

外源 NO 对镉胁迫下番茄活性氧代谢及光合特性的影响*

张义凯 崔秀敏** 杨守祥 陈秀灵

(山东农业大学资源与环境学院, 山东泰安 271018)

摘要 采用水培方法,研究了外源一氧化氮(NO)对镉(Cd)胁迫下番茄幼苗活性氧代谢及光合特性的影响.结果表明:在Cd胁迫下,外施 $100\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 硝普钠(SNP)显著增强了番茄超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶活性,提高了叶片、根系中Ca、Fe等元素含量,提高了叶片叶绿素含量、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s),降低了过氧化氢(H_2O_2)、丙二醛(MDA)含量和胞间 CO_2 浓度(C_i).但SNP对Cd胁迫下的缓解效应可被牛血红蛋白(Hb,NO的清除剂)消除.在Cd处理液中加入 $100\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ NO_x^- (NO的分解产物)或 $100\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 亚铁氰化钠(SNP的相似物或分解产物),对Cd胁迫无显著改善.表明外源NO可通过提高活性氧清除能力,维持矿质营养元素平衡,缓解Cd胁迫对番茄幼苗叶片光合机构的破坏,从而维持番茄光合效率.

关键词 一氧化氮 Cd胁迫 番茄 活性氧 光合作用 矿质元素

文章编号 1001-9332(2010)06-1432-07 **中图分类号** S641.2 **文献标识码** A

Effects of exogenous nitric oxide on active oxygen metabolism and photosynthetic characteristics of tomato seedlings under cadmium stress. ZHANG Yi-kai, CUI Xiu-min, YANG Shou-xiang, CHEN Xiu-ling (College of Resources and Environment, Shandong Agricultural University, Taian 271018, Shandong, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2010, 21(6): 1432–1438.

Abstract: A hydroponic experiment was conducted to study the effects of exogenous sodium nitroprusside (SNP), a NO donor, on the active oxygen metabolism and photosynthetic characteristics of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) seedlings under Cd stress. The results showed that under the stress, applying $100\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP promoted the activities of plant superoxide dismutase (SOD) and catalase (CAT) significantly, increased the leaf- and root calcium (Ca) and iron (Fe) contents and the leaf chlorophyll content, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), and stomatal conductance (G_s), and decreased the contents of H_2O_2 and MDA and the concentration of intercellular CO_2 (C_i). The addition of hemoglobin, a NO scavenger, eliminated the effects of SNP, while applying $100\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ sodium nitrate or nitrite (the decomposition products of NO or its donor SNP) or $100\ \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ sodium ferrocyanide (an analog of SNP) had no significant alleviation effects on Cd stress. This study suggested that exogenous NO could promote the scavenging of reactive oxygen, keep the mineral nutrition in balance, and alleviate the damage of Cd stress to the leaf photosynthetic apparatus, making the tomato seedlings preserve their photosynthetic efficiency.

Key words: nitric oxide; cadmium stress; tomato; active oxygen; photosynthesis; mineral element.

镉(Cd)是植物非必需元素,因具有较高的移动性和毒性,被视为是对人类最具威胁的重金属之一.

* 山东省优秀中青年科学家科研奖励基金项目(BS2009HZ016)和山东省教育厅科技计划项目(J06K04)资助.

** 通讯作者. E-mail: xiumincui@sdau.edu.cn

2009-09-10 收稿,2010-03-30 接受.

随着农业生产上含重金属有机肥、化肥等的大量施用,菜田土壤受Cd污染越来越重^[1].Cd是还原型重金属,不能参加Fenton型Haber-Weiss反应.研究表明,Cd可诱导植物细胞中活性氧的产生,导致氧化胁迫并干扰抗氧化系统^[2];同时Cd能干扰植物

的光合作用,增加质膜透性从而影响植物对营养元素的吸收和积累^[3],最终导致作物产量和品质降低。此外,植物中积累的 Cd 还可通过食物链进入人体,给人类健康带来潜在危害。因此,探讨植物 Cd 胁迫的解毒机理对农业的可持续发展具有重要意义。

NO 是一种广泛分布于生物有机体中的信号分子,在植物生长发育以及干旱、盐害、冷害和病原菌侵染等逆境胁迫反应的应答中起重要作用^[4-5]。大量研究证实,外源 NO 可参与植物对重金属等胁迫的应答反应。在 Cd 胁迫下,NO 可缓解水稻、小麦、向日葵的氧化损伤^[6-8];延缓 Cd 对番茄叶片电子传递链的抑制^[9];抑制苜蓿吲哚乙酸 (IAA) 氧化酶的活性,减少 IAA 的分解,增加矿质元素 K^+ 、 Ca^{2+} 等的吸收^[10];减轻 Cd 对羽扇豆、辣椒等幼苗的伤害^[11-12]。然而,目前关于 NO 对 Cd 胁迫下番茄抗氧化酶活性、矿质元素吸收等的影响研究较少。为此,本文以番茄为材料,研究了 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗活性氧代谢、光合特性及植株体内离子含量的影响,以期 Cd 污染的防治提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料培养

供试番茄品种为“玫瑰”,选取均一、饱满的番茄种子于 55℃ 温汤浸种消毒 15 min,然后在润湿的滤纸上 26℃ 催芽。选取长势一致的幼苗转至 Hoagland 营养液中培养,培养期间用电动气泵 24 h 连续通气。当植株长至 5~6 片真叶时,对番茄幼苗进行处理。试验首先设置一系列硝普钠 (SNP, NO 供体,购自 Sigma 公司) 和 $CdCl_2$ 的浓度梯度处理番茄幼苗,根据番茄的生长情况,筛选出合适的 SNP 及 $CdCl_2$ 浓度用于下一步试验。

1.2 试验设计

由于 SNP 的分解产物除 NO 外,还有 NO_2^- 、 NO_3^- 和 $Fe(CN)_5^{2-}$ 等阴离子,在试验中加入一定浓度的 $NaNO_2/NaNO_3$ 和 $Na_3Fe(CN)_6$ (后者也是 SNP 的相似物) 作为相关对照,二者在本试验条件下均不能产生 NO。试验设置 6 个处理:1) 对照 (CK), Hoagland 完全营养液;2) $50 \mu mol \cdot L^{-1} CdCl_2$;3) $50 \mu mol \cdot L^{-1} CdCl_2 + 100 \mu mol \cdot L^{-1} SNP$;4) $50 \mu mol \cdot L^{-1} CdCl_2 + 100 \mu mol \cdot L^{-1} NaNO_2 + 100 \mu mol \cdot L^{-1} NaNO_3$ (其中 $NaNO_2 + NaNO_3$ 以 NO_x^- 表示,下同);5) $50 \mu mol \cdot L^{-1} CdCl_2 + 100 \mu mol \cdot L^{-1} Na_3Fe(CN)_6$;

6) $50 \mu mol \cdot L^{-1} CdCl_2 + 100 \mu mol \cdot L^{-1} SNP + 0.1\% Hb$ (牛血红蛋白, NO 的清除剂),分别用 CK、Cd、Cd+S、Cd+N、Cd+F、Cd+S+H 表示,每处理 3 次重复,在温室内随机排列。处理期间每天更换营养液,用低浓度 KOH 或 HCl 调节 pH 至 5.5 ± 0.1 。温室内光照约 12 h,白天最高温度 32℃,夜间最低温度 15℃。处理 8 d 后,取样进行分析测定。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶绿素含量的测定 取植株中上部功能叶片,用直径为 1 cm 的打孔器采取叶圆片,加 80% 的丙酮和少许 $MgCO_3$,低温避光条件下匀浆,离心,测定叶绿素含量。

1.3.2 光合参数的测定 在处理第 8 天时,选取中上部功能叶片,利用英国 PP-system 公司生产的 CIRAS-1 型便携式光合测定系统测定净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i),外接光源光强为 $800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。

1.3.3 丙二醛 (MDA) 和 H_2O_2 含量的测定 丙二醛含量的测定参照李合生^[13]的方法; H_2O_2 含量的测定参照 Patterson 等^[14]的方法。

1.3.4 酶活性的测定 选取植株从生长点展开叶下数第 3~4 片完全展开叶及根系进行抗氧化酶活性测定。SOD 活性的测定按照 Rao 和 Sresty^[15]的方法;POD 活性的测定按照 Adams^[16]的方法;CAT 活性的测定按照 Cakmak 和 Marschner^[17]的方法;APX 活性的测定按照 Nakano 和 Asada^[18]的方法。

1.3.5 植株矿质元素的测定 采用干灰化-原子吸收分光光度法测定地上部叶片和根系中矿质元素的含量。样品用蒸馏水洗净,烘干,压碎研磨,称取约 0.5 g 于坩埚中,在电热板上加热到不冒烟,再放置马弗炉中干灰化,盐酸加热溶解,定容至 50 ml 容量瓶中,过滤后用原子吸收分光光度法测定 Cd、Ca、Fe、Cu、Zn、Mn 等的含量。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 软件对数据进行处理及绘图,采用 SAS 统计软件对平均数进行多重比较 (Duncan 新复极差法)。

2 结果与分析

2.1 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗 MDA 和 H_2O_2 含量的影响

由图 1 可以看出,Cd 胁迫条件下,番茄叶片和根系内 MDA 和 H_2O_2 含量显著增加 ($P < 0.05$);加

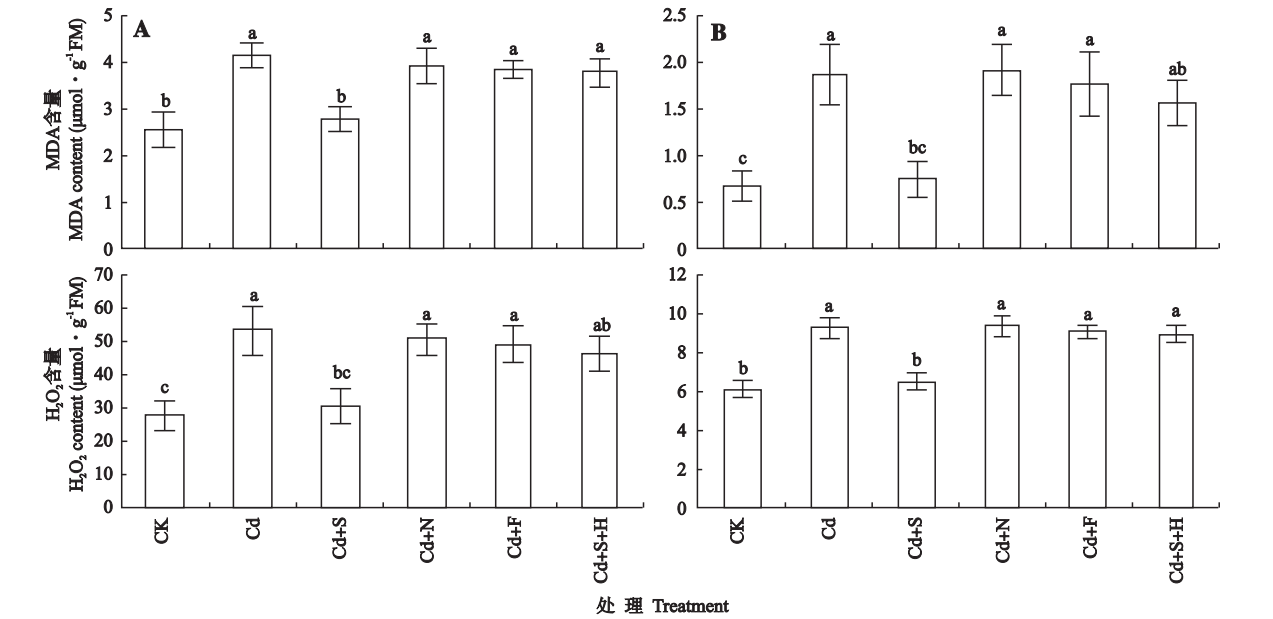


图 1 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗叶片和根系中 MDA 和 H₂O₂ 含量的影响

Fig. 1 Effects of exogenous NO on MDA and H₂O₂ contents in leaves and roots of tomato seedlings under Cd stress.

A; 叶片 Leaf; B; 根系 Root. 不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters meant significant difference at 0.05 level. CK; 对照 Control; Cd; 50 μmol · L⁻¹ CdCl₂; Cd+S; 50 μmol · L⁻¹ CdCl₂ + 100 μmol · L⁻¹ SNP; Cd+N; 50 μmol · L⁻¹ CdCl₂ + 100 μmol · L⁻¹ NaNO₂ + 100 μmol · L⁻¹ NaNO₃; Cd+F; 50 μmol · L⁻¹ CdCl₂ + 100 μmol · L⁻¹ Na₃Fe(CN)₆; Cd+S+H; 50 μmol · L⁻¹ CdCl₂ + 100 μmol · L⁻¹ SNP + 0.1% Hb. 下同 The same below.

入 SNP 后 (Cd+S), MDA 和 H₂O₂ 含量降低至正常水平 ($P < 0.05$), 膜脂过氧化得到缓解. 用 NO 清除剂血红蛋白处理 (Cd+S+H) 后, 可消除 SNP 的缓解效果; 而加入 NO_x⁻ (Cd+N) 或亚铁氰化钠 (Cd+F) 不

能降低 Cd 胁迫下植株体内 MDA 和 H₂O₂ 的含量.

2.2 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗 SOD、CAT、POD 和 APX 活性的影响

由图 2 可知, 与 CK 处理相比, 50 μmol · L⁻¹ 的

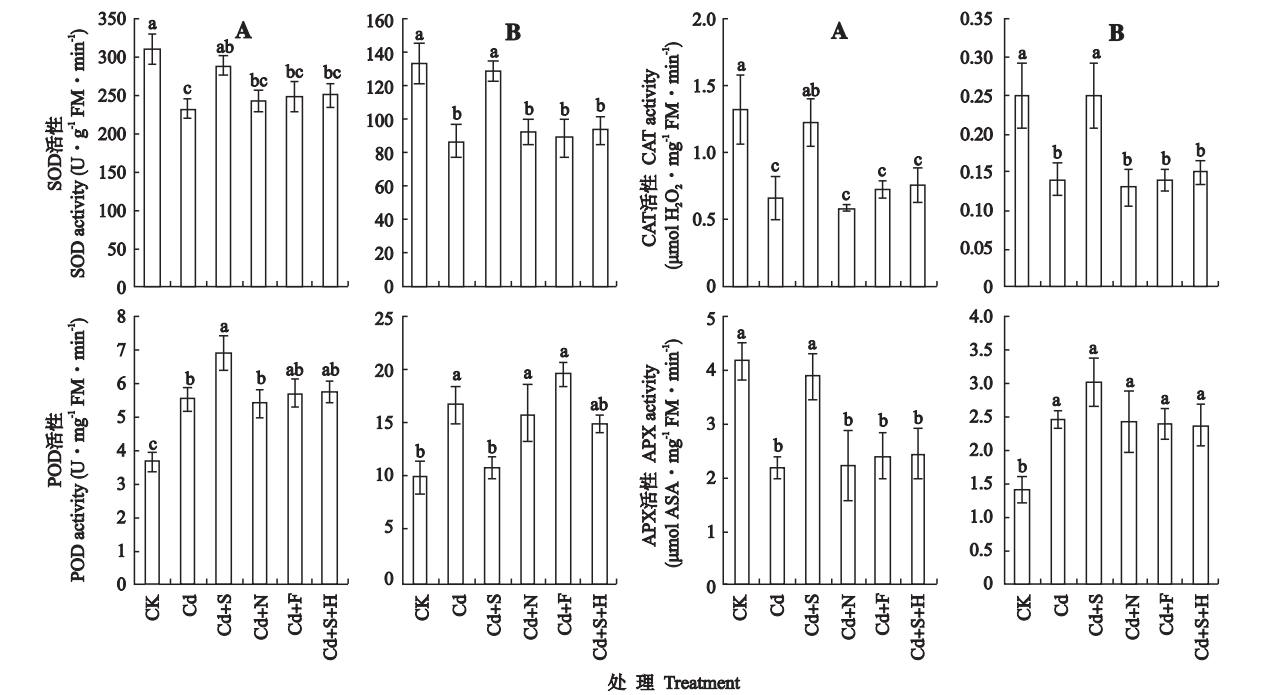


图 2 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗叶片和根系中 SOD、CAT、POD 和 APX 活性的影响

Fig. 2 Effects of exogenous NO on SOD, CAT, POD and APX activities in leaves and roots of tomato seedlings under Cd stress.

Cd 处理 8 d 后番茄叶片和根系中 SOD 活性显著降低,而外施 $100\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 SNP 处理 (Cd+S) 能显著提高 Cd 胁迫下番茄叶片和根系中 SOD 活性. CAT 活性的变化趋势与 SOD 相似,外施 SNP 处理后其活性显著增加 ($P<0.05$). Cd 处理显著提高了番茄叶片和根系中 POD 活性 ($P<0.05$),外施 SNP 进一步提高了 Cd 胁迫下番茄叶片 POD 活性,但使根系 POD 活性恢复至对照水平 ($P<0.05$). Cd 处理显著抑制了番茄叶片 APX 活性,而显著提高了根系 APX 活性 ($P<0.05$);在加入 SNP 处理后,叶片 APX 活性显著增加 ($P<0.05$),而根系 APX 活性进一步升高. 添加 NO 清除剂处理 (Cd+S+H) 可以消除叶片 SNP 的缓解效果. 在 Cd 处理液中加入 NO_x^- (Cd+N) 或亚铁氰化钠 (Cd+F) 没有显著影响 Cd 胁迫植株中酶的活性.

2.3 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗植株矿质元素含量的影响

2.3.1 番茄叶片和根系中 Cd 含量 $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Cd 胁迫处理显著增加了番茄叶片和根系 Cd 含量;而添加 SNP 处理 (Cd+S) 提高了叶片 Cd 含量,略微降低了根系 Cd 含量. 与 Cd 处理相比,加入牛血红蛋白 (Cd+S+H)、 NO_x^- (Cd+N) 或亚铁氰化钠 (Cd+F) 对叶片和根系中 Cd 含量的影响差异不显著 (图 3).

2.3.2 番茄叶片和根系中 Ca、Fe、Cu、Mn、Zn 含量

从表 1 可以看出,与 CK 相比, $50\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 Cd 处理显著降低了番茄叶片和根系中 Ca 含量,施加 SNP 处理 (Cd+S) 后显著提高了叶片和根系中 Ca 含量. Cd 胁迫显著降低了 Fe 在番茄叶片和根系中的积累,加入 SNP 处理后消除了 Cd 胁迫对番茄植株吸收 Fe 的抑制作用. Cd 胁迫和加 SNP 处理对番茄根系中 Cu 的含量没有显著影响;Cd 处理显著抑制了叶片中 Cu 的积累,加 SNP 明显缓解了这种抑制作用. Cd 胁迫显著降低了 Zn 在番茄叶片中的积累,

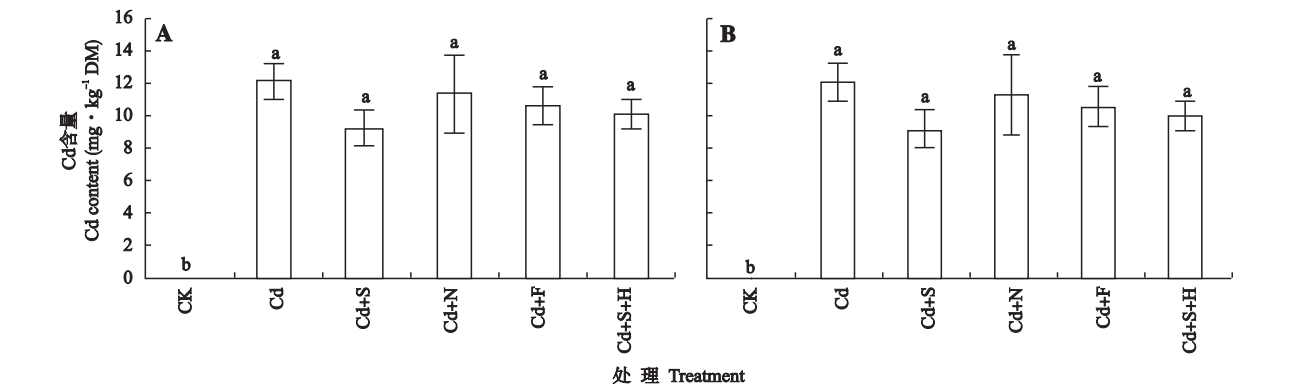


图3 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗叶片和根系中 Cd 含量的影响

Fig.3 Effects of exogenous NO on Cd content in leaves and roots of tomato seedlings under Cd stress.

表 1 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗矿质元素含量的影响

Tab.1 Effects of exogenous NO on mineral contents in leaves and roots of tomato seedlings under Cd stress (mg · kg⁻¹, DM)

器官 Organ	处理 Treatment	Ca ($\times 10^3$)	Fe	Cu	Zn	Mn
叶片 Leaf	CK	52.7 \pm 5.2a	319.63 \pm 30.8ab	15.7 \pm 2.8a	89.5 \pm 10.8a	24.4 \pm 4.8c
	Cd	32.6 \pm 3.6c	210.93 \pm 14.9c	6.6 \pm 1.7b	53.2 \pm 5.8b	44.1 \pm 4.4ab
	Cd+S	49.4 \pm 4.5ab	390.54 \pm 24.8a	14.3 \pm 2.4a	97.4 \pm 7.1a	51.6 \pm 7.1a
	Cd+N	33.1 \pm 3.3c	221.29 \pm 22.3c	5.8 \pm 1.6b	38.1 \pm 7.8b	47.3 \pm 5.5ab
	Cd+F	36.8 \pm 4.9bc	238.89 \pm 27.7c	5.4 \pm 1.1b	36.4 \pm 3.3b	29.3 \pm 4.3bc
	Cd+S+H	37.5 \pm 5.1bc	266.02 \pm 15.6bc	7.4 \pm 1.3b	56.4 \pm 7.9b	45.8 \pm 7.6ab
根系 Root	CK	5.9 \pm 0.4a	219.87 \pm 10.3bc	53.2 \pm 5.6a	40.5 \pm 7.2a	458.6 \pm 55.1a
	Cd	3.4 \pm 0.6b	112.05 \pm 20.4d	62.2 \pm 10.3a	28.5 \pm 4.9a	90.2 \pm 13.6b
	Cd+S	6.2 \pm 0.5a	260.96 \pm 28.1b	75.9 \pm 4.3a	36.4 \pm 5.8a	63.3 \pm 8.2b
	Cd+N	3.3 \pm 0.4b	127.18 \pm 26.1d	60.1 \pm 5.7a	25.4 \pm 3.1a	103.1 \pm 23.2b
	Cd+F	3.5 \pm 0.2b	353.49 \pm 27.4a	21.5 \pm 3.8b	26.2 \pm 5.6a	147.8 \pm 22.7b
	Cd+S+H	3.8 \pm 0.8b	157.94 \pm 22.1cd	66.9 \pm 12.7a	30.8 \pm 7.1a	92.8 \pm 15.7b

同列不同字母表示同一器官不同处理差异达 5% 显著水平 Different small letters in the same column meant significant difference at 0.05 level among treatments for the same organ. 下同 The same below.

表 2 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗叶片叶绿素含量的影响
Tab.2 Effects of exogenous NO on the chlorophyll content in leaves of tomato seedlings under Cd stress (mg · kg⁻¹, FM)

处 理 Treatment	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	类胡萝卜素 Carotinoid	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
CK	2. 72±0. 26a	0. 74±0. 029a	0. 32±0. 056a	3. 67
Cd	1. 35±0. 17b	0. 44±0. 038b	0. 11±0. 015c	3. 07
Cd+S	2. 65±0. 24a	0. 72±0. 043a	0. 28±0. 057ab	3. 68
Cd+N	1. 38±0. 15b	0. 45±0. 026b	0. 10±0. 032c	3. 06
Cd+F	1. 33±0. 17b	0. 40±0. 021b	0. 12±0. 032c	3. 33
Cd+S+H	1. 52±0. 14b	0. 46±0. 044b	0. 18±0. 036bc	3. 31

加 SNP 处理缓解了 Cd 胁迫对植株 Zn 吸收的抑制作用;Cd 胁迫和加 SNP 处理对番茄根系中 Zn 含量影响不显著. Cd 处理显著抑制了番茄根系中 Mn 含量,加 SNP 进一步降低了根系中 Mn 含量;Cd 处理显著增加了叶片中 Mn 含量,加 SNP 进一步增加了叶片中 Mn 含量. 在添加 NO 清除剂血红蛋白处理 (Cd+S+H) 后,SNP 的缓解效果被消除. 与 Cd 胁迫处理相比,在 Cd 处理液中加入 100 μmol · L⁻¹ NO_x⁻ (Cd+N) 或 100 μmol · L⁻¹ 亚铁氰化钠 (Cd+F), 对番茄植株中 Zn 含量的影响差异不显著;Cd+F 处理显著增加了根系和叶片中 Fe 含量,降低了叶片和根系中 Cu 含量,这可能与 Cd+F 处理引入 Fe 元素有关.

2.4 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗叶片叶绿素含量的影响

从表 2 可以看出,Cd 处理显著降低了番茄叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量,降低了叶绿素 a/b 比值;而外施 100 μmol · L⁻¹ 的 SNP 处理(Cd

+S)能显著缓解 Cd 胁迫对番茄叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的抑制,提高叶绿素 a/b 比值. 在添加 NO 清除剂血红蛋白处理 (Cd+S+H) 后,SNP 的缓解效果被消除. 在 Cd 处理液中加入 100 μmol · L⁻¹ NO_x⁻ (Cd+N) 或 100 μmol · L⁻¹ 亚铁氰化钠 (Cd+F), 与 Cd 胁迫处理差异不显著.

2.5 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗叶片光合特性的影响

由图 4 可知,与 CK 相比,50 μmol · L⁻¹ 的 Cd 处理 8 d 后番茄叶片的 *P_n*、*T_r* 和 *G_s* 显著降低,*C_i* 显著升高 (*P*<0.05). 外施 100 μmol · L⁻¹ 的 SNP 处理 (Cd+S) 能显著提高 Cd 胁迫下番茄叶片的 *P_n*、*T_r* 和 *G_s*,降低 *C_i* (*P*<0.05). 用 NO 清除剂血红蛋白处理 (Cd+S+H) 可显著消除 SNP 对 *P_n* 的缓解效果,而 *T_r*、*G_s*、*C_i* 未达到显著差异. 与 Cd 处理相比,在 50 μmol · L⁻¹ 的 Cd 处理液中加入 100 μmol · L⁻¹ NO_x⁻

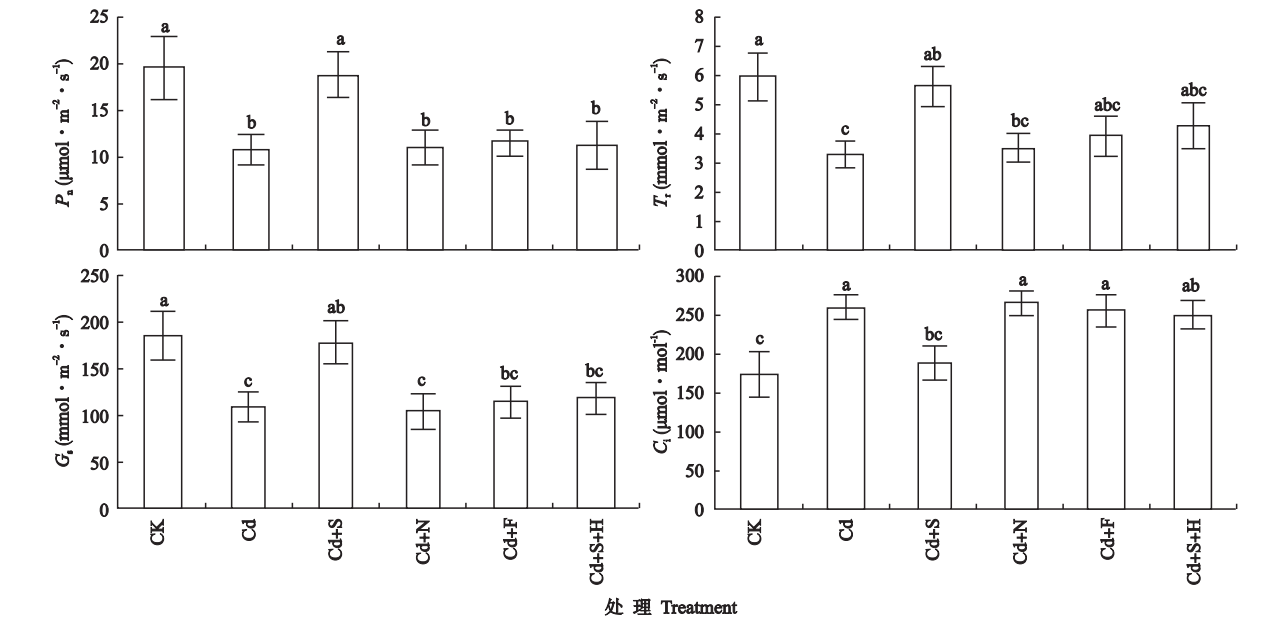


图 4 外源 NO 对 Cd 胁迫下番茄幼苗叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO₂ 浓度的影响
Fig.4 Effects of exogenous NO on the net photosynthetic rate (*P_n*), transpiration rate (*T_r*), stomatal conductance (*G_s*) and intercellular CO₂ concentration (*C_i*) in leaves of tomato seedlings under Cd stress.

(Cd+N)或 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 亚铁氰化钠(Cd+F)对番茄叶片光合参数的影响不显著。

3 讨 论

Cd 胁迫能诱导植物体内脂氧合酶和 NADPH 氧化酶活性升高,攻击抗氧化酶并使其活性下降,导致 H_2O_2 等的积累^[19-20]。本研究表明, $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd 处理 8 d 显著诱导了番茄叶片和根系细胞内 H_2O_2 和 MDA 的产生,引起膜脂过氧化。外施 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ SNP 显著降低了叶片和根系中 H_2O_2 和 MDA 含量,而添加血红蛋白后,SNP 的效果被消除;施用 NO_x^- 和 $\text{Na}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ 均不能降低 Cd 胁迫对植株 H_2O_2 和 MDA 含量的影响。SNP 是 NO 的一种供体, $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 SNP 约能释放 $2.0 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 $\text{NO}^{[21]}$ 。 NO_x^- 是 NO 的分解产物, $\text{Na}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ 是 SNP 的相似物或分解产物,两者均不能产生 NO,血红蛋白是 NO 的清除剂。因此,通过比较以上结果可以得出,SNP 释放出 NO,降低了番茄植株体内 H_2O_2 含量,缓解了膜脂过氧化。

植物能通过体内抗氧化保护酶去除或降低逆境胁迫下产生的活性氧,缓解其对植物组织细胞的伤害。Kopyra 和 Gwózdz^[11]报道,在 Cd 和 Pb 胁迫下,NO 能激活羽扇豆根系 SOD 活性,直接清除 O_2^- 。Laspina 等^[7]发现,NO 可提高 Cd 胁迫下向日葵 CAT、APX 和 GR 活性,从而清除过量的 H_2O_2 。而 Xu 等^[10]报道,NO 缓解了 Cd 胁迫对苜蓿 SOD、CAT 和 APX 等活性的抑制作用,提高了蛋白质和谷胱甘肽的含量。在本试验中,Cd 胁迫显著抑制了番茄 SOD 活性;而外施 NO 能够显著提高其活性,增强了植株对 O_2^- 的清除能力。在清除 H_2O_2 的过程中,CAT、POD 和 APX 与 SOD 协同作用,共同保护植物不受过多活性氧的伤害。Cd 处理诱导了叶片 POD 和根系 APX 活性的提高,表明 POD、APX 对 Cd 胁迫导致的番茄活性氧伤害具有保护作用。而施加 SNP 后,进一步提高了叶片中 POD 和根系中 APX 活性。这与以往研究的结果不同,可能是由物种差异所致,也可能与处理的浓度和时间有关^[19,21]。施用 NO 可激活 Cd 胁迫下 CAT、APX 的活性。表明 NO 可能作为活性分子通过激活 SOD、CAT 等酶活性,增强活性氧的清除效率,减轻 Cd 胁迫诱导的氧化损伤。

Cd 对植物产生毒害的原因之一是影响植物对营养元素的吸收和运输,导致植物体内营养元素不足或营养元素间失去平衡。Dong 等^[22]研究表明,Cd 处理使番茄叶片及根系中 Zn 含量显著下降,而茎中

Zn 含量显著上升,并且高浓度的 Cd 处理使各器官中 Mn 含量和根系中 Fe 含量显著下降。本研究结果显示,Cd 处理严重抑制了番茄对多种营养元素的吸收;施加 NO 可显著提高叶片中 Ca、Fe、Cu、Zn、Mn 含量以及根系中 Ca、Fe 含量,降低根系中 Mn 的含量。而施用 NO 并没有降低番茄植株体内 Cd 含量,表明 NO 缓解 Cd 胁迫并不是通过降低植株体内 Cd 含量,而是通过某种机制提高番茄植株对其他离子的选择性吸收,维持矿质营养元素间的平衡。这与 Xu 等^[10]和张远兵等^[23]的研究结果并不一致,具体机制有待进一步研究。

光合作用是植物得以生存的基础生理活动。叶绿素作为光合色素,参与光合作用中光能的吸收、传递和转化,在植物光合作用中起着关键性的作用。Cd 胁迫下,番茄叶片叶绿素含量显著下降;施加 NO 显著增加了番茄叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量,提高了叶绿素 a/b 比值,表明外源 NO 有助于维持番茄叶片的叶绿素含量,具体原因可能是其通过增加 Ca、Fe、Cu、Zn 等矿质元素的吸收,减缓了对叶绿素结构的破坏,或者激活了叶绿素生物合成过程中的某些酶类。在 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Cd 胁迫下,番茄幼苗的 P_n 明显下降、 G_s 显著降低、 C_i 显著升高,即 P_n 的下降主要是由叶肉细胞的光合活性降低所致;外源 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 SNP 显著提高了 Cd 胁迫下番茄幼苗的 P_n 、 T_r 和 G_s ,而 C_i 显著下降,说明 SNP 显著缓解了 Cd 胁迫造成的番茄叶肉细胞光合活性的下降。

参考文献

- [1] Zeng X-B (曾希柏), Li L-F (李莲芳), Mei X-R (梅旭荣). Heavy metal content in soils of vegetable-growing lands in China and source analysis. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2007, **40**(11): 2507-2517 (in Chinese)
- [2] Smeets K, Cuypers A, Lambrechts A, *et al.* Induction of oxidative stress and antioxidative mechanisms in *Phaseolus vulgaris* after Cd application. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2005, **43**: 437-444
- [3] Zhang GP, Fukami M, Sekimoto H. Influence of cadmium on mineral concentrations and yield components in wheat genotypes differing in Cd tolerance at seedling stage. *Field Crops Research*, 2002, **77**: 93-98
- [4] Crawford NM, Guo FQ. New insights into nitric oxide metabolism and regulatory functions. *Trends in Plant Science*, 2005, **10**: 195-200
- [5] Besson-Bard A, Pugin A, Wendehenne D. New insights into nitric oxide signaling in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, **59**: 21-39

- [6] Hsu YT, Kao CH. Cadmium toxicity is reduced by nitric oxide in rice leaves. *Plant Growth Regulation*, 2004, **42**: 227–238
- [7] Laspina NV, Groppa MD, Tomaro ML, *et al.* Nitric oxide protects sunflower leaves against Cd-induced oxidative stress. *Plant Science*, 2005, **169**: 323–330
- [8] Singh HP, Batish DR, Kaur G, *et al.* Nitric oxide (as sodium nitroprusside) supplementation ameliorates Cd toxicity in hydroponically grown wheat roots. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, **63**: 158–167
- [9] Sheng J-P (生吉萍), Liu K-L (刘开朗), Shen L (申琳). Effects of exogenous nitric oxide on chlorophyll in cadmium-induced tomato seedlings. *Spectroscopy and Spectral Analysis* (光谱学与光谱分析), 2009, **29** (3): 762–764 (in Chinese)
- [10] Xu J, Wang WY, Yin HG, *et al.* Exogenous nitric oxide improves antioxidative capacity and reduces auxin degradation in roots of *Medicago truncatula* seedlings under cadmium stress. *Plant and Soil*, 2010, **326**: 321–330
- [11] Kopyra M, Gwózdz EA. Nitric oxide stimulates seed germination and counteracts the inhibitory effect of heavy metals and salinity on root growth of *Lupinus luteus*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2003, **41**: 1011–1017
- [12] Chen S-J (陈世军), Zhang M-S (张明生), Wei M-Y (韦美玉). Physiological response of *Capsicum frutescens* L. var. *longum* Bailey seedling with SNP to Cd²⁺ stress. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2009, **45**(3): 229–232 (in Chinese)
- [13] Li H-S (李合生). Principles and Techniques of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese)
- [14] Patterson BD, Mackae EA, Mackae IB. Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using titanium (IV). *Analytical Chemistry*, 1984, **139**: 487–492
- [15] Rao KVM, Sresty TV. Antioxidative parameters in the seedlings of pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Mills-paugh) in response to Zn and Ni stresses. *Plant Science*, 2000, **157**: 113–128
- [16] Adams JB. The inactivation and regeneration of peroxidase in relation to the high temperature-short time processing of vegetables. *Journal of Food Technology*, 1978, **13**: 281–297
- [17] Cakmak I, Marschner H. Magnesium deficiency and high light intensity enhance activities of superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, and glutathione reductase in bean leaves. *Plant Physiology*, 1992, **98**: 1222–1227
- [18] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplast. *Plant and Cell Physiology*, 1981, **22**: 867–880
- [19] You S-Z (由淑贞), Yang H-Q (杨洪强), Zhang L (张龙), *et al.* Effects of cadmium stress on fatty acid composition and lipid peroxidation of *Malus hupehensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(8): 2032–2037 (in Chinese)
- [20] Shah K, Kumar RG, Verma S, *et al.* Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. *Plant Science*, 2001, **161**: 1135–1144
- [21] Delledonne M, Xia YJ, Dixon RA. Nitric oxide function as a signal in plant disease resistance. *Nature*, 1998, **394**: 585–588
- [22] Dong J, Wu FB, Zhang GP. Influence of cadmium on antioxidant capacity and four microelement concentrations in tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum*). *Chemosphere*, 2006, **64**: 1659–1666
- [23] Zhang Y-B (张远兵), Liu A-R (刘爱荣), Fang R (方蓉). Effect of exogenous nitric oxide on the growth and antioxidant enzyme activities of *Lolium perenne* under Cd stress. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2008, **17**(4): 57–64 (in Chinese)

作者简介 张义凯,男,1982年生,硕士研究生.主要从事植物营养机理与调控研究. E-mail: zhang1982@sdau.edu.cn

责任编辑 张凤丽
