

外源 NO 对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗叶绿素荧光参数和光合速率的影响

曹 慧^{1,2,*}, 王孝威¹, 邹岩梅², 束怀瑞^{2,*}

(¹潍坊学院生物工程学院, 山东潍坊 261061; ²国家苹果工程技术研究中心, 山东泰安 271018)

摘 要: 以 20%聚乙二醇 (PEG6000) 处理模拟干旱, 利用一氧化氮 (nitric oxide, NO) 供体硝普钠 (sodium nitroprusside, SNP) 处理平邑甜茶 [*Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd.] 幼苗, 探讨外源 NO 对水分胁迫下平邑甜茶幼苗叶绿素荧光参数和光合速率的影响。结果表明: 水分胁迫下平邑甜茶幼苗 F_0 显著上升, F_v/F_m 、 q_p 、 ETR 、 $Yield$ 、叶绿素含量和光合速率显著降低, q_N 在胁迫的前 3 d 呈上升趋势, 之后大幅度下降; 通过外施不同浓度的 SNP ($100 \sim 700 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 均使水分胁迫下平邑甜茶幼苗 F_0 上升及 F_v/F_m 、 ETR 、 q_p 、 $Yield$ 、叶绿素含量和光合速率下降幅度明显减小。不同处理缓解作用为: $300 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP > $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP > $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP > $700 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP, 其中 $300 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理缓解效应明显, 但以 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理效果最好。

关键词: 平邑甜茶; 干旱胁迫; 一氧化氮; 叶绿素荧光参数; 光合速率

中图分类号: S 661

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 04-0613-08

Effects of Exogenous Nitric Oxide on Chlorophyll Fluorescence Parameters and Photosynthesis Rate in *Malus hupehensis* Seedlings Under Water Stress

CAO Hui^{1,2,*}, WANG Xiao-wei¹, ZOU Yan-mei², and SHU Huai-rui^{2,*}

(¹Bioengineering Institute, Weifang University, Weifang, Shandong 261061, China; ²National Research Center for Apple Engineering and Technology, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: The effects of exogenous NO on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthesis rate in *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd. seedlings were studied in simulating drought condition of nutrient solution cultivation containing 20% polyethylene glycol 6000 (PEG6000) and sodium nitroprusside (SNP). The results showed that the F_0 significantly increased, however, the F_v/F_m , q_p , ETR , $Yield$, chlorophyll contents and photosynthesis rate all markedly decreased when the seedlings treated with PEG6000. Meanwhile, the q_N increased within 3 days and then drastically decreased. On the other hand, the increase of F_0 and the decrease of F_v/F_m , q_p , ETR , $Yield$, chlorophyll contents and photosynthesis rate were all observed when the seedlings treated with $100 \sim 700 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP. The results also indicated that exogenous nitric oxide with different treatments all had alleviated effects on *Malus hupehensis* (Pamp.)

收稿日期: 2010-11-26; 修回日期: 2011-03-30

基金项目: 国家现代苹果产业技术体系项目; 潍坊市科技发展计划项目 (2009038); 潍坊学院优秀学术团队项目 (2008Z01)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: hrshu@sdaue.edu.cn; hui5232@163.com)

Rehd. seedlings and the alleviation function in the treatments was $300 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ SNP} > 500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ SNP} > 100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ SNP} > 700 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ SNP}$. Moreover, there were remarkably alleviated effects with treatments from $300 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ SNP}$ to $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ SNP}$, in which $300 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{ SNP}$ showed the best effect.

Key words: *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd.; water stress; nitric oxide; chlorophyll fluorescence parameters; photosynthesis rate

一氧化氮 (nitric oxide, NO) 是自然界发现最小的分子之一。NO 广泛存在于植物组织中, 并参与植物呼吸作用 (Millar & Day, 1996), 光形态建成 (Beligni & Lamattina, 2000), 种子萌发 (Giba et al., 1998), 衰老 (Leshem et al., 1998), 细胞程序性死亡 (Beligni et al., 2002) 以及抗病防御反应 (van Camp et al., 1998; Chandokm et al., 2003) 等过程, 但 NO 在这些生理过程中的作用机理基本上还处于起始阶段。NO 作为一种活性极强的两性分子, 在植物体内发挥作用, 具有毒害和保护细胞的双重功效, 而且 NO 的这种毒害和保护效应与细胞内生理环境和 NO 的有效生理浓度有关 (Beligni & Lamattina, 1999a; 刘建新 等, 2008)。

最近研究发现, 外源 NO 能缓解马铃薯由喷施敌草快和百草枯两种除草剂引起的活性氧介导的氧化伤害 (Beligni & Lamattina, 1999b, 1999c)。低浓度的 NO 预处理能够延缓水稻在盐胁迫和高温胁迫下叶片叶绿素的降解, 维持光系统 II 的高活性 (Akio et al., 2002), 缓解水分胁迫下平邑甜茶幼苗氮代谢的失调 (曹慧 等, 2009)。强光胁迫、镉胁迫下, 低浓度的外源 NO 对霍山石斛、番茄叶绿素荧光参数、抗氧化系统及光合特性具有缓解效应 (樊洪泓 等, 2008; 张义凯 等, 2010)。

有关逆境胁迫对 PS II 荧光参数的影响的报道较多, 多数研究集中于干旱、高低温、盐渍等对叶绿素荧光参数的影响 (周建 等, 2009; 罗明华 等, 2010), 但 NO 对干旱胁迫下苹果属植物叶绿素荧光参数影响的研究鲜有报道。

平邑甜茶是北方苹果树的一种常用实生砧木, 具有无融合生殖的特点。本研究选取苹果属植物平邑甜茶幼苗为试材, 通过水培的方法添加不同浓度的 NO 供体硝普钠 (SNP), 研究 NO 对模拟干旱胁迫下苹果属植物幼苗叶绿素荧光参数和光合速率的影响, 以探讨 NO 对水分胁迫下苹果属植物的缓解效应机理, 从而为 NO 在植物抗逆反应中的作用提供理论证据。

1 材料与方法

1.1 材料及其处理

试验于2005年3月—2008年10月在潍坊学院温室和重点实验室进行。

苹果砧木平邑甜茶 [*Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd.] 种子经4 °C层积处理, 蛭石培养。待幼苗长出3 ~ 4片真叶时, 选取长势良好一致的幼苗转至1/2 Hoagland营养液中培养。培养一周后转为全Hoagland营养液培养, 每周更换一次营养液。当幼苗长到14 ~ 15片叶时, 选择生长相对一致的幼苗进行试验处理。

NO供体硝普钠 (sodium nitroprusside, SNP) 购自Sigma公司, 先用蒸馏水配制 $100 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的母液, 4 °C保存, 用时按试验所需的浓度进行稀释。

每处理8株, 3次重复, 随机排列。为了保证处理浓度的稳定性, 处理期间每天更换一次处理液。

用20%聚乙二醇 (PEG6000) 处理模拟干旱胁迫。

试验处理分为:

对照: Hoagland营养液;

I: Hoagland营养液 + 20%PEG6000溶液;

II: Hoagland营养液 + 20%PEG6000溶液 + $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP;

III: Hoagland营养液 + 20%PEG6000溶液 + $300 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP;

IV: Hoagland营养液 + 20%PEG6000溶液 + $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP;

V: Hoagland营养液 + 20%PEG6000溶液 + $700 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP。

于胁迫处理 0、3、6、9、12 d分别取样, 进行各项生理指标测定, 3次重复。

试验数据采用SAS统计软件进行统计分析, 用 Duncan's新复极差法进行多重比较。

1.2 叶绿素荧光相关指标的测定

采用德国 WALZ 公司生产的 PAM-2100 便携式调制叶绿素荧光仪测定光合系统 II (PS II) 的主要参数。

获取的主要参数包括 *Yield* (实际光化学量子产量), *ETR* (表观光合量子传递效率), F_0 (初始荧光), F_m (最大荧光), F_v/F_m (PS II 最大光化学效率或原初光能转换效率), q_p (光化学淬灭系数), q_N (非光化学淬灭系数)。

其中, *Yield* 和 *ETR* 是叶片不经过暗适应利用“Run1”程序直接测定, F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 是在“Run1”程序执行完后, 将所测样品放在暗处, 使叶片充分暗适应 30 min 后, 利用“Run2”程序测定, q_p 、 q_N 是将叶片充分暗适应 30 min 后, 利用“Run3”程序测定。

每次上述参数都在同一叶片上测定, 各参数最终实验结果的数据均为 5 次重复的平均值。

1.3 叶绿素含量和光合速率的测定

叶绿素含量测定采用80%丙酮浸提法(张志良, 1990)。光合速率采用美国CID公司生产的CID-301PS便携式光合测定仪测定, 采用开放式气路, 测定条件: $T = (30 \pm 1) ^\circ\text{C}$, 空气 CO_2 (400 ± 5) $\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

2 结果与分析

2.1 不同 NO 浓度处理对于旱胁迫下平邑甜茶幼苗 F_0 和 F_v/F_m 的影响

F_0 称为基础荧光或最小荧光(暗荧光), 光合膜处于非能量化状态。由图 1 可知, 在整个处理期内处理 I (20% PEG) 平邑甜茶幼苗 F_0 呈大幅度上升趋势; 而添加不同浓度 SNP 的处理 II、处理 V 分别在胁迫后 9 d 和 6 d 上升幅度与对照之间的差异达显著水平, 处理 III、处理 IV 在整个处理期内 F_0 上升的幅度与对照之间的差异均不显著。

F_v/F_m 是开放的 PS II 反应中心捕获激发能的效率, 代表 PS II 原初光能转化效率。经 20%PEG 胁迫后(处理 I) F_v/F_m 的变化在整个处理期内呈下降趋势; 但添加不同浓度 SNP 的处理 III、处理 IV 在整个处理期内 F_v/F_m 的变化与对照之间差异不显著, 其缓解效果为: 处理 III > 处理 IV; 处理 II 与处理 V 虽然在整个处理期内有一定缓解下降的作用, 但下降幅度仍与对照之间的差异达显著水平(图 1)。

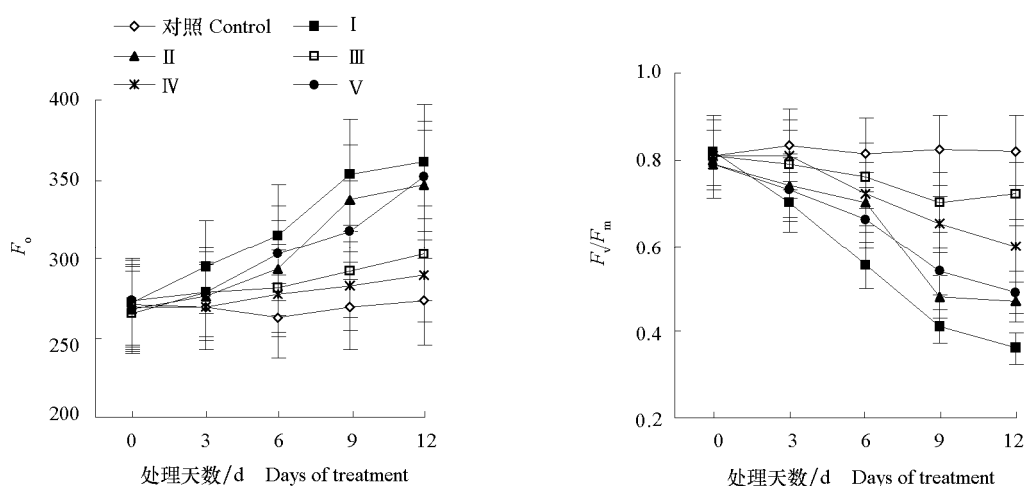


图 1 不同 NO 浓度处理对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗 F_0 和 F_v/F_m 的影响

Fig. 1 Effects of different NO concentrations on F_0 and F_v/F_m in *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd. seedlings under water stress

I : 20% PEG; II : 20% PEG + 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; III: 20% PEG + 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP;
IV : 20% PEG + 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; V : 20% PEG + 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP.

2.2 不同 NO 浓度处理对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗 q_P 和 q_N 的影响

q_P 是对原初电子受体 Q_A 氧化态的一种度量, 代表 PS II 反应中心开放部分的比例, 可以反映光合电子链的电子传递速率及其参与 CO_2 固定的效率。由图 2 可知, 在正常生长条件下, q_P 变化幅度不大, 经 20% PEG 胁迫后呈大幅下降趋势, 但经不同浓度 SNP 处理后, 处理 II 和处理 V 均在胁迫后的 6 d 与对照之间的差异达显著水平, 而处理 III、处理 IV 在整个处理期内与对照之间的差异均未达到显著水平。

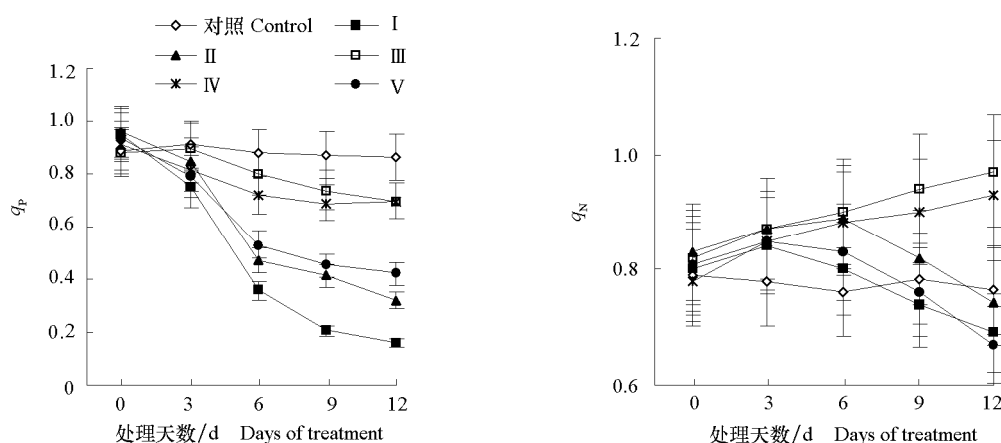


图 2 不同 NO 浓度处理对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗 q_P 和 q_N 的影响

Fig. 2 Effects of different NO concentrations on q_P and q_N in *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd. seedlings under water stress

I : 20% PEG; II : 20% PEG + 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; III: 20% PEG + 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP;
IV : 20% PEG + 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; V : 20% PEG + 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP.

q_N 代表 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递, 而以热的形式耗散掉的光能部分, 与 CO_2 同化无关。由图 2 可知, 不同处理在处理后的前 3 d q_N 变化趋势相同, 均呈上升趋势, 但 3 d 之后处理 II 和处理 V 分别在第 6 天和第 3 天升至最高值, 之后大幅度下降, 分别于第 12 天和第 9 天低于对照水平。而处理 III 和处理 IV 在整个处理期内 q_N 一直上升趋势, 上升幅度为处理 III > 处理 IV。

2.3 不同 NO 浓度处理对于旱胁迫下电子传递速率 (ETR) 和光量子产量 (Yield) 的影响

ETR 为表观光合电子传递速率, 它和实际光化学效率成正相关; Yield 为实际光化学量子产量, 反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的原初光能捕获效率。

由图 3 可知, 20%PEG 胁迫下 Yield 和 ETR 均逐渐下降, 前期下降缓慢, 后期下降较快。

但经不同浓度 SNP 处理后, 处理 III 和处理 IV 使 ETR 和 Yield 下降缓慢, 且整个处理期内 ETR 和 Yield 下降与对照之间的差异不显著。

而处理 II 和处理 V 虽然在一定程度上缓解了 ETR 和 Yield 的下降幅度, 但于胁迫第 9 天和第 6 天后与对照之间的差异达显著水平。

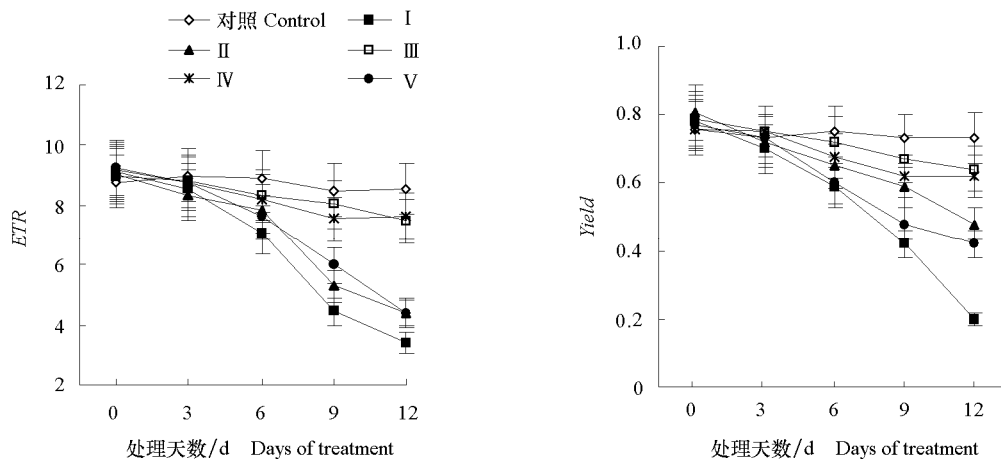


图 3 不同 NO 浓度处理对于旱胁迫下平邑甜茶幼苗 ETR 和 Yield 的影响

Fig. 3 Effects of different NO concentrations on ETR and Yield in *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd. seedlings under water stress

I: 20% PEG; II: 20% PEG + 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; III: 20% PEG + 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP;
IV: 20% PEG + 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; V: 20% PEG + 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP.

2.4 不同 NO 浓度处理对于旱胁迫下对叶绿素含量和光合速率 (P_n) 的影响

由图 4 可知, 正常情况下叶绿素含量变化较小, 经过 20%PEG 胁迫后叶绿素含量呈下降趋势。不同处理从胁迫第 3 天后发生了不同程度的变化。处理 III 在整个处理期内下降缓慢, 与对照之间的差异不显著, 处理 IV 在胁迫后的第 9 天与对照之间的差异达显著水平。而处理 II 和处理 V 虽然在一定程度上缓解了叶绿素含量的下降, 但均于胁迫第 6 天与对照之间的差异达显著水平。

光和速率的变化与叶绿素含量的变化相似, 添加不同浓度 SNP 明显起缓解效果的为处理 III 和处理 IV, 其中处理 III > 处理 IV。

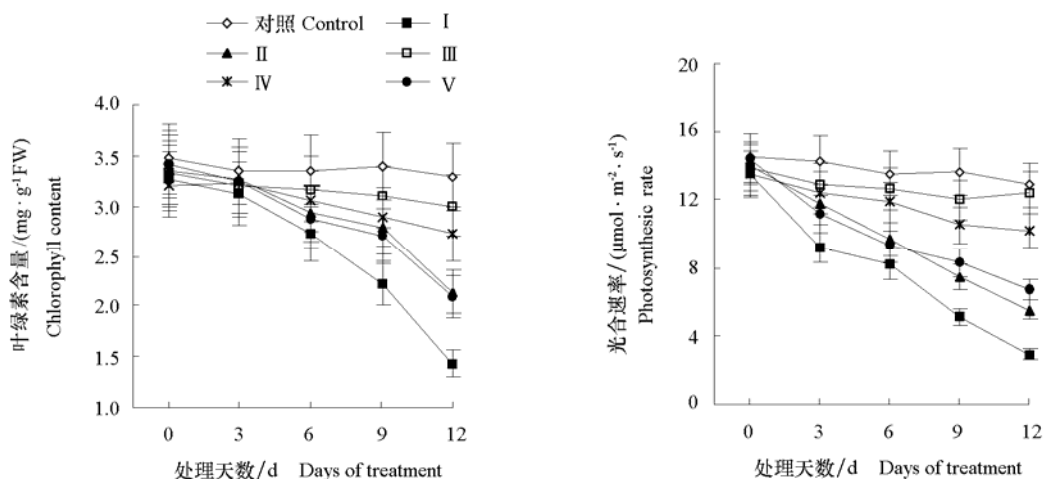


图 4 不同 NO 浓度处理对干旱胁迫下平邑甜茶幼苗叶绿素含量和光合速率的影响

Fig. 4 Effects of different NO concentrations on chlorophyll content and photosynthesis rate in

Malus hupehensis (Pamp.) Rehd. seedlings under water stress

I: 20% PEG; II: 20% PEG + 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; III: 20% PEG + 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP;

IV: 20% PEG + 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP; V: 20% PEG + 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP.

3 讨论

NO 是植物体内最新发现的一种生物活性分子,通过酶促和非酶促途径产生,NO 作为信号分子参与了植物适应逆境的生理调节过程,适宜浓度的 NO 能够提高植物对环境的适应能力 (Delledonne et al., 1998; Beligni & Lamattina, 1999a)。

有研究表明 F_v/F_m 值在非胁迫条件下比较恒定,一般介于 0.80 ~ 0.84 之间 (Genty et al., 1989),本试验在对照条件下 F_v/F_m 值在 0.811 ~ 0.832 之间,这表明平邑甜茶生长状态良好,从而说明了其它荧光指标测定的可靠性。

试验结果表明,20%PEG 胁迫导致平邑甜茶叶片叶绿素荧光参数 F_0 明显升高, F_v/F_m 和 $Yield$ 显著降低,说明叶绿素的 PS II 反应中心受到损伤,光合活性下降。光化学猝灭系数 q_p 反映天线色素捕获的光能用于光化学电子传递的份额,非光化学猝灭 q_N 反映 PS II 反应中心以热的形式散发过剩光能的能力。20%PEG 胁迫下,平邑甜茶叶片的 q_p 显著降低,表观光合电子传递速率 ETR 明显下降, q_N 在胁迫的前 3 d 呈上升趋势,之后大幅度下降,说明叶片 PS II 的原初光化学反应可通过下调光合电子传递,来匹配碳代谢对 ATP 和 NADPH 需求的减少。同时,在平邑甜茶植物遭遇胁迫的前期也可通过提高热耗散来降低吸收光能的转换效率,阻止过多光能向 PS II 传递,从而应对逆境胁迫对光反应中心的伤害。但随着胁迫时间的延长,胁迫 6 d 后 F_0 、 F_v/F_m 、 q_p 、 ETR 和 $Yield$ 与对照之间的差异均达显著水平,9 d 后 q_N 降低至低于对照水平,同时,20%PEG 胁迫时平邑甜茶幼苗的叶绿素含量大幅度下低,光合速率显著降低,从而造成不可逆了伤害。

SNP 是常用的 NO 供体, Delledonne 等 (1998) 研究报道 0.5 $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 约产生 2.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO, NO 对植物体具有保护和毒害双重效应,高浓度有生理毒性,而低浓度可作为抗氧化剂提高植物的抗逆性。本试验表明,通过外施不同浓度的 SNP (100 ~ 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 均使 20%PEG 胁迫下平邑甜茶幼苗 F_0 上升及 F_v/F_m 、 q_p 、 ETR 和 $Yield$ 下降的幅度明显减小, q_N 上升,但缓解效果为:

处理III > 处理IV > 处理II > 处理V。由此表明, 100 ~ 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 不同浓度的外源 NO 能够缓解 20%PEG 胁迫对平邑甜茶光合机构的伤害和光化学活性的抑制, 增加光合电子传递和提高光合速率, 降低叶片的非光化学猝灭和天线热耗散, 提高叶绿素荧光产额。且不同程度地提高叶绿素的含量和光合速率。

综上所述, 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (处理III) 和 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ (处理IV) 外源 SNP 处理, 能有效提高 20%PEG 胁迫下平邑甜茶幼苗叶片 PS II 的光能转换效率、光合电子传递速率及光能捕获效率, 使叶绿素含量增加。说明 300 ~ 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 显著缓解了水分胁迫造成的叶肉细胞光合活性的下降, 对光合系统受到的伤害起到显著缓解作用, 从而增强了平邑甜茶幼苗的光合作用, 但以 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 处理效果最好, 这与前期研究发表的外源 NO 对水分胁迫下平邑甜茶幼苗中几种氮代谢酶的缓解效应结果 (曹慧 等, 2009) 一致。

References

- Akio U, Andre T J, Takashi H. 2002. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. *Plant Sci*, 163: 515 - 523.
- Beligni M V, Fath A, Bethake P C. 2002. Nitric oxide acts as an antioxidant and delays programmed cell death in barley aleurone layers. *Plant Physiol*, 129: 1642 - 1650.
- Beligni M V, Lamattina L. 1999a. Is nitric oxide toxic or protective? *Trends Plant Sci*, 4 (8): 299 - 300.
- Beligni M V, Lamattina L. 1999b. Nitric oxide counteracts cytotoxic processes mediated by reactive oxygen species in plant tissues. *Planta*, 208: 337 - 344.
- Beligni M V, Lamattina L. 1999c. Nitric oxide protects against cellular damage produced by methylviologen herbicides in potato plants. *Nitric Oxide*, 3 (3): 199 - 208.
- Beligni M V, 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.
- Cao Hui, Wang Xiao-wei, Zou Yan-mei, Shu Huai-rui. 2009. Effects of exogenous nitric oxide on the several enzymes of nitrogen metabolism in *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd. seedlings under water stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (6): 781 - 786. (in Chinese)
- 曹 慧, 王孝威, 邹岩梅, 束怀瑞. 2009. 外源 NO 对水分胁迫下平邑甜茶幼苗中几种氮代谢酶的影响. *园艺学报*, 36 (6): 781 - 786.
- Chandok M R, Ytterberg A J, van Wijk K J, Klessig D F. 2003. The pathogen inducible nitric oxide synthase (iNOS) in plants is variant of the protein of the glycine decarboxylase complex. *Cell*, 113 (4): 1380 - 1384.
- Delledonne M, Xia Y J, Dixon R A. 1998. Nitric oxide function as a signal in plant disease resistance. *Nature*, 394 (6693): 585 - 588.
- Fan Hong-hong, Li Ting-chun, Li Zheng-peng, Lin Yi, Cai Yong-ping. 2008. Effects of exogenous nitric oxide on the chlorophyll fluorescence and antioxidant system of *Dendrobium huoshanense* under high light stress. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (8): 1215 - 1220. (in Chinese)
- 樊洪泓, 李廷春, 李正鹏, 林 毅, 蔡永萍. 2008. 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. *园艺学报*, 35 (8): 1215 - 1220.
- Genty B, Briantais J M, Baker N R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica Biophysica Acta*, 990: 87 - 92.
- Giba Z, Grubisic D, Todorovic S. 1998. Effect of nitric oxide releasing compounds on phytochrome controlled germination of empress tree seeds. *Plant Growth Regul*, 26: 175 - 181.
- Leshem Y Y, Wills R B H, Ku V V. 1998. Evidence for the function of the free radical gas-nitric oxide (NO) as an endogenous maturation and senescence regulating factor in higher plant. *Plant Physiol Biochem*, 36: 825 - 833.
- Liu Jian-xin, Hu Hao-bin, Wang Xin. 2008. Alleviative effects of exogenous nitric oxide on root growth inhibition and its oxidative damage in rye grass seedlings under NaCl stress. *Bulletion of Botanical Research*, 28 (1): 7 - 13. (in Chinese)
- 刘建新, 胡浩斌, 王 鑫. 2008. 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. *植物研究*, 28 (1): 7 - 13.
- Luo Ming-hua, Hu Jin-yao, Wu Qing-gui, Yang Jing-tian, Su Zhi-xian. 2010. Effects of drought stress on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Salvia miltiorrhiza*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21(3): 619 - 623. (in Chinese)

