

枇杷幼果内源一氧化氮和茉莉酸对低温胁迫的响应

陈宇, 林素英, 黄志明, 蔡宾宾, 吴广仝, 潘志萍, 吴锦程*

(莆田学院环境与生命科学系, 福建莆田 351100)

摘要:以三年生抗寒性较弱的‘早钟6号’枇杷(*Eriobotrya japonica* Lindl. cv. Zaozhong No.6)容器苗为材料,采用一氧化氮合成酶抑制剂 *L-NAME*、硝酸还原酶非专一性抑制剂 NaN_3 和一氧化氮清除剂 cPTIO 处理低温胁迫下的枇杷幼果,研究其处理对枇杷幼果内源一氧化氮(Nitric oxide, NO)和茉莉酸(Jasmonate acid, JA)含量的影响,探讨枇杷幼果内源 NO 与 JA 对低温胁迫的响应及其信号转导的关系。结果表明:低温胁迫可诱导枇杷幼果内源 NO 和 JA 含量增加,采用 NO 清除剂和合成酶抑制剂处理均抑制了低温胁迫下的枇杷幼果中过氧化氢酶(CAT, EC 1.11.1.6)、过氧化物酶(POD, EC 1.11.1.7)和超氧化物歧化酶(SOD, EC 1.15.1.1)的活性,使过氧化氢(Hydrogen peroxide, H_2O_2)和丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量增加,细胞膜脂的过氧化加剧,加重了低温胁迫对幼果的伤害,导致了幼果脂氧合酶(LOX, EC 1.13.11.12)和丙二烯氧化物合成酶(AOS, EC 4.2.1.92)活性下降,内源 JA 生物合成受阻。细胞内源 NO 变化与 JA 含量密切相关,它们在枇杷对低温胁迫的响应中可能存在信号交叉。

关键词: 枇杷; 低温胁迫; 一氧化氮; 茉莉酸; 响应

中图分类号: Q945.7; S667.3

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2012)06-0611-07

Response of Endogenous Nitric Oxide and Jasmonate Acid to Low Temperature Stress in Young Loquat Fruits

CHEN Yu, LIN Su-Ying, HUANG Zhi-Ming, CAI Bin-Bin,
WU Guang-Quan, PAN Zhi-Ping, WU Jin-Cheng*

(Environment and Life Science Department of Putian University, Putian, Fujian 351100, China)

Abstract: Container seedlings of three-year-old loquat were treated with Nitric oxide (NO) production inhibitors *L-NAME*, NaN_3 and NO scavenger cPTIO to investigate the effects of endogenous NO and Jasmonate acid (JA) content on young loquat (*Eriobotrya japonica* cv. Zaozhong No.6) fruits under low temperature stress and determine the signal transduction relationship between endogenous NO and JA. Results showed that induced the endogenous NO and JA content of young loquat fruits to increase by low temperature stress. NO scavenger and NO production inhibitors treatment inhibited the activities of CAT, POD and SOD. Meanwhile, NO scavenger and NO production inhibitors treatment increased the contents of H_2O_2 and MDA in young loquat fruits under low temperature stress, which enhanced lipid peroxidation. The injury of young loquat fruits was aggravated by low temperature stress. NO scavenger and NO production inhibitors treatment decreased the activities of LOX and AOS in young loquat fruits under low temperature stress, and the pathway of JA biosynthesis was restrained. The endogenous JA content of young loquat fruits was closely related to the changes in endogenous

收稿日期: 2012-08-29, 修回日期: 2012-09-22。

基金项目: 福建省科技计划重点项目(2011N0028); 福建省自然科学基金项目(2008J0071); 福建省高校服务海西重点建设项目(2008HX02); 福建省教育厅科技项目(JA09204)。

作者简介: 陈宇(1980-), 女, 讲师, 从事植物次生代谢物的研究(13959560688@139.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: wjc2384@163.com)。

NO content. There may be a signal cross between NO and JA in response to low temperature stress in young loquat fruits.

Key words: Loquat; Low temperature stress; Nitric oxide; Jasmonate acid; Response

枇杷 (*Eriobotrya japonica* Lindl.) 是原产我国的一种蔷薇科枇杷属亚热带常绿果树,依生态类型可分为北亚热带型和南亚热带型品种。我国北亚热带和部分温暖有霜雪的地区如江苏、浙江、湖北和安徽等地栽培的为北亚热带型品种,北亚热带型品种相对较耐寒;我国南亚热带地区如福建和广东等气候温暖地区栽培的是南亚热带型品种,而南亚热带型品种耐寒性较差。近年来,我国南亚热带型枇杷品种产区都发生不同程度的冻害,以‘早钟6号’枇杷冻害发生较为严重。据不完全统计,截止2004年,福建省仅‘早钟6号’枇杷种植面积就已达1.98万hm²,占枇杷栽培总面积的64.51%。2003–2005年间,福建枇杷因遭受霜冻连续3年减产30%以上,造成严重的经济损失。广东梅县城东镇2009年1月9日起持续7天低温,造成枇杷减产30%。低温胁迫是南亚热带型枇杷品种生产的限制性关键因素。

一氧化氮 (Nitric oxide, NO) 是一种普遍存在于植物细胞内和胞间的信使分子,调节植物的生长、发育,参与干旱、盐、低温等逆境胁迫的应答反应。据马向丽等报道,NO处理可减轻低温胁迫对黑麦草细胞的氧化损伤程度,增强黑麦草的抗寒性^[1]。吴锦程等发现适当的外源NO处理可提高枇杷叶片的抗氧化系统活性,缓解低温胁迫对枇杷的氧化损伤^[2],这说明NO在植物抵御低温胁迫引起的细胞过氧化伤害中发挥了作用。大量的研究表明,茉莉酸(酯)类物质对植物生长具有广泛的生理效应,它作为内源信号分子参与植物在低温、干旱、盐胁迫等条件下的抗逆反应^[3]。冯斗等研究认为茉莉酸甲酯(MeJA)处理可以提高香蕉幼苗在低温胁迫下过氧化物酶(POD)活性、降低超氧阴离子的产生速率与细胞膜电解质外渗率,提高了叶片脯氨酸与可溶性糖的含量,对提高香蕉幼苗的耐寒性有明显的促进作用^[4]。韩晋等研究表明,外源MeJA处理可提高黄瓜组织中过氧化氢酶(CAT)的活性,降低过氧化物酶活性,超氧化物歧化酶(SOD)活性没有显著变化,MeJA可能通过代谢途径的改变来降低低温对黄瓜的伤害^[5]。

NO和茉莉酸(Jasmonate acid, JA)是与植物逆境胁迫的防御响应密切相关的信号分子,已成为植物抗逆性研究领域的热点^[6]。植物在长期的进化中对逆境胁迫形成了多种防御机制,包括信号分子之间的互作反应,有研究表明,NO和JA的信号转导途径可能存在交叉^[7]。本试验以‘早钟6号’枇杷 (*Eriobotrya japonica* Lindl. cv. Zaozhong No.6) 幼果为试材,研究低温胁迫、NO合成抑制剂和NO清除剂对枇杷幼果NO和JA含量及相关酶活性的影响,旨在揭示NO和JA信号分子对低温胁迫的调控机制,为进一步研究枇杷的抗寒性机制提供依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

选取采用Hoagland营养液培养的三年生长势整齐一致、生长正常、花后60d的‘早钟6号’枇杷 (*Eriobotrya japonica* Lindl. cv. Zaozhong No.6) 容器苗为试材(福建省莆田市果树研究所提供)。将挑选出的容器苗随机分为6组:①25℃室温下培养的枇杷容器苗为对照1(CK1)。②以枇杷容器苗经-3℃低温胁迫为对照2(CK2)。③以枇杷容器苗在含有0.15 mmol/L NaNO₃的Hoagland营养液中培养50 min后经-3℃低温胁迫为处理1(T1)。④以枇杷容器苗在含有30 μmol/L L-NAME的Hoagland营养液中培养50 min后经-3℃低温胁迫为处理2(T2)。⑤以枇杷容器苗在含有0.15 mmol/L NaNO₃和30 μmol/L L-NAME的Hoagland营养液中培养50 min后经-3℃低温胁迫为处理3(T3)。⑥以枇杷容器苗在含有500 μmol/L cPTIO的Hoagland营养液中培养50 min后经-3℃低温胁迫为处理4(T4)。以上每个处理各10株。将待低温胁迫处理的枇杷容器苗置于人工气候室(相对湿度为70%,光照时间为6:30~18:30,光照强度为44 μmol·m⁻²·s⁻¹)中,模拟自然冷害变温过程进行4℃下2h、0℃下2h、-1℃下4h、-3℃下4h的低温胁迫处理,在25℃室温下平衡12h后立即进行幼果混合取样,并经液

氮速冻后保存于 -70°C 低温冰箱待测相关指标。L-NAME (N_{ω} -nitro-L-arginine methyl ester hydrochloride)、 NaN_3 、cPTIO (2-(4-carboxyphenyl)-4,4,5,5-tetramethylimidazoline-1-oxyl-3-oxide potassium salt) 均购于 Sigma 公司。

1.2 测定项目及方法

参照李杰等的方法^[7]提取枇杷幼果 NO, 采用 NO 含量测定试剂盒 (试剂盒购自南京建成生物工程研究所) 说明书提供的方法测定 NO 含量, 结果以 mmol/g FW 表示。丙二醛 (MDA) 测定参照李合生的方法^[8]。 H_2O_2 含量测定参照邹琦的方法^[9], 结果以 $\mu\text{mol/g FW}$ 表示。幼果 JA 含量测定参照石延霞等的方法^[10], JA 含量以 $\mu\text{g/g FW}$ 表示。过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD) 和超氧化物歧化酶 (SOD) 活性测定参照陈建勋等的方法^[11], 以 1 min 内 $\text{OD}_{240\text{ nm}}$ 变化 0.01 定义为一个 CAT 酶活力单位, 以 1 min 内 $\text{OD}_{470\text{ nm}}$ 变化 0.01 定义为一个 POD 酶活力单位, 以抑制氮蓝四唑 (NBT) 光氧化还原 50% 所需的酶量为一个 SOD 酶活力单位 (U)。脂氧合酶 (Lipoxygenase, LOX) 活性测定参照石延霞等的方法^[10], 以每分钟 $\text{OD}_{234\text{ nm}}$ 变化 0.1 为一个酶活力单位 U, 以 $\text{U} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ FW 表示酶活性。蛋白质测定采用考马斯亮蓝法, 丙二烯氧化物合成酶 (Allene oxide synthase, AOS) 活性的测定参照吴娟娟的方法^[12], 结果以 $\text{U} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ prot 表示。以上试验 3 次重复。

1.3 数据处理

试验测得数据采用 Microsoft Excel 和 SPSS 统计软件进行相关分析并作图, 采用 Duncan 新复极差法进行差异显著性检验, 试验数据均为 3 次重复试验的平均值。

2 结果与分析

2.1 NO 清除剂和合成抑制剂对低温胁迫下枇杷幼果 MDA 和 H_2O_2 含量的影响

在室温正常生长条件下, CK1 枇杷幼果 MDA 含量最低, 经低温胁迫的 CK2 幼果 MDA 含量高于 CK1 达 37.92%, 而低温胁迫下经 NO 清除剂或合成抑制剂各处理的 T1、T2、T3 和 T4 幼果 MDA 含量均比 CK2 高 49.46% 以上, 且差异达显著水平 ($p < 0.05$) (见图 1)。T1、T2、T3 和 T4 各处理幼果的 MDA 含量从高到低依次为 $\text{T4} > \text{T3} > \text{T2} > \text{T1}$, 表明

NO 清除剂或合成抑制剂处理导致低温胁迫下枇杷幼果 MDA 含量的增加, 加剧低温胁迫对幼果的伤害, 幼果对低温胁迫的防御响应能力不同程度地被削弱, 其中以 NO 合成抑制剂 L-NAME + NaN_3 和 NO 清除剂 cPTIO 处理表现得最为突出, 说明细胞内 NO 可能对低温胁迫下枇杷幼果抗氧化性的调节发挥了作用。

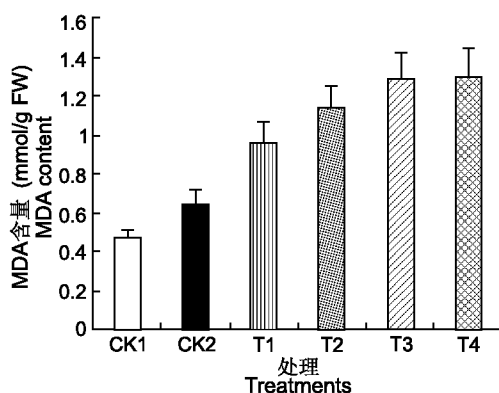


图 1 NO 合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果 MDA 含量的影响

Fig. 1 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on MDA content in young loquat fruits under low temperature stress

低温胁迫下枇杷幼果 H_2O_2 含量均比室温生长条件下的对照 CK1 高 29.91% 以上 ($p < 0.05$), 而低温胁迫下经 NO 清除剂或合成抑制剂各处理的 T1、T2、T3 和 T4 幼果 H_2O_2 含量均高于低温胁迫处理的对照 CK2, 达 16.44% 以上 (见图 2), 差异较为显著 ($p < 0.05$), T1、T2、T3 和 T4 各处理间幼果 H_2O_2

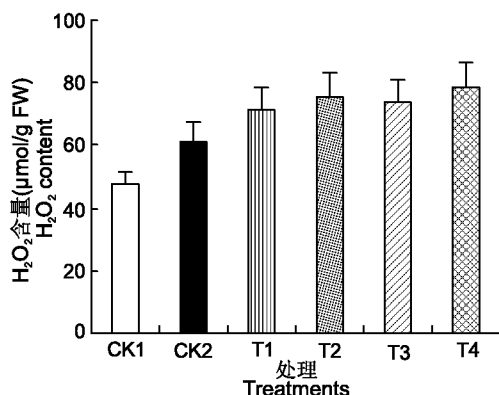


图 2 NO 合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果 H_2O_2 含量的影响

Fig. 2 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on H_2O_2 content in young loquat fruits under low temperature stress

含量虽略有差异但不明显($p>0.05$)。结果表明低温胁迫引起枇杷幼果细胞内 H_2O_2 的过量积累,是发生膜脂过氧化作用的因素之一,NO 可能对细胞内 H_2O_2 的积累产生影响。

2.2 NO 清除剂和合成抑制剂对低温胁迫下枇杷幼果 NO 和 JA 含量的影响

由图3可以看出,经 NO 清除剂或合成抑制剂各处理的 T1、T2、T3 和 T4 枇杷幼果的 NO 含量极显著低于室温正常生长条件下的对照 CK1 ($p<0.01$),说明 NO 清除剂能有效清除细胞内 NO,合成抑制剂能有效抑制细胞内 NO 的生成。单一低温胁迫处理的 CK2 幼果细胞内 NO 含量明显高于对照 CK1 ($p<0.05$),同样也高于 NO 清除剂或合成抑制剂各处理的 T1、T2、T3 和 T4,且差异达极显著水平($p<0.01$)。从 T1、T2、T3 和 T4 各处理结果比较可以看出,NO 清除剂(T4 处理)对低温胁迫下幼果细胞内 NO 含量的影响相对较为明显,而非专一性抑制剂 NaN_3 (T1 处理)对低温胁迫下幼果细胞内 NO 含量的影响相对较小,一氧化氮合成酶(Nitric oxide synthase, NOS)抑制剂 *L-NAME* 对低温胁迫下幼果细胞内 NO 生成的抑制作用优于 NaN_3 ,说明低温胁迫促使幼果细胞内 NO 含量显著增加,NO 清除剂或合成抑制剂能有效地消除因低温胁迫使细胞内 NO 含量上升的防御效应,NOS 可能是枇杷幼果细胞内 NO 合成的关键酶。

大量研究表明,JA 作为信号分子参与植物对低温、高温、机械伤害等胁迫反应。如图4所示,单一低温胁迫处理的 CK2 幼果细胞内 JA 含量明显高于

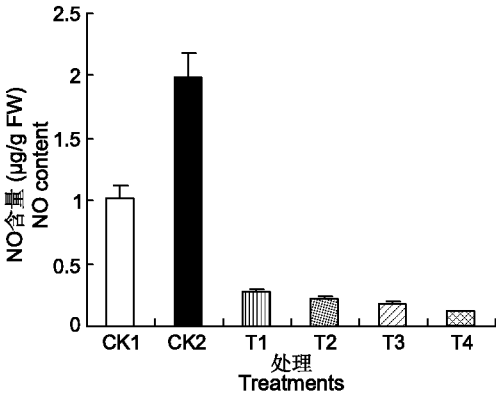


图3 NO 合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果 NO 含量的影响
Fig.3 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on NO content in young loquat fruits under low temperature stress

室温正常生长条件下的对照 CK1,差异达极显著水平($p<0.01$),说明 CK2 幼果 JA 含量明显高于对照 CK1 的诱因是低温胁迫。T1、T2、T3 和 T4 各处理幼果细胞内 JA 含量高于对照 CK1 达 30.37% 以上($p<0.05$),但低于 CK2,且与 CK2 差异达极显著水平($p<0.01$),说明 NO 清除剂或合成抑制剂处理促使低温胁迫下幼果细胞内 NO 下降的同时也导致了 JA 含量的降低,推测细胞内 NO 与 JA 之间可能存在某种关联。

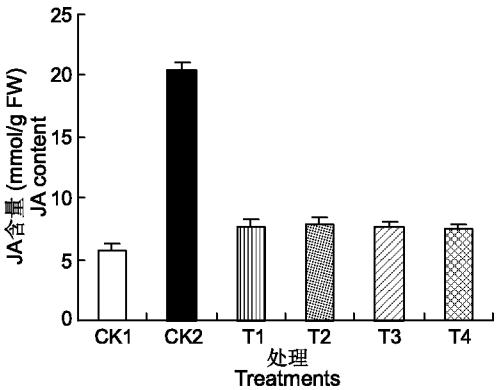


图4 NO 合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果茉莉酸(JA)含量的影响
Fig.4 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on Jasmonate acid(JA) content in young loquat fruits under low temperature stress

2.3 NO 清除剂和合成抑制剂对低温胁迫下枇杷幼果 CAT、POD 和 SOD 活性的影响

由图5和图6可见,在室温正常生长条件下的对照 CK1 的枇杷幼果 CAT 和 SOD 酶活性均比单一低温胁迫处理的 CK2 高 33.78% 以上,差异达显著水平($p<0.05$);比 NO 清除剂或合成抑制剂各处理的 T1、T2、T3 和 T4 高 100.23% 以上,差异达极显著水平($p<0.01$)。单一低温胁迫处理的 CK2 幼果 CAT 和 SOD 酶活性比 NO 清除剂或合成抑制剂的各处理 T1、T2、T3 和 T4 高 49.67% 以上,差异达显著水平($p<0.05$)。结果表明,在低温胁迫早期,枇杷幼果 CAT 和 SOD 酶活性受抑制,NO 清除剂或合成抑制剂的各处理 T1、T2、T3 和 T4 的 NO 含量降低,导致 CAT 和 SOD 酶活性降低,引起细胞内 H_2O_2 不能得到及时清除。

单一低温胁迫处理的 CK2 幼果 POD 酶活性比室温正常生长条件下的对照 CK1 低 16.92%,且差异达显著水平($p<0.05$);比 NO 清除剂或合成抑制剂各处理的 T1、T2、T3 和 T4 高,但差异并不显著

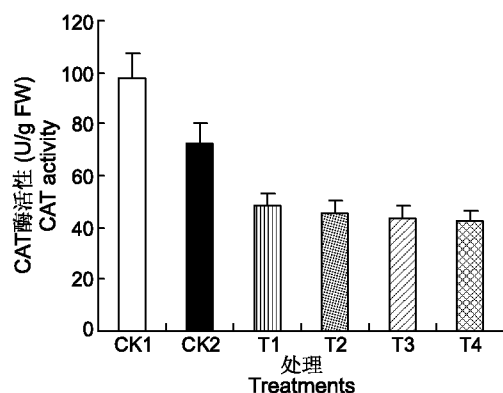


图5 NO合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果CAT酶活性的影响

Fig.5 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on CAT activity in young loquat fruits under low temperature stress

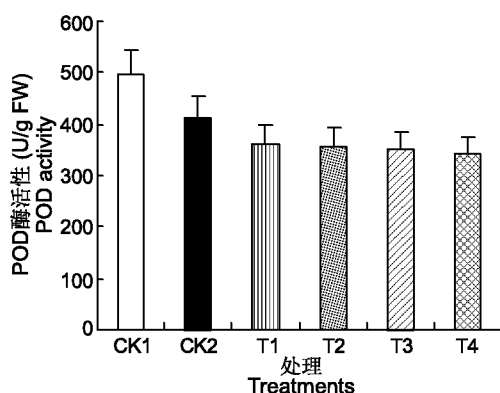


图7 NO合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果POD酶活性的影响

Fig.7 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on POD activity in young loquat fruits under low temperature stress

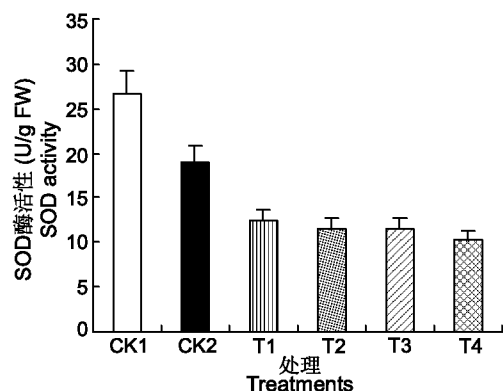


图6 NO合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果SOD酶活性的影响

Fig.6 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on SOD activity in young loquat fruits under low temperature stress

($p > 0.05$); T1、T2、T3和T4各处理间POD酶活性相近(图7),显示出NO清除剂或合成抑制剂对低温胁迫下幼果POD酶活性的抑制作用较CAT弱,CAT酶对NO清除剂或合成抑制剂产生的效应较为敏感。以上结果表明NO清除剂或合成抑制剂对低温胁迫下枇杷幼果CAT、POD和SOD等保护酶活性具有不同程度的抑制作用,细胞内NO含量对CAT、POD和SOD酶活性产生影响,但NO含量变化对POD酶活性影响相对较小。

2.4 NO清除剂和合成抑制剂对低温胁迫下枇杷幼果LOX和AOS活性的影响

单一低温处理的CK2幼果LOX和AOS酶活性均比室温正常生长条件下的对照CK1以及NO清除剂和合成抑制剂各处理的T1、T2、T3和T4高

(见图8、图9),且CK2幼果LOX和AOS酶活性与CK1差异达极显著水平($p < 0.01$),NO清除剂和合成抑制剂各处理T1、T2、T3和T4之间的LOX和AOS酶活性差异不明显($p > 0.05$)。CK2幼果LOX酶活性与NO清除剂和合成抑制剂各处理的T1、T2、T3和T4之间的差异程度小于AOS。结果表明,低温胁迫刺激幼果可使其LOX和AOS酶活性有不同程度的上升,NO清除剂和合成抑制剂处理可抑制低温胁迫后LOX和AOS酶活性的上升,但其对AOS酶活性的抑制作用相对较小,说明NO清除剂和合成抑制剂对低温胁迫下枇杷幼果JA含量的影响可能主要通过抑制LOX酶活性而得以实现。

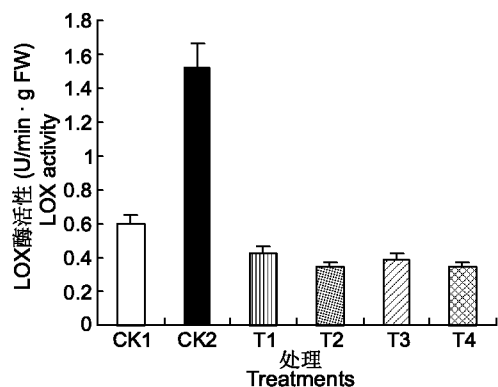


图8 NO合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果LOX酶活性的影响

Fig.8 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on LOX activity in young loquat fruits under low temperature stress

3 讨论

在正常生理状态下,植物体内活性氧(reactive

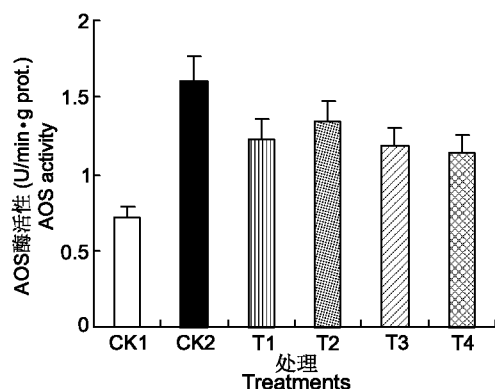


图9 NO合成抑制剂和清除剂对低温胁迫下枇杷幼果AOS酶活性的影响

Fig.9 Effects of NO scavenger and NO synthesis inhibitors on AOS activity in young loquat fruits under low temperature stress

oxygen species, ROS)的产生与清除处于一种动态平衡,当受到低温胁迫时,ROS快速生成而不能得到及时有效的清除,这种平衡被打破,导致体内ROS大量积累,引起对植物的伤害甚至死亡。研究表明,NO和茉莉酸(酯)类物质是与抗性密切相关的内源信号分子,干旱、冷害、渗透胁迫等可导致NO和JA等的产生并参与植物的抗逆反应^[3,13,14]。植物体内合成NO主要通过一氧化氮合成酶(NOS)、硝酸还原酶或亚硝酸还原酶(Nitrate/Nitrite Reductase, NR/NiR)和非酶途径^[15];而植物体内茉莉酸合成始于亚麻酸,经脂氧合酶(LOX)、丙二烯氧化物合成酶(AOS)、丙二烯氧化物环化酶(Allene oxide cyclase, AOC)以及12-氧植物二烯酸还原酶(12-oxo-phytodienoic acid reductase, OPR)催化,最后经3次 β -氧化而形成,LOX和AOS是茉莉酸类(JAs)形成过程中重要的调节酶^[16-18]。

不少研究已证实低浓度的外源NO可明显缓解盐胁迫、干旱胁迫、冷胁迫等逆境对小麦、黑麦草、黄瓜、枇杷和秋茄等造成的损伤,说明NO可保护植物细胞在逆境条件下免受氧化胁迫伤害^[19-25]。吴锦程等采用低浓度的外源NO处理可提高低温胁迫下枇杷幼果CAT、POD和SOD保护酶活性^[19]。齐付国等研究发现,茉莉酸甲酯处理可显著提高低温胁迫下小麦细胞内SOD、POD和CAT等保护酶的活性,降低相对电导率和MDA含量,增强小麦的抗寒能力^[26]。本研究发现,经低温胁迫处理后12h,枇杷幼果CAT、POD和SOD酶活性低于室温条件下

生长的CK1幼果,低温胁迫早期枇杷幼果CAT、POD和SOD酶活性受抑制。采用NO清除剂和合成抑制剂处理低温胁迫下的枇杷幼果,其内源NO含量处于很低的水平,导致CAT、POD和SOD等保护酶活性低于单一的低温胁迫处理的CK2,使其细胞内过量积累 H_2O_2 ,产生生物膜的脂质过氧化而引起MDA的上升;同时NO清除剂和合成抑制剂处理也直接导致了低温胁迫下枇杷幼果细胞内源JA含量的降低。以上结果表明NO具有双重的生理效应,细胞内源NO含量的变化可能直接或与JA共同调节了细胞的抗氧化性。

Huang等发现拟南芥表皮细胞采用一定浓度JA处理后能诱导NO的产生,NO可能通过诱导JA响应基因的表达而参与该信号途径的调控^[27]。本试验结果显示:单一的低温胁迫处理CK2幼果,其内源NO和JA含量显著高于室温条件下生长的CK1幼果,表明低温胁迫可诱导细胞NO和JA的合成,并参与对低温胁迫的防御调控。采用NO清除剂和合成抑制剂处理低温胁迫下的枇杷幼果,其细胞内NO含量减少,同时引发了JA生物合成途径LOX和AOS两种关键酶活性的降低,导致内源JA含量下降;但NO含量的减少对降低LOX酶活性的作用较AOS酶更为明显,这表明LOX酶在调节枇杷幼果细胞内源JA生物合成中处于主导地位,NO可能作为信号分子参与了JA生物合成途径的调节,说明NO和JA在对低温胁迫的响应中存在信号交叉。但它们在逆境胁迫信号转导中的相互作用机制有待进一步阐明。

低温胁迫对枇杷幼果的伤害与胚和果肉的褐变程度密切相关^[28]。经幼果解剖观察结果显示,室温正常生长条件下的CK幼果中胚和果肉正常;单一低温胁迫处理的CK2幼果中胚完全变褐,果肉部分变褐;而采用NO清除剂和合成抑制剂处理低温胁迫下的T1、T2、T3和T4枇杷幼果中胚和果肉完全变褐,褐变程度最为严重。不同处理之间幼果抗氧化能力相关生理指标的差异与形态解剖学观察的结果基本一致。

低温胁迫诱导枇杷幼果内源NO和JA含量增加,采用NO清除剂和合成抑制剂处理抑制了低温胁迫下枇杷幼果的CAT、POD和SOD酶的活性,使 H_2O_2 和MDA含量增加,细胞膜脂过氧化加剧,加重了低温胁迫对幼果的伤害。NO清除剂和合成抑

制剂处理导致 LOX 和 AOS 酶活性下降,使内源 JA 生物合成受阻;细胞内源 NO 与 JA 含量变化密切相关,它们在枇杷对低温胁迫的响应中可能存在信号交叉。

参考文献:

- [1] 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.
- [2] 吴锦程,陈建琴,梁杰,杨伟搏,吴晶晶,陈丽钦,刘美琼,陈丽平. 外源一氧化氮对低温胁迫下枇杷叶片 AsA-GSH 循环的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1395–1400.
- [3] Cheong J J, Choi Y D. Methyl jasmonate as a vital substance in plants[J]. *Trends Genet*, 2003, 19(7): 409–413.
- [4] 冯斗,裨维言,黄政树,邓付园,谭湘. 茉莉酸甲酯对低温胁迫下香蕉幼苗的生理效应[J]. 果树学报, 2009, 26(3): 390–393.
- [5] 韩晋,田世平. 外源茉莉酸甲酯对黄瓜采后冷害及生理生化的影响[J]. 园艺学报, 2006, 33(2): 289–293.
- [6] Thorpe M R, Ferrieri A P, Herth M M, Ferrieri R A. ¹¹C-imaging: Methyl jasmonate moves in both phloem and xylem, promotes transport of jasmonate, and of photoassimilate even after proton transport is decoupled[J]. *Planta*, 2007, 226(2): 541–551.
- [7] 李杰,陈康,唐静,赵方贵,刘新. NaCl 胁迫下玉米幼苗中一氧化氮与茉莉酸积累的关系[J]. 西北植物学报, 2008, 28(8): 1629–1636.
- [8] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 213–214.
- [9] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 166–167.
- [10] 石延霞,于洋,傅俊范,李宝聚. 病原菌诱导后黄瓜叶片中脂氧合酶活性与茉莉酸积累的关系[J]. 植物保护学报, 2008, 35(06): 486–490.
- [11] 陈建勋,王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2002: 119–127.
- [12] 吴娟娟. 大豆丙二烯氧化物合酶基因(GmAOS)的克隆和功能研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2008: 64.
- [13] Bartosz G. Oxidative stress in plants [J]. *Acta Physiol Plant*, 1997, 19: 47–64.
- [14] Dat J, Vandenabeele S, Vranová E, Van Montagu M, Inzé D, Van Breusegem F. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses[J]. *Cell Mol Life Sci*, 2000, 57: 779–795.
- [15] Wojtaszek P. Nitric oxide in plants: To NO or not to NO[J]. *Phytochemistry*, 2000, 54(1): 1–4.
- [16] Schaller F. Enzymes of the biosynthesis of octadecanoid-derived signaling molecules[J]. *J Exp Bot*, 2001, 52: 11–23.
- [17] 徐伟,严善春. 茉莉酸在植物诱导防御中的作用[J]. 生态学报, 2005, 25(8): 2074–2081.
- [18] 吴劲松,种康. 茉莉酸作用的分子生物学研究[J]. 植物学通报, 2002, 19(2): 164–170.
- [19] 吴锦程,陈伟建,蔡丽琴,谢翠萍,黄世杰,林良津,叶美兰. 外源 NO 对低温胁迫下枇杷幼果抗氧化能力的影响[J]. 林业科学, 2010, 46(9): 73–78.
- [20] 刘鹏程,王辉,程佳强,黄久常. NO 对小麦叶片干旱诱导膜脂过氧化的调节效应[J]. 西北植物学报, 2004, 24(1): 141–145.
- [21] 吴雪霞,朱月林,朱为民,陈建林,刘正鲁. 外源一氧化氮对 NaCl 胁迫下番茄幼苗生理影响[J]. 中国农业科学, 2006, 39(3): 575–581.
- [22] 汤绍虎,周启贵,孙敏,毛薇. 外源 NO 对渗透胁迫下黄瓜种子萌发、幼苗生长和生理特性的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(2): 419–425.
- [23] Zhang H, Shen W B, Xu L L. Effects of nitric oxide on the germination of wheat seeds and its reactive oxygen species metabolisms under osmotic stress [J]. *Acta Bot Sinica*, 2003, 45(8): 901–905.
- [24] 张玲玲,肖强,叶文景,杨坚,朱珠,茹巧美,郑海雷. 外源一氧化氮对氯化钠处理下秋茄幼苗抗氧化系统的调节效应[J]. 生态学杂志, 2007, 26(11): 1732–1737.
- [25] 张绪成,上官周平,高世铭. NO 对植物生长发育的调控机制[J]. 西北植物学报, 2005, 25(4): 812–818.
- [26] 齐付国,李建民,段留生,李召虎. 冠菌素和茉莉酸甲酯诱导小麦幼苗低温抗性的研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(9): 1776–1780.
- [27] Huang X, Stetmaier K, Michel C. Nitric oxide is induced by wounding and influences jasmonic acid signaling in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Planta*, 2004, 218: 938–946.
- [28] 谢钟琛,李健. 早钟 6 号枇杷幼果冻害温度界定及其栽培适宜区划[J]. 福建果树, 2006(1): 7–11.