

## 设施作物响应UV-B辐射的研究进展

李冬梅<sup>1,3</sup>, 李少旋<sup>1</sup>, 徐功勋<sup>1</sup>, 李晨<sup>1</sup>, 付喜玲<sup>1,3</sup>, 陈修德<sup>1,3</sup>, 张海森<sup>2,3,\*</sup>, 高东升<sup>1,3,\*</sup>

<sup>1</sup>山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安271018

<sup>2</sup>山东农业大学生命科学学院, 山东泰安271018

<sup>3</sup>山东农业大学作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

**摘要:** 基于生态学和能量角度, 早期对增强UV-B辐射影响植物生长发育及光合能力的报道多为负面性报道, 例如, 损伤DNA、改变蛋白质结构; 增加活性氧及细胞膜透性; 破坏光合作用; 使植株矮化、株型缩小, 抑制生长等。然而, UV-B并不是只对植物有不利影响, 特别是在设施内UV-B不足或缺乏的情况下, 适量补充反而有利于作物体内修复机制的激活, 表现出对生长、产量和品质的正向调控。本文综述了设施栽培作物的信号转导、次生代谢物质、光合能力、生长发育、果实品质及产量等响应UV-B的研究进展, 以为设施栽培生产中UV-B的合理利用提供参考。

**关键词:** UV-B; 设施栽培; 光合能力; 信号转导; 生长发育

设施栽培作为园艺栽培的一个重要分支迅速发展, 然而, 设施作物普遍存在长势弱, 叶色浅, 果实风味淡、可溶性固形物含量低, 综合品质明显低于露天的情况(朱清华2003), 提高作物长势和果实品质成为栽培和育种工作中亟待解决的问题。设施作物的栽培环境与露天不同, 如高温、高湿、弱光、CO<sub>2</sub>不足、UV-B弱化等均会影响作物的生长发育及果实品质, 尤其是棚膜吸收UV-B导致的光环境差异可能是关键影响因素之一, 开展设施中UV-B及其与其他微环境因子的互作对植物影响机制的研究非常重要。

UV-B (ultraviolet B, 中波紫外线, 280~320 nm) 属于太阳辐射中的中波紫外辐射, 约占太阳辐射总量的1.5%。由于其能量高, 且能被核酸、蛋白质及脂类等物质吸收, 所以, 早期对增强UV-B辐射影响植物生长发育及光合性能的报道多为负面性, 例如, UV-B损伤DNA、改变蛋白质结构; 增加活性氧及细胞膜透性; 破坏光合作用; 使植株矮化、株型缩小, 抑制生长等。特别是臭氧层减薄后, 到达地面的UV-B辐射增强, 基于生态学和能量角度, 普遍认为UV-B的增加将带来严重的生态后果。然而, 研究表明UV-B并不是只对植物有不利影响, 其对植物的效应具有双重性, 高强度时是胁迫因子, 低强度时则为调控因子(Frohnmeyer等2003), 通过调控基因变化、生理生化代谢以及生长发育的变化对UV-B辐射进行适应和抵御(Dwivedi等2015), 甚至, 对于设施栽培中UV-B不足或缺乏的植物, 适量补充反而有利于体内修复机制的激活。特别是

发现了光受体UV RESISTANCE LOCUS8 (UVR8)后, UV-B更是由胁迫因子转变成特殊的信号调控因子(Parihar等2015)。本文综述了设施栽培作物的信号转导、次生代谢物质、光合能力、生长发育、果实品质及产量等响应UV-B的研究进展, 以为设施作物栽培生产中UV-B的合理利用提供参考。

### 1 UV-B剂量的划分及其对植物的影响

UV-B对植物的生理活动及分子调控均具有重要的作用, 其影响效果与作物种类、发育时期、辐射时间长短以及辐射剂量等有关(Hengari等2014; 吴鲁阳2006)。关于UV-B辐射强度的划分, 前人的剂量及单位不尽相同。钱珊珊和侯学文2011依据前人文献, 将UV-B按强度高低划分为高强度(HF, >10 kJ·m<sup>-2</sup>)、中等强度(MF, 5~10 kJ·m<sup>-2</sup>)、低强度(LF, 1~5 kJ·m<sup>-2</sup>)以及极低强度(VLF, <1 kJ·m<sup>-2</sup>)共4个强度等级, 不同强度UV-B对植物产生的生理效应不同, 预示可能存在不止一条信号通路(Brosché和Strid 2003)。在拟南芥UVR8突变体中的研究发现, 叶片中UVR8依赖途径和UVR8非依赖途径在UV-B剂量≥1 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的时候均可调控相关基因表达, 而前者还可刺激防护基因响应0.1 mmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的较低剂量(Brown和Jenkins 2008)。Hectors等

收稿 2017-12-16 修定 2017-12-29

资助 国家自然科学基金(31601706)和山东省自然科学基金(ZR2016CM09)。

\* 共同通讯作者: 张海森(hhss2002@sdau.edu.cn)、高东升(dsgao@sdau.edu.cn)。

(2007)设置了 $0.177 \text{ mW}\cdot\text{cm}^{-2}$  (相当于当地晴朗无云天气UV-B辐射的50%)和 $0.107 \text{ mW}\cdot\text{cm}^{-2}$ 的剂量来研究拟南芥形态学的响应,发现长期进行较低剂量UV-B辐射处理并不影响光合性能或胁迫应激基因的表达,其对形态发生的影响是缓慢而不易觉察的,包括降低拟南芥莲座叶的直径和花序长度,增加花茎数目等,与高强度、胁迫性的UV-B剂量引发的瞬间应激反应不同。在UV-B强度是自然界强度( $7.5 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ )的2、3倍条件下,美洲黑杨的高度、直径和生物量均受到抑制;在3倍强度下侧枝的生长受到激发,物质向茎转移,导致根/冠比降低,进而引起生长、生物量分配方面的变化。于妮娜等(2012, 2013a)设置 $0.14$ 、 $0.21$ 和 $0.28 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ 作为低、中和高剂量研究,发现剂量不同影响设施桃的碳氮分配特性。由于研究者们使用的实验材料、所处的实验环境及使用的剂量单位不同,所以不能单纯通过数值来界定剂量高低。

## 2 设施作物响应不同强度UV-B的信号转导通路

设施条件下自然光中的UV-B辐射量不足,此较低的UV-B辐射强度主要影响植物保护机制的激活和光形态建成,如导致叶片变薄变大、枝条伸长量增加、紫外吸收物质含量降低、光合作用减弱等,如此多的不同于露天的激活机制和光形态建成,必然有一个复杂的信号网络进行调控。

Brown等(2005)在拟南芥中发现了一条UV-B特异的信号转导途径,这个途径中的UVR8是当时所知的唯一一个UV-B特异性信号分子,也是目前所知的唯一UV-B特异受体,响应较低剂量的UV-B辐射。拟南芥UVR8蛋白由440个氨基酸残基组成,核心结构域由7个片状 $\beta$ 螺旋构成,这7个 $\beta$ 螺旋纵向排列围成桶形充水通道,进而形成一个紧凑的球形蛋白(Rizzini等2011; Christie等2012),没有外部辅助基团作为发色团,Trp285和Trp233为UVR8蛋白的发色团(Wu等2012)。UVR8蛋白是由2个对称单体组成的同源二聚体形式,二聚体没有活性,发色团收到UV-B信号后,UVR8快速转移到细胞核中,同时发色团构象发生变化,扰动W285、W233(感受UV-B的色氨酸核心基团)与相邻精氨酸R286、R338(形成二聚体间氢键的关键氨基酸残基)之间

紧密的电荷作用,从而使二聚体解聚成单体(Christie等2012),解聚后形成的单体具有活性,与COP1相互作用,激活HY5转录因子,启动防御通路和光形态建成(Parihar等2015),另外,STO、RUP1和RUP2可以负调控COP1(图1)。

如果设施中UV-B剂量逐渐增强,则会触发病原相关反应途径(PR pathway),此时所产生的活性氧、超氧自由基等数量较少,基本能被酶促系统清除,使其含量控制在一定范围内(Rybus-Zajac等2010)。如果UV-B达到较高剂量则会破坏DNA、蛋白质和膜系统,可使DNA同一条链上相邻的两个嘧啶碱基以共价键形成环丁烷嘧啶二聚体(CPDs)和6-4光产物(6-4PPs),导致DNA复制、转录不能正常进行,可使蛋白质交联、聚集、变性、降解或修饰,可使细胞膜透性增加,电解质外渗等。与此同时,损伤识别蛋白激活修复机制,如果伤害不能及时修复,则会导致细胞周期停滞,使植物的防御代谢和光形态建成受到影响。

## 3 紫外吸收物质对不同强度UV-B的应激响应

紫外吸收物质属于次生代谢物质,研究较多的主要有酚类物质、花青素、类黄酮以及参与这些物质合成的酶类如苯丙氨酸解氨酶(PAL)及查耳酮合酶(CHS)等。UV-B对生物体的伤害主要是使核酸、蛋白质等生物大分子变性,破坏叶绿素和生物膜结构等,紫外吸收物质如黄酮类化合物(尤其是黄酮类色素)在紫外光区域有很强的吸收峰,可作为紫外光滤片(UV-filter)避免高能光子到达叶片光合机构等敏感部位,从而降低紫外线的穿透性,保护叶绿体、细胞及生物大分子免受UV-B辐射的伤害。同时,紫外吸收物质也是羟自由基和过氧化氢自由基的有效猝灭剂,以增强植物对UV-B辐射的防御能力。

日光温室、塑料大棚等设施条件下自然光中UV-B辐射较弱,叶片中紫外吸收物质含量较露天低,补充UV-B后含量总体呈上升趋势。对设施桃的研究表明,紫外线敏感的‘旭日’在较高强度辐射下,类黄酮含量先升高后降低,变化明显;而对紫外线相对不敏感的‘朝阳’叶片内类黄酮含量则相对稳定,紫外线强度较高时朝阳类黄酮含量略有升高,表明朝阳能有效适应UV-B强度的增加(郭玉

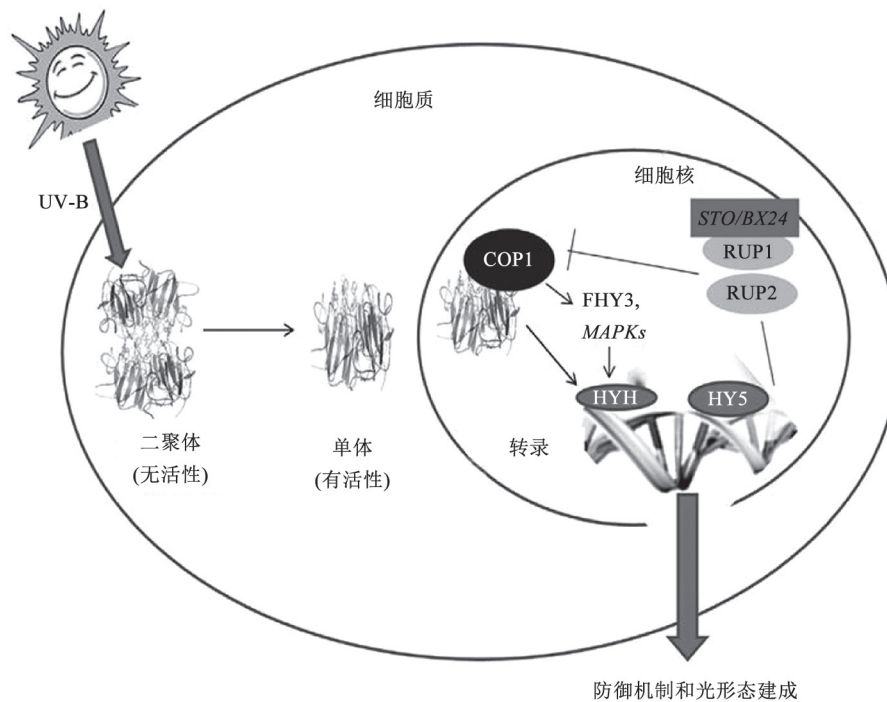


图1 UVR8介导的UV-B信号转导途径

Fig.1 Model for UVR8-mediated signaling

参考Parihar等(2015)的文献, 略作修改。

才2009)。桃叶中类黄酮含量增加, 抗氧化酶活性提高, 长时间以低剂量( $0.14 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ )处理的类黄酮含量最高, 而中剂量( $0.21 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ )和高剂量( $0.28 \mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$ )处理的则逐渐下降, 暗示着叶片自我保护作用的降低(于妮娜等2013b)。果实中类胡萝卜素和花青苷含量增加(于妮娜2012)。在 $0.43 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 的辐照剂量下照射3~5 min, 柠檬皮中总酚及其它紫外吸收物质的含量上升, 但并未引起颜色的可见变化, Interdonato等(2011)认为此剂量为较低剂量, 可能与供试作物种类有关, 且紫外吸收物质积累量的多少或伤害程度等依UV-B辐射的时间和剂量而不同。长时间以较低剂量照射作物, 并未发现ROS积累及其编码基因的表达, 反而会启动UVR8信号通路, 引起良性应激(eustress), UV-B剂量超出作物承受范围, 即会引起破坏性应激(Hideg等2013, 图2)。

#### 4 设施作物光合能力对不同强度UV-B的响应

光合能力一般指植物光合系统的生产性能或生产能力, 其高低受光照强度、光照时间及光质

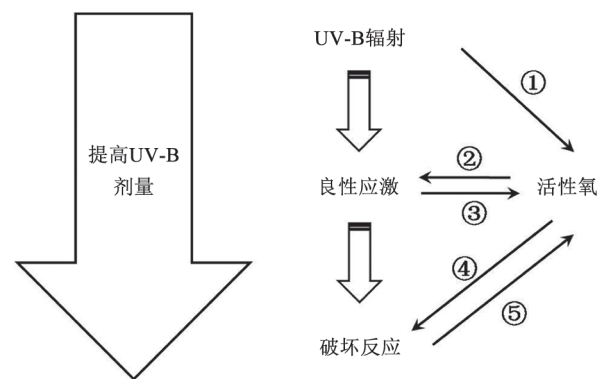


图2 UV-B辐射引起的应激反应及其和ROS的关系

Fig.2 Response reaction induced by UV-B and the relationship between UV-B and ROS

参考Hideg等(2013)的文献, 略作修改。①: UV-B辐射能直接诱导产生ROS; ②和③: 与良性应激互相促进; ④: ROS引起氧化破坏; ⑤: 光合电子传递受阻, 引起ROS积累。

等光环境的调控。光作为一种环境信号, 不同波长的光如红/蓝光(刘庆等2015; 巩彪等2016; 王丽伟等2017)、UV-B等通过其相关的信号通路广泛引发植物体的生长发育、形态建成、抗逆应激等生理生化响应过程, 但这些过程都离不开光合作

用(Jenkins 2009)。设施条件下光照强度弱、光照时间短、UV-B不足等光环境与露天差异较大,设施作物的光合能力和光合同化物的合成与分配也随之发生改变。

#### 4.1 光合能力对UV-B的响应

设施中叶片的光饱和点和光补偿点均低于露天,即使是同一光照强度,光合速率也低于露天相同物候期的光合速率(朱清华2003),作为光诱导酶的光合酶(Rubisco和PEPC)活性下降,叶绿素含量上升,PSII的光化学活性和原初光能转化效率提高(刘文海等2006)。气孔作为CO<sub>2</sub>进出的门户,UV-B辐射既能诱导其关闭也能促进其开放(Jansen和Noort 2000),其开闭特性具有剂量依赖性,0.5~0.8 W·m<sup>-2</sup>范围的UV-B辐射能显著诱导拟南芥气孔关闭,0.65 W·m<sup>-2</sup>时气孔关闭程度达到最大(雷雪2013),但影响设施中光合速率降低的因素在很大程度上并不是气孔限制,而是由光合酶活性下降引起的非气孔限制(Zhang等2015)。

设施环境中的低UV-B强度可以诱导叶绿体色素蛋白之间的位置发生变化,改变传能过程,光谱解析显示PSII中捕光色素分子的荧光发射强度增加,说明捕光色素蛋白复合物(light-harvesting complex II, LHCII)对能量的吸收明显增强,进一步通过荧光光谱高斯解析及荧光动力学曲线时间拟合发现,低剂量的UV-B辐射加快了LHCII向反应中心的能量传递,并使传递到反应中心的能量增加(刘晓等2011),最终提高光合碳同化能力。随着UV-B辐射剂量的增高,则开始破坏PSII反应中心的D1、D2蛋白,修复功能也随之引发(Masi和Melis 1997),PSII早期修复蛋白酶基因*ftsH*的转录显著上调,FtsH酶活性增加(Cheregi等2007),以保护D1、D2不受UV-B影响而降解,D1、D2蛋白还通过主动修复或改变基因表达来降低UV-B的伤害。通常认为UV-B直接作用于PSII,对PSI基本没有影响,然而,PSI和PSII是串联在一起协同进行电子传递的,两者的互作不可避免。如果D1、D2修复困难,PSII反应中心受到破坏,UV-B即通过使OEC复合体失活的方式减少PSII的电子向PSI的传递,起到保护PSI的作用(Zhang等2016)。UV-B的阈值也并不固定,依据其辐照剂量、辐照时间以及作物的种类、发育期等的不同而有所变化(Hengari等2014)。

#### 4.2 光合同化物的合成、运转及分配特性对UV-B的响应

果实中的可溶性糖主要来源于叶片光合作用制造的光合同化物。设施条件下果实总糖、可溶性糖含量下降、风味口感淡化,综合品质降低(朱清华2003)。适量补充UV-B后,可溶性固形物、可溶性糖含量均显著提高(于妮娜等2013a; 王英利等2000),蔗糖合成关键酶SS和SPS活性增强(Interdonato等2011),果实或叶片等对碳、氮营养的竞争力增强,营养物质的转运和分配特性发生改变,表现出对产量和品质的正向调控作用。中低剂量的UV-B辐射促进碳同化物向着色期的果肉中转运,亦可提高此期结果枝中的氮素利用率(于妮娜等2013a; 2012a),而当果实处于催熟环境(较高的CO<sub>2</sub>浓度和温度)时,适量UV-B辐射亦能减少光合产物向果实中分配的比例,延缓成熟(Martínez-Lüscher等2015),在高光效(PAR)条件下则会降低源叶中蔗糖、果糖、葡萄糖和淀粉等碳水化合物的含量,促进叶片中物质外运至果实等储存部位(Vidovic等2015)。

### 5 不同强度UV-B对设施作物生长发育及产量品质的影响

#### 5.1 外观形态及内部结构

不同植物对UV-B辐射的敏感性不同,UV-B的变化会对敏感作物的叶面积、株高、径粗、根冠比、节间长度以及干物质分配等方面产生影响。相当多的植物在UV-B辐射增强条件下表现出形态、紫外吸收物质和激素等方面的变化(表1)。

设施环境的光质与露天不同,由于覆盖物(棚膜、玻璃、板材等)吸收紫外辐射而使内部UV-B强度弱化,仅为露天的70%左右(陈修德2009),植物的生长发育也随之发生了改变。相较于露天栽培而言,设施条件下的油桃叶面积增大,叶片变薄,新梢生长量远远大于露天条件下相同树势的新梢生长量(朱清华2003)。叶片的解剖结构显示,栅栏组织变薄,层数减少,所占叶厚的比例变小,显示出阴生叶的特点。黄瓜幼苗株高大幅度增加,茎粗和幼苗干重显著降低,根冠比和根系活力下降,表现出徒长的症状(明村豪2011),可能是由于设施中UV-B的强度明显低于露地环境,致使UV-B所具

表1 露天条件下高UV-B辐射对植物生理生化过程的影响

Table 1 Effects of enhanced UV-B radiation on various physiological and biochemical processes of field plants

UV-B剂量/ kJ·m <sup>-2</sup>	植物	生理生化方面	影响	参考文献
13	大豆	形态	降低株高、干重、种子大小和单株产量	Liu等2013
		植物激素	减少ABA含量	Liu等2013
15.7	豌豆 杂交稻	光合色素	降低叶绿素、类胡萝卜素含量, 提高花青苷和类黄酮含量	Agarwal和Mishra 2009
		光合作用	破坏PSII中D1、D2蛋白; 影响光合电子传递速率和光合磷酸化作用; 降低Rubisco的活性和数量; 破坏类囊体膜; 破坏叶绿素和类胡萝卜素	Yu等2013
	豌豆	逆境应答	产生活性氧	Agarwal和Mishra 2009
	黄瓜	逆境应答	诱导CAT、SOD、Asc、谷胱甘肽还原酶和连氮酶的活性	Rybus-Zajac和Kubis 2010
	豌豆	次生代谢	积累类黄酮和UV-保护性色素, 激活苯丙酸合成途径	Agarwal和Kubis 2009
	亚麻	蛋白	诱导不同的防御或应激相关蛋白, 如PR5、PR10; 使某些蛋白和酶失活, 如Rubisco、ATP-ase、肌球蛋白亚基、胰岛素和胃蛋白酶等	Tripathi等2011
	蓝藻	DNA	形成CPDs和(6-4)PPs; 诱导修复机制; 刺激同源重组	Rastogi等2014

有的抑制细胞分裂和伸长的作用被弱化(Liu等2013), 因此新梢、叶片和茎表现出生长量的增加。设施内部不同UV-B强度比较发现, 增加UV-B辐照能有效抑制新梢生长, 提高花芽萌发率, 阻碍花粉管的伸长生长(陈修德2009), 降低株高, 减小小叶面积, 增加茎粗、干重和壮苗指数(明村豪2011), 可能是UV-B辐射使生长素IAA发生降解, 从而抑制伸长生长(Ros和Tevini 1995)。此外, 还可影响花粉管细胞壁中纤维素、胼胝质、酸性果胶质和酯化果胶质等构建物的正常定向分布, 所以对花粉管的极性生长具有抑制效应(刘艾京等2016)。进一步在细胞学水平上观察发现, UV-B辐照后细胞体积增大, 数目减少, 细胞分裂的速度变慢, 细胞比表面积减小, 可能是较小的比表面积能充分以细胞壁和细胞膜作为屏障有效抵抗氧化伤害(Masi和Melis 1997), 这可能就是增加UV-B辐照能抑制细胞分裂和伸长的细胞学原因。

## 5.2 果实品质及产量

UV-B辐射对露天栽培和设施栽培的作物影响不同。对露天栽培的水稻、玉米和大豆等多种作物增加UV-B辐射, 大多表现出干物重减少、产量降低、主要品质指标劣化等现象(苗秀莲等2015; 张荣刚等2003; 郑有飞等2013)。即便是适合设施栽培的葡萄、番茄等在露天栽培时, 增加UV-B亦表现出果实变小、产量降低、着色指数下降、糖酸比下降等现象(孙莹等2009; 李方民等2006)。也有研究发现露天栽培的番茄产量和品质在低UV-B

剂量下增加, 而在高剂量下降低, 应是不同番茄品种对不同UV-B剂量和照射时间抗性不同所致(杨晖等2009)。设施栽培条件下, 番茄表现出对低剂量UV-B的正向响应, 如较高的糖酸比、番茄红素和Vc含量等; 高剂量下则相反(王英利等2000)。适量UV-B亦能增加萝卜芽苗菜中花青苷、可溶性蛋白、游离氨基酸及Vc含量(鲁燕舞2014); 以及设施桃的单果重、可溶性固形物、可溶性糖及Vc含量(于妮娜等2013a)。对幼果期、白果期和转色期的蓝莓果实进行UV-B辐照发现, 不同发育时期的果实中花青苷含量均增加, 转色期的增加幅度最高, 可溶性糖含量则表现出低剂量促进、高剂量抑制的现象(杨乐等2015)。

## 6 总结与展望

国内外对植物响应UV-B的研究已经做了很多工作, 但多数是从生态学和能量角度将其作为胁迫因子对待, 研究的植物多为露天条件栽培, 且实验所用UV-B剂量、模拟方法等差别很大。设施栽培的光质环境与露天不同, 主要在于设施内外光谱成分不完全相同, 因此, 植物对UV-B的响应也有较大差异。从前人研究(Interdonato等2011; 于妮娜等2013a; 杨乐等2015)可以看出, 大多数设施作物对低、中剂量UV-B是正向响应和良性应激, 其生理生化指标、基因响应、品质指标和产量等均表现出了有利或优化的一面, 而高剂量下则会产生生活性氧、超氧阴离子等氧化物质积累, 破坏

DNA及蛋白质结构, 进而引发破坏性反应。对于设施生产中的UV-B用量设置, 建议分别以当地晴朗无云时露天及设施内的UV-B强度(就日变化而言, 中午前后是强度最高的时候)为上下限, 冬季的补充剂量可适当设置大些, 夏季则适当小些, 每次的照射时间不宜太长(以1 h左右为宜), 但可周期重复, 具体应根据当地天气条件和所用试材来设置剂量梯度和照射时间。

设施果品的综合品质较差, 适量增加设施内UV-B辐照, 可以明显提高果实着色、可溶性糖、可溶性固形物, 其提质增效的机制是怎样的呢? 是通过调控源叶的光合性能增加光合产出、改善光合产物运输与转化特性? 还是通过激活或抑制信号转导途径中某些转运蛋白或基因提高库果的调运转化能力? 其细化的信号转导网络又是怎样的? 弱化的UV-B与弱光、高温、CO<sub>2</sub>亏缺等设施微环境因子的互作是怎样的? 这些生理生化及分子机理都需要进一步的系统研究。

### 参考文献(References)

- Agrawal SB, Mishra S (2009). Effects of supplemental ultraviolet-B and cadmium on growth, antioxidants and yield of *Pisum sativum* L. *Ecotoxicol Environ Saf*, 72: 610–618
- Brosché M, Strid A (2003). Molecular events following perception of ultraviolet-B radiation by plants. *Physiol Plantarum*, 117 (1): 1–10
- Brown BA, Cloix C, Jiang GH, et al (2005). A UV-B-specific signaling component orchestrates plant UV protection. *Proc Natl Acad Sci USA*, 102 (50): 18225–18230
- Brown BA, Jenkins GI (2008). UV-B signaling pathways with different fluence-rate response profiles are distinguished in mature arabidopsis leaf tissue by requirement for UVR8, HY5, and HYH. *Plant Physiol*, 146: 576–588
- Chen XD (2009). The effects of ultraviolet-B radiation intensity and different plastic film on development characteristics of peach flower and fruit in protected culture (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [陈修德(2009). UV-B辐射强度和不同薄膜对设施桃树花果发育特性的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- Cheragi O, Sicora C, Kós PB, et al (2007). The role of the FtsH and Deg proteases in the repair of UV-B radiation-damaged photosystem II in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803. *Biochim Biophys Acta*, 1767: 820–828
- Christie JM, Arvai AS, Baxter KJ, et al (2012). Plant UVR8 photoreceptor senses UV-B by tryptophan-mediated disruption of cross-dimer salt bridges. *Science*, 335 (6075): 1492
- Dwivedi R, Singh VR, Kumar J, et al (2015). Differential physiological and biochemical responses of two *Vigna* species under enhanced UV-B radiation. *J Radiat Res Appl Sci*, 8: 173–181
- Frohnmeyer H, Staiger D (2003). Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants, balancing damage and protection. *Plant Physiol*, 133: 1420–1428
- Gong B, Jin ZY, Liu N, et al (2016). Effects of light quality on growth, secondary metabolites, and oxidative stress tolerance of *Gynura bicolor*. *Chin J Appl Ecol*, 27 (11): 3577–3584 (in Chinese with English abstract) [巩彪, 靳志勇, 刘娜等(2016). 光质对紫背天葵生长、次生代谢和抗氧化胁迫的影响. *应用生态学报*, 27 (11): 3577–3584]
- Guo YC (2009). Effects of film and UV-B on morphology and leaf physiology of peach tree in greenhouse (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [郭玉才(2009). 不同棚膜及人工补充紫外线B对设施桃树形态建造和叶片生理的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- Hectors K, Prinsen E, De Coen W, et al (2007). *Arabidopsis thaliana* plants acclimated to low dose rates of ultraviolet B radiation show specific changes in morphology and gene expression in the absence of stress symptoms. *New Phytol*, 175: 255–270
- Hengari S, Theron KI, Midgley SJE, et al (2014). The effect of high UV-B dosage on apple fruit photosystems at different fruit maturity stages. *Sci Hortic*, 170: 103–114
- Hideg E, Jansen MA, Strid A (2013). UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends Plant Sci*, 18 (2): 107–115
- Interdonato R, Rosa M, Nieva CB, et al (2011). Effects of low UV-B doses on the accumulation of UV-B absorbing compounds and total phenolics and carbohydrate metabolism in the peel of harvested lemons. *Environ Exp Bot*, 70: 204–211
- Jansen MAK, Noort REVD (2000). Ultraviolet-B radiation induces complex alterations in stomatal behaviour. *Physiol Plantarum*, 110 (2): 189–194
- Jenkins GI (2009). Signal transduction in responses to UV-B radiation. *Annu Rev Plant Biol*, 60: 407–431
- Kasai K, Kanno T, Akita M, et al (2005). Identification of three shikimate kinase genes in rice: characterization of their differential expression during panicle development and of the enzymatic activities of the encoded proteins. *Planta*, 222: 438–447
- Lei X (2013). The role and relationship of ethylene, G protein and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> during different doses of UV-B-induced stomatal closure process in *Arabidopsis thaliana* (dissertation). Xi'an: Shanxi Normal University (in Chinese with English abstract) [雷雪(2013). 不同剂量UV-B

- 辐射诱导拟南芥气孔关闭过程中乙烯、异三聚体G蛋白和过氧化氢的作用及其相互关系(学位论文). 西安: 陕西师范大学]
- Li FM, Chen YP, Wang XL, et al (2006). Combined effects of enhanced UV-B radiation and doubled CO<sub>2</sub> on tomato growth and its fruit quality. *Chin J Appl Ecol*, 17 (1): 71–74 (in Chinese with English abstract) [李方民, 陈怡平, 王勋陵等(2006). UV-B辐射增强和CO<sub>2</sub>浓度倍增的复合作用对番茄生长和果实品质的影响. *应用生态学报*, 17 (1): 71–74]
- Liu AJ, Li N, Ma Min, et al (2016). Effects of UV-B radiation on pollen tube growth in *Picea wilsonii*. *Sci Agric Sin*, 49 (5): 825–831 (in Chinese with English abstract) [刘艾京, 李妮, 马敏等(2016). UV-B辐射对青杆花粉管生长的影响. *中国农业科学*, 49 (5): 825–831]
- Liu BB, Liu XB, Li YS, et al (2013). Effects of enhanced UV-B radiation on seed growth characteristics and yield components in soybean. *Field Crops Res*, 154: 158–163
- Liu Q, Lian HF, Liu SQ, et al (2015). Effects of different LED light qualities on photosynthetic characteristics, fruit production and quality of strawberry. *Chin J Appl Ecol*, 26 (6): 1743–1750 (in Chinese with English abstract) [刘庆, 连海峰, 刘世琦等(2015). 不同光质LED光源对草莓光合特性、产量及品质的影响. *应用生态学报*, 26 (6): 1743–1750]
- Liu WH, Gao DS, Zhao HL, et al (2006). Effect of different photon flux density on the metabolism of active oxygen species of peach trees in greenhouse. *J Fruit Sci*, 23 (2): 186–190 (in Chinese with English abstract) [刘文海, 高东升, 赵海亮等(2006). 不同光强对设施桃树活性氧代谢的影响. *果树学报*, 23 (2): 186–190]
- Liu X, He JF, Yue M (2011). Response of primary energy transfer process of photosystem II to low dose ultraviolet-b radiation studied with fluorescence dynamics technique. *Acta Biophys Sin*, 27 (10): 839–848 (in Chinese with English abstract) [刘晓, 何俊芳, 岳明(2011). 荧光动力学方法研究光系统II原初传能过程对低剂量UV-B辐射的响应. *生物物理学报*, 27 (10): 839–848]
- Lu YW (2014). Mechanisms of light quality on substance metabolism and nutritional quality of radish sprouts (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [鲁燕舞(2014). 光质对萝卜芽菜物质代谢及营养品质影响的机理研究(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Martínez-Lüscher J, Morales F, Sánchez-Díaz M, et al (2015). Climate change conditions (elevated CO<sub>2</sub> and temperature) and UV-B radiation affect grapevine (*Vitis vinifera* cv. Tempranillo) leaf carbon assimilation, altering fruit ripening rates. *Plant Sci*, 236: 168–176
- Masi A, Melis A (1997). Morphological and molecular changes in the unicellular green alga *Dunaliella salina* grown under supplemental UV-B radiation: cell characteristics and photosystem damage and repair properties. *Biochim Biophys Acta*, 1321: 183–193
- Miao XL, Liu CD, Guo Y, et al (2015). Effects of enhancing UV-B radiation and elevating carbon dioxide on yield and quality of rice (*Oryza sativa* L.). *Crops*, 164 (1): 138–142 (in Chinese with English abstract) [苗秀莲, 刘传栋, 郭彦等(2015). UV-B辐射增强及CO<sub>2</sub>浓度升高对水稻产量及品质的影响. *作物杂志*, 164 (1): 138–142]
- Ming CH (2011). Regulating seedling spindling by supplemental illumination and simulated model of seedling vigor index in cucumber (dissertation). Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese with English abstract) [明村豪(2011). 利用补光调控黄瓜幼苗徒长及黄瓜壮苗指标模拟模型研究(学位论文). 南京: 南京农业大学]
- Parihar P, Singh S, Singh R, et al (2015). Changing scenario in plant UV-B research: UV-B from a generic stressor to a specific regulator. *J Photochem Photobiol B Biol*, 153: 334–343
- Qian SS, Hou XW (2011). Progress of molecular mechanisms of plant uv-b physiological effects. *Plant Physiol J*, 47 (11): 1039–1046 (in Chinese with English abstract) [钱珊珊, 侯学文(2011). 植物UV-B生理效应的分子机制研究进展. *植物生理学报*, 47 (11): 1039–1046]
- Rastogi RP, Singh SP, Incharoensakdi A, et al (2014). Ultraviolet radiation-induced generation of reactive oxygen species, DNA damage and induction of UV-absorbing compounds in the cyanobacterium *Rivularia* sp. *HKAR-4. S Afr J Bot*, 90: 163–169
- Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, et al (2011). Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein. *Science*, 332 (6025): 103–106
- Ros J, Tevini M (1995). Interaction of UV radiation and IAA during growth of seedling and hypocotyls segments of sunflower. *J Plant Physiol*, 146: 360–366
- Rybus-Zajac M, Kubiś J (2010). Effect of UV-B radiation on antioxidative enzyme activity in cucumber cotyledons. *Acta Biol Cracov Ser Bot*, 52: 97–102
- Sun Y, Zhang ZW, Yue TX, et al (2009). Effects of different intensities of UV-B radiation on the quality of grape. *Chin Brewing*, 10 (211): 15–18 (in Chinese with English abstract) [孙莹, 张振文, 岳泰新等(2009). 不同强度紫外线UV-B辐射对葡萄品质影响. *中国酿造*, 10 (211): 15–18]
- Tripathi R, Sarkar A, Rai SP, et al (2011). Supplemental ultraviolet-B and ozone: impact on antioxidants, proteome and genome of linseed (*Linum usitatissimum* L. cv. Padmini). *Plant Biol*, 13: 93–104
- Vidovic M, Morina F, Milic S, et al (2015). Carbon allocation from source to sink leaf tissue in relation to flavonoid biosynthesis in variegated *Pelargonium zonale* under UV-B radiation and high PAR intensity. *Plant Physiol Bioch*, 93: 44–55

- Wang LW, Li Y, Xin GF, et al (2017). Effects of different proportions of red and blue light on the growth and photosynthesis of tomato seedlings. *Chin J Appl Ecol*, 28 (5): 1595–1602 (in Chinese with English abstract) [王丽伟, 李岩, 辛国凤等(2017). 不同比例红蓝光对番茄幼苗生长和光合作用的影响. *应用生态学报*, 28 (5): 1595–1602]
- Wang YL, Wang XL, Yue M (2000). Effects of supplementary radiation of UV-B and red light on fruit quality of tomato in winter plastic greenhouse. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 20 (4): 590–595 (in Chinese with English abstract) [王英利, 王勋陵, 岳明(2000). UV-B及红光对大棚番茄品质的影响. *西北植物学报*, 20 (4): 590–595]
- Wu D, Hu Q, Yan Z, et al (2012). Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8. *Nature*, 484 (7393): 214–219
- Wu LY (2006). Study on the growth and physiochemical of grape seeding under enhanced ultraviolet-B radiation (dissertation). Yangling: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [吴鲁阳(2006). UV-B辐射增强对葡萄幼苗生长和生理生化影响的研究(学位论文). 杨凌: 西北农林科技大学]
- Yang H, Xing H, Zhou JP (2009). Effects of enhanced UV-B radiation on fruit yield and quality of two tomato cultivars. *J Tianshui Norm Univ*, 29 (5): 35–37 (in Chinese with English abstract) [杨晖, 幸华, 周剑平(2009). 增强UV-B辐射对番茄果实产量和品质的影响. *天水师范学院院报*, 29 (5): 35–37]
- Yang L, Yang JF, Hou ZX, et al (2015). Effects of UV-B Treatment on the major quality of blueberry and related enzyme activities in different developmental stages. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 35 (12): 2477–2482 (in Chinese with English abstract) [杨乐, 杨俊枫, 侯智霞等(2015). UV-B对不同发育时期离体蓝莓主要果实品质及相关酶活性的影响. *西北植物学报*, 35 (12): 2477–2482]
- Yu GH, Li W, Yuan ZY, et al (2013). The effects of enhanced UV-B radiation on photosynthetic and biochemical activities in super-high-yield hybrid rice Liangyoupeijiu at the reproductive stage. *Photosynthetica*, 51: 33–44
- Yu NN (2012). Effects of UV-B radiation enhanced on carbon and nitrogen distribution and fruit quality of peach under protected culture (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [于妮娜(2012). UV-B增强对设施桃碳氮营养分配和果实品质的影响(学位论文). 泰安: 山东农业大学]
- Yu NN, Li DM, Tan QP, et al (2013a). Effect of UV-B radiation on assimilate translocation and distribution in fruiting shoot of protected peach. *Chin J Appl Environ Biol*, 19 (1): 157–163 (in Chinese with English abstract) [于妮娜, 李冬梅, 谭秋平等(2013a). UV-B辐射对设施桃结果枝同化物转运和分配的影响. *应用与环境生物学报*, 19 (1): 157–163]
- Yu NN, Li L, Chen XD, et al (2013b). The damages and the protection responses of leaves of protected peach under enhanced UV-B radiation. *J Shandong Agric Univ (Nat Sci)*, 44 (3): 317–322 (in Chinese with English abstract) [于妮娜, 李玲, 陈修德等(2013b). UV-B辐射对设施桃叶片的损伤及保护性响应. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 44 (3): 317–322]
- Yu NN, Tan QP, Tan Y, et al (2012). Effects of UV-B radiation on  $^{15}\text{N}$  urea absorption, utilization and distribution in fruiting shoot of peach under protected culture. *Plant Nutr Fert Sci*, 18 (2): 491–498 (in Chinese with English abstract) [于妮娜, 谭秋平, 谭钺等(2012). UV-B辐射对设施桃结果枝 $^{15}\text{N}$ 尿素吸收、利用及分配特性的影响. *植物营养与肥料学报*, 18 (2): 491–498]
- Zhang HS, Li DM, Tan QP, et al (2015). Photosynthetic activities, C3 and C4 indicative enzymes and the role of photoperiod in dormancy induction in ‘Chunjie’ peach. *Photosynthetica*, 53 (2): 269–278
- Zhang RG, He YH, Zheng YF (2003). Effect of enhanced UV-B radiation on development and yield of maize. *Chin J Agrometeorol*, 24 (2): 24–27 (in Chinese with English abstract) [张荣刚, 何雨红, 郑有飞(2003). UV-B增加对玉米生长发育和产量的影响. *中国农业气象*, 24 (2): 24–27]
- Zhang ZS, Jin LQ, Li YT, et al (2016). Ultraviolet-B radiation (UV-B) relieves chilling-light-induced PSI photoinhibition and accelerates the recovery of  $\text{CO}_2$  assimilation in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. *Sci Rep*, 6: 34455
- Zheng YF, Hu HF, Wu RJ, et al (2013). Effects of enhance of UV-B radiation and  $\text{O}_3$  concentration on dry matter and yield of soybean. *Res Environ Sci*, 26 (6): 624–630 (in Chinese with English abstract) [郑有飞, 胡会芳, 吴荣军等(2013).  $\text{O}_3$ 和UV-B共同作用对大豆干物质和产量的影响. *环境科学研究*, 26 (6): 624–630]
- Zhu QH (2003). Studies on the rules of growth and development of nectarina and characteristics of N in greenhouse (dissertation). Taian: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [朱清华(2003). 设施油桃生长发育规律及氮素营养特性研究(学位论文). 泰安: 山东农业大学]



## Research advances of plant response to UV-B radiation in greenhouse

LI Dong-Mei<sup>1,3</sup>, LI Shao-Xuan<sup>1</sup>, XU Gong-Xun<sup>1</sup>, LI Chen<sup>1</sup>, FU Xi-Ling<sup>1,3</sup>, CHEN Xiu-De<sup>1,3</sup>, ZHANG Hai-Sen<sup>2,3,\*</sup>, GAO Dong-Sheng<sup>1,3,\*</sup>

<sup>1</sup>College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China

<sup>2</sup>College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China

<sup>3</sup>State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China

**Abstract:** There are some negative reports about effects of UV-B on growth, development and photosynthetic capacity based on the point of ecology and energy previously, for example, damaging DNA, protein structure, increasing ROS and cell membrane permeability, destroying photosynthesis, and inhibiting stem length, canopy and stretch, etc. However, UV-B not only have adverse effects on the plant, it is also benefit to activity repair mechanisms of plant especially for case of insufficient or lacking UV-B in greenhouse, and showing positive regulation on growth, yield and quality. In this review, the research of single transduction, secondary metabolites, photosynthetic capacity, growth and development, fruit quality and yield of plant in greenhouse response to UV-B were summarized, which will serve as the reference for rational utilization of UV-B in greenhouse production.

**Key words:** UV-B; protected culture; photosynthetic capacity; signal transduction; growth and development

---

Received 2017-12-16 Accepted 2017-12-29

The work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31601706) and Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2016CM09).

\*Co-corresponding authors: Zhang HS (hhss2002@sdau.edu.cn), Gao DS (dsgao@sdau.edu.cn).