

外源 NO 对盐胁迫条件下植物伤害的缓解效应

杨璞, 高彩虹 (邯郸市农业科学院, 河北邯郸 056001)

摘要 在盐渍化土壤中, 植物会受到盐胁迫的伤害。为缓解植物遭受盐胁迫伤害, 合理有效地利用盐渍化土壤, 分析并探讨了盐胁迫条件下外源 NO 对植物伤害的缓解效应。结果显示, 在盐胁迫条件下, 经过外源 NO 处理后可明显提高植物种子萌发和幼苗生长, 并能促使光合机构免于伤害。进一步分析表明, 外源 NO 对盐胁迫下植株的保护效应主要是通过改善内含物含量以及调控抗氧化酶系统而发挥作用。

关键词 一氧化氮; 盐胁迫; 植物; 伤害; 缓解效应

中图分类号 Q945.78 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2020)12-0046-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2020.12.014



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Alleviatory Effects of Exogenous Nitric Oxide on Plant Hurt under Salt Stress

YANG Pu, GAO Cai-hong (Handan Academy of Agricultural Sciences, Handan, Hebei 056001)

Abstract In salinized soil, plants can be harmed by salt stress. In order to alleviate the damage of plants under salt stress, for reasonable and effective use of salinized soil, this paper analyzed and discussed the mitigation effect of exogenous NO on plant injury under salt stress. The results showed that, under salt stress, the seed germination and seedling growth of plants could be significantly improved by exogenous NO treatment, and the contents of inclusion could be improved. Furthermore, exogenous NO could prevent the photosynthetic apparatus from harm. Further analysis indicated that the protective effect of NO on the plants under salt stress was mainly through the regulation of antioxidant enzyme system.

Key words Nitric oxide; Salt stress; Plant; Hurt; Alleviatory effect

在我国现有耕地面积中, 每 $6.7 \times 10^7 \text{ hm}^2$ 的土地中约有 10% 的盐渍化土壤。近年来, 随着降雨量的减少, 农业生产上过度依赖灌溉水量来满足作物的生长, 这进一步导致了土壤盐渍化程度的加剧。因而, 我国土壤的盐渍化面积呈逐年增加趋势^[1]。盐渍化的土壤会造成土壤板结与肥力下降, 不利于植物吸收养分, 阻碍植物生长, 并对植物的生长发育产生危害。研究表明, 在盐渍化环境中, 植物会遭受离子毒害和渗透胁迫, 造成植物细胞叶绿体及线粒体在电子传递过程中泄露大量的电子, 产生活性氧积累现象, 进而因氧化现象损伤细胞, 引起蛋白质变性、核酸断裂、光合作用降低以及生长受到抑制, 严重时甚至会出现死亡等现象^[2]。因此, 盐渍化的土壤不能直接用于植物生产。

随着盐渍化土地面积的逐年增加, 我国的可利用耕地面积呈逐年减少趋势, 制约了农业的发展。为解决盐渍化土壤面积加剧制约农业发展问题, 通过采取合理有效的措施来缓解植物遭受盐胁迫伤害是一种行之有效的途径。一氧化氮(nitric oxide, NO) 是植物体内的一种生物活性分子, 具有缓解植物遭受盐胁迫伤害、提高植物在盐渍化土壤中适应能力的作用^[3-4]。笔者分析并探讨了外源 NO 在抵御盐胁迫伤害中的作用效果, 以期对盐渍化土地的合理利用提供参考。

1 外源 NO 对盐胁迫下植物伤害的缓解效应表现

1.1 对种子萌发的缓解效应 种子萌发是指种子从吸胀阶段开始的一系列生理生化反应和形态建成的过程, 是植物生活史的起点, 对后期植物的生长发育状况具有重要作用。在盐胁迫条件下, 经过外源 NO 供体硝普钠(SNP)处理玉米、紫苏、雪里蕻、白菜及蕻藜苜蓿种子后, 这几种作物的发芽率、

发芽率、发芽指数和活力指数均得到了不同程度的提高, 减缓了盐胁迫伤害种子的程度^[5-9]。袁芳等^[10]研究发现, 硝普钠(SNP)缓解碱蓬种子的盐胁迫伤害主要是通过提高种子的含水量而发挥作用。此外, 在 100 mmol/L NaCl 胁迫下, 经过 50 $\mu\text{mol/L}$ 的硝普钠(SNP)处理黄金树种子, 可以显著促进黄金树的苗高生长, 且 2 000 $\mu\text{mol/L}$ 的硝普钠(SNP)浸种可明显增加黄金树的发根数^[11]。

1.2 对幼苗生长发育的缓解效应 在盐胁迫环境中, 植物的生长发育会受到阻碍。经过外源 NO 供体硝普钠(SNP)处理后, 苜蓿幼苗在盐胁迫环境中的生长抑制作用会得到缓解, 且苜蓿幼苗的可溶性蛋白质含量提高以及植株的干物质量增加^[12]。此外, 外源 NO 能显著提高盐胁迫下豌豆幼苗的胚芽和胚根生长, 对燕麦和豌豆植株的干物质量的增加也起到了促进作用^[13-14]。刘开力等^[15]研究外源 NO 在水稻幼苗遭受盐胁迫伤害中的缓解效应时发现, 由硝普钠(SNP)浸泡过的水稻种子, 其幼苗的地上部和地下部的抑制作用均有所缓解。其中, 以 0.4 mmol/L 的 SNP 作用效果最佳。刘建新等^[16]研究了外源 NO 在缓解盐胁迫下黑麦草幼苗根生长抑制效应时指出, 在 100 mmol/L 的 NaCl 胁迫下, 5 ~ 100 $\mu\text{mol/L}$ 的硝普钠(SNP)处理能显著削弱黑麦草幼苗根生长的抑制作用。其中, 以 50 $\mu\text{mol/L}$ 的 SNP 作用效果最佳, 而 150 $\mu\text{mol/L}$ 以上的硝普钠处理则会抑制根生长。

1.3 对光合作用的缓解效应 经过外源 NO 的处理, 苜蓿、水稻、黑麦草和山葡萄的叶绿素含量明显提高, 小麦叶绿素 a、叶绿素 b 及黑麦草类胡萝卜素的含量明显增加, 苜蓿和黑麦草幼苗的净光合速率得到改善^[3, 12, 17-19]。刘建新等^[3]对外源 NO 在缓解盐胁迫下叶绿素荧光动力学效应方面进行了研究, 结果显示, 在盐胁迫环境中, 外源 NO 可通过调节光能的捕获与转换提高黑麦草的光合能力, 促使黑麦草叶片的初

作者简介 杨璞(1978—), 男, 河北邯郸人, 助理研究员, 从事农业科研管理与栽培技术研究。

收稿日期 2020-02-28

始荧光(F_0)降低,而叶片的最大荧光(F_m)、PSII潜在光化学效率(F_v/F_0)、PSII最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学荧光猝灭系数(q_p)、表观光合电子传递速率(ETR)以及光化学速率(PCR)均得到提高。此外,外源 NO 可通过保护性热耗散机制来缓解盐胁迫条件下山葡萄的光抑制,引起山葡萄叶片的 PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII 实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)和保护性热耗散(Φ_{NPQ})均升高,而初始荧光(F_0)和非调节性能量耗散(Φ_{No})显著下降^[19]。

1.4 对保护酶系统的缓解效应 植物处于盐胁迫的逆境环境中,会引起植株体内的 O_2 和 H_2O_2 等活性氧的产生^[7],对植株造成伤害。经外源 NO 处理盐胁迫下的植物,一方面,植物细胞中活性氧清除酶类超氧化物歧化酶(SOD)、过

氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性得到提高;另一方面,膜质过氧化产物丙二醛(MDA)的含量降低,进而提高植株的抗氧化能力,缓解盐胁迫的伤害^[20-21]。由表 1 可知,经外源 NO 处理后,豌豆、番茄、海滨锦葵、紫苏、黑麦草、玉米、燕麦和蒺藜苜蓿的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)及过氧化氢酶(CAT)活性升高,提高小麦、水稻、雪里蕻及山葡萄的超氧化物歧化酶(SOD)活性,促使雪里蕻过氧化物酶(POD)活性提高,且能增加小麦与水稻的过氧化氢酶(CAT)活性。此外,外源 NO 处理还可提高番茄、黑麦草、燕麦、山葡萄和蒺藜苜蓿的 APX 活性,降低豌豆、番茄、紫苏、小麦、黑麦草、玉米、燕麦、山葡萄及蒺藜苜蓿的丙二醛含量^[3,6-7,9,13-14,16-19,22-24]。因此,外源 NO 通过调控植物的保护酶系统来缓解遭受盐胁迫的危害程度。

表 1 盐胁迫下应用外源 NO 处理后植物抗氧化酶活性与逆境产物变化

Table 1 Changes of antioxidant enzyme activity and stress products in plants treated with exogenous NO under salt stress

种类 Species	超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase (SOD)	过氧化物酶 Peroxidase (POD)	过氧化氢酶 Catalase (CAT)	抗坏血酸过 氧化物酶 Ascorbate peroxidase (APX)	丙二醛 Malondialdehyde (MDA)
豌豆 ^[13] Peas	↑	↑	↑	—	↓
番茄 ^[22] Tomato	↑	↑	↑	↑	↓
海滨锦葵 ^[23] Sea mallow	↑	↑	↑	—	—
紫苏 ^[6] Perilla	↑	↑	↑	—	↓
水稻 ^[17] Rice	↑	—	↑	—	—
雪里蕻 ^[7] Potherb mustard	↑	↑	—	—	—
小麦 ^[18] Wheat	↑	—	↑	—	↓
黑麦草 ^[3,16] <i>Lolium perenne</i> L.	↑	↑	↑	↑	↓
玉米 ^[24] Corn	↑	↑	↑	—	↓
燕麦 ^[14] Oats	↑	↑	↑	↑	↓
山葡萄 ^[19] <i>Vitis amurensis</i>	↑	—	—	↑	↓
蒺藜苜蓿 ^[9] <i>Medicago truncatula</i>	↑	↑	↑	↑	↓

注:“↑”表示升高;“↓”表示降低;“—”表示未测定

Note:“↑” means increase; “↓” means decrease; “—” means undetermined

2 盐胁迫下应用外源 NO 后植株内含物的变化 氮是植物生长发育所需的大量营养元素,对作物的产量建成和品质形成有重要影响^[12]。盐胁迫环境会影响植物对氮素的吸收利用,造成同化作用降低,导致植物体内的氮素营养相对欠缺,进而抑制植物的生长发育^[25]。Mumns^[26] 研究指出,在逆境胁迫环境下,植物会通过产生和积累一些小分子含氮化合物进行渗透调节,从而缓解逆境胁迫的伤害。刘建新等^[3] 研究表明,50 $\mu\text{mol/L}$ 的硝普钠(SNP)能显著提高盐胁迫下黑麦草幼苗叶片精胺(Spm)及亚精胺(Spd)含量,减缓盐胁迫对植株的伤害程度。而适宜低浓度的硝普钠(SNP)可显著提高盐胁迫下水稻叶片脯氨酸含量,增加水稻对盐胁迫的适应能力^[17]。此外,经外源 NO 处理盐胁迫下的苜蓿幼苗,可抑制蛋白水解,提高硝态氮的吸收和氮代谢酶的活性,加快铵的同化,促使苜蓿幼苗免于铵的毒害,进而减缓盐胁迫的伤害^[12]。

蔗糖具有维持生物膜系统和保持大分子稳定的特性,在植物抵御盐胁迫伤害过程中发挥重要作用^[27]。经外源 NO 供体硝普钠(SNP)处理的玉米幼苗,表现为蔗糖磷酸合成酶

(SPS)和蔗糖合成酶(SS)活性升高,蔗糖与可溶性总糖的积累量增加,进而提高玉米幼苗的抗盐性^[28]。

3 结语

(1)盐渍化的土壤会造成土壤板结,降低肥力,不利于植物的生长发育。作为一项逆境胁迫因子,盐渍化土壤会引起植物细胞受损伤,蛋白质变性以及核酸断裂,影响种子萌发和幼苗生长发育,并降低植物的光合作用及内含物的含量,甚至会造成植物死亡。因此,在盐渍化土壤中种植植物必须采取相应措施来缓解植物遭受盐胁迫的伤害。

(2)一氧化氮(nitric oxide, NO)是植物体内的一种生物活性分子,具有缓解植物遭受盐胁迫伤害的效应。植物处于盐胁迫环境中,经外源 NO 处理后,减缓了盐胁迫伤害种子的程度,促使幼苗生长的抑制作用得到缓解。而且,外源 NO 可通过调控抗氧化酶系统和改善内含物的含量来保护光合系统免于伤害。

(3)盐渍化土壤的改良是一个长期、持续的过程,这将较长时间影响植物的整个生活史。当前有关外源 NO 对植物的保护效应多集中在某一个生活阶段,缺乏对植物整个生活

史影响的评价。此外,对于大多数农作物,多是以产量与品质为生产、经营目的,同样也缺乏盐胁迫下外源 NO 在产量和品质方面调控效应的研究。因此,今后应重点评价盐胁迫下外源 NO 在植物整个生活史中的保护效应,同时也应探讨外源 NO 对作物产量及品质的调控效应。

参考文献

- [1] 樊怀福,郭世荣,焦彦,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[J].生态学报,2007,27(2):546-553.
- [2] 余叔文,汤章城.植物生理与分子生物学[M].北京:科学出版社,1998.
- [3] 刘建新,胡浩斌,王鑫.外源 NO 对盐胁迫下黑麦草幼苗活性氧代谢、多胺含量和光合作用的影响[J].植物研究,2009,29(3):313-319.
- [4] 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.
- [5] 赵威,王征宏,蒋向.盐胁迫下外源 NO 对玉米种子萌发的影响[J].河南农业科学,2008(10):24-27.
- [6] 张春平,何平,杜丹丹,等.外源 NO 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.
- [7] 曾长立,伍晓明.外源 NO 对盐胁迫下雪里蕻种子萌发及抗氧化酶的影响[J].华中师范大学学报(自然科学版),2010,44(4):644-647.
- [8] 肖强,郑海雷.外源 NO 对盐胁迫下小白菜种子萌发的影响[J].湖北民族学院学报(自然科学版),2008,26(3):266-268,293.
- [9] 刘文瑜,杨宏伟,魏小红,等.外源 NO 调控盐胁迫下茼蒿苜蓿种子萌发生理特性及抗氧化酶的研究[J].草业学报,2015,24(2):85-95.
- [10] 袁芳,杨剑超,陈敏,等.NaCl 胁迫下外源 NO 供体硝普钠(SNP)对盐地碱蓬种子萌发的影响[J].植物生理学通讯,2010,46(1):24-28.
- [11] 张宋智,李平英,王军辉,等.外源 NO 供体 SNP 浸种对盐胁迫下黄金树幼苗生长的影响[J].种子,2013,32(7):22-24,29.
- [12] 周万海,师尚礼,寇江涛.盐胁迫下外源 NO 对苜蓿幼苗生长及氮代谢的影响[J].应用生态学报,2012,23(11):3003-3008.
- [13] 时振振,李胜,杨柯,等.盐胁迫下豌豆幼苗对内外源 NO 的生理生化

响应[J].草业学报,2014,23(5):193-200.

- [14] 芦翔,石卫东,王宜伦,等.外源 NO 对 NaCl 胁迫下燕麦幼苗抗氧化酶活性和生长的影响[J].草业科学,2011,28(12):2150-2156.
- [15] 刘开力,凌腾芳,刘志兵,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):419-442.
- [16] 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.
- [17] 肖强,陈娟,吴飞华,等.外源 NO 供体硝普钠(SNP)对盐胁迫下水稻幼苗中叶绿素和游离脯氨酸含量以及抗氧化酶的影响[J].作物学报,2008,34(10):1849-1853.
- [18] 程丽萍,刘晋秀,胡青平.外源 NO 对盐胁迫下小麦幼苗叶片丙二醛、叶绿素及氧化酶的影响[J].麦类作物学报,2013,33(6):1222-1225.
- [19] 赵滢,艾军,王振兴,等.外源 NO 对 NaCl 胁迫下山葡萄叶片叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响[J].核农学报,2013,27(6):867-872.
- [20] 陈洁,林栖凤.植物耐盐生理及耐盐机理研究进展[J].海南大学学报(自然科学版),2003,21(2):177-182.
- [21] 马伟,梁喜龙,马玲,等.外源一氧化氮供体对黄芪种子萌发的影响[J].东北林业大学学报,2008,36(1):37-38.
- [22] 苏桐,魏小红,丁学智,等.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[J].生态学报,2008,28(4):1558-1564.
- [23] 田曾元,王松,张虹,等.外源 NO 提高海滨锦葵耐盐性[J].东北林业大学学报,2009,37(7):62-64.
- [24] 王洪义,王玉凤,杨克军,等.外源 NO 对 NaCl 胁迫下玉米幼苗脂质过氧化和抗氧化酶活性的影响[J].玉米科学,2014,22(4):84-87.
- [25] FLOWERS T J.Improving crop salt tolerance[J].Journal of experimental botany,2004,55:307-319.
- [26] MUNNS R.Comparative physiology of salt and water stress[J].Plant cell and environment,2002,25(2):239-250.
- [27] BUTTINK J,HEMMINGA M A,HOEKSTRA F A.Is there a role for oligosaccharides in seed longevity? An assessment of intracellular glass stability[J].Plant physiology,2000,122(4):1217-1224.
- [28] 李运合,钱善勤,覃逸明.盐胁迫下外源 NO 对玉米幼苗叶片蔗糖代谢的影响[J].湖北农业科学,2010,49(7):1589-1592.

(上接第 45 页)

和液体菌剂在保存 80 d 后,活菌数均保持在 10^8 数量级上,符合国家根瘤菌菌剂标准。同时田间试验表明,施用根瘤菌菌剂可明显提高紫花苜蓿产量。该研究可为紫花苜蓿根瘤菌菌剂在河北地区的推广提供技术支持。

参考文献

- [1] 马晓彤,刘惠琴,宁国赞.我国苜蓿根瘤菌与苜蓿共生固氮优良组合研究进展及前景[C]//第二届中国苜蓿发展大会论文集—S02 苜蓿基础研究.北京:中国畜牧业协会,2003.
- [2] 李明.微生物肥料研究[J].生物学通报,2001,36(7):5-7.
- [3] 李宝,姜树珍.苜蓿草产业发展中需解决的问题[J].农业技术与装备,2014(22):66-68,71.
- [4] 郭婷,白娟,王建国.刍议我国苜蓿草产业发展现状与对策[J].中国草地学报,2018,40(4):111-115.
- [5] 肖猛,刘晓云,刘桂霞,等.BOX-PCR 分子标记对补播紫花苜蓿共生根瘤菌田间竞争结瘤能力的研究[J].华北农学报,2011,26(1):187-191.
- [6] 陈俊杰,刘晓云,肖猛,等.河北坝上草原紫花苜蓿-根瘤菌高效共生体的筛选[J].安徽农业科学,2017,45(10):110-112.
- [7] 宁国赞,刘惠琴,马晓彤,等.中华人民共和国农业行业标准根瘤菌肥料:NY 410—2000[S].北京:中国标准出版社,2001.
- [8] 师尚礼.紫花苜蓿根瘤菌研究进展[J].甘肃农业大学学报,2005,40(2):262-267.
- [9] 彭亚锋,周耀斌,李勤,等.海藻糖的特性及其应用[J].中国食品添加剂,2009(1):65-69.

- [10] 徐兆瑜.聚乙烯吡咯烷酮和 N-甲基吡咯烷酮的应用进展[J].化工技术与开发,2004,33(3):19-23,33.
- [11] FÄHRAEUS G.The infection of clover root hairs by nodule bacteria studied by a simple glass slide technique[J].Journal of general microbiology,1957,16(2):374-381.
- [12] 田晓丽,金雪菲,赵红杰,等.高岭土、壳聚糖和几丁质作为 Fo47 菌剂填料的研究[J].中国生物防治,2010,26(S1):73-79.
- [13] 洪永聪.生防菌株 TL2 的菌剂研制及大田防病试验[J].中国农学通报,2009,25(17):181-185.
- [14] HAVEROEN M E, MACKINNON M D, FEDORAK P M. Polyacrylamide added as a nitrogen source stimulates methanogenesis in consortia from various wastewaters[J].Water research,2005,39(14):3333-3341.
- [15] SOJKA R E, ENTRY J A, FUHRMANN J J. The influence of high application rates of polyacrylamide on microbial metabolic potential in an agricultural soil[J].Applied soil ecology,2006,32(2):243-252.
- [16] 宋双双,孙保平,张建峰,等.保水剂与微生物菌剂对土壤水分、养分的影响[J].干旱区研究,2018,35(4):761-769.
- [17] 陈文新,汪恩涛,陈文峰.根瘤菌-豆科植物共生多样性与地理环境的关系[J].中国农业科学,2004,37(1):81-86.
- [18] 高振生,马其东,牛志强,等.沿海滩涂地区苜蓿根瘤菌接种方法和效果的研究[J].草地学报,1996,4(4):288-293.
- [19] 宁国赞,李元芳,刘惠琴,等.紫花苜蓿接种根瘤菌的效果[J].草业科学,1992,9(1):50-51.
- [20] 喻文虎,杨鹏翼,贾德荣.红豆草、紫花苜蓿根瘤菌接种研究[J].草业科学,1995,12(3):24-25.
- [21] 曾昭海,隋新华,胡跃高,等.紫花苜蓿-根瘤菌高效共生体筛选及田间作用效果[J].草业学报,2004,13(5):95-100.