

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201902026

周璇, 贾志鹏, 王娟, 等. 肋果沙棘幼苗抗氧化酶系统及总黄酮对 UV-B 辐射增强的响应 [J]. 广西植物, 2020, 40(11): 1595–1601.
ZHOU X, JIA ZP, WANG J, et al. Response of antioxidant enzyme system and total flavonoid of woody plant *Hippophae neurocarpa* seedlings to enhanced UV-B radiation [J]. *Guihaia*, 2020, 40(11): 1595–1601.

肋果沙棘幼苗抗氧化酶系统及总黄酮 对 UV-B 辐射增强的响应

周璇, 贾志鹏, 王娟, 杜梅娜, 苏雪*

(西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘要: 该文以青藏高原特有木本植物肋果沙棘为材料, 在 $62 \mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$ 的 UV-B 辐射强度下, 分别测定处理了 0~6 d 幼苗叶片的氧化损伤程度、抗氧化系统酶活性和总黄酮含量及其抗氧化活性, 以探究肋果沙棘对 UV-B 辐射的生理生态响应机制。结果表明: 随 UV-B 辐射时间的增加, 肋果沙棘幼苗过氧化氢含量 (H_2O_2) 和膜脂过氧化产物 (MDA) 显著增加; 抗氧化系统酶中过氧化氢酶 (CAT) 活性显著升高; 过氧化物酶 (POD)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性呈先降后升的趋势, 且活性均显著低于对照, 超氧化物歧化酶 (SOD) 活性无明显变化; 总黄酮含量随辐射时间的积累显著增加, 作为非酶抗氧化物质的总黄酮对 1, 1-二苯基-2-苦基肼 (DPPH) 的清除率与其含量变化具有显著正相关关系。综上结果表明, 肋果沙棘幼苗在抵御该辐射产生的氧化损伤中, 通过提高 CAT 活性及增加总黄酮含量来抵御辐射造成的氧化损伤。

关键词: 木本植物, 肋果沙棘, UV-B 辐射, 抗氧化酶系统, 总黄酮

中图分类号: Q945 文献标识码: A

文章编号: 1000-3142(2020)11-1595-07

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Response of antioxidant enzyme system and total flavonoid of woody plant *Hippophae neurocarpa* seedlings to enhanced UV-B radiation

ZHOU Xuan, JIA Zhipeng, WANG Juan, DU Meina, SU Xue*

(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: *Hippophae neurocarpa*, a woody plant endemic to the Qinghai-Tibet Plateau, were used as materials to determine the degree of oxidative damage, activity of antioxidant system enzyme, content of total flavonoid in leaves and its antioxidant activity under UV-B radiation intensity of $62 \mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$ under UV-B radiation treatment for 0–6 d, to explore the physiological and ecological response mechanism of *H. neurocarpa* to UV-B radiation. The results were as

收稿日期: 2019-04-03

基金项目: 国家自然科学基金(31660060) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31660060)].

作者简介: 周璇(1993-), 女, 甘肃张掖人, 硕士研究生, 研究方向为进化生态学, (E-mail) 312321175@qq.com。

*通信作者: 苏雪, 硕士, 副教授, 研究方向为植物繁殖生态学, (E-mail) suxue@nwnu.edu.cn。

follows: With the increasement of UV-B radiation time, the contents of hydrogen peroxide (H_2O_2) and membrane lipid peroxidation product (MDA) increase significantly; The activity of catalase (CAT) in antioxidant system enzyme increased significantly; The activities of peroxidase (POD) and ascorbate peroxidase (APX) decreased first and then increased, and the activities were significantly lower than that the control check, while the activity of superoxide dismutase (SOD) has no significant changes; The content of total flavonoid increased significantly with the accumulation of radiation time, the total flavonoid as non-enzymatic antioxidants had a significant positive correlation with clearance rate of 1, 1-Diphenyl-2-Picrylhydrazyl (DPPH) and its content changes. The above results indicate that the *H. neurocarpa* resist the oxidative damage caused by radiation mainly depends on the improvement of the CAT activity and the increase of the content of total flavonoid. The results of the experiment provide a theoretical reference for understanding the countermeasures of woody plants like *H. neurocarpa* grown on the Qinghai-Tibet Plateau for adapting to UV-B radiation.

Key words: woody plant, *Hippophae neurocarpa*, UV-B radiation, antioxidant enzyme system, total flavonoid

近 40 年来,臭氧层一直受到人为的化学扰动 (Portmann et al., 2012)。据统计,全球范围内的臭氧浓度在过去的 20 年内已减少 2%~3%,南极地区的减少量已达 50%,且臭氧层空洞仍在继续扩大(方茨等,2018),而臭氧层变薄会导致到达地球表面的 UV-B (280~320 nm) 辐射增强,这已引起了国内外研究者的高度关注。尽管 UV-B 辐射是太阳辐射中极小的一部分,但它具有的能量极高,即便是微量的增加,也足以对植物生存及全球生态系统带来严重的影响(蒲晓宏等,2017)。增强的 UV-B 辐射会导致植物出现矮化、叶面积减小、叶片卷曲、叶片厚度增加、节间缩短等形态方面的变化(Shi et al., 2004);也会造成多数植物花粉萌发和花粉管生长受到不同程度的抑制(Llorens et al., 2015)、细胞活性氧(ROS)水平增加、叶片中紫外吸收物含量增加、光合作用减弱等生理生化方面的影响;在分子水平上影响植物体内蛋白质的合成与分解、造成 DNA 损伤等;使生态系统中群落结构和物种多样性发生改变等。植物为抵御 UV-B 辐射带来的伤害,就必须及时有效地做出相应的适应性反应。许多针对此方面已开展的研究工作表明,植物不仅可以通过抗氧化酶系统的调节以降低 UV-B 对其产生的氧化损伤(王园等,2017;褚润等,2018),还会促进以黄酮类化合物为主的次生代谢产物的合成,来吸收紫外辐射、发挥抗氧化作用(Tegelberg et al., 2004;李元等,2006;田向军等,2007)。然而,国内外此类研

究多在草本植物中开展。UV-B 为短波光,会产生漫射性辐射,木本植物植株因较草本植物高大,且世代时间长,所以比草本植物受到的辐射量大,次生代谢产物的积累量大(Lin et al., 1998),这种特点可能会造成木本植物和草本植物不完全相同的响应机制,因此开展木本植物的相关研究对揭示植物响应 UV-B 辐射的机制具有重要的意义。

高山、高原等全球高 UV-B 辐射量地区受到的紫外辐射要比同纬度其他地区强很多。青藏高原是世界第三极,也是臭氧递减的强中心之一(刘煜和李维亮,2001;薛志航等,2018),以生存分布于此的生物为材料展开相关研究,对于理解植物抵抗 UV-B 辐射的生理生态响应机制也具有独特的价值。肋果沙棘(*Hippophae neurocarpa*)是胡颓子科沙棘属(*Hippophae* L.)雌雄异株的落叶灌木,喜光照,仅分布于青藏高原海拔 2 800~4 300 m 的河流沿岸、河滩及沟谷,具有重要的经济 and 水土保持价值(廉永善,2000;Sun et al., 2002)。作为长期生活于强紫外辐射环境中的特有木本植物,如何适应这一胁迫条件?其叶片中富含的黄酮类化合物是否在其适应强紫外辐射方面发挥着重要作用?这些问题值得我们去探究。所以本文将对增强 UV-B 辐射下肋果沙棘幼苗叶片的氧化损伤和抗氧化机制进行研究分析,以助于我们了解肋果沙棘等生长于青藏高原的植物对 UV-B 辐射的生理响应及适应机制,进一步揭示木本植物对 UV-B 辐射的适应对策,同时这对于肋果沙棘资源的保

护与开发利用具有理论参考价值。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

本实验通过对肋果沙棘种子进行室内培养, 以其幼苗叶片作为研究对象。选取颗粒饱满、大小均一的肋果沙棘种子, 种植于直径 11 cm 的塑料花盆内, 培养基质为蛭石: 草炭土: 珍珠岩 = 2: 1: 1, 每盆 8 颗, 在植物培养室内培养, 昼夜温度 26 ℃/22 ℃, 保持水分充足, 每天光照 14 h, 光强 7 000 lx。供试肋果沙棘种子于 2016 年 10 月采自青海省海北藏族自治州祁连县野牛沟, 地理位置为 100°14'39" E、38°20'41" N, 海拔 2 936 m。

1.2 UV-B 辐射增强处理

待肋果沙棘幼苗长至 20 片真叶时, 选取长势一致的幼苗, 随机分配为对照组 (CK) 和 UV-B 处理组 (T) 2 个实验组, 处理组 (T) 在对照组 (CK) 基础上, 进行 UV-B 辐射增强处理。UV-B 辐射光源为国产紫外灯管 (UV-B 313), 将紫外灯管垂直悬挂于培养材料正上方, 辐射强度为 $62 \mu\text{W} \cdot \text{cm}^{-2}$, 以模拟海北地区 7 月份 UV-B 辐射全天平均值增强 30%, 每天处理 8 h (8:30—16:30)。随植物生长的高度, 随时调整灯管的高度以保持植物所受紫外辐射强度的一致, 辐射剂量由 UV-B 辐射照度计测得。于辐射处理的第 0、1、2、3、4、5、6 天在同一时间取样, 进行实验指标的测定, 每个指标 3 个生物学重复。

1.3 测定指标与方法

(1) H_2O_2 的测定: 称取 0.1 g 鲜叶加入 2 mL 丙酮进行研磨, 然后参照 Patterson et al. (1984) 的方法进行测定。(2) MDA 采用 Aravind & Prasad (2003) 的方法并略加修改。(3) 抗氧化系统酶活性的测定: CAT 活性采用紫外吸收法, 酶活性用每分钟 A240 减少 0.01 的酶量为 1 个酶活单位 (孙群和胡景江, 2006); SOD 活性和 POD 活性分别采用 NBT 光还原抑制法和愈创木酚显色法 (张蜀秋等, 2011); APX 活性的测定参考 Nakano & Asada (1981) 的方法, 并略加修改。(4) 总黄酮的提取采用超声法: 乙醇体积分数 65%、提取时间 40

min、料液比 1: 25 ($\text{g} \cdot \text{mL}^{-1}$)、功率 40%、温度 75 ℃, 测定参考曹群华等 (2004) 的方法。(5) 总黄酮对 DPPH 自由基清除率的测定参考张晓璐和徐凯宏 (2008) 的方法。

1.4 数据分析

采用 Excel 365 整理数据, SPSS 17.0 进行相关性分析, Origin 7.5 进行双样品 *t* 检验, $P < 0.05$ 差异显著。

2 结果与分析

2.1 过氧化氢和膜脂过氧化程度对不同辐射时间的响应

增强 UV-B 辐射, 显著加剧了肋果沙棘叶片中 H_2O_2 含量及膜脂过氧化程度 (MDA 含量), 在辐射 1 d 时, 与 CK 相比差异不明显, 之后随辐射时间的延长, H_2O_2 和 MDA 含量总体呈上升趋势, 且均在辐射 2 d 后出现显著升高现象, 于 6 d 后达到最高值, 分别与 CK 相比增加了 107.9% 和 48.6% (图 1: A, B)。

2.2 抗氧化酶活性对不同辐射时间的响应

随着 UV-B 胁迫时间的增加, 4 种抗氧化酶表现出不同的变化规律。SOD 活性只在辐射 1~2 d 时有明显提高, 在 3 d 开始与 CK 相比无显著差异, 维持于平稳状态 (图 2: A)。CAT 活性在辐射处理后逐渐升高, 并于 2 d 后上升速度加快, 随辐射时间的延长, 于 6 d 时达到最高值, 较 CK 增加了 31.8% (图 2: B)。而 APX、POD 在 UV-B 辐射处理下活性明显降低, 分别于 5 d 和 4 d 达到最低值, 较 CK 降低了 40%、82.6%, 虽在后期其活性有所回升, 但均显著低于 CK, 且 POD 的活性变化较 APX 更为敏感 (图 2: C, D)。

2.3 总黄酮含量对不同辐射时间的响应

UV-B 辐射对肋果沙棘幼苗叶片中总黄酮含量的积累具有显著影响, 在辐射处理期间, 其含量随辐射时间的延长呈先升高后降低的变化趋势, 且均显著高于处理前的水平, 并于辐射 5 d 达到最大值, 较 CK 增加了 35.5%, 但随辐射时间的延长, 在辐射 6 d 时较辐射 5 d 下降了 9% (图 3)。

2.4 不同辐射时间下总黄酮对 DPPH 自由基的清除率

通过对肋果沙棘幼苗叶片中总黄酮的抗氧化

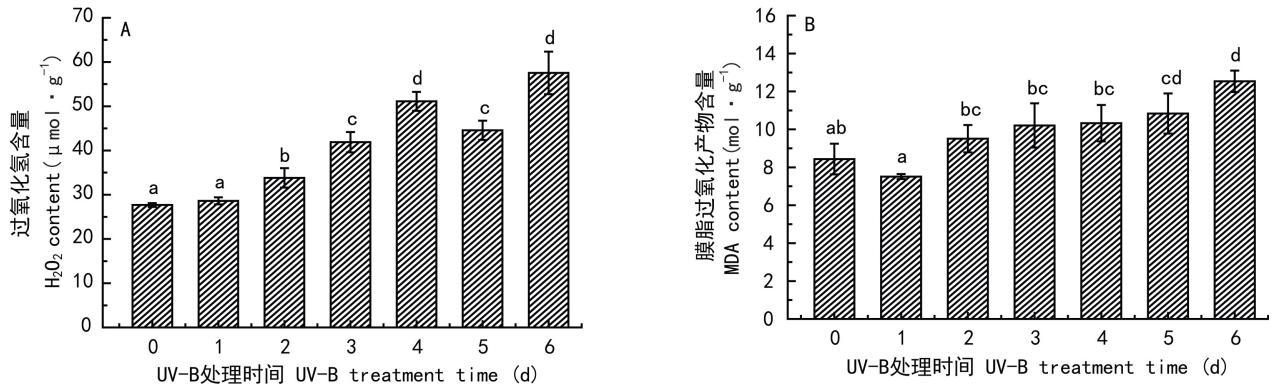


图 1 不同时间的 UV-B 处理对肋果沙棘幼苗叶片 H₂O₂ 和 MDA 含量的影响

Fig. 1 Effects of UV-B treatment at different time on H₂O₂ and MDA contents in leaves of *Hippophae neurocarpa* seedling

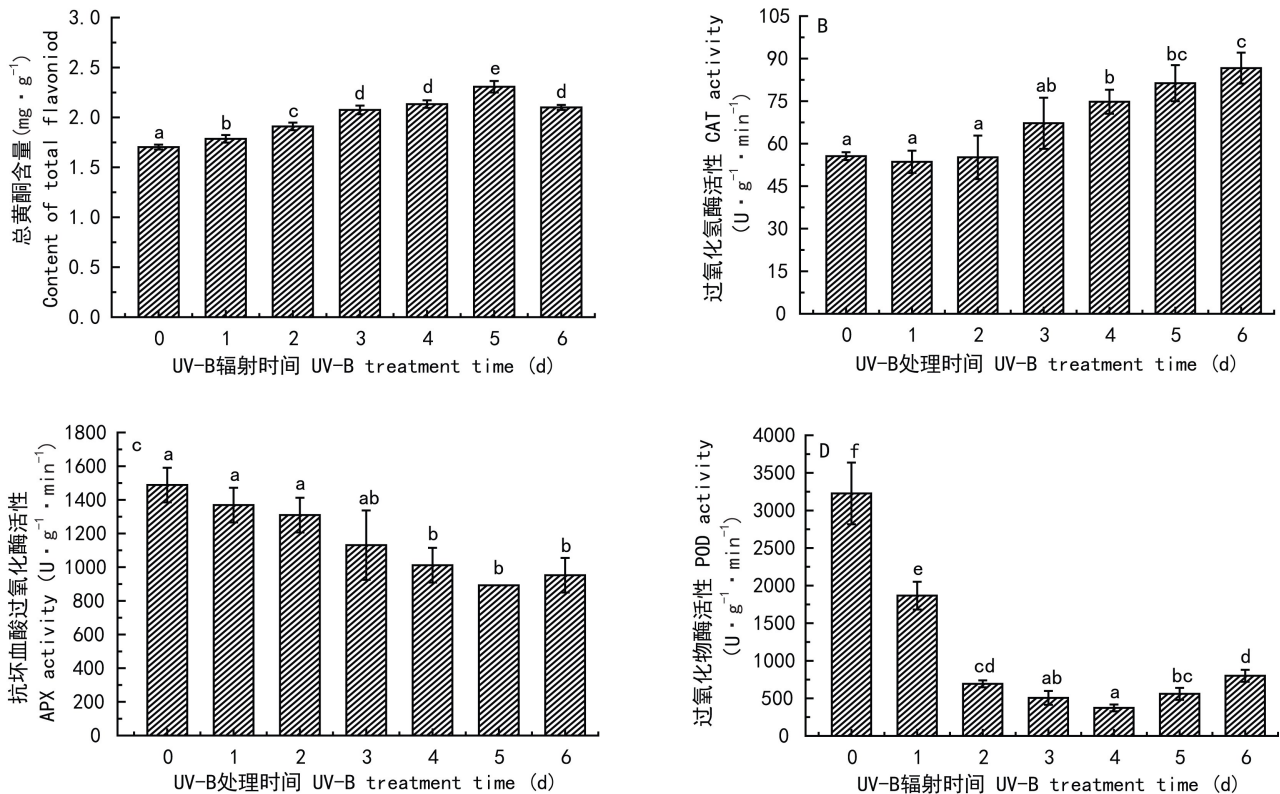


图 2 不同时间的 UV-B 处理对肋果沙棘幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

Fig. 2 Effects of UV-B treatment at different time on antioxidant enzyme activity in leaves of *Hippophae neurocarpa* seedling

活性进行研究,发现不同辐射时间下总黄酮对清除 DPPH 自由基的能力有显著差异。如图 4 所示,总黄酮对 DPPH 自由基的清除率随辐射时间的延长明显上升,在辐射处理 3~5 d 时,清除率趋于平稳

且显著高于其他处理时间,并于 4 d 时达到最大值,清除率为 85.7%,较 CK 提高 8.2%。通过相关性分析表明,不同辐射时间下 DPPH 自由基的清除率与总黄酮含量之间呈显著的正相关关系。

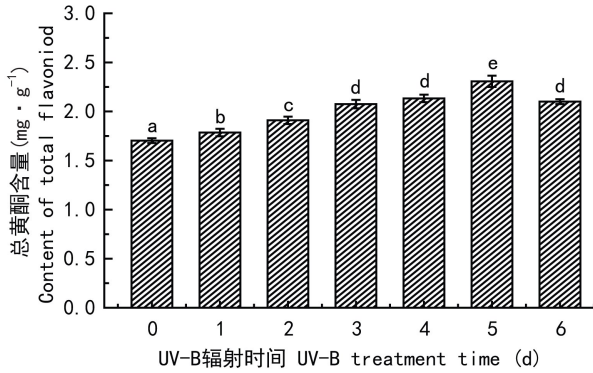


图3 不同时间的 UV-B 处理对肋果沙棘幼苗叶片总黄酮含量的影响

Fig. 3 Effects of UV-B treatment at different time on total flavonoid content in leaves of *Hippophae neurocarpa* seedling

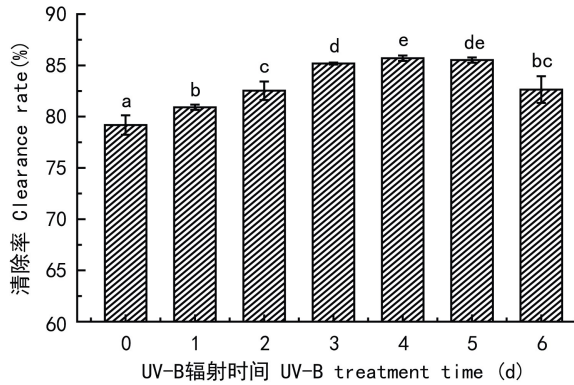


图4 不同时间 UV-B 处理下肋果沙棘幼苗叶片总黄酮清除 DPPH 自由基的能力

Fig. 4 Abilities of scavenging DPPH free radicals by total flavonoid from leaves of *Hippophae neurocarpa* seedling under UV-B treatment at different time

3 讨论与结论

肋果沙棘幼苗叶片在增强 UV-B 辐射 4 d 后,开始出现卷曲、轻度萎蔫、叶缘褪绿的现象,且表现出积累效应。植物叶片是对 UV-B、干旱、低温等逆境较为敏感的器官,叶片会快速直接地作出响应。但当遭受到胁迫时,在植物的形态结构还未发生明显可见的变化前,其体内 ROS 就已发生消失平衡,诱导 H₂O₂ 等活性氧含量增加,诱发膜脂过氧化,出现 MDA 积累,进而造成氧化损伤。与高欣(2015)和魏

晓雪等(2011)对木本植物的研究结果相似,在本实验中,增强 UV-B 辐射对肋果沙棘幼苗叶片的 H₂O₂ 和 MDA 含量有较大影响,且随 UV-B 辐射的时间延长, H₂O₂ 和 MDA 含量都显著增加。

抗氧化酶系统可直接或间接地去除植物细胞中的 ROS,从而减轻植物细胞受损程度(卡迪尔·阿布都热西提,2018),因此成为植物抵御胁迫的主要防御机制之一。其中存在于植物叶片细胞中不同部位的 SOD、CAT、APX 及 POD,在清除细胞 ROS 的不同阶段发挥着不同作用。SOD 主要存在于细胞质、叶绿体和线粒体中,可以使 O₂^{-·}歧化为 H₂O₂ 和 O₂,是构成植物抵抗氧化应激反应的第一道防线(Alscher et al., 2002; Ding et al., 2010);而主要位于过氧化物体中的 CAT 和 APX 以及 POD,则可消除 H₂O₂。本研究中,肋果沙棘幼苗在 UV-B 辐射下,其叶片 SOD 活性在 1~3 d 较 CK 有所提高,但在辐射后期略有降低然后趋于平稳,与 CK 无显著差异,说明前期的辐射有助于 SOD 提高活力以清除 O₂^{-·},虽在后期其活力略有下降,但仍与对照几乎处于同一水平,同时这种较高的 SOD 活性,也可能是导致肋果沙棘叶片内 H₂O₂ 含量较高的原因之一。CAT 在辐射过程中一直表现为活性增加的趋势,且与对照差异显著,而 POD 和 APX 活性均低于处理前水平,虽在辐射后期有所回升,但仍与对照有显著差异,说明 CAT 在增强 UV-B 辐射持续处理肋果沙棘幼苗的过程中,一直对 ROS 的清除起主要作用,而 POD 和 APX 虽对胁迫产生了一定的适应性反应,但具有一定的局限性。这些结果表明,肋果沙棘幼苗对较高剂量的 UV-B 辐射可能存在一定的耐受性,并能够通过协调各抗氧化酶活性,达到减少 UV-B 辐射对肋果沙棘幼苗产生伤害的目的。

通过次生代谢产生紫外吸收物质是植物除了抗氧化酶系统外的又一抵御 UV-B 辐射伤害的有效防御机制。黄酮类物质主要分布于植物体近茎叶表皮细胞、叶蜡和叶茸毛及新生幼苗或幼叶中,已有研究表明,它不仅是 UV-B 辐射的主要吸收物质,可通过在植物地上部分表皮层的累积以有效减少 UV-B 辐射在表皮层的透过率,而且还可发挥作为自由基(如羟自由基、氧自由基)清除剂等的

抗氧化作用(Anna et al., 2013),协助抗氧化酶系统以共同抵御 UV-B 辐射对植物造成的氧化损伤。而 DPPH 就是一种以氮为中心的稳定的有机自由基,用于评估化合物抗氧化性的强弱(Foh et al., 2010)。前人研究发现,青藏高原特有木本植物肋果沙棘幼苗叶片的总黄酮基础值高于苦荞、铁皮石斛、小麦、彩色马铃薯等一些草本植物(孟朝妮等,2005;董新纯等,2006;张新永等,2009;莫运才等,2015),且增强 UV-B 辐射能够诱导其总黄酮含量增加,Warren et al. (2002)在对其他木本植物的研究中也得到了类似结论,肋果沙棘幼苗叶片的总黄酮含量出现下降,这可能是由于长时间的 UV-B 辐射致使叶片的氧化损伤加剧。在增强 UV-B 辐射处理过程中,不同辐射时间下总黄酮清除 DPPH 自由基的能力随辐射时间的增加而增强,清除率可高达 79.18%~85.70%,并呈现出与总黄酮含量变化一致的趋势,二者具有显著的正相关关系。以上结果表明,增强 UV-B 辐射能促使肋果沙棘幼苗叶片积累总黄酮,此类黄酮化合物除可先行屏蔽一部分紫外辐射外,还可作为自由基的清除剂,参与植物的抗氧化反应,与抗氧化酶系统在抵抗氧化损伤中共同协调发挥作用,从而增强对 UV-B 辐射的抵御能力。肋果沙棘幼苗叶片中较高的总黄酮含量可能是其在高寒强紫外环境下的长期进化形成的适应环境的对策。但当辐射时间进一步延长,会对其叶片细胞产生不可逆的伤害,损伤的积累效应增强,从而造成总黄酮的合成困难。

综上所述,在抗氧化酶系统中,肋果沙棘幼苗以提高 CAT 活性为主要机制,并通过协调各抗氧化酶之间的活性,来降低氧化损伤。而其较高水平的黄酮类物质代谢和积累在吸收紫外辐射和清除自由基方面也起着重要作用。这两大防御机制相互协同发挥作用,以抵抗 UV-B 辐射为其带来的伤害,这可能是肋果沙棘应对高海拔强 UV-B 辐射环境的适应性对策。

参考文献:

ALSCHER RG, ERTURK N, HEATH LS, 2002. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress

- in plants [J]. *J Exp Bot*, 53(372): 1331-1341.
- ANNA KG, ANNA RS, MICHAL G, et al., 2013. Structure and antioxidant activity of polyphenols derived from *Propolis* [J]. *Molecules*, 19(1): 78-101.
- ARAVIND P, PRASAD MNV, 2003. Zinc alleviates cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* L.: A free floating freshwater macrophyte [J]. *Plant Physiol Biochem (Paris)*, 41(4): 391-397.
- CAO QH, QU WJ, LI JG, et al., 2004. Study on purification of total flavonoids from seed residue of *Hippophae rhamnoides* with macroporous resin [J]. *Chin J Chin Mat Med*, 29(3): 255-258. [曹群华,瞿伟菁,李家贵,等,2004. 大孔树脂吸附纯化沙棘籽渣总黄酮的研究 [J]. *中国中药杂志*, 29(3):255-258.]
- CHU R, CHEN NL, HAN GJ, et al., 2018. Effects of enhanced UV-B radiation on growth and physiological characteristics of *Phragmites australis* [J]. *Acta Sci Circum*, 38(5): 2074-2081. [褚润,陈年来,韩国君,等,2018. UV-B 辐射增强对芦苇生长及生理特性的影响 [J]. *环境科学学报*, 38(5): 2074-2081.]
- DING M, HOU P, SHEN X, et al., 2010. Salt-induced expression of genes related to Na^+/K^+ , and ROS homeostasis in leaves of salt-resistant and salt-sensitive poplar species [J]. *Plant Mol Biol*, 73(3): 251-269.
- DONG XC, ZHAO SC, GUO SS, et al., 2006. Role of flavonoids on stress injury and antioxidative enzymes in *Fagopyrum tataricum* seedlings under enhanced UV-B radiation [J]. *J Shandong Agric Univ (Nat Sci Ed)*, 37(2): 157-162. [董新纯,赵世杰,郭珊珊,等,2006. 增强 UV-B 条件下类黄酮与苦荞逆境伤害和抗氧化酶的关系 [J]. *山东农业大学学报(自然科学版)*, 37(2): 157-162.]
- FANG Y, LIU FZ, ZHANG K, et al., 2018. Research advances in effect of enhanced UV-B radiation on growth and development of crops [J]. *Shandong Agric Sci*, 50(6): 183-188. [方荧,刘风珍,张昆,等,2018. UV-B 辐射增强影响作物生长发育的研究进展 [J]. *山东农业科学*, 50(6): 183-188.]
- GAO X, 2015. Effect on physiology and secondary metabolites contents of *Phellodendron amurense* seedlings grown under supplementary UV-B radiation [D]. Harbin: Northeast Forestry University: 12. [高欣,2015. 增补 UV-B 辐射对黄檗幼苗生理及次生代谢产物的含量的影响 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学:12.]
- KADIR A, 2018. Effects of UV-B radiation and salt stress on growth and physiological and biochemical characteristics of two licorice seedlings [D]. Xi'an: Northwest University: 9. [卡迪尔·阿布都热西提,2018. UV-B 辐射与盐胁迫对两种甘草幼苗生长和生理生化特性的影响 [D]. 西安: 西北大学:9.]
- LIAN YS, 2000. Biology and chemistry of *Hippophae* L. [M]. Lanzhou: Gansu Science and Technology Press: 212-220. [廉永善,2000. 沙棘属植物生物学和化学 [M]. 兰州:甘肃省科技出版社:212-220.]
- LLORENS L, BADENES-PÉREZ FR, JULKUNEN-TIITTO R,

- et al., 2015. The role of UV-B radiation in plant sexual reproduction [J]. *Perspect Plant Ecol*, 17(3): 243-254.
- LIN ZF, LIN GH, PENG CL, et al., 1998. The accumulation of UV-B absorbing compounds in leaves of subtropical plants [J]. *Acta Ecol Sin*, 18(1): 90-95.
- LIU Y, LI WL, 2001. Deepening of ozone valley over Tibetan Plateau and its possible influences [J]. *Acta Meteorol Sin*, 59(1): 97-106. [刘煜, 李维亮, 2001. 青藏高原臭氧低谷的加深及其可能的影响 [J]. *气象学报*, 59(1): 97-106.]
- LI Y, ZU YQ, GAO ZH, et al., 2006. Physiological and biochemical effects of UV-B radiation on *Primula malacoides* [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 26(1): 179-182. [李元, 祖艳群, 高召华, 等, 2006. UV-B 辐射对报春花的生理生化效应 [J]. *西北植物学报*, 26(1): 179-182.]
- MENG ZN, LIU C, HE JM, et al., 2005. The effects of increased UV-B radiation, NaCl stress and their combined treatment on the photosynthesis and flavone metabolism in wheat seedlings [J]. *Acta Phot Sin*, 34(12): 1868-1871. [孟朝妮, 刘成, 贺军民, 等, 2005. 增强 UV-B 辐射、NaCl 胁迫及其复合处理对小麦幼苗光合作用及黄酮代谢的影响 [J]. *光子学报*, 34(12): 1868-1871.]
- MO YC, ZENG LJ, HUANG H, et al., 2015. Effects of UV-B radiation on photosynthetic pigments, flavonoids and PAL activity in *Dendrobium officinale* [J]. *Guizhou Agric Sci*, 43(7): 34-37. [莫运才, 曾令杰, 黄涵, 等, 2015. UV-B 辐射对铁皮石斛叶片光合色素、类黄酮及 PAL 酶活性的影响 [J]. *贵州农业科学*, 43(7): 34-37.]
- NAKANO Y, ASADA K, 1980. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in *Spinach chloroplasts* [J]. *Plant Cell Physiol*, 22(5): 867-880.
- PATTERSON BD, MACRAE EA, FERGUSON IB, 1984. Estimation of hydrogen peroxide in plant extracts using titanium(IV) [J]. *Anal Biochem*, 139(2): 487-492.
- PORTMANN RW, DANIEL JS, RAVISHANKARA AR, 2012. Stratospheric ozone depletion due to nitrous oxide: Influences of other gases [J]. *Phil Trans Roy Soc London*, 367(1593): 1256-1264.
- PU XH, YUE XL, AN LZ, 2017. Response and regulation mechanism of plants to UV-B radiation [J]. *Sci Chin Life Sci*, 47(8): 818-828. [蒲晓宏, 岳修乐, 安黎哲, 2017. 植物对 UV-B 辐射的响应与调控机制 [J]. *中国科学: 生命科学*, 47(8): 818-828.]
- SHI SB, ZHU WY, LI HM, et al., 2004. Photosynthesis of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* is not reduced after long-term enhancement of UV-B radiation [J]. *Environ Exp Bot*, 51(1): 75-83.
- SUN K, CHEN XL, MA RJ, et al., 2002. Molecular phylogenetics of *Hippophae* L. (Elaeagnaceae) based on the internal transcribed spacer (ITS) sequences of nr DNA [J]. *Plant Syst Evol*, 235(1-4): 121-134.
- SUN Q, HU JJ, 2006. Research technology of plant physiology [M]. Yangling: Northwest A & F University Press: 165-172. [孙群, 胡景, 2006. 植物生理学研究技术 [M]. 杨凌: 西北农林科技大学出版社: 165-172.]
- TIAN XJ, QIU ZB, LIU X, et al., 2007. Effects of enhanced ultraviolet-B irradiance on the diurnal variation of flavonoids in wheat leaves [J]. *Acta Sci Circum*, 27(3): 516-521. [田向军, 邱宗波, 刘晓, 等, 2007. 增强 UV-B 辐射对小麦叶片黄酮类化合物日变化的影响 [J]. *环境科学学报*, 27(3): 516-521.]
- TEGELBERG R, JULKUNEN-TIITTO R, APHALO PJ, 2004. Red: far-red light ratio and UV-B radiation: Their effects on leaf phenolics and growth of silver birch seedlings [J]. *Plant Cell Environ*, 27(8): 1005-1013.
- WANG Y, DANG YF, ZHANG D, et al., 2017. The dynamic response of enhanced UV-B radiation on *Prunella vulgaris* L. seedlings active ingredients and physiological indexes [J]. *J NW Univ (Nat Sci Ed)*, 47(3): 414-421. [王园, 党悦方, 张典, 等, 2017. 夏枯草幼苗中有效成分与生理指标对增强 UV-B 辐射的动态响应 [J]. *西北大学学报(自然科学版)*, 47(3): 414-421.]
- WARREN JM, BASSMAN JH, MATTINSON DS, et al., 2002. Alteration of foliar flavonoid chemistry induced by enhanced UV-B radiation in field-grown *Pinus ponderosa*, *Quercus rubra* and *Pseudotsuga menziesii* [J]. *J Photoch Photobiol B*, 66(2): 125-133.
- WEI XX, YU JH, LI DW, et al., 2011. Effects of elevated UV-B radiation on lipid peroxidation and antioxidant system in needles of *Pinus koraiensis* seedling [J]. *Sci Silv Sin*, 47(5): 54-59. [魏晓雪, 于景华, 李德文, 等, 2011. UV-B 辐射增强对红松幼苗针叶脂质过氧化及抗氧化系统的影响 [J]. *林业科学*, 47(5): 54-59.]
- XUE ZH, DENG C, SUN Y, 2018. Temporal and spatial distribution characteristics of ozone over the Tibetan Plateau [J]. *J Chengdu Univ Inform Technol*, 33(4): 464-469. [薛志航, 邓创, 孙一, 2018. 青藏高原上空臭氧时空分布特征 [J]. *成都信息工程大学学报*, 33(4): 464-469.]
- ZHANG SQ, HAN YZ, LI Y, 2011. Techniques for plant physiology experiment [M]. Beijing: Science Press: 191-194. [张蜀秋, 韩玉珍, 李云, 2011. 植物生理学实验技术教程 [M]. 北京: 科学出版社: 191-194.]
- ZHANG XL, XU KH, 2008. Study on DPPH and superoxide free radical scavenging capacity of total flavonoids from *Hawthorn* leaves [J]. *For Sci Technol*: 33(5): 51-54. [张晓璐, 徐凯宏, 2008. 山楂叶总黄酮清除 DPPH 和超氧阴离子自由基的活性研究 [J]. *林业科技*, 33(5): 51-54.]
- ZHANG XY, GUO HC, AI XM, et al., 2009. Effects of supplemental ultraviolet-b radiation on the physiological and bio-chemical characteristics of chromatic potato [J]. *Ecol Environ Sci*, 18(2): 664-668. [张新永, 郭华春, 艾星梅, 等, 2009. 增强 UVB 辐射对彩色马铃薯相关生理生化特性的影响 [J]. *生态环境学报*, 18(2): 664-668.]