

UV-B 辐射增强对大豆等植物生理生态特性的影响

刘 兵^{1,2,3}, 王 程¹, 金 剑¹, 刘居东¹, 张秋英¹, 刘晓冰¹

(1. 中国科学院 东北地理与农业生态研究所 黑土生态重点实验室, 黑龙江 哈尔滨 150081, 2. 中国科学院 研究生院, 北京 100049, 3. 吉林师范大学 生命科学学院, 吉林 四平 136000)

摘 要:地球臭氧层的破坏是目前世界上最受关注的环境问题之一, 由于臭氧层的破坏而导致的大气紫外辐射 (UV-B) 的增加将会严重影响到植物的生命活动。文章概述了增强 UV-B 辐射作为环境胁迫因子对大豆等植物形态、植物生物量、繁殖、光合色素、气孔导度和蒸腾速率、光合和呼吸作用以及 UV-B 吸收物质的影响, 提出了今后研究应重视的有关问题。

关键词:UV-B 辐射; 胁迫因子; 植物响应

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-9841(2009)06-1097-06

Responses of Soybean and Other Plants To Enhanced UV-B Radiation

LIU Bing^{1,2,3}, WANG Cheng¹, JIN Jian¹, LIU Ju-dong¹, ZHANG Qiu-ying¹, LIU Xiao-bing¹

(1. Northeast Institute of Geography and Agroecology, CAS, Harbin 150081, Heilongjiang; 2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049; 3. College of life Sciences, Jilin Normal University, Siping 136000, Jilin, China)

Abstract: Depletion of earth's stratospheric ozone layer is one of the most serious environmental problems in the world. Plant growth and development is greatly affected by enhanced UV-B radiation due to destruction of ozone layer. The responses of plant morphology, biomass, reproduction, phytochrome, stomatal conductance, evaporation rate, photosynthesis, respiration and UV-B absorbed material to UV-B were outlined, and further avenue was proposed.

Key words: UV-B radiation; Stress factors; Plant responses

地球臭氧层的破坏是目前世界上最受关注的环境问题之一, 由于臭氧层的破坏而导致的大气紫外辐射 (UV-B) 的增加将会严重影响到植物的生命活动。20 世纪 70 年代以来, UV-B 辐射对植物的影响成为重要的研究课题, 尤其是自 1985 年南极“臭氧空洞”现象作为臭氧层损耗的明显证据被发现以来^[1], 关于地表 UV-B 辐射增强的生物学效应的研究逐渐引起世界各国的高度重视, 也是近年来国际上全球变化研究的热点之一。世界各国学者利用人为模拟 UV-B 辐射增强等方法从宏观 (种群、生态系统)、中观 (个体)、微观 (细胞及亚细胞结构) 3 个层次, 涵盖生态、生理、生化等方面开展了研究, 迄今已有近千篇论文问世, 综述近年来增强 UV-B 辐射作为环境胁迫因子对植物形态、植物生物量、繁殖、光合色素、气孔导度和蒸腾速率、光合和呼吸作用以及 UV-B 吸收物质的影响, 并就今后该方面的研究提

出了建议。

1 UV-B 辐射增强对植物生长的影响

UV-B 辐射增强对植物生长的影响主要表现在植物形态、生物量、物候和繁殖等方面。

1.1 增强 UV-B 辐射对植物形态的影响

增强 UV-B 辐射对植物形态的影响主要体现在植物叶面积减少和植株矮化等方面^[2]。叶片是对 UV-B 辐射增强表现较敏感的植物器官。安黎哲等^[3]研究了在温室条件下, 大豆、菜豆及 5 个黄瓜品种, 7 个番茄品种的生长反应, 结果表明在 UV-B 辐射处理 25 d 后大多数品种叶面积和比叶重显著降低, 并呈现强度负相关效应, 说明 UV-B 辐射抑制了它们的生长发育, 但种间和种内差异显著。侯扶江等研究表明在 UV-B 辐射条件下, 黄瓜叶面积和叶干重下降, 降幅与叶位高低正相关; 叶片的伸展速

收稿日期: 2009-06-16

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30671315); 黑龙江省杰出青年科学基金资助项目 (JC200617); 哈尔滨市留学回国基金资助项目 (2005AFL-Y-J-003)。

第一作者简介: 刘兵 (1978-), 男, 在读博士, 研究方向为作物生理生态学。E-mail: liubing3562@126.com。

通讯作者: 刘晓冰, 研究员, 博士生导师。E-mail: xbxliu@yahoo.cn。

度、叶片数目以及单叶面积减少,致使黄瓜总叶面积下降^[4]。在过量 UV-B 照射下。许多植物的叶片厚度会被改变,而且其增厚的方向可以是向上增厚或向下增厚^[5]。Biggs 等^[6]研究了在生长室中 70 多种作物品种对 UV-B 辐射增强的响应,结果表明 60% 的作物在 UV-B 辐射后叶面积显著降低。Dai 等^[7]研究了全世界 188 个水稻品种,其中 52 个品种在 UV-B 辐射处理 3 周之后叶面积显著下降。

株高降低是评价植物对 UV-B 辐射敏感性的一个重要指标^[8]。大量试验表明,增强 UV-B 辐射使得植物矮化,节间缩短^[9]。强维亚等研究表明,增强 UV-B 辐射能使得大豆生物量减少,节间分化和伸长得到抑制,株高降低^[10]。Mark 等^[8]研究发现,增强 UV-B 辐射处理降低中欧和南欧的 8 个玉米品种的株高; Dai 等^[7]研究了 188 个水稻品种,其中 143 个品种在 UV-B 辐射处理后株高显著下降。冯虎元等^[11]研究发现,增强 UV-B 辐射显著抑制了黑豆和晋豆的株高。Teramura 等^[12]研究认为,增强 UV-B 辐射使植物激素活性改变和细胞分裂减缓,从而节间生长缩短导致了株高降低。

1.2 增强 UV-B 辐射对植物生物量的影响

植物总生物量是权衡增强 UV-B 辐射对植物生长影响的一个很好的指标^[13]。许多研究表明,增强 UV-B 辐射降低植物生物量。冯虎元等的研究表明,增强 UV-B 辐射降低了 10 个不同品种大豆的产量,总生物量和产量分别平均下降了 24.2% 和 23.3%,但对百粒重的影响不尽一致^[14]。陈建军等研究发现,增强 UV-B 辐射导致 20 个大豆品种叶片、根与茎、籽粒的生物量和总生物量降低,更多的生物量分配到籽粒中,20 个大豆品种籽粒的粒径、百粒重对增强 UV-B 辐射均表现出不同程度的敏感性,20 个大豆品种粒径降低程度均达极显著水平,15 个品种的百粒重降低程度达显著水平^[15]。强维亚等研究表明,增强 UV-B 辐射抑制了大豆根系分泌物的产生,使得有机酸、氨基酸、多肽和酰胺的分泌明显减少^[16]。Teramura 等研究证明,UV-B 辐射降低大多数水稻品种的生物量^[17]。Mark 等^[8]报道 UV-B 辐射降低中欧和南欧的 8 个玉米品种的产量。岳明等^[18]发现,UV-B 辐射对小麦和燕麦两物种生物量在各生育期都有不同程度的抑制作用,这种抑制是通过降低其生长速率来实现的。增强 UV-B 辐射影响植物生物量是通过伤害植物光系统 II,降低净光合速率,同时也可能是 UV-B 引起植物激

素代谢改变,影响细胞分裂和伸长,导致生长速率降低^[19]。UV-B 辐射还改变植物的干物质分配。在双子叶植物中,较多的干物质地分配到叶(尽管叶面积绝对降低),而较少进入茎和根,如大豆、豌豆、蚕豆和黄瓜等,叶片干物质比例增加可能是 SLW 增加的结果,但在单子叶植物中,这种变化不是如此明显^[12]。在大田田间下,UV-B 辐射降低了甜菜、玉米、豌豆、番茄、芥子、大麦、胡椒、小麦的生物量分配的变化已观察到^[13]。Caldwell 和 Klironomos 研究发现,增强 UV-B 辐射已经严重影响了陆地植物的正常生长代谢,进而改变了根系的分泌活动,甚至也会影响植物根系生理功能^[20-21]。目前,关于 UV-B 辐射对植物根系影响的研究还较少,这将是今后需要重点研究的领域之一。

1.3 增强 UV-B 辐射对植物物候和繁殖的影响

UV-B 辐射引起的植物花期推迟的现象很早就被注意到^[13]。UV-B 辐射能显著推迟植物的生长发育进程,且 UV-B 辐射强度越大,生育期滞后效应越明显^[22]。冯虎元等研究表明,增强 UV-B 辐射能使得一些大豆品种的物候期发生改变^[14]。Mepsed 等研究表明增加 UV-B 辐射会使得豌豆延迟开花,导致生育期延长甚至造成完全败育不能结实^[23]。Ziska 等发现一些野生植物花期被 UV-B 辐射所改变,并且低海拔物种所受影响要略大于高海拔物种^[24]。王传海等^[25]研究表明,UV-B 增加能显著延缓种子发芽进程,降低种子发芽的整齐度,表现为发芽势、发芽数显著下降,而对种子的发芽率影响不大,敏感程度表现为小麦 > 水稻 > 玉米。

2 增强 UV-B 辐射对植物生理特性的影响

增强 UV-B 辐射影响植物的形态与生长,同时还对植物的生理生化产生影响。UV-B 辐射对植物生理的影响主要表现在对植物叶绿体结构、叶绿素含量、光合作用、气孔导度和蒸腾速率等的影响。

2.1 对植物叶片光合色素的影响

叶绿体是植物光合作用的场所,而叶绿素的代谢水平对增强 UV-B 辐射十分敏感。冯虎元等研究表明,增强 UV-B 辐射明显降低了多数大豆品种的光合作用色素和类胡萝卜素的含量^[14]。杨志敏^[26]等研究表明 UV-B 辐射使得大豆光合作用下降,下降的幅度随 UV-B 辐射强度的增大而增大。Lingakumar 等^[27]通过滤除环境中的 UV-B 辐射能够增加豇豆叶片中的叶绿素含量,这一结果间接证明了

UV-B 辐射对叶片叶绿素有破坏作用,也有研究表明 UV-B 辐射对部分植物叶绿素含量的影响并无影响^[28],这可能与植物适应性差异有关。李元等^[29]研究,在大田条件下,随 UV-B 辐射增强,春小麦叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素(a+b)含量显著降低。UV-B 辐射能破坏敏感植物的叶绿体结构和它们的前体,或使叶绿素的合成受到阻碍,从而降低叶绿素含量,这在大豆、水稻、小麦、玉米等植物中已经得到观察^[30]。UV-B 辐射可能是能够加剧植物膜脂过氧化作用,破坏叶绿体膜相,从而导致光合色素分解,其中分子机理仍不清楚^[31]。

2.2 对植物光合作用和呼吸作用的影响

20 世纪 30 年代,Arnold^[32]首次描述了 UV-B 辐射对植物光合作用的抑制,也发现呼吸作用对增强 UV-B 辐射具有较大抗性。大多数研究表明,UV-B 辐射影响了植物的光合作用^[33];但 Mirecki^[30]等研究表明,增强 UV-B 辐射对植物的光合作用及光合色素的影响不明显。戴浩等研究表明,增强 UV-B 辐射使得一些大豆品种的幼苗光合速率降低,降低幅度 12.2%,从而影响了大豆的生长和生物量的积累^[34]。彭倩等研究表明,增强 UV-B 辐射对大豆幼苗内的 O_2 和 H_2O_2 含量有显著影响,降低了 AsA-POD 的活性,使得幼苗叶片产生光氧化作用,导致了大豆幼苗叶绿素的降解,对大豆幼苗产生了研究伤害^[35]。Teramura 等^[36]对 13 个水稻品种进行了 UV-B 辐射试验,结果表明,其中 10 个品种光合作用有不同程度的下降,而其它 3 个品种最大光合速率反而提高。关于 UV-B 辐射对光合作用产生影响机制已有较深入的研究。综合大多数的研究,UV-B 辐射对植物光合作用的影响机制可能有 3 个主要原因:(1)UV-B 辐射能够破坏植物的叶绿体结构,减少叶绿素含量,并明显抑制某些作物中的 Hill 反应活力,降低 RuBPcase 活性,影响光合电子传递速率(J_{max}),抑制光系统 II 活性,从而引起净光合作用的降低^[37-38];(2)UV-B 辐射降低光合色素含量和光合速率的原因可能是其诱导了叶绿素和类胡萝卜素的非酶化光加氧作用,从而导致这些色素以氧合形式积累,或者直接破坏叶绿体结构,使叶绿素分解,从而抑制光合作用^[30];(3)UV-B 辐射导致叶片气孔导度降低和气孔阻力增大,因此抑制了植物的净光合速率^[26]。

UV-B 辐射对植物呼吸作用的影响,报道不多,结果也有所不同。戴浩等研究表明,增强 UV-B 辐

射使得一些大豆品种的幼苗光呼吸速率显著升高^[34]。Brandle 等用豌豆所做的研究表明 UV-B 辐射导致暗呼吸显著升高^[39]。但 Larkum 等用人工 UV-B 处理多种海洋藻类,发现呼吸作用没有变化^[40]。侯扶江等用不同强度的 UV-B 辐射处理植物幼苗发现暗呼吸变化没有明显规律,认为呼吸作用除受 UV-B 辐射强度和作用时间等因素影响外,还可能与植物种和植物(叶片)发育阶段有关^[41],此外 UV-B 辐射对蛋白质有强的破坏作用,其可能破坏与呼吸作用有关的细胞器和酶,从而影响呼吸作用^[42]。

2.3 对植物气孔导度和蒸腾速率的影响

气孔导度密切联系着叶片气体交换与蒸腾作用。Mirecki 等研究表明,UV-B 辐射增大植物的气孔阻力,降低气孔导度,引起植物净光合速率降低^[30]。Negash 等报道 UV-B 增加 *tef*[*Eragrostis tef* (Zucc)Trotter] 叶片的气孔阻力,导致气孔关闭^[43]。但 Brandle 等报道了 UV-B 辐射导致豌豆幼苗净光合作用显著降低,气孔阻力却不受影响^[39]。Strid 等还发现一种菜豆叶片近轴的气孔阻力比远轴气孔更敏感^[44]。UV-B 辐射对气孔导度的影响其原因可能是 UV-B 辐射诱导 K^+ 从保卫细胞中流失,但其机理还有待进一步研究。

蒸腾速率与植物水分代谢和气体交换密切相关。Teramura 等研究表明 UV-B 辐射能够显著降低植物幼苗的蒸腾作用^[45],也有研究表明,增强 UV-B 辐射能升高叶片蒸腾速率,导致水分利用效率降低^[46]。Teramura 等指出,在低 PAR 水平和高 UV-B 辐射下,蒸腾速率显著降低,但在高 PAR 水平,蒸腾速率不受 UV-B 辐射影响^[12]。UV-B 辐射和水分胁迫互作研究则表明,在水分正常情况下,大豆生殖生长期间的蒸腾强度明显降低,而在水分亏缺时,大豆蒸腾速率、气孔传导和叶水势都不受 UV-B 辐射影响^[30]。

2.4 对植物 UV-B 吸收物质的影响

富含 UV-B 吸收物质的叶表皮是防护叶肉细胞免受 UV-B 辐射损伤的屏障。UV-B 吸收物质由类黄酮和一些酚类化合物组成^[47]。UV-B 吸收物质主要聚集在叶表皮层中(通常在上表皮层细胞中较多),以胸腺嘧啶二聚体的形式保护叶肉细胞 DNA 和光合器官等免受 UV-B 辐射的伤害^[48-49]。Robberecht 等曾报道 *Oenotherza stricta* 叶表皮是一种高选择的辐射过滤器,可滤掉 95% 的入射 UV-B,这主

要是植物叶片较多的非光合色素(黄酮醇等)合成可以改变对UV-B的衰减水平^[50]。向丽等报道,增强UV-B辐射对大豆幼苗产生伤害,La(Ⅲ)可在一定程度上提高大豆幼苗类黄酮含量,增加类黄酮清除自由基能力,减轻UV-B辐射对大豆幼苗伤害^[51]。Li等^[52]报道一种拟南芥因缺少黄酮醇而对UV-B较为敏感。植物叶片中UV-B吸收物质的含量因植物种类、生活型和生态型的不同而不同。有研究表明,不同黄瓜品种对UV-B的敏感性不同,这可能与不同品种间黄瓜对UV-B吸收物质累积的遗传差异有关^[52]。师生波等^[47]在研究高寒草甸植物生长时,发现大部分植物UV-B吸收物质含量较高,这可能是高原植物对强UV-B辐射环境长期适应的结果。林植芳等^[54]研究了57种亚热带植物叶片UV-B吸收物质含量,结果表明,阳性植物叶片比阴性植物叶片富含较多的UV-B吸收化合物,而阳性植物中UV-B吸收化合物含量的顺序为乔木>灌木>草本。阳性植物合成积累较多的UV-B吸收物质,是抵御与强可光相伴的强UV-B辐射的适应性表现。在对70多种植物的研究中,发现UV-B在叶表皮中转移时通常减少10%,主要是由于类黄酮的吸收,它形成了一道理想的天然屏障^[55],植物在强UV-B辐射下,其叶片UV-B吸收物质含量显著增加。师生波等^[47]研究表明在高海拔地区的珠芽蓼,在强UV-B辐射环境下,它的叶片中UV-B吸收物质的显著增加,从而影响植物叶片对UV-B辐射的穿透性,减少UV-B辐射进入叶肉组织的量,从而降低UV-B辐射引起的伤害,反应了高原植物对强UV-B辐射环境的适应性。

3 结语

综上所述,UV-B辐射增强对植物的影响研究已经取得了一定的研究进展,但众多的研究中,UV-B辐射增强对植物的影响以及植物的响应并没有取得显示完全一致的结果,同时,关于UV-B辐射增强对植物影响大多局限于植物个体水平之上,对其生理生化及分子调节机制仍有许多值得研究的地方。植物对环境的响应与适应是多方面的,在今后的研究中要结合其他环境因子来综合研究。

参考文献

[1] Farman J C, Gardiner B G, Shanklin J D. Large losses of total ozone in Antarctica reveal seasonal ClO_x/NO_x interaction [J]. Nature,

- 1985, 315:207-210.
- [2] Lumsden P J. Plants and UV-B responses to environmental change [M]. UK Cambridge: Cambridge University Press, 1997.
- [3] 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, 21(2): 249-253. (An L Z, Feng H Y, Wang X L. Effects of enhanced UV-B radiation on the growth of some crops [J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(2): 249-253.)
- [4] 侯扶江, 李广, 贾桂英. 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, 7(4): 321-326. (Hou F J, Li G, Ben G Y. 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, 2001, 7(4): 321-326.)
- [5] Johanson U C, Gehrke L, Björn O, Callaghan T V. The effects of enhanced UV-B radiation on the growth of dwarf shrubs in a subarctic heathland [J]. Functional Ecology, 1995, 9: 713-719.
- [6] Biggs R H, Smith S V. Effects of ultraviolet-B radiation enhancements under field conditions [M] // UV-B Biological and Climatic Effects Research (BACER), Final Report, 1978.
- [7] Dai Q J, Peng S, Chavez A Q, et al. Intraspecific responses of 188 rice cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation [J]. Environmental and Experimental Botany, 1994, 34: 433-442.
- [8] Mark U, Tevini M. Combination effects of UV-B radiation and temperature on sunflower and maize seedlings [J]. Journal of Plant Physiology, 1996, 148(1-2): 49-56.
- [9] Barnes P W, Flint S D, Caldwell M M. Morphological response of crop and weed species of different growth forms to UV-B radiation [J]. American Journal of Botany, 1990, 77(10): 1354-1360.
- [10] 强维亚, 杨晖, 陈拓, 等. 镉和增强紫外线-B辐射复合作用对大豆生长的影响 [J]. 应用生态学报, 2004, 15(4): 697-700. (Qiang W Y, Yang H, Chen T, et al. Effect of the combination of cadmium and UV-B radiation on soybean growth [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2004, 15(4): 697-700.)
- [11] 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, 22(4): 845-850. (Feng H Y, An L Z, Chen T et al. Intraspecific difference of soybean in response to enhanced UV-B radiation [J]. Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica, 2002, 22(4): 845-850.)
- [12] Teramura A H. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants [J]. Physiology Plant, 1983, 58: 415-427.
- [13] 赵福庚, 何龙飞, 罗庆云. 植物逆境生理生态学 [M]. 北京: 化学工业出版社出版, (第一版) 2004: 114-115. (Zhao F G, He L F, Luo Q Y. Study in Plant Stress Eco-physiology [M]. Chemistry Industry Publishing Company, (First Edition), 2004: 114-115.)
- [14] 冯虎元, 陈拓, 徐世建, 等. UV-B辐射对大豆生长、产量和稳定碳同位素组成的影响 [J]. 植物学报, 2001, 43(7): 709-713. (Feng H Y, Chen T, Xu S J, et al. Effect of enhanced UV-B radiation on growth, yield and stable carbon isotope composition in *Gly-*

- cine max* cultivars [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43 (7) : 709-713.)
- [15] 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. (Chen J J, Zu Y Q, Chen H Y, Li Y. Influence of enhanced UV-B radiation on growth and biomass allocation of twenty soybean cultivars [J]. *Journal of Agro-environment Science*, 2004, 23 (1) : 29-33.)
- [16] 强维亚, 陈拓, 汤红官, 等. Cd 胁迫和增强 UV-B 辐射对大豆根系分泌物的影响 [J]. *植物生态学报*, 2003, 27 (3) : 293-298. (Qiang W Y, Chen T, Tang H G, et al. Effect of cadmium and enhanced UV-B radiation on soybean root excretion [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27 (3) : 293-298.)
- [17] Teramura A H, Sullivan J H. Potential effects of increased solar UV-B on global plant productivity [M] // Riklis E. *Photobiology*, New York: Plenum Press, 1991: 625-634.
- [18] 岳明, 王勋陵. 紫外-B 辐射增强对小麦和燕麦繁殖特性影响的研究 [J]. *中国环境科学*, 1998, 18 (1) : 68-71. (Yue M, Wang X L. A preliminary study of the responses of wheat and oat reproductive characteristics to enhanced UV-B radiation [J]. *China Environmental Science*, 1998, 18 (1) : 68-71.)
- [19] Kim H Y, Kobayashi K, Nouchi I, et al. Enhanced UV-B radiation has little effect on growth, delta-¹³C values and pigments of pot-grown rice (*Oryza sativa*) in the field [J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 96 (1) : 1-5.
- [20] Caldwell M M, Bjorn L O, Bormann J F, et al. Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology*, 1998, 46: 40-52.
- [21] Klironomos J N, M F Allen. UV-B mediated changes in below-ground communities associated with the roots of *Acer Saccharum* [J]. *Functional Ecology*, 1995 (9) : 923-930.
- [22] 郑有飞, 杨志敏, 颜景义. 作物对太阳紫外线辐射增加的生物效应及其评估 [J]. *应用生态学报*, 1996, 7 (1) : 107-109. (Zhen Y F, Yang Z M, Yan J Y. Biological response of crops on enhanced solar ultraviolet radiation and its estimation [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1996, 7 (1) : 107-109.)
- [23] Mepsted R, Paul N D, Stephen J, et al. Effects of enhanced UV-B radiation on pea (*Pisum sativum* L.) grown under field conditions in the UK [J]. *Global Change Biology*, 1996, 2: 325-334
- [24] Ziskal H, Teramura A H, Sullivan J H. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UN-B radiation [J]. *American Journal of Botany*, 1992, 79: 863-871.
- [25] 王传海, 郑有飞, 万长建, 等. 紫外辐射增加对作物种子发芽及幼苗生长的影响 [J]. *中国农业气象*, 2000, (21) 3: 33-35. (Wang C H, Zhen Y F, Wang C J. Effects of enhanced UV-B radiation on seed germination and growth of seedling [J]. *Agricultural Meteorology*, 2000, (21) 3: 33-35.)
- [26] 杨志敏, 颜景义, 郑有飞. 紫外线辐射增加对大豆光合作用和生长的影响 [J]. *生态学报*, 1996, 16 (2) : 154-159. (Yang Z M, Yan J Y, Zheng Y F. Effects of elevated ultraviolet radiation on the growth and photosynthesis of soybean [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16 (2) : 154-159.)
- [27] Lingakumar K, Amudha P, Kulandaivelu G. Exclusion of solar UV-B (280-315nm) radiation on vegetative growth and photosynthetic activities in *Vigna unguiculata* L [J]. *Plant Science*, 1999, 148: 97-103.
- [28] Well E. Regulation der flavonoid biosynthesis durch ultraviolet light under phytochrom in Gellkulturen und Keimlingen Von Petersille [J]. *Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*, 1974, 87: 267.
- [29] 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. (Li Y, Wang X L. The effect of enhanced UV-B radiation on the physiological indicator, yield and quality of wheat [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 1998, 18 (5) : 504-509.)
- [30] Mirecki R M, Teramura A H. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean V. The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic photon flux density during and after leaf expansion [J]. *Plant Physiology*, 1984, 74: 475-480.
- [31] 周党卫, 韩发, 滕中华. UV-B 辐射增加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, 22 (4) : 1004-1010. (Zhou D W, Han F, Teng Z H. Advance of plant response and adaptation under enhanced UV-B radiation and the effect of enhanced UV-B on plant photosynthesis [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, 22 (4) : 1004-1010.)
- [32] Arnold W. The effect of ultraviolet light on photosynthesis [J]. *The Journal of General Physiology*, 1933, 17: 135-143.
- [33] Tevini M, Braun J, Fieser G. The protective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet-B radiation [J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1991, 53: 329-333.
- [34] 戴浩, 周青. Ce (III) 对 UV-B 胁迫下大豆幼苗光呼吸的影响 [J]. *中国农业气象*, 2008, 29 (2) : 154-156. (Dai H, Zhou Q. Influence of cerium (Ce³⁺) on photorespiration of soybean seedling under supplementary UV-B radiation stress [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2008, 29 (2) : 154-156.)
- [35] 彭倩, 周青, 叶亚新等. La (III) 对 UV- 辐射胁迫下大豆幼苗光氧化作用的影响 [J]. *中国农业气象*, 2007, 28 (4) : 386-388 (Peng Q, Zhou Q, Ye Y X, Lu D Y. Influence of La on light oxidation of soybean seedling under ultraviolet-B stress [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2007, 28 (4) : 386-388.)
- [36] Teramura A H, Ziska L H, Szein A E. Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation [J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, 83: 373-380.
- [37] Vu C V, Jr Allen L H, Garrard L A. Effects of supplemental UV-B radiation on growth and leaf photosynthetic reactions of soybean *Glycine-max* cultivar Bragg [J]. *Physiologia Plantarum*, 1981, 52 (3) : 353-362.
- [38] 赵平, 曾小平, 孙谷畴. 陆生植物对 UV-B 辐射增量响应研究进展 [J]. *应用与环境生物学报*, 2004, 10 (1) : 122-127. (Zhao P, Zeng X P, Sun G S. A review: response of terrestrial plants to en-

hanced UV-B radiation [J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2004, 10(1): 122-127.)

[39] Brandle J R, Cappell W S, Sisson W B, et al. Net photosynthesis electron transports capacity and ultra-structure of *Pisum sativum* L. exposed to UV-B radiation [J]. Plant Physiology, 1977, 60: 165-169.

[40] Larkum A W D, Wood W F. The effect of UV-B radiation on photosynthesis and respiration of phytoplankton, benthic macroalgae and seagrasses [J]. Photosynthetic Research, 1993, 36(1): 17-23.

[41] 侯扶江, 贲桂英. 紫外线-B 辐射对 3 种植物幼苗光合作用和呼吸作用的影响研究初报 [J]. 草业学报, 1998, 7(3): 77-79. (Hou F J, Ben G Y. A elementary study on the effect of UV-B radiation on three plant seedlings photosynthesis and respiration [J]. Acta Prataculturae Sinica, 1998, 7(3): 77-79.)

[42] EL- Manssey H, Salisbury F B. Biochemical response of leaves to ultraviolet radiation [J]. Radiation Botany, 1971, 11: 326-335.

[43] Negash L, Bjorn L O. Stomatal closure by ultraviolet radiation [J]. Physiologia Plantarum, 1986, 66: 360-364.

[44] Strid A, Robert J. Alterations in pigment content in leaves of *Pisum sativum* after exposure to supplementary UV-B [J]. Plant and Cell Physiology, 1992, 33(7): 1015-1023.

[45] Teramura A H, Sullivan J H, Ziska L H. Interaction of elevated ultraviolet-B radiation and CO₂ on productivity and photosynthetic characteristics in wheat, rice and soybean [J]. Plant Physiology, 1990, 94: 470-475.

[46] Gabersšöik A, Vončina M, Trošt T. Growth and production of buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) treated with reduced, ambient, and enhanced UV-B radiation [J]. Journal of Photochemistry and Photobiology (B): Biology, 2002, 66: 30-36.

[47] 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. (Shi S B, Ben G Y, Han F. UV-B radiation status in different altitude and UV-B absorb matter content analysis in plant leaf [J]. Acta Phytocologica Sinica, 1999, 23(6): 529-535.)

[48] Beggs C G, Wellmann E. Photocontrol of flavonoid biosynthesis [M] // Kendrick R E, G H Kronenberg. Phormorphogenesis in plants, Vol. 2. Dordrecht; Kluwer Academic, 1994: 733-750.

[49] Fiscus E L, Booker F L. Is increase UV-B a threat to crop photosynthesis and productivity [J]. Photosynthesis Research, 1995, 43(2): 81-92.

[50] Robberecht R, Caldwell M M. Leaf epidermal transmittance of ultraviolet radiation and its implications for plant sensitivity to ultraviolet-radiation induced injury [J]. Oecologia, 1987, 32: 277-287.

[51] 向丽, 周青, 叶亚新. La(III) 对 UV-B 辐射胁迫下大豆幼苗类黄酮清除自由基影响 [J]. 稀土, 2009, 30(1): 86-90. (Xiang L, Zhou Q, Ye Y X. Effect of lanthanum on flavonoid restraining free radical in soybean seedling under ultraviolet-B stress [J]. Chinese Rare Earths, 2009, 30(1): 86-90.)

[52] Li J, Ou-Lee T M, Raba R. Arabidopsis flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation [J]. Plant Cell, 1993, 5: 171-179.

[53] Murali N S, Teramura A H. Intraspecific difference in *Cucumis sativus* sensitivity to ultraviolet-B radiation [J]. Physiology Plant, 1986, 68: 673-677.

[54] 林植芳, 林桂珠, 彭长连. 亚热带植物叶片 UV-B 吸收化合物的积累 [J]. 生态学报, 1998, 18(1): 90-95. (Lin Z F, Lin G Z, Peng C L. The accumulation of UV-B absorbing compounds in leaves of subtropical plants [J]. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(1): 90-95.)

[55] Murali N S, Teramura A H. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean VI. Influence of phosphorus nutrition on growth and flavonoid content [J]. Physiology Plant, 1985, 63: 413-419.

(上接第 1096 页)

[72] 赵丽梅, 孙寰, 黄梅, 等. 大豆结实率与花粉败育率之间的关系 [J]. 大豆科学, 2004, 23(4): 249-252. (Zhao L M, Sun H, Huang M, et al. The relationship between seed setting rate and pollen sterility rate for soybean [J]. Soybean Science, 2004, 23(4): 249-252.)

[73] 黄志平, 张磊, 戴瓯和, 等. 大豆雄性不育系 W931A 种子活力及提高出苗率的研究 [J]. 大豆科学, 2001, 20(3): 238-240. (Huang Z P, Zhang L, Dai O H, et al. Study on seed vigor and emergence of soybean male sterile line W931A [J]. Soybean Science, 2001, 20(3): 238-240.)

[74] 戴瓯和, 张磊, 黄志平, 等. M 型杂交大豆新组合 HS9816 高产原因及栽培技术研究 [J]. 大豆科学, 2003, 22(3): 181-185. (Dai O H, Zhang L, Huang Z P, et al. Study on the reasons and

cultivation technology for high yield of M hybrid soybean HS9816 [J]. Soybean Science, 2003, 22(3): 181-185.)

[75] 闫晓艳, 邱强, 石一鸣, 等. 杂交大豆高产种植方式及合理群体结构的研究 [J]. 吉林农业科学, 2007, 32(5): 3-8. (Yan X Y, Qiu Q, Shi Y M, et al. Studies on planting patterns with high yielding and its rational population structure in hybrid soybean [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2007, 32(5): 3-8.)

[76] 胡晨, 黄志平, 张亚丽, 等. 氮肥施用对杂交大豆生育特性及产量的影响 [J]. 安徽农业科学, 2007, 35(22): 6745-6746. (Hu C, Huang Z P, Zhang Y L, et al. Effects of nitrogen fertilizer application on the development characteristics and yield of hybrid soybean [J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2007, 35(22): 6745-6746.)