



氢气调节植物生长发育和提高植物抗逆性的研究进展

张海那¹, 范海延^{1,2}, 于洋^{1*}, 贾淑敏¹, 于广超³, 陈秋敏¹, 赵珺玥¹

(1 沈阳农业大学 生物科学技术学院, 沈阳 110866; 2 沈阳农业大学设施园艺学部共建教育部重点实验室, 沈阳 110866; 3 沈阳农业大学 园艺学院, 沈阳 110866)

摘要: 氢气作为新发现的活性气体被广泛研究。在植物生长发育方面, 氢气具有促进种子发芽、幼苗发育、不定根生长等作用; 在植物遭受逆境胁迫过程中, 氢气通过调控抗氧化酶活性、抗氧化物质的生成及其相应的转录本来应对胁迫带来的氧化损伤, 提高植物对于干旱、盐胁迫、重金属胁迫、除草剂、紫外照射等胁迫的抗性, 同时氢气还可以调控与抗病虫害等胁迫相关基因的表达。该文对国内外有关氢气在促进植物生长发育和提高植物抗性方面的作用, 以及逆境胁迫下氢气作为信号分子通过调控抗氧化防御系统提高植物抗逆性的机制进行综述, 以期更好地了解 and 促进氢气在农业科学上的研究与应用。

关键词: 氢气; 生长发育; 抗逆境胁迫; 信号分子

中图分类号: Q945.78

文献标志码: A

Research Progress of Hydrogen Regulating Plant Growth and Development and Improving Plant Stress Resistance

ZHANG Haina¹, FAN Haiyan^{1,2}, YU Yang^{1*}, JIA Shumin¹,
YU Guangchao³, CHEN Qiumin¹, ZHAO Junyue¹

(1 College of Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University, Shenyang, 110866, China; 2 Key Laboratory of Protected Horticulture of Ministry of Education, Shenyang Agricultural University, Shenyang, 110866, China; 3 College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang, 110866, China)

Abstract: Hydrogen is widely studied as a new active gas. In plant growth and development, hydrogen has the role of promoting seed germination, seedling growth and adventitious root growth; In the process of plant stress, the body produces a large number of reactive oxygen species. Through the regulation of antioxidant enzyme activities, antioxidant generation and its corresponding transcripts, hydrogen improves plant resistance to drought, salt stress, heavy metal stress, herbicides, ultraviolet radiation and other stresses. At the same time, hydrogen can also regulate the expression of stress-related genes such as resistance to pests and diseases. This paper reviews the role of hydrogen in promoting plant growth and improving plant resistance, and the mechanism of hydrogen as a signal molecule to enhance the stress resistance of plants by regulating antioxidant defense systems under adversity stress, with a view to a better understanding and promotion of hydrogen in agricultural science research and application.

收稿日期: 2016-11-11; 修改稿收到日期: 2016-12-09

基金项目: “十三五”国家重点研发计划(2016YFD0201004)

作者简介: 张海那(1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物逆境适应生理与分子生物学研究。E-mail: 1654515995@qq.com

* 通信作者: 于洋, 硕士, 讲师, 主要从事植物发育与逆境适应研究。E-mail: 821756374@qq.com

Key words: hydrogen; growing development; resistance to stress; signal molecule

氢气是无色、无味、密度最小的气体。在 0℃、一个标准大气压下,氢气的密度为 0.089 9 g/L,常温常压下,氢气的溶解度比较低。过去大多认为氢气属于结构简单的生理惰性气体^[1],没有生物学活性。而近年研究发现,氢气具有抗氧化作用^[2],它可以通过快速扩散到细胞或组织中调制不同信号级联,并在临床上发挥器官保护作用。氢气及其水溶液具有改善缺血再灌注氧化损伤,保护细胞免受氧化损伤,抗炎等一系列的医学作用。如:呼吸 2% 的氢气能够缓解肝和心肌缺血再灌注造成的损伤^[3-4];饮用和注射含氢生理盐水可以缓解肿瘤化疗药品顺铂造成的肾毒害^[5];氢气还可以降低小肠组织炎症因子的水平,增加紧密连接蛋白的表达,改善由重度脓毒症引起的肠屏障功能障碍^[6]。

氢气在医学上的研究发现吸引了植物生物学家的注意,如果氢气能够提高逆境下植物的抗氧化能力,将对缓解植物在逆境下的生长压力、提高作物产量、增加抗病能力等多方面产生积极作用。已有研究发现在植物抗胁迫网络中,氢气可以作为信号分子通过调控植物体内活性氧(ROS)的含量协助植物抵御胁迫,如:在植物应答干旱胁迫的过程中,氢气通过增加 ROS 的含量来调节气孔的闭合^[7];而植物在盐胁迫、重金属离子胁迫、农药损伤和紫外照射环境下,氢气通过提高植物抗氧化酶的活性去除多余 ROS 来修复氧化损伤^[8-11];低浓度氢气还可以增强植物抗病虫害相关基因的表达^[12]。

1 氢气在植物上的作用

氢气在农业上具有促进种子发芽、幼苗发育、不定根生长等作用,同时还具有提高植物抗胁迫能力的作用,如干旱、高盐、重金属离子、农药、紫外照射、病虫害危害等(表 1)。

1.1 氢气对植物生长发育的影响

早在 50 多年前,就有人发现外源性氢气具有刺激种子萌发的作用^[13]。用不同浓度的富氢水浸泡水稻(*Oryza sativa*)和绿豆(*Phaseolus*)种子,低浓度的富氢水可促进绿豆根和茎的伸长,高浓度则抑制^[12]。用富氢水浸泡后的植物种子,还可以缓解盐胁迫导致的萌发抑制,提高在盐渍土地上作物种子的萌发率^[8]。氢气还具有延迟猕猴桃采后成熟的能力^[14]。50%和 100%饱和度的富氢水可以明显促进黄瓜(*Cucumis sativus*)外植体不定根的生长,包括

不定根的数量及长度,一氧化氮很可能是富氢水促生作用的下游转导信号^[15]。Lin 等发现富氢水对不定根的促生作用与血红素加氧酶 1/一氧化碳介导的反应相关^[16]。研究发现氢处理土壤能够提高幼苗期黄瓜植株茎粗、单株叶数、株高、相对叶绿素含量及干重等生理参数^[17],即氢处理土可以促进黄瓜幼苗生长。氢气对于植物生长发育的促进作用,在表型及生理上都有证实,氢气的这种促生作用,可能由于氢气作为一种信号分子调控与生长发育相关的基因,但其明确的分子机制等尚无报道。

1.2 氢气对植物应答干旱胁迫的影响

近年来,气候变暖、降雨偏少、环境恶化,干旱天气频发。制约世界粮食生产的主要因素之一就是干旱缺水^[18]。干旱胁迫会使植物发生显著的生理变化,主要表现在叶片枯萎、种子籽粒不饱满、代谢紊乱和光合作用减弱等^[19]。Xie 等发现,ABA 可引起拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)快速且持续的释放氢气,外源施加富氢水也可减少气孔开度,氢气通过促进 ROS 产生,从而增加 NO,NO 介导 K⁺ 通过 GORK 通道从细胞质向细胞外释放,使气孔闭合,从而协助抵抗干旱^[7]。

1.3 氢气提高植物的耐盐性

土壤盐渍化是制约农业生产的一个重要因素,中国现有耕地面积的 1/5 是盐碱土地^[20]。土壤盐化是植物主要的非生物胁迫之一,它影响植物生理代谢的各个方面^[21,22]。拟南芥在响应由盐诱导的氧化胁迫时,其内源氢气产量迅速增加,对提高植株抗氧化能力、维持离子平衡具有重要作用^[23]。盐胁迫可诱导水稻种子在萌发过程中产生氢气,内源性氢气含量升高;外源富氢水预处理的水稻幼苗在受到盐胁迫时,与单独盐胁迫相比较,其 SOD 活性增加,TBAS 含量减少,且根部及茎部的 K⁺ 与 Na⁺ 的比值均上升^[8]。水稻经富氢水培养后,根和茎中丙二醛含量减少;同时,盐处理会上调水稻氢化酶基因的表达,增加氢气产生量,而氢气的增加使水稻中抗氧化酶基因(如 *OsFeSOD*、*OsCAT* 等)的表达和抗氧化酶(SOD 和 CAT)的活性上调,从而减轻盐胁迫造成的氧化损伤^[12]。

1.4 氢气提高植物对重金属胁迫耐受性

随着工业和采矿业的发展,废气排放、污水灌溉等原因,导致各地区严重的重金属污染。过量的重金属会抑制种子萌发和幼苗生长,损伤抗氧化酶系

表 1 氢气的生物学功能
Table 1 Biological functions of hydrogen

功能 Function	示例 Sample	氢气作用机理 Mechanism of hydrogen gas	参考文献 Reference
促进植物生长发育 Promoting plant growth and development	促进种子萌发、幼苗根的伸长,增加植株茎粗、叶数、叶绿素含量,延迟果实采后成熟 Promoting the seed germination, root elongation and increasing plant stem diameter, leaf number, chlorophyll content and delaying fruit ripening	(1) 氢气参与血红素加氧酶 1/一氧化碳介导的反应 Hydrogen is involved in the heme oxygenase 1 / carbon monoxide - mediated response (2) 调控 NO 信号转导途径 Regulation of NO signal transduction pathway (3) 降低呼吸强度、调节抗氧化防御系统 Reducing the respiratory intensity and regulating the antioxidant defense system	[8,12-17]
	提高植物抗旱能力 Improving plant drought resistance	氢气通过促进活性氧的产生,增加 NO 含量,促使气孔闭合 Hydrogen promotes stomatal closure by promoting production of reactive oxygen species and increasing NO content	[7]
	提高植物耐盐性 Improving plants salt tolerance	(1) 提高抗氧化酶活性,增强抗氧化酶基因的表达 To improve the activity of antioxidant enzymes, and to enhance the expression of the antioxidant enzyme genes (2) 促使植物体内 Na ⁺ 外排,维持离子平衡 Promoting plant Na ⁺ efflux to maintain ion balance (3) 促进土壤中氢氧化细菌的生长,间接提高植物抗盐性 Promoting the growth of hydrogen-oxidizing bacteria in soil and indirectly improving the salt-resistance of plants	[8,12,23,31]
提高植物抗逆性 Improving plant stress resistance	提高植物对重金属胁迫耐受性 Improving plant tolerance to heavy metal stress	(1) 减少植物对重金属的吸收和体内的积累 Reducing plant uptake of heavy metals and accumulation in plants (2) 增强植物抗氧化能力,抗氧化基因和抗金属胁迫基因的表达 Enhancing the antioxidant capacity of plants and improving the expression of antioxidant genes and resistance to heavy metal stress genes (3) 减少 NO 的产生及细胞内离子的泄露 Reducing the production of NO and the leakage of intracellular ions	[8-9,26-28]
	提高植物抗病虫害能力 Improving plant resistance to pests and diseases	增强抗病蛋白 PR1 基因等 12 种与激素相关的基因的表达 Enhancing the expression of 12 hormone-related genes such as the PR1 gene	[12]
	提高植物对除草剂的耐受性 Enhancing the tolerance of plants to herbicides	氢气提高抗氧化损伤信号通路中血红素加氧酶 1 表达量和活性,增强植物抗性 Hydrogen increased the expression and activity of heme oxygenase 1 in the oxidative damage signaling pathway and enhanced the resistance of plants	[10,32]
	提高植物对紫外照射的耐受性 Improving the tolerance of plants to ultraviolet radiation	(1) 抑制体内 O ₂ 和 H ₂ O ₂ 的积累 Inhibiting the accumulation of O ₂ and H ₂ O ₂ in the body (2) 增强超氧化物歧化酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性,重建活性氧平衡 Enhancing the activities of SOD and ascorbateperoxidase, and to reconstruct the reactive oxygen species	[11]

统和膜系统,甚至导致植物死亡^[24]。重金属镉(Cd)胁迫致使植物体内能产生大量的活性氧(ROS)羟基自由基($\cdot\text{OH}^-$)、过氧化氢(H_2O_2)、单线态氧($^1\text{O}_2$)等,造成植物体内 ROS 的产生与清除过程发生紊乱,诱导生成各种抗氧化酶(比如 SOD、POD、CAT 等)来清除 ROS,避免氧化损伤^[25]。研究发现氢气通过减少白菜(*Brassica campestris*)对 Cd 的吸收以及增加白菜的抗氧化能力,减少 Cd 在根和芽中的积累,提高白菜对 Cd 的耐受性^[9]。经氢气预处理的白菜可以通过提高相关基因 *IRT1* 的表达及抗氧化酶活性、抗氧化物质的含量来提高白菜对重金属 Cd 的耐受性,减少重金属在白菜中的积累量,提高作物的安全性^[8]。用 10% 饱和度的富氢水处理苜蓿,通过上调抗氧化酶及其同工酶的活性和相关转录本表达量,减少植物中 TBARS 的含量,来缓解 Cd 对苜蓿(*Medicago sativa*)造成的毒性,相对延长根长及幼苗的生长^[26]。另外,富氢水可减少硝酸还原酶介导的 NO 的产生,减弱 Al 毒害对苜蓿根伸长的抑制作用^[27]。氢气还可减轻苜蓿中的 Hg 毒害,富氢水可明显减少细胞内离子的泄露和 Hg

的积累,这有助于重建植物体内离子平衡;富氢水通过减少 ROS 的产生,增加抗氧化酶 POD 和 APX 的活性和一些非酶类抗氧化物的含量,如 GST、GST 同系物(homogluthathione, hGSH)和 ASA,这些抗氧化物质的增加帮助植物应对 Hg 毒害带来的氧化损伤^[28]。

1.5 氢气参与植物抗病虫害过程

病虫害对植物的损害非常严重,而且直接影响作物的产量。植物体内激素参与植物防御反应,合成抗病蛋白,协助建立植物抗性^[29]。参与植物抗病虫害的激素主要是水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)和乙烯(ET),3 种激素信号相互协同联系,共同抵御病虫害。研究发现,低浓度氢气可以增强抗病蛋白 *PR1* 基因等 12 种与激素相关基因的表达,高浓度则抑制;外源施加 JA、ET、ABA、增强 PEG6000 和 NaCl 可迅速增加水稻内源氢气产生,3 种水稻氢化酶基因的表达量有不同程度的增强^[12],说明氢气很可能参与这 3 种激素组成的抗病虫害信号网络,但具体的调控响应方式和作用机理还需实验证实。

1.6 其它作用

氢气通过影响土壤微生物组成间接提高植物抗

胁迫能力。研究发现不含吸氢酶的根瘤菌,在固氮过程中释放的氢气可促进其根际植物促生细菌(Plant Growth-promoting Rhizobacteria, PGPR),尤其是氢氧化细菌的群落生长,进一步促进作物生长,即新的氢肥理论^[30]。根瘤菌固氮时产生的氢气可促进土壤中氢氧化细菌的生长,氢氧化细菌是一类无机化能自养菌,它以氧作为电子供体,通过氧化氢气获得能量并同化二氧化碳,属于植物根际促生菌。氢氧化细菌 WS6 可协助小麦(*Triticum aestivum*)和油菜(*Brassica campistris*)抵抗盐胁迫,通过减少过氧化产物丙二醛的含量,调节脯氨酸含量,提高叶绿素水平、可溶性蛋白含量、SOD 和 CAT 活性,调节内源激素生长素(indole-3-acetic acid, IAA)和 ABA 含量等,促进小麦、油菜在盐胁迫下发芽、提高发芽率和稳定发芽作用,缓解低盐胁迫对小麦造成的伤害^[31]。

在农业生产上,使用化学农药防治病虫害,除去杂草,能显著提高作物的产量,但同时也会对植物造成伤害。氢气可以修复农药对作物的氧化损伤,如富氢水可以显著增强紫花苜蓿对百草枯造成的氧化伤害的耐性,主要表现为富氢水处理可以缓解百草枯对幼苗根生长的抑制、减少脂质过氧化和降低组织中过氧化氢和超氧阴离子的含量^[32]。氢气作为一种重要的功能气体分子,减轻百草枯对植物的伤害,很可能是通过血红素加氧酶 1 信号缓解氧化胁迫^[10]。富氢水还可以抑制紫外照射下萝卜(*Raphanus sativus*)两个品种体内过氧化氢和超氧阴离子的积累,增强超氧化物歧化酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性,具有重建活性氧平衡的作用^[11]。

2 氢气提高植物抗逆性的氧化还原机制

关于氢气的作用机制一般认为主要有两方面:一是氢气具有还原性,可以发挥选择性抗氧化作用,减弱因氧化应激产生的过量自由基对细胞的伤害;二是作为信号因子,当植物受到外源胁迫产生多余活性氧时,调控抗氧化酶、抗氧化物质的生成及其相应的转录本,来应对胁迫带来的氧化损伤,还可调控与应对胁迫相关基因的表达量,缓解损伤(表 1)。

植物体内的 ROS 主要包括超氧阴离子(O_2^-)、 $\cdot OH$ 、 H_2O_2 、 1O_2 等^[33]。ROS 是植物有氧代谢的副产物,具有极高的活性和毒性,但活性氧还作为信号分子调控生长发育、细胞程序化死亡、生物和非生物胁迫应答等生理过程^[34]。植物进行正常的光合

作用和呼吸作用产生较低水平的 ROS,但干旱、盐害、冷害、重金属、紫外辐射、机械伤害、臭氧、病原体入侵等胁迫均导致光合电子传递链及呼吸链产生过量 ROS^[35]。低浓度的 ROS 可以诱导调控防御基因的表达和植物对逆境环境的适应。当植物受到胁迫后,迫使细胞中产生大量活性氧,就会损伤细胞内的大分子物质和其他组分,使植物的正常代谢和生长受到抑制,甚至死亡^[36]。植物体必须及时清除体内多余的 ROS 才能维持自身正常生理代谢,保持体内处于平衡状态。调节或促进植物活性氧清除机制的表达可以提高植物抗逆性。植物体内清除活性氧的机制分为酶促系统和非酶促系统两类。酶促系统包括过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等,非酶促系统主要有抗坏血酸(AsA)、谷胱甘肽(GSH)等一些非酶组分^[35,37]。

近来,越来越多的研究集中在通过外源施加富氢水的方式提高植物应对非生物胁迫的耐受力,包括重金属胁迫、干旱、盐胁迫等。富氢水可以加强所有抗氧化酶及其同工酶的活性和抗氧化酶相应的转录表达水平,包括 SOD、CAT、APX,并且提高了植物根部的钾钠比值^[8],减少活性氧的生成,增强与抗病相关激素基因的表达^[12],减少植物对造成其氧化损伤物质的吸收和积累^[8,28],减少过氧化产物丙二醛等物质的生成^[31],改善植物体内氧化还原失衡的程度,来提高植物抗逆能力。氢气在缓解氧化损伤的过程中,其调控系统中抗氧化物质的含量及抗氧化酶的活性均有所提高,维持离子平衡。但是植物的抗氧化机制非常复杂,氢气提高植物的抗氧化能力,其机制也可能是多个信号共同调控的,具体调控及信号传导路径还有待详细研究。

3 展 望

氢气作为小分子气体,可以促进植物种子的发芽、幼苗的生长发育,明显改善植株的生长状态,但是氢气究竟是如何调控植物的生长发育,目前还没有明确的报道。氢气是直接调控生长发育基因,还是作为传递信号分子作用于下游转导信号,进而起到促生作用,以及氢气是对单独几个生长发育基因进行调控,还是对大部分基因进行调控等等,这些问题仍需大量试验来验证。氢气在提高植物抗逆性过程中起着很重要的作用,在不同种类的胁迫条件下,氢气调控植物应答胁迫的机理也不同。在干旱胁迫下,氢气主要是通过相对减少抗氧化酶含量,提高

ROS 的含量,进而促使植物气孔关闭,提高作物的抗旱性。在盐胁迫、重金属胁迫、农药损伤和紫外照射等条件下,氢气是通过减少 ROS 的含量来降低植物氧化损伤的程度。但目前对于氢气调控 ROS 的方式还不清楚。在氢气提高植物抗病虫害方面,目前研究仅限于了解氢气可调控一些与植物抗病相关的激素的基因表达,对于氢气是否可以作用于抗病

基因本身,并没有报道,且激素之间是相互影响、共同作用的,尚需要深入探索氢气在植物抗病虫害中的作用机理。因此,深入研究氢气改善植物生长发育状态和提高植物抗逆性的机理,将对氢气广泛应用于生物学以及农业发展上起到重要作用,从而提高作物产量,增强植物生命力,减少农药的使用,提高植物对胁迫的耐受能力,促进农业健康发展。

参考文献:

[1] OHTA S. Recent progress toward hydrogen medicine: potential of molecular hydrogen for preventive and therapeutic applications[J]. *Current Pharm Des*, 2011, 17: 2 241-2 252.

[2] HUANG C, KAWAMURA T, PENG X, *et al.* Hydrogen inhalation reduced epithelial apoptosis in ventilator-induced lung injury via a mechanism involving nuclear factor-kappa B activation[J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, 361: 670-674.

[3] HAYASHIDA K, SANO M, OHSAWA L, *et al.* Inhalation of hydrogen gas reduce infarct size in the rat model of myocardial ischemia-reperfusion injury [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2008, **373**(1):30-35.

[4] FUKUDA K, ASOH S, ISHIKAWA M, *et al.* Inhalation of hydrogen gas suppresses hepatic injury caused by ischemia/reperfusion through reducing oxidative stress [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 2007, **361**(3):670-674.

[5] NAKASHIMA-KAMIMURA N, MORI T, OHSAWA I, *et al.* Molecular hydrogen alleviates nephrotoxicity induced by an anti-cancer drug cisplatin without compromising anti-tumor activity in mice[J]. *Cancer Chemotherapy and Pharmacology*, 2009, 64: 753-761.

[6] 张红涛, 于 洋, 刘玲玲,等. JNK 在氢气改善重度脓毒症小鼠肠屏障功能障碍中的作用[J]. *天津医药*, 2016, 5:573-576.

ZHANG H T, YU Y, LIU L L, *et al.* Effect of JNK on the intestinal barrier dysfunction induced by hydrogen in severe sepsis mice[J]. *Tianjin Medical Journal*, 2016, 5:573-576.

[7] XIE Y J, MAO Y, ZHANG W, *et al.* Reactive oxygen species-dependent nitric oxide production contributes to hydrogen-promoted stomatal closure in Arabidopsis[J]. *Plant Physiol*, 2014, **165**(2): 759-773.

[8] XU S, ZHU S S, JIANG Y L, *et al.* Hydrogen-rich water alleviates salt stress in rice during seed germination[J]. *Plant Soil*, 2013, **370**(1-2): 47-57.

[9] WU Q, SU N N, CAI J T, *et al.* Hydrogen-rich water enhances cadmium tolerance in Chinese cabbage by reducing cadmium uptake and increasing antioxidant capacities[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2015, 175: 174-182.

[10] JIN Q J, ZHU K K, CUI W T, *et al.* Hydrogen gas acts as a novel bioactive molecule in enhancing plant tolerance to paraquat-induced oxidative stress via the modulating of heme oxygenase-1 signaling system[J]. *Plant Cell Environ*. 2013, 36: 956-969.

[11] SU N N, WU Q, LIU Y Y, *et al.* Hydrogen-rich water re-establishes ROS homeostasis but exerts differential effects on anthocyanin synthesis in two varieties of radish sprouts under UV-Airradiation[J]. *J. Agric. Food Chem.*, 2014, 62: 6 454-6 462.

[12] ZENG J Q, ZHANG M Y, SUN X J. Molecular hydrogen is involved in phytohormone signaling and stress responses in plants[J]. *PloS One*, 2013, **8**(8): e71038.

[13] RENWICK G M, GIUMARRO C, SIEGEL S M. Hydrogen metabolism in higher plants[J]. *Plant Physiol*, 1964, 39: 303-306.

[14] HU H L, LI P X, WANG Y N, *et al.* Hydrogen-rich water delays postharvest ripening and senescence of kiwifruit[J]. *Food Chem*, 2014, 156: 100-109.

[15] ZHU Y C, LIAO W B, WANG M, *et al.* Nitric oxide is required for hydrogen gas-induced adventitious root formation in cucumber[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2016, 195: 50-58.

[16] LIN Y T, ZHANG W, QI F, *et al.* Hydrogen-rich water regulates cucumber adventitious root development in a hemeoxygenase-1/carbon monoxide-dependent manner [J]. *Plant Physiol*, 2014, 171:18.

[17] 赵银萍, 梁振荣, 付洪冰. 氢处理土对黄瓜苗期生长的影响 [J]. *江苏农业科学*, 2013, **41**(1): 138-139.

ZHAO Y P, LIANG Z R, FU H B. Effects of hydrogen-treated soil on growth of cucumber seedling[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2013, **41**(1): 138-139.

[18] 赵 慧, 张 玮, 王 静,等. 外源基因导入改良小麦抗旱性的研究进展[J]. *中国生态农业学报*, 2013, **21**(3): 267-273.

ZHAO H, ZHANG W, WANG J, *et al.* Research progress on improving wheat drought tolerance via exotic gene intro-
duction[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, **21**
(3): 267-273.

[19] 潘瑞炽,王小菁,李娘辉. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育
出版社, 2001:290.

[20] 顾文婷,董喜存,李文建,等. 盐渍化土壤改良的研究进展
[J]. 安徽农业科学, 2014, (6): 1 620-1 623.

GU W T, DONG X C, LI W J, *et al.* Research progress in
amelioration of saline-alkali soil[J]. *Journal of Anhui Agri-
cultural Sciences*, 2014, (6): 1 620-1 623.

[21] ZHU J K. Plant salt tolerance[J]. *Trends Plant Sci*, 2001,
6: 66-71.

[22] MUNNS R, TESTER M. Mechanisms of salinity tolerance
[J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, 59:651-681.

[23] XIE Y, MA Y, LAI D, *et al.* H₂ enhances *Arabidopsis* salt
tolerance by manipulating ZAT10/12-mediated antioxidant
defence and controlling sodium exclusion [J]. *PloS One*,
2012, 10: 1 371.

[24] 李 洋,于丽杰,金晓霞. 植物重金属胁迫耐受机制[J]. 中国
生物工程杂志, 2015, **35**(9): 94-104.

LI Y, YU L J, JIN X X. Plant tolerance mechanism of heavy
metal stress [J]. *China Biotechnology*, 2015, **35** (9):
94-104.

[25] 高可辉,葛 滢,张春华. 缺硫对镉胁迫下水稻幼苗非蛋白硫
基物质含量和谷胱甘肽硫转移酶活性的影响[J]. 应用生态学
报, 2011, **22**(7): 1 796-1 802.

GAO K H, GE Y, ZHANG C H. Effects of sulfur starvation
on the non-protein thiol content and glutathiones-transferase
activity of rice seedlings under cadmium stress[J]. *Chinese
Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(7): 1 796 -1 802.

[26] CUI W T, GAO C Y, FANG P, *et al.* Alleviation of cadmi-
um toxicity in *Medicago sativa* by hydrogen-rich water[J].
Hazard Mater, 2013, 260:715-724.

[27] CHEN M, CUI W, ZHU K, *et al.* Hydrogen-rich water al-
leviates aluminum-induced inhibition of root elongation in al-
falfa via decreasing nitric oxide production[J]. *Hazard Ma-
ter*, 2014, 267: 40-47.

[28] CUI W, FANG P, ZHU K, *et al.* Hydrogen-rich water con-
fers plant tolerance to mercury toxicity in alfalfa seedlings
[J]. *Ecotox Environ Safe*, 2014,105: 103-111.

[29] 刘 方,刘勇波,李俊生,等. 氢气在植物抗胁迫中的作用
[J]. 植物生理学报, 2015, **51**(2):141-152.

LIU F, LIU Y B, LI J S, *et al.* The role of hydrogen in plant
stress tolerance[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, **51**
(2): 141-152.

[30] DONG Z, LAYZELL D B. H₂ oxidation, O₂ uptake and CO₂
fixation in hydrogen treated soils[J]. *Plant and Soil*, 2001,
229: 1-12.

[31] 王 楠. 盐胁迫下氢化细菌 ws6 对小麦和油菜萌发及促生
机制研究[D]. 西安:西北大学, 2012.

[32] 金奇江. 血红素加氧酶介导氢气和抗坏血酸增强紫花苜蓿非
生物胁迫耐性的分子机理[D]. 南京:南京农业大学, 2013.

[33] 方允中,李文杰. 自由基与酶:基础理论及其在生物学和医
学中的应用[M]. 北京: 科学出版社, 1989:147.

[34] 宋莉璐,张 荃. 植物中参与活性氧调控的基因网络[J]. 生
命科学, 2007, **19**(3):346-352.

SONG L L, ZHANG Q. Reactive oxygen gene network of
plants and its regulation[J]. *Chinese Bulletin of Life Sci-
ences*, 2007, **19**(3):346-352.

[35] MITTLER R. Oxidative stress antioxidants and stress toler-
ance[J]. *Trends Plant Sci*, 2002, **7**(9): 405 -410.

[36] 薛 鑫,张 芊,吴金霞. 植物体内活性氧的研究及其在植物
抗逆方面的应用[J]. 生物技术通报, 2013, (10):6-11.

XU X, ZHANG Q, WU J X. Research of reactive oxygen
Species in plants and its application on stress tolerance[J].
Biotech. Bull., 2013, (10):6-11.

[37] FANG Y Z, YANG S, WU G. Free radicals, antioxidants
and nutrition[J]. *Nutrition*, 2002, 18: 872-879.

(编辑:裴阿卫)