

文章编号:1674-7054(2011)01-0089-08

植物对 UV - B 辐射胁迫响应的研究进展

朱鹏锦^{1,2}, 尚艳霞^{1,2}, 师生波¹, 韩发¹

(1. 中国科学院 西北高原生物研究所/高原生物适应与进化重点实验室, 青海 西宁 810001;
2. 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

摘要: 综述了国内外学者在植物的形态特征、生理特性和分子调控等方面对 UV - B 辐射响应的研究成果, 并提出了该领域研究存在的问题以及今后的研究重点与方向。

关键词: 植物; UV - B 辐射; 响应; 研究进展

中图分类号: Q 941⁺.4 **文献标志码:** A

UV - B (280 ~ 320 nm) 辐射是太阳辐射光谱中重要的组成成分, 它能部分穿透大气层到达地球表面。大气臭氧层能够吸收大量的太阳紫外辐射, 有效地减少太阳 UV - B 对地球表面的辐射, 具有保护生物有机体的重要作用^[1]。然而, 随着工业的迅猛发展, 人类大量使用和排放氯氟烃 (chlorofluorocarbons, CF-Cs)、氮氧化物等物质的行为引起大气平流层臭氧发生耗损, 使到达地面的 UV - B 辐射强度增加^[2-5]。许多研究表明, 南半球和北半球的中、高纬度地区的平流层的臭氧已发生耗损, 导致了近地面太阳辐射的 UV - B 辐射强度增加^[6-7]。高强度的 UV - B 辐射会损害植物光合作用和诱导活性氧的增加, 且对生物圈中的生物及其生存环境产生深远的影响^[8-9]。UV - B 辐射增强会导致植物不断地对 UV - B 胁迫作出响应, 以增强自身对环境的适应性而谋求生存^[10]。通过查阅近 20 年的文献资料, 结合国内外关于 UV - B 对植物影响的研究进展, 笔者从植物的形态特征、生理特性和分子调控等方面综述植物对 UV - B 胁迫响应的研究现状和成果, 为进一步研究植物在 UV - B 胁迫下的生命活动规律及提高农业生产力和保护环境提供理论参考。

1 植物的形态学特征对 UV - B 辐射的响应研究进展

1.1 植物叶片对 UV - B 辐射胁迫的形态学适应 植物叶片不仅是植物进行光合作用的最主要器官, 还是植物响应生存环境的变化或对生态系统功能有一定影响的植物器官, 在表征生态系统功能方面具有一定的生态指示作用, 并且能够代表物种对环境变化的响应或物种对生态系统功能的贡献^[11]。植物叶片对环境变化敏感且可塑性大, 因而把其性状的改变作为植物对环境的一种适应性响应。

1.1.1 叶面积比降低 叶面积比是指单位干(鲜)质量的叶表面积。叶面积比在一定程度上反应了叶片截获光的能力和在强光下的自我保护能力, 是重要的植物叶片性状之一。叶面积比常与植物的生长和生存对策有紧密的联系, 能反映植物对不同生境的适应特征, 使其成为植物比较生态学研究中的首选指标^[12]。大量的研究表明, 在 UV - B 辐射胁迫下, 植物以降低叶面积比来减少辐射的吸收^[13-14]。高 UV - B 辐射处理小麦^[15]、水稻^[16]、木槭^[17]等植物叶片也证实了该现象。

收稿日期: 2010 - 10 - 12

基金项目: 国家自然科学基金课题资助项目 (30670307, 30570270, 30170154); 国际科技合作重点项目计划 (2002CB714006)

作者简介: 朱鹏锦 (1983 -), 男, 广西玉林人, 中国科学院研究生院 2009 级硕士研究生。

通信作者: 师生波, 副研究员, 硕士生导师, 从事高原植物生理生态学和植物对高原强辐射适应性研究. E-mail: sbshi@nwipb.cas.cn

1.1.2 叶片厚度 植物在 UV-B 辐射胁迫下,叶片的厚度有增加的趋势,安黎哲等^[13]推测这是植物在 UV-B 辐射胁迫下形成的一种适应机制。因为植物叶片厚度增加,会减少叶片吸收过多的 UV-B 辐射而造成植物的损伤^[18],同时还可补偿 UV-B 辐射引起的近表层叶肉细胞中光合色素的光降解,使以叶面积为基础的光合色素含量以及净光合速率不受影响^[19]。有研究指出,叶片具有厚的角质层和表皮能够对 UV-B 辐射起散射和吸收作用,从而达到削弱辐射的作用^[20]。

1.2 植株矮化 许多研究表明,UV-B 辐射对植物生长影响最明显的表现就是对其株高的抑制作用。试验用不同剂量的 UV-B 辐射处理春小麦时,观察到株高分别降低了 7.2%,10.6% 和 16.2%^[21]。因为 UV-B 辐射具有破坏植物内源激素 IAA 的作用而使节间伸长受到抑制,即植物内源激素 IAA 被光氧化,减少了细胞壁的弹性^[22-23];同时 UV-B 辐射会增加乙烯的水平,这会刺激横向的生长并减少伸长生长^[24]。在大田增强 UV-B 辐射的条件下,对成熟期的 10 个小麦品种的株高测量结果表现出显著的变化,证明小麦株高的变化主要由于节间长度的变化,而不是由于节数的变化引起的^[25]。在深入研究向日葵幼苗茎的生长受 UV-B 辐射抑制的机制时,发现生长在 305 nm 下的向日葵幼苗内源生长素 IAA 的含量降低了 51%,并证明了 IAA 的光氧化产物 3-甲基氧吲哚抑制了幼苗的伸长生长,因此认为 UV-B 辐射对向日葵生长抑制的可能机制是由于 UV-B 辐射促进了 IAA 光氧化产物的生成^[26]。UV-B 辐射之所以使植株矮化是因为 UV-B 辐射破坏了植物内源激素的水平而导致植株伸长生长受阻,以及影响细胞的分裂速度。

1.3 分蘖或分枝量的改变 植物的分支或分蘖对 UV-B 辐射胁迫的响应,主要表现在增加分支或分蘖的数量,但不同的植物之间存在比较大的差异。有研究结果证明,影响分蘖是通过改变植物体的内源激素含量及它们之间的比值,引发生理上的效应来实现的^[27-28]。也有研究结果^[29]指出,UV-B 辐射可导致植物分支或分蘖增加。如用 UV-B 辐射处理 12 种植物,结果有多种单子叶植物的 2 级分蘖数增加,1 种双子叶植物的腋生枝数量上升^[28];何丽莲等^[25]发现 10 个小麦品种的分蘖数对增强 UV-B 辐射的响应比较敏感,并认为分蘖数的增或减是由分蘖节内 IAA/ZR (玉米素核苷)的比值下降引起的。基于已有的研究结果,关于 UV-B 辐射胁迫对植物的分支或分蘖产生影响的机理阐述尚未清楚,有待更深入的研究。

1.4 生物量 生物量是植物所有生理、生化和生长因子的长期响应的综合结果。因此生物量是评估 UV-B 辐射胁迫植物的重要指标之一。现有的研究结果已证明,在大田或温室条件下,增强 UV-B 辐射都会影响作物的产量;其中,多数研究结果表明增强 UV-B 辐射使作物产量降低^[30-31],但也有增强 UV-B 辐射对作物产量没有影响或使作物产量略有增高的报道^[32]。陈建军等^[33]的研究表明,增强 UV-B 辐射可显著降低大豆的叶、籽粒、根和茎的生物量,20 个大豆品种的总生物量均有不同程度的降低。岳明等^[34]发现,增强 UV-B 辐射能降低小麦的生物产量约 25.5%。王传海等^[35]的研究表明,降低近地面 UV-B 辐射强度可使小麦单株产量显著提高;不同生育期模拟降低 UV-B 处理均比对照单株产量提高 12%~28%;单株生物产量也呈现出近似的趋势。

2 植物的生理特性对 UV-B 辐射胁迫的响应研究进展

2.1 对光合作用的影响 国内外科学家认为光合作用受外界环境变化的影响是最明显的,为此,他们在 UV-B 辐射对植物光合作用的影响方面做了大量的研究。UV-B 辐射对光合作用的影响表现在破坏光合系统反应中心,致使 D_1 -Pr 降解,导致电子传递速率受到抑制,引起 Hill 反应活力降低和羧化酶数量的减少以及酶活性降低,使植物同化能力减弱、光合速率下降,造成植物生产量降低^[36-37]。此外,UV-B 辐射对光合色素和叶绿体超微结构的破坏也导致了光合作用的降低^[14]。叶绿体膜系统遭到破坏的原因是 UV-B 辐射使叶绿体产生大量的羟基自由基和超氧阴离子而引发脂质过氧化作用^[38]。脂质过氧化作用一方面引起膜蛋白的交联,导致膜蛋白处于永久性缔结状态,因而阻碍了蛋白受体正常发挥生理作用;另一方面可使膜不饱和脂肪酸减少,导致膜的流动性降低,使其结构改变、功能失常。此外,增加 UV-B 辐射还可引起光合色素降解,改变叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值。陈拓等^[39]发现 UV-B 辐射降低了叶片的光合色素的结果与侯扶江等^[40]和师生波等^[41]的研究结果相似。这些结果均表明,增加 UV-B 辐射可使

植物叶绿素 a 受到破坏,改变了叶绿素 a 与叶绿素 b 的比例,破坏了光合蛋白复合物的形成,抑制了细胞器的形成。但也有研究表明,在 UV-B 辐射的特定时期叶片中叶绿素含量并无减少,这可能与植物种间和生长发育阶段抗逆性的差异有关^[42-43]。从以上文献所述的情况看,UV-B 辐射导致光合色素降解的分子机制尚未清楚。

2.2 对代谢产物的影响 受到 UV-B 辐射胁迫时,植物体内产生的次生代谢(黄酮类和酚醛类等化合物)对 UV-B 辐射具有明显的吸收作用,这种生理生化特性是植物响应环境和自我保护的机制。在 UV-B 辐射胁迫对植物生理代谢的研究中发现,增强 UV-B 辐射可诱发可溶性黄酮类及酚类物质合成水平提高^[44-45]。这种增加与其抵抗 UV-B 辐射有一定的正相关性^[46-47]。黄酮类物质可以吸收大量 UV-B 辐射而改变其穿透率,如同形成了一道天然屏障,对 U-VB 辐射有直接的减缓作用。除此之外,UV-B 辐射诱导产生的次生代谢物还对其它生物带来深刻的影响,例如对昆虫起到抑制作用^[48]和防止草食动物过度摄食^[49];影响动物幼体发育和抵御病毒侵袭^[50];影响植物与其根际细菌的共生关系^[51]。植物体内次生代谢产物的改变可能会改变草食动物的摄食偏好,进而影响到植物种群格局而导致物种竞争地位改变。由此可见,在现有研究基础上,深入探究 UV-B 辐射对植物次生代谢的改变对种群、群落等大尺度的影响具有重要的生态学意义。

2.3 对抗氧化系统的影响 植物的酶系统参与很多氧化还原反应、介导和调节体内新陈代谢、细胞分化等重要生理过程。在 UV-B 辐射胁迫下,植物通过酶系统产生一系列生理变化来降低或修复 UV-B 辐射造成的损伤使其保持正常的生理活动,因此进一步揭示抗氧化酶及其同功酶在 UV-B 辐射胁迫过程中的作用机理,将有利于开拓抗氧化酶新的应用途径和领域。许多研究发现,UV-B 胁迫导致植物体内自由基水平显著提高,但抗氧化酶系统经过生理生化反应可不断清除体内产生的过多自由基并使自由基水平维持在一个正常的生理水平^[52-53]。植物受到 UV-B 胁迫将产生超氧阴离子 O_2^- 、羟基自由基 $\cdot OH$ 、过氧化氢 H_2O_2 、脂质过氧化物 $LO\cdot$ 或 $LOO\cdot$ 等种类自由基^[54],而体内的超氧化物歧化酶(SOD)主要是把超氧阴离子 O_2^- 歧化为 H_2O_2 和 O_2 ;过氧化物酶(POD)作用是将 H_2O_2 和有机的氢过氧化物等底物转变成无毒性物质;过氧化氢酶(CAT)能把 H_2O_2 催化生成 H_2O 从而减少体内自由基^[38]。科研工作者经过充分的实验研究发现,在 UV-B 辐射胁迫下的植物叶片中有些酶的活性增强,有些酶的活性出现一定程度的波动,如烟草叶片受到辐射胁迫后过氧化物酶活性明显上升^[43]、经过 UV-B 处理后的青藏高原特有的植物麻花苜,在处理初期叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)的活性都能增加,但随着处理时间的延长超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)的活性呈现下降趋势;过氧化氢酶(CAT)的活性在处理后期明显下降;作为清除叶绿体中 H_2O_2 的关键酶 AP 的活性却表现为明显的增加趋势^[55]。同样在向日葵 UV-B 胁迫的研究中,发现超氧化物歧化酶(SOD)活性下降、过氧化氢酶(CAT)活性上升^[56]。在研究 UV-B 处理小麦的结果表明,辐射胁迫使叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)活性先升后降,过氧化物酶(POD)活性上升^[57-58]。在 UV-B 处理对蚕豆影响的研究中发现超氧化物歧化酶(SOD)活性稍有波动^[39,59]。这些研究结果均表明,植物酶系统的敏感性因种间和种内的差异而不同。为此,各种植物的抗氧化酶系统对 UV-B 辐射响应所产生的差异性有待于进一步研究。

3 植物的繁殖特性对 UV-B 辐射胁迫的响应研究进展

植物繁殖是生活史周期中的重要组成部分,也是植物适应其生存环境的基本特征,还是种群形成、发展和进化的核心之一,因此研究植物繁殖对 UV-B 辐射胁迫的响应与适应机制,对保护种质资源和评估潜在生态学影响具有深远的生态学意义和经济价值。有些研究人员认为,接近温带地区的太阳强度 UV-B 辐射不会显著抑制某些温带植物的花粉萌发,但随着处理强度增加发现花粉活力、花粉萌发率和花粉管的生长受到的抑制也在增强^[60-61]。但也有研究发现低剂量的 UV-B 辐射能促进花粉管的生长^[62]。在野外条件下用 UV-B 辐射处理植物,测定其花粉活力、花粉萌发率和花粉管生长情况与对照比较发生相应的降低^[53,63]。UV-B 辐射还会影响花粉的数量和质量。增强 UV-B 辐射可使芜菁花粉活力降低且花粉数量减少^[64];在对 6 种不同基因型大豆的研究中,也发现增强 UV-B 辐射可导致花粉数量减

少^[65]。关于 UV - B 辐射对植物花粉管和雌蕊之间的信息交流以及对花粉管生长调控的影响的研究报道较少,植物繁殖的抗 UV - B 特性以及增加 UV - B 辐射是否会引发萌发组织遗传基因的变化目前仍不清楚。

4 植物的分子水平对 UV - B 辐射胁迫的响应研究进展

4.1 对 DNA 分子及基因表达调控的影响 在具有高能的 UV - B 辐射下,植物细胞 DNA 分子的碱基、共轭结构以及具有环状结构的核糖和核酸链吸收光子能量而引起碱基突变、形成嘧啶二聚体等而造成自身损伤^[66-67]。大量研究结果表明,当 DNA 受到 UV - B 辐射后形成胸腺嘧啶二聚体或环丁烷嘧啶二聚体,DNA 嘧啶二聚体的数量随 UV - B 辐射剂量增加呈直线上升^[68];然而 UV - B 对植物 DNA 造成的损伤,在一定条件下细胞能够自我修复,这种修复能力与该剂量诱导形成的二聚体所占总胸腺嘧啶的总数有关^[69]。

植物体的正常生长、发育和分化是基因在精密的调控机制中正确表达的结果。在 UV - B 辐射胁迫下,豌豆叶片中光合基因 *Lhcd*, *Rbcs*, *rbch* 和 *psbA* 转录水平降低,同时增加 PR - 1 和 PDF1 - 2 基因的表达,这证明 UV - B 辐射对于光合作用基因表达具有一定的抑制作用^[68,70]。然而也有研究表明,在 UV - B 照射下叶片基因表达受其影响开始较小,在辐射处理一段时间后会促使这些基因产生的 mRNA 大量累积尔后趋于下降,而 *psbA* 基因表达不受影响^[71]。在不同的 UV - B 辐射水平下,研究人员发现叶绿体相关基因的表达受到抑制,RNA 和光合作用中几个关键酶的活性降低,核编码的 *Cab* 基因在 UV - B 辐射下的转录被明显减弱,因此他们认为在叶绿体内编码的 *psbA* 基因的转录比在细胞核内编码的 *psbA* 基因的转录有更强的耐 UV - B 辐射的能力^[3,72]。在 UV - B 辐射下,SOD 基因的表达活性降低,谷胱甘肽还原酶基因及苯基苯乙烯酮合成酶基因的表达活性却增强^[73];基因表达的改变在很大程度上与 UV - B 剂量有关^[74]。但 UV - B 辐射胁迫影响植物基因正确表达调控的分子机理仍有待深入研究。

4.2 对植物蛋白质代谢的影响 因为蛋白质的最大吸收波长为 280 nm,正好在 UV - B 辐射波长范围之内,所以 UV - B 辐射的增强对蛋白质的影响较大。在以菜豆为材料研究 UV - B 辐射对蛋白质代谢的影响中,发现 UV - B 辐射处理使菜豆叶片中 88×10^3 u 等大分子多肽的含量急剧减少,而使 35×10^3 u, 33×10^3 u, 29×10^3 u, $10 \times 10^3 \sim 14 \times 10^3$ u 等小分子多肽的含量增加^[75]。有的学者认为 UV - B 辐射使植物的蛋白质含量减少^[76-77],而有的则认为 UV - B 辐射能使植物的一些蛋白质含量增加,而使植物的另一些蛋白质含量减少^[54,78]。蛋白质代谢的变化与植物的生长发育时期有关,UV - B 辐射对幼苗期菜豆叶片蛋白的合成有促进作用,且降低了蛋白水解酶活性,使可溶性蛋白质含量上升^[79]。有研究表明,UV - B 辐射导致蛋白质含量减少主要是氨基酸的光降解,同时诱导产生活性氧自由基,且活性氧自由基可以直接修饰蛋白质^[80]。UV - B 辐射下蛋白质含量的增减取决于辐射强度和植物对 UV - B 辐射的敏感程度。LIZANA X C 等^[81]发现,叶片可溶性蛋白质含量在分蘖期、拔节期和扬花期均显著降低,但在成熟期则显著增加。根据以上研究结果可知,UV - B 辐射影响蛋白质的分子机理尚待进行深入的研究。

5 植物对 UV - B 辐射的响应研究展望

植物对 UV - B 辐射胁迫的响应已有较多的研究积累,近些年的研究取得一些很有参考价值的研究成果,但仍存在许多不足之处。如(1)许多早期评价 UV - B 辐射对植物影响的研究是在培养室或温室内将植物置于 UV - B 荧光灯产生的伴有低 UV - A、光和有效辐射(PAR)的强 UV - B 辐射条件下进行的,也许夸大了 UV - B 辐射对植物的损害作用^[82-83]。(2)研究主要集中在形态结构、生理生化特征、光合作用和生长发育方面,有关植物抗性的生理生化机制方面的研究和植物对 UV - B 辐射遗传响应及分子生物学研究尚不深入。为了真实有效地评价近地面太阳 UV - B 辐射的生物学效应,在野外研究中常采用减弱法和增补法调节 UV - B 辐射的剂量。1)减弱法是通过具有吸收或透过 UV - B 辐射的选择性薄膜实现低于和近似环境 UV - B 辐射的 2 种处理。该方法成本低、简单,但是不能用于预测臭氧损耗导致近地面太阳 UV - B 增强产生的生物学效应。2)增补方法是以 UV - B 荧光灯增补 UV - B 辐射模拟未来臭氧耗损引

起的UV-B辐射增强。UV-B辐射的增补还可通过提供一定时间固定剂量的UV-B辐射(方波增补系统, SQW)和依据持续监测的环境UV-B辐射状况成比例的补充(调剂辐射增补系统, MOD)实现^[82,84]。但这2种增补系统都具有一定的缺点和局限性, SQW可能会导致增补的UV-B辐射高于臭氧损耗所预期的剂量及相当高的UV-B/(UV-A和PAR)比例, 而MOD则技术复杂、成本高。这些研究方法与自然条件相比仍然存在较大的差距。

综上所述, 未来植物对UV-B辐射胁迫响应的研究应着重于:(1)在野外进行研究时, 将减弱和增补2种方法结合使用, 以便尽可能地模拟自然条件进行人工模拟条件的研究、更真实地评价UV-B辐射对植物的影响;(2)深入分析UV-B辐射增强对生态系统和植物个体生长和繁殖的不同层次影响及其适应机制;(3)利用植物miRNA在转录水平上介导靶基因mRNA的切割或抑制翻译对基因表达的调节作用和通过植物miRNA参与调控植物器官的形态建成、生长发育、信号传导以及对环境胁迫的应答等生物学过程^[85], 对在UV-B辐射胁迫下植物miRNA调控机制进行深入研究, 了解在UV-B辐射胁迫下基因和基因表达调控的本质及其重要作用;(4)根据UV-B辐射对植物生长胁迫的研究进展, 结合国内外自由基研究取得的成果, 笔者认为自由基不仅是植物UV-B胁迫反应的产物, 而且可以作为重要信号分子, 介导生物体基因的时空性表达, 诱导植物抗逆性的产生;深入研究自由基在响应UV-B胁迫中的作用与机制, 将会在揭示生命活动规律中具有重要意义。

参考文献:

- [1] STAEHELIN J, HARRIS N R P, APPENZELLER C, et al. Ozone trends; A review[J]. *Reviews of Geophysics*, 2001, 39(2): 231-290.
- [2] MPOLOKA S W. Effects of prolonged UV-B exposure in plants[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2008, 7(25): 4874-4883.
- [3] AGRAWAL S B, SINGH S, AGRAWAL M. Ultraviolet-B Induced Changes in Gene Expression and Antioxidants in Plants[J]. In *Advances in Botanical Research: Oxidative Stress and Redox Regulation in Plants*, 2009, 52:47-52.
- [4] ANDRADY A, AUCAMP P J, BAIS A F, et al. Environmental effects of ozone depletion and its interactions with climate change: Progress report, 2008[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2009, 8(1): 13-22.
- [5] ANDRADY A, AUCAMP P, BAIS A, et al. Environmental effects of ozone depletion and its interactions with climate change: progress report, 2009[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2010, 9(3): 275-294.
- [6] BJORN L O, CALLAGHAN T V, GEHRKE C, et al. The problem of ozone depletion in northern Europe[J]. *Ambio*, 1998, 27(4): 275-279.
- [7] SCHROPE M. Successes in fight to save ozone layer could close holes by 2050[J]. *Nature*, 2000, 408(6813): 627-629.
- [8] ALBERT K R, RINNAN R, RO-POULSEN H, et al. Solar ultraviolet-B radiation at Zackenberg: The impact on higher plants and soil microbial communities[J]. in *Advances in Ecological Research*, 2008, 40:421-440.
- [9] SOLOMON K R. Effects of ozone depletion and UV-B radiation on humans and the environment[J]. *Atmosphere-Ocean*, 2008, 46(1): 185-202.
- [10] 师生波, 周党卫, 韩发, 等. UV-B辐射增强对植物光合作用的影响及植物的相关适应性研究[J]. *西北植物学报*, 2002(4): 280-286.
- [11] 阳敏. 青藏高原东部植物种子大小和叶面积比变异的研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2009: 8-13.
- [12] GOWER S, KUCHARIK C, NORMAN J. Direct and indirect estimation of leaf area index, f (APAR), and net primary production of terrestrial ecosystems[J]. *Remote Sensing of Environment*, 1999, 70(1): 29-51.
- [13] 安黎哲, 冯虎元, 王勋陵. 增强的紫外线-B辐射对几种作物和品种生长的影响[J]. *生态学报*, 2001(2): 249-253.
- [14] 朱素琴, 徐向明, 陈章和, 等. UV-B辐射对几种木本植物幼苗生长和叶绿体超微结构的影响[J]. *热带亚热带植物学报*, 2002(3): 235-244.
- [15] BARNES P, FLINT S, CALDWELL M. Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation[J]. *American Journal of Botany*, 1990, 77(10): 1354-1360.
- [16] FINCKH M R, CHAVEZ A Q, DAI Q, et al. Effects of enhanced UV-B radiation on the growth of rice and its susceptibility to rice blast under glasshouse conditions [J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 1995, 52(2/3): 223-233.

- [17] 姚晓芹. 青藏高原东缘几种树苗对增强紫外线 UV - B 和氮供应的响应[D]. 成都: 中国科学院成都生物所, 2007: 20 - 25.
- [18] 师生波, 贲桂英, 赵新全, 等. 增强 UV - B 辐射对高山植物麻花苜蓿净光合速率的影响[J]. 植物生态学报, 2001(5): 520 - 524.
- [19] KOFIDIS G, BOSABALIDIS A M, MOUSTAKAS M. Contemporary seasonal and altitudinal variations of leaf structural features in *Oregano* (*Origanum vulgare* L.) [J]. *Annals of Botany*, 2003, 92(5): 635 - 645.
- [20] JACOBS J F, KOPER G J M, URSEM W N J. UV protective coatings: A botanical approach[J]. *Progress in Organic Coatings*, 2007, 58(2/3): 166 - 171.
- [21] 李元, 王勋陵. 紫外辐射增加对春小麦生理、产量和品质的影响[J]. 环境科学学报, 1998, 18(5): 504 - 509.
- [22] 侯扶江, 李广, 贲桂英. 增强的 UV - B 辐射对黄瓜 (*Cucumis sativus*) 不同叶位叶片生长、光合作用和呼吸作用的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2001(4): 321 - 326.
- [23] PHOENIX G K, GWYNN-JONES D, LEE J A, et al. Ecological importance of ambient solar ultraviolet radiation to a sub-arctic heath community[J]. *Plant Ecology*, 2003, 165(2): 263 - 273.
- [24] RAKITIN V Y, PRUDNIKOVA O N, KARYAGIN V V, et al. Ethylene evolution and ABA and polyamine contents in *Arabidopsis thaliana* during UV-B stress[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2008, 55(3): 321 - 327.
- [25] 何丽莲, 祖艳群, 李元, 等. 10 个小麦品种对 UV - B 辐射增强响应的生长和产量差异[J]. 农业环境科学学报, 2005, 24(4): 648 - 651.
- [26] MARK U, TEVINI M. Combination effects of UV-B radiation and temperature on sunflower (*Helianthus annuus* L, cv Polstar) and maize (*Zea mays* L, cv Zenit 2000) seedlings[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1996, 148(1/2): 49 - 56.
- [27] DECKMYN G, IMPENS I. Effects of solar UV-B irradiation on vegetative and generative growth of *Bromus catharticus*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 1998, 40(2): 179 - 185.
- [28] BARNES P W, MAGGARD S, HOLMAN S R, et al. Intraspecific variation in sensitivity to UV-B radiation in rice [J]. *Crop Science*, 1993, 33(5): 1041 - 1046.
- [29] GWYNN-JONES D. Short-term impacts of enhanced UV-B radiation on photo-assimilate allocation and metabolism: a possible interpretation for time-dependent inhibition of growth[J]. *Plant Ecology*, 2001, 154(1/2): 65 - 76.
- [30] CHIMPHANGO S B M, MUSIL C F, DAKORA F D. Response of purely symbiotic and NO₃-fed nodulated plants of *Lupinus luteus* and *Vicia atropurpurea* to ultraviolet-B radiation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(388): 1771 - 1784.
- [31] ALBERT K R, MIKKELSEN T N, RO-POULSEN H. Ambient UV-B radiation decreases photosynthesis in high arctic *Vaccinium uliginosum*[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133(2): 199 - 210.
- [32] HAKALA K, JAUHAINEN L, KOSKELA T, et al. Sensitivity of crops to increased ultraviolet radiation in northern growing conditions[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2002, 188(1): 8 - 18.
- [33] 陈建军, 祖艳群, 陈海燕, 等. UV - B 辐射增强对 20 个大豆品种生长与生物量分配的影响[J]. 农业环境科学学报, 2004, 23(1): 29 - 33.
- [34] 岳明, 王勋陵. 紫外线 B 辐射对几种植物种间竞争的影响[J]. 应用生态学报, 2003(8): 1322 - 1326.
- [35] 王传海, 魏永林. 紫外辐射增加对小麦产量及产量形成的影响[J]. 中国农业气象, 2001, 22(4): 19 - 21.
- [36] KAKANI V G, REDDY K R, ZHAO D, et al. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 120(1 - 4): 191 - 218.
- [37] 陈章和, 朱素琴, 李韶山, 等. UV - B 辐射对南亚热带森林木本植物幼苗生长的影响[J]. 云南植物研究, 2000(4): 467 - 474.
- [38] 孙存普, 张中建, 段绍瑾. 自由基生物学导论[M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 1999: 48 - 65
- [39] 陈拓, 安黎哲, 冯虎元, 等. UV - B 辐射对蚕豆叶膜脂过氧化的影响及其机制[J]. 生态学报, 2001(4): 579 - 583.
- [40] 侯扶江, 贲桂英, 颜景义, 等. 田间增加紫外线(UV)辐射对大豆幼苗生长和光合作用的影响[J]. 植物生态学报, 1998, 22(3): 256 - 261.
- [41] 师生波, 贲桂英, 韩发. 不同海拔地区紫外线 B 辐射状况及植物叶片紫外线吸收物质含量的分析[J]. 植物生态学报, 1999, 23(6): 529 - 535.
- [42] 李涵茂, 胡正华, 杨燕萍, 等. UV - B 辐射增强对大豆叶绿素荧光特性的影响[J]. 环境科学, 2009(12): 3669 - 3675.
- [43] 刘敏, 李荣贵, 范海, 等. UV - B 辐射对烟草光合色素和几种酶的影响[J]. 西北植物学报, 2007(2): 291 - 296.
- [44] TREUTTER D. Significance of flavonoids in plant resistance and enhancement of their biosynthesis[J]. *Plant Biology*, 2005,

- 7(6): 581-591.
- [45] MARINOVA K, KLEINSCHMIDT K, WEISSENBOCK G, et al. Flavonoid biosynthesis in barley primary leaves requires the presence of the vacuole and controls the activity of vacuolar flavonoid transport[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(1): 432-444.
- [46] 习岗, 卢洪, 杨意, 等. UV-B 诱导的大豆愈伤组织异黄酮和超弱发光的变化[J]. *光子学报*, 2009(10): 2640-2644.
- [47] 冯虎元, 安黎哲, 陈拓, 等. 大豆作物响应增强 UV-B 辐射的品种差异[J]. *西北植物学报*, 2002(4): 121-126.
- [48] 李元, 王勋陵. 增强的 UV-B 辐射对麦田生态系统中种群数量动态的影响[J]. *生态学报*, 2001, 21(1): 131-135.
- [49] CALDWELL M M, BALLARE C L, BORNMAN J F, et al. Terrestrial ecosystems increased solar ultraviolet radiation and interactions with other climatic change factors[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2003, 2(1): 29-38.
- [50] MCCLOUD E, BERENBAUM M. Stratospheric ozone depletion and plant-insect interactions: Effects of UV-B radiation on foliage quality of *Citrus jambhiri* for *Trichoplusia ni*[J]. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, 20(3): 525-539.
- [51] 李元, 杨济龙, 王勋陵, 等. 紫外辐射增加对春小麦根际土壤微生物种群数量的影响[J]. *中国环境科学*, 1999(2): 157-160.
- [52] 王弋博, 冯虎元, 曲颖, 等. 活性氧在 UV-B 诱导的玉米幼苗叶片乙烯产生中的作用[J]. *植物生态学报*, 2007(5): 946-951.
- [53] WANG S W, XIE B T, YIN L N, et al. Increased UV-B Radiation Affects the Viability, Reactive Oxygen Species Accumulation and Antioxidant Enzyme Activities in Maize (*Zea mays* L.) Pollen[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2010, 86(1): 110-116.
- [54] YANNARELLI G G, NORIEGA G O, BATLLE A, et al. Heme oxygenase up-regulation in ultraviolet-B irradiated soybean plants involves reactive oxygen species[J]. *Planta*, 2006, 224(5): 1154-1162.
- [55] 李惠梅, 师生波. 增强 UV-B 辐射对麻花苜蓿叶片的抗氧化酶的影响[J]. *西北植物学报*, 2005(3): 519-524.
- [56] COSTA H, GALLEGO S M, TOMARO M L. Effect of UV-B radiation on antioxidant defense system in sunflower cotyledons[J]. *Plant Science*, 2002, 162(6): 939-945.
- [57] 李韶山, 王艳, 刘颂豪. UV-B 对水稻幼苗膜脂过氧化作用的影响[J]. *激光生物学报*, 2000(1): 23-26.
- [58] QIU Z B, ZHU X J, LI F M, et al. The optical effect of a semiconductor laser on protecting wheat from UV-B radiation damage[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2007, 6(7): 788-793.
- [59] 吴兵, 韩发, 岳相国, 等. 长期增强 UV-B 辐射对高寒草甸植物光合速率和抗氧化系统的影响[J]. *西北植物学报*, 2005(10): 2010-2016.
- [60] TORABINEJAD J, CALDWELL M M, FLINT S D, et al. Susceptibility of pollen to UV-B radiation: an assay of 34 taxa[J]. *American Journal of Botany*, 1998, 85(3): 360-369.
- [61] MUSIL C F. Accumulated effect of elevated ultraviolet-B radiation over multiple generations of the arid-environment annual *Dimorphotheca sinuata* DC (Asteraceae)[J]. *Plant Cell and Environment*, 1996, 19(9): 1017-1027.
- [62] CHESNOKOV Y V, MANTEUFFEL R. Dose effect of UV-B irradiation on pollen tube growth and seed-specific promoter activities in irradiated pollen grains of *Nicotiana plumbaginifolia*[J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2000, 12(6): 361-364.
- [63] 杨晖, 安黎哲, 王治业, 等. UV-B 辐射对番茄花粉生活力的影响与内源激素和多胺的关系[J]. *植物学通报*, 2007(2): 161-167.
- [64] DEMCHIK S, DAY T. Effect of Enhanced UV-B Radiation of Pollen Quantity, Quality, and Seed Yield in *Brassica rapa* (Brassicaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1996, 83(5): 573-579.
- [65] KOTI S, REDDY K, KAKANI V, et al. Soybean (*Glycine max*) pollen germination characteristics, flower and pollen morphology in response to enhanced ultraviolet-B radiation[J]. *Annals of Botany*, 2004, 94(6): 855-857.
- [66] ROZEMA J, BJORN L O, BORNMAN J F, et al. The role of UV-B radiation in aquatic and terrestrial ecosystems an experimental and functional analysis of the evolution of UV-absorbing compounds[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology*, 2002, 66(1): 2-12.
- [67] RIES G, HELLER W, PUCHTA H, et al. Elevated UV-B radiation reduces genome stability in plants[J]. *Nature*, 2000, 406(6791): 98-101.
- [68] IOKI M, TAKAHASHI S, NAKAJIMA N, et al. An unidentified ultraviolet-B-specific photoreceptor mediates transcriptional activation of the cyclobutane pyrimidine dimer photolyase gene in plants[J]. *Planta*, 2008, 229(1): 25-36.
- [69] YUEN G Y, JOCHUM C C, GIESLER L J, et al. UV-B biodosimetry in turfgrass canopies[J]. *Crop Science*, 2002, 42

- (3): 859 – 868.
- [70] TUTEJA N, AHMAD P, PANDA B B, et al. Genotoxic stress in plants: Shedding light on DNA damage, repair and DNA repair helicases[J]. *Mutation Research-Reviews in Mutation Research*, 2009, 681(2/3): 134 – 149.
- [71] WILLEKENS H, VAN CAMP W, VAN MONTAGU M, et al. Ozone, sulfur dioxide, and ultraviolet B have similar effects on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana plumbaginifolia* L[J]. *Plant Physiology*, 1994, 106(3): 1007 – 1009.
- [72] KLEINE T, KINDGREN P, BENEDICT C, et al. Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for CRYPTOCHROME1 in the response of Arabidopsis to high irradiance[J]. *Plant Physiology*, 2007, 144(3): 1391 – 1406.
- [73] STRID A. Alteration in expression of defence genes in *Pisum sativum* after exposure to supplementary ultraviolet-B radiation [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1993, 34: 949 – 949.
- [74] FROHNMEYER H, STAIGER D. Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection [J]. *Plant Physiology*, 2003, 133(4): 1420 – 1422.
- [75] 冯国宁, 安黎哲, 冯虎元, 等. 增强 UV – B 辐射对菜豆蛋白质代谢的影响[J]. *植物学报*, 1999(8): 833 – 836.
- [76] SANTOS I, FIDALGO F, ALMEIDA J A, et al. Biochemical and ultrastructural changes in leaves of potato plants grown under supplementary UV-B radiation[J]. *Plant Science*, 2004, 167(4): 925 – 935.
- [77] LIU L, MCCLURE J W. Effects of UV-B on activities of enzymes of secondary phenolic metabolism in barley primary leaves [J]. *Physiologia Plantarum*, 1995, 93(4): 734 – 739.
- [78] GAO W, ZHENG Y F, SLUSSER J R, et al. Effects of supplementary ultraviolet-B irradiance on maize yield and qualities: A field experiment[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2004, 80(1): 127 – 131.
- [79] RUI C, HUANG X H, QING Z, et al. Effects of lanthanum(III) on nitrogen metabolism of soybean seedlings under elevated UV-B radiation[J]. *Journal of Environmental Sciences-China*, 2007, 19(11): 1361 – 1366.
- [80] ZHAO M G, LIU Y G, ZHANG L X, et al. Effects of enhanced UV-B radiation on the activity and expression of alternative oxidase in red kidney bean leaves[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, 49(9): 1320 – 1326.
- [81] LIZANA X C, HESS S, CALDERINI D F. Crop phenology modifies wheat responses to increased UV-B radiation[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(11): 1964 – 1974.
- [82] KRIZEK D T. Influence of PAR and UV – A in determining plant sensitivity and photomorphogenic responses to UV-B radiation[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 2004, 79(4): 307 – 315.
- [83] CALDWELL M M, FLINT S D. Uses of biological spectral weighting functions and the need of scaling for the ozone reduction problem[J]. *Plant Ecology*, 1997, 128(1/2): 66 – 76.
- [84] XU C P, SULLIVAN J H. Reviewing the Technical Designs for Experiments with Ultraviolet-B Radiation and Impact on Photosynthesis, DNA and Secondary Metabolism[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(4): 377 – 387.
- [85] 王磊, 范云六. 植物微小 RNA(microRNA) 研究进展[J]. *中国农业科技导报*, 2007, 9(3): 18 – 23.

Research Progresses on Plant Responses to UV-B Radiation Stress

ZHU Peng-ji^{1,2}, SHANG Yan-xia^{1,2}, SHI Sheng-bo¹, HAN Fa¹

(1. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biology Northwest Institute of Plateau Biology,

Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In the paper, the morphological and physiological characteristics, molecular mechanisms of plant under the enhancing UV-B radiations were reviewed, and the problems and research directions were discussed.

Key words: plant; UV-B radiation; review; research progress