植物营养与肥料学报 2012,18(2):397-404
Plant Nutrition and Fertilizer Science

外源 NO 对不同作物种子萌发、幼苗生长及抗氧化酶活性的影响

张秀玮,董元杰*,邱现奎,王全辉,王艳华,胡国庆
(山东农业大学资源与环境学院,山东泰安 271018)

摘要: 以浓度分别为0、0.01、0.1、1.0 mmol/L 的硝普钠(Sodium nitroprusside, SNP, NO 供体)处理玉米、小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜的种子和幼苗,研究了以上几种浓度的 SNP 对作物种子萌发和幼苗生长及抗氧化酶活性的影响。结果表明:SNP 对多数种子萌发影响表现为低浓度(0.01 和0.1 mmol/L)促进,高浓度(1.0 mmol/L)抑制,其中对萝卜发芽率的促进作用最显著;低浓度 SNP 可有效促进植物幼苗地上部的生长,其中对小麦、黄瓜的促进效果最显著,同时可显著促进根系的伸长,其中对萝卜的促进效果最显著,且对植物幼苗生长的影响与作物种类有关;SNP 对多数植物的根系活力有明显的促进作用,其中对萝卜的促进效果最显著;适宜浓度的 SNP 可以提高作物 CAT、POD 和 SOD 活性以及可溶性蛋白含量,并降低 MDA 含量,不同作物 SNP 的适宜浓度不同,其中 0.1 mmol/L SNP 对多数作物的处理效果最好。

关键词: 一氧化氮;硝普钠;种子萌发;幼苗生长;抗氧化酶
中图分类号: S330.2　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1008-505X(2012)02-0397-08

Effects of exogenous nitric oxide on seed germination, seedling growth and antioxidant enzyme activities of several plant species

ZHANG Xiu-wei, DONG Yuan-jie*, QIU Xian-kui, WANG Quan-hui, WANG Yan-hua, HU Guo-qing
(*College of Resources and Environment, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China*)

Abstract: Nitric oxide (NO) plays an important role in growth and development of plants. In this study, sodium nitroprusside (SNP) is used as NO donor to examine the effects of NO on seed germination, seedling growth and activities of antioxidant enzymes of maize, wheat, peanut, pakchoi, radish and cucumber. The results show that the low concentrations (0.01 and 0.1 mmol/L) of SNP could promote the germination viability and germination percentage of seeds, while the high concentration (1.0 mmol/L) of SNP inhibits seed germination, and the effects on radish are the most obvious. The low concentrations of SNP promotes the growth of shoot significantly, and the effects on wheat and cucumber are the most obvious. The low concentrations of SNP also promote the growth of roots, and the effects on radish are the most obvious. The effects of SNP on seedling growth maybe related to the plant species. SNP could promote the root activities of most plants, and the effect on radish is the most obvious. Suitable SNP concentration also enhances the activities of CAT, POD and SOD and the content of soluble protein, but declines the content of MDA. The optimal SNP concentration differs with different plants. In addition, the proper concentration for most plants is 0.1 mmol/L under the experimental conditions.

Key words: nitric oxide (NO); sodium nitroprusside (SNP); seed germination; seedling growth; antioxidant enzyme

收稿日期: 2011-05-03　　**接受日期:** 2011-12-18
基金项目: "十二五"国家科技支撑计划项目(2011BAD11B01, 2011BAD11B02);国家"948"项目(2011-G30)项目资助。
作者简介: 张秀玮(1986—),女,山东淄博人,硕士研究生,主要从事植物营养机理与调控方面的研究。E-mail: xiuwei8689@163.com
*通讯作者 E-mail: yjdong@sdau.edu.cn

一氧化氮(Nitric oxide, NO)是广泛分布于生物体内的水溶性和脂溶性气体小分子信号物质。近年发现NO在植物中参与了生长发育和对外界胁迫反应等多种生理过程[1-2]:NO能够促进种子萌发,缩短种子休眠期[3];调节植物的成熟和衰老[4];抑制植物开花[5]等。作为一种抗氧化剂和氧化剂,NO在植物细胞中具有双重作用:适度的NO能够促进植物的生长和发育,提高植物的抗逆性[6];过量的NO破坏光合作用和电子传递链,抑制植物的生长发育,造成DNA损伤和细胞死亡[7]。

NO作为生物体内的信号分子,在植物生长发育以及应答干旱、盐、冷和病原菌侵染等逆境胁迫反应中起重要作用[8-9]。研究表明,NO对植物生长的作用具有双重性,既可促进植物生长,又可起抑制作用,具体表现依其浓度、作用部位及生理条件不同而异[10-11]。Leshem[12]报道,1 μmol/L外源NO即可明显促进豌豆叶片生长,并抑制乙烯产生。用多种NO供体处理离体培养的玉米根,发现根尖的生长与药品浓度成正相关,但可被亚甲基蓝抑制[13]。硝普钠(Sodium nitroprusside,SNP)常被作为NO的供体研究外源NO对植物生长的作用。

目前,关于外源NO调节种子萌发和幼苗生长的研究多以某一种作物作为研究对象,揭示NO在逆境胁迫条件下对作物生长的缓解效应。而有关正常生长条件下外源NO对作物生长调节的研究较少,且不同作物适宜其生长的外源NO浓度也是不同的。因此,本试验选取了玉米、小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜这些具有代表性的作物为试验材料。玉米和小麦是重要的粮食作物,花生是广泛种植的油料作物,小白菜是重要的叶菜类蔬菜,萝卜属于根菜类蔬菜,黄瓜是果菜类蔬菜。本文研究了4种不同浓度的外源NO对以上几种典型作物种子萌发、幼苗生长及抗氧化酶活性的影响,并讨论了NO对作物生长发育的影响与作物不同种类的关系。一方面为探索NO调节植物生长的作用机理奠定基础,另一方面以多种典型作物作为研究对象,明确了适合不同作物生长的适宜外源NO浓度,为推广和促进NO在农业生产实践上的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料有粮食作物:玉米(*Zea mays* L.)"泰玉七号"、小麦(*Triticum aestivum* L.)"鲁麦22"、花生(*Arachis hypogaea* L.)"小白沙"。蔬菜作物:小白菜(*Brassica chinensis* L.)"四月慢"、萝卜(*Raphanus sativus* L.)"大青萝卜三号"、黄瓜(*Cucumis sativus* L.)"津春四号"。

试验在山东农业大学资环学院植物营养学实验室进行。选取籽粒饱满、大小均匀、无病虫害的种子,用蒸馏水浸种30 min,然后培养在垫有三层滤纸的直径为10 cm的培养皿内,进行常规发芽实验。试验设4个处理:1)CK,蒸馏水处理;2)0.01 mmol/L SNP;3)0.1 mmol/L SNP;4)1.0 mmol/L SNP,SNP溶液要现配现用,每个处理设三次重复,每个重复50粒种子。在培养箱内24℃黑暗条件下培养,发芽后再用SNP溶液作为培养基,在温度为24℃,光强100 μmol E/(m^2·s),光照时间12 h/d的培养箱中培养。花生种子由于发芽较慢,培养10 d,其它培养7 d。每天早9点,晚17点更换处理液,由于各种作物种子大小不同,花生、玉米种子每次浇15 mL处理液,小麦、黄瓜种子每次浇10 mL,小白菜种子每次浇5 mL。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 发芽势、发芽率的测定 未经SNP处理的种子发芽数达到一半时,统计各组发芽数,为发芽势。长粒种子以芽长达到种子长度的1/2为发芽标准,圆粒种子以露白为发芽标准。发芽结束时,统计各组发芽数,为发芽率。

发芽势(%)=对照发芽一半时正常幼苗数/供试种子粒数×100

发芽率(%)=第7 d(花生幼苗10 d)正常幼苗数/供试种子粒数×100

1.2.2 苗高、根长的测定 处理7 d后(花生幼苗10 d)从每组中选取10株幼苗用直尺直接测定其苗高、根长(直根系作物测主根长,须根系作物测最长根长)。

1.2.3 根系活力的测定 幼苗处理7 d后(花生幼苗10 d)采用TTC法[14]测定。

1.2.4 抗氧化酶活性、丙二醛(MDA)及可溶性蛋白含量的测定 SOD活性测定采用氮蓝四唑(NBT)法[15];POD活性测定采用愈创木酚法[16];CAT活性测定采用紫外分光光度法[15];MDA含量测定采用硫代巴比妥酸法[15];可溶性蛋白含量测定采用考马斯亮蓝G-250染色法[15]。

1.3 数据分析

采用DPS 7.05软件对数据进行统计分析,采用最小显著极差法(LSD)进行差异显著性检验($P<0.05$)。

2　结果与分析

2.1　外源 NO 对种子萌发的影响

与对照相比,0.01 mmol/L SNP 处理玉米和小麦种子,发芽势分别提高了 21.7% 和 25.6%;0.1 mmol/L SNP 处理,玉米、小麦、花生的发芽势分别提高了 38.6%、38.9%、38.5%(图 1);0.01 mmol/L SNP 处理玉米种子发芽率提高了 8.7%;0.1 mmol/L SNP 处理小麦和花生种子发芽率分别提高了 7.5%、6.1%(图 1),差异均达显著水平,而 1.0 mmol/L SNP 处理对玉米和花生种子萌发均有显著抑制作用。不同浓度 SNP 对小麦种子发芽势的影响最为显著。表明外源 NO 对种子萌发的影响表现为低浓度促进而高浓度抑制,适宜浓度的外源 NO 处理可加快种子萌芽速度,提高种子发芽率,且对不同作物种子影响的差异性与作物种类有关。

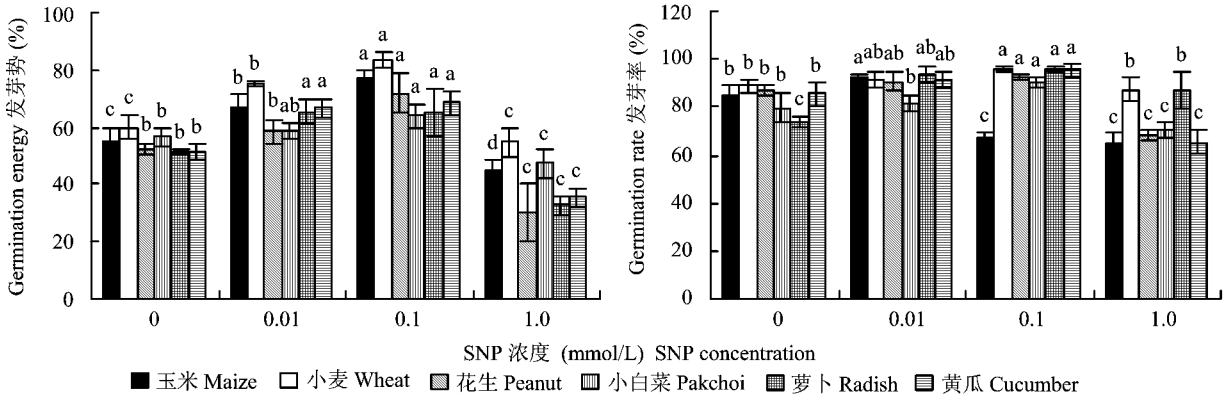

图 1　外源 NO 对不同作物种子萌发的影响

Fig. 1　Effects of NO on germination of different plant species seeds

[注(Note):柱上不同字母表示同种作物不同浓度 SNP 处理间差异达 5% 显著水平 For the same plant species, different letters above the bars indicate significantly different between different concentrations of SNP at 0.05 level.]

SNP 可显著影响蔬菜种子的萌发。与对照相比,0.01 mmol/L SNP 处理萝卜、黄瓜种子发芽势分别提高了 27.3%、29.9%;0.1 mmol/L SNP 处理小白菜、萝卜、黄瓜种子发芽势分别提高了 12.9%、27.3%、33.8%,差异均达显著水平;采用 1.0 mmol/L SNP 处理发芽势降低(图 1)。0.01 mmol/L SNP 处理的萝卜种子发芽率提高了 26.1%;0.1 mmol/L SNP 处理的小白菜、萝卜、黄瓜种子发芽率分别提高了 13.4%、28.8%、11.7%,差异均达显著水平。1.0 mmol/L SNP 处理的萝卜种子发芽率提高了 18.0%,小白菜和黄瓜种子萌发受抑制(图 1)。可见,外源 NO 对黄瓜种子发芽势的影响最为显著;0.01 ~1.0 mmol/L SNP 处理均可不同程度地提高萝卜种子的发芽率,0.1 mmol/L SNP 处理的促进效果最显著,说明外源 NO 对作物种子萌发的影响与不同的作物种类有关,浓度过高会抑制萌发。

2.2　外源 NO 对幼苗苗高、根长的影响

与对照相比,0.1 mmol/L SNP 处理对玉米、小麦、花生幼苗地上部生长均有显著的促进作用,对小麦促进效果最显著;1.0 mmol/L SNP 处理抑制了玉米和花生幼苗地上部生长,对小麦的促进效果比 0.1 mmol/L SNP 处理稍弱(图 2)。0.1 mmol/L SNP 显著促进了 3 种粮食作物幼苗根系的伸长;而 1.0 mmol/L SNP 处理抑制了根系的生长,花生受抑制程度最小。不同浓度的 SNP 对玉米幼苗根长的影响最显著(图 2),说明外源 NO 对作物幼苗地上部生长和根系伸长的影响表现为低浓度促进,高浓度抑制,不同作物对外源 NO 的敏感程度不同。

与对照相比,0.01 mmol/L SNP 处理显著促进了黄瓜幼苗地上部生长;0.1 mmol/L SNP 对 3 种蔬菜作物的生长均有显著促进作用,对黄瓜促进效果最显著;1.0 mmol/L SNP 处理促进了小白菜和萝卜幼苗地上部生长,而对黄瓜无明显的促进作用(图 2)。0.01 mmol/L SNP 处理显著促进了小白菜根系的伸长;0.1 mmol/L SNP 处理可明显改变作物根系形态,对 3 种蔬菜幼苗根系的伸长均起到了显著的促进作用,对萝卜促进效果最显著;1.0 mmol/L SNP 处理显著抑制了 3 种作物根系的伸长,萝卜受抑制程度最大(图 2)。以上数据表明,外源 NO 对蔬菜幼苗苗高和根系伸长的影响可能与蔬菜作物不同种类有关。

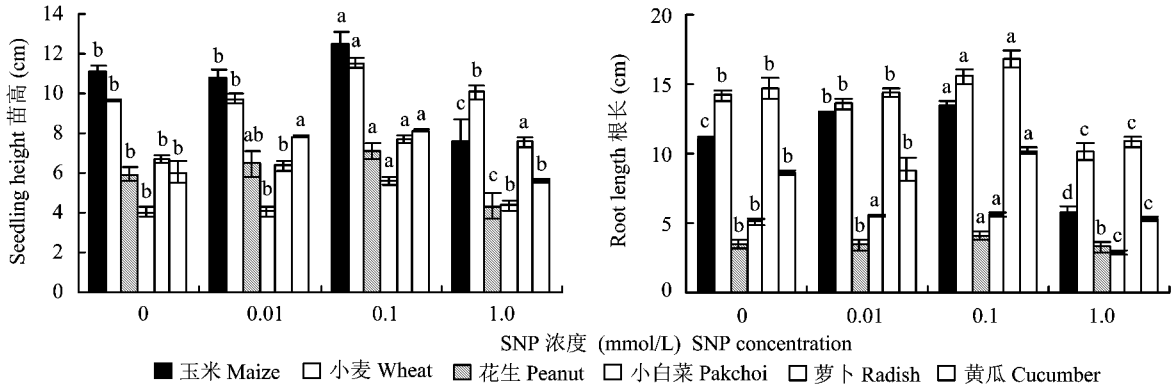

图2 外源 NO 对不同作物幼苗苗高和根长的影响

Fig. 2 Effects of NO on the seedling height and root length of different plant species

[注(Note):柱上不同字母表示同种作物不同浓度 SNP 处理间差异达5%显著水平 For the same plant species, different letters above the bars indicate significantly different between different concentrations of SNP at 0.05 level.]

2.3 外源 NO 对幼苗根系活力的影响

根系活力可反映植物根系的整体发育状况。不同浓度 SNP 对粮食作物幼苗根系活力影响不同(表1)。0.01 mmol/L SNP 处理显著提高了玉米、小麦幼苗的根系活力;0.1 mmol/L SNP 处理显著提高了小麦、花生幼苗的根系活力;SNP 浓度超过 0.1 mmol/L 时玉米的根系活力受到显著抑制,且抑制程度随浓度的增大而增大。说明适宜浓度的外源 NO 可提高作物根系活力,不同作物的根系对外源 NO 的敏感程度不同。

与对照相比,0.01 mmol/L SNP 处理显著提高了萝卜、黄瓜的根系活力,其中萝卜提高程度最显著;3 种蔬菜幼苗的根系活力在 0.1 mmol/L SNP 处理后均得到显著提高;1.0 mmol/L SNP 处理显著降低了小白菜幼苗的根系活力,但又提高了萝卜、黄瓜的根系活力;对黄瓜幼苗根系活力的提高幅度随 SNP 浓度的增大而减小。不同浓度的 SNP 均可不同程度地提高萝卜的根系活力,浓度超过 0.1 mmol/L 时对根系活力的提高程度下降,且随浓度的升高下降幅度增大。说明外源 NO 可提高作物的根系活力,而过高浓度的 NO 可降低其根系活力。

表1 外源 NO 对不同作物幼苗根系活力的影响 [μg/(g·h),FW]

Table 1 Effects of NO on seedling root activity of different plant species

SNP 浓度 SNP concentration (mmol/L)	玉米 Maize	小麦 Wheat	花生 Peanut	小白菜 Pakchoi	萝卜 Radish	黄瓜 Cucumber
0	101.25 ±0.85 b	51.72 ±1.00 b	146.08 ±30.84 b	12.05 ±1.33 b	7.25 ±2.61 c	72.13 ±7.88 c
0.01	127.06 ±10.39 a	70.65 ±6.45 a	179.28 ±21.79 ab	11.55 ±0.65 b	29.25 ±7.58 a	122.10 ±4.44 a
0.1	85.44 ±2.33 c	73.72 ±9.11 a	212.68 ±12.11a	15.62 ±0.07 a	24.26 ±0.99 ab	112.33 ±2.26 ab
1.0	84.95 ±2.35 c	72.45 ±4.71 a	140.09 ±24.53 b	4.07 ±0.34 c	17.70 ±2.77 b	105.22 ±5.17 b

注(Note):同列数据后不同小写字母表示差异达5%显著水平 Values followed by different letters in a column are significantly different at 5% level.

2.4 外源 NO 对幼苗抗氧化酶活性的影响

不同浓度的 SNP 处理 7 d 后(花生幼苗 10 d),0.1 mmol/L SNP 处理的玉米、小麦、花生幼苗的 POD 活性均显著高于对照,分别提高了 38.4%、29.7%、36.1%(图3);玉米、小麦 SOD 活性分别提高了 22.0%、33.3%,花生不显著(图3);小麦、花生的 CAT 活性分别提高了 82.6%、9.9%,玉米不显著(图3);0.01 mmol/L SNP 处理的玉米 CAT 活性提高了 21.4%,小麦 CAT 活性提高了 62.3%,SOD 活性提高了 7.9%,差异显著,其它均未达到显著水平;1.0 mmol/L SNP 处理小麦、花生 CAT 活性分别提高了 36.1%、59.4%,差异显著,而玉米的

CAT 活性比对照有所降低，玉米、小麦的 POD 活性比对照有所降低，其中小麦 POD 活性降低了 13.9%，差异显著。玉米在 0.01 mmol/L SNP 条件下 CAT 活性提高程度最显著，随浓度升高提高程度降低，达到 1.0 mmol/L 时其活性受到抑制；玉米、小麦的 POD 活性在 0.01 ～0.1 mmol/L的浓度范围内随浓度的升高而增加，达到 1.0 mmol/L 时活性降低。表明外源 NO 可以在一定程度上提高幼苗的抗氧化酶活性，浓度过高反而会降低其活性，且不同作物对外源 NO 的敏感程度不同。

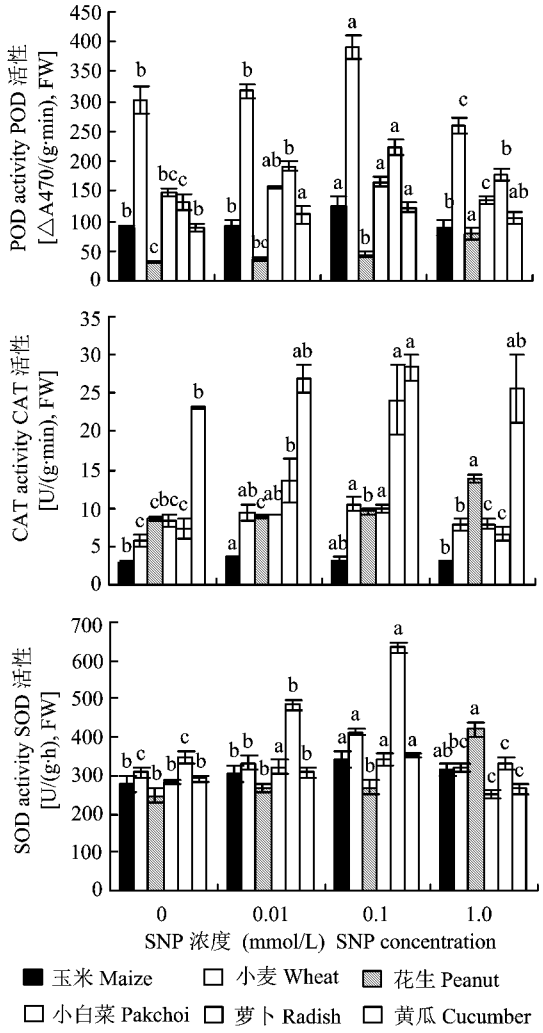

图 3　外源 NO 处理对不同作物幼苗抗氧化酶活性的影响

Fig. 3　Effects of NO on CAT, POD and SOD activities of different plant species

[注(Note)：柱上不同字母表示同种作物不同浓度 SNP 处理间差异达 5% 显著水平 For the same plant species, different letters above the bars indicate significantly different between different concentrations of SNP at 0.05 level.]

0.1 mmol/L SNP 处理的小白菜、萝卜、黄瓜的 CAT、POD、SOD 活性与对照相比均有显著提高，CAT 活性分别提高了 19.0%、225.0%、22.6%，POD 活性分别提高了 12.2%、70.5%、37.9%，SOD 活性分别提高了 20.5%、82.0%、20.7%；0.01 mmol/L SNP 处理的萝卜、黄瓜的 POD 活性与对照相比分别提高了 46.2%、23.9%，小白菜、萝卜的 SOD 活性分别提高了 13.7%、38.6%，差异显著；1.0 mmol/L 处理的萝卜的 POD 活性与对照相比提高了 35.3%，差异显著，而小白菜、黄瓜的 SOD 活性与对照相比分别降低了 12.3%、8.8%，差异显著，其它不显著。在 0.01 ～0.1 mmol/L 的浓度范围内小白菜、萝卜的 CAT 活性随浓度的升高而增大，达到 1.0 mmol/L 时，活性降低，小白菜、萝卜、黄瓜的 SOD 活性也表现出与 CAT 相近的趋势(图 3)。

2.5　外源 NO 对幼苗 MDA 和可溶性蛋白含量的影响

表 2 表明，与对照相比，采用 0.1 mmol/L SNP 处理，玉米、小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜的 MDA 含量分别降低了 20.8%、31.3%、27.9%、22.6%、20.9%、22.8%，差异显著；0.01 mmol/L SNP 处理小麦的 MDA 含量降低了 21.2%，差异显著，其它均不显著；1.0 mmol/L SNP 处理玉米 MDA 含量增加了 17.4%，差异显著。在 0.01 ～0.1 mmol/LSNP 浓度范围内玉米、小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜的 MDA 含量呈现随浓度的增大而降低的趋势，浓度达到 1.0 mmol/L时，MDA 含量升高。

采用 SNP 处理，在 0.01 ～0.1 mmol/L 浓度范围内玉米、小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜的可溶性蛋白含量均随浓度的增大而升高，0.1 mmol/L SNP 处理的小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜的可溶性蛋白含量与对照相比分别提高了 30.5%、47.5%、57.6%、48.7%、10.1%，差异显著；1.0 mmol/L SNP 处理的玉米、小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜的可溶性蛋白含量均降低，与对照相比差异不显著(表 3)。这说明采用一定浓度的外源 NO 处理可降低作物 MDA 含量，提高可溶性蛋白含量，缓解膜的过氧化程度，而浓度过高则会导致 MDA 含量升高，可溶性蛋白含量降低，这是由于 NO 对植物体的作用具有双重性，低浓度 NO 可作为抗氧化剂对 ROS 具有清除作用，缓解氧化损伤，但较高浓度的 NO 则可引发自由基链式反应，从而导致细胞损伤[10]。

表2 外源NO对不同作物幼苗MDA含量的影响(nmol/g, FW)

Table 2 Effects of NO on MDA contents of different plant species

SNP浓度 SNP concentration (mmol/L)	玉米 Maize	小麦 Wheat	花生 Peanut	小白菜 Pakchoi	萝卜 Radish	黄瓜 Cucumber
0	8.49 ±0.38 b	16.29 ±1.24 a	46.76 ±7.21 ab	7.03 ±0.53 a	15.63 ±2.11 a	168.77 ±20.11 a
0.01	8.01 ±1.29 bc	12.85 ±0.43 b	35.41 ±7.74 ab	6.28 ±1.32 ab	13.16 ±1.12 ab	158.28 ±10.34 a
0.1	6.72 ±0.44 c	11.19 ±0.88 b	33.71 ±2.91 b	5.44 ±0.63 b	12.36 ±1.00 b	130.25 ±2.51 b
1.0	9.96 ±0.07 a	12.48 ±1.74 b	48.21 ±9.72 a	7.47 ±0.52 a	13.58 ±1.45 ab	153.55 ±10.10 ab

注(Note):同列数据后不同小写字母表示不同浓度SNP处理间差异达5%显著水平 Values followed by different letters in a column are significantly different between different concentrations of SNP at 5% level.

表3 外源NO对不同作物幼苗可溶性蛋白含量的影响(mg/g, FW)

Table 3 Effects of NO on soluble protein contents of different plant species

SNP浓度 SNP concentration (mmol/L)	玉米 Maize	小麦 Wheat	花生 Peanut	小白菜 Pakchoi	萝卜 Radish	黄瓜 Cucumber
0	64.91 ±6.09 ab	97.47 ±7.54 b	75.04 ±2.99 b	60.97 ±3.73 c	127.48 ±25.37 b	88.04 ±1.26 c
0.01	66.25 ±9.13 ab	106.82 ±8.76 ab	81.68 ±5.80 b	75.88 ±12.10 b	140.57 ±27.71 b	94.62 ±3.21 ab
0.1	75.74 ±4.99 a	127.15 ±26.90 a	110.72 ±11.60 a	96.12 ±5.68 a	189.51 ±10.44 a	96.89 ±1.84 a
1.0	57.74 ±2.64 b	87.34 ±3.99 b	69.67 ±7.91 b	52.49 ±1.52 c	108.54 ±16.22 b	90.93 ±3.24 bc

注(Note):同列数据后不同小写字母表示不同浓度SNP处理间差异达5%显著水平 Values followed by different letters in a column are significantly different between different concentrations of SNP at 5% level.

3 讨论

NO是一种无色、透明、结构简单,同时具有脂溶性和水溶性的小分子生物自由基,可自由通过生物膜,在植物体内发挥生理作用。SNP是NO的一种供体,Delledonne等[1]报道0.5 mmol/L的SNP约能释放2.0 μmol/L NO。Bethke等[17]和Zhang等[18]的研究发现,NO可能作为一种信号分子参与打破种子休眠的过程。此外,外源NO供体SNP在逆境和正常条件下均能够明显促进植物种子的萌发,并可诱导β-淀粉酶的活性[19]。已有研究发现,低浓度(50～100 μmol/L)SNP可提高黑麦草种子的萌发率和发芽指数,100 μmol/L SNP处理其发芽率和发芽指数最高[20];用0.15、0.6 mmol/L SNP处理水稻种子均可提高种子发芽率,0.6 mmol/L SNP处理发芽率略高[21];羽扇豆(*Lupinus luteus* L. cv. Ventus)种子的萌发率与0.1～800 μm浓度范围的SNP剂量成正比,而且在种子受到重金属和盐胁迫时仍具有促进作用[22];Beligni等[23]使用NO供体硝普钠(SNP)和N-亚硝基-乙酰青霉胺(SNAP)促使莴笋种子在黑暗条件下萌发,且种子的萌发率与SNP和SNAP的剂量成正比。本试验用0、0.01、0.1、1.0 mmol/L SNP处理种子,发现在0.01～0.1 mmol/L浓度范围内,SNP对种子萌发表现为促进作用,1.0 mmol/L SNP处理对多数种子表现为抑制作用,且对不同作物种子萌发的影响程度不同(图1),这是由于NO信号在种子萌发过程中起着重要的作用[24-25],这与前人的研究成果是一致的。说明NO对种子萌芽表现为低浓度促进,高浓度抑制,对不同作物种子萌发的影响与作物种类有关。

已有研究发现,NO可代替生长素作用,促进侧根及不定根生长发育[26-27]。刘建新等[20]用不同浓度的SNP处理黑麦草,发现低浓度(50～100 μmol/L)SNP可提高黑麦草幼苗的苗高和根长,100 μmol/L SNP促进效果最显著。凌腾芳等[21]发现0.15、0.60 mmol/L的SNP处理还能显著促进盐胁迫5 d期间的水稻幼苗地上部的生长,明显提高幼

苗的芽长和根长。闻玉等[28]用 50 μmol/L SNP 处理小麦幼苗,发现 NO 不仅能促进小麦侧根的发育,增加侧根的数目,而且也能促进小麦主根生长以增加主根长度,提高水分胁迫下根系活力。本试验用不同浓度的 SNP 处理几种粮食和蔬菜作物幼苗,发现在 0.01 ~0.1 mmol/L浓度范围内,SNP 可促进作物幼苗的生长,0.1 mmol/L对作物幼苗苗高和根长的促进效果最显著,通过检测不同浓度 SNP 对作物根系活力的影响,发现对于玉米、萝卜、黄瓜幼苗,0.01 mmol/L SNP 对根系活力的提高作用最显著,而对于小麦、花生、小白菜 0.1 mmol/L提高效果最显著(图 2),这与前人研究成果一致,说明适宜浓度的 NO 可促进作物幼苗的生长和根系活力的提高,且对不同作物的影响与作物种类有关。

SOD 是清除生物体内超氧阴离子自由基的唯一酶类,POD 和 CAT 是植物体内 H_2O_2 的清除酶,根据超氧化学说原理,SOD 活性下降和 MDA 的存在表明细胞膜透性受到影响,从而影响了植物的正常生理代谢活动[29]。同时,植物可通过可溶性蛋白的积累来保护细胞膜表面。张远兵等[30]发现,单独用 0.1 mmol/L 的 SNP 处理黑麦草,可提高黑麦草 SOD、POD 和 CAT 等保护酶活性,产生的超氧阴离子自由基下降,膜脂过氧化反应减弱,积累的 MDA 和质膜透性也低于对照。姜义宝等[31]发现 0.1 mmol/L SNP 减缓干旱胁迫下苜蓿幼苗细胞膜透性的增加,使 CAT 先升后降,SOD 和 POD 活性持续升高。本试验用 0.1 mmol/L SNP 处理玉米、小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜幼苗,各种作物幼苗的 POD 活性均显著高于对照,玉米、小麦、小白菜、萝卜、黄瓜 SOD 活性以及小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜的 CAT 活性均得到显著提高(图 3)。同时外施 0.1 mmol/L SNP,玉米、小麦、花生、小白菜、萝卜、黄瓜的 MDA 含量与对照相比显著降低。在 0.01 ~0.1 mmol/L的浓度范围内玉米、小麦、花生的可溶性蛋白含量均随浓度的增大而升高。高浓度(1.0 mmol/L)的 SNP 处理则会抑制某些作物的抗氧化酶活性,导致作物 MDA 含量升高,可溶性蛋白含量降低(表 2、表 3)。说明适宜浓度的 NO 可以减轻作物幼苗细胞膜的膜质过氧化,维持了膜结构的完整性,有利于酶系统发挥正常功能,且 NO 对不同作物酶系统的保护作用与作物种类有关。

4 结论

外源 NO 供体 SNP 对多数种子萌发表现为低浓度(0.01 ~ 0.1 mmol/L)促进,高浓度(1.0 mmol/L)抑制,其中 0.1 mmol/L SNP 处理,萝卜种子发芽率提高了 28.8%,效果最显著;低浓度 SNP 可有效促进植物幼苗地上部的生长以及根系的伸长,其中对小麦、黄瓜地上部的促进效果最显著,而对萝卜根系的促进效果最显著;0.1 mmol/L SNP 的处理对地上及根系生长的促进效果最显著;0.1 mmol/L SNP 对多数植物的根系活力促进效果最显著,其中对萝卜的促进效果最明显;SNP 对不同植物幼苗生长影响的差异性与作物种类有关。适宜浓度的 SNP 可以增加作物抗氧化酶活性,降低 MDA 含量,提高可溶性蛋白含量,不同作物 SNP 的适宜浓度不同。因此,在实际生产过程中,针对不同作物种类,可以选用适宜浓度的外源 NO 来促进作物种子萌发,并对作物幼苗的生长和生理生化特性进行调控。

参 考 文 献:

[1] 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.

[2] Durner J, Wendehenne D, Klessig D F. Defense gene in duction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP, and cyclic ADP-ribose [J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1998, 95(17): 10328-10333.

[3] Bethke P C, Libourel I G L, Jones R L. Nitric oxide reduces seed dormancy in *Arabidopsis*[J]. J. Exp. Bot., 2006, 57(3): 517-526.

[4] Guo F Q, Crawford N M. *Arabidopsis* nitric oxide synthase1 is targeted to mitochondria and protects against oxidative damage and dark-induced senescence[J]. Plant Cell, 2005, 17(12): 3436-3450.

[5] He Y K, Tang R H, Yi H *et al*. Nitric oxide represses the *Arabidopsis* floral transition[J]. Science, 2004, 305: 1968-1971.

[6] Beligni M V, Lamattina L. Nitric oxide in plants: the history is just beginning[J]. Plant, Cell Environ., 2001, 24(3): 267-278.

[7] Gould K S, Klinguer A, Pugin A *et al*. Nitric oxide production in tobacco leaf cells: a generalized stress response[J]. Plant, Cell Environ., 2003, 26(11): 1851-1862.

[8] Crawford N M, Guo F Q. New insights into nitric oxide metabolism and regulatory functions[J]. Trends Plant Sci., 2005, 10: 195-200.

[9] Besson-Bard A, Pugin A, Wendehenne D. New insights into nitric oxide signaling in plants[J]. Annu. Rev. plant Biol., 2008, 59: 21-39.

[10] Beligni M V, Lamattina L. Is nitric oxide toxic or protective? [J]. Trends Plant Sci., 1999, 4: 229-300.

[11] Zhao M G, Tian Q Y, Zhang W H. Nitric oxide synthase-de-

pendent nitric oxide production is associated with salt tolerance in Arabidopsis[J]. Plant Physiol., 2007, 144: 206-217.

[12] Leshem Y Y. Nitric oxide in biological system[J]. Plant Growth Reg., 1996, 18(3): 155-159.

[13] Gouva C M, Souza J F, Magalhes C *et al*. NO^--releasing substance that induce growth elongation in maize root segments[J]. Plant Growth Reg., 1997, 21: 183-187.

[14] 张志良，翟伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京：高等教育出版社，2003. 39-41.
Zhang Z L, Zhai W J. Laboratory guild for plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press. 2003, 39-41.

[15] 赵世杰，史国安，董新纯. 植物生理学实验指导[M]. 北京：中国农业科学技术出版社，2002. 47-48
Zhao S J, Shi G A, Dong X C. Laboratory guild for plant physiology[M]. Beijing: China Agricultural Scientech Press, 2002. 47-48.

[16] Gong H J, Zhu X Y, Chen K M *et al*. Silicon alleviates oxidative damage of wheat plants in pots under drought[J]. Plant Sci., 2005, 169: 313-321.

[17] Bethke P C, Badger M R, Jonew R L. Apoplastic synthesis of nitric oxide by plant tissues[J]. Plant Cell, 2004, 16: 332.

[18] Zhang H, Shen W B, Xu L L. Effects of nitric oxide on the germination of wheat seeds and its reactive oxygen species metabolism under osmotic stress[J]. Acta Bot. Sin., 2003, 45: 901-905.

[19] Zhang H, Shen W B, Zhang W, Xu L L. A rapid response of β-amylase to nitric oxide but not gibberellin in wheat seeds during the early stage of germination[J]. Planta, 2005, 220: 708-716.

[20] 刘建新，王鑫，雷蕊霞. 外源一氧化氮供体 SNP 对黑麦草种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 生态学杂志，2007, 26(3): 393-398.
Liu J X, Wang X, Lei R X. Effects of exogenous nitric oxide donor SNP on seed germination and seedling growth of *Lolium multiflorum*[J]. Chin. J. Ecol., 2007, 26(3): 393-398.

[21] 凌腾芳，宣伟，樊颖瑞，等. 外源葡萄糖、果糖和 NO 供体(SNP)对盐胁迫下水稻种子萌发的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报，2005, 31(2): 205-212.
Ling T F, Xuan W, Fang Y R *et al*. The effect of exogenous glucose, fructose and NO donor sodium nitroprusside (SNP) on rice seed germination under salt stress[J]. J. Plant Physiol. Mol. Biol., 2005, 31(2): 205-212.

[22] Kopyra M, Gwóźdź E A. Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals and salinity on root growth of *Lupinus luteus*[J]. Plant Physiol. Biochem., 2003, 41: 1011-1017.

[23] Beligni M V, Lamattina L. Nitric oxide stimulates seed germination and de-etiolation, and inhibits hypocotyls elongation, three light-inducible responses in plants[J]. Planta, 2000, 210: 215-221.

[24] Bethke P C, Gubler F, Jacobsen J V. Dormancy of *Arabidopsis* seeds and barley grains can be broken by nitric oxide[J]. Planta, 2004, 219: 847-855.

[25] Bethke P C, Libourel I G L, Jones R L. Nitric oxide reduces seed dormancy in *Arabidopsis*[J]. J. Exp. Bot., 2005, 57: 517-526.

[26] Pagnussat G C, Simontacchi M, Puntarulo S, Lamattina L. Nitric oxide is required for root organogenesis[J]. Plant Physiol., 2002, 129: 954-956.

[27] 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.

[28] 闻玉，赵翔，张骁. 水分胁迫下一氧化氮对小麦幼苗根系生长和吸收的影响[J]. 作物学报. 2008, 34(2): 344-348.
Wen Y, Zhao X, Zhang X. Effects of nitric oxide on root growth and absorption in wheat seedlings in response to water stress[J]. Acta Agron. Sin. 2008, 34(2): 344-348.

[29] Foyer C H, Noctor G. Oxygen processing in photosynthesis regulation and signaling[J]. New Phytol., 2000, 146: 359-388.

[30] 张远兵，刘爱荣，方蓉. 外源一氧化氮对镉胁迫下黑麦草生长和抗氧化酶活性的影响[J]. 草业学报. 2008, 17(4): 57-64.
Zhang Y B, Liu A R, Fang R. Effect of exogenous nitric oxide on the growth and antioxidant enzyme activities of *Lolium perenne* under Cd stress[J]. Acta Pratac. Sin. 2008, 17(4): 57-64.

[31] 姜义宝，杨玉荣，郑秋红. 外源一氧化氮对干旱胁迫下苜蓿幼苗抗氧化酶活性和叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱地区农业研究，2008, 26(2): 65-68.
Jiang Y B, Yang Y R, Zheng Q H. Effects of exogenous nitric oxide on antioxidase and chlorophyll fluorescence of seedling of alfalfa under drought stress [J]. Agric. Res. Arid Areas., 2008, 26(2): 65-68.