外源 NO 与蔗糖对盐胁迫下番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill)幼苗氧化损伤的保护效应

苏 桐[1],魏小红[2,*],丁学智[3],李 源[2]

(1. 甘肃农业大学农学院,兰州 730070;2. 甘肃农业大学生命科学技术学院,兰州 730070;3. 中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810008)

摘要:选取长至6~8片真叶的健康番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill)幼苗,分别进行蔗糖、硝普钠(sodium nitropresside, SNP, 作为外源 NO 供体)及其体积比例组合(1:1)处理;36h 后施以 NaCl 胁迫,并分别于 0h(胁迫前)、24h、48h 和 72h 取样,进行相关生理生化指标测定。具体 5 个实验处理如下:A. 蒸馏水(CK); B. 100 mmol/L NaCl; C. 0.1 mmol/L SNP + 100 mmol/L NaCl; D. 0.1 mmol/L SNP + 1.0mmol/L 蔗糖 + 100 mmol/L NaCl; E. 1.0 mmol/L 蔗糖 + 100 mmol/L NaCl。结果表明:与 SNP 和蔗糖单独处理相比,二者组合处理对缓解盐胁迫下番茄幼苗的氧化损伤存在正协同效应,主要表现在进一步增强了番茄幼苗超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)和谷胱甘肽还原酶(GR)的活性;提高了脯氨酸(Pro)的含量,同时膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量显著降低($P < 0.05$)。采用聚丙烯酰胺浓度梯度凝胶电泳对盐胁迫 24 h 和 48 h 材料的 POD 同功酶检测表明,当 NaCl 单独处理时,番茄幼苗叶片 POD 同功酶第 V 条带缺失,其它谱带酶量减少,抑制了 POD 同功酶的表达;SNP 和蔗糖单独处理能够保护盐胁迫(24、48h)所导致的 POD 同功酶条带的完整;而组合处理既保证了 POD 同功酶条带的完整,又加强了酶量的表达。随着盐胁迫时间的延长,其氧化损伤程度愈烈,SNP 和蔗糖组合处理能够更有效地缓解盐胁迫对番茄幼苗植株造成的氧化损伤。

关键词:一氧化氮;蔗糖;番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill)幼苗;NaCl 胁迫;氧化损伤

文章编号:1000-0933(2008)04-1558-07 **中图分类号**:Q945, Q948 **文献标识码**:A

Protective effects of NO and sucrose on oxidative damage in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) seedling leaves under NaCl stress

SU Tong[1], WEI Xiao-Hong[2,*], DING Xue-Zhi[3], LI Yuan[2]

1 *College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730070 *PR China*

2 *School of Life Science & Technology of Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730070 *PR China*

3 *Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining* 810008, *PR China*

***Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1558 ~ 1564.**

Abstract: Tomato seedling with 6 − 8 leaves was used to investigate impact of nitric oxide (NO) and sucrose on oxidative damage to young tomato leaves under NaCl stress. Sodium nitropresside (SNP) was used as NO donor. The tomato seedlings were grouped and then sprayed on surface of leaves with solutions of distilled water, NaCl, SNP, sucrose and SNP + sucrose (1:1). After spraying 36h, the leaves were subjected to NaCl stress at 100 mmol/L for 24h, 48h and 72h respectively. The detail treatments as follows: A. CK(distilled water); B. 100 mmol/L NaCl; C. 0.1 mmol/L SNP + 100

基金项目:甘肃省教育厅基金资助项目(0702-14; 032B-01);国家教育部高校青年教师教学和科研奖励基金资助项目(031074)

收稿日期:2008-01-06; **修订日期**:2008-03-10

作者简介:苏桐(1980~),女,甘肃靖远人,硕士生,主要从事植物生理与分子生物学研究. E-mail: sutony2008@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: weixh@gsau.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by Natural Science Foundation of Education Department of Gansu Province (No. 0702-14; 032B-01), and the Teaching and Research Award Program for Outstanding Young Teacher in Higher Education Institutions of MOE, China

Received date: 2008-01-06; **Accepted date**: 2008-03-10

Biography: SU Tong, Master candidate, mainly engaged in plant physiology and molecular biology. E-mail: sutony2008@yahoo.com.cn

mmol/L NaCl;D. 0.1 mmol/L SNP + 1.0mmol/Lsucrose + 100 mmol/L NaCl; E. 1.0 mmol/Lsucrose + 100 mmol/L NaCl. The results indicated that there were protective function to tomato seedling leaves from NaCl oxidative damage when applications of SNP, sucrose and their mix solutions. However, the treatment-D showed a much better protective impact than the treatments of C and E as it could significantly increase activities of antioxidant enzymes (including SOD, CAT, POD, APX and GR) and content of proline, while largely decrease MDA content in tomato seedling leaves under salt stress. Moreover, the effect of salt stress on the peroxidase enzyme expression in tomato leaves was further analyzed by using polyacrylamide concentration gradient gel electrophoresis technique. The results showed that salt stress could inhibit the expression of small molecule POD isoenzymes. The mix solution of SNP and sucrose could largely promote POD isoenzyme activity and protective them from hydrolyzation than single application of either SNP or sucrose solutions. Irrespective of solution, the POD isoenzymes expression was higher at 24h than 48h salt stress. The mix solution of SNP and sucrose could have a big potential for reduction of oxidative damage to tomato seedling leaves under salt stress.

Key Words: NO ; sucrose; tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill) seedling; NaCl stress; oxidative damage

番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill)是茄科(Solanaceae)番茄属,以成熟多汁浆果为产品的草本植物,也是一种重要的蔬菜和水果,其果实营养丰富,风味特殊,富含碳水化合物、微量元素、胡萝卜素、矿物质及有机酸等。随着我国生产水平的不断提高,设施栽培已成为当代蔬菜生产的重要组成部分。然而土壤盐碱化日益突出,严重影响了蔬菜生产的经济效益[1]。

一氧化氮(NO)作为重要的信号分子,广泛参与植物各种生理过程的调节,尤其在植物生长发育及其对逆境的响应等方面起着重要的调节作用,且能够使非生物胁迫条件下的植物生长发育免受活性氧(reactive oxygen species, ROS)的伤害,减少非生物胁迫下植物体内 ROS 的积累,缓解各种胁迫造成的氧化损伤,从而增强植物的适应能力[2],这种效应与植物细胞的生理条件及 NO 处理浓度有关[3,4]。吴雪霞等[5]用不同浓度的 SNP 处理番茄幼苗,结果发现 0.1 mmol/L SNP 可显著提高盐胁迫下幼苗抗氧化能力,且效果最好。蔗糖(sucrose)是细胞代谢的调节因子,也是最常见的糖信号分子,可以诱导或阻遏某些基因的表达,其在植物中存在不同的信号转导途径。Finkelstein[6]等研究发现,低浓度外源葡萄糖、蔗糖和果糖可以解除 ABA 引起的对拟南介种子萌发和幼苗生长的抑制效应;外源蔗糖还能够降低盐胁迫下荞麦幼苗根系中 MDA 含量[7]。但目前有关植物抗盐性的研究都主要集中在单一信号分子及其调控机制方面,对植物抗盐性的复合效应和多因子协同的综合调控响应研究甚少。

作为信号分子的 NO 和蔗糖都能缓解 NaCl 胁迫对植物造成的伤害,那么,两种信号分子协同作用能否进一步缓解 NaCl 胁迫对植物造成的损伤? 而且有关信号分子对盐胁迫下番茄幼苗 POD 同功酶表达的影响未见报道。因此,本试验旨在探究外施 NO、蔗糖及其组合对 NaCl 胁迫下番茄叶片主要保护酶活性、MDA 和脯氨酸含量的影响,并对 POD 同功酶表达进行研究,以期探讨 NO、蔗糖在调控盐胁迫下番茄的生理生化机理,为改善土壤次生盐渍化提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　材料与处理

供试材料为番茄(毛粉 802)。挑选大小一致、饱满的番茄籽粒用 0.1% 的氯化汞消毒 3min,再用蒸馏水冲洗 2 ~3 次,将种子均匀播撒于预先灭菌处理的土壤花盆中,置于昼夜温度(25 ± 5)℃/(12 ± 5)℃条件下培育生长,自然光照。待幼苗长至 6 ~8 片真叶时,选取整齐一致,健康的植株进行蔗糖和 SNP 处理,即分别量取 40 ml 溶液喷施于叶面,每隔 12 h 喷施 1 次,连续喷施 3 次。36 h 后施以 NaCl 进行盐胁迫处理,每个处理 3 次重复。具体 5 个实验设计如下:

A. 蒸馏水(CK);B. 100 mmol/L NaCl;C. 0.1 mmol/L SNP + 100 mmol/L NaCl;D. 0.1 mmol/L SNP + 1.0mmol/L 蔗糖 + 100 mmol/L NaCl;E. 1.0 mmol/L 蔗糖 + 100 mmol/L NaCl。

1.2 测定方法

1.2.1 基于上述处理,分别于 0h(盐胁迫前)、24、48h 和 72h 采幼苗叶片进行相关生理生化指标分析。POD 活性的测定采用愈创木酚法[8]。CAT 活性的测定参照 Dhindsa 等方法[9]。SOD 活性测定采用 NBT 显色法。APX 活性测定参照 Clark 等[10]的方法。MDA 含量的测定采用硫代巴比妥酸法[8]。脯氨酸含量测定采用水合印三酮法[11]。GR 活性测定参照 Knorzer[12]的方法。

1.2.2 POD 同功酶酶液提取

取 0.2 g 叶片置于预冷的研钵中,加入 5ml 提取介质(pH8.2, 0.05mmol/L Tris-HCL 缓冲液),冰浴研磨成匀浆,于 15000r/min、4℃离心 10min,上清液为酶提取液,4℃保存备用。

1.2.3 POD 同功酶电泳分离和染色

酶液上样量为 15μl,采用聚丙烯酰胺浓度梯度凝胶电泳技术进行 POD 同功酶电泳分离。聚丙烯酰胺浓缩胶浓度为 4%,分离胶浓度为 7%,4℃条件下,开始稳压 80V 电泳,0.5h 后加到 160V 电泳,电泳时间为 6h。将电泳后的凝胶置于染色液(40 ml 联苯胺储存液:4% NH_4Cl:5% EDTA ~ Na_2:0.3% H_2O_2:蒸馏水 =1:1:1:1:8)中室温下显色 1 ~15min,酶活性区逐渐出现蓝色,显色后漂洗凝胶,最后对凝胶进行扫描。

1.3 数据处理

数据通过 Microsoft Excel 和 SPSS(13.0)软件进行统计分析。

2 结果

2.1 外源 NO 与蔗糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗保护酶活性的影响

SOD 活性总体呈先上升后下降的趋势(图 1A)。NO、蔗糖及其组合处理与对照相比,盐胁迫 24 h 其 SOD

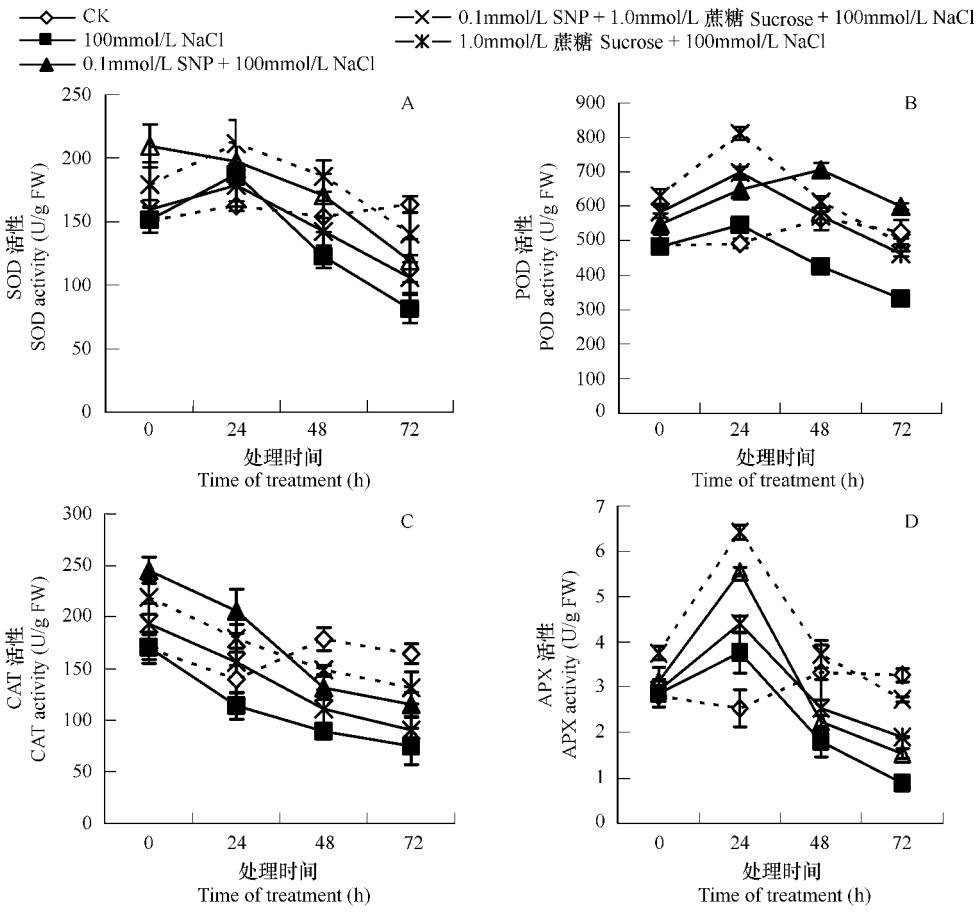

图 1 外源 NO 与蔗糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗 SOD、POD、CAT 和 APX 活性的影响

Fig. 1 Effect of NO and sucrose on protective enzymes activity in tomato seedling leaves under salt stress

活性分别提高了 21.55%、10.15% 和 30.23%;48 h 各处理 SOD 活性均开始下降,组合处理下降最缓慢,其活性高于 SNP 和蔗糖单独处理。

组合处理 CAT 活性变化趋势与 NO 单独处理一样,呈下降趋势(图 1C),盐胁迫初期,组合处理 CAT 活性显著高于蔗糖处理(P <0 01),随着盐胁迫时间的延长,各处理 CAT 活性下降缓慢; 48h 后,组合处理 CAT 活性显著高于 NO 和蔗糖单独处理(P <0.05);72h 各处理 CAT 活性均低于对照,组合处理与单盐处理之间差异显著。

如图 1D 所示,盐胁迫初期,各处理 APX 活性呈上升趋势, 24 h 均达到最大值,NO、蔗糖及组合处理与对照相比, APX 活性分别提高了 47.52%、16.81% 和 70.79%,其中组合处理效果显著高于 NO 与蔗糖单独处理(P <0 01);24h 后 APX 活性开始下降,72 h 各处理 APX 活性均低于对照,差异显著。

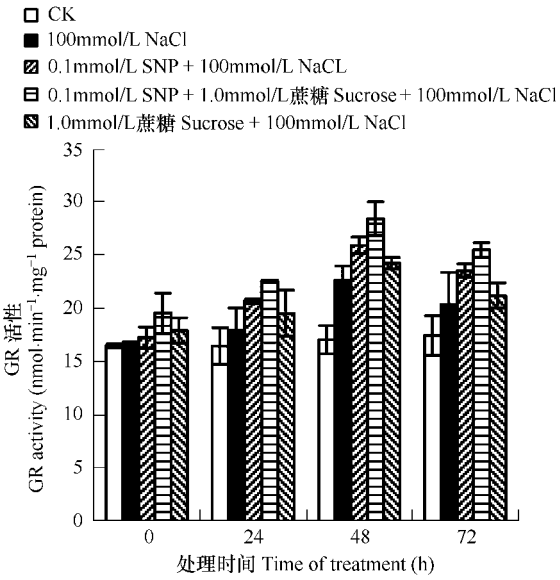

图 2　外源 NO 与蔗糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗 GR 活性的影响

Fig. 2　Effect of NO and sucrose on GR activity in tomato seedling leaves under salt stress

2.2　外源 NO 与蔗糖对盐胁迫下番茄幼苗谷胱甘肽还原酶活性的影响

GR 是植物细胞内将氧化型谷胱甘肽(GSSG)还原为还原型谷胱甘肽(GSH)的关键酶,也是清除植物细胞内部 H_2O_2 的酶催化系统的组分之一。盐胁迫 0h,组合处理的番茄幼苗 GR 活性高于对照和其它处理(图 2)。盐胁迫期间,随胁迫时间的延长,GR 活性提高;胁迫 48 h,各处理 GR 活性均达到峰值,SNP、蔗糖及其组合与对照相比,GR 活性分别提高了 51.87%,41.93% 和 66.49%,组合处理效果显著高于其它处理(P <0.05);72h 各处理 GR 活性均开始下降。

2.3　外源 NO 与蔗糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗脯氨酸含量的影响

脯氨酸是植物重要的渗透调节物质和抗氧化物质,NaCl 胁迫能使脯氨酸含量积累。盐胁迫 0h,NO、蔗糖及其组合处理脯氨酸含量均高于对照(图 3A);48h 后,叶片内脯氨酸含量明显增加,以后随着胁迫时间的延长,番茄幼苗叶片内脯氨酸持续上升;72h 后,NO、蔗糖及组合处理与单盐处理苗相比,脯氨酸含量分别提高

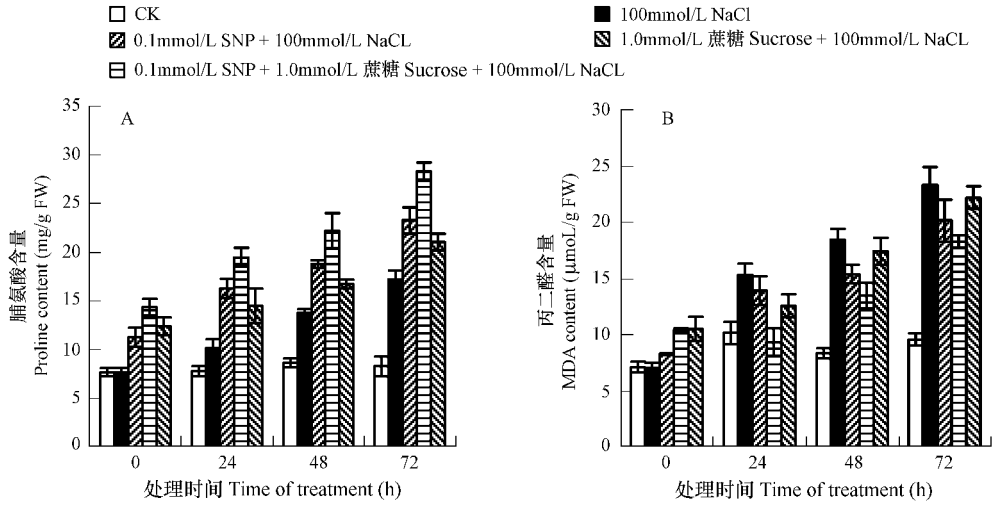

图 3　外源 NO 与蔗糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗脯氨酸和丙二醛含量的影响

Fig. 3　Effect of NO and sucrose on contents of Pro and MDA in tomato seedling leaves under salt stress

了 35.10%,22.15% 和 64.12%,组合处理与单盐处理之间差异显著($P<0.05$)。

2.4 外源 NO 与蔗糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗 MDA 含量的影响

MDA 是直接反映膜脂过氧化的指标之一。盐胁迫 0h,SNP、蔗糖及其组合处理 MDA 含量均高于对照(图 3B)。盐胁迫期间,各处理 MDA 含量随胁迫时间的延长而增加,单盐处理苗 MDA 含量上升最显著,说明细胞已经受到伤害,SNP、蔗糖及其组合处理 MDA 含量上升较缓慢,其中组合处理缓解膜脂损伤的效果最明显,表明 SNP、蔗糖及其组合处理均能不同程度地缓解 NaCl 胁迫造成的番茄幼苗叶片膜脂过氧化作用。

2.5 外源 NO 与蔗糖对 NaCl 胁迫下番茄幼苗 POD 同功酶的影响

POD 是一种对环境条件十分敏感的氧化酶类,其主要作用是清除氧代谢中产生的 H_2O_2 以及能对各种逆境胁迫作出应答[13~15]。POD 谱带的变化在一定程度上能反映植物抗盐性的强弱,而且植物受到盐胁迫时,植物组织中的蛋白质也会发生变化[16]。

如图 4 和图 5 所示,番茄幼苗叶片中的 POD 同功酶谱带主要为 2 组,其中一组为扩散带。正常情况下(即对照)番茄幼苗叶片中主要表达 5 条带,盐胁迫 24h, NaCl 单独处理使番茄幼苗叶片 POD 同功酶第 V 条带缺失,第 III 和第Ⅳ条带酶量减弱,抑制了 POD 同功酶的表达,酶活性也明显受到抑制;SNP 和蔗糖单独处理能够保护盐胁迫(24 h、48h)所导致的 POD 同功酶条带的完整;而组合处理既能保证 POD 同功酶条带的完整,又加强了酶量的表达,其中对后 3 条带的诱导效果显著。盐胁迫 48 h 与 24 h 相比,各处理酶带的量均有所减弱,其中第Ⅳ带和第 V 条带的表达明显受到抑制。表明 NO、蔗糖及其组合处理与单盐胁迫相比,在一定程度上能够缓解盐胁迫对 POD 同功酶的抑制作用,主要可能通过第Ⅳ和第 V 条带,尤其是分子量较小的第 V 条带的表达,来影响 POD 同功酶。

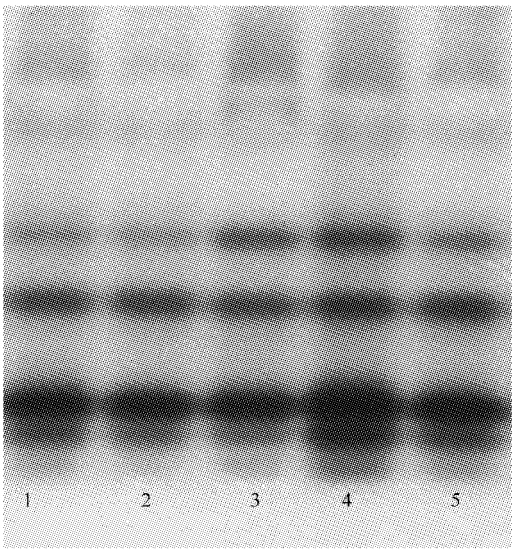

图 4 NO 与蔗糖对盐胁迫 24h 番茄叶片 POD 同功酶的影响

Fig. 4 Effect of NO and sucrose on POD isozymes in tomato leaves at milking stage under 24h salt stress

1: CK; 2: 100 mmol/L NaCl; 3: 0.1 mmol/L SNP + 100 mmol/L NaCl; 4: 0.1 mmol/L SNP + 1.0mmol/蔗糖 sucrose + 100 mmol/L NaCl ; 5: 1.0mmol/蔗糖 sucrose + 100 mmol/L NaCl; 下同 the same below

3 讨论

盐胁迫能使番茄幼苗的生长受到明显抑制,硝普钠(SNP)是一种重要的 NO 供体,0.5 mmol/L SNP 能产生约 2.0 μmol/L NO[17]。研究表明,外源 NO 能提高低温胁迫下黑麦草保护酶活性,尤其是 POD 活性来增强其抗冷性[18],并可提高 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗叶片保护酶活性[19]。低浓度的 NO 供体 SNP(0.1 mmol/L)可以增强 NaCl 胁迫下番茄幼苗损伤的缓解效应,其效果显著高于蔗糖单独处理。进一步采用 0.1 mmol/L SNP 与 1.0 mmol/L 蔗糖组合发现,MDA 含量的累积显著降低,而脯氨酸含量升高,并与其对 SOD、POD、CAT、APX 和 GR 活性的诱导有关(图 1、2),脯氨酸的积累可以通过保护细胞膜的表面来协调细胞与外界渗透压的平衡,从而缓解盐离子的毒害作用,抗氧化酶类则能通过增加其酶量的表达和提高自身酶活性,从而避免导致膜脂过氧化 H_2O_2 等的大量生成,提高叶片细胞的渗透调节能力和耐盐力。这说明 NO 和蔗糖组合可通过提高番茄幼苗叶片的抗氧化能力明显缓解盐胁迫所造成的膜脂过氧化,NO 和蔗糖作为信号分子在调控盐胁迫下番茄幼苗叶片保护酶活性方面具有共同的信号通路。

凌疼芳[20]等研究表明 NO 对盐胁迫下幼苗生长的促进效应可以被葡萄糖和果糖所加强。蔗糖作为一种重要的信号分子,具有多种信号转导途径,研究表明蔗糖在植物中至少有 3 种信号转导途径[21],具体的信号转导途径至今尚不完全清楚。而 NO 只具有一个不配对的电子,不需要跨膜转导机制,极易透过细胞膜,很容

易在胞间和胞内扩散,对含铁的相关酶类有很高的亲和性,可通过影响 APX、CAT 和细胞色素 C 氧化酶(COX)等含血红素铁的酶活性来参与植物体内的生理代谢[22]。另外,在 NO 和蔗糖的信号转导途径中都有 Ca^{2+} 信使的参与,Ca^{2+} 处于 NO 信号传递途径的主通道上,而逆境胁迫主要通过影响植物激素及信号分子来调节氧化酶的表达,糖感应和糖介导的细胞信号转导途径与植物已发现的激素信号转导途径之间存在密切的联系与互相作用;同样,NO 与植物激素及其它信号分子也有密切的联系和相互作用。NO 对盐胁迫下幼苗生长的调节作用可能需要糖信号的参与,具体的信号转导途径还有待进一步探索。

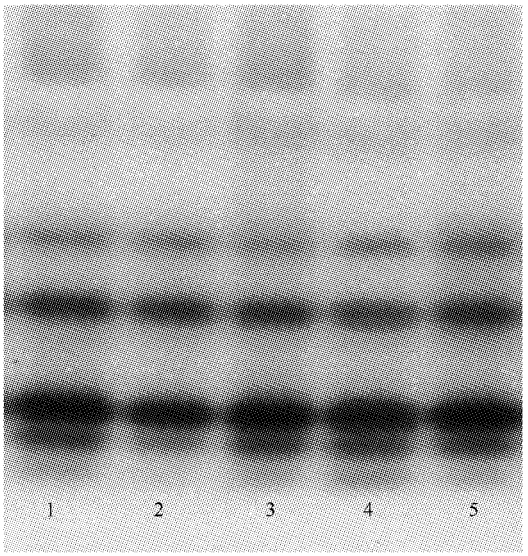

图 5　NO 与蔗糖对盐胁迫 48h 番茄叶片 POD 同功酶的影响

Fig. 5　Effect of NO and sucrose on POD isozymes in tomato leaves at milking stage under 48h salt stress

基因决定酶,酶催化调节细胞代谢。细胞受到盐胁迫会发生一系列特殊的代谢变化,甚至造成代谢紊乱。在遗传上集中表现为基因表达的改变[23, 24]。通过细胞内代谢产物的诱导或阻遏作用以及信号传导等机制调节基因的表达,迅速提高或降低原有酶的活性,或诱导产生新的同功酶,以适应盐胁迫下细胞内的特殊代谢反应,使其得以生存。本实验表明,单盐处理主要抑制了分子量较小的 POD 同功酶表达,而对高分子量的 POD 同功酶的抑制程度相对较低; NO、蔗糖及协作处理均诱导了 POD 同功酶的表达,通过增加 POD 同功酶酶量的表达,从而缓解 NaCl 对幼苗造成的损伤。盐胁迫 48h 与 24h 相比,各处理 POD 同功酶的表达受到严重抑制,甚至造成条带缺失,说明,随着盐胁迫时间的延长,NO 和蔗糖的保护作用减弱,已经不能使 POD 同功酶谱带保持完整。NaCl 胁迫使番茄 POD 同功酶谱带不完整,主要造成了小分子量的第Ⅴ条带的缺失,而分子量较小的可能为组成 POD 的亚基,这表明盐胁迫主要抑制 POD 亚基的合成,而对作物体内已经存在的 POD 活性的抑制程度较小,说明盐胁迫主要抑制分子量较低 POD 同功酶的表达,作物抗氧化酶的影响可能与酶蛋白合成紧密相关。

References:

[1] Xia L Z, Yang L Z. Effect of fertilizer application of soil nutrients in plastic tunnel for tomato cultivation. China Vegetables, 2003 (2):4－7.

[2] Zhang W L, Shen W B, X L L. Signal function of nitric oxide in plants. Chemistry of Life, 2002, 22(1):61－62.

[3] Beligni M V, Lamattina L. Is nitric oxide toxic or protective? Trends Plant Sci, 1999, 4(8):229－300.

[4] Beligni M V, Lamattina L. Nitric oxide protects against cellular damage produced by methylviologen herbicides in potato plants. Nitric Oxide, 1999, 3(3):199－208.

[5] Wu X X, Zhu Y L, Zhu W M, *et al*. Protective effects of exogenous nitric oxide on oxidative damage in tomato seedling eaxes under NaCl stress. Jiangsu J of Agr Sci, 2006, 22(3):276－280

[6] Finkelstein R R, Lynch T J. Abscisic acid inhibition of radical emergence but not seeding growth is suppressed by sugars. Plant Physiol, 2000, 122:1179－1186.

[7] Liu L P, Zang X Y, Cai Q SH, *et al*. Mitigating effect of exogenous sucrose on root growth of buckwheat seeding under salt stress. Plant Physiol, 2006,42 (5):847－850.

[8] Wang S T. Plant physiological experimental guide. Xi'an: Shanxi Scientific & Technological Press, 1987.

[9] Dhindsa R S, Plumb-Dhindsa P, Thorpe T A. Leaf senescence correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation and decreased leavels dismutase and catalase. J Exp Bot, 1982, 32:91－101.

[10] Clark D, Durner J, Navarre D A1 Nitric oxide inhibition of tobacco catalase and ascobate peroxidase1 Mol Plant2Microbe Interact, 2000,13: 1380－1384

[11] Zhao F G, Liu Y L. The biosynthesia of polyaminesis more sensitive than that of proline to sale stress in barley seedlings. Acta Phytophysiolgica

Sin, 2000, 26(4):243 −349.

[12] Knorozer O C, Durner J, Boger P. Alterations in the antioxidative system of suspension cultured soybean cells induced by oxidative stress. Physiologia Plantarum, 1996,97:388 −396.

[13] rivastave A, Tel-Or E. Effect of some environmental pollutants on the superoxide dismutase activity in Lemna. Free Radic Res Commun, 1991, 12 −13(2):601 −607.

[14] Barcelo A R. The generation of H_2O_2 In the xylem of zinnia elegans is mediated by an NADPH-oxidase-like enzyme. Planta, 1998, 207: 207 −216.

[15] Beligni M V, lamattina L. Nitric oxide counteracts cytotoxic processes mediated by reactive oxygen species in plant tissues. Planta, 1999, 208: 337 −344.

[16] Ramon S, Roberto G, Gabino Rios. Salt stress proteins identified by a functional approach in yeast. Monatshefte fur Chemie, 2003.

[17] Delledonne M, Xia Y J, Dixon R A. Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. Nature, 1998, 394:585 −588.

[18] 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 −1274.

[19] Fan H F, Guo S R, Jiao Y S, *et al*. The effects of exogenous nitric oxide on growth, active oxygen and photosynthetic characteristics in cucumber seedlings under NaCl stress. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(2):546 −553.

[20] Ling T F, Xuan W, Shen W B, *et al*. The effect of exogenous glucose, fructose and NO donor sodium nitroprusside (SNP) on rice seed germination under salt stress. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2005, 31(2):205 −212.

[21] Sheen J, Zhou L, Jang J C. Sugars as signling molecules. Curr Opin Plant Biology, 1999, 2:410 −418.

[22] Stamler J S, Singel D J, Loscalzo J. Biochemistry of nitric oxide and its redox-activated form. Scinece, 1992, 258: 1898 −1901.

[23] Singh N K, Nelson D E, Kuhn D P M, *et al*. Molecular coning of osmotin and regulation of expression by ABA and adaption to low water potentials. Plant Physiol, 1989,90:1096 −1101

[24] Galwez A F, Gulick P J, Dvorak J. Characterization of the earley stages of genetic salt stress responses in salt tolerant Lophopyrum elongatum, salt sensitive weat, and their amphiploid. Plant Physiol, 1993, 103:257 −265

参考文献:

[1] 夏立忠,杨林章. 大棚番茄优化施肥与土壤养分和盐害的变化特征. 中国蔬菜,2003,(2):4 ~7.

[2] 张文利,沈文飚,徐朗莱. 一氧化氮在植物体内的信号分子作用. 生命化学,2002,22(1):61 ~62.

[5] 吴雪霞,朱月林,朱为民,等. 外源一氧化氮对 NaCl 胁迫下番茄幼苗叶片氧化损伤的保护效应. 江苏农业学报,2006,22(3):276 ~280.

[7] 刘丽萍,藏小云,蔡庆生,等. 外源蔗糖对盐胁迫荞麦幼苗根系生长的缓解效应. 植物生理学通讯,2006,42(5):848 ~850.

[8] 王韶唐主编. 植物生理学实验指导. 西安:陕西科学技术出版社, 1987.

[11] 赵福庚,刘友良. 大麦幼苗多胺合成比脯氨酸合成对盐胁迫更敏感. 植物生理学报,2000,26(4):243 ~349.

[18] 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机制. 生态学报,2005,25(6):1269 ~1274.

[19] 樊怀福,郭世荣,焦彦生,等. 外源一氧化氮对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗生长活性氧代谢和光合特性的影响. 生态学报,2007,27(2):546 ~553.

[20] 凌腾芳,宣伟,沈文飚,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. 植物生理与分子生物学学报,2005,31(2):205 ~212.