

UV-B 辐射药用植物的生物学效应及其潜在应用

刘 霄¹ 张 楠^{1,2} 杜 艳^{1,3} 周利斌^{1,3,4}

¹ (中国科学院近代物理研究所 兰州 730000)

² (甘肃农业大学 兰州 730070)

³ (中国科学院大学 北京 100049)

⁴ (中国科学院近代物理研究所 重离子科学与技术全国重点实验室 兰州 730000)

摘要 次生代谢产物的积累是决定中药材品质的关键因素,在药用植物由野生走向人工栽培的过程中,药效成分下降和质量不稳定的问题日益显现。紫外线B(Ultraviolet radiation B, UV-B)照射能够诱导植物内源性保护物质产生,进而改变植物次生代谢产物的合成。因此,研究UV-B如何影响药用植物次生代谢产物的积累及作用机制是当下热点之一。本文基于UV-B照射影响药用植物的生长发育、生理生化、次生代谢物积累和植物胁迫耐受性诱导等方面的最新研究报告,系统总结了药用植物对UV-B辐射的应答策略,以及UV-B辐射诱发的生物学效应,探讨了UV-B在刺激药用植物次生代谢产物合成及增强植物逆境胁迫抗性中的应用,指出当前研究中存在的挑战与不足,并对该领域的未来发展提出了设想,旨在为UV-B辐射在提升药用植物次生代谢产物积累及增强逆境耐受性的应用实践提供理论支撑。

关键词 紫外线B (UV-B), 药用植物, 胁迫响应, 次生代谢, 多组学

中图分类号 Q691

DOI: 10.11889/j.1000-3436.2024-0080

CSTR: 32195.14.j.JRRRP.1000-3436.2024-0080

引用该文:

刘霄, 张楠, 杜艳, 等. UV-B辐射药用植物的生物学效应及其潜在应用[J]. 辐射研究与辐射工艺学报, 2025, 43(2): 020101. DOI: 10.11889/j.1000-3436.2024-0080.

LIU Xiao, ZHANG Nan, DU Yan, *et al.* Biological effects and potential applications of UV-B radiation on medicinal plants[J]. Journal of Radiation Research and Radiation Processing, 2025, 43(2): 020101. DOI: 10.11889/j.1000-3436.2024-0080.



基金资助: 国家重点研发计划(2022YFD1200705)、核技术研发科研项目“核技术高效诱变作物新品种与示范”与内蒙古自治区自然科学基金重点项目(2024ZD23)资助

第一作者: 刘霄, 女, 1995年11月出生, 2023年于中国科学院大学获博士学位

通信作者: 周利斌, 博士, 研究员, E-mail: libinzhou@impcas.ac.cn

收稿日期: 初稿 2024-09-26; 修回 2024-11-17

Supported by the National Key Research and Development Program (2022YFD1200705), the High-efficiency Mutagenesis of New Crop Varieties Using Nuclear Technology and Demonstration and the Inner Mongolia National Science Foundation (2024ZD23)

First author: LIU Xiao (female) was born in November 1995, obtained her doctoral degree from University of Chinese Academy of Sciences

Corresponding author: ZHOU Libin, doctoral degree, professor, E-mail: libinzhou@impcas.ac.cn

Received 26 September 2024; accepted 17 November 2024

Biological effects and potential applications of UV-B radiation on medicinal plants

LIU Xiao¹ ZHANG Nan^{1,2} DU Yan^{1,3} ZHOU Libin^{1,3,4}¹(Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)²(Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)³(University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)⁴(State Key Laboratory of Heavy Ion Science and Technology, Institute of Modern Physics, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

ABSTRACT The accumulation of secondary metabolites is essential for determining the quality of traditional Chinese medicinal materials. However, as medicinal plants transition from wild growth to artificial cultivation, issues such as reduced active components and inconsistent quality have emerged. Ultraviolet radiation B (UV-B) radiation can stimulate the production of endogenous protective substances in plants, thereby influencing the synthesis of secondary metabolites. Understanding the effects of UV-B on secondary metabolite accumulation of secondary metabolites in medicinal plants, along with the associated mechanisms, has become a significant research focus. This review systematically summarized the response strategies of medicinal plants to UV-B radiation, highlighting its effects on the growth, development, physiology, biochemistry, secondary metabolite accumulation, and stress tolerance induction. Furthermore, the potential applications of UV-B radiation in enhancing secondary metabolite synthesis and improving plant stress resistance are explored. Current research challenges and limitations are also discussed, offering insights for future advancements in this field. This review aims to provide a theoretical foundation for the practical application of UV-B irradiation technology in boosting secondary metabolite content and stress tolerance in medicinal plants.

KEYWORDS Ultraviolet radiation B (UV-B), Medicinal plant, Stress response, Secondary metabolite, Multi-omics

CLC Q691

植物具有固着生长的特性，整个生命周期会持续面临复杂多变的环境，因此，其生长发育在很大程度上受到多种环境因素的影响。太阳光不仅是植物光合作用所必需的能量来源，而且还是调控植物种子萌发、营养生长(根、茎、叶)、开花及结实等过程的关键环境因素^[1]。植物对光环境的变化极为敏感，他们不仅能感知光照的持续时间和强度，还能借助专门的光感受器识别光的质量特征(即光谱组成)，并迅速启动适应性的生理反应^[2]。

紫外线(Ultraviolet, UV)是太阳辐射的重要组成部分之一，依据波长的不同，可将其划分为UV-A (315~400 nm)、UV-B (280~315 nm)和UV-C (<280 nm)。当UV穿过大气层抵达地球时，其中的UV-C几乎被完全吸收，无法到达地球表面；UV-A虽然仅有少量被大气层吸收，但其对植物的生物学影响相对较弱；UV-B大部分被地球的臭氧层有效拦截，但仍有小部分能够抵达地表^[3]。近几

十年来，随着工业化进程的加速推进，环境污染日趋严重，大气层中的臭氧层遭到了严重破坏，致使到达地面环境中的UV-B辐射量显著增加^[4]。UV-B辐射是植物生长过程中一个重要的生态因子，尤其在海拔地区表现得更为突出。随着全球气候不断变暖，某些植物原本适宜种植的区域逐渐由低海拔山谷向高海拔斜坡迁移，这就导致此类植物暴露在更高强度的UV-B辐射胁迫下。研究表明，UV-B对植物生长和物质代谢有显著的影响。以拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)为例，UV-B信号由特定光受体UV RESISTANCE LOCUS 8 (UVR8)所感知，随后便会触发一系列复杂的光信号传导，以此来对生长发育过程进行调控。作为应对UV-B胁迫的一项重要保护策略，植物会通过提高叶片中黄酮类物质的积累量，进而增强自身的抗逆性^[5]。

药用植物的生长状况和次生代谢产物的合成，在很大程度上会受到环境条件的制约。近年来，

越来越多的药用植物由自然野生状态转向人工栽培模式,但由于缺少野生环境中的逆境胁迫,人工栽培的中药材面临药效成分含量降低和质量不稳定等问题。因此,UV-B 照射作为一种能够诱导植物生成内源性保护物质,并对代谢产物合成产生影响的可行方法,受到研究人员的日益关注。在高海拔地区,UV-B 既是植物生长的限制因子,亦能作为调节植物形态发育、促进次生代谢以及增强病虫害抗性的有效手段。合理运用 UV-B 在中药材人工栽培中具有广阔的应用前景,深入探究并系统评估 UV-B 照射下药用植物的适应能力和响应机制,对提升中药材品质具有重要指导意义。

本文系统梳理了药用植物对 UV-B 的响应机制,剖析了该领域存在的问题以及所面临的挑战,并对未来相关研究的发展趋势进行了展望。本综述旨在为后续进一步深入研究药用植物在逆境胁迫下的响应机制奠定基础,同时助力药用植物人工栽培技术的优化与提升。

1 UV-B 处理对药用植物生长及生理的影响

UV-B 照射对药用植物的影响涵盖形态和生理生化等多个方面^[6],在生理生化层面,其主要体现于对光合作用和抗氧化防御系统的影响,与此同时,也有少量有关 UV-B 诱导药用植物遗传变异的报道^[7]。本节着重对 UV-B 在植物生长发育、光合作用以及抗氧化系统方面的研究成果进行总结归纳。

1.1 UV-B 对药用植物生长的影响

UV-B 对植物形态的影响主要表现为生长抑制。研究表明,UV-B 辐射显著抑制了天竺葵(*Pelargonium graveolens*)的叶长、叶宽和干重^[8]。类似地,甘草(*Glycyrrhiza glabra* L.)在经 UV-B 照射后,其株高、鲜重和干重均降低^[9]。连钱草(*Glechoma longituba*)在增加 UV-B 辐射后,出现了失水以及叶片灼伤的现象^[10]。毛喉鞘蕊花(*Coleus forskohlii*)经过 30 d、60 d、90 d 的 UV-B 处理后,其总生物量显著减少,尤其是 90 d 的降幅最大,叶片数量和叶面积也显著下降^[11]。双因素方差分析结果表明,药用植物的生物量、株高和叶面积不仅受 UV-B 照射的影响,还与植物自身的年龄相关。UV-B 照射致使植物生物量降低的原因主要包

括:其一,光合作用受到抑制,进而导致生长所需能量和物质不足;其二,DNA 的直接损伤(主要为环丁烷型嘧啶二聚体(Cyclobutane pyrimidine dimers,CPDs))影响了 DNA 的复制、转录及细胞周期进程,从而对植物发育和代谢产生抑制作用^[12-13]。另外,UV-B 介导的植物光形态建成还与植物激素信号转导存在关联。如 UV-B 照射导致的植物矮化现象与生长素代谢突变体的表型较为相似,这说明生长素参与了 UV-B 照射后的生长调节^[14]。拟南芥在受到 UV-B 照射后,其下胚轴生长受到抑制,原因在于生长素运输以及下游信号转导发生了改变^[15-16]。有研究显示,UV-B 还可充当赤霉素途径的负调控因子,引发赤霉素失活,或促进 DELLA 蛋白的积累^[17]。除此之外,外源性激素同样能够调节 UV-B 的损伤响应,并对植物生长产生影响,如添加独脚金内酯能够有效缓解 UV-B 引起的胁迫损伤^[18]。由此可见,激素信号转导途径在植物遭受 UV-B 照射后对其生长调节方面发挥着重要作用。

同一物种内不同品种的药用植物对 UV-B 照射的反应并非完全一致,如当归(*Angelica sinensis*)“岷归 1 号”经 UV-B 照射后,其干重无显著变化,而“岷归 2 号”干重却显著增加^[19]。在 UV-B 辐射下,药用植物生长所需能量会从地上部分向地下部分转移^[20],进而造成地上和地下生物量呈现相反的变化趋势。UV-B 照射对药用植物生长的影响与照射强度有着直接关联。如紫苏(*Perilla frutescens*)在 0.1 W/m² 的 UV-B 连续照射 3 h 或 6 h 后,其叶片颜色由紫色变为绿色,叶片鲜重随之下降;而在 0.05 W/m² 的 UV-B 处理 3 h 后,叶片颜色并未发生变化,鲜重也没有明显的变动^[21]。因此,低强度 UV-B 照射对植物生长的影响不显著,或者仅起到微弱的刺激作用,进而诱导植物产生适应性反应;而高强度的照射则会致使植物代谢紊乱,甚至导致细胞死亡,具体表现为叶片失水、枯萎以及变黄、开花时间延迟等现象^[21-22]。

1.2 UV-B 辐射影响药用植物光合作用

UV-B 辐射能够以直接或间接的方式影响植物的光合作用过程。研究表明,当归的净光合速率(Net photosynthesis rate, Pn)、气孔导度(Stomatal conductance, Gs)和蒸腾速率(Transpiration rate, Tr)在经过 UV-B 处理后均显著降低,但是胞间 CO₂ 浓

度(Intercellular CO₂ concentration, Ci)的变化却并不显著^[19]。黄槿(*Phellodendron amurense*)幼苗经UV-B增补照射后, Pn、Tr和Gs均显著低于对照, 且降低的幅度与辐射强度正相关^[23]。类似现象在油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)中亦有报道, UV-B辐射对油松的光合作用造成了显著的抑制作用^[24]。药用植物吊兰(*Chlorophytum borivillanum*)在低剂量UV-B(3.2 kJ/(m²·d))照射后Pn变化不显著, 而在接受高剂量UV-B(7.2 kJ/(m²·d))照射后, Pn则出现了大幅降低的情况^[25]。姜黄(*Curcuma longa* L.)在经过UV-B照射后, Pn、Tr和Gs均显著降低^[26]。五味子(*Schisandra chinensis*)在经过7 d和15 d的UV-B处理后, 其叶片的光合作用参数并未出现显著变化; 但在经过30 d的UV-B处理后, Pn、Tr、Gs显著降低, 而Ci则表现为升高^[27]。这些研究结果表明, 在经过UV-B处理后, 植物的光合活性普遍受到了抑制, 而Ci值在照射后表现为升高或变化不显著。Ci值的变化可归因于气孔因素或非气孔因素, 通常情况下, 气孔关闭会降低Ci值, 然而, 在UV-B照射后, Pn和Gs的变化趋势与Ci值恰恰相反, 这意味着光合作用的减弱或许并非由气孔限制引起。因此, Ci值变化的主要缘由在于叶肉细胞的生理代谢下降, 使得CO₂需求量随之减少, 进而导致Ci升高^[28]。

叶绿素作为光合作用的核心色素, 具备吸收光能并将其转化为化学能的功能, 是能量转换过程的关键分子。张玉红等^[23]研究发现, 在经过UV-B处理后, 黄槿叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素的含量均有所降低。滇黄精(*Polygonatum kingianum*)在接受UV-B照射后, 其叶绿素含量同样呈现出下降的趋势, 并且照射时间越长, 叶绿素含量降低的幅度也就越大^[29]。冬凌草(*Isodon rubescens*)叶片中的叶绿素和类胡萝卜素在经过UV-B照射后, 也出现了含量下降的情况^[6]。UV-B处理不但会降低植物中蛋白质的稳定性, 还可能致使光合色素降解, 进而对PSII的光化学反应形成阻碍, 这或许是Pn下降的原因之一。光合色素的含量变化与照射强度和处理时间相关, 如菝葜(*Thlaspi arvense*)在UV-B照射下, 叶绿素a和叶绿素b的含量会随照射时间的增加, 呈现先升高后降低的趋势^[30]。当归经UV-B照射后, 叶绿素a和类胡萝卜素含量呈现出升高的趋势, 而叶绿素b则呈

现出下降的趋势^[19]。以上结果表明, 短时间较低剂量照射处理能够诱导植物产生应激反应, 从而使叶绿素含量在一定程度上有所升高。黄志慧等^[31]对UV-B照射菝葜后叶绿素荧光参数进行检测, 结果显示, 叶绿素最大荧光产量(Fluorescence maximum, $F_{\max}$)、PSII最大光化学效率(Maximum efficiency of PSII photochemistry, $F_v/F_{\max}$)和PS II潜在光化学活性(Potential photochemical efficiency of photosystem II, F_v/F_o)均会随辐射强度增大而降低。UV-B辐射黄瓜菜(*Crepidiastrum denticulatum*)会造成叶绿素降解以及 $F_v/F_{\max}$ 降低的情况^[32]。在针对黄槿幼苗光合生理的研究中发现, $F_v/F_{\max}$ 、 F_v/F_o 、光化学淬灭系数(Photochemical quenching coefficient, qP)以及表观电子传递速率(Electron transport rate, ETR)在经过增补UV-B辐射后均出现降低的情况, 且呈现出剂量效应, 非光化学淬灭系数(Non-photochemical quenching, qN)在处理则出现升高的情况^[23]。 F_v 和 $F_{\max}$ 的降低与UV-B照射对叶绿体结构所造成的不同程度损伤或者PSII活性受到抑制存在相关性^[6]。

1.3 UV-B辐射对药用植物氧化应激的影响

UV-B照射可以诱导植物产生过量的活性氧(Reactive oxygen species, ROS), 进而促使植物细胞产生氧化应激反应。研究发现, 金胆草(*Conyza blinii*)在经过UV-B照射后, 其O₂⁻和H₂O₂的含量均显著升高^[33]。菊花和黄瓜菜在接受UV-B处理后, H₂O₂含量同样显著增加^[32, 34]。甘草叶片经UV-B照射后, 其叶肉细胞内ROS含量随处理时间的延长而增加^[35]。这些ROS会破坏植物细胞膜, 在药用植物的研究中发现, 作为反映胁迫响应指标的脯氨酸含量在经过UV-B处理后呈现出显著增加的态势^[9], 而能够反映膜脂过氧化程度的丙二醛(Malondialdehyde, MDA)含量也相应地有所增加^[10, 19]。

植物为抵御ROS的侵害, 在长期进化过程中形成了一套通过抗氧化酶和小分子抗氧化剂清除细胞内过量ROS的自我保护机制。其中, 抗氧化酶活性是衡量植物抗逆性的关键生理指标之一。在经过UV-B照射处理后, 超氧化物歧化酶(Superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(Peroxidase, POD)、过氧化氢酶(Catalase, CAT)、

抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate peroxidase, APX)的活性普遍呈现出上调的趋势^[33]。“岷归1号”和“岷归2号”在接受UV-B照射后, SOD、POD和CAT活性均显著升高^[19]。类似地, 鸭嘴花(*Adhatoda vasica* Nees.)中的SOD、CAT、APX和POD抗氧化酶, 还有花青素和黄酮类等一些小分子抗氧化剂的含量在经过照射处理后也有所增加^[36]。连钱草在遭受UV-B辐射后, 其APX增加, 这有助于清除H₂O₂, 并维持细胞在胁迫状态下的氧化还原平衡^[10]。此外, UV-B辐射还提升了油松的抗氧化能力^[24]。黄瓜菜在经过UV-B照射后, 类胡萝卜素、总羟基肉桂酸以及部分倍半萜物质含量增加, 使其抗氧化能力得到了大幅提升^[32]。药用植物菖蒲在UV-B处理后, SOD、CAT、APX和谷胱甘肽还原酶(Glutathione reductase, GR)的活性均出现升高的情况, 酚类等小分子抗氧化剂的含量也相应增加^[37]。由此可见, 植物通过提高抗氧化相关酶的活性以及非酶防御系统中小分子抗氧化剂的含量, 形成了针对UV-B辐射的常见适应性反应。

综上所述, UV-B照射主要会引发药用植物氧化应激反应、生长发育受抑制以及光合作用产生障碍等复合效应。本文对UV-B辐射后药用植物生理响应及次生代谢物合成所产生的影响进行了总结(图1)。总体而言, UV-B信号由植物的UVR8受体所接收, 照射会诱发植物积累过量的ROS, 而为了抵抗ROS所带来的不良影响, 植物会激活抗氧化酶系统来清除这些过量的ROS。同时, UV-B照射还会导致蛋白质等生物大分子遭到破坏, 影响相关酶的活性, 使叶绿素含量降低, 并有可能造成叶绿体出现结构性损伤和电子传递链受阻的情况, 进而抑制光合活性, 最终致使植物生长所需的能量和物质供给不足。此外, UV-B照射后, 与生长相关的植物激素含量降低、运输受阻或下游信号传导发生改变, 最终造成植物生物量减少。不仅如此, UV-B辐射能够诱发植物产生更多具有抗氧化活性的次生代谢产物, 如酚类和萜类化合物等。这些化合物通过维持药用植物的氧化还原平衡, 清除过量的自由基, 并修复因过氧化作用所引起的损伤, 从而提升药用植物的抗逆性。与此同时, 碳通量会由初生代谢朝着次生代谢转变, 促进次生代谢产物的积累, 这对于提升中药材中有效成分含量有着积极意义, 进而有助于中药材

质量的提高。

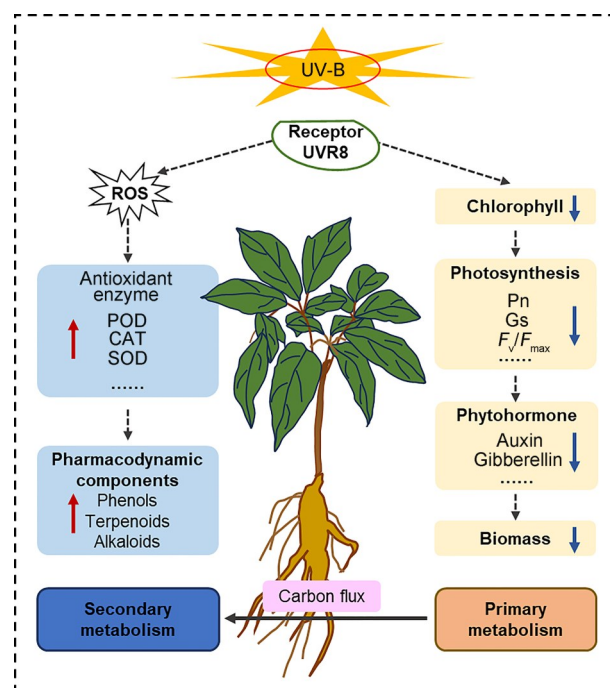


图1 UV-B照射对药用植物生理响应及次生代谢物合成的影响示意图(彩色见网络版,红色箭头表示增加,蓝色箭头表示抑制)

Fig.1 Schematic diagram of the effects of UV-B radiation on the physiological response and secondary metabolite synthesis of medicinal plants (color online, red arrow represents increase, blue arrow represents inhibition)

2 UV-B辐射影响药用植物次生代谢产物积累

尽管UV-B照射往往会给植物生长带来负面效应, 然而, 其同时能够激活植物的防御系统, 促使植物生成更多的次生代谢产物。这些次生代谢产物具有抗氧化、酶抑制和生长调节等诸多功能, 是植物适应逆境和维持生存的关键所在。值得注意的是, 这些化合物通常具有重要的药用价值, 对人类健康有不可忽视的贡献^[38]。例如, UV-B能够刺激墨旱莲(*Eclipta alba*)中主要药用化合物蟛蜞菊内酯的合成, 并且持续照射还可使精油含量增加^[39]。对姜黄进行2 h UV-B照射, 有助于提升其精油含量, 同时促进主要活性化合物的生成^[40]。UV-B辐射促进了当归“岷归1号”中阿魏酸、洋川芎内酯A、洋川芎内酯I、欧当归内酯A、藁本内酯和丁苯酞等代谢物的积累^[19]。采用强度为0.05 W/m²的UV-B对紫苏连续照射3 h后, 其叶片的迷迭香酸含量提高了2倍, 并且叶片生长没有显著变化^[21]。在紫锥菊(*Echinium orientale* L.)中, 经

过UV-B照射后,黄酮类以及花青素等多种酚类化合物的含量均有所增加^[41]。黄花蒿(*Artemisia annua* L.)在经短期UV-B处理后,青蒿素和黄酮类化合物的产量也出现了一定程度的增加^[42]。对五味子进行7 d的UV-B处理后,其木脂素类化合物含量显著升高^[27]。短期UV-B处理使得油松中黄酮类含量增加,促使占主导地位的初生代谢朝着防御性的次生代谢转变^[24]。连钱草在UV-B处理后,熊果酸、齐墩果酸、绿原酸和总黄酮的含量均在不同程度上有所升高^[10]。在针对传统藏药喜马拉雅紫茉莉(*Mirabilis himalaica*)的研究中发现,随着UV-B处理时间的延长,其愈伤组织中的黄酮类化合物含量呈现出不断增加的态势^[43]。

UV-B照射对药用植物次生代谢产物所发挥的调节作用,通常与代谢途径中合成酶活性有着直接关联。以黄酮类化合物为例,黄酮物质的代谢在苯丙素生物合成途径的下游,是广泛存在于植物中的一类次生代谢产物,具有抗氧化和光保护的潜力。图2展示了药用植物中黄酮类合成途径的关键酶。在经过UV-B照射后,五味子叶片中苯丙

素生物合成、类黄酮生物合成、黄酮和黄酮醇生物合成途径的代谢物丰度均发生显著变化^[27]。毛喉鞘蕊花在经过UV-B处理后,黄酮类和酚类等次生代谢物的含量有所升高,与此同时,苯丙素代谢途径中的苯丙氨酸解氨酶(Phenylalanine ammonia lyase, PAL)、4-香豆酸-辅酶a连接酶(4-coumarate-CoA ligase, 4CL)、查尔酮异黄酮异构酶(Chalcone-flavanone isomerase, CHI)以及二氢黄酮醇还原酶(Dihydroflavonol reductase, DFR)的活性也随之增强^[11]。UV-B照射不仅能影响植物生长过程中的代谢物积累,还可促进采后植物的药用部位中次生代谢产物合成相关酶的活性提高。例如,采后祁菊(*Chrysanthemum morifolium* Ramat.)的花序在经过强度为400 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ 的UV-B照射1 h后, PAL、4CL、肉桂酸-4-羟化酶(Cinnamic acid 4-hydroxylase, C4H)的活性均显著提高,黄酮和绿原酸等成分的含量也相应增加^[44]。由此可见,UV-B照射后黄酮类等化合物含量的变化,在很大程度上取决于相关催化酶的活性变化情况。

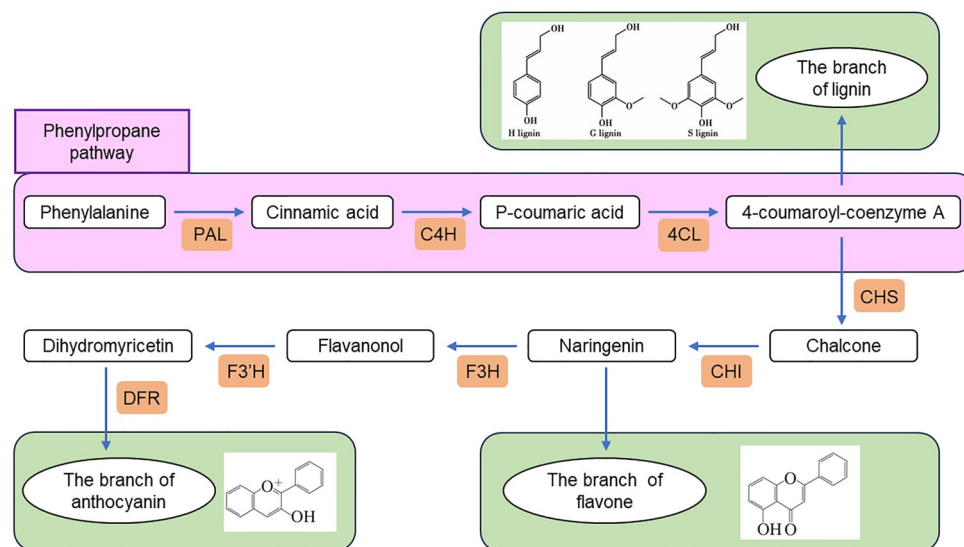


图2 植物黄酮类生物合成途径中的关键催化酶(PAL, 苯丙氨酸解氨酶; C4H, 肉桂酸-4-羟化酶; 4CL, 4-香豆酸-辅酶a连接酶; CHS, 查尔酮合酶; CHI, 查尔酮异黄酮异构酶; F3H, 黄烷酮-3-羟化酶; F3'H, 黄烷酮-3'-羟化酶; DFR, 二氢黄酮醇还原酶)

Fig.2 Key catalytic enzymes in the biosynthesis pathway of flavonoids in plants (PAL, phenylalanine ammonia lyase; C4H, cinnamic acid 4-hydroxylase; 4CL, 4-coumarate-CoA ligase; CHS, chalcone synthase; CHI, chalcone-flavanone isomerase; F3H, flavanone 3-hydroxylase; F3'H, flavanone 3'-hydroxylase; DFR, dihydroflavonol reductase)

李锦馨等^[45]对UV-B辐射药用植物次生代谢产物的影响进行了总结,并指出UV-B对三大类次生代谢产物(萜类、酚类和含氮化合物)的合成均有着显著的促进作用。次生代谢产物含量的增加意味着植物通过将更多资源和能量分配至次生代谢的

合成途径,以此来减轻UV-B辐射带来的负面影响。本文梳理了近年来药用植物紫外线照射研究中UV-B处理的详细参数及主要研究成果(表1)。UV-B的光强通常以 W/m^2 或 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ 来表示,其总照射剂量则以辐照时间与处理时间的乘积计算,

通常用 $\text{kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 表示每日接受的剂量, 或 kJ/m^2 表示总剂量。依据照射时长的差异, UV-B 处理可分为短期处理和长期处理。尽管短期处理的研究结果为我们认识植物对紫外辐射的响应机制提供了极具价值的基础数据, 然而, 考虑到在自然环境中植物所受的紫外照射是一个持续且长期的过程, 次生代谢产物合成方面的变化实际上是植物持续进行生理和生化适应的综合体现。因此, 本文着重强调, 相较于短期处理而言, 针对药用植物开展中长期 UV-B 照射的研究更具实际应用价值。正如 Ri 等^[27]的研究所示, 次生代谢产物的变化不但与植物每日所受 UV-B 强度相关, 而且和照射天数

也存在关联, 并且受到这两个因素的交互影响。Yoshida 等^[21]在关于每日间歇性 UV-B 处理的研究中表明, 日照射剂量对植物生长和次生代谢物积累的影响更为显著, 并推荐植物正常生长的照射剂量应小于 $0.54 \text{ kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。本文汇总了近年来文献中关于 UV-B 照射的详细参数, 不过, 鉴于存在多种内在因素(如物种、品种、遗传物质以及生长阶段等)与外在因素(如 UV-B 光源、强度、处理持续时间以及其他环境变量等)等复杂影响, 想要制定出一套普遍适用的 UV-B 处理参数来提升药用植物次生代谢产物含量, 仍然存在一定的难度。

表1 药用植物研究中 UV-B 的处理参数及对次生代谢物含量的影响

Table 1 The treatment parameters of UV-B and its effect on the content of secondary metabolites in the study of medicinal plants

编号 No.	物种 Species	植物材料 Plant materials	处理剂量/时间 Treatment dose / time	UV-B 照射参数 UV-B radiation parameters	主要结果 Main results	文献 Ref.
1	滇黄精 <i>Polygonatum kingianum</i>	2年生植株 2-year-old plants	每天 8:30–9:00; 5 d、10 d、15 d、20 d、25 d Daily 8:30–9:00; 5 d, 10 d, 15 d, 20 d, 25 d	15 W ND $540 \mu\text{W}/\text{cm}^2$	叶片和块茎中黄酮类含量随着辐射时间的延长而增加 The content of flavonoids in leaves and tubers increased with the prolongation of radiation time	[29]
2	赝秦艽 <i>Thlaspi arvense</i>	2月龄幼苗 2-month-old plants	6 h、12 h、24 h、36 h、48 h、60 h	40 W $\lambda=290\sim310 \text{ nm}$ $3.26 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ 、 $9.78 \mu\text{W}/\text{cm}^2$	总酚、黑芥子苷均随辐射时间增加呈现先增加后降低的趋势, 总黄酮含量逐渐增加 Total phenols and sinigrin increased first and then decreased with the increase of irradiation time, and the content of total flavonoids increased gradually	[30]
3	冬凌草 <i>Isodon rubescens</i>	40天龄扦插苗 40-day-old cutting seedlings	每天 12:00–13:00 10、20、30 d Daily 12:00–13:00 10 d, 20 d, 30 d	ND $\lambda_{\text{max}}=308 \text{ nm}$ $10 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ 、 $20 \mu\text{W}/\text{cm}^2$	甲素含量提高, 迷迭香酸含量和积累量显著上升 The content of luteolin was increased, and the rosmarinic acid content and accumulation increased significantly.	[6]
4	东北红豆杉 <i>Taxus cuspidata</i>	3年生植株 3-year-old plants	12 h、24 h、48 h、72 h、96 h	ND ND $9.71 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ 、 $29.24 \mu\text{W}/\text{cm}^2$	紫杉烷类、黄酮类成分随辐照时间先升高后降低 The contents of taxanes and flavonoids increased first and then decreased with irradiation time	[46]
5	甘草 <i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	1年生植株 1-year-old plants	每天 9:00–17:00 4个月 Daily 9:00–17:00 4 months	40 W $\lambda_{\text{max}}=313 \text{ nm}$ $70.93 \mu\text{W}/\text{cm}^2$	甘草苷、甘草酸铵和甘草次酸的含量显著升高 The contents of liquiritin, ammonium glycyrrhizinate and glycyrrhetic acid increased significantly	[9]
6	三叶青 <i>Tetrastigma hemsleyanum</i>	3年生植株 3-year-old plants	0.5 h、1 h、3 h、6 h、12 h	40 W $\lambda=280\sim320 \text{ nm}$ $10 \text{ W}/\text{m}^2$	酚类物质提高 Phenols are increased	[22]
7	杜仲 <i>Eucommia ulmoides</i>	5年生树苗 5-year-old saplings	$2.81 \text{ kJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 3 d	—	绿原酸和京尼平含量升高 The content of chlorogenic acid and genipin increased	[47]

续表

编号 No.	物种 Species	植物材料 Plant materials	处理剂量/时间 Treatment dose / time	UV-B 照射参数 UV-B radiation parameters	主要结果 Main results	文献 Ref.
8	紫苏 <i>Perilla frutescens</i>	幼苗 Seedlings	2.2 kJ/(m ² •d) 每天 2:00–5:00; 35 d Daily 2:00–5:00; 35 d	ND ND 0.05 W/m ²	迷迭香酸增加 Increased rosmarinic acid	[21]
9	银杏 <i>Ginkgo biloba</i>	4 月龄幼苗 4-month-old plants	7.14 kJ/(m ² •d) 1 d, 3 d, 5 d, 7 d	—	黄酮类化合物含量显著增加 The content of flavonoids increased significantly	[48]
10	黄芩 <i>Scutellaria baicalensis</i>	悬浮培养物 Suspension culture	20 kJ/(m ² •d) 3 d	30 W $\lambda=290\sim320$ nm ND	黄芩苷的合成显著提高 The synthesis of baicalin was significantly improved	[49]
11	黄芪 <i>Astragalus mongholicus</i>	3 月龄幼苗 3-month-old plants	40 min/d 10 d	ND $\lambda_{\max}=313$ nm 33.5 μ W/cm ²	照射显著诱导异黄酮、毛蕊花素、毛蕊花苷产生 Irradiation significantly induced the production of isoflavones, verbascogenin and verbascoside	[50]
12	黄芪 <i>Astragalus mongholicus</i>	3 月龄幼苗 3-month-old plants	40 min/d 10 d	30 W $\lambda_{\max}=313$ nm 33.5 μ W/cm ²	黄芪叶和根中的异黄酮含量增加 The content of isoflavones in leaves and roots of <i>Astragalus membranaceus</i> increased	[51]
13	黄芪 <i>Astragalus mongholicus</i>	34 天龄的毛状根 34-day-old hairy roots	8 h	ND $\lambda_{\max}=313$ nm 3 W/m ²	增加了毛状根的异黄酮产率, 提取物的抗氧化活性显著增加 The isoflavone yield of hairy roots was increased, and the antioxidant activity of the extract was significantly increased	[52]
14	白桑 <i>Morus alba</i>	幼苗 Seedlings	15 min	ND ND 1345 μ W/cm ²	黄酮合成相关酶增加, 异戊烯基类化合物积累 Flavone synthesis related enzymes increased, isopentenyl compounds accumulated	[53]
15	白鲜 <i>Dictamnus dasycarpus</i> Turcz	2 年生植株 2-year-old plants	2 h/d 7 d	36 W $\lambda=280\sim320$ nm 25 μ W/cm ² 、 50 μ W/cm ²	酚类化合物在茎中上升、叶中下降, 黄酮类化合物上升或下降 Phenolic compounds increased in stems and decreased in leaves, and flavonoids increased or decreased	[54]
16	连钱草 <i>Glechoma longituba</i>	组培苗 Tissue cultured seedlings	2 h、4 h、6 h、8 h、10 h	ND ND 0.15 mW/cm ² 、 0.30 mW/cm ² 、 0.45 mW/cm ²	有效增加熊果酸、齐墩果酸和绿原酸的含量 Effectively increase the content of ursolic acid, oleanolic acid and chlorogenic acid	[10]
17	当归 <i>Angelica sinensis</i>	1 年生幼苗 1-year-old seedlings	14.11 kJ/(m ² •d) 每天 8:30–17:30 4 个月 Daily 8:30–17:30 4 months	ND $\lambda=280\sim400$ nm ND	编码阿魏酸和类黄酮的生物合成关键酶上调表达, 阿魏酸和类黄酮含量增加 The key enzymes encoding the biosynthesis of ferulic acid and flavonoids were up-regulated, and the contents of ferulic acid and flavonoids were increased	[19]

续表

编号	物种	植物材料	处理剂量/时间	UV-B 照射参数	主要结果	文献
No.	Species	Plant materials	Treatment dose / time	UV-B radiation parameters	Main results	Ref.
18	五味子 <i>Schisandra chinensis</i>	2年生植株 2-year-old plants	180 J/(m ² •d) 30 d	30 W $\lambda_{\max}$ =313 nm 10 μ W/cm ²	木脂素和酚类物质增加 Increased lignans and phenolics	[27]
19	祁菊 <i>Chrysanthemum morifolium</i> Ramat.	采后花序 Postharvest inflorescence	1 h	40 W $\lambda_{\max}$ =305 nm 400 μ W/cm ²	菊花花序中 PAL、C4H、4CL 活性、紫外吸收物质和类胡萝卜素含量均显著提高 The activities of PAL, C4H and 4CL, the contents of UV-absorbing substances and carotenoids in chrysanthemum inflorescence were significantly increased	[44]
20	夏枯草 <i>Prunella vulgaris</i> L.	采后花序 Postharvest inflorescence	2 h	40 W $\lambda_{\max}$ =305 nm 120 μ W/cm ²	迷迭香酸、咖啡酸、丹参苷和金丝桃苷含量有不同程度的提升 The contents of rosmarinic acid, caffeic acid, danshen glycosides and hyperoside were improved to varying degrees	[55]

3 多组学助力解析 UV-B 影响药用植物代谢产物积累的分子机制

近年来, 尽管有关 UV-B 对植物生长发育影响的研究报道日益增多, 但是其背后的复杂分子机制仍有待进一步深入揭示。组学技术的快速发展为该领域的研究增添了新的活力, 加速了我们对 UV-B 辐射效应的全面理解进程。当下, 越来越多的药用植物高质量全基因组 *de novo* 测序工作已完成, 如当归^[56]、柴胡(*Bupleurum chinense*)^[57]、黄花蒿^[58]、桔梗(*Platycodon grandiflorus*)^[59]、黄芪(*Astragalus mongholicus*)^[60]等。全基因组序列的发布, 有助于深入探究药用植物活性成分的生物合成途径, 加快特定生境下药用植物成分积累机制的研究进程。药用植物基因组为各类基因家族的鉴定与分析提供可靠的序列信息和功能注释资源。例如, 王文星等^[61]基于全基因组数据对黄花蒿的 AaDof 转录因子家族进行了鉴定, 并分析了该家族成员在赤霉素以及 UV-B 辐射条件下的表达模式。车金凤等^[62]借助全基因组数据鉴定了罗布麻(*Apocynum venetum*)的 UV-B 光受体, 发现罗布麻中存在 6 个 *AvUVR8* 基因, 这为后续进一步研究罗布麻属 *UVR8* 基因的功能提供了基础。

药用植物能够通过调节基因转录模式、蛋白表达水平及代谢物丰度来适应不同的环境胁迫。

然而, 以往关于非生物胁迫相关基因及蛋白的研究大多集中在少数几个基因, 这在一定程度上限制了我们对药用植物环境胁迫响应以及次生代谢产物合成途径的系统性认知。近年来, 随着转录组、蛋白组、代谢组等“组学”方法的日益成熟, 这些技术为深入剖析药用植物在 UV-B 等辐射下的分子响应机制提供了有力工具。经 UV-B 处理后, 针对当归“岷归 2 号”的转录组学分析发现, 其编码阿魏酸(CHS、CHI、DFR 和 ANS)和类黄酮(CHS、CHI、DFR 和 ANS)的生物合成关键酶表达量普遍呈现出上调的趋势, 进而致使阿魏酸和类黄酮的积累量有所增加^[19]。UV-B 照射黄花蒿后的转录组研究表明, 与 ROS 生成、氧化应激、细胞周期调控和植物激素(乙烯和脱落酸)相关的基因普遍出现上调表达的情况, 青蒿素生物合成的关键酶, 如紫花素-4, 11-二烯合成酶(Amorpho-4, 11-diene synthase, ADS)和细胞色素 P450 依赖的单加氧酶/羟化酶 CYP71AV1 编码基因及相关 WRKY 转录因子的表达也显著上调^[63]。在喜马拉雅紫茉莉的 UV-B 辐射研究中, 通过转录组学分析鉴定出与类黄酮合成代谢相关的 7 个结构基因和 25 个转录因子, 其中结构基因 *CHI*、*C4H* 和 *UGT79B6* 与 6 种代谢产物表现出较强的共表达关系^[43]。Zhu 等^[64]利用蛋白组学和代谢组学研究发现, UV-B 照射结合暗处理诱导功劳木代谢物含量变化主要与三羧酸循环

增强、钙信号活化和多种激素串扰存在关联, ABC转运蛋白有可能促进了在黑暗环境中生物碱的增加。通过对甘草开展的转录组和代谢组的研究表明, UV-B改变了甘草的氨基酸代谢情况, 部分氨基酸的合成或许与抗氧化剂合成相关, 编码氨基酸和类黄酮生物合成关键酶的基因在经过UV-B照射后显著上调^[65]。钟卓珩等^[53]运用蛋白质组学和代谢组学分析发现, UV-B照射激活了长春花钙离子依赖型的蛋白磷酸化/去磷酸化修饰, 氧化还原相关蛋白的上调有可能催化了次生代谢产物的生成, 而三羧酸循环的增强促进了ATP生成, 为吲哚生物碱等代谢物的合成提供了能量。多组学分析技术将会深刻揭示UV-B照射后药用植物的体内动态分子调节网络的复杂机理^[24], 进而明晰光谱成分如何对药用植物中活性成分或指标性成分的合成机制进行调控, 为优化药用植物在人工栽培环境中的次生代谢产物合成策略筑牢理论基础, 推动高效、高质量药用植物资源的培育工作向前发展。

4 UV-B辐射在药用植物生产中的潜在应用

4.1 UV-B与其他理化因子组合提高次生代谢产物积累

研究表明, 多种环境因子可以减轻UV-B照射对药用植物生长和产量造成的不利影响。这些因子通过组合处理的方式, 可能会以中性、加性或协同的作用形式, 对植物体内多种生理代谢途径产生影响^[66]。例如, Zhu等^[67]和Zheng等^[68]报道指出, UV-B与黑暗进行组合处理, 能够促使长春花(*Catharanthus roseus*)中吲哚类生物碱、银杏(*Ginkgo biloba*)叶中黄酮类和萜烯内酯以及功劳木(*Mahonia bealei*)叶中生物碱和黄酮类化合物的含量得以提高^[64], 然而, 单独采用UV-B或黑暗处理时, 均未能显著增加次生代谢产物含量。此外, 在UV-B辐射之后增加黑暗处理, 还可提升三叶青(*Tetrastigma hemsleyanum*)中酚类物质的质量分数^[22]。

此外, 部分化学物质与UV-B联合使用, 同样能够对药用植物次生代谢产物的积累发挥正向调节作用。例如, Wang等^[69]将茉莉酸甲酯(Methyl

jasmonate, MeJA)和UV-B联合使用, 刺激了丹参(*Salvia miltiorrhiza*)毛状根中丹参酮的生成, 并且这两种因素对丹参酮生物合成途径中的3-羟基-3-甲基戊二酰辅酶a还原酶(3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase, SmHMGR)和香叶基二磷酸合成酶(Geranylgeranyl diphosphate synthase, SmGGPPS)基因的表达有着协同调节的作用。另外, 在对蒜薹施加外源水杨酸(Salicylic acid, SA)处理后, 其抗氧化酶活性和渗透调节产物含量均出现了显著上升的情况, 这有效提高了蒜薹对UV-B胁迫的耐受能力^[31]。Pandey等^[70]在针对补骨脂(*Psoralea corylifolia* L.)的研究中发现, 铬(Cr)以致密颗粒的形式沉积在细胞内, 诱导抗坏血酸过氧化物酶、SOD和谷胱甘肽-S-转移酶的活性增加, 进而有效地降低了因UV-B所造成的ROS和MDA含量, 而且在重金属和UV-B联合处理之后, 补骨脂素的合成量出现了大幅增加的情况。在锰(Mn)和UV-B联合处理下, 蓝莓(*Vaccinium corymbosum*)的花青素和酚含量也显著提高^[71]。

在UV-B与其他光源联合使用方面, 研究表明, UV-A辐射可以减轻UV-B所带来的负面影响, 进而提高植物的光合指标。补充UV-A能够增加光合色素含量以及能够吸收紫外线的化合物(如类胡萝卜素和小分子抗氧化剂等)的含量, 从而促进植物生长。例如, 对天竺葵采用UV-A和UV-B联合处理的方式, 可使其总酚和总黄酮的含量得以增加^[8,54]。红光和远红光等高光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)同样能够有效促进植物体内黄酮类化合物的积累^[72]。王丹等^[73]对红光预处理对紫花苜蓿(*Medicago sativa* L.)UV-B抗性的影响进行了探究, 结果表明, 经过红光预处理的组别, 其叶绿素含量以及光合活性均有所升高, 抗氧化酶活性也得到了增强, 这有效缓解了UV-B对苜蓿所造成的损伤。该方法为更多药用植物的次生代谢产物积累研究提供了参考, 即使用PAR对药用植物进行预处理, 而后再进行UV-B照射, 如此一来, 在促进次生代谢产物积累的同时, 还能够保障生物量不受影响或影响较小。

就UV-B照射与其他理化因子究竟是如何共同作用于药用植物, 进而对其次生代谢产物合成产生影响的具体机制而言, 目前尚未完全清晰明了。

已知这些因子的协同作用极有可能促使植物对能量和资源分配进行调整,引导更多的光合产物流向次生代谢途径。例如,适度的PAR处理能够增强植物的光合作用效率,为次生代谢产物的合成筑牢能量基础。此外,从外部施加部分理化因子能够激发植物的防御机制,具体表现为抗氧化活

性增强以及渗透性物质增加,进而提升植物对UV-B的胁迫耐受性。值得注意的是,不同环境胁迫因子之间的信号转导通路存在相互串扰的情况,这使得参与次生代谢合成途径的基因表达量发生改变,最终促进次生代谢产物的生成(图3)。

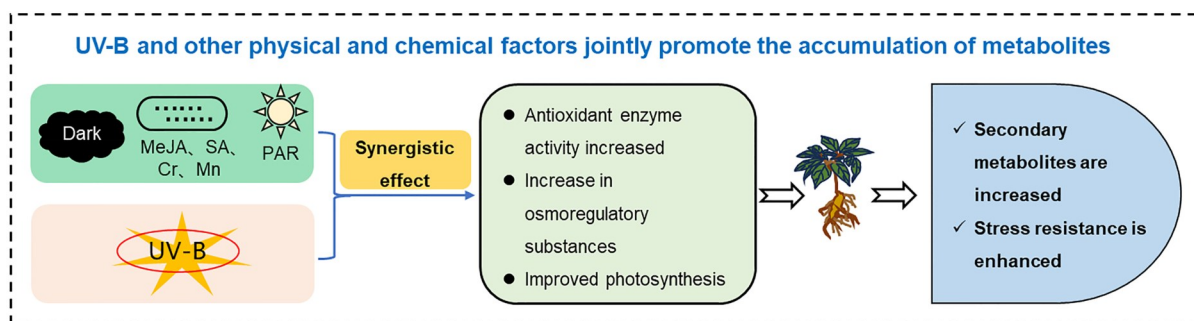


图3 UV-B与其他理化因子对药用植物的协同影响
Fig.3 The synergistic effects of UV-B and other physical and chemical factors on medicinal plants

4.2 UV-B 辐射处理增强药用植物抗逆性

交叉适应是指植物在经历一种胁迫后,对其他胁迫的抗性会得以提高的现象^[74-75]。基于这一现象,采用UV-B开展光驯化以及植物防御相关的研究,受到研究人员的广泛关注。有报道称,UV-B预处理可以改变植物对胁迫的耐受性。例如,对滇黄芩幼苗进行UV-B照射,可提升植株的抗氧化酶活性以及黄酮类化合物含量,进而增强植物的胁迫抗性,减轻干旱胁迫给滇黄芩带来的影响^[76]。另外,针对杜仲(*Eucommia ulmoides* Oliv.)所开展的研究表明,UV-B驯化能够显著提高杜仲在低温胁迫下的净光合速率和抗氧化酶活性,同时降低ROS和MDA含量,以此提升杜仲的抗低温能力^[77]。

除此之外,对植物增补UV-B还会影响其抗病性,这其中既涵盖了UV-B对病原体的直接作用^[78],也包括其通过激活植物防御机制和提高植物自身免疫力,进而降低病害发生率的作用方式。Meyer等^[2]汇总了UV-B提高植物抗性的相关研究,指出低剂量的UV-B有助于增强植物防御能力,其主要是通过刺激特定代谢物以及防御相关化合物的合成,或者借助调节SA和茉莉酸(Jasmonic acid, JA)等激素信号转导的方式,来实现降低病害

发生率的目的。因此,适度对植物增补UV-B可作为增强植物抗病性的一种有效手段。不过,需要注意的是,高剂量的UV-B则会给植物生长产生负面影响,容易导致光氧化胁迫,进而使植物生长变得迟缓,并引起形态的变化。

植物在抵御UV-B胁迫过程中,会借助DNA甲基化以及组蛋白修饰等表观遗传调控方式,形成胁迫记忆。这种表观修饰不仅会对植物当代的抗逆性产生影响,还可能影响其后代对胁迫环境的适应能力。因此,对植物进行UV-B辐射逆境锻炼,能够显著增强药用植物对其他胁迫因子的耐受性^[79]。

综上所述,采用适宜的UV-B增补方式,能够增强植物的抗氧化能力,影响激素信号转导,提高植物的免疫力,并且改变表观修饰情况。这充分表明,将UV-B辐射应用于中药材生产环节,将会对植物的抗逆性以及病虫害防御能力产生积极的影响(图4)。尽管当前已有多篇研究报道了UV-B辐射对植物抗逆性以及抗病性所产生的正面效应,不过,这类研究主要集中在植物对UV-B的响应机制方面,而在确定适宜的照射模式这一问题尚未达成共识,这在一定程度上限制了UV-B辐射在药用植物生产以及增强植物抗性中的普及性应用。

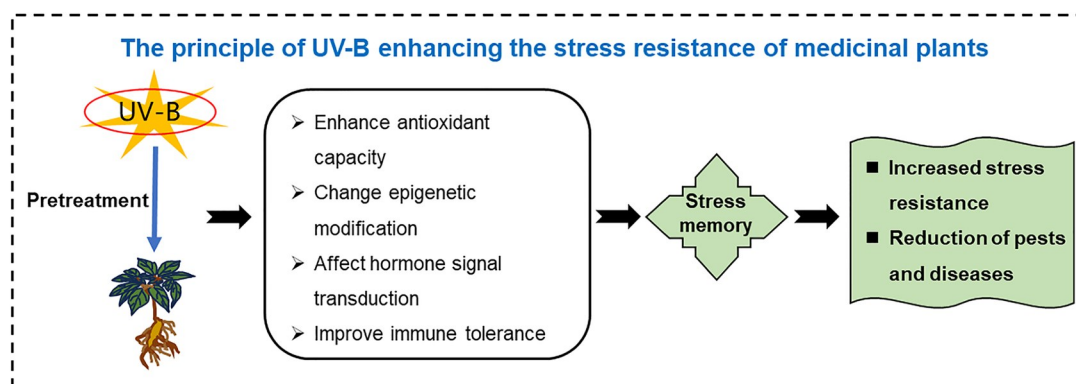


图4 UV-B增强药用植物抗逆性的原理
Fig.4 The principle of UV-B enhancing the stress resistance of medicinal plants

5 问题和展望

在过去的二十年里，人们对于药用植物中UV-B信号传导通路以及应激反应机制的认知已经取得了显著进展。深入研究UV-B对药用植物所产生的影响及其机制，有助于在人工栽培过程中，通过精准调控环境因子，实现药用成分“量”和“质”方面的有效提升。即便该研究领域已经取得了一定的成果，但是在药用植物受到UV-B辐射时所产生的生物学效应研究方面，仍面临诸多亟待解决的关键问题与挑战。

就UV-B照射强度的界定而言，目前尚存在模糊之处，这主要是由于物种之间存在差异以及实验装置呈现多样化的特点，进而导致难以确定具体的强度或剂量阈值。当前的相关研究大多集中于UV-B对植物幼苗或者组培苗的影响上，而田间实验研究则相对匮乏。为了推进UV-B研究成果能够更好地在实际生产中得以应用，当下迫切需要对实验装置进行规范，并建立标准化的辐照方法，同时积极开展UV-B辐射与温度、光照、水分等环境因子之间交互作用的研究，这对制定科学合理的药用植物UV-B处理策略和栽培管理措施至关重要。当前针对UV-B所开展的研究，大多采用顶部照射方式，然而，冠层内那些未受紫外线照射叶片对药用植物整体次生代谢产物积累的影响，目前尚未明确。全面深入地分析UV-B所介导的局部和整体信号转导网络，揭示UV-B信号传输、放大以及其对植物生长、发育和次生代谢所产生的全面影响具有重要意义。此外，UV-B信号级联是以一种较为复杂的方式进行输入和输出的，虽然目前已知UVR8受体能够介导UV-B反应，但是其他有可能存在的UV-B光感受因子仍需探索。为更为

深入地揭示UV-B对药用植物的影响机制，应加强多学科交叉研究，并结合自然条件下的实验研究和观测分析，制定适应气候变化的UV-B智能化栽培策略，以此来提升中药材的抗逆性和生产效率。

作者贡献声明 刘霄主要负责论文撰写；张楠和杜艳负责论文修改和图表优化；周利斌负责整体指导和论文审阅及定稿。全体作者均已阅读并同意最终的文稿。

参考文献

- Dotto M, Casati P. Developmental reprogramming by UV-B radiation in plants[J]. *Plant Science*, 2017, **264**: 96-101. DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.09.006.
- Meyer P, Van de Poel B, De Coninck B. UV-B light and its application potential to reduce disease and pest incidence in crops[J]. *Horticulture Research*, 2021, **8**(1): 194. DOI: 10.1038/s41438-021-00629-5.
- 刘一诺, 敖曼, 李波, 等. UV-B辐射对植物生长发育的影响及其应用价值[J]. *土壤与作物*, 2020, **9**(2): 191-202. DOI: 10.11689/j.issn.2095-2961.2020.02.011.
- LIU Yinuo, AO Man, LI Bo, *et al.* Effect of ultraviolet-B (UV-B) radiation on plant growth and development and its application value[J]. *Soils and Crops*, 2020, **9**(2): 191-202. DOI: 10.11689/j.issn.2095-2961.2020.02.011.
- Takshak S, Agrawal S B. Defense potential of secondary metabolites in medicinal plants under UV-B stress[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2019, **193**: 51-88. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2019.02.002.
- Chen Z R, Dong Y, Huang X. Plant responses to UV-B radiation: signaling, acclimation and stress tolerance[J]. *Stress Biology*, 2022, **2**(1): 51. DOI: 10.1007/s44154-022-00076-9.
- 常晶晶. 遮荫和增施UV-B对冬凌草生长和活性成分

- 影响[D]. 郑州: 郑州大学, 2021. DOI: 10.27466/d.cnki.gzzdu.2021.003117.
- CHANG Jingjing. Study on the effects of shading and application of UV-B on the growth and active components of *Isodon rubescens* (Hemsl.) H. Hara[D]. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2021. DOI: 10.27466/d.cnki.gzzdu.2021.003117.
- 7 Dwivedi K, Kumar K, Kumar G. Outcome of UV-B exposure and induction of some chlorophyll phenodeviants in two important hepatoprotective ethnomedicinal wild plants[J]. Vegetos, 2021, **34**(3): 700-708. DOI: 10.1007/s42535-021-00214-0.
- 8 Jadidi M, Mumivand H, Nia A E, *et al.* UV-A and UV-B combined with photosynthetically active radiation change plant growth, antioxidant capacity and essential oil composition of *Pelargonium graveolens*[J]. BMC Plant Biology, 2023, **23**(1): 555. DOI: 10.1186/s12870-023-04556-6.
- 9 卡迪尔·阿布都热西提. 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, 2018.
- Kadir Abdulrashid. Effects of UV-B radiation and salt stress on growth and physiological and biochemical characteristics of two Licorice seedlings[D]. Xi'an: Northwest University, 2018.
- 10 苏琦. 紫外胁迫对连钱草主要药效成分积累的影响[D]. 恩施: 湖北民族大学, 2022. DOI: 10.27764/d.cnki.ghbmz.2022.000219.
- SU Qi. Effects of ultraviolet stress on accumulation of main medicinal constituents of *Glechoma longituba*[D]. Enshi: Hubei Minzu University, 2022. DOI: 10.27764/d.cnki.ghbmz.2022.000219.
- 11 Takshak S, Agrawal S B. Defence strategies adopted by the medicinal plant *Coleus forskohlii* against supplemental ultraviolet-B radiation: augmentation of secondary metabolites and antioxidants[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2015, **97**: 124-138. DOI: 10.1016/j.plaphy.2015.09.018.
- 12 Kataria S, Jajoo A, Guruprasad K N. Impact of increasing Ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic processes[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2014, **137**: 55-66. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2014.02.004.
- 13 Gill S S, Anjum N A, Gill R, *et al.* DNA damage and repair in plants under ultraviolet and ionizing radiations [J]. The Scientific World Journal, 2015, **2015**: 250158. DOI: 10.1155/2015/250158.
- 14 Jansen M A K. Ultraviolet-B radiation effects on plants: induction of morphogenic responses[J]. Physiologia Plantarum, 2002, **116**(3): 423-429. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2002.1160319.x.
- 15 Yu H, Karampelias M, Robert S, *et al.* Root ultraviolet B-sensitive/weak auxin response3 is essential for polar auxin transport in Arabidopsis[J]. Plant Physiology, 2013, **162**(2): 965-976. DOI: 10.1104/pp.113.217018.
- 16 Vanhaelewyn L, Prinsen E, Van Der Straeten D, *et al.* Hormone-controlled UV-B responses in plants[J]. Journal of Experimental Botany, 2016, **67**(15): 4469-4482. DOI: 10.1093/jxb/erw261.
- 17 Ulm R, Baumann A, Oravec A, *et al.* Genome-wide analysis of gene expression reveals function of the bZIP transcription factor HY5 in the UV-B response of Arabidopsis[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, **101**(5): 1397-1402. DOI: 10.1073/pnas.0308044100.
- 18 董轩名. 独脚金内酯缓解拟南芥 UV-B 胁迫损伤机制研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023. DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2023.000136.
- DONG Xuanming. Study on the mechanism of strigolactones to alleviate UV-B stress damage in *Arabidopsis thaliana*[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023. DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2023.000136.
- 19 Peng T, Wang Y Q, Yang T, *et al.* Physiological and biochemical responses, and comparative transcriptome profiling of two *Angelica sinensis* cultivars under enhanced ultraviolet-B radiation[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, **12**: 805407. DOI: 10.3389/fpls.2021.805407.
- 20 刘洋. 应用代谢组学对比研究两种黄芪响应 UV-B 和干旱胁迫的代谢基础[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2018.
- LIU Yang. Comparative metabolomics study on the metabolic basis of two varieties of *Astragalus* in response to UV-B and drought stress[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2018.
- 21 Yoshida H, Nishikawa T, Hikosaka S, *et al.* Effects of nocturnal UV-B irradiation on growth, flowering, and phytochemical concentration in leaves of greenhouse-grown red perilla[J]. Plants, 2021, **10**(6): 1252. DOI: 10.3390/plants10061252.
- 22 夏敬青, 刘海荣, 顾依雯, 等. 中波紫外线对三叶青酚类物质质量分数、抗氧化能力及基因表达的影响[J]. 浙江

- 农林大学学报, 2024, **41**(2): 223-233. DOI: 10.11833/j.issn.2095-0756.20230385.
- XIA Jinqing, LIU Hairong, GU Yiwen, *et al.* Effect of UV-B radiation on mass fraction of phenolic substances, antioxidant capacity and genes expression in *Tetrastigma hemsleyanum*[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2024, **41**(2): 223-233. DOI: 10.11833/j.issn.2095-0756.20230385.
- 23 张玉红, 陈路瑶, 刘彤, 等. 增补UV-B辐射对药用植物黄檗幼苗生长及光合生理影响[J]. 中国农学通报, 2018, **34**(4): 76-82.
- ZHANG Yuhong, CHEN Luyao, LIU Tong, *et al.* The growth and photosynthetic physiological responses of *Phellodendron amurense* seedlings under supplementary UV-B radiation[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2018, **34**(4): 76-82.
- 24 Xu J, Luo H, Zhou S S, *et al.* UV-B and UV-C radiation trigger both common and distinctive signal perceptions and transmissions in *Pinus tabulaeformis* Carr. [J]. Tree Physiology, 2022, **42**(8): 1587-1600. DOI: 10.1093/treephys/tpac021.
- 25 Jaiswal D, Pandey A, Agrawal M, *et al.* Photosynthetic, biochemical and secondary metabolite changes in a medicinal plant *Chlorophytum borivillianum* (Safed musli) against low and high doses of UV-B radiation[J]. Photochemistry and Photobiology, 2023, **99**(1): 45-56. DOI: 10.1111/php.13672.
- 26 Jaiswal D, Agrawal S B. Ultraviolet-B induced changes in physiology, phenylpropanoid pathway, and essential oil composition in two *Curcuma* species (*C. caesia* Roxb. and *C. longa* L.) [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2021, **208**: 111739. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2020.111739.
- 27 Ri I, Pak S, Pak U, *et al.* How does UV-B radiation influence the photosynthesis and secondary metabolism of *Schisandra chinensis* leaves? [J]. Industrial Crops and Products, 2024, **208**: 117832. DOI: 10.1016/j.indcrop.2023.117832.
- 28 Cechin I, Corniani N, de Fátima Fumis T, *et al.* Ultraviolet-B and water stress effects on growth, gas exchange and oxidative stress in sunflower plants[J]. Radiation and Environmental Biophysics, 2008, **47**(3): 405-413. DOI: 10.1007/s00411-008-0167-y.
- 29 李文竞, 李安琳, 肖惠妹, 等. UV-B辐射对滇黄精幼苗生长、抗性生理及代谢物的影响[J]. 宜宾学院学报, 2024, **24**(6): 71-75. DOI: 10.19504/j.cnki.issn1671-5365.2024.06.12
- LI Wenjing, LI Anlin, XIAO Huimei, *et al.* Effects of UV-B radiation on the growth, resistance physiology, and metabolites of *polygonatum kingianum* seedlings[J]. Journal of Yibin University, 2024, **24**(6): 71-75. DOI: 10.19504/j.cnki.issn1671-5365.2024.06.12.
- 30 黄志慧, 张一宁, 李娜娜, 等. 增补UV-B辐射对蕲莫生理特性及次生代谢产物的影响[J]. 植物研究, 2022, **42**(6): 1079-1087. DOI: 10.7525/j.issn.1673-5102.2022.06.018.
- HUANG Zhihui, ZHANG Yining, LI Nana, *et al.* Responses of supplemental UV-B radiation to physiological properties and secondary metabolites of *thlaspi arvense*[J]. Bulletin of Botanical Research, 2022, **42**(6): 1079-1087. DOI: 10.7525/j.issn.1673-5102.2022.06.018.
- 31 黄志慧. 外源水杨酸对增补紫外辐射下蕲莫生理特性及次生代谢产物的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022. DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2022.000950.
- HUANG Zhihui. Effects of exogenous salicylic acid to the physiological properties and secondary metabolites of *Thlaspi arvense* L. under supplemental UV-B radiation [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2022. DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2022.000950.
- 32 Park S Y, Lee M Y, Lee C H, *et al.* Physiologic and metabolic changes in *Crepidiastrum denticulatum* according to different energy levels of UV-B radiation[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2020, **21**(19): 7134. DOI: 10.3390/ijms21197134.
- 33 Zhan J Y, Yang Q, Lin Z Y, *et al.* Enhanced antioxidant capacity and upregulated transporter genes contribute to the UV-B-induced increase in blinin in *Conyza blinii*[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2021, **28**(11): 13275-13287. DOI: 10.1007/s11356-020-11502-8.
- 34 Ma C H, Chu J Z, Shi X F, *et al.* Effects of enhanced UV-B radiation on the nutritional and active ingredient contents during the floral development of medicinal chrysanthemum[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2016, **158**: 228-234. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2016.02.019.
- 35 丁晓莉. 甘草叶片抗氧化系统对UV-B辐射的响应机制研究[D]. 银川: 宁夏大学, 2018.
- DING Xiaoli. The response mechanism of antioxidant system to UV-B radiation in *Glycyrrhiza uralensis* Fisch leaves[D]. Yinchuan: Ningxia University, 2018.

- 36 Pandey A, Jaiswal D, Agrawal S B. Ultraviolet-B mediated biochemical and metabolic responses of a medicinal plant *Adhatoda vasica* Nees. at different growth stages[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2021, **216**: 112142. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2021.112142.
- 37 Kumari R, Singh S, Agrawal S B. Response of ultraviolet-B induced antioxidant defense system in a medicinal plant, *Acorus calamus*[J]. Journal of Environmental Biology, 2010, **31**(6): 907-911.
- 38 Wink M. Modes of action of herbal medicines and plant secondary metabolites[J]. Medicines, 2015, **2**(3): 251-286. DOI: 10.3390/medicines2030251.
- 39 Rai K, Agrawal S B. Effect on essential oil components and wedelolactone content of a medicinal plant *Eclipta alba* due to modifications in the growth and morphology under different exposures of ultraviolet-B[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2020, **26**(4): 773-792. DOI: 10.1007/s12298-020-00780-8.
- 40 Jaiswal D, Agrawal M, Agrawal S B. Dose differentiation in elevated UV-B manifests variable response of carbon-nitrogen content with changes in secondary metabolites of *Curcuma caesia* Roxb[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2022, **29**(48): 72871-72885. DOI: 10.1007/s11356-022-20936-1.
- 41 Yildirim A B. Ultraviolet-B-induced changes on phenolic compounds, antioxidant capacity and HPLC profile of *in vitro*-grown plant materials in *Echium orientale* L. [J]. Industrial Crops and Products, 2020, **153**: 112584. DOI: 10.1016/j.indcrop.2020.112584.
- 42 Li Y P, Qin W, Fu X Q, *et al.* Transcriptomic analysis reveals the parallel transcriptional regulation of UV-B-induced artemisinin and flavonoid accumulation in *Artemisia annua* L. [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, **163**: 189-200. DOI: 10.1016/j.plaphy.2021.03.052.
- 43 Li R C, Liu H, Liu Y J, *et al.* Insights into the mechanism underlying UV-B induced flavonoid metabolism in callus of a Tibetan medicinal plant *Mirabilis himalaica*[J]. Journal of Plant Physiology, 2023, **288**: 154074. DOI: 10.1016/j.jplph.2023.154074.
- 44 马春晖. 不同发育阶段祁菊花序对 UV-B 辐射的响应 [D]. 保定: 河北大学, 2016.
MA Chunhui. Effects of enhanced UV-B radiation on postharvest chrysanthemum inflorescence during different development stages[D]. Baoding: Hebei University, 2016.
- 45 李锦馨, 张阁, 马燕, 等. UV-B 辐射胁迫对药用植物次生代谢产物的影响研究进展[J]. 河南农业科学, 2018, **47**(5): 1-7. DOI: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2018.05.001.
LI Jinxin, ZHANG Ge, MA Yan, *et al.* Research progress on impacts of enhanced UV-B radiation on medicinal plants' secondary metabolites[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2018, **47**(5): 1-7. DOI: 10.15933/j.cnki.1004-3268.2018.05.001.
- 46 寇萍. 东北红豆杉中紫杉烷对 UV-B 辐射的响应规律及其代谢调控分子机制解析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2021. DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2021.000025.
KOU Ping. The response law of taxoids in *taxus cuspidata* to UV-B radiation and analysis of molecular mechanism of metabolic regulation[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2021. DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2021.000025.
- 47 Xiao S Q, Li D W, Tang Z H, *et al.* Supplementary UV-B radiation effects on photosynthetic characteristics and important secondary metabolites in *eucommia ulmoides* leaves[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2023, **24**(9): 8168. DOI: 10.3390/ijms24098168.
- 48 Liu S A, Gu X Y, Jiang Y B, *et al.* UV-B promotes flavonoid biosynthesis in *Ginkgo biloba* by inducing the *GbHY5- GbMYB1- GbFLS* module[J]. Horticulture Research, 2023, **10**(8): uhad118. DOI: 10.1093/hr/uhad118.
- 49 Zhang J J, Li X Q, Sun J W, *et al.* Nitric oxide functions as a signal in ultraviolet-B-induced baicalin accumulation in *Scutellaria baicalensis* suspension cultures[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2014, **15**(3): 4733-4746. DOI: 10.3390/ijms15034733.
- 50 Liu Y, Liu J, Wang Y, *et al.* The different resistance of two astragalus plants to UV-B stress is tightly associated with the organ-specific isoflavone metabolism[J]. Photochemistry and Photobiology, 2018, **94**(1): 115-125. DOI: 10.1111/php.12841.
- 51 Liu Y, Liu J, Abozeid A, *et al.* UV-B radiation largely promoted the transformation of primary metabolites to phenols in *Astragalus mongholicus* seedlings[J]. Biomolecules, 2020, **10**(4): 504. DOI: 10.3390/biom10040504.
- 52 Jiao J, Gai Q Y, Wang W, *et al.* Ultraviolet radiation-elicited enhancement of isoflavonoid accumulation, biosynthetic gene expression, and antioxidant activity in *astragalus membranaceus* hairy root cultures[J]. Journal

- of Agricultural and Food Chemistry, 2015, **63**(37): 8216-8224. DOI: 10.1021/acs.jafc.5b03138.
- 53 钟卓珩. UVB 诱导长春花及白桑次生代谢激活及调控的系统生物学研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2021. DOI: 10.27461/d.cnki.gzjdx.2021.001246.
ZHONG Zhuoheng. Systems-biology-based study towards response and regulation of secondary metabolism in *Catharanthus roseus* and *Morus alba* under ultraviolet B radiation[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2021. DOI: 10.27461/d.cnki.gzjdx.2021.001246.
 - 54 曹梦. 紫外辐射对白鲜生长和药用成分积累的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2019. DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2019.000447.
CAO Meng. Effect of ultraviolet radiation on *Dictamnus dasycarpus* Turcz growth and accumulation of medicinal components[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2019. DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2019.000447.
 - 55 Chen Y H, Zhang X R, Guo Q S, *et al.* Effects of UV-B radiation on the content of bioactive components and the antioxidant activity of *prunella vulgaris* L. spica during development[J]. Molecules, 2018, **23**(5): 989. DOI: 10.3390/molecules23050989.
 - 56 Han X X, Li C, Sun S C, *et al.* The chromosome-level genome of female ginseng (*Angelica sinensis*) provides insights into molecular mechanisms and evolution of coumarin biosynthesis[J]. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2022, **112**(5): 1224-1237. DOI: 10.1111/tpj.16007.
 - 57 Zhang Q F, Li M, Chen X Y, *et al.* Chromosome-level genome assembly of *Bupleurum chinense* DC provides insights into the saikosaponin biosynthesis[J]. Frontiers in Genetics, 2022, **13**: 878431. DOI: 10.3389/fgene.2022.878431.
 - 58 Liao B S, Shen X F, Xiang L, *et al.* Allele-aware chromosome-level genome assembly of *Artemisia annua* reveals the correlation between ADS expansion and artemisinin yield[J]. Molecular Plant, 2022, **15**(8): 1310-1328. DOI: 10.1016/j.molp.2022.05.013.
 - 59 Kim J, Kang S H, Park S G, *et al.* Whole-genome, transcriptome, and methylome analyses provide insights into the evolution of platycoside biosynthesis in *Platycodon grandiflorus*, a medicinal plant[J]. Horticulture Research, 2020, **7**: 112. DOI: 10.1038/s41438-020-0329-x.
 - 60 Chen Y, Fang T, Su H, *et al.* A reference-grade genome assembly for *Astragalus mongholicus* and insights into the biosynthesis and high accumulation of triterpenoids and flavonoids in its roots[J]. Plant Communications, 2023, **4**(2): 100469. DOI: 10.1016/j.xplc.2022.100469.
 - 61 王星文, 邬兰, 马婷玉, 等. 黄花蒿 Dof 基因家族鉴定及在 GA-UV 处理下对青蒿素生物合成的影响[J]. 世界科学技术-中医药现代化, 2022, **24**(5): 1825-1837. DOI: 10.11842/wst.20211109010.
WANG Xingwen, WU Lan, MA Tingyu, *et al.* Identification of dof gene family in *artemisia annua* and its effect on artemisinin biosynthesis under GA-UV treatment[J]. Modernization of Traditional Chinese Medicine and Materia Medica-World Science and Technology, 2022, **24**(5): 1825-1837. DOI: 10.11842/wst.20211109010.
 - 62 车金凤, 张庆, 李国旗, 等. 罗布麻和大麻状罗布麻 UV-B 光受体 UVR8 基因的鉴定及表达分析[J]. 广西植物, 2023, **43**(10): 1876-1891. DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202208012.
CHE Jinfeng, ZHANG Qing, LI Guoqi, *et al.* Identification and expression analysis of UV-B photoreceptor UVR8 genes in *Apocynum venetum* and *A. cannabinum*[J]. Guihaia, 2023, **43**(10): 1876-1891. DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202208012.
 - 63 Pan W S, Zheng L P, Tian H, *et al.* Transcriptome responses involved in artemisinin production in *Artemisia annua* L. under UV-B radiation[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2014, **140**: 292-300. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2014.08.013.
 - 64 Zhu W, Yang B X, Komatsu S, *et al.* Binary stress induces an increase in indole alkaloid biosynthesis in *Catharanthus roseus*[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, **6**: 582. DOI: 10.3389/fpls.2015.00582.
 - 65 Zhang X, Ding X L, Ji Y X, *et al.* Measurement of metabolite variations and analysis of related gene expression in Chinese liquorice (*Glycyrrhiza uralensis*) plants under UV-B irradiation[J]. Scientific Reports, 2018, **8**(1): 6144. DOI: 10.1038/s41598-018-24284-4.
 - 66 Pandey P, Ramegowda V, Senthil-Kumar M. Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: physiological and molecular mechanisms[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, **6**: 723. DOI: 10.3389/fpls.2015.00723.
 - 67 Zhu W, Han H T, Liu A M, *et al.* Combined ultraviolet and darkness regulation of medicinal metabolites in *Mahonia bealei* revealed by proteomics and metabolomics

- [J]. Journal of Proteomics, 2021, **233**: 104081. DOI: 10.1016/j.jprot.2020.104081.
- 68 Zheng W, Li X M, Zhang L, *et al.* Improved metabolites of pharmaceutical ingredient grade *Ginkgo biloba* and the correlated proteomics analysis[J]. Proteomics, 2015, **15** (11): 1868-1883. DOI: 10.1002/pmic.201400258.
- 69 Wang C H, Zheng L P, Tian H, *et al.* Synergistic effects of ultraviolet-B and methyl jasmonate on tanshinone biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* hairy roots[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2016, **159**: 93-100. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2016.01.012.
- 70 Pandey A, Agrawal M, Agrawal S B. Individual and combined effects of chromium and ultraviolet-B radiation on defense system, ultrastructural changes, and production of secondary metabolite psoralen in a medicinal plant *Psoralea corylifolia* L.[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2023, **30** (2): 4372-4385. DOI: 10.1007/s11356-022-22480-4.
- 71 Rojas-Lillo Y, Alberdi M, Acevedo P, *et al.* Manganese toxicity and UV-B radiation differentially influence the physiology and biochemistry of highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) cultivars[J]. Functional Plant Biology, 2014, **41**(2): 156-167. DOI: 10.1071/FP12393.
- 72 Ferreyra M L F, Serra P, Casati P. Recent advances on the roles of flavonoids as plant protective molecules after UV and high light exposure[J]. Physiologia Plantarum, 2021, **173**(3): 736-749. DOI: 10.1111/ppl.13543.
- 73 王丹, 王茹丹, 姜静, 等. 红光预照射对紫花苜蓿幼苗 UV-B 抗性的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, **47**(16): 179-183. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2019.16.040.
WANG Dan, WANG Rudan, JIANG Jing, *et al.* Effect of red light pre-irradiation on UV-B resistance of *Medicago sativa* seedlings[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, **47**(16): 179-183. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2019.16.040.
- 74 He F, Zhao Q, Shi Y J, *et al.* UVB-pretreatment-enhanced cadmium absorption and enrichment in poplar plants[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, **24**(1): 52. DOI: 10.3390/ijms24010052.
- 75 Robson T M, Hartikainen S M, Aphalo P J. How does solar ultraviolet-B radiation improve drought tolerance of silver birch (*Betula pendula* Roth.) seedlings? [J]. Plant, Cell & Environment, 2015, **38**(5): 953-967. DOI: 10.1111/pce.12405.
- 76 冯源, 李云霞, 董晓东. 滇黄芩幼苗对增强 UV-B 辐射与干旱胁迫的生理响应[J]. 湖北农业科学, 2016, **55**(2): 413-417. DOI: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2016.02.037.
FENG Yuan, LI Yunxia, DONG Xiaodong. Physiological response of scutellaria amoena seedlings to enhanced ultraviolet-B radiation and drought stress[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2016, **55**(2): 413-417. DOI: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2016.02.037.
- 77 周文玲. UV-B 驯化对杜仲抗低温能力的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023.
ZHOU Wenling. Effects of UV-B domestication on low temperature resistance of *Eucommia ulmoides* Oliv[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023.
- 78 陈心愿. 安徽省小麦白粉菌对 UV-B 辐射的敏感性和寄生适合度分析[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2023.
CHEN Xinyuan. Sensitivity and parasitic fitness analysis of wheat powdery mildew to UV-B radiation in Anhui Province[D]. Hefei: Anhui Agricultural University, 2023.
- 79 张琳, 王修蘋, 李祖然, 等. 植物响应 UV-B 辐射的表观遗传调控和胁迫记忆研究进展[J]. 植物生理学报, 2023, **59**(7): 1195-1210. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.300128.
ZHANG Lin, WANG Xiupin, LI Zuran, *et al.* Research progress on the epigenetic regulation and stress memory of plant to UV-B radiation responses[J]. Plant Physiology Journal, 2023, **59**(7): 1195-1210. DOI: 10.13592/j.cnki.ppj.300128.