所降低。本研究表明,≥0.4 mmol · L⁻¹ SNP 处理后,翅果油树幼苗叶片叶绿素含量均显著高于对照,且 0.1~0.4 mmol · L⁻¹ SNP 处理均显著($p<0.05$)提高了叶片净光合速率,说明 SNP 在一定程度上可以缓解干旱胁迫对植物叶片造成的损害。而 SNP 对翅果油树叶片光合作用的

影响具有双重性,低浓度 SNP 促进叶片的光合,高浓度则明显抑制叶片的光合,这与王森等^[16]对杨树的研究结果一致。

在干旱胁迫发生时,植物首先产生氧化胁迫,氧化伤害常造成细胞膜的伤害,胞内离子向胞外流动,导致细胞死亡^[33]。NO 可通过缓解干旱胁迫造成细胞膜的氧化损伤,即降低干旱胁迫下幼苗叶片组织浸出液的电导率,提高作物的抗旱性^[8]。研究表明,0.2~0.8 mmol·L⁻¹ SNP 均可以显著($p<0.05$)降低翅果油树幼苗叶片相对电导率,即在一定程度上减弱了干旱对叶片细胞质膜的损伤,这与赵翔等^[30]的研究结果一致,证实了 NO 提高树木的抗旱性也可能是通过缓解干旱胁迫造成细胞膜氧化伤害,防止细胞内的离子外渗来实现。

细胞内 MDA 含量的高低反映细胞氧化损伤的程度。活性氧(ROS)水平提高可诱发脂质过氧化链式反应,导致细胞膜的完整性遭到破坏^[34]。Mata 等^[8]发现,NO 对于干旱胁迫下小麦幼苗的氧化损伤有缓解作用,并可能与 NO 同 ROS 或脂质过氧化自由基发生反应,从而中断氧化胁迫而减轻细胞膜损伤有关。在本试验中,未经 SNP 诱导处理的对照组翅果油树幼苗叶片 MDA 含量最高,经 SNP 处理后,MDA 含量先降低后升高,0.1~0.8 mmol·L⁻¹ SNP 处理均可以显著($p<0.05$)降低叶片 MDA 含量,能有效缓解水分胁迫造成的氧化损伤^[14,34]。

许多研究表明,NO 可以通过调节植物体内的活性氧代谢来减轻胁迫伤害。例如,外源 NO 供体 SNP 可以通过提高小麦叶片的抗氧化能力来缓解盐胁迫条件下的氧化损伤^[12]。在本实验中,PEG 干旱处理(3 h)条件下,NO 对翅果油树幼苗叶片 POD 和 CAT 活性具有明显的影响。其中,0.4~1.0 mmol·L⁻¹ SNP 均显著($p<0.05$)提高了叶片 POD 活性,0.1~0.8 mmol·L⁻¹ SNP 均显著($p<0.05$)提高了 CAT 活性。这与王宪叶等^[14]和吴雪霞等^[34]的研究结果一致。由此可以看出,外源 NO 供体 SNP 能缓解水分胁迫对翅果油树幼苗的氧化伤害作用。这主要是由于 NO 参与血红素铁结合形成铁离子-亚硝酰基复合物来降低 O₂⁻ 和 H₂O₂ 的积累和生成^[35]。

参考文献：

[1] 国家环保局,中科院植物所. 中国珍稀濒危重点保护植物名录[M]. 北京: 科学出版社,1987.

[2] 马引利,闫桂琴,陈洁. 外源一氧化氮供体浸种对翅果油树种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 西北林学院学报,2007,22(1): 5-7.

MA Y L, YAN G Q, CHEN J. Effects of seed soaking with exogenous nitric oxide on the seed germination and the seedling growth of *Elaeagnus mollis*[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2007, 22 (1) : 5-7.

[3] 闫桂琴,张 伟,张艳芳,等. 翅果油树脱毒试管苗的组织培养技术研究[J]. 西北植物学报,2003,23(7): 1297-1303.

YAN G Q, ZHANG W, ZHANG Y F, *et al.* Study of tissue culture techniques on depoison test-tube-plantlet of *Elaeagnus mollis*[J]. Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin., 2003, 23(7): 1297-1303.

[4] 闫桂琴,张俊彦,李秀梅. 濒危植物翅果油树种群的叶绿素和硝酸还原酶活性的研究[J]. 西北植物学报,2004,24(6): 1047-1051.

YAN G Q, ZHANG J Y, LI X M. Study on content of chlorophyll and activation of nitrate-reductase about *Elaeagnus mollis*, an endangered plant[J]. Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin., 2004, 24 (6): 1047-1051.

[5] 马引利,闫桂琴,杨纯,等. 翅果油树幼苗对 NaCl 胁迫的生理生化反应[J]. 西北植物学报,2007,27(8): 1619-1624.

MA Y L, YAN G Q, YANG C, *et al.* Physiological and biochemical response of *Elaeagnus mollis* seedlings to NaCl stress [J]. Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin., 2007, 27 (8): 1619-1624.

[6] GIBA Z, GRUBISIC D, KONJEVIC R. Nitrogen oxides as environmental sensors for seeds[J]. Seed Sci. Res., 2003, 13: 187-196.

[7] LESHEM Y Y, HARAMATY E. The characterisation and contrasting effects of the nitric oxide free radical in vegetative stress and senescence of *Pinus sativum* Linn. foliage[J]. J. Plant Physiol., 1996, 148: 258-263.

[8] MATA C G, LAMATTINA L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress[J]. Plant Physiol., 2001, 126: 1196-1204.

[9] DELLEDONNE M, XIA Y, DIXON R A, *et al.* Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance[J]. Nature, 1998, 394: 585-588.

[10] CORREA-ARAGUNDE N, GRAZIANO M, LAMATTINA L. Nitric oxide plays a central role in determining lateral root development in tomato[J]. Planta, 2004, 218: 900-905.

[11] BELIGNI M V, LAMATTINA L. Is nitric oxide toxic or protective[J]? Trends in Plant Science, 1999, 4: 299-300.

[12] BELIGNI M V, LAMATTINA L. Nitric oxide counteracts cytotoxic processes mediated by reactive oxygen species in plant tissues[J]. Planta,1999, 208: 337-344.

[13] 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.

[14] 王宪叶,沈文彪,徐朗莱. 外源一氧化氮对渗透胁迫下小麦幼苗叶片膜脂过氧化的缓解作用[J]. 植物生理与分子生物学报,2004,30(2): 195-200.

WANG X Y, SHEN W B, XU L L. Exogenous nitric oxide alleviates osmotic stress-induced membrane lipid peroxidation in wheat seedling leaves[J]. Journal of Plant Physiology and

Molecular Biology, 2004, 30(2): 195- 200.

[15] 王 森, 李秋荣, 付士磊, 等. 一氧化氮对杨树耐旱性的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16 (5): 805-810.
WANG M, LI Q R, FU S L, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on drought-resistance of poplar[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16 (5): 805-810.

[16] 王 森, 李秋荣, 付士磊, 等. 外源一氧化氮对干旱胁迫下杨树光合作用的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16 (2): 218-222.
WANG M, LI Q R, FU S L, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on photosynthetic characteristics of poplar leaves under water stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16 (2): 218-222.

[17] 杜大至, 李荣儿, 原福虎, 等. 翅果油树种子的休眠和萌发生理(简报) [J]. 植物生理学通讯, 1989 (6): 36-38.
DU D Z, LI R E, YUAN F H, *et al.* Physiology of dormancy and germination of *Elaeagnus mollis* seeds[J]. Plant Physiology Communications, 1989(6): 36-38.

[18] 王曙光, 周福平, 孙黛珍. 渗透胁迫对六倍体小黑麦幼苗叶片相对含水量的影响[J]. 山西农业科学, 2007, 35 (8) : 3-5.
WANG S G, ZHOU F P, SUN D Z. Effects of PEG stress on relative water content in leaves of hexaploid triticale seedlings[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2007, 35 (8):3-5.

[19] 贾广云, 张 博, 王玉祥, 等. NaCl 胁迫对苦马豆种子萌发的影响及生理效应[J]. 中国农学通报, 2009, 25 (8): 181-184.
JIA G Y, ZHANG B, WANG Y X, *et al.* Effects of salt stress and physiological reaction on germination of *Swainsona salsula* Taub seeds[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25 (8): 181-184.

[20] 李柏林, 梅慧生. 燕麦叶片衰老与活性氧代谢的关系[J]. 植物生理学报, 1989, 15 (1): 6-12.
LI B L, MEI H S. Relationship between oat leaf senescence and activated oxygen metabolism[J]. Acta Phyto- physiologica Sinica, 1989, 15 (1): 6-12.

[21] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.

[22] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.

[23] WENDEHENNE D, PUGIN A, KLESSIG D F, *et al.* Nitric oxide: comparative synthesis and signaling in animal and plant cells[J]. Trends Plant Sci, 2001, 6: 177-183.

[24] YAMASAKI H, SHANIOHI S Y, TAKAHASHI S. An alternative path-way for nitric oxide production in plant; New feature of an old enzyme[J]. Trends Plant Sci, 1999, 4: 128-129.

[25] DURNER J, KLESSIG D F. Nitric oxide as a signal in plants [J]. Cur Opin Plant Biol, 1999, 2: 369-374.

[26] FOISSNER I, WENDEHENNE D, LANGEBARTELS C, *et al.* In vivo imaging of an elicitor-induced nitric oxide burst in tobacco[J]. Plant J, 2000, 23: 817-824.

[27] JI X B, HOLLOCHER T C. Reduction of nitrite to nitric oxide by enteric bacteria[J]. Biochem Biophys Res Commun, 1988, 157: 106-108.

[28] 刘鹏程, 王 辉, 程家强, 等. NO 对小麦叶片干旱诱导膜脂过氧化的调节效应[J]. 西北植物学报, 2004, 24 (1): 141-145.
LIU P C, WANG H, CHENG J Q, *et al.* Regulation of nitric oxide on drought-induced membrane lipid preoxidation in wheat leaves[J]. Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin. , 2004, 24 (1): 141-145.

[29] BRAY E A. Plant responses to water deficit[J]. Trends Plant Sci, 1997, 2:48-54.

[30] 赵 翔, 王棚涛, 闻 玉, 等. 外源 NO 提高小麦幼苗抗旱性的生理机制[J]. 西北植物学报, 2008, 28 (10): 2028-2034.
ZHAO X, WANG P T, WEN Y, *et al.* Mechanism of exogenous nitric oxide enhancing drought-resistance of wheat seedlings[J]. Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin. , 2008, 28 (10): 2028-2034.

[31] CARLOS G M, LORENZO L. Nitric oxide and abscisic acid cross talk in guard cells[J]. Plant Physiol. , 2002, 128: 790-792.

[32] NEILL S J, DESIKAN R, CLARKE A, *et al.* Nitric oxide is a novel component of abscisic acid signaling in stomatal guard cells[J]. Plant Physiol. , 2002, 128: 13-16.

[33] HALLIWEL B, GUTTERIDGE J M C. Oxygen toxicity, oxygen radicals, transition metals and disease[J]. Biochem. J. , 1984, 219: 1-14.

[34] 吴雪霞, 朱月林, 朱为民, 等. 外源一氧化氮对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生理影响[J]. 中国农业科学, 2006, 39 (3): 575-581.
WU X X, ZHU Y L, ZHU W M, *et al.* Physiological effects of exogenous nitric oxide in tomato seedlings under NaCl stress[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39 (3): 575-581.

[35] CLARK D, DURNER J, NAVARRE D A, *et al.* Nitric oxide inhibition of tobacco catalase and ascorbate peroxidase [J]. Molec Plant-Micro Interac, 2000, 13: 1380-1384.