

外源一氧化氮对干旱胁迫下杨树光合作用的影响*

王 淼^{1**} 李秋荣² 付士磊¹ 董百丽¹

(¹中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016; ²南京军区总医院普外研究所, 南京 210002)

【摘要】 NO是生物体中一种自由基分子,其NO对树木叶片光合作用的影响研究未见报道.本文研究了外源NO对杨树叶片水分状况、光合作用和抗氧化酶活力的调节作用.不同浓度SNP处理对杨树叶片含水量具有显著影响,杨树叶片含水率随着SNP浓度的提高而增加.当SNP浓度增加到 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后各处理杨树叶片含水率变化趋于稳定.外源NO能提高水分胁迫下杨树叶片的光合、原初光能转化率 F_v/F_m 、 F_m/F_o 和 F_v/F_o 等的比值.其效果随水分胁迫时间的延长而降低.与此对应的是,短时间水分处理(1h)的杨树叶片SOD和POD抗氧化酶的活性显著高于长时间(3h)水分胁迫处理. SNP能显著提高不同干旱时间处理组的POD活性,而对SOD活性影响不明显.同时,随SNP浓度的增加,POD和SOD活性呈现先升后降的趋势.因此,干旱胁迫可引起杨树叶片光合效率降低,出现氧化伤害症状,外源NO可诱导抗氧化酶POD和SOD活性的升高,缓解原初光能转化率 F_v/F_m 、 F_m/F_o 和 F_v/F_o 等值的降低,从而延缓活性氧积累,减轻水分胁迫对杨树叶片光合作用的影响.

关键词 NO 水分胁迫 杨树 叶绿素荧光参数 保护

文章编号 1001-9332(2005)02-0218-05 **中图分类号** Q948.1 **文献标识码** A

Effects of exogenous nitric oxide on photosynthetic characteristics of poplar leaves under water stress. WANG Miao¹, LI Qiorong², FU Shilei¹, DONG Baili¹ (¹*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China*; ²*General Hospital in Nanjing Military District, Nanjing 210002, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2005, 16(2):218~222.

Nitric oxide (NO) is an active molecule involved in many biological pathways, but its effects on photosynthesis of tree leaves have not been established yet. This paper studied the effects of exogenous NO, sodium nitroprusside (SNP), on the water status, photosynthesis and scavenging enzyme activities in poplar leaves. Different levels of SNP treatments had remarkable effects on the water content of leaves, which increased with increasing SNP levels. When the SNP level exceeded $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$, differences in leaf water content were no longer significant between different SNP treatments. Exogenous NO increased the photosynthesis rate, photochemical efficiency of PSII F_v/F_m , and F_m/F_o and F_v/F_o ratios, and the effects decreased with increasing duration of water stress. The SOD and POD activities in poplar leaves were higher in 1 hour water stress treatment than in 3 h treatment. Treating with SNP could markedly increase POD activity, but SOD activity did not change much. POD and SOD activities increased initially, and then decreased with increasing SNP levels. The results indicated that exogenous NO delayed the accumulation of active oxygen by increasing POD and SOD activities, and thereby, alleviated the effects of water stress on photosynthetic organization of poplar leaves.

Key words Nitric oxide, Water stress, Poplar, Chlorophyll fluorescence parameter, Protection.

1 引 言

一氧化氮(NO)是一种自由基.在环境中主要来源于工业生产和某些生物过程所产生的空气污染物^[28]及土壤细菌脱氮作用^[17].此外,NO还在动物细胞中产生,并具有许多重要生理功能,如信号传导、酶调节作用和免疫反应等^[10,20].与动物细胞中NO的广泛研究相反,植物体内NO的生理和生化研究才刚刚起步.最近有报道表明NO参与植物体生理反应,如病原体反应^[7,9],细胞程序化死亡^[24]、发芽^[3]等.NO是一种胁迫诱导分子,其在植物细胞中的产生机理仍不清楚^[5,29].NO调节植物对生物与非生物胁迫的适应反应是目前研究的热点问题.

干旱胁迫下植物细胞叶绿体和线粒体电子传递中泄露的电子增加,活性氧(reactive oxygen species, ROS)大量产生,导致细胞内的过氧化伤害,引起叶绿素降解、膜结构损伤、蛋白质变性,甚至细胞死亡.研究表明,NO在动物体内是一种极重要信号调节分子及活性氧清除剂,它具有双重作用,一方面,低浓度NO能迅速清除超氧阴离子(O_2^-)和脂质自由基($\text{R}\cdot$),阻断包括脂质过氧化在内的ROS参与的各种伤害效应,诱导抗氧化酶基因的表达,从而起保护

* 国家自然科学基金项目(30271068)和中国科学院沈阳应用生态研究所领域前沿资助项目.

** 通讯联系人.

2002-10-12 收稿,2003-02-28 接受.

作用^[23,31];另一方面,高浓度 NO 与(O₂⁻)相互作用生成大量的过氧亚硝酸阴离子(-OONO),后者经质子化再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,产生生物毒性^[19].Beligni 等^[4]提出 NO 对植物也具有双重作用,对植物的作用取决植物细胞的生理条件和 NO 浓度.例如,利用外源 NO 能缓解马铃薯因喷施敌草快和百草枯两种除草剂而引起的 ROS 介导的氧化伤害^[2].

树木由于其生命周期长和受其复杂生境影响,与草本植物对水分胁迫的反应有所不同,且比草本植物经历更多、更强的逆境.NO 对树木生理反应的研究仍为空白.本研究以杨树为材料,研究外源 NO 在干旱胁迫下对树木叶片氧化伤害的保护作用,解释 NO 对树木叶片的光合作用和叶绿素荧光参数的影响,探讨 NO 增强树木水分胁迫的适应性机理.

2 材料与方法

2.1 植物材料和处理

试验在沈阳农业大学植物园试验地进行,供试材料为乡土树种小青杨(*Populus pseudo-simonii*).2003 年 5 月 15 日扦插于营养钵中,每钵扦插一株,共 200 钵.营养钵直径 10 cm、高 15 cm,内盛有白蛭石.在培养过程中向白蛭石加入 Hoagland 溶液.当扦插苗第 5 片叶子完全展开时,随机分 5 组,每组 5 株,进行 NO 处理.所用 NO 供体为硝普钠(Sodium nitroprusside, SNP),浓度分别为 0, 200, 500, 1000, 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$.5 d 后将上述幼苗移入聚乙二醇(分子量 6000)营养液,进行水分胁迫处理,渗透液水势为:轻度胁迫, -0.5~0.7 MPa;中度胁迫, -0.9~1.2 MPa,以正常营养液培养的植株为对照,在处理 0、1、3 h 后取叶片进行各种测定.

2.2 光合生理指标等测定

用 LI-6400 CO₂ 分析仪在 PAR 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 条件下测定叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔导度.叶绿素荧光参数的测定,每一处理随机取 5 片叶,经暗适应 10 min 后,用 Hansatech 叶绿素荧光仪(PEA)(英)测定各自的荧光动力学参数,初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、稳定荧光(F_s)、光系统 II (PS II) 原初光能转化效率(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_0)等,并计算可变荧光衰减(ΔF_v)、可变荧光下降比值($Rfd = \Delta F_v/F_t$)、可变荧光淬灭速率($\Delta F_v/F_0$).

2.3 酶活性的测定

超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定按 Beauchamp 等^[1]的方法,以抑制 NBT(氯化硝基四氮蓝)光化还原 50% 作为一个酶活力单位.POD 酶活性测定:取 0.5 g 叶片按 1:5 的比例加入酶提取液(50 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ pH 8.7 的硼酸缓冲液,含 2 $\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的亚硫酸氢钠),冰浴研磨匀浆,4 $^{\circ}\text{C}$ 冷冻离心(10 000 $\times g$, 15 min),取上清液经 SephadexG-25 脱盐后冰

浴,作为粗酶液待用处理.活力测定以 Hammerschmidt 等^[15]方法稍加改进,反应体系以愈创木酚(0.25%)和过氧化氢(0.75%)为底物,加适量酶液启动反应,测定 460 nm 吸光度的增加值.

2.4 数据分析

数据采用 Microsoft Excel 进行统计分析及绘图.用 SPSS 统计软件检验每个生长和生理指标的差异显著性及进行 Duncan 多重比较.

3 结果与分析

3.1 干旱胁迫下外源 NO 对杨树叶片相对含水量的影响

从图 1 可见,不同浓度 SNP 处理对杨树叶片含水率具有显著影响($P < 0.01$),杨树叶片的含水量随着 SNP 浓度的提高而增加.SNP 不同处理与对照组相比分别提高 9.64%、18.22%、18.07% 和 28.88%.当 SNP 浓度增加到 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 后各处理杨树叶片的含水率变化趋于稳定(图 1a).

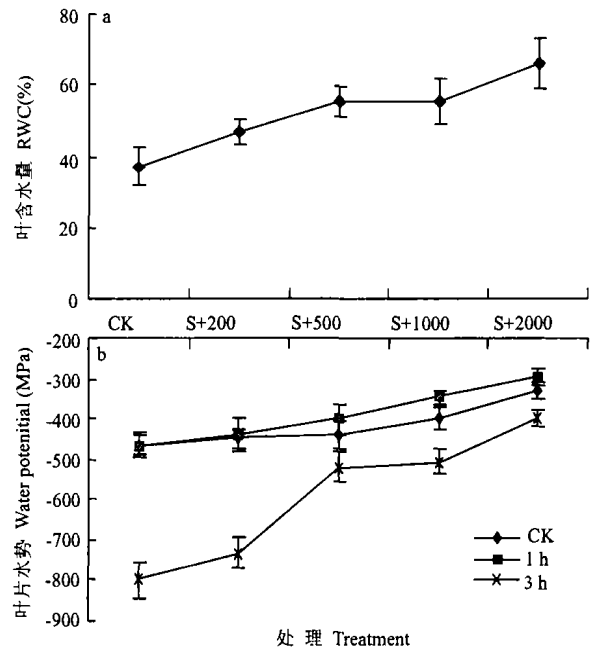


图 1 NO 供体 SNP 对叶片水分状况的影响

Fig.1 Effect of SNP on water status of leaves under different treatments.

CK: SNP 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$; S+200: SNP 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$; S+500: SNP 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$; S+1000: SNP 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$; S+2000: SNP 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$. Bars= SE ($n=6$). 下同 The same below.

叶片水势的变化如图 1b 所示.结果表明,短时间(1h)PEG 干旱处理条件下,不同浓度 SNP 处理的杨树叶片水势均高于对照组,且叶片水势随 SNP 浓度增大明显提高.在长时间 PEG 干旱处理(3h)下杨树叶片水势低于对照组,且随 SNP 浓度增高叶片水势下降幅度减少($P < 0.05$).例如在 PEG 干旱处理前杨树水势随 SNP 浓度的增大而降低, S+200、S

+500、S+100和S+2000分别比对照组降低3.6%、5.7%、14.3%和28.6%。而PEG干旱处理时间3h时,CK、S+200、S+500、S+100和S+2000处理组的叶片水势分别比对照组水势提高71.4%、62.93%、18.2%、26.7%和20.0%。

3.2 外源NO对杨树叶片气体交换参数的影响

干旱胁迫下杨树叶片 P_n 下降(图2)。短时间胁迫(1h) P_n 下降量较少,随着胁迫时间的增加, P_n 值下降明显。而 P_n 在NO供体SNP的作用下的变量小于对照组,但随干旱胁迫时间的延长,也出现明显的下降趋势。通过Dunce进一步分析表明,不同处理叶片 P_n 随干旱时间延长均显著降低。干旱处理1h, P_n 值随SNP浓度的增大,出现先升后降的趋势,表明SNP对树木叶片光合的影响具有双重性,低浓度促进光合作用,高浓度对叶片产生毒害,抑制光合作用,随干旱胁迫程度的增加,SNP的生物活性作用明显降低。

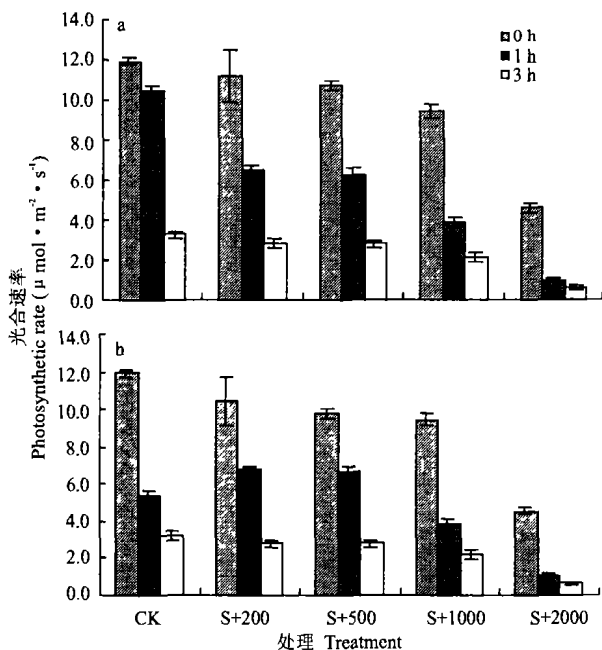


图2 NO供体SNP对叶片净光合速率的影响

Fig.2 Effect of SNP on net photosynthetic rate of poplar leaves under different treatments.

3.3 干旱胁迫下外源NO对杨树叶片荧光参数的影响

初始荧光 F_0 是由激发了的叶绿素在将激发能传递到反应中心之前发射出去的,它与光合活性无关。最大荧光 F_m 的大小则反映了通过光系统II的电子传递情况^[18]。 F_m/F_0 值是反映光系统II电子传递情况的一个荧光参数^[18]。从图3a可以看出,NO供体SNP未影响 F_0 ,却显著提高了最大荧光 F_m 值,并使可变荧光与初始荧光 F_0 的比值增加。1000 μmol·L⁻¹SNP对杨树影响最大,SNP对杨树

的影响效应随SNP浓度的增加而增加。例如在对照组中, F_m/F_0 值随干旱处理时间的延长明显降低。而在经过500 μmol·L⁻¹SNP处理后的干旱处理组 F_m/F_0 值比对照高。

光合作用的光抑制表现为最大荧光或可变荧光($F_v = F_m - F_0$)的降低。 F_v/F_m 和 F_v/F_0 常用于度量叶片光合系统II原初光能转换效率及PSII潜在活力。不同浓度SNP处理杨树受干旱植株叶片的chl a荧光参数 F_0 与对照植株相比,未有显著降低,由于可变荧光 F_v 与对照植株相比有显著降低,结果 F_v/F_0 和 F_v/F_m 的比值升高。提高幅度最大的是1000 μmol·L⁻¹SNP处理的未受干旱胁迫的植株。在干旱处理植株中,500 μmol·L⁻¹SNP对干旱胁迫植株的 F_v/F_0 和 F_v/F_m 的比值提高最大(图3b,c)。表明干旱胁迫下,杨树叶片中 F_m/F_0 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 值均呈现下降趋势。这说明干旱胁迫可使杨树叶片的光合作用受到光抑制。而NO供体500和1000 μmol·L⁻¹SNP干旱处理下 F_m/F_0 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 值,例如处理1h, F_m/F_0 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 分别提高18.23%、23.43%和4.41%,随着处理时间的延长,SNP处理植株chl a荧光参数 F_m/F_0 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 仍低于相应干旱处理。

3.4 干旱胁迫下外源NO对杨树叶片SOD和POD活性的影响

从图4可见,NO对杨树叶片SOD和POD活力具有显著影响($P < 0.01$),随着SNP浓度的增加SOD和POD酶活性呈升高趋势。Duncan分析表明,不同浓度SNP对杨树叶片POD酶活性具有显著提高作用($P < 0.01$),当SNP浓度达到1000 μmol·L⁻¹以后,POD的活性开始下降。表明NO供体SNP在一定浓度范围内能明显提高杨树叶片体内清除活性氧的POD酶的活性。当PEG干旱处理1h后,NO供体SNP对干旱胁迫下杨树叶片POD活性提高同样具有显著作用,变化趋势类似于对照组。随着干旱时间的延长(3h),NO供体SNP对杨树叶片仍有影响。在相同SNP浓度处理条件下,杨树POD活性随干旱时间的延长而明显下降。例如500 μmol·L⁻¹SNP干旱处理1h和3h分别比对照组降低55.59%和73.42%,2000 μmol·L⁻¹SNP干旱处理1h和3h分别比对应的对照组降低57.87%和62.71%。NO供体SNP处理明显提高了不同干旱强度处理下POD的活性(图4a)。

图4b的结果表明,PEG干旱处理1h使杨树叶

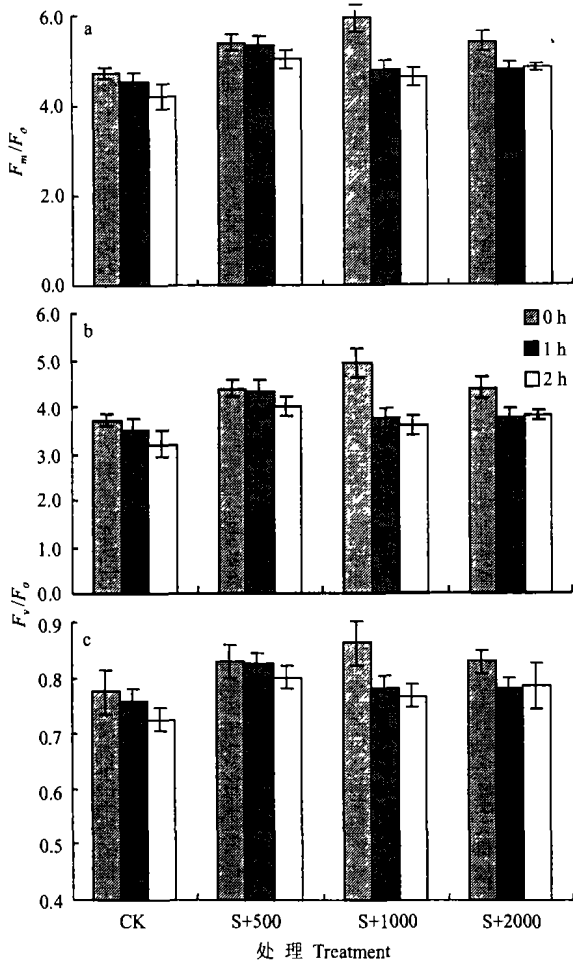


图3 NO供体SNP对叶绿素荧光参数的影响
Fig.3 Effect of SNP on chlorophyll fluorescence of poplar leaves in different treatment.

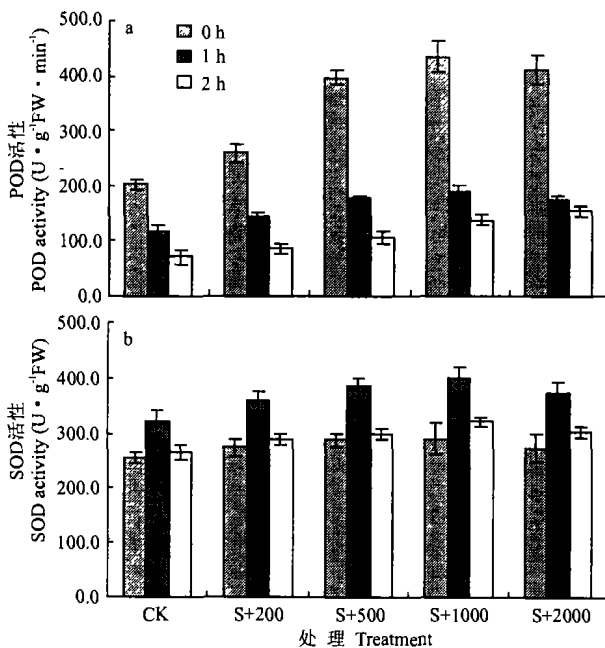


图4 外源NO对杨树叶片SOD和POD酶活性的影响
Fig.4 Effect of NO on the activities of SOD and POD in poplar leaves.
片SOD活性上升,而长时间干旱处理(3 h)则导致SOD活性下降($P < 0.01$),但仍高于对照组.其中200、500、1 000和2 000 $\mu mol \cdot L^{-1}$ SNP将干旱处理

1 h的杨树SOD的活性分别提高20.60%、33.18%、37.78%和31.94%.另一方面,200、500、1 000和2 000 $\mu mol \cdot L^{-1}$ SNP均能提高杨树叶片SOD的活性.在相同SNP浓度处理中,干旱1 h的杨树明显高于其它两个处理组,而干旱2 h的杨树叶片SOD活性则明显降低,极易发生过氧化伤害.

4 讨论

NO是一种非常活跃的分子,对氧化胁迫状态下引起的损伤具有保护作用,在植物体内主要通过一氧化氮合成酶(NOS)和硝酸还原酶(NR)催化合成^[27,30],也可由非酶促的氧化还原反应产生,参与多种生化反应^[8,11,18].NO有较高的脂溶性,易穿过细胞膜,因而易在植物体中扩散,是一种重要的植物信号分子,调节不同的胁迫反应. Foissner等^[11]用真菌激发子诱导烟草植物NO的迅速合成.近十年研究证明,NO参与许多重要的生理过程如生长发育,病原体防御反应,细胞凋亡,胁迫适应等. SNP是一种重要的NO供体, Delledonne等^[7]证明0.5 $mol \cdot L^{-1}$ 的SNP能产生2.0 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 的NO.在干旱条件下,NO参与水分胁迫的耐受. Bray等^[6]研究报道,当植物受干旱胁迫时,NO处理使植物对干旱产生耐受. Carlos等用SNP对离体叶片进行预处理,与对照组相比,NO处理植物耐受干旱胁迫能力升高达15%^[13].外源NO对杨树干旱胁迫具有明显的缓解作用(图1、2、3),这一结果与Garcia-Mata等^[13,14]研究NO供体提高小麦叶片含水率的结果一致.这是由于水分胁迫下NO能够诱导叶片气孔关闭,增加气孔阻力,降低叶片的水分蒸腾作用,进而提高了叶片含水率.随干旱时间的延长,NO对不同强度水分胁迫影响差异不明显.不同浓度SNP处理的杨树叶片Pn呈逐渐降低趋势(图2),低浓度SNP处理组的Pn与对照组之间差异不显著,而当SNP浓度超过1 000 $\mu mol \cdot L^{-1}$ 时,叶片Pn明显下降,表明NO具有双重性^[26],对植物光合作用具有一定的调节作用.

经干旱胁迫处理后,杨树叶片Pn下降说明树木叶片光合作用能力降低;随着干旱胁迫的时间延长, F_v/F_m 和 F_v/F_o 值升高(图3),意味着树木光合PSII原初光能转换效率及PSII潜在活力下降,树木将过多的光能利用荧光的形式或热能耗散,以保护光合作用机构免于强光破坏^[25],水分胁迫下叶片可变荧光的提高,主要是由于 CO_2 供应及同化受阻,叶片吸收的光能超过用于产生ATP和NADPH

之所需,导致可变荧光或叶温的提高.从图3中可以看出,NO供体SNP没使 F_o 受到影响,却显著提高了最大荧光 F_m 值,并使可变荧光与初始荧光 F_o 的比值有所增加.1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ SNP对杨树影响最为明显,SNP对杨树的影响效应随SNP浓度的增加而增加.同样经过SNP处理的叶片随干旱时间延长 F_m/F_o 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 下降,表明在水分胁迫下NO能提高PSII电子传递的效率,相对降低了PSII的还原状态,对叶片光合器官免受过量的光能的伤害起重要作用.随SNP处理浓度的增大,不同干旱条件下杨树叶片 F_m/F_o 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 值之间差异降低,原因有待于进一步研究.

植物遭受逆境胁迫伤害的主要特征之一是活性氧代谢的失调^[1,22],SOD和POD是植物体内自由基清除系统的两种主要酶,它们活性的变化在一定程度上反映机体内自由基的代谢概况^[21].在不同强度水分胁迫下,杨树叶片SOD、POD的活性变化不同,当短期水分胁迫时(1h),杨树叶片SOD活性迅速增加,而POD活性则降低,随干旱时间的延长(3h),叶片SOD、POD活性均下降,表明活性氧的生成和清除相互平衡,树木可以抵御活性氧的攻击及短时间干旱胁迫引起的伤害;但随着干旱胁迫时间的增加,活性氧大量产生,而SOD和POD活性增加的幅度较小甚至下降(图4),此时叶片中活性氧的清除与产生间的平衡被破坏,导致树木细胞易受活性氧的攻击.当用SNP处理后,杨树叶片SOD、POD的活性明显高于对照组,外源NO能一定程度提高抗氧化能力,并呈现浓度效应.NO对杨树叶片SOD、POD活性均具有增强作用,其中对SOD活性的增强不及对POD明显.

参考文献

- 1 Beauchamp C, Fridovich I. 1971. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Anal Biochem*, **44**(1):276~287
- 2 Beligni MV, Lamattina L. 2000. Nitric oxide stimulates seed germination and de-etiolation, and inhibits hypocotyl elongation, three light-inducible responses in plants. *Planta*, **210**:215~221
- 3 Beligni MV, Lamattina L. 1999. Nitric oxide protects against cellular damage produced by methylviologen herbicides in potato plants. *Nitric Oxide*, **3**(3):199~208
- 4 Beligni MV, Lamattina L. 1999. Is nitric oxide toxic or protective? *Trends Plant Sci*, **4**(8):299~300
- 5 Bolwell GP. 1999. Role of active oxygen species and NO in plant defense responses. *Curr Opin Plant Biol*, **2**:287~294
- 6 Bray EA. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends Plant Sci*, **2**:48~54
- 7 Delledonne M, Xia YJ, Dixon RA, et al. 1998. Nitric oxide functions as a signal in plant disease resistance. *Nature*, **394**:585~588
- 8 Durner J, Klessig DF. 1999. Nitric oxide as a signal in plants. *Curr Opin Plant Biol*, **2**:369~374
- 9 Durner J, Wendehenne D, Klessig DF. 1998. Defense gene induction in tobacco by nitric oxide, cyclic GMP and cyclic ADP ribose. *Proc Natl Acad Sci USA*, **95**:10328~10333
- 10 Durner J, Klessig DF. 1996. Salicylic acid is a modulator of tobacco and mammalian catalases. *J Biol Chem*, **271**(45):28492~28502
- 11 Foissner I, Wendehenne D, Langebartels C, Durner J. 2000. In vivo imaging of an elicitor-induced nitric oxide burst in tobacco. *Plant J*, **23**(6):817~824
- 12 Frank S, Kämft H, Poddar M, et al. 2000. Identification of copper/zinc superoxide dismutase as a nitric oxide-regulated gene in human(HaCaT) keratinocytes: Implications for keratinocyte proliferation. *Biochem J*, **346**(3):719~728
- 13 García-Mata C, Lamattina L. 2001. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress. *Plant Physiol*, **126**:1196~1204
- 14 García-Mata C, Lamattina L. 2002. Nitric oxide and abscisic acid cross talk in guard cells. *Plant Physiol*, **128**(3):790~792
- 15 Hammerschmidt R, Nuckles EM, Kuc J. 1982. Association of enhanced peroxidase activity with induced systemic resistance of cucumber to *Colletotrichum lagenarium*. *Physiol Plant Pathol*, **20**:73~82
- 16 He W-M(何维明), Ma F-Y(马风云). 2000. Effects of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), **24**(5):630~634(in Chinese)
- 17 Ji XB, Hollocher TC. 1988. Mechanism for nitrosation of 2, 3-diaminonaphthalene by *Escherichia coli*: Enzymatic production of NO followed by O_2^- dependent chemical nitrosation. *Appl Environ Microbiol*, **54**(7):1791~1794
- 18 Ji XB, Hollocher TC. 1988. Reduction of nitrite to nitric oxide by enteric bacteria. *Biochem Biophys Res Commun*, **157**:106~108
- 19 Kelm M, Dahmann R, Wink D. 1997. The nitric oxide/superoxide, Insights into the biological chemistry of the NO/O_2^- interaction. *J Biol Chem*, **272**(15):9922~9932
- 20 Knowles RG, Moncada S. 1994. Nitric oxide synthases in mammals. *Biochem J*, **298**:249~258
- 21 Liu H-X(刘鸿先), Zeng S-X(曾韶西), Wang Y-R(王以柔). 1985. The effect of low temperature on superoxide dismutase in various organelles of cucumber seedlings cotyledon with different cold tolerance. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **11**:46~57(in Chinese)
- 22 Navari-Izzo F. 1996. Superoxide generation in relation to dehydration and rehydration. *Biochem Soc Trans*, **24**:447~450
- 23 Neill St, Desikan R, Hancock J. 2003. Nitric oxide as a mediator of ABA signaling in stomatal guard cells. *Bulg J Plant Physiol*, (Special Issue):124~132
- 24 Pedrosa MC, Durzan DJ. 2000. Effect of different gravity environments on DNA fragmentation and cell death in *Kalanchoe* leaves. *Ann Bot*, **86**:983~994
- 25 Ren H-X(任红旭), Chen X(陈雄), Sun G-J(孙国钧), et al. 2000. Response of wheat seedlings with different drought resistance to water deficiency and NaCl stresses. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **11**(5):718~722(in Chinese)
- 26 Shen W-B(沈文彪). 2003. Nitrate reductase is also a nitric oxide-synthesis enzyme in plants. *Plant Physiol Commu* (植物生理学通讯), **39**(4):168~170
- 27 Wendehenne D, Pugin A, Klessig DF, et al. 2001. Nitric oxide: comparative synthesis and signaling in animal and plant cells. *Trends Plant Sci*, **6**(4):177~183
- 28 Wildt J, Kley D, Rockel A, et al. 1997. Emission of NO from several higher plant species. *J Geophys Res*, **102**:5919~5927
- 29 Wojtaszek P. 2000. Nitric oxide in plants: To NO or not to NO. *Phytochemistry*, **54**:1~4
- 30 Yamasaki H, Shanihohi SY, Takahashi S. 1999. An alternative pathway for nitric oxide production in plant: New feature of an old enzyme. *Trends Plant Sci*, **4**(4):128~129
- 31 Zhao Z-G(赵志光), Tan L-L(谭玲玲), Wang S-M(王锁民), et al. 2002. Progress in the studies of nitric oxide in plants. *Chin Bull Bot* (植物学通报), **19**(6):659~665(in Chinese)

作者简介 王 淼,男,1964年生,副研究员,主要从事树木生理生态学研究,发表论文50余篇. E-mail: wangmiao@iae.ac.cn