

DOI: 10.5846/stxb201306081450

赵天宏, 刘波, 王岩, 刘轶鸥, 赵超然, 杨兴, 曹莹. UV-B 辐射增强和 O_3 浓度升高对大豆叶片内源激素和抗氧化能力的影响. 生态学报, 2015, 35(8): 2695-2702.

Zhao T H, Liu B, Wang Y, Liu Y O, Zhao C R, Yang X, Cao Y. Effects of plant endogenous hormones and antioxidant ability in soybean leaves under UV-B and ozone stress. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(8): 2695-2702.

UV-B 辐射增强和 O_3 浓度升高对大豆叶片内源激素和抗氧化能力的影响

赵天宏*, 刘 波, 王 岩, 刘轶鸥, 赵超然, 杨 兴, 曹 莹

沈阳农业大学, 农学院, 沈阳 110866

摘要:揭示大豆叶片内源激素对 UV-B 和臭氧胁迫的代谢机制和响应方式, 为从分子水平研究植物内源激素对 UV-B (Ultraviolet-B) 和 O_3 (Ozone) 胁迫的适应机制奠定基础。以大豆 (*Glycine max.*) 为试验材料, 利用开顶式气室研究 UV-B (0.32 W/m^2) 和 O_3 ($(110 \pm 10) \text{ nmol/mol}$) 复合胁迫对大豆叶片内源激素含量及活性氧代谢系统的影响。结果表明: 在大豆整个生育期内, 与对照相比, UV-B 胁迫使大豆叶片 ABA (Absciscic acid) 含量、ZR (Zeatin riboside) 含量和 IAA (Indoleacetic acid) 含量显著降低, IAA/ABA、ZR/ABA、(IAA+ZR)/ABA 比值升高, $O_2^{\cdot -}$ (Superoxide anion free radical, $O_2^{\cdot -}$) 产生速率和 MDA (Malonaldehyde) 含量升高, SOD (Superoxide dismutase)、CAT (Catalase) 和 POD (Peroxidase) 活性显著降低; 高浓度 O_3 胁迫下, 大豆叶片 ABA 和 IAA 含量显著下降, ZR 含量显著增加, IAA/ABA、ZR/ABA、(IAA+ZR)/ABA 值显著升高, $O_2^{\cdot -}$ 产生速率和 MDA 含量增加, SOD、CAT 和 POD 活性显著降低; UV-B 和 O_3 复合胁迫下, 大豆叶片 ABA 含量、ZR 含量和 IAA 含量降低, ZR/ABA、(IAA+ZR)/ABA 值下降, 而 IAA/ABA 值升高, $O_2^{\cdot -}$ 产生速率和 MDA 含量显著增加, SOD、CAT 和 POD 活性显著降低。UV-B 辐射增强和 O_3 浓度升高单一及复合作用使大豆叶片内源激素间平衡改变, 进而影响大豆叶片的代谢水平。持续胁迫下, 植株抗氧化能力下降, 对大豆表现为伤害效应。UV-B 和 O_3 复合胁迫比单独胁迫时的影响有所加深, 但是小于两者单独作用时影响的简单累加。

关键词: UV-B 辐射增强; O_3 浓度升高; 复合胁迫; 内源激素; 大豆

Effects of plant endogenous hormones and antioxidant ability in soybean leaves under UV-B and ozone stress

ZHAO Tianhong*, LIU Bo, WANG Yan, LIU Yiou, ZHAO Chaoran, YANG Xing, CAO Ying

College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

Abstract: Widespread areas of crop production are presently at risk for damage from ambient atmospheric ozone (O_3) concentrations and ultraviolet-B radiation (UV-B). The concentration of tropospheric ozone and UV-B have been rising due to aggravating urbanization since the Industrial Revolution, which has had a significant impact on plants and plants play an important role in adjusting structure and function of the ecosystem. Thus, to correctly evaluate how elevated O_3 concentration and UV-B radiation affect plants is of great significance. The effects of O_3 and UV-B on plant growth and some physiological indexes such as photosynthesis have been reported separately for a number of species by controlled experiments, but only few experiments have focused on their interaction. It is not distinct on interaction mechanism between O_3 and UV-B. Especially, it is lack of reports to investigate the effects on endogenous hormone of a single species exposed to UV-B and O_3 under well-controlled experimental conditions. Open-top chambers were utilized to investigate endogenous hormones content, change of

基金项目: 国家自然科学基金 (30970448); 辽宁省高等学校优秀人才支持计划 (LJQ2011072)

收稿日期: 2013-06-08; 网络出版日期: 2014-05-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zth1999@163.com

lipid peroxidation extent, ROS (Reactive oxygen species, ROS) production rate, anti-oxidation enzymes activities in soybean leaves under elevated ozone concentration (110 ± 10 nmol/mol) and UV-B radiation (0.32 W/m^2) singly and in combination treatment. The results indicated that enhanced UV-B radiation induced a decrease on abscisic acid (ABA) content, indoleacetic acid (IAA) content, zeatin riboside (ZR) content, the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD) and a increase on ratio of IAA/ABA, ZR/ABA, (IAA+ZR)/ABA, superoxide anion free radical (O_2^-) production rate, Malondialdehyde (MDA) content, in soybean leaves during the whole growth stage and the ratio of IAA/ABA, ZR/ABA, (IAA+ZR)/ABA showed significantly increase at flowering stage, but slightly decrease at podding stage. Elevated O_3 concentration exposure showed the similar effects, which resulted in lower ABA content, IAA content, the activities of SOD, CAT, POD and higher ZR content, O_2^- production rate, MDA content, ratio of IAA/ABA, ZR/ABA, (IAA+ZR)/ABA compared with the control and the ratio of IAA/ABA, ZR/ABA, (IAA+ZR)/ABA showed significantly increase at branching stage and flowering stage. A increase of ZR content may improve the antioxidant ability of soybean. UV-B radiation and O_3 concentration combined stress induced a decrease on ABA content, IAA content, ZR content, the activities of SOD, CAT, POD, ratio of ZR/ABA, (IAA+ZR)/ABA and a increase on IAA/ABA ratio, O_2^- production rate, MDA content. The ratio of ZR/ABA showed significantly decrease at flowering stage and podding stage, but the difference of the ratio of IAA/ABA and (IAA+ZR)/ABA is not significant at the whole growth stage. The antagonism effect appears between ABA and ZR under enhanced UV-B and O_3 in combination. Obviously, enhanced UV-B radiation and elevated O_3 concentration caused significant variation on endogenous hormone balance and accelerated ROS metabolism rates and reduced anti-oxidative enzymes activities in soybean leaves. Compared with UV-B and O_3 singly, UV-B and O_3 in combination caused significant decrease in soybean endogenous hormone content and antioxidant ability. UV-B and O_3 in combination enhanced the negative effect on soybean compared with UV-B and O_3 alone but less than the simple accumulation effects of UV-B and O_3 alone.

Key Words: enhanced UV-B; elevated ozone concentration; combination; endogenous hormones; soybean

近年来,由于大气中氮氧化物和含氧有机挥发物含量剧增,导致近地层大气 O_3 浓度日益升高^[1],目前全球近四分之一的地区夏季 O_3 浓度已超过 60 nmol/mol ^[2]。同时,由于臭氧层的侵蚀和破坏日趋加重,使到达地面的紫外辐射增强^[3]。据报道大气中臭氧每减少 1%,地球表面的 UV-B 强度就会增加 2%^[4]。UV-B 辐射增强和 O_3 浓度升高能够对植物生长发育、形态建成、光合作用以及生理生化代谢等过程产生诸多影响^[5-7]。因此,研究未来近地面 O_3 浓度增加和紫外线辐射强度加强对植物的影响,成为国内外学者关注的焦点^[8-9]。

植物激素作为一类重要的植物代谢产物,在植物生长发育、生理生化代谢、应激抗逆反应等方面扮演着重要角色。高浓度 O_3 可以明显降低银杏叶片 IAA 和 ZR 含量,ABA 含量升高^[10], O_3 胁迫改变了油松内源激素物质间的平衡,IAA/ABA、CK/ABA 比值降低^[11]。Li 等^[12]研究了 UV-B 增强对 10 个小麦品种内源激素的影响,发现 ABA 含量显著升高的有 3 个品种,显著降低的有 5 个品种,ZR 含量和 IAA 含量在不同品种间也表现出类似的趋势。研究表明,UV-B 辐射增强使大豆幼苗 IAA 和 GA(Gibberellin,GA)含量下降,而 ABA 含量增加^[13]。郑有飞等^[14]、Ambasht 等^[15]研究了 UV-B 辐射增强和 O_3 浓度升高复合作用对大豆、小麦光合作用的影响,赵天宏等^[16]研究了二者复合胁迫对大豆活性氧代谢的影响,结果发现 O_3 和 UV-B 复合胁迫表现为协同作用,而且 O_3 胁迫占主导作用。目前,国内外关于臭氧和紫外线辐射复合胁迫对植物内源激素影响的研究鲜见报道,复合作用对大豆叶片激素物质的影响及其响应机理研究尚不明确。

大豆是我国重要的油料作物,对 O_3 污染较为敏感,本文利用开顶式气室(Open-top chamber,OTC),研究 O_3 浓度升高和 UV-B 辐射增强对大豆叶片内源激素含量及与其相关的活性氧代谢的影响,旨在揭示大豆内源激素对臭氧浓度升高和紫外线辐射增强的适应机制与响应方式,为进一步深入研究作物对全球变化的适应机理提供理论依据和思路。

1 材料与方法

1.1 试材

以大豆 (*Glycine max.*) 栽培品种“铁丰 29”(辽宁省农科院提供) 为试验材料。该品种以铁 8114-7-4 与铁 84059-13-8 杂交选育而成,生育期为 130—133 d,适合中等或中等以上肥力的土壤种植。

1.2 试验设计

试验在中国科学院沈阳农田生态系统国家野外研究站进行,利用开顶式气室对大豆进行熏蒸试验。主要设备为 12 个结构完全相同的 OTCs(横截面为正八边形,边长 1.15 m,高 2.4 m,玻璃室壁)及与其配套的通气、通风控制设备。主要包括用于产生臭氧的臭氧发生器(BGY-Q8,中国)以及监控开顶箱内 O₃ 浓度的臭氧传感器(S-900,新西兰)和数据分析与自动控制充气系统。UV-B 强度处理采用高度可调的灯架,紫外灯管(北京电光源研究所生产,峰值 310 nm)置于大豆植株上方 40 cm 处,产生的 UV-B 辐射经 0.08 mm 乙酸纤维素膜过滤后照射大豆植株,模拟增强的 UV-B 辐射为 0.32 W/m²,相当于沈阳夏天紫外强度增加 5% 左右^[17]。采用手持式 O₃ 检测仪(S200,新西兰)和双通道紫外辐照计(北京师范大学光电仪器厂)对大豆冠层上方的 O₃ 浓度和 UV-B 辐射强度进行检测和调节,使其在预设范围内浮动。

试验共设 4 个处理,即:CK 处理(OTC 中的对照,O₃ 为环境浓度(45±8) nmol/mol,UV-B 为环境强度 0.30 W/m²)、O₃ 处理(O₃ 浓度升高,为(110±10) nmol/mol)、UV 处理(UV-B 强度增大,0.32 W/m²)和 O₃+UV 复合处理(O₃ 浓度和 UV-B 强度分别为(110±10) nmol/mol 和 0.32 W/m²),每个处理设置 3 次重复。采用盆栽试验,试验土壤主要理化性质为速效氮 95.83 mg/kg,有效磷 10.98 mg/kg,速效钾 88.20 mg/kg。于 2011 年 5 月 14 日播种,每个气室内放置 25 盆,每盆播种 10 粒大豆种子,出苗后每盆保留 5 株生长一致的幼苗(即每个气室约 125 株,相当于 18 万株/hm²),出苗 20 d 后开始胁迫试验,每天胁迫处理 9 h(8:00—17:00)。试验期间水分、肥料均匀一致,无病虫害及杂草等限制因素。分别于大豆分枝期(6 月 30 日)、开花期(7 月 24 日)和结荚期(8 月 12 日)取样,9 月 7 日停止胁迫处理直至大豆成熟。在每个生育时期各处理分别选取 6—7 片相同部位的功能叶并混合,测定相关生理生化指标。

1.3 测定项目与方法

内源激素吲哚乙酸(IAA)、脱落酸(ABA)和玉米素(ZR)含量测定:采用高效液相色谱法测定^[18]。将 1 g 大豆叶片加 8 倍量 80% 甲醇(预冷)浸泡,机械匀浆 4 ℃ 过夜,离心 10 min(4 ℃,18800 r/min),离心后残渣加入少许甲醇重复提取 2 次,离心后合并上清液。合并液中加入 PVPP(Polyvinylpyrrolidone)充分摇匀,离心 10 min 后上清液过 C18 小柱。再加入 1 mL pH3.0 磷酸缓冲液溶解,乙酸乙酯等体积萃取 3 次,上层(乙酸乙酯)相真空干燥浓缩,2 mL 甲醇溶解,过 0.45 μm 有机系微孔滤膜,所得样品在高效液相色谱仪(Agilent 1100LC,美国)上测定 IAA、ZR、ABA 含量。

活性氧指标测定^[19]:超氧化物歧化酶(SOD)活性采用 NBT(Nitrotetrazolium Blue chloride)光还原法测定;过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法,以每分钟 OD₂₄₀ 减少 0.01 为一个酶活力单位;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定,以每分钟 OD₄₇₀ 增加 0.01 为一个酶活力单位;丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定;超氧阴离子自由基(O₂⁻)产生速率采用羟胺法测定。

1.4 数据处理

应用 Excel 和 SPSS17.0 软件对实验数据进行统计分析,采用单因素方差分析,并用 LSD 在 0.05 水平下进行多重比较。实验数据为各个处理的均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 UV-B 和 O₃ 复合胁迫对大豆叶片 ABA、ZR 和 IAA 含量的影响

如图 1 所示,随着大豆生育期的推进,大豆叶片 ABA 含量呈上升趋势。在整个生育期内,大豆叶片 ABA

含量的变化趋势为 $CK > O_3 + UV-B > UV-B > O_3$ 。与 CK 相比, O_3 处理、UV-B 处理和 $O_3 + UV-B$ 处理下 ABA 含量的降幅分别为 18.73%—30.15%、15.43%—39.01% 和 11.95%—18.20%, 并且在 3 个处理在各个生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$)。

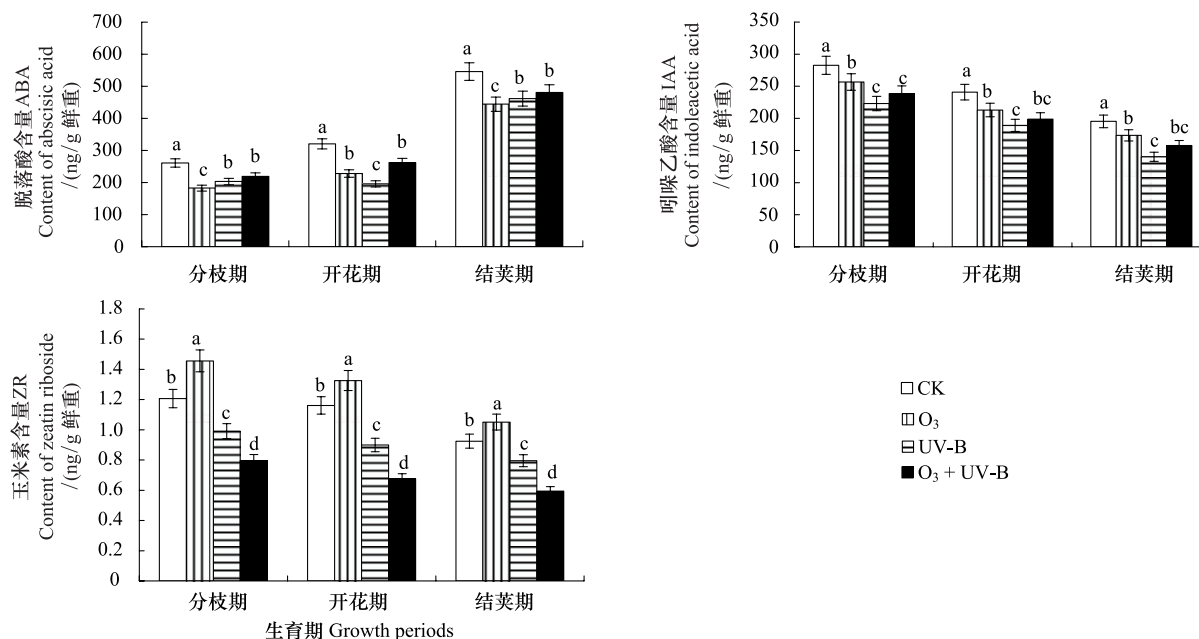


图1 UV-B 和 O_3 复合胁迫下大豆叶片 ABA、ZR 和 IAA 含量的变化

Fig.1 Changes of ABA, ZR and IAA content in soybean leaves under UV-B and ozone stress

不同小写字母表示不同处理间差异达 0.05 显著水平

整个生育期各个处理组的大豆叶片 ZR 含量呈下降趋势。与 CK 相比, O_3 处理下 ZR 含量的升幅为 13.63%—20.64%, 在各个生育时期均差异显著 ($P < 0.05$); UV-B 处理和 $O_3 + UV-B$ 处理下 ZR 含量的降幅分别为 17.99%—22.56% 和 33.98%—41.77%, 并且在各生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$)。

在整个生育期内大豆叶片 IAA 含量亦呈下降趋势。与 CK 相比, O_3 处理、UV-B 处理和 $O_3 + UV-B$ 处理下 IAA 含量的降幅分别为 9.12%—11.14%、21.04%—29.22% 和 15.60%—19.28%, 并且在各个生育时期均差异显著 ($P < 0.05$)。

2.2 UV-B 和 O_3 复合胁迫对大豆叶片内源激素平衡的影响

大豆叶片 IAA/ABA、ZR/ABA 和 (IAA+ZR)/ABA 比值随大豆生育期进程的变化如图 2 所示。结果表明: 整个生育期各个处理组的 IAA/ABA、ZR/ABA 和 (IAA+ZR)/ABA 均呈下降趋势。与 CK 相比, O_3 处理下大豆叶片 IAA/ABA 的增幅为 29.18%—60.50%, 并且在分枝期和开花期达到显著差异 ($P < 0.05$); UV-B 处理下 IAA/ABA 增幅为 1.56%—28.53%, 在分枝期差异显著 ($P < 0.05$); 而 $O_3 + UV-B$ 处理下 IAA/ABA 在各生育时期均未达到显著差异 ($P > 0.05$)。 O_3 处理下大豆叶片 ZR/ABA 的增幅为 9.20%—29.82%, 并且在各个生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$); UV-B 处理下 ZR/ABA 虽有升高, 但仅在开花期达显著差异 ($P < 0.05$); $O_3 + UV-B$ 处理下 ZR/ABA 的降幅为 21.42%—28.89%, 并且在各个生育时期均差异显著 ($P < 0.05$)。 同样地, O_3 处理下大豆叶片 (IAA+ZR)/ABA 在分枝期和开花期达到显著差异 ($P < 0.05$); UV-B 处理下 (IAA+ZR)/ABA 在开花期和结荚期达到显著差异 ($P < 0.05$); 而 $O_3 + UV-B$ 处理下 (IAA+ZR)/ABA 在各生育时期均未达到显著差异 ($P > 0.05$)。

2.3 UV-B 和 O_3 复合胁迫对大豆叶片活性氧代谢的影响

图 3 给出了臭氧胁迫下大豆叶片 O_2^- 产生速率、MDA 含量及抗氧化酶活性的变化情况。随着大豆生育期的推进, 大豆叶片 O_2^- 产生速率呈上升趋势。与 CK 相比, O_3 处理、UV-B 处理和 $O_3 + UV-B$ 处理下 O_2^- 产生速率的

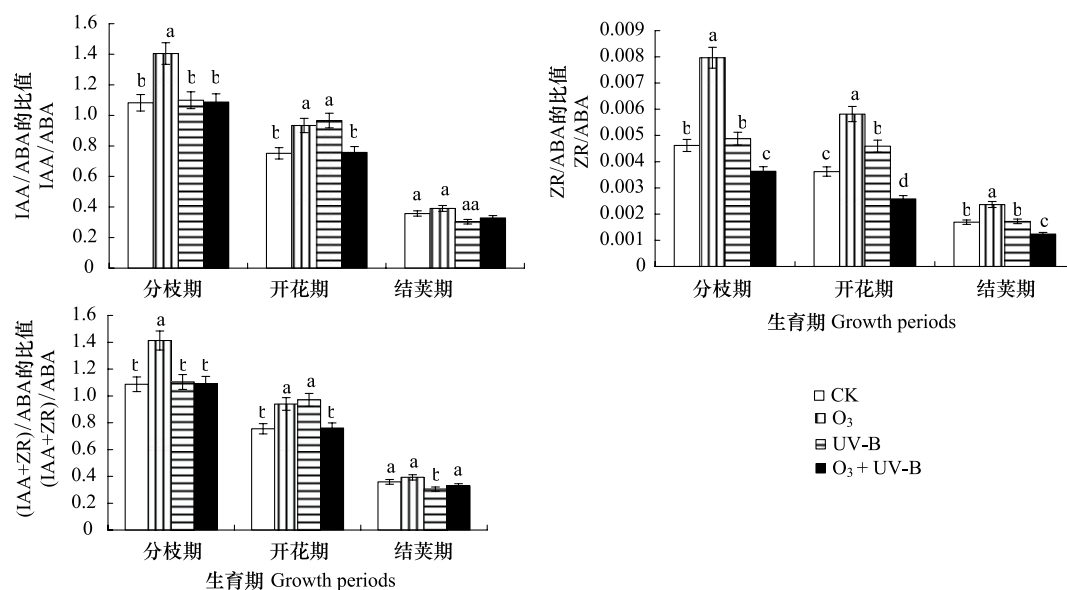


图2 UV-B 和 O₃ 复合胁迫下大豆叶片 IAA/ABA、ZR/ABA 和 (IAA+ZR)/ABA 的变化

Fig.2 Changes of IAA/ABA, ZR/ABA and (IAA+ZR)/ABA under UV-B and ozone stress

增幅分别为 2.05%—14.26%、0.79%—12.30% 和 7.04%—18.03%, 且 O₃ 处理下 O₂⁻ 产生速率在开花期和结荚期差异显著 ($P < 0.05$); UV-B 处理仅在结荚期差异显著 ($P < 0.05$); O₃+UV-B 处理在各个生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$)。

在整个生育期内各处理组大豆叶片 MDA 含量亦呈上升趋势。与 CK 相比, O₃ 处理、UV-B 处理和 O₃+UV-B 处理下 MDA 含量的增幅分别为 13.05%—19.83%、5.97%—12.70% 和 18.73%—42.35%, 且 O₃ 处理下 MDA 含量在开花期和结荚期达到显著差异 ($P < 0.05$); UV-B 处理在分枝期和结荚期达到显著差异 ($P < 0.05$); 而 O₃+UV-B 处理在各个生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$)。

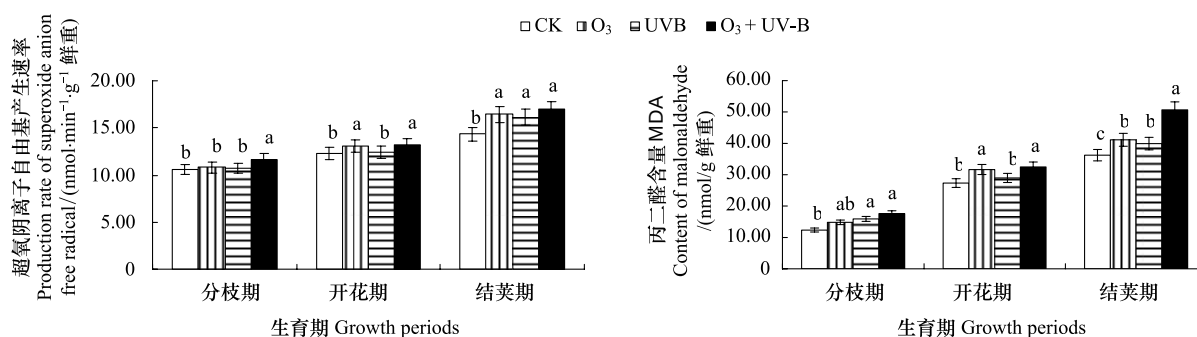


图3 UV-B 和 O₃ 复合胁迫下大豆叶片 O₂⁻ 产生速率和 MDA 含量的变化

Fig.3 Changes of production rate of O₂⁻ and MDA content in soybean leaves under UV-B and ozone stress

大豆叶片 SOD 活性、CAT 活性和 POD 活性随大豆生育期进程的变化如图 4 所示。随着大豆生育期的推进, 大豆叶片 SOD 活性呈下降趋势。与 CK 相比, O₃ 处理下 SOD 活性的降幅为 11.80%—17.36%, 并且在各个生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$); UV-B 处理仅在分枝期差异显著 ($P < 0.05$); O₃+UV-B 处理 SOD 活性的降幅为 11.09%—23.22%, 在各个生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$)。

与 CK 相比, O₃ 处理、UV-B 处理和 O₃×UV-B 处理下大豆叶片 CAT 活性的降幅分别为 14.29%—22.22%、8.70%—14.81% 和 4.76%—48.15%, 并且 O₃ 处理和 O₃+UV-B 处理下 CAT 活性在开花期和结荚期达到显著差异 ($P < 0.05$); 而 UV-B 处理仅在结荚期差异显著 ($P < 0.05$)。与 CK 相比, O₃ 处理、UV-B 处理和 O₃+UV-B 处理

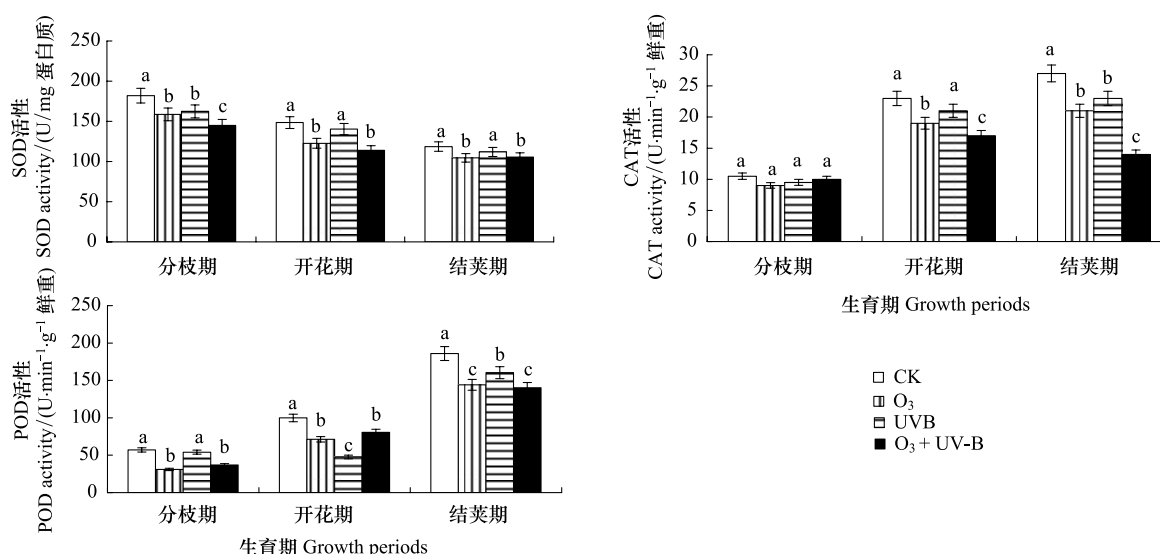


图4 UV-B 和 O₃ 复合胁迫下大豆叶片 SOD、CAT 和 POD 活性的变化

Fig.4 Changes of SOD, CAT and POD activity in soybean leaves under UV-B and ozone stress

下大豆叶片 POD 活性的降幅分别为 22.50%—45.74%、5.37%—52.27% 和 19.23%—35.47%, 且 O₃ 处理下 POD 活性在各个生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$); UV-B 处理在开花期和结荚期差异显著 ($P < 0.05$); O₃ + UV-B 处理在各个生育时期均达到显著差异 ($P < 0.05$)。

3 结论与讨论

ABA 是植物响应外界胁迫的主要信号分子, 在胁迫的作用下, 植物首先提高体内 ABA 的含量来增强其抗性, 减缓细胞分裂速度。本试验结果表明, 随着生育期进展, UV-B 辐射和 O₃ 胁迫诱导大豆植株 ABA 累积, 在逆境条件下, 植物启动 ABA 合成系统, 并通过 ABA 信号转导对胁迫做出积极的、主动的适应性反应, 促使 SOD 和 CAT 等保护酶保持较高的活性, 维持自由基在产生和清除之间的动态平衡, 以增强植株对胁迫的耐受性。这与林文雄在水稻^[20]、Tatyana 在大豆^[21]的研究结论相一致。研究表明^[22], ABA 含量的增加与大豆抗紫外胁迫能力呈正相关, 即 ABA 含量随着胁迫时间的延长而增加, ABA 含量增加有利于保护细胞膜结构, 从而缓解逆境对大豆中有关生理生化指标的影响。但也有研究表明^[23], 植物在 UV-B 辐射胁迫下, 体内 ABA 的积累可能是 UV-B 辐射损伤了叶绿体膜和细胞膜, 细胞失去膨压所致, 也可能与膜上 Mg-ATPase 活性下降、使叶绿体基质 pH 值降低, 造成细胞内 ABA 的累积有关。

本试验结果表明, 当大豆植株受到 UV-B 辐射和 O₃ 胁迫时, 大豆植株的生长发育受到影响, 使内源激素 IAA 的运输受到限制, 叶片 IAA 含量降低, 有利于减缓细胞分裂, 促使植株矮化, 叶面积减小, 从而适应在逆境中生长。前人研究认为, UV-B 辐射增强条件下, 由于 IAA 能够吸收 UV-B 辐射光谱, 从而产生光降解而使其含量降低所致^[24]。还有报道认为^[25, 11], 增强的 UV-B 辐射和 O₃ 胁迫能够引起 POD 活性增强从而降低 IAA 含量, 因为 POD 作为一种催化剂可能参与了 IAA 的光氧化并引起 IAA 的降解。

ZR 是大豆等高等植物体内可以转运的主要细胞分裂素之一, 本试验结果表明, O₃ 浓度升高条件下, 大豆叶片 ZR 含量升高, 而 UV-B 辐射胁迫下 ZR 含量降低, 这与 Li^[10]的研究结果相类似。林文雄等^[20]研究发现, 在 UV-B 辐射胁迫初期 (7—14 d) ZR 含量下降, 而在辐射后期 (21—28 d) 则呈显著增加的趋势, 并且品种间的变化趋势不一致。这可能与所采用的试验方法和植物种类不同有关。另有研究指出^[26], UV-B 辐射增强引起 ZR 含量的提高, 可直接或间接地清除活性氧, 减少膜脂过氧化作用, 改变膜脂过氧化产物和膜脂肪酸组成比例, 提高 SOD 等膜保护酶的活性, 起到保护细胞膜的作用。UV-B 辐射增强引起 ZR 含量的提高, 可能与 UV-B 增强导致光氧化引起光合电子传递受阻, 电子传递链中的核黄素去环化而导致 ZR 的积累有关。

植物内源激素物质之间也存在着相互作用,本研究表明,在 O₃ 和 UV-B 胁迫下大豆叶片 IAA/ABA、ZR/ABA 和 (IAA+ZR)/ABA 值降低,同时,大豆叶片 IAA/ABA 值在分枝期最高,之后呈下降趋势,说明胁迫初期大豆植株具有一定的抗性,而持续的胁迫处理致使 ABA 含量增加,加速大豆衰老。在 O₃ 和 UV-B 单一胁迫作用下,叶片中 ZR/ABA 值高于对照,说明 ZR 含量增加起到一定的抗氧化作用,但在二者复合胁迫下 ZR 含量下降而 ABA 含量升高,说明两种内源激素间具有拮抗作用。研究表明^[27],番茄幼苗在 UV-B 照射下,IAA 和 ZR 含量明显下降,ABA 含量显著增加,最终导致 IAA/ABA、ZR/ABA 比值降低,说明 UV-B 照射对番茄幼苗具有伤害作用。Li 等^[10-11]研究发现,长时间高浓度 O₃ 熏蒸下的银杏和油松叶片 IAA/ABA、ZR/ABA 值亦呈下降趋势。

UV-B 辐射增强和 O₃ 浓度升高在一定程度上可以使大豆叶片 ABA 和 IAA 含量降低、ZR 含量升高,以及内源激素之间平衡的改变,进而影响大豆叶片的代谢水平。胁迫初期诱使大豆叶片抗氧化能力提高,但是持续胁迫导致大豆叶片抗氧化系统的氧化损伤,膜脂过氧化程度加重,对大豆表现为伤害效应。UV-B 和 O₃ 复合胁迫比单独胁迫时的影响有所加深,但是小于两者单独作用时影响的简单累加。

参考文献 (References):

- [1] Portmann R W, Daniel J S, Ravishankara A R. Stratospheric ozone depletion due to nitrous oxide: Influences of other gases. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 367(1593): 1256-1264.
- [2] Liu F, Wang X K, Zhu Y G. Assessing current and future ozone-induced yield reductions for rice and winter wheat in Chongqing and the Yangtze River Delta of China. *Environmental Pollution*, 2009, 157(2): 707-709.
- [3] Kagi N, Fujii S, Tamura H, Namiki N. Secondary VOC emissions from flooring material surfaces exposed to ozone or UV radiation. *Building and Environment*, 2009, 44(6): 1199-1205.
- [4] Madronieh S, McKenzie R L, Caldwell M M. Changes in ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *Ambio*, 1995, 24(3): 143-152.
- [5] Tevini M, Teramura A H. UV-B effects on terrestrial plants. *Photochemistry and Photobiology*, 2010, 50(4): 479-488.
- [6] Grulke N E, Paoletti E, Heath R L. Comparison of calculated and measured foliar O₃ flux in crop and forest species. *Environmental Pollution*, 2007, 146(3): 640-647.
- [7] Borowiak K, Wujeska A. Effect of tropospheric ozone on morphological characteristics of *Nicotiana tabacum* L., *Phaseolus vulgaris* L., and *Petunia x hybrida* L. in ambient air conditions. *Acta Biologica Hungarica*, 2012, 63(1): 67-80.
- [8] Gaucher C, Costanzo N, Widden P, Widden P, Renaud J P, Dizengremel P, Mauffette Y, Chevrier N. Response to an ozone gradient of growth and enzymes implicated in tolerance to oxidative stress in *Acer saccharum* (Marsh.) seedlings. *Annals of Forest Science*, 2006, 63(4): 387-397.
- [9] Morgan P B, Mies T A, Bollero G A, Nelson R L, Long S P. Season-long elevation of ozone concentration to projected 2050 levels under fully open-air conditions substantially decreases the growth and production of soybean. *New Phytologist*, 2006, 170(2): 333-343.
- [10] Li X M, Zhang L H, Li Y Y, Ma L J, Chen Q, Wang L L, He X Y. Effects of elevated carbon dioxide and/or ozone on endogenous plant hormones in the leaves of *Ginkgo biloba*. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(1): 129-136.
- [11] Li X M, Zhang L H, Ma L J, Li Y Y. Elevated carbon dioxide and/or ozone concentrations induce hormonal changes in *Pinus tabulaeformis*. *Journal Chemical Ecology*, 2011, 37(7): 779-784.
- [12] Li Y, He L L, Zu Y Q. Intraspecific variation in sensitivity to ultraviolet-B radiation in endogenous hormones and photosynthetic characteristics of 10 wheat cultivars grown under field conditions. *South African Journal of Botany*, 2010, 76(3): 493-498.
- [13] Peng Q, Zhou Q. The endogenous hormones in soybean seedlings under the joint actions of rare earth element La(III) and Ultraviolet-B stress. *Biological Trace Element Research*, 2009, 132(1/3): 270-277.
- [14] 郑有飞, 徐卫民, 吴荣军, 张金恩, 刘瑞娜, 姚娟, 胡会芳. 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. *生态学报*, 2012, 32(8): 2515-2524.
- [15] Ambasht N K, Agrawal M. Effects of enhanced UV-B radiation and tropospheric ozone on physiological and biochemical characteristics of field grown wheat. *Biologia Plantarum*, 2003, 47(4): 625-628.
- [16] 赵天宏, 刘轶鸥, 王岩, 刘波, 赵艺欣, 曹莹. O₃ 浓度升高和 UV-B 辐射增强对大豆叶片叶绿素含量和活性氧代谢的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(5): 1277-1283.
- [17] 辽宁省统计局. 辽宁统计年鉴. 北京: 中国统计出版社, 2011.
- [18] Zeng Q Q, Chen H B, Lu C H, Li J G. An optimized HPLC procedure for analyzing endogenous hormones in different organs of litchi. *Journal of*

Fruit Science, 2006, 23(1): 145-148.

- [19] 孔祥生, 易现峰. 植物生理学实验技术. 北京: 中国农业出版社, 2008: 124-270.
- [20] 林文雄, 吴杏春, 梁康迺, 郭玉春, 何华勤, 陈芳育, 梁义元. UV-B 辐射增强对水稻多胺代谢及内源激素含量的影响. 应用生态学报, 2002, 13(7): 807-813.
- [21] Chernikova T, Robinson J M, Lee E H, Mulchi C L. Ozone tolerance and antioxidant enzyme activity in soybean cultivars. Photosynthesis Research, 2000, 64(1): 15-26.
- [22] 张亚丽, 周青. UV-B 辐射胁迫对大豆幼苗内源激素的影响. 地球与环境, 2009, 37(2): 199-202.
- [23] Tevini M. UV-B effects on plant // Agrawal S B, Agrawal M, eds. Environmental Pollution and Plant Responses. Florida: CRC Press LLC, 2000: 83-97.
- [24] Bornman J, Sundby E. Response of plants to UV-B radiation: some biochemical and physiological effects // Davies W J. Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation. Lancaster: Bios Scientific Publishers, 1995: 245-459.
- [25] 吴杏春, 林文雄, 郭玉春, 柯玉琴, 梁义元, 陈芳育. UV-B 辐射增强对水稻叶片抗氧化系统的影响. 福建农业学报, 2001, 16(3): 51-55.
- [26] 李元, 岳明. 紫外线辐射生态学. 北京: 中国环境科学出版社, 2000: 45-47.
- [27] 张昌达, 张国斌, 胡志峰, 郁继华, 吕建国, 杨芳芳, 马彦霞. 增强 UV-B 辐射对番茄幼苗内源激素含量的影响. 甘肃农业大学学报, 2010, 45(3): 44-47.