

环境胁迫对大麦幼苗一氧化氮释放的影响*

陈娟¹ 肖强^{1,2} 吴飞华¹ 裴真明¹ 郑海雷^{1**}

(¹ 厦门大学滨海湿地生态系统研究教育部重点实验室, 福建厦门 361005; ² 湖北民族学院湖北省生物资源保护与利用重点实验室, 湖北恩施 445000)

摘 要 采用化学发光法定量研究了高温、干旱、盐和重金属(镉和铜)等几种环境胁迫对大麦幼苗内源一氧化氮(NO)释放量的影响。结果表明:短期高温处理可诱导大麦幼苗内源NO释放上升,长期处理则降至对照水平;短期高浓度聚乙二醇6000(25%、30%)处理使植株NO释放量显著增加,但随干旱胁迫时间延长NO释放量有所下降;短期盐胁迫使植株NO释放量增加,长期处理则因盐度不同而有所差异,表现为中低盐度下($\leq 400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)植株NO释放与对照水平相当,而高盐度下($\geq 600 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)植株NO释放则始终维持较高水平;短期重金属镉和铜处理植株后,植株NO释放与对照差异不大,长期镉处理后,植株NO释放显著升高,而长期铜处理只在低浓度下出现释放高峰。这些结果表明环境胁迫可诱导植物体内NO产生,其NO释放量与胁迫强度和作用时间有一定相关性。

关键词 化学发光法;环境因子;大麦;一氧化氮;释放

中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)10-1971-06

Effects of environmental stress on nitric oxide emission from *Hordeum vulgare* seedlings.

CHEN Juan¹, XIAO Qiang^{1,2}, WU Fei-hua¹, PEI Zhen-ming¹, ZHENG Hai-lei¹(¹Key Laboratory for Coast and Wetland Ecosystem of Ministry of Education, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China; ²Key Laboratory of Biological Resources Protection and Utilization of Hubei Province, Hubei Institutes for Nationalities, Enshi 445000, Hubei, China). Chinese Journal of Ecology 2009 28(10):1971-1976.

Abstract: By using chemiluminescence technique, this paper studied the nitric oxide (NO) emission from *Hordeum vulgare* seedlings under high temperature, drought, salt, and heavy metals (cadmium and copper) stresses. Short-term high temperature stress induced the increase of *H. vulgare* seedlings NO emission, while long-term high temperature stress dropped the NO emission to the level of the control. Under short-term drought stress, the NO emission from the seedlings treated with high concentration polyethyleneglycol 6000 (25% and 30%) increased significantly, but under long-term drought, the NO emission decreased. Similarly, the NO emission increased under short-term salt stress, but differed under long-term salt stress, depending on salt concentration, *i. e.*, kept a lower level similar to the control at low salt concentration ($\leq 400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) but maintained at a higher level at high salt concentration ($\geq 600 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$). No significant change was observed in the NO emission under short-term heavy metals (cadmium and copper) stress, but the emission increased significantly under long-term cadmium stress and low concentration copper stress. The results suggested that environmental stress induced the NO emission from *H. vulgare* seedlings, and the emission rate was correlated with the stress strength and stress duration.

Key words: chemiluminescence; environmental factor; *Hordeum vulgare*; nitric oxide; emission.

* 国家自然科学基金项目(30670317和30770192)、教育部博士点基金项目(20070384033)、留学回国人员科研启动基金项目(2008-890)、厦门大学新世纪优秀人才基金项目(NCETXMU07115)和“长江学者和创新团队发展计划”资助项目。

** 通讯作者 E-mail: zhenghl@xmu.edu.cn

收稿日期:2009-01-08 接受日期:2009-05-14

一氧化氮(nitric oxide, NO)是一种快速扩散并可透过细胞膜的具有自由基性质的气体, NO及其氧化形式是细胞内及胞间的重要信号分子(Neill *et al.* 2008)。近年来, 对于NO在植物中分子功能的探讨取得了较大进展, 特别是其在信号转导中的作用以及对基因表达调控等方面的研究不断深入。研究表明, NO在植物的生长发育, 包括种子的萌发与休眠、叶与根生长、光形态建成、延迟开花、果实的成熟和衰老、抵抗病害等生理过程中发挥着重要作用(肖强和郑海雷, 2004; He *et al.*, 2004; Palmieri *et al.* 2008)。此外, NO还参与植物对生物胁迫和非生物胁迫的应答反应, 当植物受到盐害、干旱、高温、寒冷、紫外光、缺氧等非生物胁迫时, 施加硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)等外源NO供体可提高体内NO含量, 进而NO发挥其信号分子的作用, 参与减轻胁迫对植物伤害的一系列生理生化反应(Xiao *et al.* 2007; 张玲玲等 2007)增强植物对胁迫的抵抗能力。然而, 植物内源NO的生物学作用以及与植物胁迫的关系仍需进一步阐明。

虽然对内源NO的测定有半定量的染料法和专一性不高的Griess试剂法(张丽丽和周杰, 2007)等, 但由于NO的半衰期只有几秒钟(张满效等, 2004)及这些方法本身的不足, 很难快速灵敏的检测植物体内的NO。而化学发光法具有较高的灵敏度, 且可以无扰动的连续检测植物的释放动态, 在检测植物体内NO含量时常被采用(Planchet & Kaiser 2006)。实际上, 许多植物在自然环境下能产生可检出的NO, 如Wildt等(1997)用化学发光法证明了向日葵(*Helianthus annuus*)等植物的叶片在自然环境下具有NO的释放, Planchet等(2005)以烟草(*Nicotiana tabacum*)离体叶片和悬浮细胞为材料也检测到植物内源NO的产生。本文用高灵敏度的化学发光技术研究了高温、干旱、盐、重金属等几种环境胁迫对大麦幼苗内源NO释放量的影响, 以期对NO在植物适应环境胁迫中的作用研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试大麦品种为昆仑12号(*Hordeum vulgare* L. cv. Kunlun 12), 购于青海省农林科学院作物研究所。

1.2 材料培养

大麦种子用2.0%的次氯酸钠溶液浸泡10

min, 然后用蒸馏水反复冲洗后浸种12 h, 再将种子放入光照培养箱中, 25℃催芽12 h。选取露白一致的种子, 将种子均匀播撒在纱网上, Hoagland营养液培养, 光照培养箱内温度保持在20℃~22℃, 每天光照12 h, 光照强度 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。培养6 d后, 选取生长一致的大麦幼苗进行实验。

1.3 材料处理

大麦幼苗进行以下胁迫处理: 温度胁迫实验中将大麦幼苗根部置于培养液中, 连同培养钵一起置于可控温度的光照培养箱中, 处理温度分别为对照(20℃)和高温(40℃), 处理12、24、48 h后分别测定整株材料NO释放量变化; 模拟干旱胁迫实验中设置聚乙二醇6000(polyethyleneglycol, PEG)浓度为0、15%、25%、30%, 分别处理1、3、6 d后, 测定整株材料NO释放量变化; 盐胁迫实验中设置盐(NaCl)浓度梯度为0、100、200、400、600、800 mmol·L⁻¹, 分别于3和6 d测定整株材料NO释放量变化; 重金属胁迫实验中设置镉离子(CdCl₂)浓度梯度为0、0.05、0.1、0.2、0.4、0.8 mmol·L⁻¹, 铜离子(CuCl₂)浓度梯度为0、0.2、0.4、0.8、1.6、2.0 mmol·L⁻¹, 分别于3和6 d测定整株材料NO释放量变化。干旱、盐和重金属处理均在光照培养箱(温度为20℃~22℃, 光照条件为12 h/12 h, $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)中进行。以上各处理液均用Hoagland营养液配制。

1.4 测定方法

NO释放量测定参照Planchet等(2005)、Li和Wang(2008)的方法进行。为避免培养液中微生物对NO测定的影响, 先用蒸馏水小心冲洗胁迫处理后大麦幼苗的根部数次, 将其放入装有新鲜处理液的培养钵中, 再将培养钵连同幼苗一起放入适当大小的透明玻璃罩中。玻璃罩顶部装有一个带有两个端口的橡胶软塞, 其中一个端口为进气口, 另一个为出气口。测定时, 玻璃罩中的气体用特氟龙管经出气口导入研究型200EU化学发光检测仪(Advanced Pollution Instrumentation Inc., USA)进行NO浓度测定, 同时外界空气经进气口进入玻璃罩以平衡内外气压。设置不放大麦幼苗的空玻璃罩做空白对照, 测定其中气体的NO浓度。通过样品罩和空白罩NO浓度的对比以消除外界空气的影响。每一处理重复4次。测定结束后对植株称量。

1.5 数据处理

NO释放量计算公式如下:

$$F = \frac{(C_e - C_0) \cdot V}{V_m \cdot M \cdot T}$$

式中 F 为 NO 释放量($\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) C_e 为样品罩中的气体浓度($\text{ppbv} = 10^{-9} \text{ L} \cdot \text{L}^{-1}$) C_0 为空白罩中的气体浓度($\text{ppbv} = 10^{-9} \text{ L} \cdot \text{L}^{-1}$) V 为进入检测仪的气体流量(L) V_m 为标准气体摩尔体积 M 为大麦幼苗植株质量(g) T 为测定时间(h)。

实验原始数据的处理采用 Excel 软件完成 ,并采用 SPSS 11.5 软件进行方差分析(one-way ANOVA) ,Duncan 新复极差法进行差异显著性检验绘图采用 Origin 7.5 软件完成。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对大麦幼苗 NO 释放量的影响

从图 1 可以看出 ,在室温下(对照) ,大麦幼苗 NO 释放量在 12、24、48 h 几乎保持在 $0.2 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 左右的水平上 ,没有明显变化。但与对照相比 40°C 高温处理 12 h 后大麦幼苗 NO 释放量增加至 $0.372 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$,约为对照的 2 倍 ,差异显著($P < 0.05$) ;处理 24 h 后大麦幼苗 NO 释放量可达较高水平($0.606 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) ,约是对照的 3 倍 ,差异极显著($P < 0.01$)。但处理 48 h 后大麦幼苗 NO 释放量则下降至对照水平($0.236 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)。

2.2 模拟干旱胁迫对大麦幼苗 NO 释放量的影响

PEG 浓度和处理时间也影响到大麦幼苗 NO 释放量(图 2)。在正常情况下(0% PEG) ,大麦幼苗 NO 释放量随处理时间无明显变化。与对照相比 ,虽然 15% PEG 处理 1 d 时 ,NO 释放量几乎没有变化 ,但 25% PEG 和 30% PEG 处理 1 d 后 NO 释放量显著提高(约为 $0.9 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) ,呈极显著差异($P < 0.01$)。15% PEG 处理 3 d 后 ,NO 释放量增

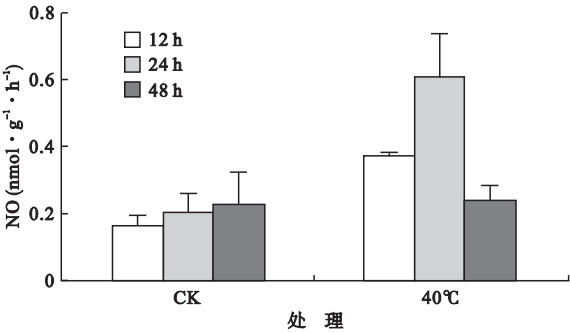


图 1 高温对大麦幼苗 NO 释放量的影响
Fig.1 Effects of high temperature on NO emission from *Hordeum vulgare* seedlings

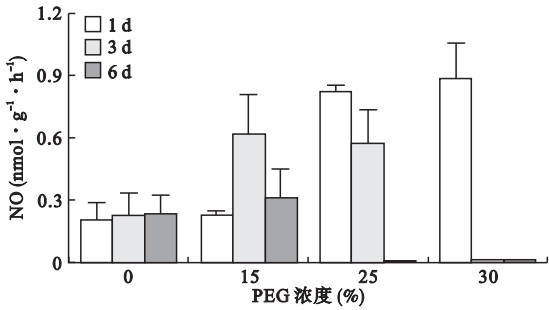


图 2 PEG 浓度对大麦幼苗 NO 释放量的影响
Fig.2 Effects of PEG concentration on NO emission from *Hordeum vulgare* seedlings

加到 $0.618 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$,与 25% PEG 处理 3 d 后的 NO 释放量水平接近 ,都明显高于对照组 NO 释放水平($0.25 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) ,差异显著($P < 0.05$)。但大麦幼苗经 30% PEG 处理 3 d 后受伤严重 ,植株几乎死亡 ,NO 释放量为 0。当处理时间延长到 6 d 时 ,15% PEG 处理下幼苗 NO 释放量下降到对照水平($0.309 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) ,25% 和 30% PEG 处理下由于植株受伤严重 ,没有 NO 释放。以上结果表明 ,轻度干旱和短时间处理可明显刺激大麦幼苗 NO 的释放。

2.3 盐胁迫对大麦幼苗 NO 释放量的影响

从盐度和处理时间对大麦幼苗 NO 释放的影响可以看出(图 3) ,大麦幼苗经 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理 3 和 6 d ,其 NO 释放量与对照没有差异 ;而 NaCl 处理 3 d 后 ,与对照相比 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下大麦幼苗 NO 释放量显著增加 ,达到 $0.209 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ($P < 0.05$) 400 和 $600 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理时 ,幼苗 NO 释放量与 $200 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理没有明显差异 , $800 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下 NO 释放量达到最高($0.258 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) ($P < 0.05$) ;当大麦幼苗经 NaCl 处理 6 d 后 ,与对照

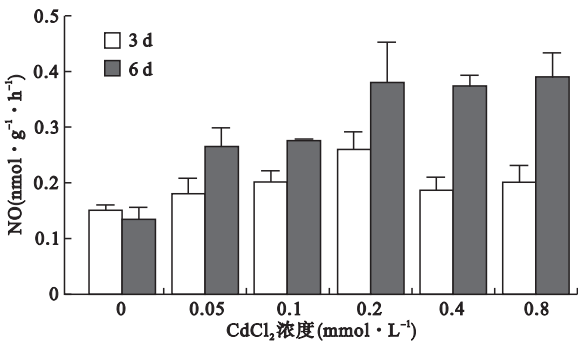


图 3 NaCl 浓度对大麦幼苗 NO 释放量的影响
Fig.3 Effects of NaCl concentration on NO emission from *Hordeum vulgare* seedlings

相比, 200 和 400 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理下的大麦幼苗 NO 释放量没有显著差异, 但明显低于处理 3 d 时相应浓度的 NO 释放量 ($P < 0.05$); 而高浓度 NaCl (600 和 800 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 处理下 NO 释放量较 3 d 的处理明显升高, 达 0.320 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ($P < 0.05$)。

2.4 重金属胁迫对大麦幼苗 NO 释放量的影响

2.4.1 镉胁迫对大麦幼苗 NO 释放量的影响

由图 4 可见, CdCl_2 处理 3 d 后, 与对照相比, 0.2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 处理下植株 NO 释放量达到较高水平, 为 0.258 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 差异显著 ($P < 0.05$), 而其他浓度与对照相比无显著差异。与处理 3 d 时相比, 处理 6 d 后, 0.2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 作用下大麦幼苗 NO 释放量高达 0.387 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ($P < 0.05$), 是对照的 1.5 倍; 与处理 3 d 不同的是, 长时间较低浓度 (0.05 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 0.1 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) CdCl_2 处理下植株 NO 释放量与对照相比有较大提高 ($P < 0.05$), 高浓度 (0.4 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$, 0.8 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) CdCl_2 处理下, 植株 NO 释放量水平与 0.2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CdCl_2 处理下的释放量相当, 并且明显高于相应浓度下处理 3 d 时的效果。说明镉胁迫对诱导大麦幼苗 NO 释放有时间和浓度剂量效应。

2.4.2 铜胁迫对大麦幼苗 NO 释放量的影响

从铜离子 (CuCl_2) 浓度和处理时间对大麦幼苗 NO 释放量的影响可以看出 (图 5), 与对照相比, CuCl_2 处理 3 d 后, 大麦幼苗 NO 释放水平在各浓度间无显著差异, 在处理 6 d 后, 0.2 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CuCl_2 处理下的植株 NO 释放量明显增加, 达到 0.905 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 约为对照的 10 倍, 差异极显著 ($P < 0.01$)。0.4 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CuCl_2 处理对 NO 释放也有一定的促进作用, 但较高浓度的 CuCl_2 ($\geq 0.8 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 对

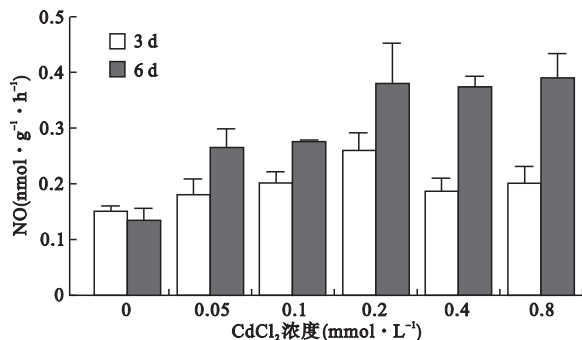


图 4 CdCl_2 浓度对大麦幼苗 NO 释放量的影响
Fig. 4 Effects of CdCl_2 concentration on NO emission from *Hordeum vulgare* seedlings

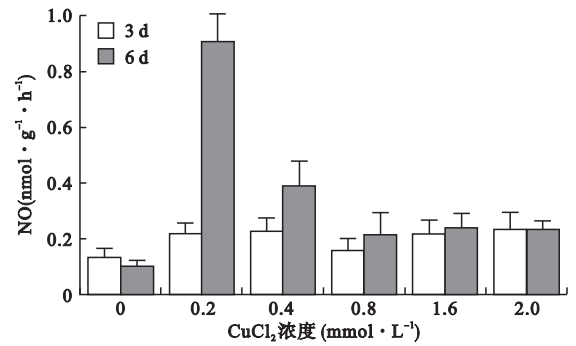


图 5 CuCl_2 浓度对大麦幼苗 NO 释放量的影响
Fig. 5 Effects of CuCl_2 concentration on NO emission from *Hordeum vulgare* seedlings

大麦幼苗 NO 释放量无显著促进作用。表明低浓度和长时间 CuCl_2 处理影响大麦幼苗 NO 释放量。

3 讨论

植物内源 NO 主要由硝酸还原酶 (nitrate reductase, NR)、非酶促途径及可能的 NO 合成酶 (nitric oxide synthase, NOS) 等合成途径产生, 并由血红蛋白 (haemoglobins, Hbs) 和亚硝基谷胱甘肽还原酶 (S-nitrosoglutathione reductase, GSNO) 等清除机制消除 (陈娟等, 2007), 二者之间的动态平衡决定了植物内源 NO 的含量。利用荧光染料法已有研究发现, 在高温 (Lee *et al.*, 2008)、干旱 (Zhao *et al.*, 2001)、盐 (Zhao *et al.*, 2007) 等胁迫下, 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*)、玉米 (*Zea mays*) 等植物内源 NO 含量上升。Besson-Bard 等 (2008) 利用 NO 特异性电极研究表明, 在胁迫下烟草悬浮细胞内产生的 NO 会扩散到胞外。本文运用化学发光技术测定的结果显示, 大麦幼苗在正常生长条件下, 其 NO 释放量为 0.1 ~ 0.3 $\text{nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, 与 Planchet 等 (2005) 在烟草叶片中测定的结果一致。而且在不同胁迫处理下, 大麦幼苗 NO 释放量相比对照上升了 2 ~ 10 倍, 说明当植物遭受环境刺激产生大量内源 NO 时, 胞内的 NO 会穿过细胞膜等的阻隔进行扩散, NO 可能会影响相邻细胞、组织甚至是植株的生理响应。在进一步研究植物逆境下分子响应机理时, 可通过测定植物 NO 释放量 (不干扰植物的正常生理活动) 来直接反映其内源 NO 含量变化。

NO 在植物应对环境胁迫响应中发挥重要作用, 内源 NO 含量的变化规律反映了植物对环境胁迫的响应特征。本研究发现, 大麦幼苗在遭受高温、模拟干旱和低盐胁迫后内源 NO 含量急剧上升, 随

后内源 NO 恢复到正常的静息水平。与对照相比,短期高温处理可诱导大麦幼苗 NO 释放量提高 2~3 倍(图 1) 25% 和 30% PEG 处理 1 d 后 NO 释放量显著增加至 $0.9 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 左右(图 2),低盐 ($200, 400 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 处理大麦幼苗 3 d 后,NO 释放量比对照也上升了约 50%(图 3)。短期胁迫诱导产生的植物内源 NO 可通过调节胞内自由 Ca^{2+} 浓度、cGMP 的合成和激素合成等复杂的信号转导系统使植物适应各种环境胁迫。如 Zhao 等(2001)研究表明,小麦(*Triticum aestivum*)幼苗在干旱胁迫下,NOS 活性升高,产生的内源 NO 诱导脱落酸(abscisic acid, ABA)合成,进而减轻干旱对植物的伤害。另一方面,内源 NO 含量恢复到正常静息水平同样具有重要意义,如 Lee 等(2008)对拟南芥的研究表明,热激造成 GSNOR 缺失突变体的损伤大于野生型对照,该突变体经 NO 清除剂 cPTIO 处理后受伤程度减轻,说明 GSNOR 可以清除热激后拟南芥体内过量的 NO,维持植物内环境的稳定。本研究也表明,在高温处理 2 d 后大麦幼苗内源 NO 释放量下降至 $0.236 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$,模拟干旱和低盐处理 6 d 后,植株内源 NO 释放量也均恢复到正常水平($0.1 \sim 0.3 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$),此时植物体内 NO 的合成与清除机制恢复了动态平衡,这些结果与 Neill 等(2008)的论述一致。但高盐(600 和 $800 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)胁迫下,大麦幼苗内源 NO 释放一直维持较高水平,这可能与高盐胁迫下植物体内正常的生理代谢受到严重破坏有关。

与高盐胁迫类似,重金属 Cd 处理 6 d 时,大麦幼苗 NO 释放量在各浓度下均显著高于对照(图 4)。这可能是由于 Cd 胁迫下,叶片内 GSNOR 的表达与活性均显著降低,内源 NO 含量上升,Cd 的积累破坏了其清除机制(Barroso *et al.*, 2006)。而且最新研究(Besson-Bard *et al.*, 2009)发现,随着 Cd 胁迫下拟南芥根和叶片中内源 NO 含量的增加,NO 会进一步通过促进植物吸收铁相关基因(*IRT1*、*FRO2* 和 *FIT1*)的表达及减少根部 Ca^{2+} 含量等途径促进 Cd 在根部的积累,抑制植物生长。虽然 Noriega 等(2007)的研究表明外源 NO 可减轻 Cd 对植物的伤害,但 Cd 所诱导的内源 NO 积累会进一步加剧 Cd 的毒害,可见 NO 在植物应对 Cd 胁迫中作为“双刃剑”发挥作用。与 Cd 胁迫不同,重金属 Cu 处理 3 d 时植株无 NO 释放,而处理 6 d 时 $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ CuCl_2 作用下 NO 释放达到最高峰(图 5),此时大麦

幼苗叶片 NR 活性最高(数据未显示),可以诱导 NO 的大量产生,与 Kobayashi 和 Shoun(1995)的研究结果一致。而高浓度 Cu 处理下植物因受伤害严重, NR 活性显著下降(数据未显示),NO 合成减少,且此时植物体内过量的 Cu 可将 NO 还原为 NO^- ,这可能是高浓度 Cu 处理植株并无 NO 显著释放的原因(Bartha *et al.*, 2005)。

综上所述,在一定条件下,短期高温、干旱和低盐胁迫诱导产生的植物内源 NO 在启动下游信号系统后即可被体内清除机制消除,以维持植物体内 NO 的动态平衡;而在高盐及重金属等特殊的环境胁迫下,植株 NO 释放量在长期处理下仍维持较高水平,推测此时 NO 清除机制的破坏是可能的原因之一。由此可见,不同环境胁迫下植物内源 NO 水平受胁迫强度和作用时间影响,且不同胁迫类型对维持植物体内 NO 的动态平衡具有不同的效果。本研究对于进一步深入探讨植物应对环境胁迫响应机制中 NO 的作用,以及通过生化手段或遗传操作来调节农作物内源 NO 变化,提高在各种胁迫条件下农作物的抗逆性提供了一定的研究基础。

参考文献

- 陈娟,肖强,裴真明,等. 2007. 对植物血红蛋白功能的新发现——调节 NO 的生物活性,细胞生物学杂志, **29**(4): 513-518.
- 肖强,郑海雷. 2004. 一氧化氮与植物胁迫响应. 植物生理学通讯, **40**(3): 379-384.
- 张丽丽,周杰. 2007. 植物体的一氧化氮检测方法及其应用. 植物生理学通讯, **43**(5): 921-927.
- 张玲玲,肖强,叶文景,等. 2007. 外源一氧化氮对氯化钠处理下秋茄幼苗抗氧化系统的调节效应. 生态学杂志, **26**(11): 1732-1737.
- 张满效,安黎哲,陈拓,等. 2004. NO 是植物应激反应的信号分子. 西北植物学报, **24**(6): 1145-1153.
- Barroso JB, Corpas FJ, Carreras A, *et al.* 2006. Localization of S-nitrosoglutathione and expression of S-nitrosoglutathione reductase in pea plants under cadmium stress. *Journal of Experimental Botany*, **57**: 1785-1793.
- Bartha B, Kolbert Z, Erdei L. 2005. Nitric oxide production induced by heavy metals in *Brassica juncea* L. Czern. and *Pisum sativum* L. *Acta Biologica Szegediensis*, **49**: 9-12.
- Besson-Bard A, Gravot A, Richaud P, *et al.* 2009. Nitric oxide contributes to cadmium toxicity in *Arabidopsis* by promoting cadmium accumulation in roots and by up-regulating genes related to iron uptake. *Plant Physiology*, **149**: 1302-1315.
- Besson-Bard A, Griveau S, Bedioui F, *et al.* 2008. Real-time electrochemical detection of extracellular nitric oxide in to-

- bacco cells exposed to cryptogein, an elicitor of defence responses. *Journal of Experimental Botany*, **59**:3407–3414.
- He YK, Tang RH, Hao Y, *et al.* 2004. Nitric oxide represses the *Arabidopsis* floral transition. *Science*, **305**:1968–1971.
- Kobayashi M, Shoun H. 1995. The copper-containing dissimilatory nitrite reductase involved in the denitrifying system of the fungus *Fusarium oxysporum*. *Journal of Biological Chemistry*, **270**:4146–4151.
- Lee U, Wie C, Fernandez BO, *et al.* 2008. Modulation of nitrosative stress by S-nitrosoglutathione reductase is critical for thermotolerance and plant growth in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **20**:786–802.
- Li DJ, Wang XM. 2008. Nitrogen isotopic signature of soil-released nitric oxide (NO) after fertilizer application. *Atmospheric Environment*, **42**:4747–4754.
- Neill S, Bright J, Desikan R, *et al.* 2008. Nitric oxide evolution and perception. *Journal of Experimental Botany*, **59**:25–35.
- Noriega GO, Yannarelli GG, Balestrasse KB, *et al.* 2007. The effect of nitric oxide on heme oxygenase gene expression in soybean leaves. *Planta*, **226**:1155–1163.
- Palmieri MC, Sell S, Huang X, *et al.* 2008. Nitric oxide-responsive genes and promoters in *Arabidopsis thaliana*: A bioinformatics approach. *Journal of Experimental Botany*, **59**:177–186.
- Planchet E, Jagadis Gupta K, *et al.* 2005. Nitric oxide emission from tobacco leaves and cell suspensions: Rate limiting factors and evidence for the involvement of mitochondrial electron transport. *Plant Journal*, **41**:732–743.
- Planchet E, Kaiser WM. 2006. Nitric oxide (NO) detection by DAF fluorescence and chemiluminescence: A comparison using abiotic and biotic NO sources. *Journal of Experimental Botany*, **57**:3043–3055.
- Wildt J, Kley D, Rockel A, *et al.* 1997. Emission of NO from several higher plant species. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, **102**:5919–5927.
- Xiao Q, Ru QM, Wu FH, *et al.* 2007. Nitric oxide alleviates oxidative stress caused by lanthanum in rice leaves. *Journal of Rare Earths*, **25**:631–636.
- Zhao MG, Tian QT, Zhang WH. 2007. Nitric oxide synthase-dependent nitric oxide production is associated with salt tolerance in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, **144**:206–217.
- Zhao Z, Chen G, Zhang C. 2001. Interaction between reactive oxygen species and nitric oxide in drought-induced abscisic acid synthesis in root tips of wheat seedlings. *Australian Journal of Plant Physiology*, **28**:1055–1061.

作者简介 陈娟,女,1984年生,博士研究生。主要从事植物生理生态研究。E-mail:chenjuanmn@xmu.edu.cn
责任编辑 李凤芹
