

DOI:10.14188/j.ajsh.2019.03.010

一氧化氮对 UV-B 辐射增强条件下燕麦幼苗氧化损伤的缓解作用

杜京旗,麻晓明,王东慧

(吕梁学院 生命科学系,山西 吕梁 033000)

摘要: 以燕麦品种“定燕2号”和“晋燕14号”为研究材料,研究紫外线B(ultraviolet rays-B, UV-B)辐射增强条件下,一氧化氮(nitric oxide, NO)供体硝普钠(sodium nitroprusside, SNP)对燕麦幼苗活性氧含量、膜脂过氧化和抗氧化物质含量的影响。结果表明:NO能够降低UV-B辐射增强条件下“定燕2号”和“晋燕14号”的超氧阴离子(superoxide radical, $O_2^{\cdot-}$)产生速率、羟自由基(hydroxyl free radical, $OH^{\cdot}$)、过氧化氢(hydrogen peroxide, H_2O_2)和丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量。UV-B辐射时间为6 h,施加SNP时,“定燕2号”的超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性、“晋燕14号”的SOD活性高于其他处理组;UV-B辐射时间为3 h,施加SNP时,“定燕2号”、“晋燕14号”的抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)活性显著高于0 h、12 h处理组。UV-B辐射时间为6 h,“定燕2号”的脱氢抗坏血酸(dehydroascorbic acid, DHA)含量显著高于其他处理组;而UV-B辐射时间为0 h,“晋燕14号”的DHA含量显著高于其他处理组。NO对UV-B辐射增强下“定燕2号”和“晋燕14号”抗氧化性影响的综合测评均为:3 h>6 h>12 h>0 h。本研究结果为NO在燕麦育种、抗氧化机制等提供理论依据。

关键词: 燕麦;UV-B辐射;抗氧化系统

中图分类号: S512.1

文献标识码: A

文章编号: 2096-3491(2019)03-0255-07

Nitric oxide alleviates the oxidative damage of oat seedlings under UV-B radiation enhancement

DU Jingqi, MA Xiaoming, WANG Donghui

(Department of Life Sciences, Lüliang University, Lüliang 033000, Shanxi, China)

Abstract: The effects of NO on the content of reactive oxygen, membrane lipid peroxidation and antioxidant substances in oat seedlings under UV-B radiation enhancement were studied using oat varieties Dingyan 2 and Jinyan 14. The results showed that NO reduced the rate of $O_2^{\cdot-}$ production, content of $OH^{\cdot}$, H_2O_2 and MDA in both oat varieties under the condition of UV-B radiation enhancement. The SOD activity and POD activity of Dingyan 2 and SOD activity of Jinyan 14 were higher than those of other treatment groups when the duration of UV-B radiation was 6h and SNP was applied. The APX activity of Dingyan 2 and Jinyan 14 was significantly higher than that of 0h and 12 h when the duration of UV-B radiation was 3 h and SNP was applied. The DHA content of Dingyan 2 was significantly higher than that of other treatment groups when the duration of UV-B radiation was 6 h. The DHA content of Jinyan 14 was significantly higher than that of other treatment groups when the duration of UV-B radiation was 0 h. The comprehensive evaluation of the ef-

收稿日期: 2019-04-12 修回日期: 2019-05-17 接受日期: 2019-05-27

作者简介: 杜京旗(1984-),男,硕士,讲师,研究方向:植物生理生态学;E-mail:443481677@qq.com

基金项目: 吕梁市科技攻关重点研发项目(NYZDYF2017-67-1),吕梁市特色植物功能成分工程技术研究中心(GCJSYJZX2017-67-3),山西省重点研发计划项目(201803D221011-6),山西省重点实验室项目(201805D111012)

引用格式: Du J Q, Ma X M, Wang D H. Nitric oxide alleviates the oxidative damage of oat seedlings under UV-B radiation enhancement [J]. Biotic Resources, 2019, 41(3): 255-261.

杜京旗,麻晓明,王东慧. 一氧化氮对 UV-B 辐射增强条件下燕麦幼苗氧化损伤的缓解作用[J]. 生物资源, 2019, 41(3): 255-261.

fect of NO on the antioxidant activity of both Dingyan 2 and Jinyan 14 under UV-B radiation enhancement was as follows: 3 h>6 h>12 h>0 h. The results of this study provide theoretical basis for NO in breeding and antioxidant mechanism.

Key words: oat; UV-B radiation; antioxidant system

0 引 言

工业化进程的加快造成大气出现臭氧层空洞,导致紫外线辐射的增强。UV-B(280~320 nm)辐射可以作为植物生长发育的一种信号分子,从而对植物形态产生影响^[1];此外,UV-B辐射还影响植物的活性氧代谢^[2]、细胞膜结构^[3]、生物的抗氧化系统^[4~6]以及作物的产量,但对作物产量没有固定的影响^[7,8]。

一氧化氮作为一种信号分子,在植物的生长发育过程中起调控作用,NO能够调控吲哚-3-乙酸(indole-3-acetic acid)在植物器官中的转运^[9]。NO能够影响根系的生长发育^[10,11]。外源NO可以提高植物组织抗氧化物质含量^[10];NO能够与O₂⁻反应;减轻植物组织细胞的氧化损伤^[12]。

燕麦(*Avena sativa* L.)在我国有着十分广泛的种植面积,随着臭氧层空洞的出现导致UV-B辐射增强,会对燕麦造成一定的氧化损伤,最终会导致燕麦的减产,因此,研究NO对UV-B辐射增强条件下的燕麦活性氧代谢、抗氧化系统的影响有助于阐明作物对UV-B辐射增强响应的生理学机理,对作物增产有十分重要的理论和实践意义。

1 实验设计

“定燕2号”和“晋燕14号”来自于山西省农业科学院高寒区作物研究所。

挑选成熟饱满、均匀一致的燕麦种子,消毒后在铺有湿润纱布的培养皿中萌发48 h,挑选萌发整齐的燕麦种子用珍珠岩培养,待幼苗长至两叶一心

时选取长势一致的燕麦幼苗用Hoagland溶液培养并进行处理(表1)。UV-B辐射装置:采用UV-B灯管(G15T8E,日本三共公司),紫外线强度为10.08 kJ/(m²·d)。SNP浓度:150 μmol/L。每个处理5个重复,处理5 d。

表1 试验处理 Table1 Experimental treatment	
UV-B处理时间/h·d ⁻¹	UV-B+SNP
0	0+SNP
3	3+ SNP
6	6+ SNP
12	12+ SNP

2 结 果

2.1 NO对UV-B辐射下燕麦自由基和MDA含量的影响

UV-B辐射增强显著提高了定燕2号和晋燕14号O₂⁻的产生速率、OH[·]含量、H₂O₂含量和MDA含量(表2)。NO能够降低UV-B辐射增强条件下定燕2号和晋燕14号O₂⁻的产生速率、OH[·]含量、H₂O₂含量和MDA含量(表2、表3),表明SNP缓解了UV-B对燕麦的氧化损伤,表2、表3两表测量值中的每g均指的是每g燕麦鲜重的质量。UV-B照射时间和品种对燕麦的OH[·]、H₂O₂含量和O₂⁻产生速率存在显著交互作用(表4、表5)。

2.2 SNP对UV-B辐射下燕麦抗氧化酶含量的影响

UV-B辐射时间为6 h,施加SNP时,定燕2号

表2 UV-B辐射增强条件下燕麦O₂⁻产生速率、MDA、H₂O₂、OH[·]含量
Table 2 The production rate of O₂⁻, and the content of MDA、H₂O₂、OH[·] of the oat under UV-B radiation enhancement

UV-B处 理/h·d ⁻¹	定燕2号				晋燕14号			
	MDA含量/ nmol·g ⁻¹	O ₂ ⁻ 速率/ nmol·g ⁻¹ ·min ⁻¹	H ₂ O ₂ 含量/ nmol·g ⁻¹	OH [·] 含量/U· g ⁻¹	MDA含量/ nmol·g ⁻¹	O ₂ ⁻ 速率/ nmol·g ⁻¹ ·min ⁻¹	H ₂ O ₂ 含量/ nmol·g ⁻¹	OH [·] 含量/U· g ⁻¹
0	68.5±5.6 ^c	28.03±2.25 ^b	32.5±3.1 ^b	82.2±7.8 ^c	45.1±3.5 ^b	40.54±3.27 ^c	50.7±4.8 ^b	60.1±4.5 ^c
3	99.5±8.3 ^a	74.55±7.78 ^a	60.5±5.8 ^a	173.2±15.9 ^a	78.5±7.1 ^a	90.56±8.23 ^a	75.3±6.9 ^a	109.3±9.9 ^b
6	80.1±6.6 ^b	80.58±8.12 ^a	72.2±7.5 ^a	139.9±13.1 ^b	68.5±5.8 ^a	60.81±5.29 ^b	68.6±5.7 ^a	110.7±9.0 ^a
12	62.1±5.5 ^c	25.26±1.95 ^b	45.9±4.2 ^b	88.6±7.9 ^c	50.5±5.1 ^b	41.29±3.4 ^c	58.4±5.5 ^b	60.9±5.5 ^c

注:同列中不同小写字母表示在0.05水平上差异显著
Note: different lowercase letters in the same column indicate significant differences at the 0.05 level

表3 NO对UV-B辐射增强的燕麦 $O_2^{\cdot-}$ 产生速率、MDA、 H_2O_2 、 $OH^{\cdot}$ 含量的影响Table 3 Effects of NO on production rate of $O_2^{\cdot-}$, and content of MDA, H_2O_2 , $OH^{\cdot}$ of the oat under UV-B radiation enhancement

SNP+UV-B 处理/h·d ⁻¹	定燕2号				晋燕14号			
	MDA含量/ nmol·g ⁻¹	$O_2^{\cdot-}$ 速率/nmol· g ⁻¹ ·min ⁻¹	H_2O_2 含量/ nmol·g ⁻¹	$OH^{\cdot}$ 含量/U· g ⁻¹	MDA含量/ nmol·g ⁻¹	$O_2^{\cdot-}$ 速率/nmol· g ⁻¹ ·min ⁻¹	H_2O_2 含量/ nmol·g ⁻¹	$OH^{\cdot}$ 含量/ U·g ⁻¹
SNP+0	64.2±5.7 ^c	26.75±1.95 ^c	64.2±5.7 ^c	57.6±4.5 ^c	41.6±4.7 ^c	22.11±1.55 ^c	55.4±3.8 ^b	39.6±4.5 ^c
SNP+3	88.7±5.3 ^a	69.63±5.17 ^a	48.2±4.3 ^a	111.7±9.1 ^a	63.3±4.9 ^a	77.92±6.65 ^a	66.4±4.6 ^a	70.9±5.9 ^a
SNP+6	73.6±4.7 ^b	37.03±2.70 ^b	46.3±3.6 ^a	91.3±9.0 ^b	55.5±4.7 ^b	40.11±3.46 ^b	59.7±4.8 ^b	74.6±7.5 ^a
SNP+12	62.3±5.9 ^c	28.88±1.52 ^c	38.5±2.9 ^b	62.6±4.5 ^c	44.6±3.8 ^c	37.14±2.55 ^b	57.6±4.4 ^b	45.9±4.8 ^b

注: 同列中不同小写字母表示在0.05水平上差异显著

Note: different lowercase letters in the same column indicate significant differences at the 0.05 level

表4 UV-B辐射增强条件下燕麦幼苗抗氧化酶和抗氧化物质的双因素方差分析(F值)

Table 4 Two-way ANOVA of antioxidant enzymes and antioxidants in oat seedlings under UV-B radiation enhancement (F value)

影响因子	自由度	SOD	POD	CAT	APX	ASA	DHA	MDA	$O_2^{\cdot-}$	H_2O_2	$OH^{\cdot}$
UV-B照射时间	3	699.30 (***)	18.39 (***)	576.58 (***)	167.76 (***)	0.86 (ns)	13.65 (***)	39.85 (***)	120.43 (***)	35.44 (***)	77.67 (***)
品种	1	0.47 (ns)	1.74 (ns)	203.02 (***)	23.47 (***)	0.86 (ns)	0.05 (ns)	46.26 (***)	7.27 (*)	21.02 (***)	78.83 (***)
UV-B照射时间×品种	3	116.36 (***)	7.99 (***)	463.08 (***)	71.18 (***)	0.05 (ns)	0.02 (ns)	1.56 (ns)	14.33 (***)	4.48 (*)	5.59 (**)

注: *表示 $P<0.05$, **表示 $P<0.01$, ***表示 $P<0.001$, ns表示差异不显著Note: * represents $P<0.05$, ** represents $P<0.01$, *** represents $P<0.001$, ns represents no significance

表5 UV-B辐射增强条件下施加SNP后燕麦幼苗抗氧化酶和抗氧化物质的双因素方差分析(F值)

Table 5 Two-way ANOVA of antioxidant enzymes and antioxidants in oat seedlings under UV-B radiation enhancement After applying SNP (F value)

影响因子	自由度	SOD	POD	CAT	APX	ASA	DHA	MDA	$O_2^{\cdot-}$	H_2O_2	$OH^{\cdot}$
UV-B照射时间	3	179.55 (***)	61.69 (***)	201.69 (***)	365.07 (***)	5.90 (ns)	3.75 (ns)	28.63 (***)	241.41 (***)	8.49 (**)	62.61 (***)
品种	1	137.80 (***)	30.20 (***)	441.88 (***)	85.73 (***)	0.68 (ns)	0.61 (ns)	105.28 (***)	6.41 (*)	35.03 (***)	75.30 (***)
UV-B照射时间×品种	3	47.83 (***)	29.13 (***)	18.81 (***)	76.15 (***)	0.27 (ns)	0.15 (ns)	0.82 (ns)	4.25 (*)	13.68 (***)	4.98 (*)

注: *表示 $P<0.05$, **表示 $P<0.01$, ***表示 $P<0.001$, ns表示差异不显著Note: * represents $P<0.05$, ** represents $P<0.01$, *** represents $P<0.001$, ns represents no significance

的SOD活性和POD活性、晋燕14号的SOD活性均高于其他处理组(图1a、图2a);而UV-B辐射时间为12 h时,晋燕14号的POD活性低于其他处理组(图2b);UV-B辐射时间为3 h,施加SNP时,定燕2号、晋燕14号的APX活性显著高于0 h、12 h处理组(图1d、图2d)。UV-B照射时间和品种对燕麦的SOD活性、POD活性、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性、和APX活性存在极显著的交互作用(表4、表5)。

2.3 SNP对UV-B辐射下燕麦抗氧化物质含量的影响

UV-B辐射时间为3 h,施加SNP时,定燕2号和晋燕14号的抗坏血酸(ascorbic acid, ASA)含量均为最高(图3a、图4a);UV-B辐射时间为6 h,定燕2号的DHA含量显著高于其他处理组;而UV-B辐射时间为0 h,晋燕14号的DHA含量显著高于其他处理组(图4b)。UV-B照射时间和品种对燕麦的ASA含量、DHA含量不存在显著的交互作用(表4、表5)。

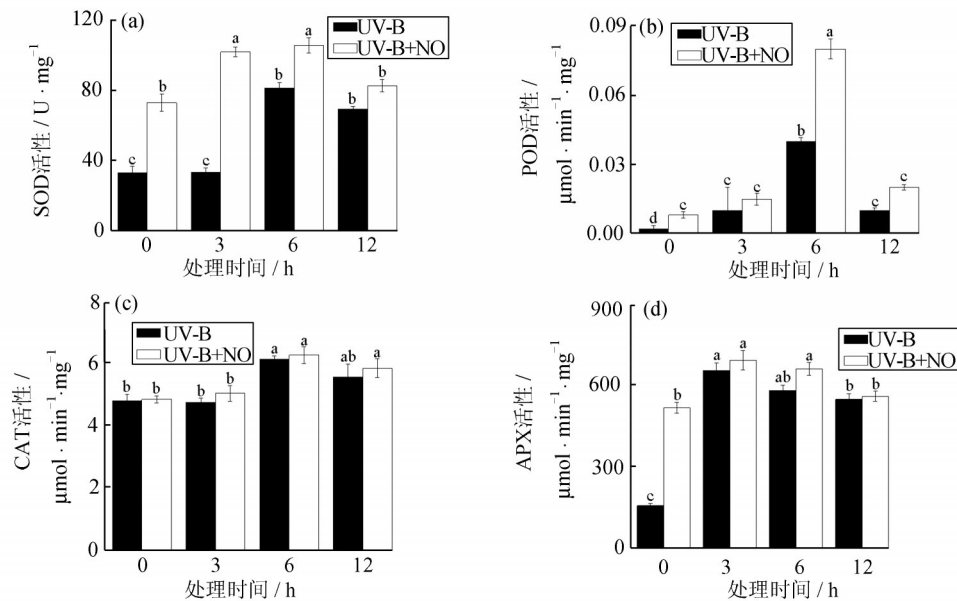


图1 定燕2号的抗氧化酶活性(A:SOD活性,B:POD活性,C:CAT活性,D:APX活性)

Fig. 1 Antioxidant enzyme activity of Dingyan 2 (A: SOD activity, B: POD activity, C: CAT activity, D: APX activity)

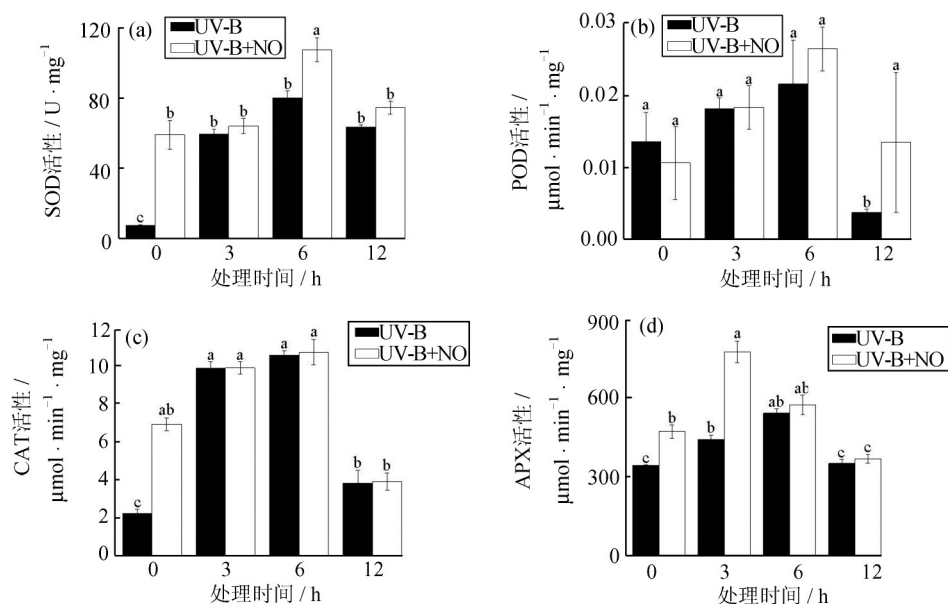


图2 晋燕14号的抗氧化酶活性(A:SOD活性,B:POD活性,C:CAT活性,D:APX活性)

Fig. 2 Antioxidant enzyme activity of Jinyan 14 (A: SOD activity, B: POD activity, C: CAT activity, D: APX activity)

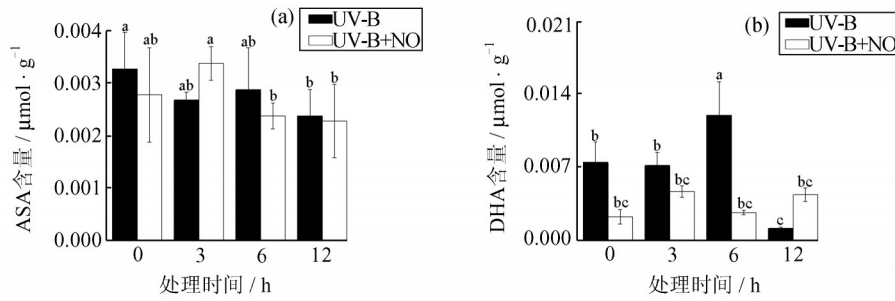


图3 定燕2号的抗氧化物质含量(A:ASA含量,B:DHA含量)

Fig. 3 Antioxidant content of Dingyan 2 (A: ASA content, B: DHA content)

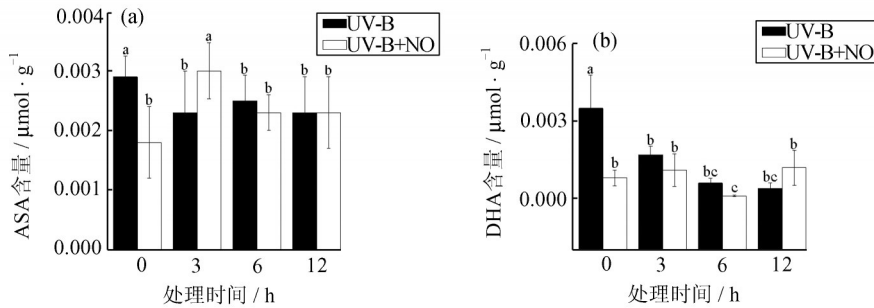


图4 晋燕14号的抗氧化物质含量(A:ASA含量,B:DHA含量)

Fig. 4 Antioxidant content of Jinyan 14 (A: ASA content, B: DHA content)

2.4 SNP对燕麦抗氧化系统活性影响的综合评定

NO对不同UV-B辐射下定燕2号和晋燕14号的抗氧化性影响的综合测评均为:3 h>6 h>12 h>0 h(图5、图6)。

无UV-B辐射时,施加SNP的定燕2号和晋燕14号的抗氧化性高于未施加的(图5、图6),其平均隶属函数值倍数关系分别为3.55倍和1.91倍。

在一定的照射时间范围内,UV-B提高定燕2号和晋燕14号的抗氧化性(图5、图6),表明UV-B可以作为一种信号分子提高定燕2号和晋燕14号的抗氧化性系统活性。

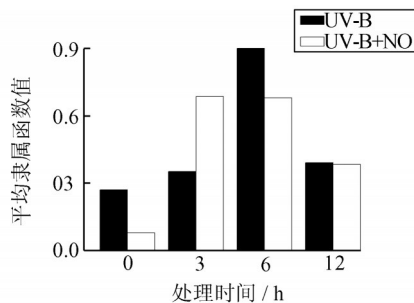


图5 定燕2号抗氧化性综合评价指数

Fig. 5 Comprehensive evaluation index of antioxidant activity of Dingyan 2

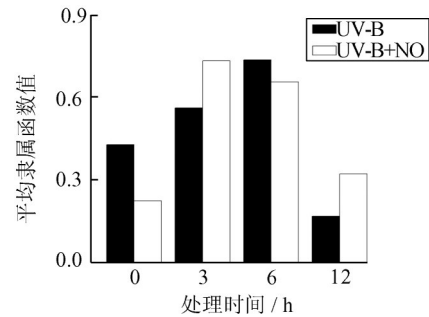


图6 晋燕14号抗氧化性综合评价指数

Fig. 6 Comprehensive evaluation index of antioxidant activity of Jinyan 14

3 讨论

UV-B辐射和环境因子、营养元素对植物影响之间存在联合作用。UV-B和其他因子之间的联合作用包括抑制作用和促进作用; O_3 和UV-B辐射影响大豆叶绿素的合成,降低光合作用速率^[13];N和UV-B辐射可以提高萝卜类黄酮含量和抗氧化酶活性^[14];低温和UV-B辐射显著提高SOD和苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性,降低CAT和POD活性^[15]。NO和UV-B辐射对不同类型植物影响之间存在联合作用^[16~18]。

SOD可以清除 $\text{O}_2^{\cdot-}$,同时产生 H_2O_2 。CAT、APX可以清除细胞内 H_2O_2 。 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的积累会使 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 生成 $\text{OH}^{\cdot}$,高浓度的 $\text{OH}^{\cdot}$ 会抑制CAT的活性^[19]。研究

表明UV-B辐射提高植物叶片SOD活性、POD活性和CAT活性^[20,21]。本研究中一定范围内UV-B辐射能够增强提高定燕2号和晋燕14号的SOD活性、POD活性、CAT活性和APX活性,然而,定燕2号和晋燕14号缓解UV-B辐射氧化损伤的机制不同:施加SNP后,定燕2号和晋燕14号对活性氧、MDA、SOD活性、APX活性的响应一致,而对POD活性、CAT活性的响应不同,另外,UV-B辐射增强,定燕2号的SOD活性高于晋燕14号,这是因为定燕2号的ASA直接和超氧阴离子反应,ASA在定燕2号的抗氧化系统中起主要作用。表明NO对UV-B辐射氧化损伤的缓解作用,不同的燕麦品种的响应机制不同,存在品种之间的差异。

UV-B辐射时间为12 h时, $O_2^{\cdot-}$, $OH^{\cdot}$, H_2O_2 , MDA含量降低,可能是由于UV-B对燕麦造成了氧化损伤,造成相关的DNA损伤。当施加SNP后,在未进行UV-B辐射时,燕麦中 $OH^{\cdot}$, H_2O_2 含量增高,是由于SOD含量增加,SOD能够将 $O_2^{\cdot-}$ 转变为 H_2O_2 ,如果过多的 H_2O_2 不能被及时清除,它将与 $O_2^{\cdot-}$ 形成更具毒性的 $OH^{\cdot}$ 。在UV-B辐射12 h后,燕麦抗氧化酶和抗氧化物质变化不大,表明NO只能在一定程度上对UV-B辐射造成的氧化损伤起缓解作用。

对照中,施加SNP后定燕2号和晋燕14号的平均隶属函数值均低于未施加的,原因在于施加SNP后定燕2号和晋燕14号的抗氧化物质含量低于未施加的,而且,抗氧化物质含量变化同样体现出来品种差异性。

UV-B辐射对内源NO的产生可能会有影响^[22~25],增加或减少了内源NO的积累量。这些内源NO也会影响燕麦的抗氧化系统,因此,下一步可设计实验区分内源和外源NO对燕麦抗氧化系统的影响,从而对燕麦抗氧化能力的提高以及燕麦产量的提高提供理论基础。

参考文献

- [1] Choudhary K K, Agrawal S B. Ultraviolet-B induced changes in morphological, physiological and biochemical parameters of two cultivars of pea (*Pisum sativum* L.) [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2014, 100: 178-187.
- [2] Liu J X, Wang J C, Wang R J, et al. Effects of nitric oxide on growth and physiological characteristics of oat seedlings under drought stress [J]. Chinese Journal of Grassland, 2015, 37(2): 41-45.
刘建新,王金成,王瑞娟,等. 干旱胁迫下一氧化氮对燕麦幼苗生长和生理特性的影响[J]. 中国草地学报, 2015, 37(2): 41-45.
- [3] Zu Y Q, Li Y, Chen J J. Intraspecific differences in physiological responses of 20 soybean cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation under field conditions [J]. Environ Exp Bot, 2003, 50: 87-97.
- [4] Li H M, Shi S B. Effects of enhanced UV-B radiation on antioxidative enzymes in gentiana straminea leaves [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(3): 519-524.
李惠梅,师生波. 增强UV-B辐射对麻花艽叶片的抗氧化酶的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(3): 519-524.
- [5] Shi X X, Li Z T, Yang K J, et al. Effects of enhanced ultraviolet B irradiation on photosynthetic and antioxidant system of sorghum seedlings [J]. Spectroscopy and Spectral Analysis, 2016, 36(5): 1389-1395.
石新新,李佐同,杨克军,等. 增强的UV-B辐射对高粱幼苗光合和抗氧化系统的影响[J]. 光谱学与光谱分析, 2016, 36(5): 1389-1395.
- [6] Jiao J, Wang X F, Yang F J, et al. Effects of exogenous NO on the growth and antioxidant enzyme activities of cucumber seedlings under NO_3^- stress [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(12): 3009-3014.
焦娟,王秀峰,杨凤娟,等. 外源一氧化氮对硝酸盐胁迫下黄瓜幼苗生长及抗氧化酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(12): 3009-3014.
- [7] Gaberscik A, Voncina M, Trost T, et al. Growth and production of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) treated with reduced, ambient, and enhanced UV-B radiation [J]. J Photochem Photobiol B, Biol, 2002, 66(1): 30-36.
- [8] Li Y, Zu Y Q, Chen H Y, et al. Intraspecific responses in crop growth and yield of 20 wheat cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation under field conditions [J]. Field Crops Res, 2000, 67(1): 25-33.
- [9] Fernández-Marcos M, Sanz L, Lewis D R, et al. Nitric oxide causes root apical meristem defects and growth inhibition while reducing PIN- FORMED 1 (PIN₁)-dependent acropetal auxin transport [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2011, 108(45): 18506-18511.
- [10] Zhou W H, Feng R Z, Shi S L, et al. Nitric oxide protection of alfalfa seedling roots against salt-induced inhibition of growth and oxidative damage [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(11): 3606-3614.
周万海,冯瑞章,师尚礼,等. NO对盐胁迫下苜蓿根系生长抑制及氧化损伤的缓解效应[J]. 生态学报, 2015, 35(11): 3606-3614.
- [11] Zhang M L, Liao W B, Xiao H L. Effect of nitric oxide and hydrogen peroxide on adventitious root development

- of marigold [J]. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(1): 105-111.
- 张美玲, 廖伟彪, 肖洪浪. 一氧化氮和过氧化氢对万寿菊不定根形成的影响[J]. *中国沙漠*, 2012, 32(1): 105-111.
- [12] Yamasaki H, Sakihama Y, Takahashi S. An alternative pathway for nitric oxide production in plants: new features of an old enzyme [J]. *Trends Plant Sci*, 1999, 4(4): 128-129.
- [13] Zheng Y F, Xu W M, Wu R J, *et al.* Combined effects of elevated O₃ concentration and UV-B radiation on photosynthetic characteristics of soybean [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(8): 2515-2524.
- 郑有飞, 徐卫民, 吴荣军, 等. 地表臭氧浓度增加和 UV-B 辐射增强及其复合处理对大豆光合特性的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(8): 2515-2524.
- [14] Hunt J E, McNeil D L. Nitrogen status affects UV-B sensitivity of cucumber [J]. *Functional Plant Biol*, 1998, 25(1): 79.
- [15] Xue Y W, Huang S G, Fan B W, *et al.* Effect of low temperature and UV-B on the antioxidant enzymes and osmotic substances in wheat seedlings [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2017, 37(6): 834-840.
- 薛盈文, 黄寿光, 范博文, 等. 低温和 UV-B 复合胁迫对小麦幼苗抗氧化酶和渗透调节物质的影响[J]. *麦类作物学报*, 2017, 37(6): 834-840.
- [16] Ma X L, Ji R P, Li Y L. Effects of nitric oxide and enhanced UV-B radiation on chlorophyll fluorescence and Rubisco activase of Chinese cabbage seedling [J]. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2016, 30(7): 1440-1445.
- 马晓丽, 冀瑞萍, 李亚莉. 一氧化氮对增强 UV-B 辐射后白菜叶绿素荧光特性和 Rubisco 活化酶的影响[J]. *核农学报*, 2016, 30(7): 1440-1445.
- [17] Liu F X, Han R. Effect of exogenous NO on total protein in wheat leaves under different UV-B radiation days treatment [J]. *Journal of Biology*, 2013, 30(5): 37-40, 48.
- 刘福霞, 韩榕. 外源 NO 对不同 UV-B 辐射天数处理的小麦叶片总蛋白的影响[J]. *生物学杂志*, 2013, 30(5): 37-40.
- [18] Qu Y, Wang Y B, Jin W J, *et al.* Effects of NO on contents of cell wall polysaccharides fraction under enhanced UV-B radiation [J]. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(5): 1349-1354.
- 曲颖, 王弋博, 金文杰, 等. 增强 UV-B 辐射下 NO 对细胞壁多糖组分含量的影响[J]. *中国沙漠*, 2012, 32(5): 1349-1354.
- [19] Horváth E, Szalai G, Janda T. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling [J]. *J Plant Growth Regul*, 2007, 26(3): 290-300.
- [20] Kataria S, Jajoo A, Guruprasad K N. Impact of increasing ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic processes [J]. *J Photochem Photobiol B, Biol*, 2014, 137: 55-66.
- [21] Foyer C H, Noctor G. Redox regulation in photosynthetic organisms: signaling, acclimation, and practical implications [J]. *Antioxid Redox Signal*, 2009, 11(4): 861-905.
- [22] Méndez-Bravo A, Raya-González J, Herrera-Estrella L, *et al.* Nitric oxide is involved in alkamide-induced lateral root development in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2010, 51(10): 1612-1626.
- [23] Besson-Bard A, Gravot A, Richaud P, *et al.* Nitric oxide contributes to cadmium toxicity in *Arabidopsis* by promoting cadmium accumulation in roots and by up-regulating genes related to iron uptake [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149(3): 1302-1315.
- [24] Xu J, Wang W Y, Yin H X, *et al.* Exogenous nitric oxide improves antioxidative capacity and reduces auxin degradation in roots of *Medicago truncatula* seedlings under cadmium stress [J]. *Plant Soil*, 2010, 326(1/2): 321-330.
- [25] Wang P C, Du Y Y, Li Y, *et al.* Hydrogen peroxide-mediated activation of MAP kinase 6 modulates nitric oxide biosynthesis and signal transduction in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2010, 22(9): 2981-2998.

□