

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.30398

巴青松, 张根生, 马畅, 李桂萍, 宋运贤, 傅兆麟, 陈楚. NO 对镉胁迫下小麦根系生长发育的生理影响 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(3): 398~405

Ba QS, Zhang GS, Ma C, Li GP, Song YX, Fu ZL, Chen C. Physiological effects of nitric oxide on the growth and development of wheat roots under cadmium stress [J]. Plant Science Journal, 2017, 35(3): 398~405

NO 对镉胁迫下小麦根系生长发育的生理影响

巴青松*, 张根生, 马畅, 李桂萍, 宋运贤, 傅兆麟, 陈楚

(淮北师范大学生命科学学院, 资源植物生物学安徽省重点实验室, 安徽淮北 235000)

摘要: 为了探究外源物一氧化氮(NO)供体硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)对Cd²⁺胁迫下小麦根系生长发育和活性氧代谢的影响, 以小麦(*Triticum aestivum* L.)为材料, 研究10 mmol/L CdCl₂胁迫下, 30 μmol/L 硝普钠(含一氧化氮NO)对小麦根系生长发育和活性氧代谢的影响。结果显示, 外施SNP后, Cd²⁺胁迫下的小麦根长度、鲜重与干重较单独镉胁迫处理分别上升了48.0%、107.7%和87.3%, 根系超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性分别上升了28.5%、7.4%、19.2%和9.8%, 根中超氧自由基(O₂^{·-})和过氧化氢(H₂O₂)的含量分别降低了80.5%和47.0%; 同时外施SNP, 使镉胁迫下小麦根中的可溶性糖含量和脯氨酸含量分别上升了24.7%和22.1%; 使根中丙二醛(MDA)含量降低了30.2%; 使根系活力上升了15.3%。因此, 外源NO在一定程度上可以显著提高小麦根的抗氧化能力, 增强小麦的抗逆性, 缓解镉对小麦根系的毒害, 进而促进小麦幼苗根系的生长发育。

关键词: 小麦; 镉胁迫; 一氧化氮; 活性氧代谢

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)03-0398-08

Physiological effects of nitric oxide on the growth and development of wheat roots under cadmium stress

Ba Qing-Song*, Zhang Gen-Sheng, Ma Chang, Li Gui-Ping, Song Yun-Xian, Fu Zhao-Lin, Chen Chu

(College of Life Science, Huaibei Normal University, Anhui Key Laboratory of Plant Resources and Biology, Huaibei, Anhui 235000, China)

Abstract: To study the role of sodium nitroprusside (SNP, a donor of nitric oxide (NO)) in alleviating cadmium (Cd) toxicity in wheat (*Triticum aestivum* L.), wheat seedlings exposed to 10 mmol/L Cd²⁺ as CdCl₂ were treated with 30 μmol/L of SNP. Results showed that Cd²⁺ exposure depressed plant growth. After SNP application, the length, fresh weight, and dry weight of the roots increased by 48%, 107.7%, and 87.3% respectively. In addition, SOD, POD, CAT, and APX increased by 28.5%, 7.4%, 19.2%, and 9.8%, respectively. The contents of O₂^{·-} and H₂O₂ in the roots decreased by 80.5% and 47.0%, respectively, whereas the contents of soluble sugar and proline increased by 24.7% and 22.1%, respectively. The content of MDA in the roots decreased by 30.2% under Cd²⁺ stress. Root activity increased by

收稿日期: 2016-09-05, 退修日期: 2016-10-13。

基金项目: 安徽省自然科学基金(1708085QC62); 安徽省高等学校省级自然科学研究项目(KJ2016A624, KJ2014B19, KJ2013A232); 淮北师范大学博士科研启动基金项目(12601033)。

This work was supported by grants from the Natural Science Foundation of Anhui Province (1708085QC62), Scientific Research Foundation of the Higher Education Institutions of Anhui Province, China (KJ2016A624, KJ2014B19, KJ2013A232), and Doctoral Scientific Research Foundation of Huaibei Normal University (12601033).

作者简介: 巴青松(1984-), 男, 博士, 从事植物雄性不育和逆境生物学研究(E-mail: baqs1234@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: baqs1234@163.com)。

15.3% under Cd²⁺ stress after the addition of SNP. Therefore, exogenous SNP significantly improved the antioxidant capacity of wheat roots, which could, in turn, enhance the resistance ability of wheat and alleviate the toxic effects of Cd. Furthermore, SNP could promote the growth and development of wheat seedling roots.

Key words: Wheat; Cadmium stress; Nitric oxide; Reactive oxygen species metabolism

目前,重金属污染已成为最突出的环境问题之一,土壤耕地中重金属污染问题更是不容小觑^[1]。耕地土壤中的 Cd²⁺是对环境及生物体有较强毒性的重金属元素之一^[2]。Cd 是植物非必需元素,并对生物可能存在不可估量的危害,通过食物链等途径 Cd²⁺会引起很多人类遗传病^[3]。镉会影响植物的细胞膜,影响植物光合作用和对矿质营养的吸收,导致酶活性降低,从而破坏植物正常的生理功能^[4,5]。作物受重金属胁迫时主要表现为株高和根都会比正常植株矮和细黄、结实率下降等^[6,7]。

一氧化氮(NO)是一种普遍存在于生物界的生物活性分子^[8],它不仅是动物生理活动中的第二信使,还是植物体生长中的关键调节因子,广泛存在于植物组织中,植物抗逆性、种子萌发、侧根生长、细胞程序性死亡等多个生理过程都有 NO 的参与^[9,10]。外源 NO 可以促进水分亏缺下甘蔗(*Saccharum officinarum* L.)的生长和光合作用^[11];也能缓解盐胁迫对芥菜(*Brassica juncea* (L.) Czern. et Coss.)光合作用的影响^[12];对盐胁迫下黑麦草(*Lolium perenne* L.)叶片的氧化损伤具有保护效应^[13],能提高一年生黑麦草的抗冷性^[14];能提高镉胁迫下花生(*Arachis hypogaea* Linn)的抗氧化能力^[15];还能提高小桐子(*Jatropha curcas* L.)幼苗的抗氧化酶活性和游离脯氨酸含量,增强抗氧化胁迫能力,从而显著缓解铜离子胁迫对幼苗造成的氧化伤害,维持其正常生长发育^[16]。因此,适宜浓度的 NO 在植物遭受重金属胁迫时可起到重要的保护作用。但有关 NO 对 Cd²⁺ 胁迫下小麦(*Triticum aestivum* L.)幼苗根系生理特性影响的研究报道很少。本实验主要研究外源 NO 供体硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)对 Cd²⁺ 胁迫下小麦幼苗根系生理生化特性的变化,以期为探讨 NO 缓解重金属 Cd²⁺对植物的毒害影响提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

选取小麦(*Triticum aestivum* L.)品种‘轮选

988’的饱满种子,用 0.1% HgCl₂消毒,清水浸泡 24 h,平铺于放有滤纸的培养皿上,放入光照强度 200 μmol · m⁻² · s⁻¹、光暗周期 12 h/12 h、25℃的培养箱中培养,每天加入适量去离子水。培养 7 d 后,用 0.1 mmol/L CdCl₂ 分别与不同浓度(0、1、5、10、30、50、100、200、500 μmol/L)SNP 配成混合液,处理相同长势的小麦植株;以水处理为对照(CK)。处理 5 d 后取小麦植株测定形态指标。经初步实验,筛选出 30 μmol/L SNP 为最适的 SNP 处理浓度,对小麦的生长修复情况最好。在第二轮实验中,前期培养条件一致,1 周后,对长势相同的小麦植株进行实验处理。设置 3 组实验如下:(1)蒸馏水组简称为 CK(对照);(2)0.1 mmol/L CdCl₂ 组,简称为 Cd;(3)0.1 mmol/L CdCl₂+30 μmol/L SNP 组简称为 Cd+SNP。实验设 3 次重复。小麦幼苗处理 7 d 后从培养皿中取出,洗净吸干水分,选出 30 株长势一致的小麦(两叶一心),测定其单株株高、根长、根鲜重;在 80℃烘箱中烘干至恒重,称量干重。

1.2 根系生理指标的测定

用氮蓝四唑(NBT)测定超氧化物歧化酶(SOD)活性^[17],愈创木酚比色法测定过氧化物酶(POD)活性^[18],紫外分光光度法测定过氧化氢酶(CAT)活性^[19]和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性^[20];羟胺氧化法测定超氧自由基(O₂^{·-})含量^[21];氯化钛法测定过氧化氢(H₂O₂)含量^[22];硫代巴比妥酸反应法测定丙二醛(MDA)含量^[23];氯化三苯基四氮唑(TTC)法测定根系活力^[24],以 TTF μg · g⁻¹ · h⁻¹为一个活力单位;蒽酮比色法测定可溶性糖含量^[25];酸性茚三酮法测定游离脯氨酸含量^[26]。

1.3 统计分析

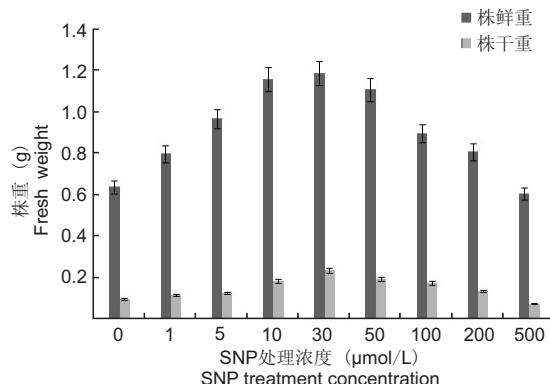
采用 SPSS 16.0 统计软件对实验数据进行方差分析和多重比较,用 SigmaPlot 10.0 软件分别进行作图。

2 结果与分析

2.1 外源 NO 对镉胁迫下小麦幼苗根系生长的影响

与 CdCl_2 处理组比较，在其他条件都相同的情况下，外源 SNP 对小麦幼苗生长均有显著影响。随着 SNP 浓度的增加，小麦幼苗的干重和鲜重都呈现先增加后减少的趋势（图 1）。其中，以 $30 \mu\text{mol/L}$ SNP 处理的效果最好，小麦幼苗地上部与地下部的鲜重、干重均显著高于 CdCl_2 对照组，其中株鲜重、干重分别增加了 87.3% 和 155.5%；单株根鲜重、干重分别增加了 107.7% 和 87.3%（图 1）；但是，当 SNP 浓度高于 $30 \mu\text{mol/L}$ 后，其生物量积累会呈下降趋势，当 SNP 浓度高达 $500 \mu\text{mol/L}$ 时，会加剧镉对小麦的毒害作用。因此，外源 SNP 在一定的浓度范围内能够缓解 Cd^{2+} 对小麦生长的胁迫伤害，促进小麦植株生长。

由图 2 可见， 0.1 mmol/L CdCl_2 （不加 SNP）



处理时，小麦幼苗单株根长、根鲜重和干重均低于未经 CdCl_2 处理的。与 CdCl_2 处理组比较，SNP 处理可以缓解镉的毒害效应，用 $30 \mu\text{mol/L}$ SNP 处理时，小麦幼苗根长、根鲜重、干重均显著高于 CdCl_2 处理组，其中根长、根鲜重、干重分别增加了 48.0%、107.7% 和 87.3%（图 2）。

2.2 外源 NO 对镉胁迫下小麦根系抗氧化酶活性的影响

当植物受到逆境胁迫，活性氧代谢系统平衡受到影响，活性氧含量就会增加，活性氧会破坏活性氧清除剂的结构，进一步导致膜脂过氧化作用，从而破坏膜结构。超氧化物歧化酶（SOD）是以超氧自由基为底物的酶，可以消除 O_2^- 的毒害作用，是植物细胞中关键的活性氧清除剂。当外源 NO 处理镉胁迫下的幼苗时，其 SOD 活性比单独 CdCl_2 处理组提高了 28.5%，但与蒸馏水对照组相比则降低了 18.1%（图 3: A）。

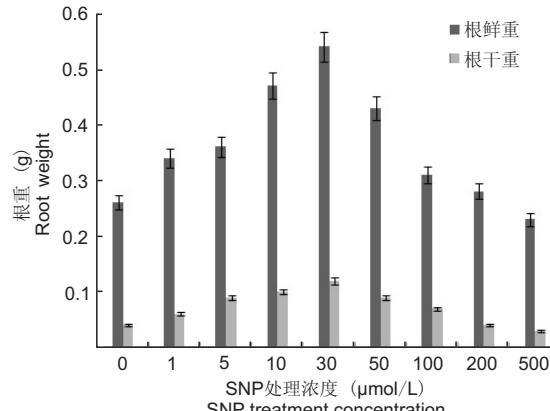
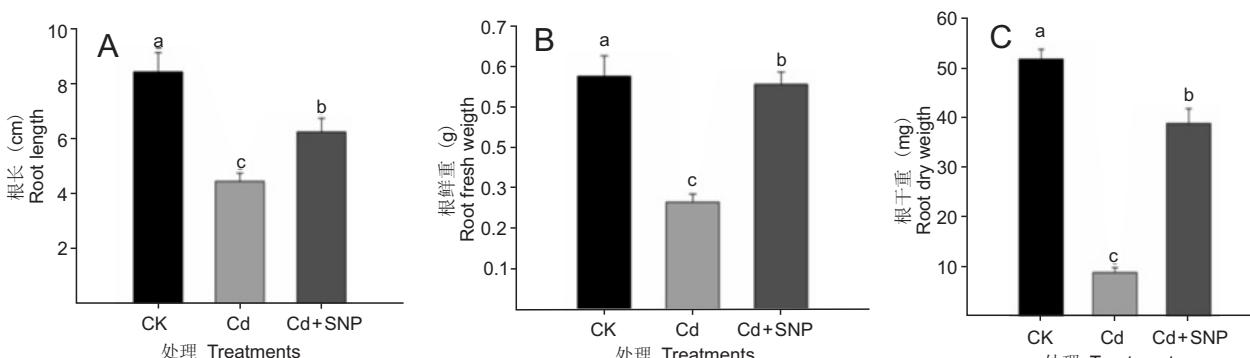


图 1 外源 NO 对镉胁迫下小麦幼苗生长的影响
Fig. 1 Effect of exogenous NO on the growth of wheat seedlings under Cd stress



图中不同字母表示分析组间差异达显著水平 ($P < 0.05$)。下同。

Different letters indicate significant differences between treatments at $P < 0.05$. Same below.

图 2 外源 NO 对镉胁迫下小麦幼苗根系生长的影响
Fig. 2 Effects of exogenous NO on the growth of wheat seedling roots under Cd stress

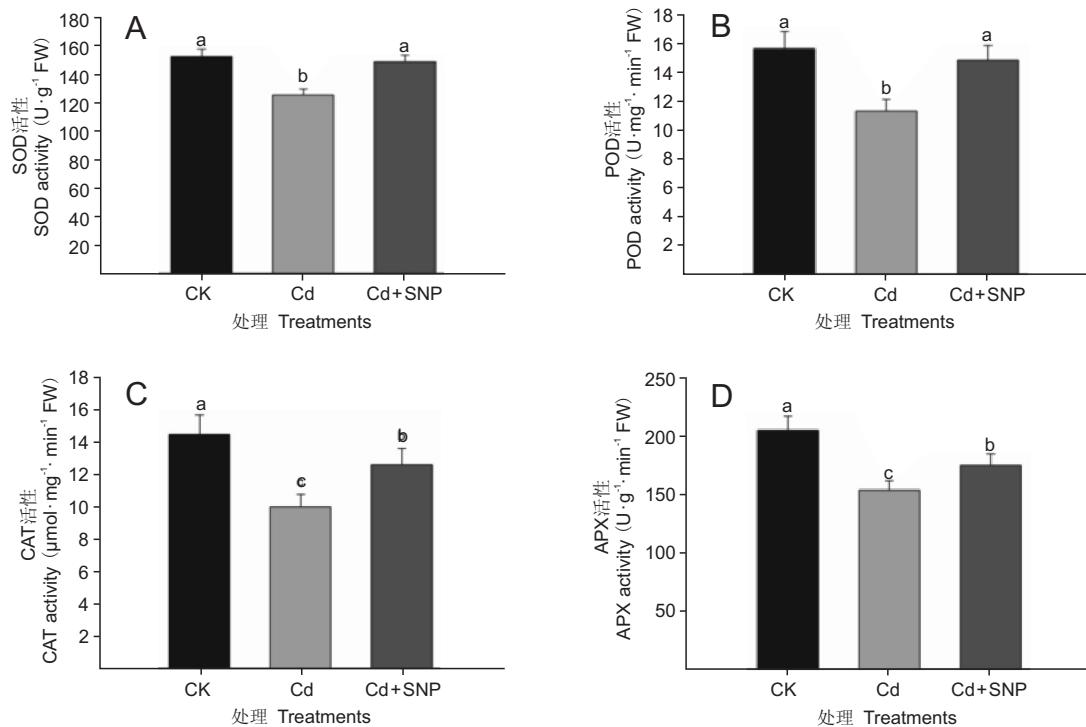


图 3 外源 NO 对镉胁迫下小麦根系抗氧化酶活性的影响

Fig. 3 Effect of exogenous NO on antioxidant enzyme activities in wheat seedlings under Cd stress

植物组织中广泛分布着过氧化物酶(POD)，它是一种含铁的氧化酶体系，POD 与过氧化氢酶(CAT)共同把 H_2O_2 催化为 H_2O ，进而可以降低植物体内的过氧化氢含量。Cd²⁺ 胁迫显著降低了小麦根系的 POD 活性，与蒸馏水对照组相比酶活性降低了 11.2% (图 3: B)，而外源 NO 对 Cd²⁺ 胁迫下小麦根部的 POD 活性有一定的提高效应，与单独 Cd 处理相比提高了 7.4% (图 3: B)。

过氧化氢酶(CAT)同 POD 一样，遍布植物各个组织器官中，是 H_2O_2 的主要清除酶，可以将 H_2O_2 转化为 H_2O 和 O_2 。Cd 和 SNP + Cd 实验组对小麦根系 CAT 活性的影响与 SOD 基本相似，0.1 mmol/L CdCl₂ 处理明显减弱了 CAT 的活性，与蒸馏水对照相比降低了 31.7% (图 3: C)；而与单独 Cd 处理组相比，SNP + Cd 处理可恢复 CAT 活性 19.2% (图 3: C)。

抗坏血酸过氧化物酶(APX)也是一种抗氧化物酶类，当其活性较高时，可导致超氧阴离子产生量下降，减弱膜脂过氧化作用，还可以用还原型抗坏血酸作为底物减少过氧化氢。本实验结果表明，Cd 及 SNP 使小麦幼苗根部 APX 受到的影响与 SOD 相似，0.1 mmol/L 的 CdCl₂ 处理使 APX 活性

降低了 22.5% (图 3: D)，但是外源 NO 对 APX 活性的影响较小，只提高了 9.8% (图 3: D)，小于对 CAT 活性的提高。

所以，在 Cd 胁迫条件下，外源 NO 可不同程度地提高小麦幼苗根系的 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性。

2.3 外源 NO 对镉胁迫下小麦根系 H_2O_2 和 O_2^- 影响

H_2O_2 是生物细胞代谢过程中产生的一种活性氧。Cd 处理组小麦根系的 H_2O_2 含量增加了一倍；SNP + Cd 处理组小麦根系的 H_2O_2 含量与 Cd 处理组相比减少了 47%，达到对照水平 (图 4: A)。可见，SNP 降低了 Cd²⁺ 胁迫下根系的 H_2O_2 含量，缓解了 Cd²⁺ 胁迫影响。

超氧阴离子又称超氧自由基(O_2^-)，具有非常强的氧化性，在植物体内如果含量过多则会对植物组织造成损伤。实验结果表明，在加入低浓度 Cd 时超氧阴离子的含量下降，在只加 Cd 的情况下，随着 Cd 处理时间的越长， O_2^- 的产生速率总体呈上升趋势 (数据未展示)。与镉胁迫下小麦幼苗根系相比，SNP + Cd 处理下的小麦幼苗根部的 O_2^- 产生速率大幅度降低了 80.5%，接近正常水平 (图

4: B)。可见, SNP 对 Cd 处理下的幼苗根系起到了一定的缓解效应, 大幅度降低了 O_2^- 的产生速率, 进而减小了超氧阴离子对小麦的损伤。

2.4 外源 NO 对镉胁迫下小麦根系有机渗透调节物含量的影响

可溶性糖作为一种渗透调节物质, 当植物受到逆境胁迫时, 会增加其含量, 增大渗透势, 增强抗逆能力。当根施 SNP 处理镉胁迫下的小麦根系时, 其可溶性糖含量相对 Cd 单独处理组上升了 24.7% (图 5: A)。说明外源 SNP 在一定程度上提高了植物体内的可溶性糖含量, 从而提高了其渗透势, 强化了保水锁水能力, 缓和了 Cd^{2+} 对小麦的危害程度。

脯氨酸作为一种渗透调节物质, 其积累是植物对逆境胁迫的一种反应, 可作为植物受胁迫的指标。本实验结果表明, 与 Cd 处理组相比, SNP 处理一定程度上使小麦幼苗根部脯氨酸含量提高了

22.1% (图 5: B), 较多的脯氨酸对于维持逆境下小麦幼苗根部的渗透压、增强保水锁水能力, 具有积极的作用。因此, 外源 SNP 可以通过增加小麦幼苗根部的渗透调节物质来减少镉胁迫对其造成的伤害。

2.5 外源 NO 对镉胁迫下小麦根系丙二醛 (MDA) 含量和根系活力的影响

MDA 作为膜脂过氧化的产物, 当植物受到逆境胁迫时往往会发生积累。由图 6: A 可见, 与蒸馏水对照组相比, Cd^{2+} 胁迫导致 MDA 的积累增加了 104.3%。然而, 当施加 SNP 处理 Cd^{2+} 胁迫下的根系时, 可缓解 Cd^{2+} 胁迫对小麦根系的影响, 缓解的程度是 Cd 单独处理组的 30.2%, 即 MDA 含量降低了 30.2%。因此, 外源 SNP 在一定程度上抑制了 MDA 含量的上升, 进而可以减少 Cd^{2+} 胁迫对根系造成的膜脂过氧化作用, 降低 Cd^{2+} 胁迫对细胞膜的损伤。

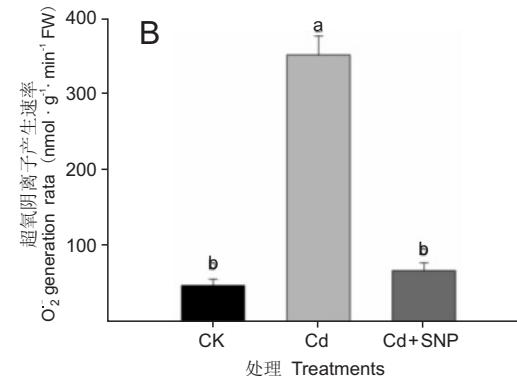
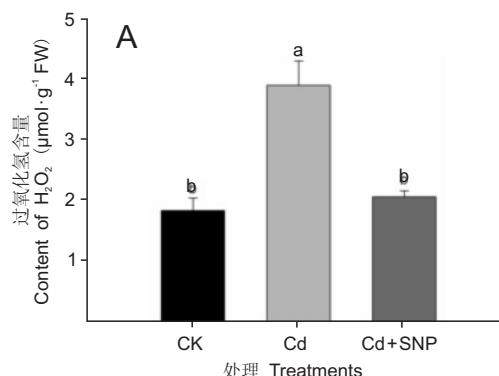


图 4 外源 NO 对镉胁迫下小麦根系中的 H_2O_2 和 O_2^- 的影响

Fig. 4 Effect of exogenous NO on H_2O_2 and O_2^- in wheat seedlings under Cd stress

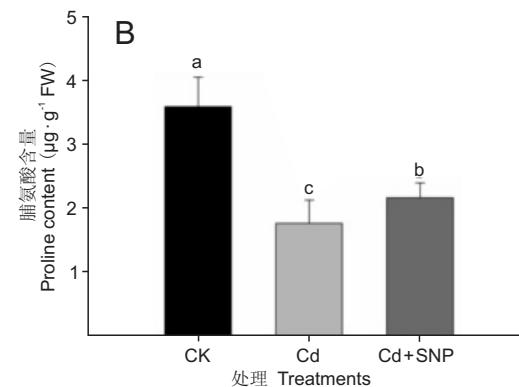
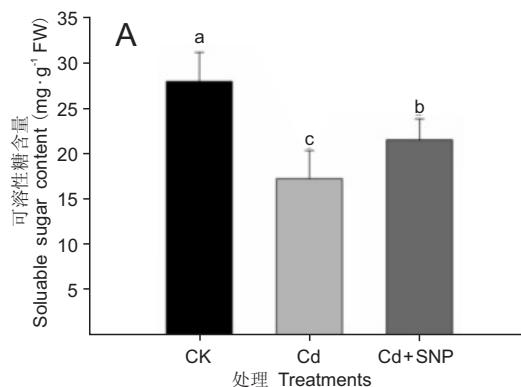


图 5 外源 NO 对镉胁迫下小麦根系有机渗透调节物质的影响

Fig. 5 Effect of exogenous NO on organic osmotic adjustment substances in wheat seedlings under Cd stress

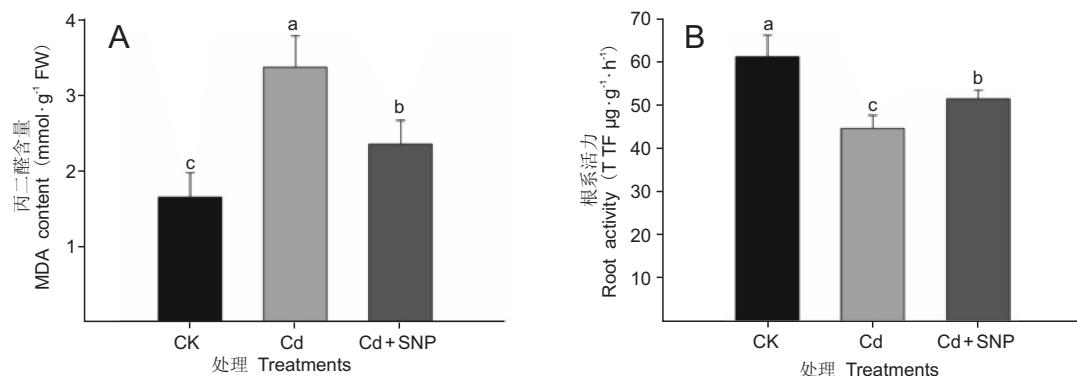


图 6 外源 NO 对镉胁迫下小麦 MDA 和根系活力的影响

Fig. 6 Effect of exogenous NO on MDA and root activity of wheat seedlings under Cd stress

植物根系是活跃的吸收器官和合成器官，根的生长情况和活力水平直接影响地上部的营养状况及产量水平，根系活力是表征小麦根系优劣的关键指标之一^[27]。由图 6 可见，Cd²⁺胁迫使小麦幼苗根系活力降低了 27%；而外源 SNP 处理 Cd²⁺胁迫下的小麦幼苗时，根系活力提升了 15.3% (图 6: B)。由此说明，SNP 在很大程度上增强了植物的根系活力，缓解了 Cd²⁺胁迫对植物根系的部分危害。

3 讨论

Cd 是一种植物非必需元素，也是一种有毒物质。随着城市建设、工业化进程、污水灌溉及农用物资的大量使用，Cd²⁺等重金属被大量输入土壤环境，Cd²⁺污染已成为越来越严重的全球性环境问题。研究发现，极低浓度的 Cd²⁺ 也能对植物产生毒害^[27]。与其他重金属相比，Cd²⁺更易被植物吸收积累^[28]。Cd²⁺在小麦主要积累在根部，籽粒中的积累水平最低^[29]。

NO 是植物生长和发育的调节分子，作为信号分子，NO 在植物抗逆中发挥着越来越重要的作用。研究表明，NO 能够对生物和非生物逆境作出反应，可以缓解由干旱胁迫、热激、盐胁迫等引起的植物伤害^[30]。NO 提高植物抗逆性的重要机制是诱导抗氧化防御系统，减少氧化胁迫^[31,32]。例如：对 Cd²⁺ 胁迫处理的绿豆 (*Vigna radiata* (Linn.) Wilczek.) 幼苗施加外源 NO (SNP) 后，相比单独 Cd²⁺ 胁迫处理的植株，其 SOD 活性、APX 活性以及谷胱甘肽 (GSH) 含量在短时间内大幅提高，从而降低了 H₂O₂ 含量和 O₂^{·-} 生成速

率，缓解了 Cd²⁺ 对绿豆的毒害^[33]。缺铁胁迫会严重抑制花生 (*Arachis hypogaea* Linn) 幼苗抗氧化酶活性，而施加外源 NO (SNP) 则会使植株 CAT、SOD 以及 POD 活性迅速升高^[34]。NO 也能通过提高盐胁迫下鹰嘴豆 (*Cicer arietinum* L.) 的 SOD、APX 和 CAT 活性及表达量来缓解盐胁迫对植物的伤害^[35]。本实验结果表明，Cd²⁺ 胁迫抑制了小麦根的生长，降低了植株 SOD、POD、APX、CAT 的活性，施加外源 NO 能提高镉胁迫下小麦幼苗根部保护酶活性 (图 3)，提高植物清除活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 的能力 (图 4)，进而降低 ROS 对细胞膜的损伤 (图 6: A)，提高根系活力 (图 6: B)，促进植株根的生长发育 (图 2)。

一般而言，逆境条件下都会引起渗透胁迫，渗透调节是植物应对逆境的一个重要特征。可溶性糖和脯氨酸是植物体内主要渗透调节物质。马引利等^[36] 研究认为，外源 NO 供体提高了铬胁迫下小麦叶片中的可溶性糖含量，NO 通过调节可溶性糖的积累而缓解盐胁迫造成的氧化损伤；杨美森等^[37] 研究认为，外源 NO 显著提高了棉花 (*Gossypium spp.*) 幼苗的脯氨酸含量，增强了棉花的抗冷性。本研究结果表明，外源 NO 处理显著促进了镉胁迫下小麦根系的脯氨酸和可溶性糖的积累 (图 5)，说明外源 NO 可以提高镉胁迫下小麦幼苗的渗透调节能力，提高其耐重金属能力。

关于 NO 在植物应答非生物逆境中的作用已有很多报道。今后应重点关注 NO 对大田作物、蔬菜或果树等植物农艺性状的影响、使用浓度和方法及其环境安全性评价等方面的研究，为 NO 在生产实践中的合理应用提供科学指导。

4 结论

外源 SNP 对镉胁迫下小麦幼苗生长有明显的影响。随着 SNP 浓度的增加, 小麦幼苗的形态指标呈现先增加后减少的趋势。其中, 0.1 mmol/L CdCl₂ 胁迫下, 30 μmol/L SNP 是最佳浓度, 小麦幼苗植株鲜重、干重和单株根鲜重、干重均显著高于 Cd 对照组。在 Cd²⁺ 胁迫下, 适宜浓度的外源 SNP 可以显著提高 Cd²⁺ 胁迫下小麦根的抗氧化能力, 进而增强小麦的抗逆性, 缓解 Cd²⁺ 对小麦根系的毒害, 促进小麦幼苗根系生长发育。本研究结果为深入探讨 SNP 缓解 Cd²⁺ 对小麦幼苗的胁迫机制奠定了基础。

参考文献:

- [1] Hadlich GM, Ucha JM. Distribution of cadmium in a cultivated soil in Britanny, France [J]. *Sci Agr*, 2010, 67(6): 731–736.
- [2] Liao M, Xie XM, Ma A, Peng Y. Different influences of cadmium on soil microbial activity and structure with Chinese cabbage cultivated and non-cultivated [J]. *J Soil Sediment*, 2010, 10(10): 818–826.
- [3] Yang H, Li ZJ, Lu L, Long J, Liang YC. Cross-species extrapolation of prediction models for cadmium transfer from soil to corn grain [J]. *PLoS One*, 2013, 8(12): 51–57.
- [4] 张鑫, 李昆伟, 陈康健, 梁健, 崔浪军. 镉胁迫对丹参生长及有效成分积累的影响研究 [J]. 植物科学学报, 2013, 31(6): 583–589.
Zhang X, Li KW, Chen KJ, Liang J, Cui LJ. Effects of Cadmium stress on seedlings growth and active ingredients in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Plant Science Journal*, 2013, 31(6): 583–589.
- [5] Zhang G, Fukami M, Sekimoto H. Influence of cadmium on mineral concentrations and yield components in wheat genotypes differing in Cd tolerance at seedling stage [J]. *Field Crop Res*, 2002, 77(2): 93–98.
- [6] Singh RP, Agrawal M. Variations in heavy metal accumulation, growth and yield of rice plants grown at different sewage sludge amendment rates [J]. *Ecotox Environ Safe*, 2010, 73(4): 632–641.
- [7] Bindhu SJ, Bera AK. Effect of foliar spray of cadmium on growth, yield parameters and yield of mungbean [J]. *Environ Ecol*, 2000, 18(4): 969–971.
- [8] Yamasaki H, Cohen MF. Biological consilience of hydrogen sulfide and nitric oxide in plants: Gases of primordial earth linking plant, microbial and animal physiologies [J]. *Nitric Oxide-Biol Ch*, 2016, 55–56: 91–100.
- [9] Arora D, Jain P, Singh N, Kaur H, Bhatla SC. Mechanisms of nitric oxide crosstalk with reactive oxygen species scavenging enzymes during abiotic stress tolerance in plants [J]. *Free Radical Res*, 2016(3): 1–44.
- [10] Ye Y, Li Z, Xing D. Sorting out the role of nitric oxide in cadmium-induced *Arabidopsis thaliana* programmed cell death [J]. *Plant Signal Behav*, 2012, 7(7): 1493–1494.
- [11] Silveira NM, Frungillo L, Marcos FCC, Pelegrino MT, Miranda MT, Seabraone AB, Ribeiro MV. Exogenous nitric oxide improves sugarcane growth and photosynthesis under water deficit [J]. *Planta*, 2016, 244(1): 1–10.
- [12] Lu CM, Qiu NW, Lu QT, Wang BS, Kuang TW. Does salt stress lead to increased susceptibility of photosystem II to photoinhibition and changes in photosynthetic pigment composition in halophyte *Suaeda salsa*, grown outdoors? [J]. *Plant Sci*, 2002, 163(5): 1063–1068.
- [13] 孙立荣, 郝福顺, 吕建洲, 吕鹏飞, 赵世领. 外源一氧化氮对盐胁迫下黑麦草幼苗生长及生理特性的影响 [J]. 生态学报, 2008, 28(11): 5714–5722.
Sun LR, Hao FS, Lü JZ, Lü PF. Effects of exogenous nitric oxide on growth and physiological characteristics of ryegrass seedlings under salt stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5714–5722.
- [14] 马向丽, 魏小红, 龙瑞军, 崔文娟, 万引琳. 外源一氧化氮提高一年生黑麦草抗冷性机制 [J]. 生态学报, 2005, 25(6): 1269–1274.
Ma XL, Wei XH, Long RJ, Cui WJ, Wan YL. Studies on mechanism of enhancing the chilling resistance of annual ryegrass by exogenous nitric oxide [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(6): 1269–1274.
- [15] Dong YJ, Chen WF, Xu LL, Kong J, Liu S, He ZL. Nitric oxide can induce tolerance to oxidative stress of peanut seedlings under cadmium toxicity [J]. *Plant Growth Regul*, 2016, 79(1): 19–28.
- [16] 刘颖, 邓明华, 龚明, 胡嘉林, 文锦芬. 外源 NO 对 Cu²⁺ 胁迫下小桐子幼苗抗氧化能力的影响 [J]. 西北植物学报, 2013, 33(7): 1409–1414.
Liu Y, Deng MH, Gong M, Hu JL, Wen JF. Effects of exogenous NO on antioxidant ability of *Jatropha curcas* L. under Cu²⁺ stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2013, 33(7): 1409–1414.
- [17] Du BH, Hai N, Zhang ZS, Yang ZC. Effects of aluminum on superoxide dismutase and peroxidase activities, and lipid peroxidation in the roots and calluses of soybeans differing in aluminum tolerance [J]. *Acta Physiol Plant*, 2010, 32(5): 883–890.
- [18] Hui F, Qiang Z, Yong HE. Detection of activity of POD in tomato leaves based on hyperspectral imaging technology [J]. *Spectrosc Spectr Anal*, 2012, 32(8): 2228–2233.

- [19] Luna CM, Pastori GM, Driscoll S, Groten K, Bernard S, Foyer CH. Drought controls on H₂O₂ accumulation, catalase (CAT) activity and CAT gene expression in wheat [J]. *J Exp Bot*, 2005, 56(411): 417–423.
- [20] Kanamoto H, Miyake C. Photoinactivation of ascorbate peroxidase in isolated tobacco chloroplasts: *Galdieria partita*, APX maintains electron flux through the water-water cycle in transplastomic tobacco plants [J]. *Plant Cell Physiol*, 2006, 47(47): 200–210.
- [21] Lukatkin AS. Contribution of oxidative stress to the development of cold-induced damage to leaves of chilling-sensitive plants: 1. reactive oxygen species formation during plant chilling [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2002, 49(49): 622–627.
- [22] Liu XM, Williams CE, Nemacheck JA, Chen MS. Reactive oxygen species are involved in plant defense against a gall midge [J]. *Plant Physiol*, 2010, 152(2): 985–999.
- [23] Turóczy Z, Kis P, Török K, Cserháti M, Lendvai Á, Dudits D, Horváth GV. Overproduction of a rice aldo-keto reductase increases oxidative and heat stress tolerance by malondialdehyde and methylglyoxal detoxification [J]. *Plant Mol Biol*, 2011, 75(4): 399–412.
- [24] 孙浩燕, 李小坤, 任涛, 丛日环, 鲁剑巍. 浅层施肥对水稻苗期根系生长及分布的影响 [J]. 中国农业科学, 2014, 47(12): 2476–2484.
- Sun HY, Li XK, Ren T, Cong RH, Lu JW. Effects of fertilizer in shallow soils on growth and distribution of rice roots at seedling stage [J]. *China Agriculture Science*, 2014, 47(12): 2476–2484.
- [25] 王琼, 苏智先, 张素兰, 黎云祥. 慈竹构件和分株水平的可溶性糖含量研究 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(11): 1994–1998.
- Wang Q, Su ZX, Zhang SL, Li YX. Soluble sugar content of clonal plant *Neosinocalamus affinis* at module and ramet levels [J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(11): 1994–1998.
- [26] Kocsy G, Laurie R, Szalai G, Szilágyi V, Sarkadi LS, Galiba G, De Ronde JA. Genetic manipulation of proline levels affects antioxidants in soybean subjected to simultaneous drought and heat stresses [J]. *Physiol Plantarum*, 2005, 124(2): 227–235.
- [27] Toppi LSD, Gabbielli R. Response to cadmium in higher plants [J]. *Environ Exp Bot*, 1999, 41(2): 105–130.
- [28] 张玲, 王焕校. 镉胁迫下小麦根系分泌物的变化 [J]. 生态学报, 2002, 22(4): 496–502.
- Zhang L, Wang HX. Changes of root exudates to cadmium stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(4): 496–502.
- [29] Harris NS, Taylor GJ. Remobilization of cadmium in maturing shoots of near isogenic lines of durum wheat that differ in grain cadmium accumulation [J]. *J Exp Bot*, 2001, 52(360): 1473–1481.
- [30] Santisree P, Bhatnagar-Mathur P, Sharma KK. NO to drought-multifunctional role of nitric oxide in plant drought: Do we have all the answers? [J]. *Plant Sci*, 2015, 239: 44–55.
- [31] 陈宇, 林素英, 黄志明, 蔡宾宾, 吴广佺, 潘志萍, 吴锦程. 枇杷幼果内源一氧化氮和茉莉酸对低温胁迫的响应 [J]. 植物科学学报, 2012, 30(6): 611–617.
- Chen Y, Lin SY, Huang ZM, Cai BB, Wu GQ, Pan ZP, Wu JC. Response of endogenous nitric oxide and jasmonate acid to low temperature stress in young loquat fruits [J]. *Plant Science Journal*, 2012, 30(6): 611–617.
- [32] Correaaragunde N, Foresi N, Lamattina L. Nitric oxide is a ubiquitous signal for maintaining redox balance in plant cells: regulation of ascorbate peroxidase as a case study [J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(10): 1–9.
- [33] Nahar K, Hasanuzzaman M, Alam MM, Rahman A, Suzuki T, Fujita M. Polyamine and nitric oxide crosstalk: Antagonistic effects on cadmium toxicity in mung bean plants through upregulating the metal detoxification, antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems [J]. *Ecotox Environ Safe*, 2016, 126: 245–255.
- [34] Kong J, Dong Y, Song Y, Bai XY, Tian XY, Xu LL, Liu S, He ZL. Role of exogenous nitric oxide in alleviating iron deficiency stress of peanut seedlings (*Arachis hypogaea* L.) [J]. *J Plant Growth Regul*, 2016, 35(1): 31–43.
- [35] Mostofa MG, Fujita M, Tran LSP. Nitric oxide mediates hydrogen peroxide- and salicylic acid-induced salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings [J]. *Plant Growth Regul*, 2015, 77(3): 265–277.
- [36] 马引利, 余小平. 外源一氧化氮对铬胁迫下小麦幼苗根系生长和抗氧化能力的影响 [J]. 陕西师范大学学报: 自然科学版, 2013, 41(1): 61–64.
- Ma YL, She XP. Effects of exogenous nitric oxide on the growth and antioxidant ability of wheat seedling roots under Cr⁶⁺ stress [J]. *Journal of Shaanxi Normal University: Natural Science Edition*, 2013, 41(1): 61–64.
- [37] 杨美森, 王雅芳, 干秀霞, 罗宏海, 张亚黎, 张旺锋. 外源一氧化氮对冷害胁迫下棉花幼苗生长、抗氧化系统和光合特性的影响 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(15): 3058–3067.
- Yang MS, Wang YF, Gan XX, Luo HH, Zhang YL, Zhang WF. Effects of exogenous nitric oxide on growth, antioxidant system and photosynthetic characteristics in seedling of cotton cultivar under chilling injury stress [J]. *China Agriculture Science*, 2012, 45(15): 3058–3067.