

植物次生代谢响应 UV-B 辐射胁迫的生态学意义*

彭 祺² 周 青^{1,2**}

(1. 江南大学工业生物技术教育部重点实验室 无锡 214122; 2. 江南大学环境与土木工程学院 无锡 214122)

摘 要 平流层臭氧的减薄已导致地表中波紫外辐射(UV-B, 280~320 nm)增强,使植物体内的次生代谢发生改变,而次生代谢产物与抗紫外辐射、抑制昆虫、防止病菌感染和其他食草动物取食、凋落物分解、他感作用等方面存在复杂联系,进而影响生态系统的种类组成、种间关系以及生物的多样性,并导致生态系统的生产力、物质循环、地球化学循环和能量流动等功能的改变,从而影响生态系统的平衡。本文综述了 UV-B 辐射增强对植物群落和生态系统的影响以及对次生代谢物影响的生态学意义,并展望了该领域的研究方向。

关键词 UV-B 辐射 生态系统 次生代谢 他感作用 生物多样性

中图分类号: X503.231 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2009)03-0610-06

Ecological significance of enhanced UV-B radiation in secondary metabolism

PENG Qi², ZHOU Qing^{1,2}

(1. The Key Laboratory for Industrial Biotechnology, Ministry of Education, Jiangnan University, Wuxi 214122, China;

2. School of Environmental and Civil Engineering, Jiangnan University, Wuxi 214122, China)

Abstract Stratospheric ozone depletion increases solar UV-B radiation (280~320 nm) reaching the earth surface, significantly affecting secondary metabolism in plants. The relationship between secondary metabolite and anti-ultraviolet radiation, insect inhibition, fungal infection prevention and herbivore feeding, litter decomposition and allelopathy is a complicated phenomenon. This relationship affects species composition, inter-species relationship, biodiversity and productivity change, material circulation, geochemical cycle, energy flow isokinetic and ecological balance of the eco-system. The effect of enhanced UV-B radiation on phytocoenosis and ecological systems are summarized in the study, the specific emphasis is played on the ecological significance of enhanced UV-B radiation on secondary metabolism. Furthermore, the study establishes the trend of future research and development in managing UV-B radiation emission.

Key words Ultraviolet-B radiation, Ecological system, Secondary metabolism, Allelopathy, Biodiversity

(Received April 26, 2008; accepted July 1, 2008)

由于大气中氟氯化烃、氧化氮等化学气体含量正在显著升高,导致平流层中的臭氧层不断变薄。据报道,在过去 20 年中全球范围臭氧浓度已减少 2%~3%^[1],南极地区减少 50%^[2]。目前,南极的臭氧层空洞还在进一步扩大,专家预测^[3],即使按照蒙特利尔协定从 2000 年起全面禁止生产和排放氟氯化烃,今后 70 年内平流层中臭氧浓度仍会减少 2%~10%。平流层臭氧的减少导致到达地表的太阳紫外辐射大量增加。Caldwell 试验结果显示,臭氧浓度每减少 1%,地表的太阳紫外线 UV-B(Ultraviolet-B,

280~320 nm)辐射将增加 2%,这不仅直接影响生物本身,还会破坏生物食物链,引起地球气候、环境效应,最终将改变地球生态系统。因此,控制臭氧层变薄、揭示 UV 对生物及生态系统的影响并制定有效的防护对策,已成为世界各国面临的一项重大课题。

地球上空臭氧层衰减使到达地表的 UV-B 辐射逐年增强,继而对植物生长发育、形态生理乃至农业生态系统产生众多不利影响。植物为适应生存环境改变,必须适时调整自身的防御策略,应对 UV-B 辐射增强的胁迫。其中合成 UV-B 吸收化合物(主要

* 国家发改委稀土专项基金(IFZ20051210)资助

** 通讯作者:周青(1959-),教授,博士生导师,主要研究方向为环境生态学。E-mail:zhouqeco@yahoo.com.cn

彭祺(1980-),男,博士研究生,主要研究方向为环境生态学。

收稿日期:2008-04-26 接受日期:2008-07-01

是类黄酮)是植物在生理生化层面抵御 UV-B 辐射伤害的有效防御机制^[4]。类黄酮作为一类重要的植物次生代谢产物,在植物生长发育、生理生化代谢、应激抗逆反应以及抗性物种鉴别等方面扮演着重要角色^[5]。研究植物应对紫外辐射胁迫的响应,将不仅有助于理解 UV-B 辐射增加对生态系统的影响机理,并可对此提出相应对策,克服或减弱紫外辐射对植物及农业生态系统的不良影响,减轻植物受害程度,筛选出对紫外线反应迟钝、产量较高的品种,探索通过调控生态系统中控制因子引导系统进行良性循环的可能性。还可修正和完善气候变化及其对植物影响的研究结果,进而为制定政策、法律提供依据。

1 UV-B 辐射对陆地生命系统的影响

植物构成了陆地生态系统生命物质的大部分。虽然 UV-B 对微生物和动物生活也有直接影响,但太阳 UV-B 引起的生态系统层次上的响应大多数可以由对植物的作用而间接推断。UV-B 的增加对农业和非农业生态系统如森林、牧场、大草原、沙漠、苔原等预期的主要作用可能起因于植物生长形式和二次化学合成物的改变。

UV-B 辐射对植物个体的影响是通过植物的形态、生理生化变化完成的。在野外和室内人工培育的实验均表明,UV-B 辐射的增加使绝大多数植物表现出植株矮化,叶面积减小,叶片增厚,叶面积指数降低^[6]。Jansen^[7]研究报道,UV-B 辐射能诱导植物结构的改变以响应环境的变化。植物表现出叶片增厚、子叶卷曲、茎伸长受抑制、腋芽萌发、根冠比改变和花数目增加。UV-B 辐射可对蛋白质和核酸等的代谢过程产生影响。UV-B 辐射增强可减少植物叶片中的核酸含量,但关于对蛋白质产生影响的研究结果很不一致。然而,许多研究表明,植物对 UV-B 辐射增强的重要响应机制之一,就是增加叶片内类黄酮和多胺等 UV-B 吸收物质的含量。在 UV-B 胁迫下,植物体内类黄酮和酚醛类物质积累有利于减少 UV-B 进入叶片组织内部^[8]。另外,叶面腊质层增加可增加叶面的反射能力,从而减少 UV-B 的穿透性,同时叶片厚度的增加可降低对叶细胞的伤害,并可补偿 UV-B 辐射增强后引起的光合色素的光降解。

增强的 UV-B 辐射对植物、动物和微生物产生了直接影响,并通过影响植物的形态、物候期、凋落物的分解作用和次生代谢等的变化间接影响生态系统。UV-B 辐射增强会改变植物的种间竞争平衡。由于自然生态系统中各种植物种群间对 UV-B 辐射的敏感性存在差异,那些有较强适应性的物种有可能得到更多的资源(如光照、水分和养分),在生长竞

争中处于优势,从而引起生态系统中群落结构的改变和物种多样性的改变。在生态系统水平,即使群落总生产力水平没有降低,各种植物种群对 UV-B 辐射的响应差异会间接影响种间竞争,改变群落组成^[9]。对于农业生态系统的整体而言,由于在自然条件下植物适应的结果,使得生态系统总的生产力可能并不由于 UV-B 辐射的增加而明显改变。然而群落的动态和生态系统过程会由于受到 UV-B 辐射的直接影响而出现明显的变化,如补增 UV-B 辐射直接影响生态系统凋落物的分解过程,植物形态和生物量的变化也会导致植物群落演替格局和种类的组成、种间的竞争关系发生改变,间接地影响生产力。在 UV-B 辐射下不同植物间形态和叶片解剖结构的改变,也可能会改变植物种群间对阳光等的竞争性平衡。此外,UV-B 辐射不仅能改变植物种的开花数目,还能影响花期^[10],增强分解作用^[11],通过刺激木质素等化合物的光化学瓦解或通过改变分解生物群落并抑制微生物的分解作用显著影响植物凋落物的分解作用^[12]。UV-B 直接影响分解过程,同时也由于改变树叶的化学组分而间接影响分解作用。在自然生态系统中,若授粉者的生命周期不能以相同速率改变,植物物候的改变将会影响植物和特定授粉者的繁殖。在很多地理区域,气候条件的急剧变化导致物候期的改变并产生严重的经济学和生态学后果。总之,在生态系统范围内,物候变化会导致竞争平衡的变化,进而改变生态系统的组成和生物的多样性。UV-B 辐射导致的植物次生代谢的变化会改变草食动物的格局,导致草食动物成员的变化,引起草食动物对食物偏爱的变化,最终使植物种组成更替并对生态系统中种间相互关系产生重要影响,是生态系统对 UV-B 辐射响应的重要途径。酚和相关化合物也会影响草食动物对植物组织的消化。可以认为,在很多情况下,UV-B 辐射能保护植物免受侵害,但细菌、原生动、线虫、病毒在 UV-B 辐射下不活跃,阻碍了害虫的生物防治。因此,当植物受到较强的 UV-B 辐射时,体内黄酮醇和酚醛类化合物含量增加,除提供 UV-B 防护作用外,这些化合物的自身变化及相关化合物的变化具有重要的生态学意义。

2 植物次生代谢对 UV-B 辐射的响应

叶片表皮吸收了大部分的 UV-B 辐射,表皮层具有吸收紫外线功能的化合物的积累增加,是对 UV-B 辐射起保护性响应的一种适应性变化。暴露于补增 UV-B 辐射下的植物,表皮细胞酚类化合物水平可能增高,而酚类化学物质含量增加,被认为是植物保护自身免受 UV-B 辐射危害的一种适应性特

征。实验证明苯丙素类化合物起到抵御 UV-B 辐射的伤害和保护植物的重要作用。UV-B 辐射可诱发可溶性类黄酮物质的合成,类黄酮可能是植物叶片对 UV-B 辐射响应而生成的重要次生化学物,许多研究者在对不同植物研究中都发现了这一现象。类黄酮的合成被认为是主要的保护机制,这些物质在表皮层的累积可减少 UV-B 辐射对表皮层的透过率^[13]。Gayler 等^[14]运用计算模型评估显示,防御性类黄酮积累通常发生在植物受到侵害的情况下。很多研究结论进一步阐述了类黄酮在植物抗性中所发挥的作用。这些研究结果尽管不能解释类黄酮的生物合成和累积发生的原因,但黄酮类化合物对植物的益处很明显,但仍不能被量化。多功能类黄酮化合物以复杂的方式影响植物的生理发育,类黄酮的累积取决于可见光和 UV-B 辐射以及其他环境和生物因子,如干旱、温度、营养逆境和病虫害等。其他一些相关研究却发现来自热带高海拔地区的植物具有固有的、比其他植物抵抗 UV-B 辐射影响更强的细胞光合结构,显然,这种差异并非是类黄酮浓度增加的缘故。

2.1 类黄酮分布对 UV-B 辐射的响应

很多研究表明,UV-B 辐射增强对植物最一致的影响是植物叶片中紫外吸收物含量的增加。紫外吸收物主要是酚类化合物如类黄酮、黄酮醇、花色素苷,以及萜萜类化合物如类胡萝卜素、树脂等,其中类黄酮是最主要的^[15],它在植物对 UV-B 辐射的吸收中形成了一道理想的天然屏障,可减少 UV-B 辐射对植物自身的伤害,并对叶肉组织起保护作用^[16]。据相关文献报道,挪威云杉在 UV-B 处理下相对于低温胁迫(0)能够提高类黄酮的浓度^[17]。Tegelberg 等^[18]研究显示,UV-B 辐射能诱导白桦树和葡萄叶中黄酮醇产物的累积。黄酮类化合物通常是被累积在特定的细胞中。就黄酮类化合物的紫外辐射屏蔽功能以及作为抗氧化剂而言,类黄酮化合物被累积在表皮层或叶和果实的角质层^[19]。紫外辐射(300~400 nm)可提高豌豆属植物根部类黄酮的累积^[20],并促进净光能合成,提高植物生长量(茎长、鲜重)。后者的影响意外地与折衷的理念相吻合,可以推测这是由于被类黄酮诱导以致提高结瘤和共生固氮所致。UV-B 辐射诱导的紫外吸收物质的增加在不同类型植物中都有出现,Fischbach 等^[17]发现 *Picea abies* 树叶对 UV-B 辐射的屏蔽能力主要因为叶表皮组织存在类黄酮和羟基肉桂酸,这两种物质受 UV-B 辐射的诱导。Reuber 等^[21]罗列出了类黄酮抵御紫外辐射的证据:表皮类黄酮吸收紫外辐射,保护叶茎内部组织;拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)和玉

米类黄酮缺陷型突变体对 UV-B 辐射的敏感性;黄酮类是活性氧簇的有效清除剂,抑制脂质过氧化反应。许多研究者推测类黄酮具有响应光胁迫的抗氧化剂功能。除诱导类黄酮累积外,UV-B 辐射还能诱导植物结构的改变以响应环境的变化。在这些形态学的影响中,尤其是植物生长激素或许被涉及到^[22]。提高 UV-B 辐射降低植物的生长被认为是与植物次级代谢产物的累计量,DNA 和质膜损伤修复及自由基的清除有关^[23]。然而,迄今为止,对此仍无可查的有效数据。

2.2 类黄酮合成对 UV-B 辐射的响应

UV-B 辐射诱发类黄酮累积的基础性机理可能在于基因层面,因为 UV-B 辐射诱发类黄酮合成途径中的一些关键酶,如类黄酮合成途径的苯丙氨酸裂解酶和查尔酮合成酶以及其他分支点的酶积累或活性加强,引起植物体内类黄酮及酚醛类化合物(丹宁、木质素等)的增加。UV-B 辐射可导致 mRNA 的水平和类黄酮合成酶活性的增加,尤其是苯基苯乙烯酮合成酶和苯丙氨酸氨裂解酶的水平上升,均导致类黄酮累积的增加。实验证明,类黄酮分子中的 A 环是由 3 个乙酸分子头尾衔接而成,而 B 环与 C 环上的 C 原子则来自于莽草酸途径合成的苯丙氨酸。莽草酸途径是高等植物中重要的代谢途径。磷酸戊糖途径(PPP)产生中间代谢产物赤藓糖-4-磷酸(E4P),E4P 与磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)合成莽草酸,此反应由莽草酸合成途径的关键酶 3-脱氧-阿拉伯庚酮糖酸-7-磷酸合酶(DAHPS)催化^[24]。植物通过莽草酸途径代谢产生与苯丙氨酸、酪氨酸等有关的芳香化合物,苯丙氨酸和酪氨酸分别生成肉桂酸或 4-香豆酸。在此步反应中,起催化作用的是苯丙氨酸解氨酶(PAL),PAL 是启动类黄酮合成途径的第 1 个关键酶,而所有类型的类黄酮合成都是从查尔酮合成酶(CHS)开始的^[25]。苯丙氨酸经过苯丙酸盐途径形成查尔酮后,进入各种不同的类黄酮化合物合成途径,形成种类丰富的类黄酮。其中 UV-B 辐射诱导植物类黄酮累积的分子生物学机理是它能刺激类黄酮生物合成途径中关键酶基因的转录和表达。由于植物类黄酮对 UV-B 辐射胁迫存在量与质(组分)的双变反应,这意味着合成途径中关键酶(PAL、CHS 等)的酶活性变化并非恒与类黄酮总量相关。如大豆叶片 PAL 基因表达受各种光照因素影响,而紫外光最为有效。随 UV-B 处理时间延长,异黄酮积累有所下降,但 PAL 基因的 mRNA 合成量及酶活性却在增加,表明大豆异黄酮合成过程中 PAL 基因转录与酶活性对异黄酮累积的影响不大^[26]。此外,在增强 UV-B

辐射下,植物趋向于生成更多邻羟基黄酮,使 F3'H 活性升高,激活反馈机制,继而影响 C₄H、CHS 和 CHI 的转录。其中 C₄H 也许是类黄酮生物合成途径中关键一步,暗示在转译后和转译控制机制之间存在着反馈机制。肉桂酸是大多数莽草酸代谢产物的前体,包括生物碱和酚类物质等,山肉桂酸进入苯丙烷类代谢,合成类黄酮等多类次生代谢产物^[27]。UV-B 辐射对它们的影响有待进一步深入研究。

2.3 植物类黄酮抗 UV-B 辐射的机理

类黄酮化合物的 UV-B 辐射保护作用,目前认为可能有两种作用机制^[28]。一种观点认为 UV-B 辐射后,生物体内保护性黄酮明显激增,这类黄酮往往是自由基(如羟自由基、氧自由基)的清除剂。自由基是辐射后导致生物体过氧化反应的主要原因之一,能作用于生物膜,攻击质膜上的不饱和脂肪酸,使质膜损伤或细胞自溶类黄酮的保护作用是基于其具有自由基清除剂的功能。体外研究表明类黄酮可以直接清除活性氧,如超氧化物、氢氧根离子或单氧。在生物体内,UV-B 辐射后 4-羟基黄酮等转变成保护性黄酮,主要为 3,4-二羟基黄酮(如异构-荜苳苷、槲皮素、毛地黄苷等),能清除氧化自由基,从而起到 UV-B 防护作用。另一种观点认为,类黄酮化合物在 UV-B 的波长范围内具有光吸收作用,从而可减少核酸、蛋白质等大分子的破坏作用,保护生物体的正常功能。如叶蜡中的黄酮类化合物,与位于表皮细胞内水溶性黄酮葡萄糖苷相比,其主要为游离状态,表现为 O-甲基化和亲脂性等特性。这种 O-甲基化特性可使化合物紫外吸收特性偏向更短的波长范围,以至于在 230~320 nm 处具有明显的特异吸收短波长紫外线的的能力,从而保护植物叶片免遭紫外线伤害。

3 次生代谢响应 UV-B 辐射的生态学意义

在包含多种营养等级的生态系统中,各级水平的生物存在着取食和被取食的关系。植物的次生代谢发生改变以响应增强的 UV-B 辐射,改变次生化合物的成分^[23],阻止病菌侵害。酚和其他次生代谢产物的改变还可能改变植物对疾病的易感性,其作用因物种培育方式和植物年龄不同而异。苹果叶中存在的黄烷醇能够有效抵御苹果黑星菌^[29]。然而,黄烷醇的组成水平是否真正涉及到防御作用仍不很清楚,但自从感染病菌后,感染部位周围的大量细胞累积黄烷醇(Feucht 等)^[30]。进一步研究显示,苯丙氨酸氨裂解酶的抑制导致抗性品种叶表面产生严重的斑点病症^[31]。某些环境条件(氮富营养化)利于苹果树生长,但抑制类黄酮生物合成和增加对病原体的易感性^[32]。通过二氧酮抑制剂(Prohexadione-Car®)

处理后,苹果叶中黄碱酮 3-羟化酶(FHT)暂时的抑制作用,通过 3-脱氧儿茶素异常路径累积黄烷酮的显著改变诱导类黄酮成分改变^[33]。伴随着类黄酮合成途径的改变,苹果叶对斑点病、致病菌解淀粉欧文(氏)菌的敏感性降低^[34]。黄烷醇在苹果对斑点病的抗性中发挥着重要作用。一些疾病可能在高 UV-B 辐射下对某一植物危害较小,而对其他植物危害加重。已观察到,增强的 UV-B 辐射使甜菜生长时感染了霉菌,两种胁迫因素产生了不良作用。对黄瓜的研究表明,经 UV-B 辐射后,病菌感染更易发生,而先感染病菌再经 UV-B 辐射并不影响疾病的严重性。紫外线能诱导小麦锈菌毒性突变,还能严重削弱小麦条锈菌夏孢子的存活,减轻其对小麦的危害。对水稻生态系统的研究表明,UV-B 辐射既影响真菌本身,又影响水稻对它的易感性。UV-B 辐射增加植物类黄酮和芳香化合物的含量,有利于植物对病菌的化学防御。

植物响应 UV-B 辐射而改变的次生代谢物质抑制其他昆虫和食草动物的进犯,影响动物幼体发育,影响植物与根际微生物的共生关系,改变分解速度等。研究表明,UV-B 辐射增强,植物体内类黄酮和酚醛化合物含量增加。这些化合物在抑制昆虫,防止病菌感染和其他食草动物进食,自身的分解及相关化合物的变化存在着复杂的生态学关系。近年在此方面已积累了不少资料,早在 1994 年人们就发现增强 UV-B 辐射使 *Citrus jambhiri* 植物组织中味噌豆素含量增加,结果导致某些昆虫幼虫发育迟缓。在某些豆科植物、针叶树及其他一些双子叶植物中,UV-B 辐射可诱发杀菌素的合成,某些豆类中一些具有雌激素性质的物质也可被 UV-B 辐射诱导。*Chionanthus retusa* L. 里的总酚含量随着 UV-B 辐射的增加而增加。UV-B 辐射还能刺激 *Nicotiana tabacum* L. 的绿原酸、生物碱、水杨酸及致病相关蛋白的积累。Lindroth 用生长于高 UV-B 辐射下的 *Trifolium repens* 的叶片饲喂两种鳞翅目昆虫 (*Spodoptera litura*, *Graphania mutans*), 导致其中一种昆虫 (*Spodoptera litura*) 的体重下降较大。但有人认为 UV-B 辐射对植物昆虫关系的影响不能仅根据初步的叶片物理化学性质的测定来预测。在 UV-B 辐射增强的情况下,植物体内黄酮、丹宁、木质素等次生代谢物的含量增加,这些产物通过根系排出的数量增加,从而影响了植物与菌根、固氮细菌等根际微生物之间的共生关系。植物凋谢物中的木质素不易被微生物降解,因此植物组织中木质素及单宁含量的变化将改变植物残体分解速度,可直接影响植物枝叶在自然界的分解速度,这将会影响自然界的养分循环,进而对地球生物化学循环产生深刻

的影响。有研究表明, *Calamagrostis epigejos* 叶片凋落物降解速度降低与木质素含量增加有关, 但与 α -纤维素、半纤维素及单宁含量无关^[35]。与此相反, Yue^[36]的研究结果表明, 生长于 UV-B 辐射增强条件下的植物叶片降解率提高, 且降解率与叶片总纤维素和可溶性蛋白呈正相关, 而与可溶性碳水化合物含量呈负相关。此外, 增强的 UV-B 辐射可促使细胞壁构成物的木质素形成, 且木质素和纤维素比例发生改变。

总之, UV-B 对次生代谢(特别是莽草酸途径)酶系统产生影响, 进而影响叶片次生代谢产物的化学成分。其结果与化感、植食动物的适口性、凋落物降解等密切相关, 因而对生态系统的种类组成、种间关系、群落演替进程、生态系统生产力以及生物多样性可产生间接影响。UV-B 辐射增强使植物体内的类黄酮和芳香族化合物、单宁、萜萜、木质素等含量改变, 而这些化合物在抑制昆虫, 防止病菌感染和其他食草动物取食适口性, 凋落物的分解、他感作用等方面存在着复杂联系, 进而影响生态系统的种类组成、种间关系以及生物的多样性, 并导致生态系统的生产力、物质循环、地球化学循环和能量流动等功能的改变, 从而影响生态系统的平衡。

4 研究展望

近年的工作基本围绕上述 3 个方面展开, 但 UV-B 对植物影响的分子机制尚不清楚, 植物次生代谢过程几乎总受到 UV-B 的影响, 个体水平的研究结果不能完全用来预测群落和生态系统中物种间的相互作用。大量的研究致力于 UV-B 受体、DNA 的伤害与修复、光合电子传递、抗氧化系统及信号传递等, 因为 UV-B 受体目前仍未被确认并分离。尽管目前国内外有关 UV-B 辐射增强对植物的影响及植物适应机制等方面的研究取得了一定进展, 但已有研究多数是在单个植物种的水平上进行的, 这对于研究 UV-B 胁迫效应机理非常必要, 然而在自然生态系统中, 植物都处在群落甚至生态系统之中, 由于不同植物在 UV-B 辐射增强下在形态等方面发生不同变化, 从而改变种间的相互关系, 使生态系统的结构与功能可能产生变化。所以在群落甚至生态系统水平上研究 UV-B 对植物的效应, 对了解植物对 UV-B 胁迫响应的途径尤为重要, 更具有实际意义。

UV-B 辐射增强对植物影响的研究绝大多数是在温室控制条件下进行的, 而在自然条件下开展的研究工作较少。一般认为, 与生长室或温室条件下研究相比, 野外生长的植物具有较强的适应性。UV-B 辐射对自然植物群体长期效应的野外研究应

进一步加强。不同环境因子之间是相互作用的, 它们存在相互制约或者相互补偿效应。虽然不少研究涉及 UV-B 辐射与其他环境因子的复合作用, 但对于它们之间相互作用的机理研究较少。UV-B 辐射与其他因子复合作用对植物影响的研究有待于进一步开展。分子生物学技术是研究 UV-B 辐射对植物作用机理的重要手段。目前对 UV-B 辐射的遗传效应及分子生物学方面的研究较少。在众多研究报道中, UV-B 辐射增量对植物的影响以及植物的响应并未显示完全一致的结果。UV-B 辐射对植物生长和生产力的影响方面, 栽培条件下的实验结果与自然条件下的观测结果并不一致, 种子的萌发、幼苗的高度生长、叶片的伸长和植株总生物量等方面对 UV-B 辐射增量的响应规律性也不尽相同, 而且还与植物是否是阴生性或阳生性有关。毫无疑问, 大量的实验性工作, 尤其是自然条件的长期性观测研究非常必要。

植物叶片细胞内对 UV-B 辐射具有强烈吸收性的保护性化合物的增加则是比较明显的共有现象, 尤其是次生性代谢物, 主要起到保护性的作用, 减少 UV-B 辐射对皮肤的透过率, 或者是 UV-B 辐射诱发一些催化合成这些物质的关键酶的生成, 许多研究都得出类似的结论。尽管学术界基本确认了 UV-B 辐射胁迫下, 植物累积类黄酮的生态生理作用, 但距澄清脉络、透析机理尚存距离。未来研究应在以下方面有所收获: 空间尺度上, 在室内模拟取得阶段成果后, 应开展大田或群落自然辐照背景下的 UV-B 辐射胁迫研究; 时间尺度上, 从特定发育阶段类黄酮变化向全生育期变化规律过渡; 研究对象上, 由草本作物拓展到木本与野生草本等生活型植物; 因子影响上, 从 UV-B 单因子胁迫扩展到复因子影响规律探讨; 研究内容上, 从类黄酮累积转到特定功能类黄酮鉴定以及在细胞中定位、生物合成, 类黄酮抗氧化和激发能耗散作用机制分析及类黄酮合成中关键酶基因表达, 尤其是拦截 UV-B 辐射与诱导类黄酮合成基因表达之间的信号途径等。另外通过调节 UV-B 辐射的剂量来促进有较高经济价值的次生物质的生产, 使该研究领域向应用层面发展, 也是值得关注的方面。

参考文献

- [1] Treutter D. Significance of flavonoids in plant resistance and enhancement of their biosynthesis[J]. *Plant Biol.*, 2005, 7: 581-591
- [2] Paoletti E. UV-B and Mediterranean forest species: Direct effects and ecological consequences[J]. *Environ. Pollut.*, 2005, 137: 372-379
- [3] Day T. A., Neale P. J. Effects of UV-B radiation on terrestrial and aquatic primary producers[J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*,

- 2002, 33: 371–396
- [4] Bassman J. H. Ecosystem consequences of enhanced solar ultraviolet radiation: Secondary plant metabolites as mediators of multiple trophic interactions in terrestrial plant communities[J]. *Photochem. Photobiol.*, 2004, 79: 382–398
- [5] Woo H. H., Jeong B. R., Hawes M. C. Flavonoids: from cell cycle regulation to biotechnology[J]. *Biotechnol. Lett.*, 2005, 27: 365–374
- [6] Wang X., Manning W., Feng Z., *et al.* Ground-level ozone in China: Distribution and effects on crop yields[J]. *Environ. Pollut.*, 2006, 147(2):394–400
- [7] Jansen M. A. K. Ultraviolet-B radiation effects on plants: Induction of morphogenic responses[J]. *Physiol. Plant*, 2002, 116: 423–429
- [8] Gehrke C., Johanson U., Callaghan T. V. The impact of enhanced ultraviolet-B radiation on litter quality and decomposition processes in *Vaccinium* leaves from the Subarctic[J]. *Oikos*, 1995, 72: 213–222
- [9] Searles P. S., Caldwell M. M., Winter K. The response of five tropical species to solar ultraviolet-B radiation[J]. *Am. J. Bot.*, 1995, 82: 445–453
- [10] Sullivan J. H., Teramura A. H., Ziska L. H. Variation in UV-B sensitivity in plants from a 3000 m elevational gradient in Hawaii, American[J]. *J. Bot.*, 1992, 7: 737–743
- [11] Duguay K., Klironomos J. Direct and indirect effects of enhanced UV-B radiation on the decomposing and competitive abilities of saprobic fungi[J]. *Appl. Soil Ecol.*, 2000, 14: 157–164
- [12] Rademacher W., Bazzi C., Costa G., *et al.* Induction of antimicrobial 3-deoxyflavonoids in pome fruit trees controls fire blight[J]. *Z. Naturforsch*, 2003, 58c: 765–770
- [13] Robberecht R., Caldwell M. M. Protective mechanisms and acclimation to solar ultraviolet-B radiation in *Oenothera stricta* plant[J]. *Cell & Environ.*, 1978, 32: 277–287
- [14] Gayler S., Leser C., Priesack E., *et al.* Modelling the effect of environmental factors on the “trade-off” between growth and defensive compounds in young apple trees[J]. *Trees*, 2004, 18: 363–371
- [15] Lindroth R. L., Hofmann R. W. Population differences in *Trifolium repens* L. response to ultraviolet-B radiation: Foliar chemistry and consequences for two *lepidopteran herbivores*[J]. *Oecologia*, 2000, 122: 20–28
- [16] Lois R., Buchanan B. B. Severe sensitivity to UV radiation in an arabidopsis mutant deficient in a flavonoid accumulation[J]. *Planta*, 1994, 194: 504–509
- [17] Fischbach R. J., Kossmann B. Seasonal accumulation of ultraviolet-B screening pigments in needles of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst][J]. *Plant Cell Environ.*, 1999, 22: 27–37
- [18] Tegelberg R., Julkunen-Tiitto R., Aphalo P. J. Red: far-red light ratio and UV-B radiation: Their effects on leaf phenolics and growth of silver birch seedlings[J]. *Plant Cell Environ.*, 2004, 27: 1005–1013
- [19] Ju Z., Bramlage W. J. Phenolics and lipid-soluble antioxidants in fruit cuticle of apples and their antioxidant activities in model systems[J]. *Postharvest Biol. Technol.*, 1999, 16: 107–118
- [20] Shiozaki N., Hattori I., Gojo R., *et al.* Activation of growth and nodulation in a symbiotic system between pea plants and leguminous bacteria by near-UV radiation[J]. *J. Photochem. Photobiol. B.*, 1999, 50: 33–37
- [21] Reuber S., Bornman J. F., Weissenböck G. Phenylpropanoid compounds in primary leaf tissues of rye (*Secale cereale*): Light response of their metabolism and the possible role in UV-B protection[J]. *Physiol. Plant*, 1996, 97: 160–168
- [22] Murphy A., Peer W. A., Taiz L. Regulation of auxin transport by aminopeptidases and endogenous flavonoids[J]. *Planta*, 2000, 211: 315–324
- [23] Rozema J., VanDeStaaaj J., Björn L. O., *et al.* UV-B as an environmental factor in plant life: Stress and regulation[J]. *Tree*, 1997, 12: 22–28
- [24] Leonard E., Yan Y. J., Mattheos A. G. Functional expression of a P450 flavonoid hydroxylase for the biosynthesis of plant-specific hydroxylated flavonols in *Escherichia coli*[J]. *Metab. Eng.*, 2006, 8:172–181
- [25] Jiang P. H., Shi M., Qian Z. K., *et al.* Effect of F209S mutation of *Escherichia coli* AroG on resistance to phenylalanine feedback inhibition[J]. *Acta Biochim. Biophys. Sin.*, 2000, 32: 441–444
- [26] Yao Y. A., Zu Y. Q., Li Y. Effects of quercetin and enhanced UV-B radiation on the soybean (*Glycine max*) leaves[J]. *Acta Physiol. Plant*, 2006, 28: 49–57
- [27] Wilson D. J., Patton S., Florova G., *et al.* The shikimic acid pathway and polyketide biosynthesis[J]. *J. Ind. Microbiol. Biot.*, 1998, 20: 299–303
- [28] Kostina E., Anu W., Riitta J. T. Growth, structure, stomatal responses and secondary metabolites of birch seedlings (*Betula pendula*) under elevated UV-B radiation in the field [J]. *Trees*, 2001, 15: 483–491
- [29] Mayr U., Treutter D. Flavanols as defence barriers in apple leaves against the apple scab fungus (*Venturia inaequalis*)[J]. *Acta Hort.*, 1998, 456: 79–82
- [30] Mayr U., Michalek S., Treutter D., *et al.* Phenolic compounds of apple and their relationship to scab resistance[J]. *J. Phytopathol.*, 1997, 145: 69–75
- [31] Tattini M., Guidi L. On the role of flavonoids in the integrated mechanisms of response of *Ligustrum vulgare* and *Phillyrea latifolia* to high solar radiation[J]. *New Phytol.*, 2005, 167: 457–470
- [32] McCloud E. S., Berenbaum M. R. Stratospheric ozone depletion and plantinsect interactions: Effects of UV-B radiation on foliage quality of *Citrus jambhiri* for *Trichoplusia ni*[J]. *J. Chem. Ecol.*, 1994, 20: 525–539
- [33] Rommelt S., Treutter D. Effects of prohexadione-Ca on the flavonoid metabolism of apple with respect to plant resistance against fire blight [J]. *Acta Hort.*, 1999,489: 359–363
- [34] Bazzi C., Messina C. Control of pathogen incidence in pome fruits and other horticultural crop plants with prohexadione-Ca [J]. *Eur. J. Hort. Sci.*, 2003, 68: 108–114
- [35] Schnitzler J. P., Jungblut T. P., Feicht C. UV-B induction of flavonoid biosynthesis in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings [J]. *Trees*, 1997, 11: 162–168
- [36] Yue M., Li Y. Effects of enhanced ultraviolet-B radiation on plant nutrients, decomposition and leaf quality of spring wheat under field conditions [J]. *Environ. Exp. Bot.*, 1998, 40: 187–196