

外源一氧化氮对铝胁迫下黑麦草幼苗生长和生理的影响

张汉林¹,王琳²,吴亚¹,王栋麟¹,刘大林¹

(1. 扬州大学动物科学与技术学院,江苏 扬州 225009;2. 扬州大学农业科技发展研究院
(国际联合实验室),江苏 扬州 225009)

摘要:为探究外源一氧化氮对黑麦草铝毒害的缓解作用,以铝敏感型黑麦草品种 Nagahahikari 和铝耐受型黑麦草品种特高为试验材料,研究不同浓度(100 和 200 $\mu\text{mol/L}$)硝普钠(SNP)对 20 mmol/L 铝胁迫下两种黑麦草生长特性和生理指标的影响。结果表明:外源 NO 处理可提高黑麦草幼苗的 OJIP 荧光瞬态曲线,提高量子产率,量子效率,比能量通量,可溶糖含量,可溶性蛋白含量,显著提高叶绿素 a 含量,叶绿素总量,超氧化物歧化酶(SOD)活性,过氧化物酶(POD)活性和过氧化氢酶(CAT)活性($P < 0.05$),显著降低丙二醛(MDA)含量和相对电导率并降低黑麦草对铝的富集量($P < 0.05$)。和仅铝胁迫相比较,添加 200 $\mu\text{mol/L}$ SNP,Nagahahikari 和特高的相对电导率分别下降 34.85%和 27.35%,SOD 活性分别提高 28.66%和 37.18%,POD 活性分别提高 52.41%和 50.30%,地上部 Al^{3+} 富集量分别下降 34.95%和 29.33%,根系中 Al^{3+} 富集量分别下降 26.02%和 17.37%,添加 100 $\mu\text{mol/L}$ SNP 对两种黑麦草的生长和生理指标也有积极的影响,但效果弱于添加 200 $\mu\text{mol/L}$ SNP。说明添加外源 NO 能够促进铝胁迫下黑麦草的生长和生物量的积累,且对铝敏感型品种 Nagahahikari 所受铝毒害的缓解效果优于铝耐受型“特高”。

关键词:铝胁迫;一氧化氮;黑麦草;生长特征;生理指标

中图分类号:S543.6 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-5500(2021)04-0064-10

DOI: 10.13817/j.cnki.cyycp.2021.04.009



近年来,随着生活水平日益提高,畜产品需求量不断增加,饲草饲料短缺严重^[1]。多花黑麦草(*Lolium perenne*)是一种疏丛型禾本科牧草,其产草量高,营养价值高,家畜适口性佳,是优秀的牧草品种,常见利用方式有青料饲喂、晒制干草和青贮饲料等^[2]。发展南方牧草种植具有巨大需求,然而我国南方地区土壤偏酸性,酸性土壤的铝毒害是限制黑麦草生长的一个重

要因素。土壤中游离的 Al^{3+} 增多,对草本植物的生长有严重影响。研究表明,植物的农艺性状和抗氧化酶系统等在铝胁迫下均受到抑制^[3-4]。

一氧化氮是一种植物体内的气态自由基信号,广泛存在植物体细胞内和细胞间,调节植物生长和各种生理变化过程^[5]。NO 在干旱、重金属、盐类等非生物胁迫下作为关键信号分子,某些酶的活性受 NO 的调节^[6]。此外,NO 能促进原生根和侧根的生长,调节气孔运动以及光介导的绿化,促进光合作用,加快细胞运输,提高植物对非生物胁迫的抵御能力^[7-8]。常见的 NO 供体主要有硝普钠(SNP)、硝酸盐、吗多明及其代谢物,Diazeniumdislate 类(NONOates)、S-亚硝基硫醇类、介离子三噁唑类和偶氮二醇烯鎓盐类等也被用作新型的 NO 供体^[9-10]。其中 SNP 较为常用,有研究表明玉米^[11]、小麦^[12]、黄瓜^[13]、棉花^[14]、烟草^[15]等在渍

收稿日期:2020-09-01;修回日期:2020-10-22

基金项目:江苏现代农业产业体系建设项目[JATS(2020)446]

作者简介:张汉林(1996-),男,江苏连云港市人,硕士研究生。

E-mail:294831604@qq.com

刘大林为通讯作者。E-mail:liudl@yzu.edu.cn
18362827618

水胁迫下对其有响应。

本研究以黑麦草为材料,探究外源 NO 对铝胁迫下黑麦草幼苗生长和生理的影响,以期为酸性土壤地区种植黑麦草提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

铝敏感型黑麦草 Nagahahikari 和铝耐受型黑麦草特高,由扬州大学动物科学与技术学院草业科学种子库提供。

1.2 试验设计

本研究采用沙培法,直径 20 cm 的加仑盆,沙子装进盆内,分别将 2 种黑麦草种子播种其中,播深 2 cm,播种后置于光照培养箱,设置恒温 25℃,光照度 10 000 lux,光照 14 h、黑暗 10 h 交替变化,每周施加 100 mL Hoagland 营养液,培养 2 周后间苗,每盆保留 50 株长势一致的幼苗。

试验设置 6 个处理:CK:100 mL 蒸馏水;T1:100 mL 处理液,含有 100 $\mu\text{mol/L}$ 的 SNP;T2:100 mL 处理液,含有 200 $\mu\text{mol/L}$ 的 SNP;T3:100 mL 处理液,含有 20 mmol/L Al^{3+} (Al^{3+} 由 $\text{AlCl}_3 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 提供);T4:100 mL 处理液,含有 20 mmol/L Al^{3+} 和 100 $\mu\text{mol/L}$ 的 SNP;T5:100 mL 处理液,含有 20 mmol/L Al^{3+} 和 200 $\mu\text{mol/L}$ 的 SNP,每个处理组 3 次重复。6 种处理液分别连续施用 3 d,继续培养至 7 d 进行采样,测定各项形态指标和生理指标。

1.3 测定指标与方法

采样后用直尺(精确到 0.1 cm)测量株高和根长,然后将样品植株分别置于 105℃ 烘箱杀青 30 min 后 65℃ 烘干至恒重,用分析天平称量(精确到 0.000 1)其干重(DW),即为地上生物量和地下生物量。

乙醇浸泡法测定叶绿素含量,浸泡法测定相对电导率(EL),硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)含量,蒽酮法测定可溶性糖含量,考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白含量,氮蓝四唑染色法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性,以上指标测试参考施海涛^[16]的测定方法。用过氧化物酶(POD)测试盒(南京建成生物工程研究所)比色法测 POD 活性。用过氧化氢酶(CAT)测试盒(南京建成生物工程研究所)比色法测 CAT 活性。参考张立军^[17]的方法测可溶性糖含量。参考贺建华等^[18]的方法测铝离子含量。

采用 PAM2500(Heinz Walz GmbH)对黑麦草叶片的叶绿素 a 荧光瞬态曲线进行测定,计算量子产率和效率以及比能量通量,使用 Yusuf 等^[19]描述的 JIP 测试方法和计算公式分析 OJIP 瞬时曲线。

1.4 数据分析

用 Excel 2003 进行数据处理,ANOVA 法进行统计分析,Duncan 法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 铝胁迫下添加外源 NO 对黑麦草幼苗生长特征的影响

添加 NO 后,2 种黑麦草幼苗地上和地下部分的伸长生长受到促进,生物量增加(图 1)。与 CK 组相比,T3 组 2 种黑麦草的株高、根长、地上生物量和地下生物量的增加均受到抑制。Nagahahikari 的根长、地上生物量和地下生物量分别降低 28.68%、30.43% 和 25.59%;黑麦草特高的根长、地上生物量和地下生物量分别降低 22.92%、13.51% 和 17.66%。T4 组和 T5 组黑麦草受到的铝胁迫毒害均有缓解。T4 组两种黑麦草根系的伸长生长较 CK 分别显著提高 34.21% 和 31.97% ($P < 0.05$)。相较于 T4 组,T5 组 2 种黑麦草地上生物量和地下生物量提高更多。

2.2 铝胁迫下添加外源 NO 对黑麦草幼苗叶绿素含量的影响

与 CK 组相比,T3 组 2 种黑麦草的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和叶绿素总量在铝胁迫下显著降低 ($P < 0.05$)(图 2)。Nagahahikari 的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量和叶绿素总量分别降低 31.37%、39.13% 和 39.13%,特高分别降低 22.75%、33.60% 和 33.60%。相较于 T3 组,T4 组和 T5 组 2 种黑麦草叶绿素 a 含量和叶绿素总量显著提高 ($P < 0.05$),叶绿素 b 含量无显著性升高 ($P > 0.05$)。

2.3 铝胁迫下外源 NO 对黑麦草幼苗叶绿素荧光特性的影响

T1 组 2 种黑麦草的叶绿素荧光强度高于 T2 和 CK 组 2 种黑麦草的叶绿素荧光强度。T4 组和 T5 组 2 种黑麦草的叶绿素荧光强度高于 T3 组(图 3)。

与 CK 组相比,T3 组 Nagahahikari 的 F_0 、 F_j 、 F_i 、 F_m 和 $F_{300\mu\text{s}}$ 值在铝胁迫处理下极显著降低 ($P < 0.01$)。T3 组特高的 F_j 、 F_i 、 F_m 和 $F_{300\mu\text{s}}$ 值与 CK 组相比极显著降低 ($P < 0.01$)。T4 组和 T5 组 Nagaha-

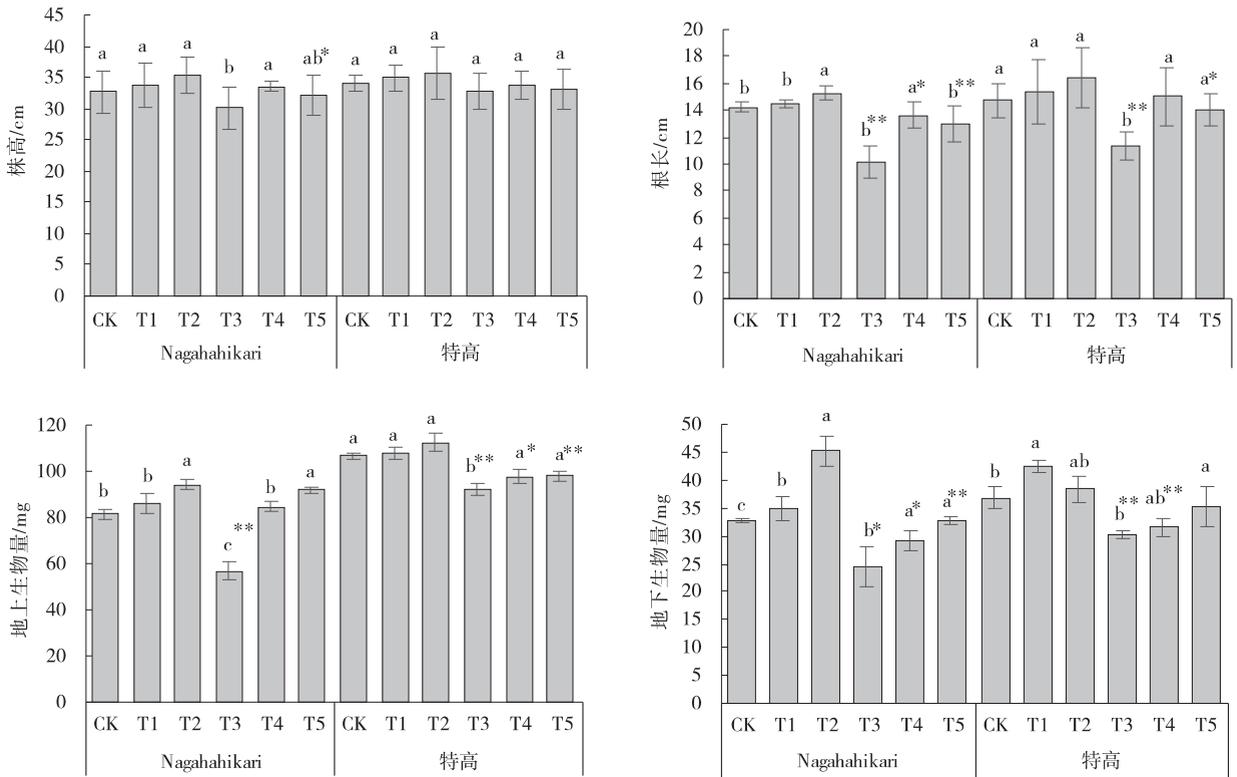


图1 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的生长特性

Fig. 1 Effects of exogenous NO addition on the growth characteristics of ryegrass seedlings under aluminum stress

注:不同小写字母表示不同浓度外源物之间即 CK、T1、T2 之间、T3、T4、T5 之间存在显著性差异($P < 0.05$),“*”表示无铝胁迫组和有铝胁迫组之间即 CK 与 T3、T1 与 T4、T3 与 T5 存在显著性差异($P < 0.05$),“**”表示无铝胁迫组和有铝胁迫组之间即 CK 与 T3 之间、T1 与 T4 之间、T3 与 T5 存在极显著差异($P < 0.01$),下同

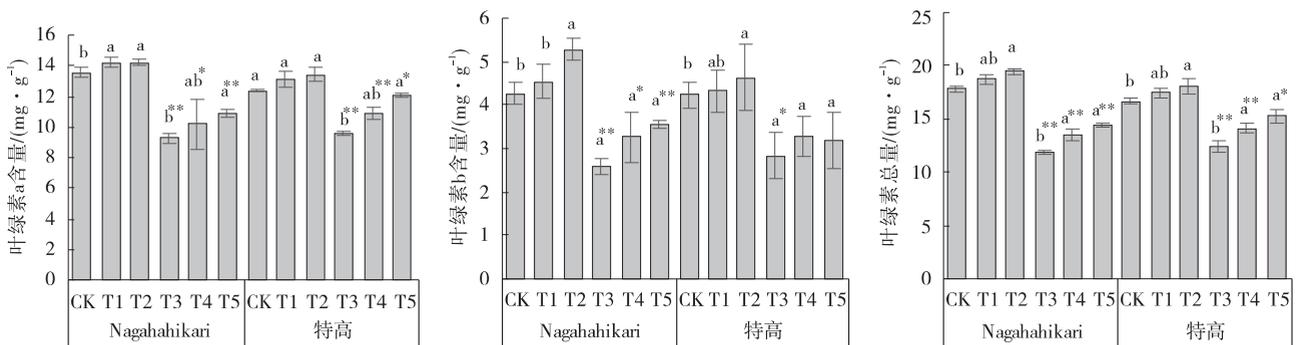


图2 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的叶绿素含量

Fig. 2 Effects of exogenous NO addition on the chlorophyll content of two ryegrass seedlings under aluminum stress

hikari 的 F_0 、 F_j 、 F_i 、 F_m 和 $F_{300\mu s}$ 值较 T3 组均显著提高($P < 0.05$)。相比 T3 组,特高的 F_0 (0.02 ms) 在 T4 组和 T5 组都显著降低($P < 0.05$) (表 1)。

T2 组 Nagahahikari 的 φ_{Eo} 、 δRo 、 ψ_{Eo} 、RC/ABS 和 yRC 值显著提高($P < 0.05$) (表 2)。T1 组和 T2 组特高的 RC/ABS 和 yRC 值较 CK 组显著提高($P < 0.05$)。

与 CK 组相比, T3 组 Nagahahikari 的 φ_{Po} 、 φ_{Eo} 和 ψ_{Eo} 值显著降低($P < 0.05$)。T4 组和 T5 组 Nagahahikari 的 φ_{Eo} 和 ψ_{Eo} 值均显著提高($P < 0.05$)。T5 组黑麦草 Nagahahikari 的 RC/ABS 和 yRC 值显著提高($P < 0.05$)。T5 组特高的 φ_{Po} 、RC/ABS 和 yRC 值显著提高($P < 0.05$)。而 T4 组仅 φ_{Po} 值显著提高($P < 0.05$)。

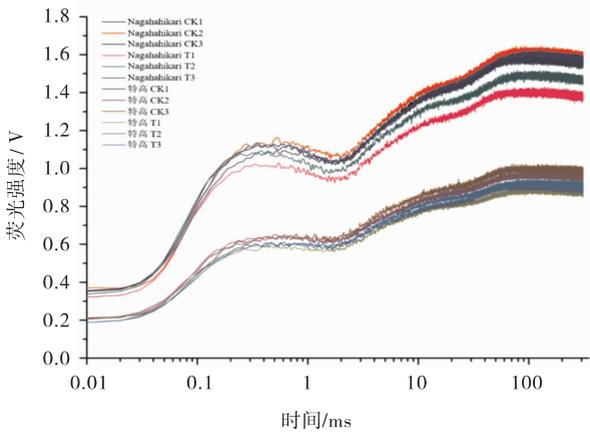


图 3 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的 OJIP 荧光瞬态曲线
 Fig. 3 Effects of exogenous NO addition on OJIP fluorescence transient curves of the seedlings of two ryegrass cultivars under aluminum stress

T2 组 Nagahahikari 的 ABS/RC 和 ET_o/RC 值显著降低 ($P < 0.05$), 但 RE_o/RC 值显著提高 ($P < 0.05$) (表 3)。T2 组特高的 ABS/RC、 TP_o/RC 、 ET_o/RC 和 RE_o/RC 值显著提高 ($P < 0.05$)。与 T3 组相比, T4 组 Nagahahikari 的 TP_o/RC 、 ET_o/RC 和 RE_o/RC 值显著升高 ($P < 0.05$)。T5 组 Nagahahikari 的 ABS/RC、 TP_o/RC 和 ET_o/RC 值显著降低 ($P < 0.05$)。

T2 组, 两种黑麦草的性能指标显著提高 ($P < 0.05$), 其中 Nagahahikari 和特高的 PI_{ABS} 值分别增加 9.25% 和 12.42%, PI_{total} 值分别增加 28.54% 和 16.84% (图 4)。与 T3 组相比, T5 组 Nagahahikari 的 PI_{ABS} 和 PI_{total} 值显著提高 ($P < 0.05$), T4 组和 T5 组特高的 PI_{ABS} 值均显著提高 ($P < 0.05$), 而 T5 组特高的 PI_{total} 值显著提高 ($P < 0.05$)。

表 1 由 OJIP 曲线上提取的叶绿素荧光强度数据

Table 1 Chlorophyll fluorescence intensity data extracted from OJIP curve

	CK	T1	T2	T3	T4	T5	
$F_0(0.02\text{ ms})$	Nagahahikari	0.37 ± 0.01^a	0.37 ± 0.01^a	0.36 ± 0.01^a	$0.33 \pm 0.02^{c**}$	$0.35 \pm 0.01^{b**}$	0.37 ± 0.01^a
	特高	0.22 ± 0.01^a	0.21 ± 0.01^a	0.22 ± 0.01^a	0.22 ± 0.01^a	$0.20 \pm 0.01^{b*}$	$0.20 \pm 0.01^{b**}$
$F_j(2\text{ ms})$	Nagahahikari	1.05 ± 0.02^a	1.06 ± 0.01^a	1.06 ± 0.02^a	$0.95 \pm 0.03^{c**}$	$0.98 \pm 0.01^{b**}$	$1.04 \pm 0.03^{a**}$
	特高	0.62 ± 0.02^b	0.62 ± 0.02^b	0.64 ± 0.01^a	$0.57 \pm 0.02^{b**}$	0.59 ± 0.03^{ab}	$0.60 \pm 0.02^{a**}$
$F_i(30\text{ ms})$	Nagahahikari	1.5 ± 0.01^a	1.50 ± 0.03^a	1.50 ± 0.04^a	$1.32 \pm 0.02^{c**}$	$1.39 \pm 0.01^{b**}$	$1.46 \pm 0.03^{a*}$
	特高	0.89 ± 0.02^b	0.89 ± 0.01^b	0.92 ± 0.01^a	$0.82 \pm 0.02^{b**}$	$0.85 \pm 0.03^{a**}$	$0.85 \pm 0.03^{a**}$
$F_m(\text{max})$	Nagahahikari	1.66 ± 0.02^a	1.67 ± 0.02^a	1.69 ± 0.05^a	$1.46 \pm 0.02^{c**}$	$1.55 \pm 0.03^{b**}$	$1.63 \pm 0.03^{a**}$
	特高	1.01 ± 0.02^b	1.02 ± 0.01^b	1.05 ± 0.00^a	$0.93 \pm 0.02^{b**}$	$0.96 \pm 0.03^{ab**}$	$0.97 \pm 0.02^{a**}$
$F_{300\ \mu s}$	Nagahahikari	1.12 ± 0.01^a	1.11 ± 0.02^a	1.11 ± 0.01^a	$1.02 \pm 0.04^{b**}$	$1.07 \pm 0.01^{a**}$	$1.05 \pm 0.02^{a**}$
	特高	0.62 ± 0.03^a	0.63 ± 0.02^a	0.61 ± 0.04^a	$0.57 \pm 0.02^{b**}$	$0.59 \pm 0.02^{ab**}$	0.59 ± 0.01^a

注:不同小写字母表示不同浓度外源物之间即 CK 与 T3 之间、T1 与 T4 之间、T2 与 T5 之间存在显著性差异 ($P < 0.05$), “*”表示无铝胁迫组和有铝胁迫组之间即 CK 与 T3 之间、T1 与 T4 之间、T3 与 T5 之间存在显著性差异 ($P < 0.05$), “**”表示无铝胁迫组和有铝胁迫组之间即 CK 与 T3 之间、T1 与 T4 之间、T3 与 T5 之间存在极显著差异 ($P < 0.01$)。下同

表 2 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的量子产率和效率

Table 2 Effects of exogenous NO addition on the quantum yield and efficiency of the seedlings of two ryegrass cultivars under aluminum stress

	CK	T1	T2	T3	T4	T5	
φ_{po}	Nagahahikari	0.78 ± 0.00^a	0.78 ± 0.00^a	0.78 ± 0.01^a	$0.77 \pm 0.01^{a*}$	0.77 ± 0.01^a	$0.77 \pm 0.01^{a*}$
	特高	0.78 ± 0.01^a	0.79 ± 0.01^a	0.79 ± 0.01^a	$0.77 \pm 0.00^{b**}$	0.80 ± 0.01^a	0.80 ± 0.01^a
φ_{Eo}	Nagahahikari	0.37 ± 0.00^b	0.36 ± 0.00^b	0.37 ± 0.01^a	$0.35 \pm 0.01^{b**}$	0.36 ± 0.01^a	$0.36 \pm 0.01^{a**}$
	特高	0.39 ± 0.01^a	0.39 ± 0.02^a	0.39 ± 0.01^a	0.28 ± 0.01^a	0.39 ± 0.01^a	0.39 ± 0.01^a
δRo	Nagahahikari	0.27 ± 0.03^b	0.28 ± 0.04^{ab}	0.30 ± 0.03^a	0.28 ± 0.01^a	0.28 ± 0.02^a	0.29 ± 0.00^a
	特高	0.31 ± 0.02^a	0.32 ± 0.04^a	0.31 ± 0.01^a	0.31 ± 0.01^a	0.29 ± 0.03^a	0.31 ± 0.03^a
ψ_{Eo}	Nagahahikari	0.47 ± 0.00^b	0.47 ± 0.01^b	0.48 ± 0.01^a	$0.45 \pm 0.01^{b**}$	0.47 ± 0.00^a	0.47 ± 0.01^a
	特高	0.50 ± 0.02^a	0.49 ± 0.02^a	0.49 ± 0.02^a	0.50 ± 0.01^a	0.48 ± 0.01^b	0.48 ± 0.01^b
RC/ABS	Nagahahikari	0.18 ± 0.00^b	0.18 ± 0.00^{ab}	0.18 ± 0.01^a	0.17 ± 0.01^b	0.17 ± 0.01^b	$0.19 \pm 0.00^{a*}$
	特高	0.20 ± 0.01^b	0.20 ± 0.01^b	0.22 ± 0.01^a	0.20 ± 0.01^b	0.20 ± 0.01^b	$0.20 \pm 0.01^{a*}$
YRC	Nagahahikari	0.15 ± 0.00^b	0.15 ± 0.00^b	0.16 ± 0.01^a	0.15 ± 0.00^b	$0.15 \pm 0.002^{**}$	$0.16 \pm 0.00^{a*}$
	特高	0.16 ± 0.01^b	0.16 ± 0.01^b	0.18 ± 0.01^a	0.16 ± 0.01^b	0.16 ± 0.00^b	$0.17 \pm 0.00^{a*}$

表 3 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的比能量通量

Table 3 Effects of exogenous NO addition on specific energy flux of the seedlings of two ryegrass cultivars under aluminum stress

	CK	T1	T2	T3	T4	T5	
ABS/RC	Nagahahikari	5.64±0.05 ^a	5.50±0.08 ^{ab}	5.46±0.23 ^b	5.73±0.20 ^a	5.89±0.23 ^{a**}	5.27±0.12 ^{b**}
	特高	5.11±0.22 ^a	5.14±0.22 ^a	4.60±0.28 ^b	5.15±0.25 ^a	5.09±0.15 ^a	4.89±0.13 ^{b*}
TPo/RC	Nagahahikari	4.40±0.05 ^a	4.29±0.07 ^b	4.28±0.13 ^b	4.42±0.14 ^{b**}	4.56±0.12 ^{a**}	4.08±0.07 ^c
	特高	3.99±0.13 ^a	4.06±0.16 ^a	3.65±0.27 ^b	3.95±0.21 ^a	4.04±0.11 ^{a*}	3.91±0.12 ^a
ETo/RC	Nagahahikari	2.06±0.03 ^a	2.00±0.04 ^b	2.03±0.09 ^{ab}	1.98±0.06 ^{b*}	2.15±0.04 ^{a**}	1.90±0.07 ^c
	特高	1.99±0.10 ^a	1.99±0.15 ^a	1.78±0.08 ^b	1.98±0.13 ^{a*}	1.96±0.09 ^a	1.89±0.10 ^{a**}
REo/RC	Nagahahikari	0.55±0.05 ^b	0.56±0.07 ^{ab}	0.61±0.05 ^a	0.55±0.03 ^b	0.60±0.03 ^{a**}	0.55±0.02 ^{b**}
	特高	0.61±0.03 ^a	0.63±0.03 ^a	0.56±0.01 ^b	0.61±0.04 ^a	0.57±0.04 ^a	0.59±0.05 ^a

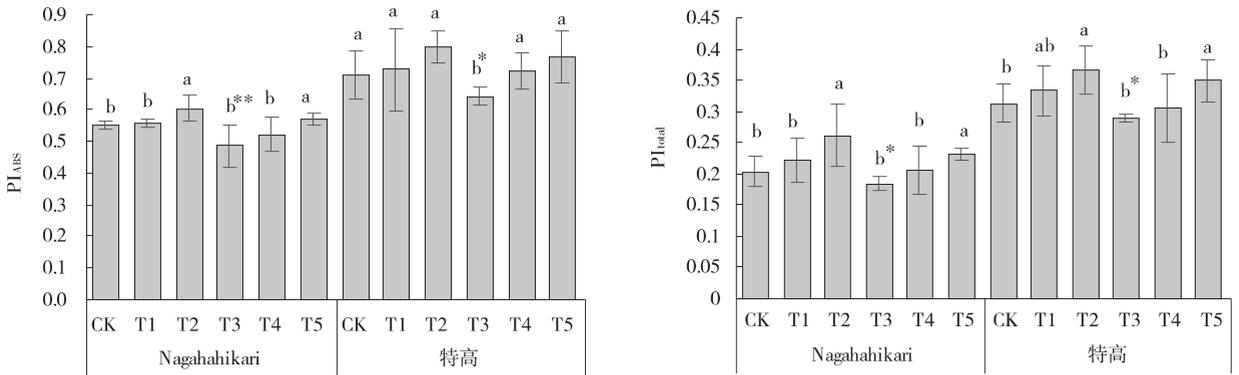


图 4 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的性能指标

Fig. 4 Effects of exogenous NO addition on the performance indexes of the seedlings of two ryegrass cultivars under aluminum stress

2.4 铝胁迫下添加外源 NO 对黑麦草幼苗可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

添加外源 NO 的 T1 组和 T2 组相比 CK 组, 2 种黑麦草可溶性糖含量升高, T2 组 Nagahahikari 和特高的可溶性糖含量提高, 分别为 41.55% 和 90.42% (图 5)。与 CK 组相比, T3 组 2 种黑麦草的可溶性糖含量提高, 其中 Nagahahikari 的可溶性糖含量极显著高于 CK 组 (P

<0.01), 而特高无显著性变化。与 T3 组相比, T4 组和 T5 组 2 种黑麦草的可溶性糖含量增加, T5 组 Nagahahikari 的可溶性糖含量显著高于 T3 组 ($P<0.05$)。

T3 组 Nagahahikari 的可溶性蛋白含量相较于 CK 组降低, 而特高的可溶性蛋白含量显著高于 CK 组 ($P<0.05$)。T4 组和 T5 组 Nagahahikari 的可溶性蛋白含量提高, 特高的可溶性蛋白含量降低。

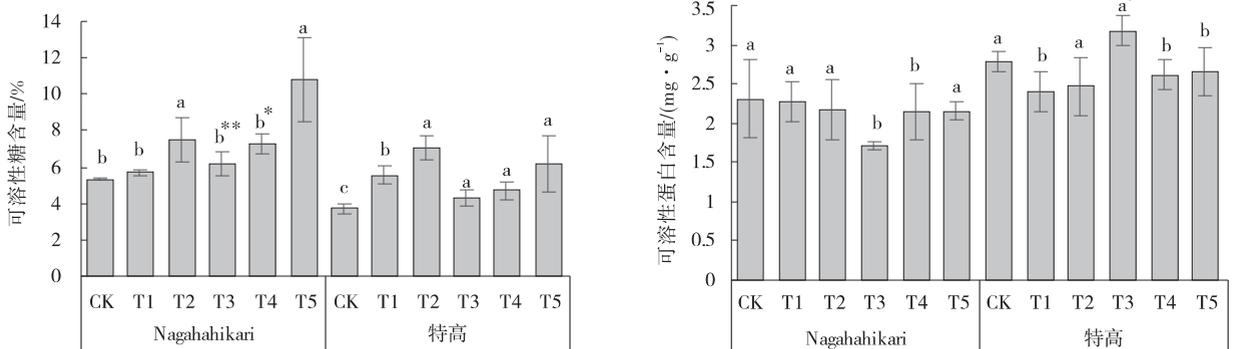


图 5 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的可溶性糖和可溶性蛋白含量

Fig. 5 Effects of exogenous NO addition on the soluble sugar and soluble protein content of the seedlings of two ryegrass cultivars under aluminum stress

2.5 铝胁迫下外源 NO 对黑麦草幼苗过氧化指标的影响

与 CK 组比较, T3 组 2 种黑麦草的相对电导率极显著提高($P < 0.01$)。与 T3 组相比, T4 组和 T5 组 2 种黑麦草的相对电导率显著降低($P < 0.05$), 其中 T5 组 Nagahahikari 和特高的相对电导率分别降低

34.85% 和 27.35%。

T3 组相较于 CK 组, 2 种黑麦草的 MDA 含量极显著提高($P < 0.01$), Nagahahikari 和特高的 MDA 含量分别增加 2.75 倍和 2.29 倍。与 T3 组相比, T4 组和 T5 组 2 种黑麦草的 MDA 含量显著降低($P < 0.05$)。

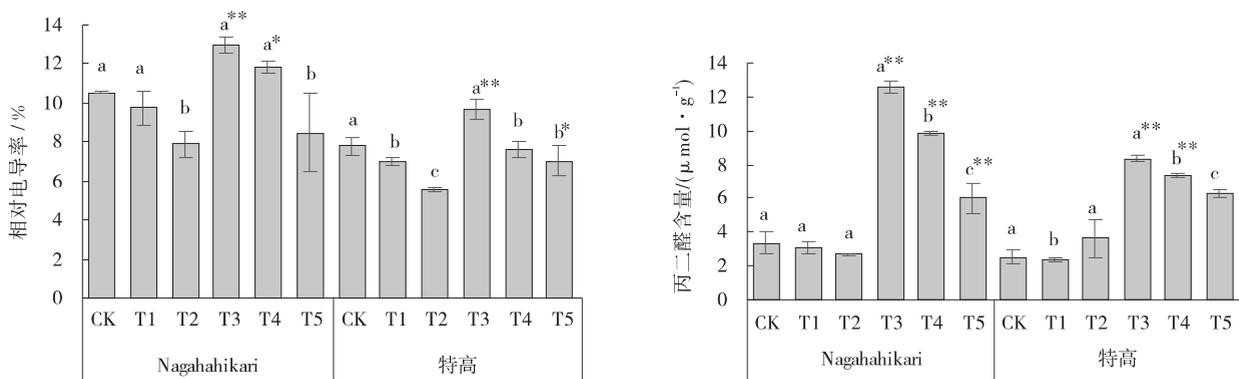


图 6 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的过氧化指标

Fig. 6 Effects of exogenous NO addition on peroxidation indexes of the seedlings of two ryegrass cultivars under aluminum stress

2.6 铝胁迫下外源 NO 对黑麦草幼苗抗氧化酶活性的影响

T3 组 2 种黑麦草的 SOD 活性均极显著高于 CK 组($P < 0.01$)。T4 组和 T5 组 2 种黑麦草的 SOD 活性较 T3 组显著提高($P < 0.05$), 其中 T5 组 2 种黑麦草的 SOD 活性相较于 T3 组分别提高 28.66% 和 37.18%。

T3 组 2 种黑麦草的 POD 活性均极显著高于 CK 组($P < 0.01$)。T4 组和 T5 组 2 种黑麦草的 POD 活性较 T3 组显著提高($P < 0.05$), 其中 T5 组 2 种黑麦草的 SOD 活性相比 T3 组分别提高 52.41% 和

50.30%。

与 T3 组相比, T5 组 Nagahahikari 的 CAT 活性显著提高($P < 0.05$), T4 组和 T5 组特高的 CAT 活性均有显著提高($P < 0.05$)。

2.7 铝胁迫下添加外源 NO 对黑麦草幼苗 Al^{3+} 富集含量的影响

与 CK 组相比, T2 组特高地上部的 Al^{3+} 富集量显著降低($P < 0.05$) (图 8), 其根系的 Al^{3+} 富集量降低, 但差异不显著($P > 0.05$)。T4 组和 T5 组 2 种黑麦草地上部和根系中的 Al^{3+} 富集量较 T3 组降低, T5 组 Nagahahikari 地上部和根系中的 Al^{3+} 富集量减少,

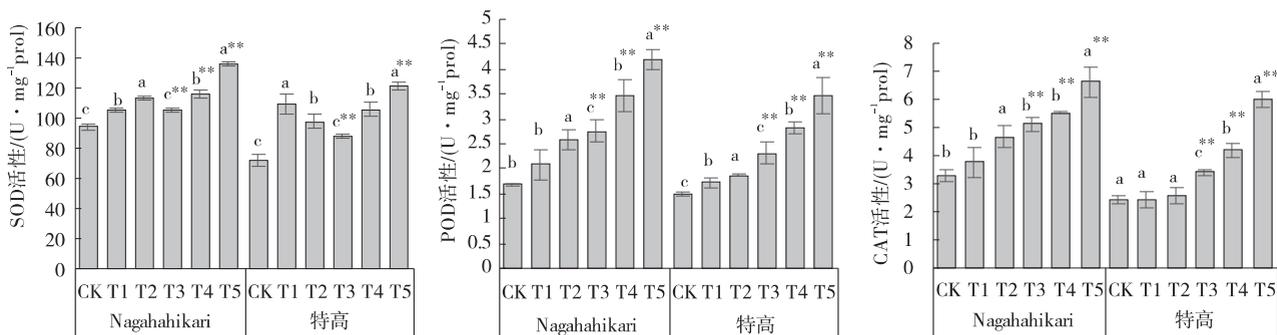


图 7 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗的抗氧化酶活性

Fig. 7 Effects of exogenous NO addition on antioxidant enzyme activities of the seedlings of two ryegrass cultivars under aluminum stress

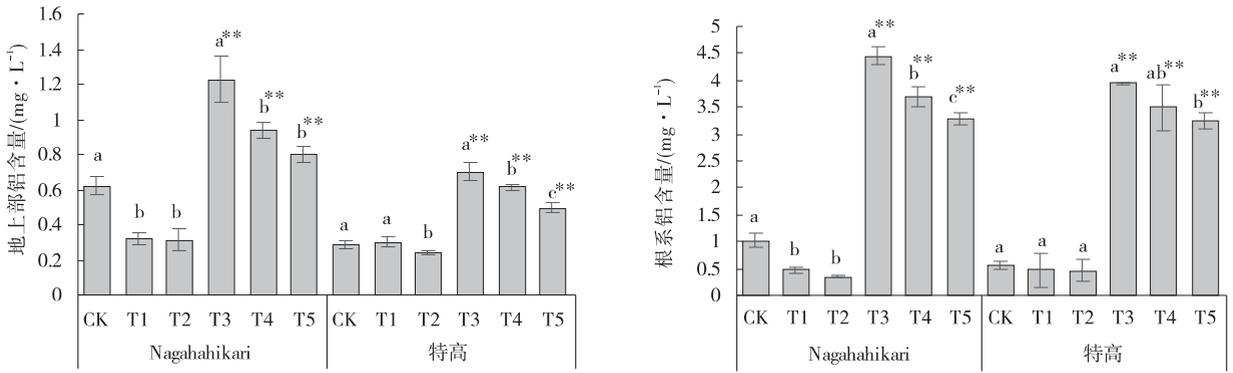


图 8 铝胁迫下添加 NO 黑麦草幼苗不同部位的铝富集含量

Fig. 8 Effects of exogenous NO addition on the aluminum content in different parts of the seedlings of two ryegrass cultivars under aluminum stress

分别为 34.95% 和 26.02%，特高地上部和根系中的 Al^{3+} 富集量减少，分别为 29.33% 和 17.37%。

3 讨论

一氧化氮(NO)是一种重要的气体信号分子^[20]。NO 能够提高植物对非生物胁迫的抵抗性能，如低温胁迫^[21]、盐胁迫^[22]、高温与干旱胁迫^[23]、重金属胁迫^[24]和酸铝胁迫^[25]等。番茄等植物幼苗的生长在适宜浓度的 NO 下受到促进^[26-27]。Tian 等^[28]研究表明豌豆叶片膨大与适宜浓度的 NO 处理相关。本研究发现，对铝胁迫下的黑麦草添加 NO，其株高和根长增加，地上和地下部分生物量增加。这与对大豆^[29]、小麦^[30]、烟草^[31]等研究的结果一致。由此可见，对铝胁迫下黑麦草添加 NO，能促进其生长。相同处理组中，特高的株高、根长、地上生物量和地下生物量均高于 Nagahahikari，可能是特高本身对于铝胁迫有较好的耐受性，受到铝毒害的影响较小，在添加 NO 后生长有更明显的改善。

叶绿素含量与植物光合作用的强度具有密切的关联。研究发现，铝胁迫下，两种黑麦草叶片中叶绿素各组分的含量均显著降低。铝胁迫下的黑麦草，叶绿体受损，酶的结构发生变化，从而抑制叶绿素的合成^[32-33]可能是造成此结果的原因。 F_v/F_m 参数(光化学的最大量子产量)不具有特异性^[34]，通常对植物的逆境胁迫响应不大^[35]。因此，使用快速叶绿素 a 荧光动力学对黑麦草的光合性能进行评价。荧光猝灭的分析可评价黑麦草的光合性能，反映黑麦草对铝胁迫的耐受性，还可反映 PS II 中能量流动和电子运输的状况^[36-37]。研究发现，对铝胁迫下的黑麦草进行添加

NO 处理，其叶绿素 a 荧光强度提高。铝胁迫下黑麦草添加 NO，黑麦草特高的 F_0 值降低，2 种黑麦草的 F_m 值都提高，黑麦草的量子产率和效率提高，比能量通量降低，表现为叶绿素 a 荧光动力学性能提高。 Pl_{total} 与植物生长和生理参数间有强相关性^[38]。研究发现，对铝胁迫下黑麦草添加 200 $\mu\text{mol/L}$ 的 NO，能使其 Pl_{total} 显著上升。由此可知 NO 能保护黑麦草的光合系统。其中特高的各项光合性能指标均优于 Nagahahikari，表明铝耐受型黑麦草对铝胁迫有较好的适应性，同时 Nagahahikari 的光合性能指标提升幅度大于特高，表明添加 NO 对于铝敏感型黑麦草的光合系统有更好的保护效果。

可溶性糖和可溶性蛋白调节植物细胞液浓度、改变细胞渗透势的物质，也能为细胞提供能量或作为酶类物质，在应对非生物胁迫的过程中发挥重要作用^[39-40]。研究发现，对铝胁迫下黑麦草添加 200 $\mu\text{mol/L}$ 的 NO，2 种黑麦草的可溶性糖含量均提高，可溶性蛋白含量均下降。可能是由于铝胁迫下黑麦草分解可溶性蛋白提供能量。黑麦草特高可能因为对铝胁迫具有较好的耐性，2 种渗透调节物质含量提高，以维持细胞渗透势，提高细胞吸水或保水能力。

MDA 的积累损伤膜系统，质膜透性变差，电解质外泄，最终导致相对电导率上升。研究发现，铝胁迫显著提高 2 种黑麦草的 MDA 含量和相对电导率。由此可见黑麦草细胞在铝胁迫下易发生过氧化。植物清除体内 ROS 主要通过 SOD, POD 和 CAT 等抗氧化酶类，以此维持 ROS 的产生和清除的平衡。研究发现，铝胁迫下 2 种黑麦草的 3 种抗氧化酶活性显著升高，可能是因为铝胁迫使黑麦草体内产生更多 ROS，提高

抗氧化酶活性以更快地清除 ROS, 更快适应铝胁迫环境。铝胁迫下 2 种黑麦草添加 NO 后, SOD、POD 和 CAT 活性提高, MDA 含量和 EL 值也因此降低。

研究发现, 黑麦草特高地上和地下部分都比黑麦草 Nagahahikari 富集的铝少, 说明特高通过减少 Al^{3+} 在其体内富集实现更好的铝耐性。铝胁迫下对 2 种黑麦草进行添加 NO 处理, 使地上和地下部分中的铝富集量均有降低。由此可见, 铝胁迫下对黑麦草进行添加 NO 处理, 能降低黑麦草对 Al^{3+} 的吸收和富集, 减轻铝胁迫对黑麦草的毒害, 促进黑麦草的生长, 提高黑麦草的生物量。

4 结论

铝胁迫下对黑麦草进行添加 NO 处理, 使其光合性能提高, 渗透调节能力提高, 膜脂过氧化程度降低, 抗氧化酶活性提高, 铝富集量降低, 黑麦草实现了更好的生长, 更多的生物量积累。添加 NO 提高了黑麦草对铝胁迫的适应能力, 缓解了铝胁迫对黑麦草的毒害作用。此外, 相比于铝耐受性黑麦草特高, 添加 SNP 对铝敏感型黑麦草 Nagahahikari 有更明显的铝毒害缓解效果。

参考文献:

[1] 卫丽, 褚希彤, 卢志超. 食物结构变化对牧区草地农业发展的影响[J]. 家畜生态学报, 2015, 36(12): 85-90.

[2] 蒋利轩, 张安荣. 黑麦草的种植、青贮及应用[J]. 养殖与饲料, 2020(6): 58-59.

[3] 崔雪梅, 简君萌, 李春生. 铝胁迫对油菜根系及叶片生理生化指标的影响[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(12): 107-109.

[4] 陈润娟, 雷娅伟, 白小明, 等. NO 对低温胁迫下草地早熟禾抗氧化系统的调控[J]. 草原与草坪, 2017, 37(6): 17-23.

[5] Fancy N N, Bahlmann A K, Loake G J. Nitric oxide function in plant abiotic stress[J]. Plant, Cell & Environment, 2017, 40(4): 462-472.

[6] 赵滢, 艾军, 王振兴, 等. 外源 NO 对 NaCl 胁迫下山葡萄叶片叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响[J]. 核农学报, 2013, 27(6): 867-872.

[7] Khan M N, Mohammad F, Mobin M, et al. Nitric Oxide in Plants: Metabolism and Role in Stress Physiology[M]. Cham: Springer International Publishing, 2014.

[8] Dordas C. Nitric oxide and plant hemoglobins improve the tolerance of plants to hypoxia[M]//Nitric oxide action in

abiotic stress responses in plants. Cham: Springer International Publishing, 2015: 115-128.

[9] 吴巍, 姚欣欣, 史宏伟, 等. NO 供体药物的研究进展[J]. 吉林医药学院学报, 2015, 36(1): 42-44.

[10] 马福民, 云学英. 偶氮二醇烯鎓盐类 NO 供体药物研究进展[J]. 内蒙古医科大学学报, 2013, 35(S2): 421-425.

[11] 张健, 刘美艳. 外源一氧化氮提高玉米抗芽涝的研究[J]. 玉米科学, 2014, 22(5): 76-80.

[12] S. Özçubukçu, N. Ergün, E. İlhan. Waterlogging and nitric oxide induce gene expression and increase antioxidant enzyme activity in wheat [J]. Acta Biologica Hungarica, 2014, 65(1): 47-60.

[13] 张健, 刘美艳. 一氧化氮提高黄瓜幼苗耐涝性的探究[J]. 中国瓜菜, 2017, 30(1): 18-21.

[14] 宋学贞. 硝普钠缓解棉花花铃期淹水伤害的效应研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.

[15] 张永福, 王定康, 蒋淑萍, 郑旻, 牛燕芬, 靳松. 水涝胁迫下烟草对水杨酸和硝普钠的生理响应[J]. 云南农业大学学报(自然科学版), 2018, 33(4): 624-631.

[16] 施海涛. 植物逆境生理学实验指导[M]. 北京: 科学出版社, 2016.

[17] 张立军, 樊金娟. 植物生理学实验教程[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2007.

[18] 贺建华. 饲料分析与检测[M]. 北京: 中国农业出版社, 2005.

[19] Yusuf M A, Kumar D, Rajwanshi R, et al. Overexpression of γ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic Brassica juncea plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements[J]. Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-Bioenergetics, 2010, 1797(8): 1428-1438.

[20] 张黛静, 姜丽娜, 邵云, 等. NO 在小麦生长发育与环境胁迫响应中的作用研究进展[J]. 麦类作物学报, 2009, 29(2): 356-360.

[21] 索琳格, 吴佩, 张文博, 等. GSH 参与低温胁迫下外源 NO 对黄瓜叶绿体活性氧清除系统的影响[J]. 石河子大学学报(自然科学版), 2018, 36(5): 624-630.

[22] 王旺田, 谢光辉, 刘文瑜, 等. 外源 NO 对盐胁迫下甜高粱种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 核农学报, 2019, 33(2): 363-371.

[23] 杜兴良, 兰盼龙, 张皓帆, 等. 一氧化氮对高温与干旱复合胁迫下小麦叶片 Rca 基因表达及 Rubisco 活性的影响[J]. 河南农业大学学报, 2018, 52(6): 868-873.

[24] 王逸筠, 胡美美, 崔秀敏, 等. 铜、镉胁迫下外源 NO 介导

- 的番茄解毒途径[J]. 应用生态学报, 2018, 29(12): 4199—4207.
- [25] 钟铭隆, 付晓凤, 朱原, 等. 酸铝胁迫下 NO 对土沉香幼苗生长特性的影响[J]. 广东农业科学, 2017, 44(12): 20—26.
- [26] Anderson L S, Mansfield T A. The effects of nitric oxide pollution on the growth of tomato[J]. Elsevier, 1979, 20(2): 20—28.
- [27] Hayat S, Hasan S A, Mori M, *et al.* Nitric oxide: chemistry, biosynthesis, and physiological role[M]. Nitric Oxide in Plant Physiology, 2010: 1—15.
- [28] Tian X, Lei Y. Nitric oxide treatment alleviates drought stress in wheat seedlings[J]. Biologia Plantarum, 2006, 50(4): 775—778.
- [29] Cai M Z, Zhang S N, Wang F M, *et al.* Protective effect of exogenously applied nitric oxide on aluminum-induced oxidative stress in soybean plants [J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2011, 58(5): 102—110.
- [30] Chengliang Sun, Lijuan Liu, Yan Yu, *et al.* Nitric oxide alleviates aluminum-induced oxidative damage through regulating the ascorbate-glutathione cycle in roots of wheat[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2015, 57(6): 57—66.
- [31] 刘强, 贺根和, 柳正威, 等. 外源一氧化氮对铝胁迫下烟草叶片光能利用和光保护系统及活性氧代谢的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2016, 42(6): 615—621.
- [32] 赵会娥, 贺立源, 章爱群, 等. 铝胁迫对植物光合作用的影响及其机理的研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2008(1): 155—160.
- [33] 曹林, 吴玉环, 章艺, 等. 外源水杨酸对铝胁迫下菊芋光合特性及耐铝性的影响[J]. 水土保持学报, 2015, 29(4): 260—266.
- [34] Baker Neil R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59(1): 89.
- [35] Živčák M., Brestič M., Olšovská K., *et al.* Performance index as a sensitive indicator of water stress in Triticum aestivum L [J]. Plant, Soil and Environment, 2008, 54(4): 133—139.
- [36] Kalaji H M, Jajoo A, Oukarroum A, *et al.* Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2016, 38(4): 1—11.
- [37] Dałbrowski P, Baczevska A H, Pawluśkiewicz B, *et al.* Prompt chlorophyll a fluorescence as a rapid tool for diagnostic changes in PSII structure inhibited by salt stress in Perennial ryegrass[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2016, 157: 22—31.
- [38] 张梦如, 杨玉梅, 成蕴秀, 等. 植物活性氧的产生及其作用和危害[J]. 西北植物学报, 2014, 34(9): 1916—1926.
- [39] 张卫红, 刘大林, 苗彦军, 等. 西藏 3 种野生牧草苗期对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报, 2017, 37(21): 7277—7285.
- [40] 李德全, 邹琦, 程炳嵩. 植物渗透调节研究进展[J]. 山东农业大学学报, 1991(1): 86—90.

Effects of exogenous nitric oxide on the growth and physiology of ryegrass seedlings under aluminum stress

ZHANG Han-lin¹, WANG Lin², WU Ya¹, WANG Dong-lin¹, LIU Da-lin¹

(1. College of Animal Science and Technology, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China;

2. Institutes of Agricultural Science and Technology Development, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract: The objective of this study was to investigate the alleviative effects of exogenous nitric oxide(NO) on aluminum(Al) toxicity in ryegrass seedlings. Ryegrass cv. Te Gao, Al-tolerant and cv. Nagahahikari, Al-sensitive were grown in sand to investigate the effects of two different concentrations(100, 200 $\mu\text{mol/L}$) of sodium nitroprusside(SNP) on the growth and physiological parameters of ryegrass under 20 mmol/L Al^{3+} . The results

showed that exogenous NO treatment increased chlorophyll fluorescence parameters, soluble sugar content, soluble protein content, chlorophyll a content, total chlorophyll content, SOD activity, POD activity and CAT activity ($p < 0.05$), while significantly reduced MDA content and electrical conductivity, and the accumulation of Al^{3+} in ryegrass ($p < 0.05$). Compared with Al stress only, the application of 200 $\mu\text{mol/L}$ SNP under Al stress reduced the relative electricity conductivity by 34.85% and 27.35%, increased SOD activity by 28.66% and 37.18% and SOD activity by 52.41% and 50.30%, reduced Al^{3+} enrichment in shoots by 34.95% and 29.33% and in roots by 26.02% and 17.37% in Nagahahikari and Te Gao, respectively. The results indicated that the alleviative effects of NO treatment on the growth of ryegrass exposed to Al stress was more significant in the Al-sensitive ryegrass cv. Nagahahikari than that of Al-tolerant cv. Te Gao.

Key words: aluminum stress; nitric oxide; ryegrass; growth characteristics; physiological parameters

(上接 63 页)

Genetic analysis on the mixed model of major gene plus polygenes for the panicle related traits in triticale

CHANG Dan-dan, JIN Xing-na, TIAN Xin-hui, DU Wen-hua

(College of Grassland Science, Gansu Agricultural University/Key Laboratory of Grassland Ecosystem, Gansu Agricultural University, Ministry of Education/Sino-U. S. Centers for Grazingland Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Panicle traits are important for seed yield, therefore the improvement of panicle traits is the key to increase seed yield of triticale. Analyzing panicle traits of triticale has important significance to improve the breeding efficiency and seed yield of triticale. The recombinant inbred lines (RILs) constructed by Shida No. 1 (P_1) and triticale strain C18 (P_2) were used as the material, and the major gene plus polygene mixed inheritance model were used to perform genetic analysis of panicle related traits. The results found 4MG-AI as the best genetic model for awn length, which showed that the inheritance was controlled by incorporating four major genes additive-epistasis genetic model. The heritability of the main gene was 85.06%. The optimal genetic model for panicle length and spikelet number were MX2-CE-A, which was consistent with two pairs of complementary main genes + additive polygene genetic model. The heritability of main genes controlling panicle length and spikelet number were 20.35% and 31.77% respectively, and the heritability of polygenes was 62.93% and 32.48%, respectively. The optimal genetic model for spike density and grains per spike were PG-AI, which was the additive-superordinate multi-gene genetic model, and the polygenes heritability was 35.34% and 86.96%, respectively. The awn length has the genetic characteristics of the main gene. The main gene had high heritability (86.96%) and was affected by the environment. The awn length could be selected in early selections in breeding, achieving single plant directional selection and improving breeding efficiency.

Key words: triticale; panicle traits; genetic model; genetic effect