

增强 UV-B 辐射对高山植物歪头菜生长 及内源激素变化的影响

强维亚¹, 蔡龙华¹, 韩 瑜¹, 杨 晖²

(1 兰州大学 生命科学学院, 草地与农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000; 2 甘肃省科学院 生物研究所, 兰州 730000)

摘 要:以青藏高原野生豆科牧草歪头菜(*Vicia unijuga* A. Br.)为材料,模拟甘南夏季晴朗无云天空平流层臭氧衰减 9% 的 UV-B 辐射强度(6.4 kJ/m²),分析增强 UV-B 辐射条件下植株内源激素水平和全氮含量随时间变化及其与生长特性的关系。结果显示:(1)来自高寒地区野生歪头菜在增强 UV-B 辐射的最初阶段(10 d 左右)会产生对紫外胁迫的应激性响应,其内源生长激素吲哚乙酸(IAA)、玉米素(ZT)、赤霉素类(GAs)和 6-苄氨基嘌呤(6-BA)含量水平以及全氮含量均明显高于对照,生长指标也相应升高。(2)随着处理时间延长,歪头菜内源生长激素含量开始迅速降低,并于处理后 30 d 时降至最低,处理后 40 d 时全氮含量也显著低于对照;同时,随着生长激素和全氮含量降低,植株生长也受到强烈抑制。(3)在处理 40 d 时歪头菜内源 ABA 才被检测到,说明细胞膜伤害发生的时间相对较晚。研究表明,来自高寒环境的植物种歪头菜经历长期自然选择和适应,形成了对强 UV-B 辐射的应激响应机制,使辐射伤害延迟,内源激素含量变化与该应激响应有密切关系。

关键词:增强紫外线-B 辐射;歪头菜;生长;内源激素

中图分类号:Q945.78

文献标志码:A

Changes of Endogenous Hormones in the Stress-response of Alpine Plant *Vicia unijuga* A. Br. to Enhanced UV-B Radiation

QIANG Weiya¹, CAI Longhua¹, HAN Yu¹, YANG Hui²

(1 State Key Laboratory of Grassland and Agro-Ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China;

2 Institute of Biology, Gansu Academy of Science, Lanzhou 730000, China)

Abstract: This study investigated the response features of alpine plant endogenous hormones, total nitrogen on time series and its relationship with growth under enhanced UV-B radiation by using the sample of *Vicia unijuga* collected from alpine meadow. The supplemental UV-B irradiation was 6.40 kJ/m² per day that simulated 9% stratospheric ozone depletion on clear summer solstice (Gannan, 34°55'N, 2900 m), China. The results showed that: (1) The wild legume forage (*Vicia unijuga*) from alpine region could have stress response to enhanced UV-B radiation at the early stage of treatment. IAA, ZT, GAs, 6-BA levels and total nitrogen content increased and were significant higher than that of control at the ten days of treatment. Meanwhile, the plant growth also increased, the plant height and biomass were significant higher than that of control. (2) After 10 days of treatment, the hormones decreased rapidly and reached to the lowest level up to 30 days of treatment. The total nitrogen content also decreased continuously to reach at a significant lower level than that of control from 10 to 40 days of treatment. The plant growth was inhibited with the reduction of hormones level and the total nitrogen content. (3) ABA has not been detected until the treat-

收稿日期: 2013-07-04; 修改稿收到日期: 2013-10-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(31070353); 甘肃省科技支撑计划项目(0708NKCA077)

作者简介: 强维亚(1958—), 男, 博士, 副教授, 主要从事环境生物学方面的研究。E-mail: qwy@lzu.edu.cn

ment for 40 days. It suggested that the damage to membrane might be occurrence later. The study revealed that the some plant species from alpine region have undergone natural selection and made adaptation to the severe environment for a long term, and developed the special response mechanism to delay the damages to the plant caused by UV-B radiation.

Key words: enhanced ultraviolet-B(UV-B); *Vicia unijuga* A. Br.; growth; endogenous hormone

青藏高原自然环境严酷,紫外线 B(UV-B)辐射强度高^[1]。生长在高原独特环境下的植物经历长期的自然选择和适应,在遭受胁迫伤害的同时,又逐渐具备了生理生化、形态结构和分子遗传等方面的适应特征。实验表明,与起源于低海拔和高纬度地区的植物相比,来自高山和低纬度地区的植物种,经历了长期自然的强太阳 UV-B 辐射的驯化,已形成了多种策略应对强 UV-B 辐射胁迫,减缓 UV-B 诱导的伤害^[2]。高原的强辐射条件塑造了高山植物具有典型阳生植物特点的同化组织结构,该结构特点决定了高山植物较低的光合效率,也可能是对具强辐射的高山环境长期适应的结果^[3]。Day 等^[4]揭示了来自高原群落的植物叶片具有更有效的抵抗 UV-B 辐射的能力。而高海拔植物的种子在低海拔种植时,仍然具有较高含量的紫外吸收物质^[5]。光合适应性研究还表明,高山植物具有较低的叶绿素含量,增加 UV-B 辐射会导致叶绿素 a/b(Chl a/b)升高和类胡萝卜素含量增加,而 Chl a/b 比值的升高在叶片捕光色素的积累和 PS II 光合能力提升方面起重要作用,避免长期增强 UV-B 辐射下叶绿体功能受损^[6-7]。此外,叶片厚度增加及紫外吸收能力、细胞抗氧化能力以及对逆境的耐受能力增强都是高山植物对长期强 UV-B 辐射的积极响应^[8-9]。

植物激素在植物响应环境变化,调节生长、发育、营养分配、物质运输以及繁殖过程中均发挥十分关键的作用。尽管普遍认为 ABA 是植物在胁迫条件下的应激激素,但有证据表明其他生长类激素如 IAA、CK 等都参与了植物对环境胁迫的响应过程^[10]。青藏高原自然环境恶劣,尤其近几十年由于人类使用氯氟烃类化合物导致大气臭氧层减薄引起 UV-B 辐射增强,对青藏高原植被产生了重要影响。虽然已有不少研究探讨了青藏高原高山植物对增强 UV-B 辐射的响应,但是鲜有研究关注高寒草甸植物内源激素水平和全氮含量对增强 UV-B 辐射的响应特征以及与植物生长特性在时间序列上的关系。

歪头菜(*Vicia unijuga* A. Br.)为豆科野豌豆属多年生草本植物,分布于中国大陆的西南、东北、华东、华北等地。多生长于高海拔山地、林缘、草地、

沟边和灌丛。在青藏高原也有十分广泛的分布。作为动物饲草蛋白质的重要来源,歪头菜也是用于青藏高原退化草地恢复植被的主要牧草之一。因此,本研究拟以歪头菜为材料,探讨增强的 UV-B 辐射下高寒植物内源激素和氮素代谢对增强 UV-B 辐射的响应特性,了解高寒野生豆科牧草生长特性对环境变化的响应关系,为青藏高原退化草地恢复提供理论参考依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养

野生歪头菜种子于 2011 年采自甘肃省甘南藏族自治州卓尼县(海拔 2 924 m, 34°28.178'N, 103°06.105'E)。挑选饱满、成熟一致的歪头菜种子,用浓硫酸浸泡 28 min 打破休眠,清水彻底冲洗除去种子表面残留硫酸,播种在装有营养土和蛭石(3:1)混合基质的直径为 20 cm 的塑料花盆中,每盆 8 株。置于培养箱内培养,每日光照 16 h(6:00~21:00),昼/夜温度为 26 °C/16 °C,空气湿度 60%。

1.2 UV-B 辐照处理

当歪头菜第 4 对叶伸展后,用 40 W 紫外灯管(南京华强电子有限公司)在植株上方提供紫外辐照,用纤维素双乙酸脂薄膜(厚度为 0.13 mm)滤除 280 nm 以下辐射。辐照强度用紫外辐照计(北京师范大学光电仪器厂)测定,根据 Caldwell^[11]的公式将仪器读数转变为生物有效辐射(mW/m^2): $\text{UV-BE} = 140.2 \times (\text{读数}) - 4.238$ 。实验中植物受到的 UV-B 辐照强度为 $6.4 \text{ kJ}/\text{m}^2$,相当于甘南(34°55'N, 2 900 m)夏季晴朗无云天空 9% 的平流层臭氧衰减^[12]。日辐照 6 h(10:00~16:00),持续处理 40 d,每 10 d 取样分析 1 次。期间不断调整灯管高度,以保持获得的紫外辐照计量不变。试验设 3 个重复组,每组 5 盆,以组为单位随机取样进行测定。另设无 UV-B 辐射组为对照。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 生长指标 (1)株高:采用直尺从植株根部土壤表面量至主茎顶端。(2)叶面积:采用叶面积扫描仪(SAMSUNG SCX-4521F 韩国)测量单株总叶

面积,重复 3 次。(3)生物量:随机取 3 株植株作为 1 份样品,分为地上部分和地下部分,105 °C 杀青 1 h,75 °C 烘干至衡重,分别称重,重复 4 次,并计算单株生物量。

1.3.2 内源激素含量 吲哚乙酸(IAA)、玉米素(ZT)、赤霉素类(GAs)、6-苄氨基嘌呤(6-BA)和脱落酸(ABA)含量采用高效液相色谱法(HPLC)测定。称取新鲜植物样品 1 g,于液氮中研磨成粉末状,加入 5 mL 预冷的 80% 甲醇,密封,于 4 °C 下浸提 12 h,2 000 r/min 离心 30 min,取上清液,残渣加 3 mL 预冷的 80% 甲醇再次提取 10 min,合并上清液,真空浓缩至 1/3 体积。按 1:1 体积加入石油醚萃取 3 次,合并有机相。在有机相中加入 1 g 聚乙烯吡咯烷酮(PVPP),4 °C 下震荡 30 min 混匀,过滤。用 2 mol/L 柠檬酸调节 pH=3,等体积乙酸乙酯萃取 3 次,合并酯相,真空浓缩干燥。用 pH=3.5 的磷酸盐缓冲液重悬浓缩物,定容至 4 mL,过 C₁₈ 柱纯化,纯化后的液体真空浓缩干燥,用流动相定容至 1 mL。处理好的样品分别过 0.45 μm 有机膜去除杂质,取 10 μL 上机分析(Waters, TM-e2695,美国)。

色谱条件为:色谱柱:Waters SunFire C₁₈ 液相色谱柱(250×4.6 mm,5 μm);流动相:甲醇-乙腈-乙酸=40%:5%:55%;流速 1 mL/min;检测波长 254 nm;柱温 30 °C;进样量 10 μL;泵压 1.92 MPa。标样购自 Sigma 公司。

1.3.3 植物全氮含量 采用流动注射分析法(FIA)测定。精确称取烘干的植物粉末样品 0.2 g 置于消煮管中,加入催化剂(K₂SO₄+CuSO₄+Se 粉)1.65 g,加水润湿后再加入浓硫酸 10 mL,置于消煮炉上 360 °C 消煮 90 min,放置过夜后把液体转移至 100 mL 容量瓶中定容。在流动注射分析仪(SKALAR SAN⁺⁺,荷兰)上测定植物全氮含量。

1.4 数据分析

采用 SPSS 13.0 和 Excel 软件包对数据进行处理分析。

2 结果与分析

2.1 增强 UV-B 辐射对野生歪头菜生长的影响

2.1.1 株高 随着增强 UV-B 辐射处理时间延长和辐射量积累,歪头菜辐照处理和对照的植株株高均呈现逐渐增加的趋势;同时辐照处理对野生歪头菜株高的影响也逐渐明显,与对照差异越来越大(图 1)。其中,处理第 10 天时株高略高于对照 3.7%;

处理第 20 和 30 天分别低于对照 5.9% 和 13.9%,但未达到显著水平;至处理到第 40 天时株高显著低于对照 21.5%($P<0.05$),植株几乎已停止伸生长。处理植株在第 30 至第 40 天株高仅增长了 2.1%,而其间对照植株增长 22.6%。可见,随增强 UV-B 辐照时间延长和辐射量累积,辐射对野生歪头菜的生长抑制效应逐步增强,且处理后期对株高影响表现为显著增大趋势。

2.1.2 叶面积 长时间增强 UV-B 辐射同样对歪头菜单株叶面积有显著影响(图 2)。其中,处理第 40 天时,单株叶面积已较对照显著减小 31.5%($P<0.05$)。随着歪头菜植株光合作用面积减小,必然导致其光合能力下降,进而又影响其生物量积累。

2.1.3 单株生物量 图 3 显示,在增强 UV-B 辐射处理的短时间(10 d)内,处理组的地上生物量较对照组增加了 5.2%;随着紫外辐射量的累积,处理组

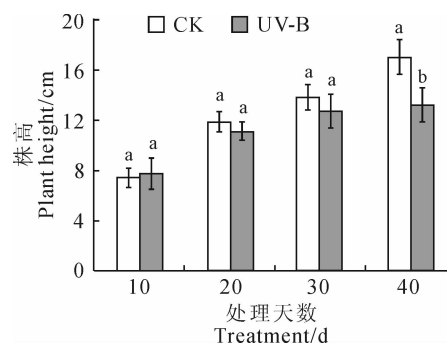


图 1 增强 UV-B 辐射下歪头菜株高随时间的变化
对照组;UV-B. 增强 UV-B 9% 处理组;不同字母标注表示
同期对照和处理间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);下同

Fig. 1 Response of the height of *V. unijuga* to enhanced UV-B radiation with different treatments
CK. Control group; UV-B. Enhanced UV-B radiation group; Different normal letters mean significant difference between control and treatments at 0.05 level within same time. The same as below

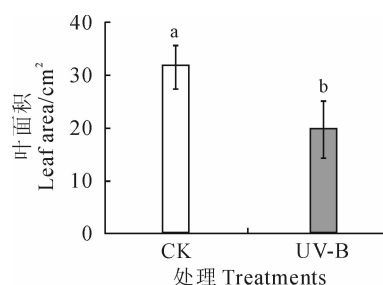


图 2 增强 UV-B 辐射 40 d 时歪头菜叶面积变化
Fig. 2 The leaf area of *V. unijuga* treated by enhanced UV-B radiation for 40 days

地上生物量增长受到抑制,处理第 20 天时低于对照 11.7%,至第 30 天时达到 36.2%,并达到显著水平 ($P < 0.05$);而处理第 40 天时已远低于对照 (51.8%)。同时,在增强 UV-B 处理的整个过程中,歪头菜植株地下生物量则始终低于对照组,并在处理第 20 和 40 天时分别显著低于对照组 59.8%和 58.2% ($P < 0.05$),其余时间则与对照差异不显著。另外,处理时间之间比较而言,对照组单株生物量于处理第 20、30 和 40 天时分别比处理第 10 天时增加 49%、43%和 76.8%,而处理组同期分别增长 16%、22.9%和 46.9%。可见,在增强紫外辐射处理的前 10 d 内对单株生物量几乎无影响,以后随处理时间延长影响逐渐显著增强;正常植株在处理 30 d 以后生物量迅速增加,而 UV-B 辐射强烈抑制了植株在该阶段生物量增加。

2.2 增强 UV-B 辐射对野生歪头菜内源激素水平的影响

图 4 显示,野生歪头菜内源激素 IAA、ZT、6-BA、GAs 含量在紫外辐射处理 10 d 左右时均显著高于对照;ZT 和 IAA 含量在处理 10 d 以后开始随着辐射量积累而迅速下降,GAs 和 6-BA 含量虽然在 UV-B 处理至第 20 天时有所增加或维持不变,但

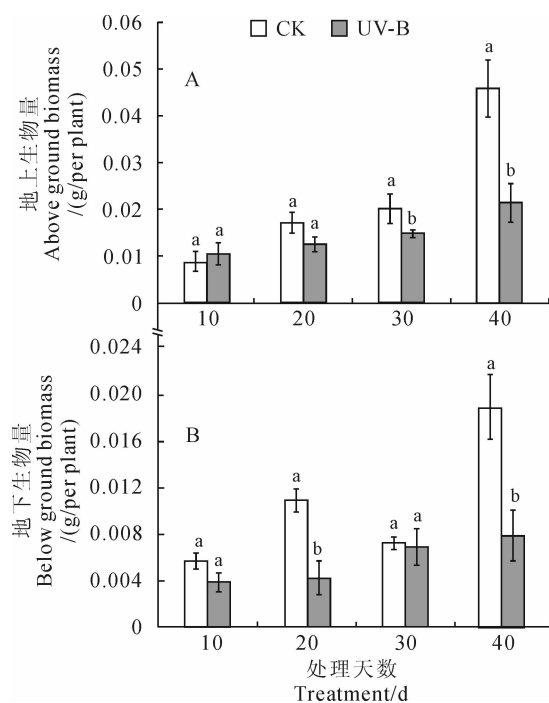


图 3 增强 UV-B 辐射下歪头菜地上生物量和地下生物量随时间的变化

Fig. 3 Response of the biomass of *V. unijuga* to enhanced UV-B radiation with different treatments

已低于对照;处理达到第 30 天时,上述 4 种生长类激素含量均降至最低水平,IAA、ZT、6-BA、GAs 含量分别极显著低于对照 48.4%、71.9%、80.2%和

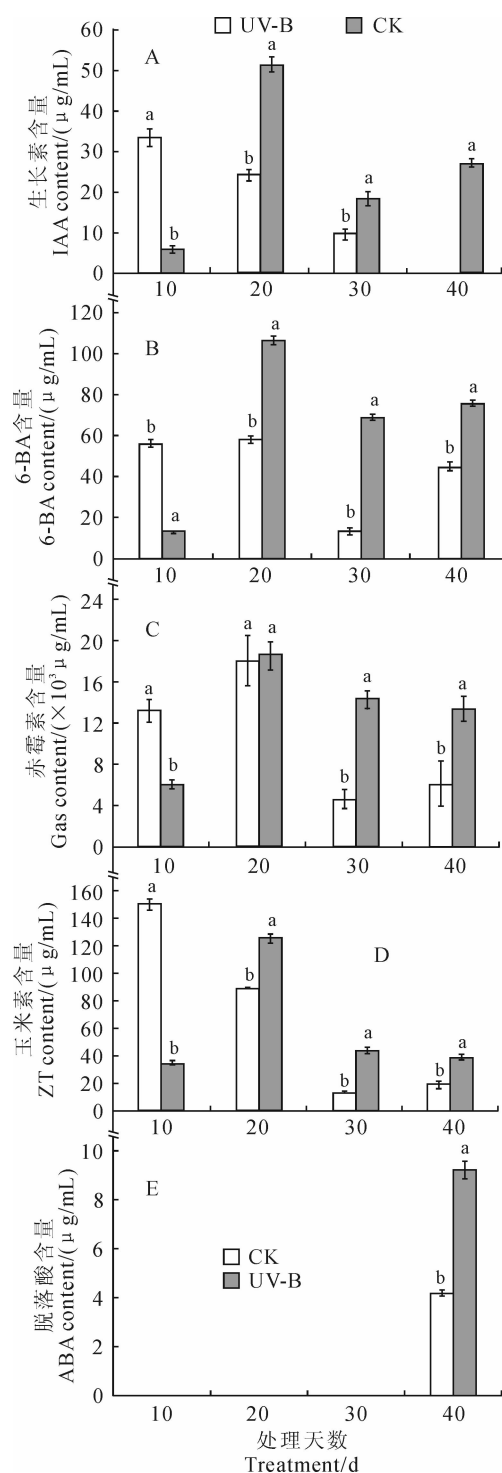


图 4 UV-B 辐射下歪头菜生长类激素 ZT、IAA、6-BA、GAs 和 ABA 含量随时间的变化

Fig. 4 Response of the levels of hormone IAA, 6-BA, GAs, ZT and ABA of *V. unijuga* to enhanced UV-B radiation with different treatments

68.3% ($P < 0.001$)。值得注意的是,在处理至第 40 天时,IAA 已经检测不到,而另外 3 种生长激素 ZT、6-BA 和 GAs 含量均略有回升。可见,在植物内源激素中,IAA 含量变化对增强的 UV-B 辐射最为敏感,可能是因为增强 UV-B 引起 IAA 氧化酶活性增强和光降解作用导致 IAA 含量快速降低^[13]。

但是,在 UV-B 辐射处理的前 30 d 内,对照和处理组野生歪头菜中均未检测到 ABA;在第 40 天时,处理组 ABA 含量高于对照组 61.3%,并达到极显著水平 ($P < 0.001$) (图 4)。这一结果似乎表明 UV-B 辐射并未使野生歪头菜的 ABA 合成时间提前,而是只强烈促进了其合成速度。

2.3 增强 UV-B 辐射对野生歪头菜植株全氮含量的影响

在增强 UV-B 辐射处理第 10 天时,歪头菜植株全氮含量显著高于对照 ($P < 0.05$);而在处理 10 d

以后,植株全氮含量随 UV-B 辐射处理时间和辐射量的积累而逐渐降低,先是在处理第 20 和 30 天时与对照相近,后在处理至第 40 天时显著低于对照 21.9% ($P < 0.05$) (图 5)。这一结果说明歪头菜植

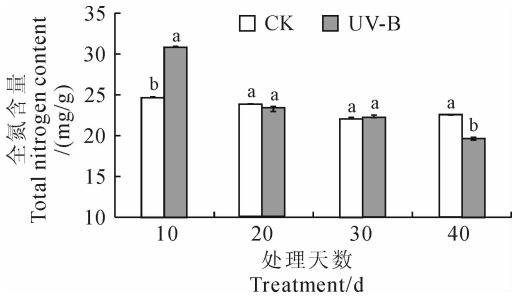


图 5 UV-B 辐射下歪头菜全氮含量随时间的变化
Fig. 5 Response of total nitrogen content of *V. unijuga* to enhanced UV-B radiation with different treatments

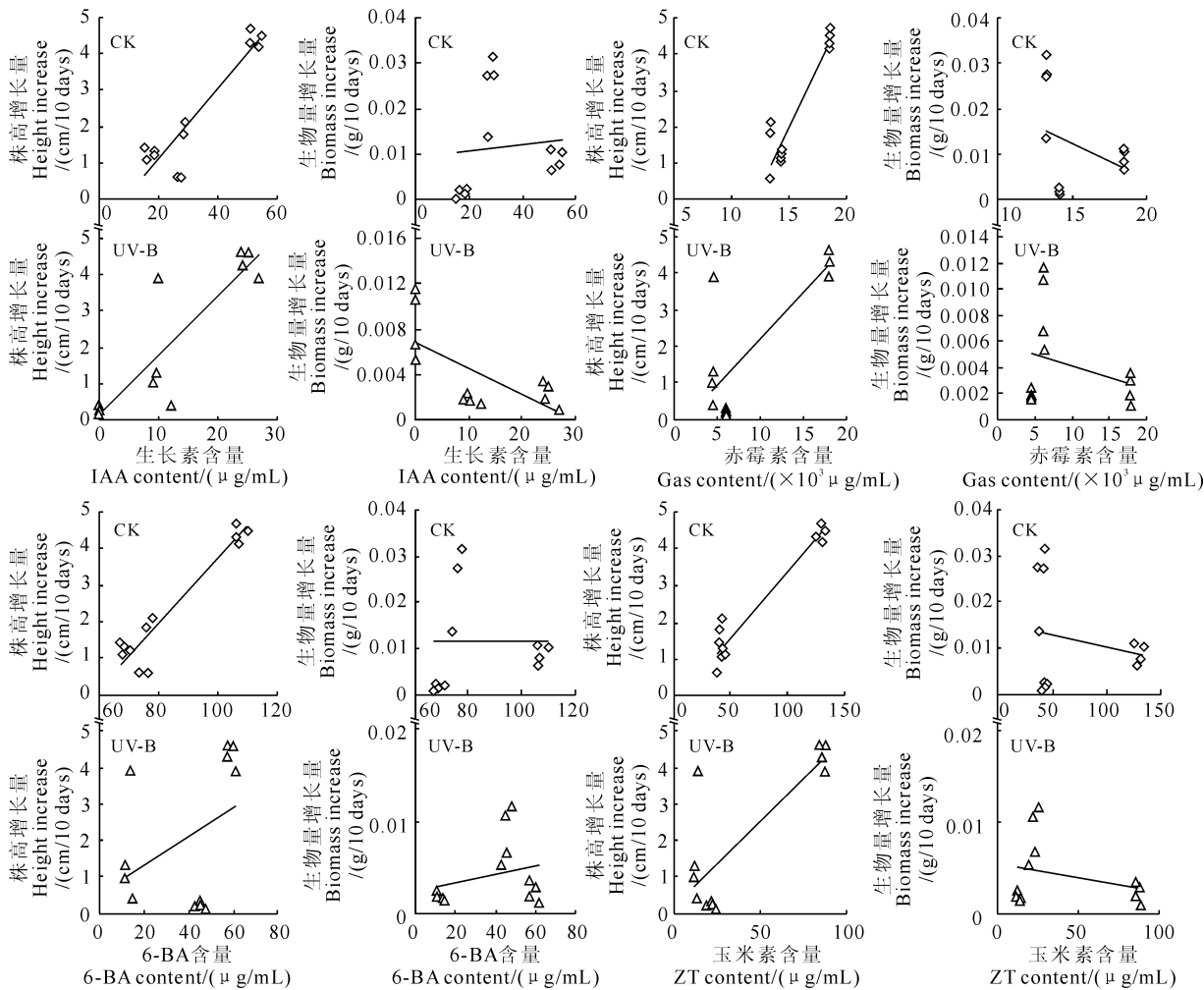


图 6 UV-B 辐射下歪头菜生长和内源激素水平变化的关系
Fig. 6 The relationship between changes in endogenous hormone levels and growth of *V. unijuga* under enhanced UV-B radiation

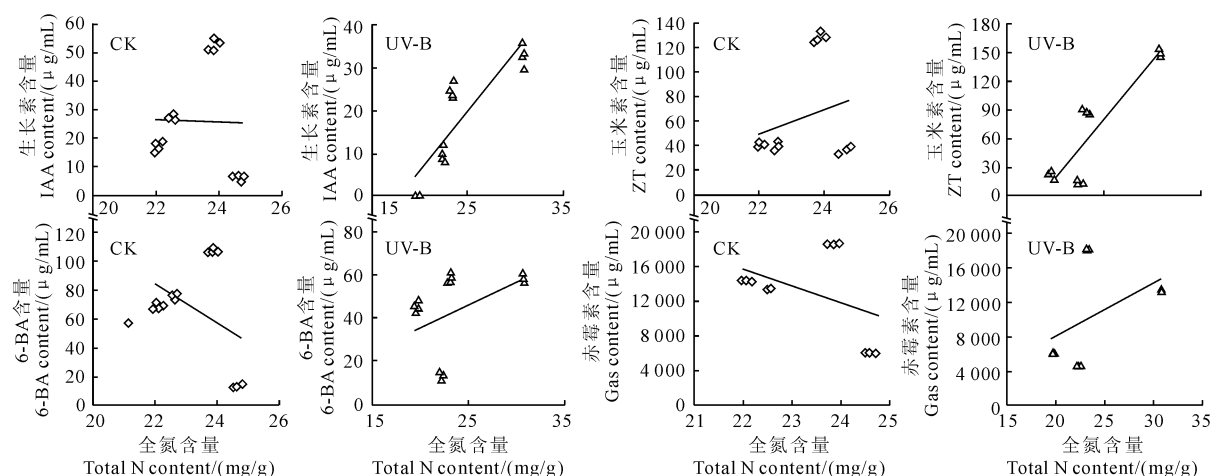


图7 UV-B辐射下歪头菜叶全氮含量和内源激素水平变化的关系

Fig. 7 The relationship between changes in total nitrogen content and endogenous hormone levels of *V. unijuga* under enhanced UV-B radiation

株氮素水平在应激性升高以后,随着处理时间的增加和辐射量积累,在维持一段相对稳定之后,消耗加快。

2.4 增强 UV-B 辐射下野生歪头菜植株生长和全氮含量与内源激素水平的关系

2.4.1 生长与内源激素水平关系

回归分析(图6)显示,野生歪头菜生长阶段,对照植株内源生长类激素水平与株高增长量有显著的正相关性($P < 0.05$);在增强 UV-B 处理下,IAA 水平仍然与株高增长量表现为显著正相关关系($P < 0.05$),GAs、6-BA 和 ZT 水平虽然与株高增长量仍有一定正相关性,但未达到显著性水平。然而,整个 UV-B 处理过程中对照组和处理组地上生物量的增加与生长类激素水平之间均未表现显著的相关关系。

2.4.2 全氮含量与内源激素水平关系

图7显示,UV-B 处理下,植株的全氮含量与 IAA 和 ZT 含量水平呈显著正相关关系($P < 0.05$),然而,对照却没有显示出这种明显的相关性;虽然全氮水平与 6-BA 和 GA 无显著相关关系,但是图中明显显示植株全氮水平与 6-BA 和 GA 的关系在处理组与对照间截然不同,也表明 UV-B 处理对全氮水平与这两种激素间关系有一定的影响。

3 讨论

3.1 野生歪头菜在增强 UV-B 辐射下的应激响应与代谢变化

UV-B 辐射增强对植物存在着不同程度的负面影响,包括生长、发育、形态、代谢和分子水平变化^[14-17]。生长发育受阻的最明显特征是植株矮化,叶面积减小,生物量降低,光合作用效率降低

等^[18-19]。这些变化均与植物内源激素水平变化有关^[20-23]。本实验结果显示,来自青藏高原的野生歪头菜,在增强的 UV-B 辐射处理前 10 d,促进生长的内源激素水平显著升高,其株高、地上生物量、植株全氮水平也显著高于对照,暗示植株在辐射处理初期受到环境因子刺激产生了应激性响应,生长和代谢水平暂时升高。代谢水平提高是导致生长加快的原因。对此,也曾有报道显示,植物在响应胁迫过程中,内源生长激素水平升高^[24]。

辐射初期植物的株高和生物量增长加快,除了与此时的内源激素水平提高有直接关系外,与全氮水平升高也有紧密的关系。增强 UV-B 处理初期植株全氮水平升高则预示光合作用 RuBP 羧化酶活性增强^[25-26],碳同化能力加强^[27],也是引起植株生长加快的原因之一。此外,植株氮素水平升高与植物内源激素含量增加也有一定关系^[28-29]。

3.2 野生歪头菜在增强 UV-B 辐射下的生长抑制与激素和全氮水平的关系

在增强 UV-B 处理 10 d 以后,随着辐射时间延长,辐射量积累,歪头菜植株 IAA 和 ZT 含量水平迅速降低,GAs 和 6-BA 含量水平在短时间稳定或少量增长之后也迅速下降。处理至 30 d 时,生长类激素水平降至最低,尤其 IAA 含量下降至几乎检测不到。同时,叶全氮含量随着辐射量的积累,与生长类激素水平同步降低,且与 IAA 和 ZT 显著相关($P < 0.01$),并导致碳同化能力减弱,使光合产物积累量减少,生长缓慢,生物量积累减少。表明增强 UV-B 处理下,在初期应激性生长过后,生长的抑制与生长素水平急剧下降以及植株氮含量降低有关。

尤其 IAA 与 GAs 作为最重要的内源激素,参与许多生长代谢的调控过程,如根、茎发育、细胞分裂、生长分化、维管束组织形成和分化等,其含量水平下降导致歪头菜细胞分裂和伸长受阻,生长受到抑制^[30-33]。本研究显示,各处理阶段植物株高的增长显著受到 IAA 水平的影响($P < 0.05$),GAs、6-BA 和 ZT 水平虽然与株高增长量仍有一定正相关性,但并不显著。然而,在增强 UV-B 处理下,地上生物量的增加与内源激素水平之间均未表现显著相关性。因此,生物量增长量的减少与植株氮素水平降低有着更紧密的联系。此外,GAs、6-BA 和 ZT 在 UV-B 处理 30 d 后略有回升,可能是在经历长时间辐射以后植物适应环境的一种表现^[33]。

叶面积减小是植物响应 UV-B 辐射的普遍现象。Biggs 等^[34]曾研究了 80 种不同植物,其中 60% 以上植物种的叶面积受 UV-B 影响显著减小。本研究中,叶面积显著减小与株高受抑制和生物量减少一样与植物激素水平相关。这在减小光合面积的同时也一定程度上减少了 UV-B 辐射的吸收^[35]。

3.3 野生歪头菜对增强 UV-B 辐射的应激响应与伤害滞后

豆科植物对 UV-B 辐射较为敏感^[36],栽培的豆科植物对增强 UV-B 辐射响应迅速,辐射的负效应

性出现较早,激素水平迅速降低,植株生长受抑制,生物量迅速减少^[37-38]。而来自高寒地区的野生牧草歪头菜在处理前 10 d 却表现出生长激素和全氮水平提高,生长代谢增强现象,使生长加速,株高、生物量增加。处理 20 d 后才出现明显负效应,40 d 时才检测到 ABA。有研究表明,UV-B 辐射导致 ABA 积累是由于叶绿体膜系统受到损伤所致,这也是 UV-B 导致内源 ABA 含量增加的原因之一^[39]。野生歪头菜在增强 UV-B 处理较长时间后才促使其 ABA 积累,也表明增强 UV-B 辐射对歪头菜叶绿体膜伤害发生的时间可能较晚,应激性响应提高了细胞抗氧化系统的活性,增强了细胞抗氧化能力^[10,40],从而延缓了辐射对膜系统伤害,这有待进一步研究证明。

上述现象表明,一些来自高寒地区的野生植物种对增强 UV-B 辐射具有一定的自然耐受能力,可以有效延缓增强 UV-B 辐射的伤害。Ziska^[41]研究也曾发现类似现象,并认为植物在不同海拔对增强 UV-B 辐射长期胁迫的响应,可能导致产生生态型差异。本研究结果也证实,一些来自青藏高原野生植物种(如歪头菜)在长期强 UV-B 辐射环境下可能已经形成了对增强 UV-B 辐射的应激响应机制。

参考文献:

- [1] ZHOU X J(周秀骥),LUO CH(罗超),LI W L(李维亮),*et al.* Changes of total ozone in whole China and its low contents center in Qing-Zang Plateau regions-China[J]. *Chinese Science Bulletin*(科学通报),1995,**40**(15):1 396—1 398(in Chinese).
- [2] VAN DE STAAL J W M, HUIJSMANS R, ERNST W H O, *et al.* The effect of elevated UV-B (280-320 nm) radiation levels on *Silene vulgaris*: a comparison between a highland and lowland population[J]. *Environmental Pollution*, 1995, **90**(3): 357—362.
- [3] LU C F(卢存福),JIAN L CH(简令成),BEN G Y(贡桂英). Photosynthesis in alpine plant *Lagotis brevifolia* and its response to freezing stress[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报),2000,**17**(6):559—564(in Chinese).
- [4] DAY T A, VOGELMANN T C, DE LUCIA E H. Are some plant life forms more effective than others in screening out ultraviolet-B radiation? [J]. *Oecologia*, 1992, **92**(4): 513—519.
- [5] ZISKA L H, TERAMURA A H, SULLIVAN J H. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation[J]. *American Journal of Botany*, 1992, **79**(8): 863—871.
- [6] BILLINGS W D, MOONEY H A. The ecology of arctic and alpine plants[J]. *Biological Reviews*, 1968, **43**(4): 481—529.
- [7] LU C F(卢存福),BEN G Y(贡桂英). Photosynthetic characteristics of plants at high altitudes[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报),1995,**12**(2): 38—42(in Chinese).
- [8] SHI SH B(师生波),BEN G Y(贡桂英),ZHAO X Q(赵新全),*et al.* Effects of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the alpine plant *Gentiana straminea*[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报),2001,**25**(5): 520—524(in Chinese).
- [9] WU B(吴兵),HAN F(韩发),*et al.* Effects of long-term intensified UV-B radiation on the photosynthetic rates and antioxidative systems of three plants in alpine meadows[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报),2005,**25**(10): 2 010—2 016(in Chinese).
- [10] PELEG Z, BLUMWALD E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2011, **14**(3): 290—295.
- [11] CALDWELL M M. Solar UV-B irradiation and the growth and development of higher plant[C]//GRESE A C. Photophysiology (Vol. 6). New York: Academic Press, 1971: 131—77.
- [12] WANG Y, ZHANG N, QIANG W Y, *et al.* Effects of reduced, ambient, and enhanced UV-B radiation on pollen germination and pollen tube growth of six alpine meadow annual species[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, **57**(3): 296—302.
- [13] HUANG SH B(黄少白),DAI Q J(戴秋杰),LIU X ZH(刘晓忠),*et al.* Effects of ultraviolet-B radiation on growth and IAA level of rice (*Oryza*

- sativa* L.)[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 1997, **3**(3): 213—217 (in Chinese).
- [14] CALDWELL M, FLINT S. Stratospheric ozone reduction, solar UV-B radiation and terrestrial ecosystems[J]. *Climatic Change*, 1994, **28**(4): 375—394.
- [15] RIES G, HELLER W, PUCHTA H, *et al.* Elevated UV-B radiation reduces genome stability in plants[J]. *Nature*, 2000, **406**(6): 98—101.
- [16] ZHU P J (朱鹏锦), SHANG Y X (尚艳霞), SHI SH B (师生波), *et al.* Research progresses on plant response to UV-B radiation stress [J]. *Journal of Tropical Organisms* (热带生物学报), 2011, **25**(1): 89—96 (in Chinese).
- [17] JANSEN M A, COFFEY A M, PRINSEN E. UV-B induced morphogenesis: four players or a quartet? [J]. *Plant Signal Behave*, 2012, Sep1; **7**(9): 1 185—1 187.
- [18] ZHANG J (张 静), WANG J (王 进), TIAN L P (田丽萍). Advance in research on effect of enhanced UV-B radiation on plants[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2009, **25**(22): 104—108 (in Chinese).
- [19] CALDWELL M M, TERAMURA A H, *et al.* Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial plants[J]. *Ambio*, 1995, **24**(3): 166—173.
- [20] SANTNER A, ESTELLE M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signaling[J]. *Nature*, 2009, **459**(7 250): 1 071—1 078.
- [21] ARGUESO C T, FERREIRA F J, KIEBER J J. Environmental perception avenues: the interaction of cytokinin and environmental response pathways[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, **32**(9): 1 147—1 160.
- [22] MESSING S A J, GABELLI S B, ECHEVERRIA I, *et al.* Structural insights into maize Viviparous14, a key enzyme in the biosynthesis of the phytohormone abscisic acid[J]. *Plant Cell*, 2010, **22**(9): 2 970—2 980.
- [23] WANG L, WANG Z, XU Y, *et al.* OsGSR1 is involved in crosstalk between gibberellins and brassinosteroids in rice[J]. *The Plant Journal*, 2009, **57**(3): 498—510.
- [24] PAN G SH (潘根生), WU B Q (吴伯千), SHEN SH R (沈生荣), *et al.* Fluctuation of endogenous plant hormone levels in leaves of tea plant (*Camellia sinensis* L.) during water stress and its relation to drought tolerance[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 1996, **29**(5): 9—15 (in Chinese).
- [25] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants[J]. *Oecologia*, 1989, **78**(1): 9—19.
- [26] HIKOSAKA K. Nitrogen partitioning in the photosynthetic apparatus of *Plantago asiatica* leaves grown under different temperature and light conditions; similarities and differences between temperature and light acclimation[J]. *Plant Cell Physiology*, 2005, **46**(8): 1 283—1 290.
- [27] GONZALEZ-REAL M M, BAILLE A. Changes in leaf photosynthetic parameters with leaf position and nitrogen content within a rose plant canopy (*Rose hybrida*) [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, **23**(4): 351—363.
- [28] SHI X D (时向东), LIU Y F (刘艳芳), WEN ZH Q (文志强), *et al.* Effects of nitrogen and content of endogenous hormones of cigar wrapper leaves[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2007, **27**(8): 1 625—1 630 (in Chinese).
- [29] MA Z B (马宗斌), HE J G (何建国), WANG X CH (王小纯), *et al.* Effects of nitrogen forms on endogenous hormones content in grains of two wheat cultivars[J]. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2008, **41**(1): 63—69 (in Chinese).
- [30] TEVINI M, TERAMURA A H. UV-B effects on terrestrial plants[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1989, **50**(4): 479—487.
- [31] HOU F J (侯扶江), LI G (李 广), BEN G Y (龚桂英). Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on growth, photosynthesis and respiration of *Cucumis sativus* leaves on different positions[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2001, **7**(4): 321—326 (in Chinese).
- [32] PHENIX G K, GWYNN-JONES D, LEE J A, *et al.* Ecological importance of ambient solar ultraviolet radiation to a subarctic heath community[J]. *Plant Ecology*, 2002, **165**(2): 263—273.
- [33] ZHOU D W (周党卫), HAN F (韩 发), TENG ZH H (滕中华), *et al.* Advance of plant response and adaptation under enhanced advance of plant response and adaptation under enhanced UV-B on plant photosynthesis[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2002, **22**(4): 1 004—1 010 (in Chinese).
- [34] BIGGS R, KOSSUTH S. Effects of ultraviolet-B radiation enhancement on eighty-two different agricultural species[C]//UV-B Biological and Climatic Effects Research (BACER), final report, Terrestrial FY77. USDA-EPA, Washington D. C., 1989: 213—221.
- [35] AN L ZH (安黎哲), FENG H Y (冯虎元), WANG X L (王勋陵). Effects of enhanced UV-B radiation on the growth of some crops[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2001, **21**(2): 250—253 (in Chinese).
- [36] BIGGS R H, KOUTHUS S V. UV-B Biological and climate effects research, final report, USDA[M]. Florida, University of Florida Press, 1978.
- [37] JORDAN B R, JAMES P E, STRID Å, *et al.* The effect of ultraviolet-B radiation on gene expression and pigment composition in etiolated and green pea leaf tissue: UV-B-induced changes are gene-specific and dependent upon the developmental stage[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1994, **17**(1): 45—54.
- [38] ZHANG Y L (张亚丽), ZHOU Q (周 青). Effect of ultraviolet-B stress on endogenous hormone in soybean seedlings[J]. *Earth and Environment* (地球与环境), 2009, **37**(2): 105—108 (in Chinese).
- [39] YANG J H (杨景宏), CHEN T (陈 拓), WANG X L (王勋陵). Effect of enhanced UV-B radiation on endogenous ABA and free proline contents in wheat leaves[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2000, **20**(1): 39—42 (in Chinese).
- [40] RAO M V, PALIYATH G, ORMROD D P. Ultraviolet-B and ozone-induced biochemical changes in antioxidant enzymes of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Physiology*, 1996, **110**(1): 125—136.
- [41] ZISKA L H, TERAMURA A H, SULLIVAN J H. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation[J]. *American Journal of Botany*, 1992, **79**(8): 863—871.