外源 NO 对 NaCl 胁迫下板蓝根种子萌发和幼苗生理特性的影响

贾海凤,张海艳*

青岛农业大学农学与植物保护学院 山东省旱作农业技术重点实验室旱作节水创新团队,山东 青岛 266109

摘 要:目的 了解外源 NO 对 NaCl 胁迫下板蓝根种子萌发和幼苗生长的影响,以便为板蓝根在栽培生产中遇到的盐害问题提供理论参考和解决方法。方法 采用霍格兰营养液培养种子,在 60 mmol/L NaCl 胁迫下,测定不同浓度的外源 NO 供体硝普钠(SNP)处理后板蓝根种子发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数、发芽速率指数、平均发芽时间和幼苗苗高、根长、苗质量和根质量的变化,分析板蓝根叶片丙二醛(MDA)量、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性的变化。结果 60 mmol/L NaCl 胁迫显著抑制板蓝根的种子萌发和幼苗生长;经过 0.01~0.5 mmol/L SNP 处理后,种子萌发和幼苗生长指标均有升高,其中以 0.1 mmol/L SNP 处理时各项指标最高;1.0 mmol/L SNP 处理时幼苗生长指标显著降低。与 60 mmol/L NaCl 处理相比,0.1 mmol/L SNP 处理时板蓝根种子发芽率和发芽势分别提高 12.91%和 63.90%,发芽指数和活力指数分别提高 16.71%和 44.77%,发芽速率指数提高 23.64%,平均发芽时间缩短 0.1 d;幼苗苗高、根长、苗质量和根质量分别提高 43.61%、35.05%、51.79%和 82.14%;叶片 MDA 量降低 34.83%,SOD 和 POD 活性分别增加 43.78%和 39.85%。结论 0.1 mmol/L SNP 能有效地减缓 NaCl 胁迫对板蓝根种子萌发和幼苗生长的抑制作用,增强叶片抗氧化能力,提高种子及幼苗的抗盐能力;高浓度(1.0 mmol/L)SNP 处理加剧了 NaCl 胁迫对板蓝根幼苗的伤害。

关键词: 板蓝根; NO; NaCl 胁迫; 种子萌发; 生理特性

中图分类号: R282.21 文献标志码: A 文章编号: 0253 - 2670(2014)01 - 0118 - 07

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2014.01.023

Effects of exogenous nitric oxide on seed germination and seedling physiological characteristics of *Isatis indigotica* under NaCl stress

JIA Hai-feng, ZHANG Hai-yan

College of Agronomy and Plant Protection, Shandong Key Laboratory of Dry Farming Technique, Dry-farming and Water-saving Innovation Team, Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

Abstract: Objective To offer the reference and method for salt damage in the cultivation of Isatis indigotica and to study the effects of exogenous nitric oxide (NO) on the seed germination and early seedling growth of I. indigotica under NaCl stress. Methods Hoagland's nutrient solution was used to culture the seeds, and the changes of germination energy, germination percentage, germination index, vigor index, germination velocity index, mean germination time, seedling height, root length, seedling weight, and root weight of I. indigotica, and the changes of the MDA content, the activities of SOD and POD of I. indigotica leaves after the treatment with exogenous NO donor, sodium nitroprusside (SNP) at different concentration under 60 mmol/L NaCl stress were determined. Results Under 60 mmol/L NaCl stress, the seed germination and early seedling growth of I. indigotica were obviously inhibited, which were increased after 0.01—0.5 mmol/L SNP treatment and the maximum index was obtained under 0.1 mmol/L SNP treatment, while the seedling growth was markedly reduced after 1.0 mmol/L SNP treatment. Compared with 60 mmol/L NaCl treatment, the germination percentage and germination energy after 0.1 mmol/L SNP treatment were increased by 12.91% and 63.90%; The germination index and vigor index were increased by 16.71% and 44.77%; The germination velocity index was increased by 23.64%; The mean germination time was shortened by about 0.1 d; The seedling height, root length, seedling weight, and root weight were increased by 43.61%, 35.05%, 51.79%, and 82.14%; The MDA content was decreased by 34.83%; The activities of SOD and POD were increased by 43.78% and 39.85%, respectively. Conclusion SNP (0.1 mmol/L) could greatly alleviate the NaCl stress for the seed germination and early seedling growth of I. indigotica, enhance the anti-oxidative capacity of leaves, and improve the salt resistance ability of the seed and seedling. But the SNP treatment at high concentration (1.0 mmol/L) could seriously damage the seedling of I. indigotica under NaCl stress. Key words: Isatis indigotica Fort.; NO; NaCl stress; seed germination; physiological characteristics

收稿日期: 2013-09-12

基金项目: 国家自然科学基金 (31101100); 作物生物学国家重点实验室开放课题项目 (2013KF05); 山东省泰山学者建设工程项目

作者简介: 贾海凤,女,山东菏泽人,硕士研究生,主要从事种子生理学研究。E-mail: jiahaifeng1218@163.com

^{*}通信作者 张海艳 Tel: (0532)86080447 E-mail: hyzhang608@126.com

网络出版时间: 2013-12-24 网络出版地址: http://www.cnki.net/kcms/doi/10.7501/j.issn.0253-2670.2014.01.html

板蓝根 Isatidis Radix 为十字花科菘蓝 Isatis indigotica Fort. 的干燥根,为二年生草本植物,具有清热解毒和凉血利咽的作用[1]。由于板蓝根药用价值非常大,在中医药中使用量也很大,是目前已实现规模化栽培和生产的重要中药材^[2]。尤其是2003 年"非典",2009 年甲型流感,2013 年禽流感大范围流行,板蓝根需求量更是剧增。然而,随着环境不断恶化,耕地面积不断减少,盐碱地不断增多,板蓝根栽培环境受到严重威胁。改善板蓝根的栽培环境,尤其是缓解盐害并提高板蓝根的抗盐能力成为亟待解决的问题。

NO 是生物体中一种重要的氧化还原信号分子 和毒性分子,也是一种活性氮,在植物体内主要通 过 NO 合酶和硝酸还原酶催化形成。NO 作为植物 生长发育的一个关键调节因子, 能够对植物的生物 和非生物逆境作出反应,对植物具有保护和毒害的 双重效应,具体表现与 NO 浓度和植物细胞的生理 条件等有关[3]。打破种子休眠、促进种子萌发是首 个经实验证实受 NO 促进的植物生理现象^[4]。研究 发现,外源 NO 对 NaCl 胁迫下小麦^[5]、沙葱^[6]和紫 苏^[7]种子萌发具有促进作用;也可以提高沙葱^[6]、 紫苏[7]、玉米[8]、燕麦[9]和水飞蓟[10]幼苗叶片的抗氧 化酶活性,缓解 NaCl 胁迫对幼苗氧化损伤的影响。 关于外源 NO 对 NaCl 胁迫下板蓝根种子萌发和幼 苗生长的影响未见报道。本研究以板蓝根种子为材 料,通过 NaCl 模拟盐害环境,研究不同浓度的外 源 NO 供体硝普钠 (SNP) 对 NaCl 胁迫下板蓝根种 子发芽和幼苗生长的影响, 为解决板蓝根在栽培生 产中遇到的盐害问题提供理论依据, 对板蓝根的大 面积推广及规范种植具有重要意义。

1 材料

供试的板蓝根种子由山东省长清马山中药材特色品牌基地提供,经山东农业大学农学院王汉平教授鉴定为北板蓝根 *Isatis indigotica* Fort. 的干燥成熟种子。

2 方法

2.1 试验设计

选取健壮、饱满、大小一致的板蓝根种子,先后用 75%乙醇和 5% NaClO 分别消毒 5 min,蒸馏水冲洗 5~6 次,直至无 NaClO 味道。20 ℃下蒸馏水浸种 12 h,将板蓝根种子用无菌滤纸沥干水,备用。试验设 6 个处理,在 Hoagland 营养液基础上按表 1 进行处理, NaCl 浓度为预实验得出的较为合适

的浓度,即 60 mmol/L。NO 供体硝普钠(SNP)现配现用,用 Hoagland 营养液配制 5 mmol/L 的 SNP 母液,于 4 \mathbb{C} 条件下保存,用母液稀释至试验所需浓度。

表 1 板蓝根种子和幼苗的不同处理组合

Table 1 Treatments by different combinations on seeds and seedling of *I. indigotica*

处理	NaCl / (mmol·L ⁻¹)	$SNP / (mmol \cdot L^{-1})$
空白对照 (CK1)	0	0
盐对照 (CK2)	60	0
处理 1 (T1)	60	0.01
处理 2 (T2)	60	0.10
处理 3 (T3)	60	0.50
处理 4 (T4)	60	1.00

2.2 发芽实验

采用聚丙烯96孔PCR 板进行发芽实验,将PCR 板每孔下端剪掉2 mm 左右,以保证板蓝根种子发 芽后根能够顺利伸出。预试验可知,采用聚丙烯PCR 板悬浮法进行发芽和培养幼苗,不仅可通过虹 吸原理容易控制种子水分,还可避免培养皿培养过程中存在的根横向、交叉生长和幼苗歪斜等现象。每个PCR 板50 粒种子,根据表1进行不同处理,重复3次。放置于光照培养箱中,进行15 ℃/25 ℃的变温培养,25 ℃高温时段采用8h光照处理,15 ℃低温时段采用16h黑暗处理。每隔3~5d更换1次相应的处理液。

2.3 种子萌发指标

每天观察种子萌发情况,并统计发芽数,突破种皮的胚轴长度达到种子自身长度时视为种子发芽。第3天时,板蓝根种子发芽率达到50%,此时发芽高峰期出现,可作为初次计数时间。第7天后,无新发芽的种子出现,此时可作为末次计数时间。各项发芽指标计算公式如下:发芽率(GP) =n/N (n 为第7天时的种子发芽数,n 为供试种子总数);发芽势(GE) = n_3/N (n_3 为第3天的种子发芽数,n 为供试种子总数);发芽指数(GI) = \sum (G_t/D_t) (G_t 为第t 天的种子发芽数, G_t 为对应 G_t 的发芽天数);活力指数 $VI=GI\times SH$ (SH 为苗高);发芽速率指数 (GV) = \sum (G_t/T_t) (i 是发芽期数, G_i 是第i 期的发芽率, T_i 是发芽天数);平均发芽时间(MGT)= $\sum T_iN_i/\sum N_i$ (N_i 是 T_i 时间内新发芽的种子数)。

2.4 幼苗生长指标

第 14 天时,每个重复随机选取 20 株幼苗,测量苗高、根长和苗质量、根质量。

2.5 幼苗生理指标

采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)量,采用氮蓝四唑法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,采用愈创木酚比色法测定过氧化物酶(POD)活性[11]。

2.6 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 软件对数据进行处理和绘图,采用 DPS 7.05 统计分析软件对数据进行差异显著性检验(LSD 法)。

3 结果与分析

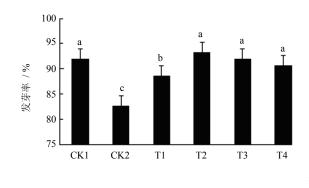
3.1 不同浓度的 SNP 对 NaCl 胁迫下板蓝根种子萌发的影响

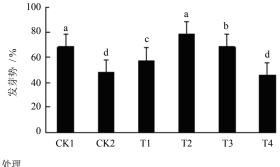
3.1.1 对发芽率和发芽势的影响 由图 1 可以看出,与 CK1 的发芽率 (92.00%)和发芽势 (68.67%)相比, CK2 处理的板蓝根种子发芽率 (82.67%)和发芽势 (48.00%)显著降低,说明 NaCl 胁迫处理显著抑制了板蓝根种子的正常萌发。当用不同浓度的 SNP 处理后,板蓝根种子的发芽率均显著升高,T1、T2、T3、T4 处理的发芽率分别比 CK2 上升7.26%、12.90%、11.29%、9.68%; T1、T2、T3 处

理的发芽势显著升高,分别比 CK2 上升 19.44%、63.89%和 43.06%, T4 处理变化不显著。可见, T2 处理时,板蓝根种子的发芽率 (93.33%) 和发芽势 (78.67%) 达到最大,即 0.1 mmol/L SNP 对 NaCl 胁迫下种子萌发抑制的缓解作用最大。

3.1.2 对发芽指数和活力指数的影响 发芽指数和 活力指数是反映种子活力的综合指标。由图 2 可以 看出,与 CK1 相比, CK2 处理下的发芽指数和活 力指数均显著降低,分别比 CK1 降低 13.78%和 40.22%。说明, NaCl 胁迫显著抑制板蓝根种子的活 力。随着 SNP 浓度的升高, 板蓝根种子的发芽指数 和活力指数呈单峰曲线变化,且均在 0.1 mmol/L SNP 处理时达到最高。与 CK2 相比, T1、T2、T3 和 T4 处理的发芽指数分别显著增加 9.25%、 16.71%、16.46%和 9.49%; T1 和 T2 处理的活力指 数分别比 CK2 处理显著增加 27.70%和 44.77%, T3 处理变化不显著, T4 处理显著降低 21.56%。因此, 适宜浓度的 SNP 能减缓 NaCl 胁迫对发芽指数和活 力指数的抑制作用,以0.1 mmol/L浓度时效果最佳, 高浓度(1.0 mmol/L)SNP处理能加重NaCl胁迫对 活力指数的抑制作用。

3.1.3 对发芽速率指数和平均发芽时间的影响 由





不同字母表示差异显著, P<0.05, 下图同

Different letters mean significant difference ($P \le 0.05$), same as below

图 1 不同处理对板蓝根种子发芽率和发芽势的影响

Fig. 1 Effects of different treatments on germination percentage and germination energy of I. indigotica seeds under NaCl stress

图 3 可以看出,NaCl 处理显著降低了板蓝根种子的发芽速率指数,延长了平均发芽时间。随着 SNP浓度的升高,发芽速率指数呈先升高后降低的变化趋势,0.1 和 0.5 mmol/L 处理时达到最大值,分别为 36.03 和 35.11;平均发芽时间呈先缩短后延长的变化趋势,0.1 mmol/L 处理时达到最小值,为 3.30 d。

3.2 不同浓度 SNP 对 NaCl 胁迫下板蓝根幼苗生长的影响

3.2.1 对苗高和根长的影响 从图 4 可以看出, CK2 处理下, 板蓝根苗高、根长分别比 CK1 处理下降了 30.89%和 49.95%, 说明 NaCl 胁迫对板蓝根苗高和根长均有显著影响, 且对根的抑制作用大于苗。不同浓度的 SNP 处理对苗高和根长产生不同的

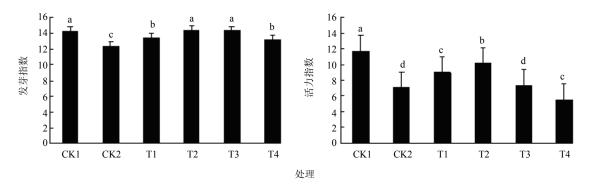


图 2 不同处理对板蓝根种子发芽指数和活力指数的影响

Fig. 2 Effects of different treatments on germination index and vigor index of I. indigotica seeds under NaCl stress

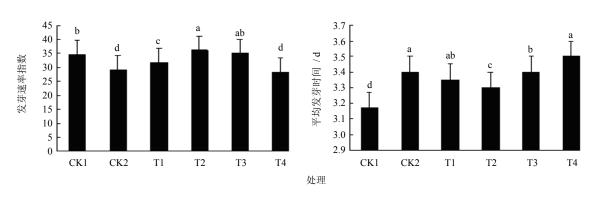


图 3 不同处理下板蓝根种子发芽速度指数和平均发芽时间的影响

Fig. 3 Effects of different treatments on germination velocity index and mean germination time of *I. indigotica* seeds under NaCl stress

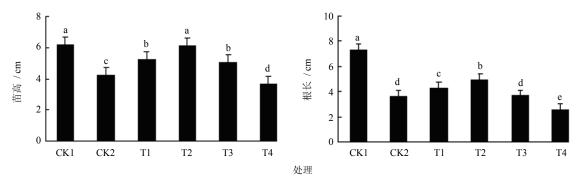


图 4 不同处理下板蓝根幼苗苗高和根长的影响

Fig. 4 Effects of different treatments on seedling height and root length of I. indigotica under NaCl stress

影响。与 CK2 相比, T1、T2、T3 处理苗高和根长分别增加 22.43%和 16.70%、43.61%和 35.05%、19.00%和 0.73%, T4 处理苗高和根长分别减少14.80%和 29.91%, 表明 0.1 mmol/L SNP 对 NaCl 胁迫下板蓝根幼苗生长的促进效果最好,且对地上部分的促进作用大于地下部分;高浓度(1.0 mmol/L)的 SNP 处理则加剧 NaCl 胁迫的伤害。

3.2.2 对苗质量和根质量的影响 从图 5 可以看出,与 CK1 相比, CK2 处理的苗质量和根质量显

著減少,分别是 CK1 的 64.74%和 43.16%。随着 SNP 浓度的升高,苗质量和根质量呈先升高后降低的变化。0.1 mmol/L SNP 处理时苗质量和根质量达最高,分别为 0.23 g 和 0.04 g; 1.0 mmol/L 处理时苗质量和根质量最低,分别为 0.10 g 和 0.01 g。说明,NaCl 胁迫显著抑制板蓝根幼苗物质积累,0.1 mmol/L SNP 显著促进 NaCl 胁迫下幼苗物质积累,高浓度 SNP(1.0 mmol/L)加剧了 NaCl 胁迫对幼苗的伤害。

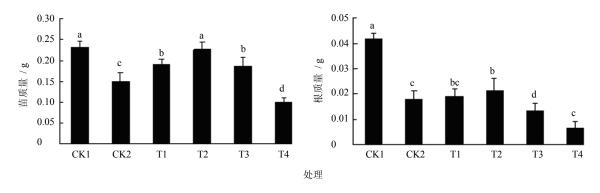


图 5 不同处理下板蓝根幼苗苗质量和根质量的影响

Fig. 5 Effects of different treatments on seedling weight and root weight of I. indigotica under NaCl stress

3.3 不同浓度的 SNP 对 NaCl 胁迫下板蓝根幼苗生理特性的影响

3.3.1 对 MDA 量的影响 由图 6 可以看出,经过不同处理后,板蓝根幼苗叶片 MDA 量发生不同的变化。CK1 的 MDA 量最低,为 5.28 µmol/g; CK2处理的 MDA 量最高,为 9.56 µmol/g; 与 CK2处理相比,SNP处理的 MDA 量降低,随 SNP 浓度的升高呈先降低后升高的变化趋势,且在 0.1 mmol/L SNP 处理时达最低值。说明 SNP 能够有效地减缓NaCl 胁迫下 MDA 升高的趋势,且 SNP 为 0.1 mmol/L 时处理效果最显著。

3.3.2 对 SOD 和 POD 活性的影响 从图 7 可以看出,经过不同处理后,板蓝根幼苗叶片 SOD 和 POD 活性的变化趋势相似。经 NaCl 处理后,SOD 和 POD 活性均有显著升高,分别为 CK1 的 1.35 倍和 1.13 倍。随着 SNP 处理浓度增加,SOD 和 POD 活性呈先升高后降低的变化趋势,即低浓度

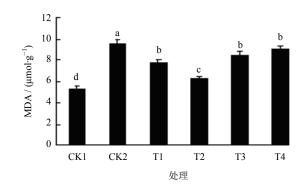
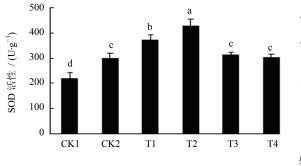


图 6 不同处理对板蓝根幼苗 MDA 量的影响 Fig. 6 Effects of different treatments on MDA content in *I. indigotica* seedling under NaCl stress

促进酶活性,高浓度抑制酶活性,且在 0.1 mmol/L SNP 时 SOD 和 POD 活性达最高,分别为 428.65 U/g、589.06 U/(g·min),说明板蓝根幼苗对 NaCl 胁迫具有一定的适应调节能力,适宜浓度的 SNP 能缓解 NaCl 胁迫对板蓝根幼苗产生的活性氧伤害。



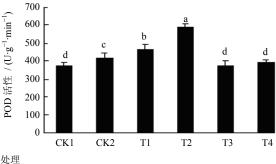


图 7 不同处理对板蓝根幼苗 SOD 和 POD 活性的影响

Fig. 7 Effects of different treatments on SOD and POD activities of I. indigotica seedling under NaCl stress

4 讨论

4.1 外源 NO 对 NaCl 胁迫下板蓝根种子萌发的影响 种子萌发是植物整个生命史的关键,其萌发好

坏直接关系到幼苗的形态建成及植株后期的生长发育,进而影响植物的产量和品质。盐分主要通过渗透效应和离子效应对种子萌发产生影响。本研究

中,在 NaCl 胁迫下,板蓝根种子的发芽率、发芽势、发芽指数、活力指数、发芽速率指数显著降低,平均发芽时间显著延长,这与孟红梅等^[12]的研究结果一致;外源 NO 对 NaCl 胁迫下板蓝根种子的萌发有一定的缓解作用,以 0.1 mmol/L SNP处理效果最佳。这可能是由于 NO 通过质外体直接作用于细胞壁组分,而这些细胞壁组分与 NO作用后细胞壁松弛,从而促进细胞扩展^[13]。当 NO 浓度升高时,NO 则作用于膜的磷脂双分子层,增强膜的流动性,促进生长; NO 浓度更高时,NO 与超氧阴离子和过氧亚硝酸盐作用导致膜渗漏,甚至扩散进入胞质溶胶,攻击相关的酶类,产生破坏性影响^[14]。

4.2 外源 NO 对 NaCl 胁迫下板蓝根幼苗生长的 影响

吴雪霞等^[15]和杨晓英等^[16]研究发现,NaCl 胁迫可以改变植物的根冠比,使根冠比显著增加, 认为这是对胁迫的一种适应反应。然而,本实验 中,NaCl 胁迫下板蓝根幼苗根苗比显著降低,可 能与根受 NaCl 直接胁迫,而根尖细胞又十分幼 嫩、分裂能力强、对外界环境非常敏感,NaCl 胁 迫浓度、时间或植物种类不同可能是造成结果不 一致的主要原因。

NO 在调节植物生长过程中具有双重效应,即 低浓度有利于生长, 而高浓度则对植物生长产生抑 制作用[17]。本实验结果证实,不同浓度的 SNP 对板 蓝根幼苗苗高、根长、苗质量和根质量产生不同程 度的影响, 0.01~0.5 mmol/L SNP 能减缓 NaCl 胁迫 对幼苗生长的抑制作用,以 0.1 mmol/L 缓解作用最 好,高浓度(1.0 mmol/L)SNP处理则加剧NaCl 胁迫对幼苗的伤害。这与不同浓度 SNP 对 NaCl 胁 迫下紫苏^[7]和玉米^[8]幼苗生长的影响是一致的。然 而, 刘开力等^[18]研究结果表明 0.4 mmol/L 的 SNP 对 NaCl 胁迫下水稻幼苗生长的缓解作用最明显, 苏桐等^[9]发现 0.2 mmol/L SNP 对 NaCl 胁迫下燕麦 幼苗氧化损伤的保护作用效果最好, 刘建新等[19]研 究认为 0.05 mmol/L SNP对 NaCl 胁迫下黑麦草幼苗 根生长抑制和氧化损伤的缓解效应最好。这可能是 因为不同植物对 NO 的敏感性不同及具体的实验处 理方法不同等原因造成的。在实际生产过程中,针 对不同植物种类,可以选用适宜浓度的外源 NO来 促进种子萌发,并对幼苗的生长和生理生化特性进 行调控。

4.3 外源 NO 对 NaCl 胁迫下板蓝根幼苗生理特性的影响

逆境能诱导活性氧(ROS)的形成,造成氧化伤害^[19]。MDA 是膜脂过氧化产物,其量高低反映细胞膜的损伤程度。本研究中,NaCl 处理下,板蓝根幼苗叶片 MDA 量升高,这与孟红梅等^[11]研究结果是一致的。SOD 和 POD 是分别清除植物体内超氧阴离子自由基和 H_2O_2 的酶类。NaCl 胁迫下,板蓝根幼苗叶片 SOD 和 POD 活性升高,这是植物自身的一种应激反应。

NO 具有信号分子的作用,可作为抗氧化剂直接清除逆境胁迫诱导产生的 ROS,或激活一系列逆境抗性基因的表达和调控^[21],以缓解各种胁迫造成的氧化损伤,从而增强植物的适应能力^[22]。本研究表明 0.1 mmol/L SNP 处理下,叶片 MDA 量最低,SOD 和 POD 酶活性最高。因此,适宜浓度的外源NO 能有效提高板蓝根幼苗的抗氧化酶活性,进而提高清除自由基防御系统的防御能力,从而缓解NaCl 胁迫对板蓝根生长的抑制作用。关于外源 NO对 NaCl 胁迫下板蓝根幼苗 ROS 代谢的调控过程、机制及有关的信号转导,还有待于进一步深入研究。

参考文献

- [1] 崔树玉, 薜 原, 杨建莉, 等. 板蓝根研究进展 [J]. 中草药, 2001, 32(7): 670-671.
- [2] 吾拉尔古丽, 王建华, 李先恩. 板蓝根种子发芽试验标准化研究 [J]. 种子, 2005, 24(6): 34-36.
- [3] Beligni M V, Lamattina L. Is nitric oxide toxic or protective? [J]. *Trends Plant Sci*, 1999, 4: 299-300.
- [4] 刘维仲,张润杰,裴真明,等. 一氧化氮在植物中的信号分子功能研究:进展和展望 [J]. 自然科学进展,2008,18(1):10-24.
- [5] 杨 青,宋 杰, 史功伟, 等. NaCl 胁迫下外源 NO 供体销普钠 (SNP) 对小麦种子萌发的影响 [J]. 植物生理学通讯, 2008, 44(5): 857-859.
- [6] 路 莹, 王 萍, 宋兆伟. 外源一氧化氮浸种对 NaCl 胁迫下沙葱种子萌发和生理特性的影响 [J]. 华北农学报, 2011, 26(2): 207-212.
- [7] 张春平,何 平,杜丹丹,等.外源一氧化氮供体硝普钠 (SNP) 对盐胁迫下紫苏种子萌发及幼苗抗氧化酶活性的影响 [J]. 中药材, 2011, 34(5): 665-669.
- [8] 王 芳, 王汉宁. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下玉米幼苗氧 化损伤的保护作用 [J]. 草地学报, 2012, 20(6): 1117-1122.
- [9] 苏桐,龙瑞军,魏小红,等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下 燕麦幼苗氧化损伤的保护作用 [J]. 草地学报, 2008,

17(5): 48-53.

- [10] 张晓倩, 王康才, 张彦南, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下 水飞蓟种子萌发和幼苗生长生理的影响[J]. 中草药, 2013, 44(22): 3216-3222.
- [11] 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.
- [12] 孟红梅, 韩多红, 李彩霞, 等. 酸雨对板蓝根种子萌发的影响 [J]. 种子, 2007, 26(8): 5-7.
- [13] Leshem Y Y, Haramaty E. The characterization and contrasting effects of the nitric oxide free radical in vegetative stress and senescence of *Pisum sativum Linn*. foliage [J]. *J Plant Physiol*, 1996, 148: 258-263.
- [14] 张少颖,任小林,程顺昌,等.外源一氧化氮供体浸种对玉米种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 植物生理学通讯,2004,40(3):309-310.
- [15] 吴雪霞, 朱为民, 陈建林, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生长及相关物质含量的影响 [J]. 农业工程学报, 2008, 24(9): 216-220.

- [16] 杨晓英,章文华,王庆亚,等. 江苏野生大豆的耐盐性和离子在体内的分布及选择性运输 [J]. 应用生态学报,2003,14(12):2237-2240.
- [17] Leshem Y Y. Nitric oxide in biological systems [J]. *Plant Growth Regul*, 1996, 18(3): 155-159.
- [18] 刘开力, 刘志兵, 花 榕, 等. 外源 NO 供体 SNP 浸种 对盐胁迫下水稻幼苗生长的影响 [J]. 植物生理学通讯, 2004, 40(4): 419-422.
- [19] 刘建新, 胡浩斌, 王 鑫. 外源 NO 对盐胁迫下黑麦草 幼苗根生长抑制和氧化损伤的缓解效应 [J]. 植物研究, 2008, 28(1): 7-13.
- [20] Vranová E, Inzé D, Breusegem F V. Signal transduction during oxidative stress [J]. *J Expl Bot*, 2002, 53(372): 1227-1236.
- [21] 熊 杰. 一氧化氮缓解水稻镉毒害的作用及其生理机 制 [D]. 杭州: 浙江大学, 2009.
- [22] 张绪成, 上官周平, 高世铭. NO 对植物生长发育的调控机制 [J]. 西北植物学报, 2005, 25(4): 812-818.