

强光胁迫下外源 NO 对霍山石斛叶绿素荧光和抗氧化系统的影响

樊洪泓¹, 李廷春^{1,2}, 李正鹏^{1,3}, 林毅^{1*}, 蔡永萍¹

(¹安徽农业大学生命科学学院, 合肥 230036; ²安徽省烟草研究所, 合肥 230031; ³安徽科技学院, 安徽凤阳 233100)

摘要: 以兼性景天酸代谢 (CAM) 植物霍山石斛 (*Dendrobium huoshanense* C. Z. Tang et S. J. Cheng) 为材料, 研究强光胁迫条件下, 外源 NO 对其叶绿素荧光和抗氧化系统的影响。结果表明: 0.1 mmol · L⁻¹ 硝普钠 (SNP) 处理提高了其光合系统 II (PS II) 的光能转换效率和潜在活性, 增加了过剩光能的非光化学耗散, 缓解了光抑制的发生, 同时通过增强抗氧化系统的活性氧清除能力, 有效保护了光合机构免受强光胁迫的伤害, PS II 反应中心得以较快恢复。而经 0.5 mmol · L⁻¹ SNP 处理后, 霍山石斛的光能转换系统未能通过有效的光能转换和非光化学反应耗散过剩的光能, 降低了抗氧化系统中 SOD、POD 和 CAT 的活性, 加剧了 PS II 反应中心光抑制的发生。

关键词: 霍山石斛; 一氧化氮; 强光胁迫; PS II

中图分类号: S 682.31 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2008) 08-1215-06

Effects of Exogenous Nitric Oxide on The Chlorophyll Fluorescence and Antioxidant System of *Dendrobium huoshanense* Under High Light Stress

FAN Hong-hong¹, LI Ting-chun^{1,2}, LI Zheng-peng^{1,3}, LIN Yi^{1*}, and CAI Yong-ping¹

(¹School of Life Science, Anhui Agriculture University, Hefei 230036, China; ²Anhui Provincial Tobacco Research Institute, Hefei 230031, China; ³School of Life Science, Anhui Science and Technology University, Fengyang, Anhui 233100, China)

Abstract: In this paper, the effects of NO donor sodium nitroprusside (SNP) on the chlorophyll fluorescence and antioxidant system of *Dendrobium huoshanense* under high light stress were studied. The result showed that the efficiency of light energy conversion and nonphotochemical dissipation of excess light energy for photosystem II were improved, and the capacity of scavenging active oxygen for antioxidant system was increased as well by presoaking with 0.1 mmol · L⁻¹ SNP, which alleviated the photoinhibition on leaves of *Dendrobium huoshanense* significantly. Therefore the PS II was protected efficiently and the recovery was faster. On the contrary, the leaves presoaked in 0.5 mmol · L⁻¹ SNP were severely inhibited by the high light and the enzyme activities of SOD, POD and CAT were decreased.

Key words: *Dendrobium huoshanense*; NO; high light stress; PS II

霍山石斛 (*Dendrobium huoshanense* C. Z. Tang et S. J. Cheng) 是兰科多年生附生草本植物, 多分布在 300 ~ 700 m 的低山区, 河边山谷旁的悬崖, 以及阴凉湿润透风的环境中。石斛是兼性景天酸代谢 (CAM) 植物 (苏文华和张光飞, 2003), 其生长对生态环境要求十分严格, 对光强变化较为敏感。在自然光下, 光强超过 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, Φ_{psII} 和 Fv/Fm 急剧下降, 叶片即发生严重光抑制 (蔡永萍等, 2004), 所以一直认为石斛喜荫不耐强光, 各地栽培都进行遮荫或栽培于林荫下。

一氧化氮 (NO) 是具有生物活性和信号转导作用的易扩散分子, 参与生物体内重要代谢过程,

收稿日期: 2008-03-03; 修回日期: 2008-07-08

基金项目: 安徽省教育厅自然科学重点科研项目 (2006KJ054A)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: lylllra@mail.hf.ah.cn; Tel: 0551-5786406)

不仅对植物的许多生命活动如种子萌发 (Giba et al., 2003)、叶片扩展 (Leshem & Haramaty, 1996)、根系生长 (Pagnussat et al., 2002) 以及细胞的程序性死亡等 (Tu et al., 2003) 具有直接的生理调节功能, 而且作为防御反应中的关键信使, 参与了植物对外界多种环境胁迫因子的应答。前人对 NO 如何缓解盐害 (樊怀福 等, 2006)、铝毒害 (Tian et al., 2007)、水分胁迫 (相昆 等, 2006) 以及热害 (Yang et al., 2006) 等方面已有较为深入的研究, 对 NO 在光合系统光能转换过程中的作用也有相关报道 (Takahashi & Yamasaki, 2002; Wodala et al., 2005)。目前关于 NO 在 C₃、C₄ 和木本植物逆境中的生理调节作用已有较多报道 (Yang et al., 2004; 王森 等, 2005), 但 NO 对兼性 CAM 植物的生理代谢是否有调节功能, 能否缓解强光胁迫、强光下如何调节光能转换, 仍缺乏系统研究。

本试验中以霍山石斛为材料, 研究强光胁迫下外源 NO 对其叶绿素荧光和抗氧化系统的影响, 旨在探讨 NO 在石斛光抑制及修复过程中的作用, 为了解 NO 对兼性 CAM 植物的生理调节功能, 研究光抑制发生过程中 NO 在光能转换过程中的作用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料和处理

霍山石斛选自安徽省霍山县石斛繁殖基地, 2006 年 10 月 7 日起苗并盆栽, 盆高 20 cm, 内径 25 cm, 基质为碎石加粗砂, 每盆 3 株。盆栽苗置于栽培石斛生长的环境下, 常规管理。2007 年 4—6 月选择大小一致、长势良好的盆栽石斛置于光照培养箱 (12 h 光照培养, 光强 150 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 25 $^{\circ}\text{C}$, 湿度 70%; 12 h 暗培养, 18 $^{\circ}\text{C}$, 湿度 70%), 随机分 3 组, 每组 3 盆, 进行 NO 处理, 所用 NO 供体为硝普钠 (sodium nitroprusside, SNP), 浓度分别为 0.1 和 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ (汤绍虎 等, 2007)。6 d 后进行强光 (光强 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 25 $^{\circ}\text{C}$, 湿度 70%) 胁迫, 胁迫 4 h 后进行暗恢复。以未经 SNP 处理的植株为对照。

1.2 叶绿素荧光参数的测定

用德国 WALZ 公司生产的 PAM-2100 便携式脉冲可调制式荧光测定仪, 设定饱和和脉冲时间长 800 ms, 脉冲频率为 20 s, 脉冲光强 3 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 作用光强为 150 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的条件下, 测定强光胁迫前、强光胁迫过程中和暗恢复 24 h 后的叶绿素荧光参数。其中, 强光胁迫过程中每小时测定 1 次, 暗恢复过程中每 4 h 测定 1 次。每个处理取 3 片叶, 经暗适应 20 min 后, 测定初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m)、光系统 II (PS II) 最大光化学效率 (F_v/F_m)。作用光打开后, 在远红光下测定最小荧光 (F_0')、最大荧光 (F_m') 和稳态荧光 (F_s), 以荧光慢诱导模式测定实时荧光 (F_t)。PS II 反应中心的实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和非光学猝灭系数 (NPQ), 参照 Genty 等 (1989) 的方法进行计算。 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s) / F_m'$, $\text{NPQ} = F_m/F_m' - 1$ (Demmig-Adams et al., 1996)。叶绿素荧光参数光化学猝灭系数 q_L , 非光化学猝灭系数 Φ_{NO} 和 Φ_{NPQ} , 参照 Kramer 等 (2004) 的方法计算。 $q_L = [(F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')] \cdot (F_0'/F_s)$, $\Phi_{\text{NO}} = 1 / [\text{NPQ} + 1 + q_L (F_m/F_0 - 1)]$, $\Phi_{\text{NPQ}} = 1 - \Phi_{\text{PSII}} / [\text{NPQ} + 1 + q_L (F_m/F_0 - 1)]$ 。“lake model”是将所有 PS II 反应中心看作是一个相互连接的反应中心, 并拥有共同的天线系统。“lake model”更能确切反应光能转换系统的运转状态 (Calatayud et al., 2006)。

1.3 抗氧化酶活性的测定

在强光胁迫前、强光胁迫后、暗恢复 24 h 后, 分别取每个处理的 3~5 片叶测定抗氧化酶活性。超氧化物歧化酶 (SOD) 活性的测定按陈贻竹和帕特森 (1988) 的方法, 以每 min 抑制氮蓝四唑 (NBT) 光还原 50% 为一个酶活力单位 (U), 酶的活性以 $\text{U} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}\text{FM}$ 表示; 过氧化物酶 (POD) 活性采用愈创木酚法 (陈贻竹和帕特森, 1988) 测定, 以每 min 减少值 0.01 所需酶量为一个活性单位 (U), 酶活性以 $\text{U} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}\text{FM}$ 表示; 过氧化氢酶 (CAT) 活性的测定采用 Cakmak

和 Marschner (1992) 的方法, CAT 活性以每 min 减少 0.01 所需的酶量为一个活性单位 (U), 活性以 $U \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{FM}$ 表示。重复 3 次, 取平均值。

2 结果与分析

2.1 强光胁迫过程中外源 NO 对霍山石斛叶片 PS II 潜在光化学效率的影响

F_v/F_m 是 PS II 的最大光化学效率, 是光抑制的重要诊断指标之一 (许大全, 2002)。由图 1 可以看出, 在强光处理前、中、后整个过程中, 霍山石斛的 F_v/F_m 呈“V”字形变化, 在强光 ($800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 处理 4 h 后最低。在强光胁迫前, 各处理间的 F_v/F_m 变化不大, 0.5 和 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 SNP 也没有明显影响 F_v/F_m 。强光胁迫 4 h 后, SNP 处理对霍山石斛的 F_v/F_m 产生了明显影响, 三者出现极显著差异, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理的 F_v/F_m 高于对照 46.2%, 而 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的 F_v/F_m 低于对照 36.44%。移除强光源后, 霍山石斛进入缓慢的暗恢复过程, 但对照、0.1 和 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理间的 F_v/F_m 仍保持显著差异 ($P < 0.05$)。24 h 后, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理恢复到正常水平, 对照的 F_v/F_m 仍较低, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的 F_v/F_m 恢复最慢。说明在 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强下, 霍山石斛发生了严重的光抑制现象; $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理缓解了 F_v/F_m 的下降程度, 叶片保持较高的潜在的光化学转换效率, 恢复较快; 而较高浓度 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理加剧了 F_v/F_m 的下降程度, 对 PS II 的调控起到了负面效应, 加剧了光抑制的发生。

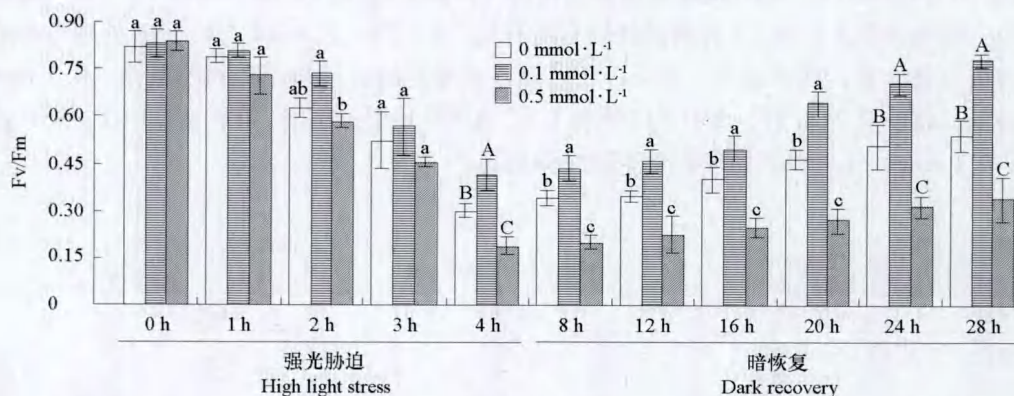


图 1 强光胁迫过程中 SNP 对 F_v/F_m 的影响

不同大小写字母表示相同光强胁迫条件下不同处理间在 0.01 和 0.05 水平差异显著。下同。

Fig. 1 Effects of SNP on F_v/F_m in the process of high light stress

Presented letters are used to identify the significant levels between different treatments under the same light stress,

$P < 0.01$ (A, B, C), $P < 0.05$ (a, b, c). The same below.

2.2 强光胁迫过程中外源 NO 对霍山石斛 F_0 、 F_m 、 Φ_{PSII} 、NPQ、 qL 、 Φ_{NO} 和 Φ_{NPQ} 的影响

表 1 表明, 在光强为 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的条件下, 3 个处理的叶绿素荧光参数 F_0 、 F_m 、 Φ_{PSII} 等的测定结果无显著差异; 强光处理 4 h 后, 各处理的叶绿素荧光参数出现显著变化, 处理间的差异也达到显著水平, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的 F_m 、 Φ_{PSII} 、 Φ_{NPQ} 和 NPQ 最高, F_0 、 Φ_{NO} 最低。而 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的荧光参数出现与 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理相反的变化, F_m 、 Φ_{PSII} 、 Φ_{NPQ} 和 NPQ 最低, F_0 、 Φ_{NO} 最高, 说明 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理后的霍山石斛叶片受强光破坏的程度更为严重。

暗恢复 24 h 后, 由各参数值的变化可以看出, 3 个处理的 PS II 均逐渐恢复, 以 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的恢复最快, 而 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的恢复最为缓慢, 与对照表现出显著的差异。可见, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理后, PS II 反应中心一方面通过维持较高的实际光化学效率, 一方面增加

了对过剩光能的非光化学耗散, 保护了 PS II 的正常运转, 而 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理降低了实际光化学效率, 未能及时有效地耗散过剩的光能, 加剧了 PS II 反应中心的破坏。

表 1 强光胁迫过程中 SNP 对叶绿素荧光参数 F_o 、 F_m 、 Φ_{PSII} 、 qL 、 Φ_{NO} 、 Φ_{NPQ} 和 NPQ 的影响

Table 1 Effects of SNP on chlorophyll fluorescence parameters F_o , F_m , Φ_{PSII} , qL , Φ_{NO} , Φ_{NPQ} and NPQ in the process of high light stress

光照处理 Light treatment	SNP/ ($\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$)	F_o	F_m	Φ_{PSII}	qL	Φ_{NO}	Φ_{NPQ}	NPQ
强光胁迫前 Before high	0	$0.179 \pm 0.011a$	$1.071 \pm 0.011a$	$0.463 \pm 0.011a$	$0.498 \pm 0.033a$	$0.238 \pm 0.035a$	$0.299 \pm 0.006b$	$0.723 \pm 0.043b$
light stress	0.1	$0.180 \pm 0.015a$	$1.071 \pm 0.021a$	$0.454 \pm 0.015a$	$0.472 \pm 0.025a$	$0.253 \pm 0.012a$	$0.293 \pm 0.009b$	$0.62 \pm 0.051b$
	0.5	$0.175 \pm 0.009a$	$0.992 \pm 0.013b$	$0.439 \pm 0.024a$	$0.463 \pm 0.017a$	$0.211 \pm 0.018a$	$0.350 \pm 0.015a$	$1.588 \pm 0.084a$
强光胁迫 4 h After 4 h high	0	$0.197 \pm 0.005ab$	$0.262 \pm 0.011b$	$0.087 \pm 0.021a$	$0.297 \pm 0.027a$	$0.756 \pm 0.026B$	$0.157 \pm 0.014B$	$0.221 \pm 0.009B$
light stress	0.1	$0.188 \pm 0.007b$	$0.295 \pm 0.009a$	$0.121 \pm 0.018a$	$0.311 \pm 0.026a$	$0.615 \pm 0.012C$	$0.264 \pm 0.011A$	$0.448 \pm 0.017A$
	0.5	$0.203 \pm 0.006a$	$0.241 \pm 0.011b$	$0.042 \pm 0.011b$	$0.288 \pm 0.019a$	$0.849 \pm 0.008A$	$0.113 \pm 0.008C$	$0.122 \pm 0.010C$
暗恢复 24 h After 24 h	0	$0.253 \pm 0.011b$	$0.540 \pm 0.013c$	$0.264 \pm 0.023b$	$0.414 \pm 0.035b$	$0.468 \pm 0.01B$	$0.270 \pm 0.015B$	$0.736 \pm 0.028B$
dark recovery	0.1	$0.185 \pm 0.013c$	$0.641 \pm 0.015a$	$0.310 \pm 0.016a$	$0.507 \pm 0.013a$	$0.274 \pm 0.011C$	$0.416 \pm 0.008A$	$1.018 \pm 0.033A$
	0.5	$0.410 \pm 0.019a$	$0.574 \pm 0.010b$	$0.214 \pm 0.009c$	$0.454 \pm 0.027ab$	$0.702 \pm 0.013A$	$0.089 \pm 0.006C$	$0.263 \pm 0.011C$

2.3 强光胁迫过程中, 外源 NO 对霍山石斛 POD、SOD、CAT 酶活性的影响

由图 2 可知, 强光胁迫过程中, SNP 处理对石斛叶片 SOD、POD 和 CAT 的活性具有显著影响。强光胁迫前, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理均能明显提高 3 种酶的活性, 而 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理则具有相反的效应。强光胁迫 4 h 后, 3 种酶活性均有所升高, 0.1 和 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理与对照三者间出现显著或极显著差异, 其中以 $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的酶活性最高, 对照其次, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理最低。暗恢复 24 h 后, SOD、POD 和 CAT 的活性均明显下降, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的酶活性最低, $0.1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理的酶活性保持最高。

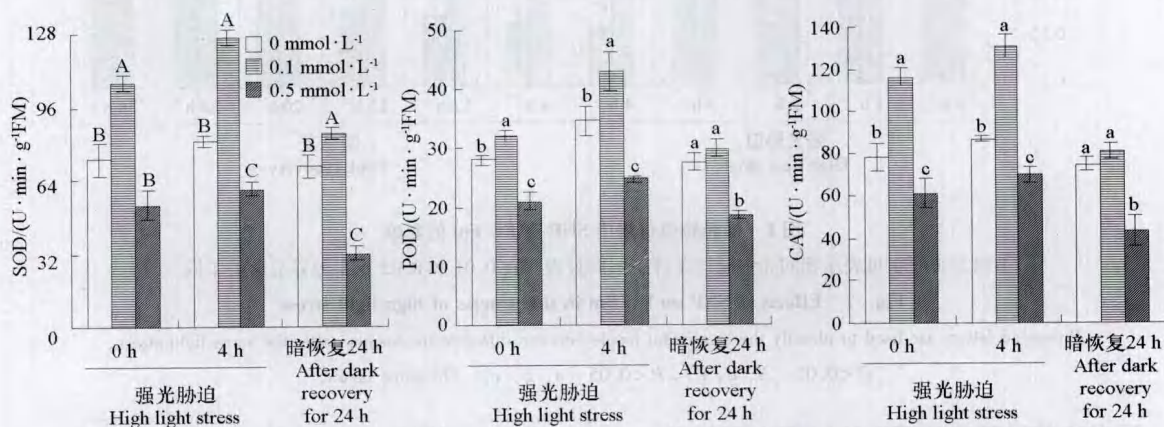


图 2 强光胁迫过程中 SNP 对 POD、SOD、CAT 酶活性的影响

Fig. 2 Effects of SNP on the activity of POD, SOD and CAT enzymes in the process of high light stress

3 讨论

NO 具有信号分子的作用, 可以减少非生物胁迫下植物体内活性氧的积累, 缓解各种胁迫造成的氧化损伤, 从而增强植物的适应能力 (张绪成 等, 2005)。但外源 NO 浓度过高 ($>10^{-3} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 对生物体有毒害作用 (任小林 等, 2004)。Beligni 和 Lamattina (1999) 提出了 NO 对植物具有双重性。前人在关于 NO 对植物的双重性 (王宪叶 等, 2004; 张华 等, 2005) 研究中发现, 以 SNP 作为外源 NO 的供体, 0.1 和 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 是两个较普遍认同的临界浓度 (汤绍虎 等, 2007)。

本试验采用了 0.1 和 0.5 mmol · L⁻¹ SNP 处理来研究强光胁迫下外源 NO 对霍山石斛光能转换及其抗氧化系统的影响, 发现 NO 对石斛这种兼性 CAM 植物的双重作用, 与在 C3、C4、以及木本植物中表现出的效用相似。低浓度的外源 NO 具有积极的生理调节作用, 高浓度的外源 NO 可能会抑制或破坏植物正常的生理代谢。

光能吸收转换是一个复杂的生理过程, 不同试验材料和处理方法可能会使试验产生有差异的结果。Takahashi 和 Yamasaki (2002) 以内囊体膜为试验材料, 对 NO 可逆抑制叶绿体光合磷酸化的研究中, 认为 NO 可以可逆抑制电子传递和质子梯度的形成, 并进一步抑制光合磷酸化。而 Yang 等 (2004) 在研究 NO 对离体完整的马铃薯叶片叶绿素荧光参数影响的过程中发现, 在非逆境状态下, 外源 NO 对叶片 PS II 的影响是由 NO 供体浓度和 NO 作用时间两个因素决定的, 0.15 mmol · L⁻¹ 及其以上的 SNP 浓度可明显降低 Fm 和 Fv/Fm, 并且连续光照 (PAR150 μmol · m⁻² · s⁻¹) 8 ~ 12 h 后可加剧 Fm、Fv/Fm、Φ_{PSII} 的下降。本试验与 Yang 等 (2004) 的研究结果有相似之处, 在 150 μmol · m⁻² · s⁻¹ 光照条件下, 0.5 mmol · L⁻¹ 的 SNP 浓度处理降低了霍山石斛的 Fm、Fv/Fm 和 Φ_{PSII}。而进一步研究发现, 强光胁迫处理对霍山石斛的光能转换系统产生了较为明显的影响, PS II 活性下调, 这可能与霍山石斛喜荫生, 对光强变化较为敏感有关 (蔡永萍 等, 2005); 经低浓度 0.1 mmol · L⁻¹ SNP 处理后, 抗氧化酶活性的增强, 积极有效地清除了强光胁迫所产生的活性氧, 缓解了强光对霍山石斛的胁迫作用, 为霍山石斛光能转换系统的正常运行和快速恢复奠定了基础。

References

- Beligni M V, Lamattina L. 1999. Is nitric oxide toxic or protective? Trends in Plant Science, 4: 299 - 300.
- Cai Yong-ping, Li Ling, Li He-sheng, Luo Bing-shan, Lin Yi. 2004. Daily change of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Dendrobium huoshanense*. Acta Horticulturae Sinica, 31 (6): 778 - 783. (in Chinese)
- 蔡永萍, 李玲, 李合生, 骆炳山, 林毅. 2004. 霍山石斛叶片光合速率和叶绿素荧光参数的日变化. 园艺学报, 31 (6): 778 - 783.
- Cai Yong-ping, Li Ling, Li He-sheng, Luo Bing-shan, Lin Yi. 2005. Leaf photosynthetic characteristics and its response for light intensity of three species of *Dendrobium Sw* in Huoshan County. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 36 (4): 586 - 590. (in Chinese)
- 蔡永萍, 李玲, 李合生, 骆炳山, 林毅. 2005. 霍山县 3 种石斛叶片光合特性及其对光强的响应. 中草药, 36 (4): 586 - 590.
- Cakmak I, Marschner H. 1992. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. Plant Physiology, 98 (4): 1222 - 1227.
- Calatayud A, Roca D, Martínez P F. 2006. Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiology and Biochemistry, 44 (10): 564 - 573.
- Chen Yi-zhu, Patterson B D. 1988. The effect of chilling temperature on the level of superoxide dismutase, catalase and hydrogen peroxide in some plant leaves. Acta Phytobiologica Sinica, 14 (4): 323 - 328. (in Chinese)
- 陈贻竹, 帕特森. 1988. 低温对植物叶片中超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢水平的影响. 植物生理学报, 14 (4): 323 - 328.
- Demmig-Adams B, Adams III W W, Barker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoeven A S. 1996. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation to of excess excitation. Physiol Plant, 98 (2): 253 - 264.
- Fan Huai-fu, Guo Shi-rong, Du Chang-xia, Jiao Yan-sheng, Li Na-na, Duan Jiu-ju. 2006. Effects of exogenous NO on NO₃⁻-N, NH₄⁺-N and soluble protein contents and NR activities in cucumber seedlings under NaCl stress. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 26 (10): 2063 - 2068. (in Chinese)
- 樊怀福, 郭世荣, 杜长霞, 焦彦生, 栗娜娜, 段九菊. 2006. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下黄瓜幼苗氮化合物和硝酸还原酶活性的影响. 西北植物学报, 26 (10): 2063 - 2068.
- Genty B, Briantais J M, Baker N R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochim Biophys Acta, 990: 87 - 92.
- Giba Z, Grubisic D, Konjevic R. 2003. Nitrogen oxides as environmental sensors for seeds. Seed Science Research, 13: 187 - 196.

- Kramer D M, Johnson G, Kiirats O, Edwards G E. 2004. New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 79 (2): 209–218.
- Leshem Y Y, Haramaty E. 1996. The characterisation and contrasting effects of the nitric oxide free radical in vegetative stress and senescence of *Pisum sativum* Linn. foliage. *Journal of Plant Physiology*, 148 (3–4): 258–263.
- Pagnussat G C, Simontacchi M, Puntarulo S, Lamattina L. 2002. Nitric oxide is required for root organogenesis. *Plant Physiology*, 129: 854–956.
- Ren Xiao-lin, Zhang Shao-ying, Yu Jian-na. 2004. Nitric oxide and its role in maturation and senescence in plant. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 24 (1): 167–171. (in Chinese)
- 任小林, 张颖, 于建娜. 2004. 一氧化氮与植物成熟衰老的关系. *西北植物学报*, 24 (1): 167–171.
- Su Wen-hua, Zhang Guang-fei. 2003. The photosynthesis pathway in leaves of *Dendrobium officinale*. *Acta Phytocologica Sinica*, 27 (5): 631–637. (in Chinese)
- 苏文华, 张光飞. 2003. 铁皮石斛叶片光合作用的碳代谢途径. *植物生态学报*, 27 (5): 631–637.
- Takahashi S, Yamasaki H. 2002. Reversible inhibition of photophosphorylation in chloroplasts by nitric oxide. *FEBS Letter*, 512 (1–3): 145–148.
- Tang Shao-hu, Zhou Qi-gui, Sun Min, Mao Wei. 2007. Effects of exogenous nitric oxide on seed germination, seedling growth and physiological characteristics of cucumber under osmotic pressure. *Scientia Agricultura Sinica*, 40 (2): 419–425. (in Chinese)
- 汤绍虎, 周启贵, 孙敏, 毛薇. 2007. 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. *中国农业科学*, 40 (2): 419–425.
- Tian Qiu-ying, Sun Dong-hua, Zhao Min-gui, Zhang Wen-hao. 2007. Inhibition of nitric oxide synthase (NOS) underlies aluminum-induced inhibition of root elongation in *Hibiscus moscheutos*. *New Phytologist*, 174 (2): 322–331.
- Tu Jie, Shen Wen-biao, Xu Lang-lai. 2003. Regulation of nitric oxide on the aging process of wheat leaves. *Acta Botanica Sinica*, 45 (9): 1055–1062.
- Wang Miao, Li Qiu-rong, Fu Shi-lei, Xiao Dong-mei, Dong Bai-li. 2005. Effects of exogenous nitric oxide on drought-resistance of poplar. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16 (5): 805–810. (in Chinese)
- 王淼, 李秋荣, 付士磊, 肖冬梅, 董百丽. 2005. 一氧化氮对杨树耐旱性的影响. *应用生态学报*, 16 (5): 805–810.
- Wang Xian-ye, Shen Wen-biao, Xu Lang-lai. 2004. Exogenous nitric oxide alleviates osmotic stress-induced membrane lipid peroxidation in wheat seedling leaves. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 30 (2): 195–200. (in Chinese)
- 王宪叶, 沈文彪, 徐朗莱. 2004. 外源一氧化氮对渗透胁迫下小麦幼苗叶片膜脂过氧化的缓解作用. *植物生理与分子生物学报*, 30 (2): 195–200.
- Wodala B, Deák Z, Vass I, Erdei L, Horváth F. 2005. Nitric oxide modifies photosynthetic electron transport in pea leaves. *Acta Biologica Szegediensis*, 49 (1–2): 7–8.
- Xiang Kun, Li Xian-li, Wang Xiao-fang, Gao Dong-sheng. 2006. Effects of exogenous nitric oxide on the chlorophyll fluorescence parameters of walnut under water stress. *Journal of Fruit Science*, 23 (4): 616–619. (in Chinese)
- 相昆, 李宪利, 王晓芳, 高东升. 2006. 水分胁迫下外源 NO 对核桃叶绿素荧光的影响. *果树学报*, 23 (4): 616–619.
- Xu Da-quan. 2002. *Photosynthesis efficiency*. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers. (in Chinese)
- 许大全. 2002. 光合作用效率. 上海: 上海科技出版社.
- Yang J D, Zhao H L, Zhang T H, Yun J F. 2004. Effects of exogenous nitric oxide on photochemical activity of photosystem II in potato leaf tissue under non-stress condition. *Acta Bot Syn*, 46: 1009–1014.
- Yang Jia-ding, Yun Jian-ying, Zhang Tong-hui, Zhao Ha-lin. 2006. Pre-soaking with nitric oxide donor SNP alleviates heat shock damages in mung bean leaf discs. *Botanical Studies*, 47: 129–136.
- Zhang Hua, Sun Yong-gang, Zhang Fan, Nie Li, Shen Wen-biao, Xu Lang-lai. 2005. Effects of exogenous nitric oxide donor on germination and activities of hydrolytic enzymes in wheat seed under osmotic stress. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 31 (3): 241–246. (in Chinese)
- 张华, 孙永刚, 张帆, 聂理, 沈文彪, 徐朗莱. 2005. 外源一氧化氮供体对渗透胁迫下小麦种子萌发和水解酶活性的影响. *植物生理与分子生物学报*, 31 (3): 241–246.
- Zhang Xu-cheng, Shangguan Zhou-ping, Gao Shi-ming. 2005. Regulation mechanism of nitric oxide to plant growth and development. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 25 (4): 812–818. (in Chinese)
- 张绪成, 上官周平, 高世铭. 2005. NO 对植物生长发育的调控机制. *西北植物学报*, 25 (4): 812–818.