

外源 NO 调控小麦幼苗生长与生理的浓度效应

邵瑞鑫¹, 上官周平^{1,2,*}

(1. 西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100;

2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

摘要:在室内人工控制条件下,研究 100 ~ 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 5 个浓度梯度的 SNP(外源 NO 供体)处理后小麦幼苗的生长、水分生理和光合能力的动态变化,探讨外源 NO 优化调控小麦幼苗生长生理的最适浓度。结果表明,不同的 SNP 浓度对小麦幼苗地上部和根系的生长具有不同的促进或抑制作用,低浓度(100 ~ 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) SNP 明显增加了根系的可溶性糖、游离氨基酸等渗透调节物质含量,但对根系的干物质积累影响不大。浓度超过 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 SNP 处理后,根系的干物质积累降于对照以下,渗透调节物质含量也开始降低。低浓度 SNP 处理(100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)明显改善了小麦叶片的光合性能从而促进地上部干物质与渗透调节物质的积累,且增加了叶片的水势和渗透势。另外,叶片的气体交换参数(P_n 、 G_s)和叶绿素荧光参数(qP 、 NPQ)对 SNP 的反应也表现出明显的浓度效应。因此,外源 NO 对小麦幼苗生长生理的调控具有一定的剂量效应,100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP 对小麦幼苗生长生理的调控作用最明显。

关键词:一氧化氮;浓度效应;渗透调节物质;气体交换参数;叶绿素荧光参数;小麦幼苗

文章编号:1000-0933(2008)01-0302-08 中图分类号:Q142, Q945, Q948, S512 文献标识码:A

Effects of exogenous nitric oxide at different concentrations on the growth and physiology of winter wheat seedlings

SHAO Rui-Xin¹, SHANGGUAN Zhou-Ping^{1,2,*}

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming in the Loess Plateau, Northwest A & F University, Yangling 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling 712100, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0302 ~ 0309.

Abstract: The dry-matter accumulations and osmotic substances soluble sugar (SS) and free amino acids (FAA) of *Triticum aestivum* L. shoots and roots, as well as water and osmotic potentials, gas exchanges and chlorophyll fluorescence parameters of the 2nd leaves numbered from top to down in response to the signals of NO at different concentrations were determined after they were treated with SNP (NO donor, Sodium nitroprusside, $\text{Na}_2\text{Fe}(\text{CN})_5$) at five different concentrations ranging from 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ to 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$. The experiment was conducted under controlled conditions in laboratory. It showed that at different concentrations NO had different effects on the growths of the shoots and roots. At low concentrations SNP significantly increased osmotic substances of the roots at the beginning, but it had less effect on the dry-matter accumulations of the roots. After treated with SNP at 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, the roots significantly increased their SS amount to be transported into shoots, but after treated with SNP at more than 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, the leaves decreased their SS

基金项目:中国科学院知识创新重要方向资助项目(KSCX2-YW-N-003); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAD09B04)

收稿日期:2007-04-26; **修订日期:**2007-11-07

作者简介:邵瑞鑫(1982~),女,河南人,硕士生,主要从事植物生理生态学研究. E-mail: shao_rui_xin@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shangguan@ms.iswc.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by Key Project of Knowledge Innovation of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-YW-N-003) and the National Sci-Tech Supporting Item of China (No. 2006BAD09B04)

Received date:2007-04-26; **Accepted date:**2007-11-07

Biography: SHAO Rui-Xin, Master candidate, mainly engaged in plant physio-ecology. E-mail: shao_rui_xin@126.com

amount and dry-matters. The content of *FAA* was maximal in the treatment with SNP at $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$. The regulating effects of NO gradually declined with increased SNP concentrations. The dry-matter accumulation and osmotic substances of roots decreased in the treatments with SNP (at more than $200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$). The shoots were more sensitive than the roots in response to NO signals. At low concentrations ($100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) SNP significantly increased the P_n and decreased the G_s of the leaves so that they accumulated more dry-matter and the two osmotic substances (*SS*, *FAA*), and increased their water potential and osmotic potential. In addition, at low concentrations SNP maintained the PSII reaction centers open (qP), and increased the dissipation of excessive light energy (NPQ). The effects of NO on the gas exchanges and chlorophyll fluorescence parameters were concentration dependent. Therefore, SNP significantly promoted the growth and regulated the physiology of wheat seedlings at $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$. Hb is a NO inhibitor, and NaNO_2 is a by-product of SNP. The experiment proved that NO signals the photosynthesis of wheat seedlings in SNP.

Key Words: Nitric oxide; osmotic substance; gas exchange parameter; chlorophyll fluorescence parameter; concentration-dependent; wheat seedling

一氧化氮(Nitric Oxide, NO)是动植物中一种非极性、短效、普遍存在的信号分子。植物体内产生的 NO 不仅是生长发育的调节分子^[1],且在任何生长环境下都能发挥其生理调控作用。NO 与植物体内的激素和糖信号共同作用影响光形态建成和种子萌发^[2],并参与调节植物的生长发育和衰老过程^[3]。但是很多研究发现生物体内低浓度 NO 具有保护作用,高浓度 NO 破坏生物大分子的结构与功能,具有生物毒性^[4~6]。低浓度的 NO 在植物侧根的形成中起着非常关键的作用,且能诱导小麦叶片气孔的关闭,使叶片保持较高的含水量^[7,8];低浓度 NO ($< 10 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)还抑制了细胞色素 C 的氧化,通过细胞色素 B-C1 区促进光合循环的电子传递,使 PSII 的量子效率维持在较高水平,促进氮代谢物的增加和干物质积累从而缓解膜脂过氧化伤害^[1,7,9~15]。

NO 在植物的不同组织中行使着不同的生理功能,有人推测 NO 可能参与了根系的信号转导和发育^[16],但是关于 NO 是否参与了根系渗透调节物质的形成和干物质积累,及地上部对 NO 信号的反应机制与 NO 浓度的关系缺乏相关报道。因此,本实验选用不同浓度的 NO 供体 SNP(亚硝基铁氰化钠, $\text{Na}_2\text{Fe}(\text{CN})_5$)对三叶一心期的小麦进行处理,旨在探讨不同浓度外源 NO 信号对叶片和根系的糖信号、氨基酸等渗透调节物质的形成,干物质积累及光合能力的影响,明确外源 NO 优化调控小麦幼苗生长生理的最适浓度,为改善植株的渗透调节能力,避免植物的过氧化伤害以及对其过程的定向调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与处理

供试小麦品种为小偃 22(*Triticum aestivum* L. Var. Xiaoyan 22),精选的种子经 3% 双氧水消毒 5 min 后,用去离子水冲洗干净,25 °C 浸种 20 h 后在 25 °C 恒温箱内暗中催芽,萌发后选取露白一致的种子播种于沙盘,沙面用浸水后的纱布覆盖以保持适宜的湿度。前期每天加水一次,后期定量补充 1/4 Hoagland。当苗长至 1 叶 1 心时,选择长势均匀的幼苗转移至 $20 \text{ cm} \times 14 \text{ cm} \times 7 \text{ cm}$ 塑料盒内培养。幼苗在 ZPW-280B 植物培养箱内用 1/2 Hoagland 营养液水培,昼/夜温度($25/18 \text{ }^\circ\text{C} \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$)、光强($400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、湿度($60\% \pm 5\%$),培养箱内生长 7d 后,换用全 Hoagland 营养液培养。每隔 2d 换 1 次营养液,每天通气 8 ~ 10 h。

本研究分两次试验。前期试验有 6 个不同 NO 供体 SNP(亚硝基铁氰化钠, $\text{Na}_2\text{Fe}(\text{CN})_5$,下同)处理:CK (Hoagland 营养液), S_1 ($100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP), S_2 ($200 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP), S_5 ($500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP), S_{10} ($1000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP), S_{20} ($2000 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP)。筛选出最佳浓度的 SNP 后,进行后期试验。现已证明 Hb(牛血红蛋白)为 NO 的清除剂,NO 在体内会代谢为 NO_2^- ^[17]。因此设 NO 的清除剂(Hb)和 SNP 的副产物(NaNO_2)两个处理作为 SNP 的对照,试验分 4 个处理。CK:Hoagland;SNP: $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP;SNP + Hb: $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP +

2.5% Hb; NaNO_2 : $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaNO_2 。NO 在体内会代谢为 NO_2^- , $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 SNP 最多降解生成 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO_2^- 的副产物^[17], 所以设 $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaNO_2 为对照。待幼苗长至 3 叶 1 心时, 选取长势一致健康的植株进行根际饲喂处理, 处理期间每天更换营养液, 每个处理重复 3 次。为避免生长箱内的生长条件不均, 每次更换营养液时交换摆放位置。

硝普钠 [$\text{Na}_2\text{Fe}(\text{CN})_5$]. NO 先用蒸馏水配成 $40 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的母液, 4°C 下黑暗保存, 用时按所需浓度稀释。

1.2 测定方法

1.2.1 生物量的测定

在 SNP 处理前与处理后第 6 天进行生物量的测定, 将植株的地上部和地下部分开, 自来水冲洗 3 次, 蒸馏水洗净吸干, 称鲜重后, 110°C 杀青 5 min 后于 80°C 烘干至恒重, 每个处理重复 15 次。称重后计算总干重及根冠比。

1.2.2 氨基酸含量和可溶性糖含量的测定

在 SNP 处理后第 2 天 9:00 ~ 11:30 取样, 选择有代表性的植株, 每个处理选择 3 个重复, 分别利用李合生的蒽酮比色法和茚三酮显色法测定倒二叶和根系的氨基酸^[18]、可溶性糖含量^[19]。

1.2.3 叶片水势的测定

在 SNP 处理后第 2、4、6 天的 9:00 ~ 11:30 取样测定, 每个处理 3 个重复, 每个重复选择长势均匀植株上的倒二叶, 用 WP4 露点水势仪 (Decagon Devices, USA) 测定叶片水势, 测前预热 5 ~ 10 min。

1.2.4 叶片渗透势的测定

渗透势的测定时间与水势相同, 选择长势均匀一致植株上的倒二叶。叶片采取后先在 -40°C 下冷冻保存 8 h, 融冰后用 5520 型蒸汽压渗透压仪 (Wescor, USA) 测定渗透势。计算公式为 $\psi_s = -RTic$, 式中, R 为气体常数, 取 0.008314 ; T 为凯氏温度, $T = 273 + t$, t 为室温; ic 为被测样品的渗透摩尔浓度 ($\text{mmol} \cdot \text{kg}^{-1}$)。

1.2.5 叶片气体交换参数的测定

利用 LI-6400 光合测定系统 (LI-COR, USA) 在光强 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 温度 25°C 下测定倒二叶的净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和气孔导度 (G_s , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。测定时间分别在处理后第 2、4 和 6 天的 9:00 ~ 11:30, 每个处理重复 4 次。

1.2.6 叶绿素荧光参数的测定

利用 FMS2 脉冲调制式荧光仪 (Hansatech, UK) 测定 F_o 、 F_m 、 F'_m 、 F'_o 及 F_s 等荧光参数, 测定时间同气体交换参数测定时间。荧光参数及荧光猝灭曲线的测定与计算参见文献^[20,21]。测量时, 先用测量光 ($2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 照射测量 F_o , 而后用饱和脉冲光照射 0.8 s, 测量 F_m , 饱和脉冲光结束后, 打开测量光和光化学光, 每隔 30 s 照射 1 次饱和脉冲光测量 F'_m , 关闭光化学光, 打开远红光照射 3 s, 测量 F'_o , 远红光结束后, 重新打开光化学光, 开始新的一个循环的测量。

1.3 统计分析

数据采用 Microsoft excel 软件进行绘图, 用 SAS 统计软件进行统计分析, 用 Duncan's 新复极差法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 幼苗干物质积累和分配的变化

不同浓度 SNP 处理对小麦地上部和总生物量积累的影响存在明显性差异 (表 1), 以 S_1 处理效果最好, 比 CK 分别增加 39.2% 和 45.9% ($p < 0.001$)。SNP 浓度高于 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 后, 生物量积累呈下降趋势。除 S_2 处理的小麦总生物量、地上部生物量分别比对照增加 38.2% 和 43.5% 外, S_5 、 S_{10} 和 S_{20} 处理的总生物量和地上部生物量与对照相比, 分别下降 19.3%、19.4%、15.7% 和 22.4%、21.2%、17.8%。

不同浓度 SNP 处理的小麦根系干物质积累也存在明显差异 (表 1)。 S_1 和 S_2 处理分别比 CK 处理增加

5.8%和18.2%,SNP浓度高于 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后,根系干物质积累呈下降趋势。小麦根冠比对不同浓度SNP处理的响应也存在明显差异, S_5 、 S_{10} 和 S_{20} 分别比对照提高了20%、10%和15%; S_1 和 S_2 处理的小麦根冠比显著低于CK,其中以 S_1 处理时根冠比最低。

由此可见,低浓度的SNP能明显提高植株的总生物量,降低植株的根冠比,对根系干物质积累影响不明显。

表1 不同浓度SNP处理后小麦干物质的积累和分配的变化

Table 1 The effects of SNP with different concentrations on seedling growth of wheat

处理 Treatment	植株干重 Plant dry weight ($\text{mg}\cdot\text{plant}^{-1}$)	地上部干重 Shoot dry weight ($\text{mg}\cdot\text{plant}^{-1}$)	根系干重 Root dry weight ($\text{mg}\cdot\text{plant}^{-1}$)	根冠比 Root/Shoot
CK	$102 \pm 40\text{b}$	$85 \pm 30\text{b}$	$17 \pm 4\text{ab}$	$0.20 \pm 0.06\text{ab}$
S^1	$142 \pm 41\text{a}$	$124 \pm 41\text{a}$	$18 \pm 3\text{ab}$	$0.16 \pm 0.05\text{c}$
S^2	$141 \pm 41\text{a}$	$122 \pm 40\text{a}$	$20 \pm 6\text{a}$	$0.18 \pm 0.07\text{bc}$
S^5	$82 \pm 23\text{b}$	$66 \pm 19\text{b}$	$16 \pm 4\text{b}$	$0.24 \pm 0.05\text{a}$
S^{10}	$82 \pm 17\text{b}$	$67 \pm 14\text{b}$	$15 \pm 4\text{b}$	$0.22 \pm 0.03\text{a}$
S^{20}	$86 \pm 15\text{b}$	$70 \pm 70\text{b}$	$16 \pm 3\text{ab}$	$0.23 \pm 0.06\text{a}$

同列数值不同字母表示差异达5%显著水平 Different letters within the same column indicate significant difference at 5% level

2.2 叶片渗透调节能力的变化

不同浓度SNP处理的小麦叶水势存在差异($p < 0.05$),并表现出明显的浓度和时间效应(图1a)。SNP处理的第2天,叶水势的降低程度和SNP的浓度呈负相关,随SNP浓度的增加叶水势降低,这种趋势随处理时间的延长表现更为明显。 S_1 处理后第2、4天和第6天叶水势分别比CK提高38.6%、33.5%和19.8%,表明小麦叶水势的变化随SNP处理时间的延长而变缓。不同浓度SNP处理的小麦叶片渗透势的变化和水势的变化趋势基本相似(图1a, c),其中以 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP(S_1)处理的效果最好, S_1 对渗透势的影响显著高于对照,且处理后第2、4天和第6天分别比对照提高6.2%、0.5%和5.6%。SNP浓度高于 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 处理后,渗透势呈下降趋势。因此说明低浓度的SNP改善了叶片的水分状况,并且SNP呈短效性。图1b表明了SNP+Hb处理与SNP处理相比明显降低了小麦幼苗叶片的水势, NaNO_2 处理的水势接近于对照处理,同样也没有SNP的效果。

不同浓度的SNP处理后,叶、根系氨基酸含量的变化表现不同(图1d)。 S_1 叶氨基酸含量提高了98.9%,浓度大于 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SNP处理后,叶氨基酸含量迅速降至对照以下;不同浓度的SNP处理后根氨基酸含量总体上较叶的变化缓和, $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理后根系氨基酸含量最高,其含量随着SNP浓度的增加而降低。表明了 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP显著增加了叶游离氨基酸的含量($p < 0.05$),对根系氨基酸含量的影响无显著性。

$100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP处理时,小麦叶片、根系可溶性糖含量显著高于对照处理。 S_1 处理的小麦叶可溶性糖含量明显比对照提高了35.6%($p < 0.05$)。当SNP浓度增加到 $2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,叶可溶性糖含量比对照下降51.3%,但是不同浓度的SNP处理后小麦根系可溶性糖含量的变化较叶片的缓和,其中 S_1 处理提高了30.5%($p < 0.05$)(图1e)。SNP浓度高于 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后,处理根系的可溶性糖含量与对照相比都有不同程度的降低,说明 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SNP促进了植物体内可溶性糖含量的增加,且对叶片的影响显著高于根系。

图1b是在筛选出最佳SNP浓度基础上进行的后期试验,共4个试验处理。CK:Hoagland;SNP: $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP;SNP+Hb: $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP+2.5% Hb; NaNO_2 : $0.2\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ NaNO_2 。处理后第2天测定水势。

2.3 叶片 P_n 和 G_s 的变化

图2a表明, $100\sim 2000\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP的范围内,小麦叶片的 P_n 随着SNP浓度的增加呈下降趋势。处理

前期, S_1 处理的 P_n 显著高于 S_{10} 和 S_{20} 处理 ($p < 0.05$), 而 S_{10} 和 S_{20} 处理显著低于对照 ($p < 0.05$)。 S_1 处理后第 2、4 和 6 天分别比对照提高 7.9%、0.8% 和 13.6%, 除 S_5 处理后第 2、4 天分别比对照提高 5.3% 和 3.0% 之外, 其它浓度的 SNP 处理后叶片 P_n 都低于对照。例如 S_{10} 和 S_{20} 处理后的叶片 P_n 显著低于对照 ($p < 0.05$), 且 S_{20} 处理比 S_{10} 处理下降的幅度大。

不同浓度 SNP 处理后小麦叶片 G_s 没有明显差异 ($p > 0.05$) (除第 4 天的 S_{20} 处理显著高于对照以外), 随处理时间延长 G_s 呈显著上升趋势 ($p < 0.05$) (图 2b)。 S_1 处理后第 2 天和第 6 天, 叶片 G_s 分别比对照平均提高了 2.1% 和 21.0%, 第 4 天低于对照。 SNP 处理后第 2 天中, 随着 SNP 浓度增加 G_s 下降, S_2 、 S_5 、 S_{10} 和 S_{20} 处理后叶片 G_s 分别比对照降低 7.5%、32.6%、27.8% 和 40.1%。

2.4 叶片叶绿素荧光热耗散的变化

S_1 处理后第 2、4 天和第 6 天 qP 分别比对照增加了 0.1%、5.2% 和 5.2% (图 2c), 其它浓度的 SNP 对小麦叶片 qP 影响不明显 ($p > 0.05$)。 处理后第 2 天中, 当 SNP 浓度超过 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 后, 叶片 qP 呈下降趋势。 处理后第 4 天和第 6 天的 qP 值没有变化, 但是明显高于处理后第 2 天的 qP 。

不同浓度 SNP 对小麦叶片 NPQ 的影响存在显著性差异 ($p < 0.05$), 且显著低于 CK 处理。 在处理初期 (第 2 天), NPQ 随着处理浓度增加呈现先上升后下降的趋势。 处理后第 4 天和第 6 天, 不同浓度处理间变化正好相反呈现先下降后上升的趋势, 且第 4 天和第 6 天不同浓度处理的 NPQ 不再变化, 与 qP 的变化趋势一致, 其中以 S_1 下降的幅度最小。

3 讨论

低浓度 NO 可作为抗氧化剂对 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 等活性氧分子 (ROS) 有清除作用, 而且能够诱导抗氧化酶基因的表达, 从而具有保护作用; 高浓度 NO 与 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 相互作用生成大量的过氧亚硝酸阴离子 (OONO^-), 后者经质子化后形成具有强氧化性的过氧亚硝酸 (HOONO), 破坏生物大分子的结构与功能, 具有生物毒性^[4~6]。

图 1b 和图 3 结果表明, NO 的抑制剂 Hb 处理后, SNP 溶液对小麦水势和光合能力等生理指标的调控作用消失, 同样 SNP 的副产物 NaNO_2 处理后小麦叶片的水势、 P_n 和 qP 几乎上没有变化, 因此可以推测 SNP 中起作用的是 NO 信号物质。

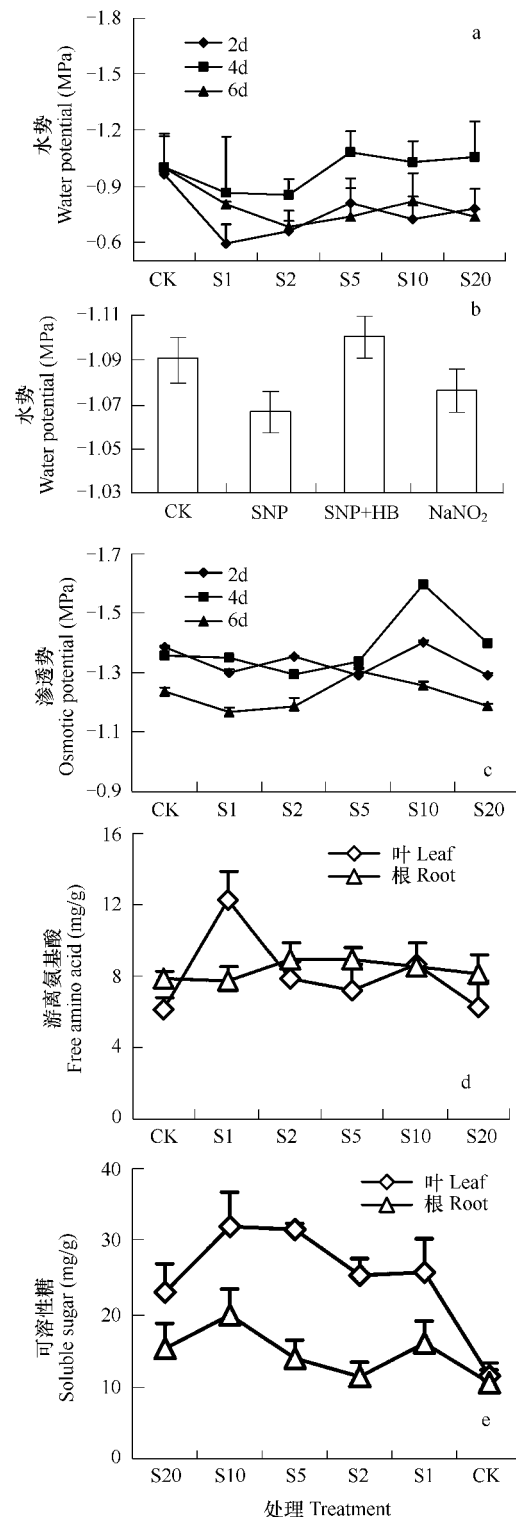


图 1 不同浓度 SNP 对小麦水势(a,b)、渗透势(c)、游离氨基酸(d)和可溶性糖(e)的影响

Fig. 1 The effects of SNP treatment with different concentrations on wheat leaf water potential (a,b), osmotic potential (c), free amino acid (d) and soluble sugar (e) content

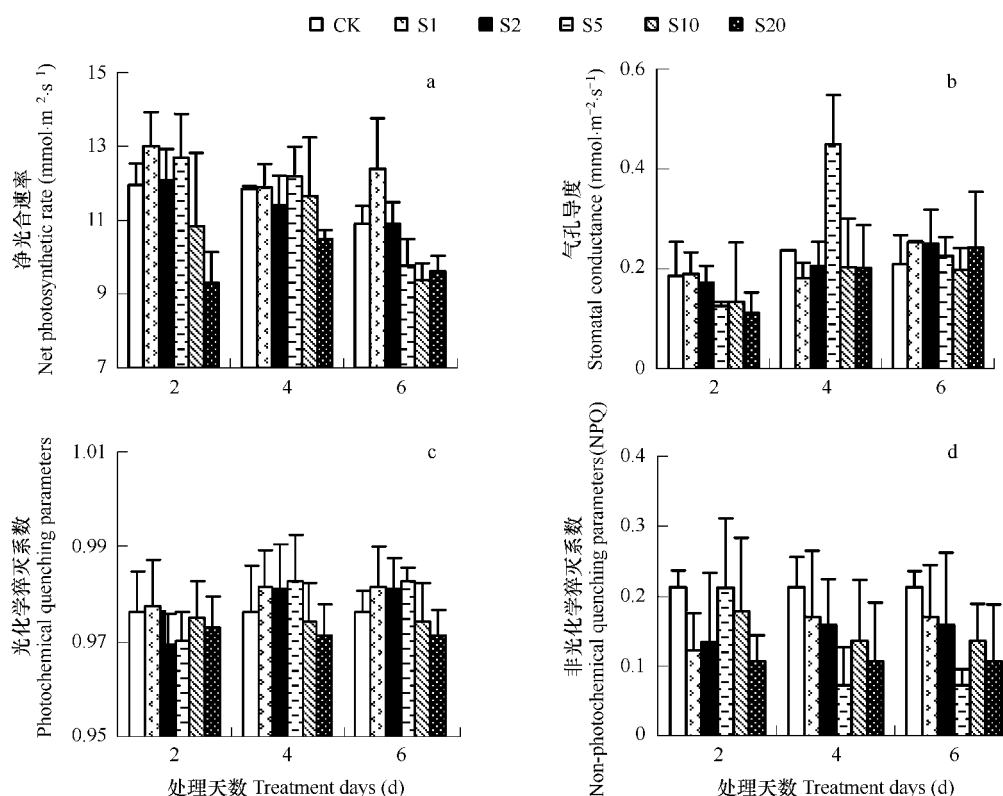


图2 不同浓度 SNP 处理对小麦叶片光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、光化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(NPQ)的影响

Fig. 2 Effects of SNP with different concentrations on photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), photochemical quenching (qP) and non-photochemical quenching (NPQ) of wheat leaves

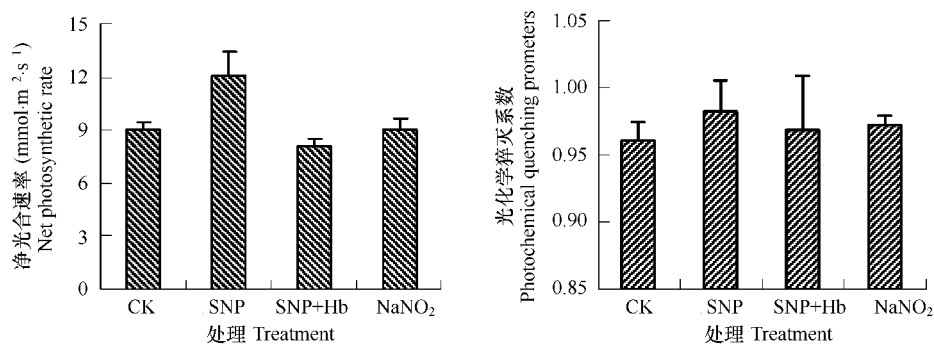


图3 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 对小麦叶片净光合速率(P_n)和光化学猝灭系数(qP)的影响

Fig. 3 The effects of $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP on the photosynthetic rate (P_n) and photochemical quenching (qP) of wheat leaves

前人试验证明 Hb 为 NO 的抑制剂, NaNO_2 是 SNP 的副产物。为了证明 SNP 中调控小麦幼苗光合生理的物质是 NO, 本研究又设了 4 个处理 Experiment proved that Hb is NO inhibitor, and NaNO_2 is by-product of SNP. In order to prove that the substance of SNP signaling photosynthesis of wheat seedling, the study set up 4 treatments

CK: Hoagland; SNP: $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; SNP + Hb: $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP + 2.5% Hb; NaNO_2 : $0.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaNO_2

本实验结果表明,不同浓度 SNP 处理对小麦幼苗干物质积累(表 1)及根系、叶片的渗透调节能力(图 1)具有不同的促进或者抑制作用。正常水分条件下,低浓度的 SNP 处理在前期明显提高了与植物抗逆性相关的渗透调节物质—可溶性糖和游离氨基酸含量,以维持细胞的结构和改善小麦的渗透调节能力,同时促进幼苗生长($p < 0.05$)^[22~24]。尽管根系是植株感受外界信号最敏感的部位,NO 对根系的生理调控表现出一定的

浓度效应,但是其作用于根系的游离氨基酸、可溶性糖(图 1d,e)等渗透调节物质的浓度效应不如叶片明显。这可能归因于根系感受到 NO 信号后保护酶系统有效运转,合成较多的碳水化合物和游离氨基酸等次生代谢物运输至地上部使根系至地上部发生了一系列生理生化变化,其中地上部的渗透调节物质含量和干重相对根系增加比较明显^[25~27]。另外,由于小麦植株主要的渗透调节物质除游离氨基酸和可溶性糖外,其它的渗透调节物质还有甘氨酸、甜菜碱、多元醇等有机溶质和无机离子。外源 NO 对这些渗透物质的影响如何以及 NO 在植物体内反应的部位有待于进一步研究。

低浓度的 NO 增加了小麦体内的渗透调节物质的含量,一定程度上也明显提高了幼苗生长过程中干物质的积累,从而改善小麦地上部分水分含量和叶片对光能的利用和同化能力。正常水分条件下 G_s 一定程度上的增加使植物的光合作用得以顺利进行,气孔的这种调节机能还有利于进行快速碳同化。因此低浓度的 SNP ($100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$) 对小麦叶片 P_n 、 G_s 的影响以至于同化产物可溶性糖含量增加,但浓度超过 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,叶片的 P_n 随着 SNP 处理浓度的增加而下降,叶片的糖信号积累也随之下降。同时低浓度的 NO ($100 \sim 2000 \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP) 处理后 qP 的增加和 NPQ 的下降(图 2 c, d)说明了一些光合酶系统逐渐活化使 PSII 开始运转,叶绿体对光能的吸收和利用能力增强,一定程度上增加了 PSII 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,维持 PSII 反应中心处于开放状态,同时降低了过剩非光辐射能的耗散能力。高浓度 SNP 处理使小麦叶片 PSII 氧化侧向 PSII 反应中心的电子流动受到抑制,浓度越高受抑制的程度越明显。这与前人研究结果不甚相同^[28~30],可能是由于植物种类和生长环境的差异所致,产生变化的原因有待于进一步研究。

References:

- [1] Tu J, Shen W B, Xu L L. Regulation of nitric oxide on the aging process of wheat leaves. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45 (9): 1055—1062.
- [2] Beligni M V, Lamattina L. Nitric oxide stimulates seed germination and de-etiolation, and inhibits hypocotyls elongation, three light-inducible responses in plants. *Planta*, 2000, 210 (2): 215—221.
- [3] Leshem Y Y, Haramaty E. Plant aging: the emission of NO and ethylene and effect of NO-releasing compounds on growth of pea (*Pisum sativum*) foliage. *Journal of Plant Physiology*, 1996, 148 (3-4): 258—263.
- [4] Beligni M V, Lamattina L. Nitric oxide in plants: the history is just beginning. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24 (3): 267—278.
- [5] Frank S, K mpfer H, Podda M, *et al.* Identification of copper/zinc superoxide dismutase as a nitric oxide-regulated gene in human (HaCaT) keratinocytes: implications for keratinocyte proliferation. *Biochemical Journal*, 2000, 346 (3): 719—728.
- [6] Yamasaki H, Sakihama Y, Takahashi S. An alternative pathway for nitric oxide production in plant; new feather of an old enzyme. *Trends in Plant Science*, 1999, 4 (4): 128—129.
- [7] Tian X, Lei Y. Nitric oxide treatment alleviates drought stress in wheat seedlings. *Biologica Plantarum*, 2006, 50 (4): 775—778.
- [8] Toshio Satoh. Inhibition of electron transfer through the cytochrome $b-c_1$ complex by nitric oxide in a photodenitrifier, *Rhodospseudomonas sphaeroides* forma sp. *denitrificans*. *Denitrificans Arch Microbiol*, 1984, 139 (2-3): 179—183.
- [9] Lei Y, Yin C, Ren J, *et al.* Effect of osmotic stress and sodium nitroprusside pretreatment on proline metabolism of wheat seedlings. *Biologica Plantarum*, 2007, 51 (2): 386—390.
- [10] Akio U, Andre T J, Takashi H, *et al.* Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. *Plant Science*, 2002, 163 (3): 515—523.
- [11] Wei X H, Wang L M, Long R J, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide, salicylic acid and hydrogen peroxide on free amino acid and soluble protein contents in tobacco leaves. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, 32 (2): 257—260.
- [12] Zhang Y Y, Liu J, Liu Y L. Nitric oxide alleviates growth inhibition of maize seedlings under NaCl stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30 (4): 455—459.
- [13] Chen M, Shen W S, Ruan H H, *et al.* Effects of nitric oxide on root growth and its oxidative damage in wheat seedling under salt stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30 (5): 569—576.
- [14] Wang X Y, Shen W B, Xu L L. Exogenous nitric oxide alleviates osmotic stress-induced membrane lipid peroxidation in wheat seedling leaves. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30 (2): 195—200.
- [15] Correa-Aragunde N, Graziano M, Lamattina L. Nitric oxide plays a central role in determining lateral root development in tomato. *Planta*, 2004, 218 (6): 900—905.

- [16] Chen K, Li J, Tang J, *et al.* Involvement of nitric oxide in regulation of salt stress-induced ABA accumulation in maize seedling. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, 32 (5): 577—582.
- [17] Delledonne M, Xai Y J, Dixon R A, *et al.* Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. *Nature*, 1998, 394 (6693): 585—588.
- [18] Li H S. Measurement of Free amino acid. In: *Principle and Technique for Plant Physiology and Biochemistry*. Beijing: Higher Education Press, 2000. 192—194.
- [19] Li H S. Measurement of Soluble sugar. In: *Principle and Technique for Plant Physiology and Biochemistry*. Beijing: Higher Education Press, 2000. 194—197.
- [20] Demmig-Adams B, Adams W W, Logan B A, *et al.* Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible PS II efficiency in plants acclimated to light stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1995, 22 (2): 294—260.
- [21] Demmig-Adam B, Adams W W. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 1996, 198 (3): 460—470.
- [22] Carlos G M, Lorenzo L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress. *Plant Physiology*, 2001, 126 (3): 1196—1204.
- [23] Uchida A, Jagendorf A T, Hibino T, *et al.* Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. *Plant Science*, 2002, 163 (3): 515—523.
- [24] Wu X X, Zhu Y L, Zhu W M, *et al.* Physiological effects of exogenous nitric oxide in tomato seedlings under NaCl stress. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39 (3): 575—581.
- [25] Bray E A. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science*, 1997, 2 (2): 48—54.
- [26] Hurkman W J, Tanaka C K. Effects of salt stress on germin gene expression in barley roots. *Plant Physiology*, 1996, 110 (3): 971—977.
- [27] Bohra J S, D rffling K. Postassium nutrition of rice (*Oryza sativa* L.) varieties under NaCl salinity. *Plant and Soil*, 1993, 152 (2): 299—303.
- [28] Mata C G, Lamattina L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress. *Plant Physiology*, 2001, 126 (3): 1196—1204.
- [29] Ma X L, Wei X H, Long R J, *et al.* Studies on mechanism of enhancing the chilling resistance of annual ryegrass by exogenous nitric oxide. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (6): 1269—1273.
- [30] Wang M, Li Q R, Fu S L, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on drought, resistance of poplar. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16 (5): 805—810.

参考文献:

- [11] 魏小红, 王利民, 龙瑞军, 等. 外源一氧化氮、水杨酸和过氧化氢对烟草叶片游离氨基酸和可溶性蛋白含量的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32 (2): 257~260.
- [12] 张艳艳, 刘俊, 刘友良. 一氧化氮缓解盐胁迫对玉米生长的抑制作用. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30 (4): 455~459.
- [13] 陈明, 沈文飏, 阮海华, 等. 一氧化氮对盐胁迫下小麦根生长和氧化损伤的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30 (5): 569~576.
- [14] 王宪叶, 沈文飏, 徐朗莱. 外源一氧化氮对渗透胁迫下小麦幼苗叶片膜质过氧化的缓解作用. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30 (2): 195~200.
- [16] 陈康, 李杰, 唐静, 等. 植物生理与分子生物学学报. 一氧化氮参与调节盐胁迫诱导的玉米幼苗脱落酸积累. 2006, 32 (5): 577~582.
- [18] 李合生, 主编. 植物组织中游离氨基酸总量. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社, 2000. 192~194.
- [19] 李合生, 主编. 植物组织中可溶性糖含量的测定. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社, 2000. 194~197.
- [24] 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. *中国农业科学*, 2006, 39 (3): 575~581.
- [29] 马向丽, 魏小红, 龙瑞军, 等. 外源一氧化氮提高一年生黑麦草抗冷性机制. *生态学报*, 2005, 25 (6): 1269~1273.
- [30] 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. *应用生态学报*, 2005, 16 (5): 805~810.