

· 专题论坛 ·

## 植物响应UV-B辐射的研究进展

陈慧泽, 韩榕\*

山西师范大学生命科学学院, 植物分子与环境胁迫响应山西省高校重点实验室, 临汾 041000

**摘要** 地表UV-B辐射的增强对植物的生长生理产生了多方面影响。随着研究的不断深入, 人们认识到UV-B辐射不仅是一种胁迫因子, 而且是一个重要的信号调节分子。该文论述了近年来植物响应UV-B辐射研究的一系列成果, 包括UV-B辐射对植物形态建成、生理代谢、UV-B光受体UVR8蛋白、细胞程序性死亡、细胞骨架和细胞周期的影响, 及其它因素与UV-B复合处理对植物的作用; 并对植物响应UV-B辐射研究进行了展望。

**关键词** UV-B辐射, 植物, 响应

陈慧泽, 韩榕 (2015). 植物响应UV-B辐射的研究进展. 植物学报 50, 790–801.

太阳光是地球能量的主要来源, 其中的紫外线波长短, 能量高, 到达地面后会对生物体造成较大的影响。而大气平流层中广泛分布有臭氧, 它可对太阳光中的紫外线进行有效吸收, 进而保护地表生物。

紫外线(ultraviolet, UV)依据其波长的不同, 可以分为3类: UV-A (315–400 nm)、UV-B (280–315 nm)和UV-C (100–280 nm)。从其对生物的效应来看, UV-A一般无杀伤力, 并且很少被臭氧吸收, 属于弱效应波。臭氧可以吸收90%左右的UV-B, 但仍有约10%的UV-B会到达地面, 对生物产生一定的影响, 属于强效应波。而对生物有灭生性辐射的超强效应波UV-C可以完全被大气层吸收, 并可引起光化学反应制造出臭氧。

地表UV-B辐射的增强直接导致大气臭氧层变薄。从近几十年的观测数据来看, 人类自身活动产生的氟氯烃化合物的排放导致了大气中含量甚微的臭氧减少。南极平流层臭氧空洞自20世纪70年代中期被人们发现以来, 一直在地球上存在。目前, 最大的臭氧层空洞仍存在于地球南极。2011年, 在地球北极首次发现存在臭氧空洞, 引起了人们的高度关注。联合国于1987年签署的《关于消耗臭氧层物质的蒙特利尔议定书》在一定程度上限制了人们对臭氧层的破坏。但是, 随着全球气候的变化, 大气环流的变动也会影响不同地区的臭氧水平及UV-B辐射的强度。

尽管UV-B是太阳光中最少的成分, 在到达地表的光中占不到0.5%, 但它具有日光光谱中最高的能量, 会对生物产生十分重要的影响。目前, 在地球表面农作物生长季节的环境中UV-B的平均水平为2–12  $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ , 与1980年相比, 增加了6%–14%。2003年, 英国国内UV-B辐射剂量的最大值为2.44  $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ , 与19年前相比增加了30%。但是如此低的UV-B剂量在世界上其它地区的种植季节中非常少见。例如, 在美国产棉区, 夏季UV-B辐射的剂量为4–11  $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ , 而根据预测未来将会是4.56–12.54  $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 。2002年, 中国大豆(*Glycine max*)产区环境中的UV-B辐射强度平均值为8.85  $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 。这些地区未来UV-B辐射的水平会增加30%, 从而极大地影响农作物产量。根据1979–1992年的数据及环境条件, 使用GISS (Goddard Institute for Space Studies)模型计算得知, 在2010–2020年期间, 环境中的UV-B辐射强度将会在北半球增加14%, 南半球增加40%。

### 1 UV-B辐射对植物生理代谢的影响

植物是光合自养型有机体, 因此必须不断适应环境条件的变化。地表UV-B辐射强度的加剧使得UV-B辐射作为胁迫因子对植物适应环境的机制发生改变。UV-B辐射对植物的影响具有累积效应, 辐射时间越

收稿日期: 2014-09-25; 接受日期: 2014-11-16

基金项目: 国家自然科学基金(No.30671061)和山西省自然科学基金(No.2014011028-5)

\* 通讯作者。E-mail: hhws1@163.com

长, 对植物的影响也就越大。植物通过自身一系列生理代谢活动的变化, 适应或抵抗环境中UV-B辐射的变化。通常情况下, UV-B辐射对植物有强烈的负面效应, 例如导致蛋白质损伤、膜脂变化和叶绿体损伤等。近年来, 人们分别从低剂量和高剂量两个层次对植物响应UV-B辐射进行了研究。在较低的UV-B辐射强度下( $<8 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ), 植物通过自身形态建成的变化来响应UV-B辐射。在这种条件下, 植物的响应过程是避免或者降低UV-B对植物可能造成的损伤, 主要通过UVR8 (UV RESISTANCE LOCUS8)蛋白介导的一系列信号通路, 完成自身的光形态建成。而在高剂量UV-B辐射条件下( $>8 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ), 植物会发生DNA损伤、细胞膜变化和蛋白降解, 这些通常会导致遗传突变, 影响到许多生理过程, 并最终导致植物干物质和产量的减少。

### 1.1 UV-B辐射影响植物的形态建成

植物响应不同胁迫因子的表型非常类似, 基本具有普遍适用性。许多胁迫因子导致的植物表型变化, 最主要为抑制细胞伸长、局部诱导细胞分裂及分化发生改变, 也就是生长的重新分配而不是简单的生长中断。

目前, 报道最多的是UV-B辐射对植物地上部分的影响。许多阔叶植物响应UV-B辐射表现出叶片栅栏组织增多。UV-B辐射抑制了拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)种子的萌发、幼苗的生长及其黄化苗胚轴的生长(李晓阳等, 2013)。后期研究发现, 这种抑制作用是由于DNA二聚体积累导致细胞周期抑制的结果。在大田实验中, 人们采用 $7.2 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 的增强UV-B辐射(eUV-B)处理大豆幼苗, 发现增强UV-B辐射导致大豆叶面积、根瘤数目和总生物量显著减少。同时, 发现对UV-B敏感性不同的大豆在UV-B辐射条件下 $\text{H}_2\text{O}_2$ 、黄酮类化合物、水杨酸和茉莉酸的累积存在差异。对12个不同品种小麦(*Triticum aestivum*)响应不同剂量UV-B辐射的比较研究表明, 低剂量的UV-B辐射( $3.24 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ )抑制了植物的株高, 但却增加了干重和光化学反射指数。而高剂量的UV-B辐射( $5.4 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ )抑制了植物生长的大部分参数指标, 尤其是株高和鲜重。在12个供试小麦品种中, 农大6081对两种剂量的UV-B辐射有最强的抗性(Lv et al., 2013)。对2种马齿苋属植物响应UV-B辐射的研究表明, UV-B辐射对2种植物的种子萌发、生长、蛋白含

量、过氧化酶和蛋白酶活性都有很大的影响(Peykarestan et al., 2012)。

UV-B辐射也影响植物根的生长和根状茎的发育。人们利用蛋白质组学方法研究植物根响应非生物胁迫的过程中(Ghosh and Xu, 2014), 发现白菖蒲(*Acorus calamus*)在低剂量UV-B辐射下, 根的生长受到严重抑制(Kumari et al., 2009)。UV-B辐射导致的植物根生物量的减少还存在于大豆(Feng et al., 2003)、小叶菊(*Dendranthema parvifolium*) (Gwynn Jones and Johanson, 1996)和黑麦草(*Lolium perenne*) (Comont et al., 2013)中。

UV-B辐射对植物花和果实等也有一定的影响。在报春花(*Primula malacoides*)中发现, UV-B辐射影响了不同的组织器官(叶片和花)内黄酮类化合物的产生(El Morchid et al., 2014)。采摘后的西兰花(*Brassica oleracea*)中叶绿体过氧化物酶参与了叶绿素的降解过程, 而这个过程受UV-B辐射影响(Aiamla-Or et al., 2014)。对采摘后西兰花花蕾的研究发现, 光照、UV-B辐射和温度都会影响其维生素C的含量(Rybarczyk-Plonska et al., 2014)。UV-B辐射还可减轻冷存储对芒果(*Mangifera indica*)的伤害, 这个过程通过增加芒果内源一氧化氮(NO)水平实现(Ruan et al., 2015)。

在农业和林业上, 人们在种植和引种方面也需注意UV-B辐射对植物的影响。黑麦草作为重要的牧草, 其分布非常广泛。而纬度变化导致的UV-B辐射变化是影响黑麦草产量和质量的一个重要原因(Comont et al., 2013)。通过模拟北纬 $30^\circ$ 、 $40^\circ$ 、 $50^\circ$ 、 $60^\circ$ 和 $70^\circ$ 的UV-B辐射剂量, 测定黑麦草总生物量及总黄酮含量, 分析UV-B辐射对黑麦草的影响, 以引导人们未来种植黑麦草时注意UV-B辐射的强度。人们对起源于北半球, 但在南、北半球均有分布的山柳菊(*Hieracium umbellatum*)响应UV-B辐射进行了研究, 发现它对UV-B辐射有高度的可塑性, 有足够的改变自己自身生长发育以适应环境(Beckmann et al., 2012)。由于UV-B辐射的强度在未来会发生很大的变化, 因此, 在引入一些植物的时候需考虑该区域的UV-B辐射及植物对UV-B辐射的适应性。

### 1.2 UV-B辐射影响植物的生理及物质代谢

UV-B辐射在植物体内主要的目标底物是DNA、紫外

吸收物的积累和光合作用等(Khoroshilova et al., 1990)。不管是原核生物还是真核生物, DNA是UV-B诱导损伤的最关键因素之一。UV-B辐射可以导致不同类型的DNA损伤, 如形成嘧啶二聚体(CPDs)、6-4光产物及DNA双链破坏。在UV-B辐照下, CPDs可达约75%。单细胞凝胶电泳检测结果可直接显示UV-B辐射对植物DNA损伤量的大小(王静等, 2007)。对拟南芥而言, *UVR2*基因编码的光裂解酶PHR1只对CPDs起作用, 而*UVR3*基因编码的光裂解酶只对6-4光产物有作用。这两种损伤都可以在暗环境下通过切除进行修复。在拟南芥中, 对 $\gamma$ 射线引起的DNA损伤敏感(*ataxia-telangiectasia mutated*, ATM)和对UV-B辐射引起的DNA损伤的敏感(*ataxia-telangiectasia and rad3-related*, ATR)可以作为DNA损伤的传感器(Nawkar et al., 2013)。

植物进行光合作用的器官需要接收光源, 因此不可避免地会接收到UV-B辐射。光合作用是植物最重要且敏感的代谢活动, 因为光合作用与生物产量直接相关。UV-B辐射对光合作用的影响体现在直接和间接效应上(Kataria et al., 2014)。UV-B辐射直接影响植物类囊体膜的完整性(Swarna et al., 2012)、光系统II (PSII)的活性(Chen and Han, 2014), 并导致CO<sub>2</sub>固定减少(Allen et al., 1997)、叶绿素和淀粉含量减少等(Cechin et al., 2007)。UV-B辐射对植物造成的间接后果表现为影响植物气孔开闭(Jansen and Noort, 2000), 减少气体交换(Tossi et al., 2014), 改变叶片的解剖结构(Kakani et al., 2003), 及整株植物的光合作用被表层叶片影响(Zhao et al., 2004)。

在C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>植物中, 去除光照中的UV组分可以增加植物的生长、光合作用和产量(Kataria et al., 2013)。滤去正常光照中UV组分后, 玉米(*Zea mays*)叶片氧自由基和PSII活性升高(Shine and Guruprasad, 2012)。采用不同波长的UV辐射(UV 254、UV 302和UV 365)处理一年生沙漠植物, 发现UV辐射使得叶绿素、胡萝卜素和蛋白等含量均显著下降(Salama et al., 2011)。高剂量(10 kJ·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>)的UV-B辐射极大地抑制了小麦光合作用的进行(Chen and Han, 2014)。有的植物可以通过调整自身生理代谢来适应一定剂量的UV-B辐射。在大田中, 对杨树和蚕豆(*Vicia faba*)的研究发现, 在植物叶片发育过程中, 高水平的合有效辐射可以促进植物抵御UV-B辐射损

伤。若植物突然暴露在UV-B辐射环境中, 成熟叶片有能力抵御低剂量UV-B (5–6 kJ·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>)对其造成的伤害(Barnes et al., 2013)。莴苣(*Lactuca sativa*)是一种重要的农作物, 在田地中通常要接受剧烈的光照。对莴苣气体交换和叶绿素荧光参数的测定发现, 其主要通过上调自身光合性能和对代谢物的重新分配来适应UV-B辐射和可见光(Wargent et al., 2015)。对香蕉(*Musa paradisiaca*)叶片而言, UV-B辐射的增强不仅降低了叶片的光合作用, 而且还降低了氮在光合循环中的分配(孙谷畴等, 2000)。对生境一样, 且接受UV-B辐射相反的两种绿色藻类的研究发现, UV-B辐射导致不同藻类的DNA和PSII损伤; 同时, 研究结果显示高速的PSII修复率可能是植物对自然界中UV-B辐射适应的一种方式。

气孔的调节是另一个限制叶片光合作用的关键因素。穿透入幼苗叶片的UV-B辐射小于入射辐射的10% (Day et al., 1993; Barnes et al., 2008), 且任何剂量的UV-B辐射透过叶片都要通过气孔和细胞的垂周壁部分(Day et al., 1993)。已有研究显示, UV-B辐射导致植物对CO<sub>2</sub>吸收减少是由于其减少了气孔开度。而UV-B辐射对气孔密度的影响也会导致叶片光合效率降低(Farquhar and Sharkey, 1982)。高剂量UV-B辐射会通过影响保卫细胞的控制机制进而影响气孔的运动(Dai et al., 1995)。在UV-B辐射诱导的拟南芥气孔关闭过程中, 43.2 kJ·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>的UV-B辐射诱导了细胞质碱化, 这与H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的生成有很大的关系。细胞质碱化导致了UV-B辐射引起的气孔关闭, 这种关闭机制通过激活保卫细胞内H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的生成产生, 并且H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>的积累程度可以反馈增加细胞质的碱化程度(Zhu et al., 2014)。这与UV-B辐射导致植物体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生紧密相关。另有研究发现, 不管是低剂量还是高剂量的UV-B辐射都会导致体内ROS增加(Hideg et al., 2013)。ROS的积累与UVR8的信号通路相连, 因此, 低剂量的UV-B辐射是一种对植物有利的胁迫, 而这种信号通路通过产生ROS保卫机制, 进而触动植物低警惕性信号通路。此外, 人们发现拟南芥中UV-B辐射导致的气孔关闭过程依赖于UVR8信号通路(Tossi et al., 2014)。因此, 推测可能是UV-B对叶绿体和线粒体产生的损伤导致了细胞内ROS增加; 同时通过UVR8蛋白启动下游信号通路, 并最终表现为叶片气孔的关闭。

黄酮是一类植物多酚次级代谢物的总称, 主要分为花青素、黄酮醇、黄烷醇和原花色素。这些组分根据植物的种类、器官发育阶段和生长条件的变化分布有所不同(Debeaujon et al., 2001)。黄酮类化合物可以吸收UV-B光, 故也被称为UV-B滤除器, 具有抗氧化和吸收紫外线的功能, 在植物响应UV-B过程中起保护作用(Agati and Tattini, 2010)。UV-B辐射导致黄酮合成出现高度羟基化, 显示出强的抗氧化能力, 有利于去除植物细胞中的ROS (Agati et al., 2012)。黄酮类物质可以通过调节生长素的动态平衡来影响植物的极性生长(Peer and Murphy, 2007)。对UV-B辐射后的叶片进行分析, 发现变厚的叶片中黄酮类物质的含量显著升高(Klem et al., 2012)。对经285.12 kJ·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>强度的UV-B辐射以及一氧化氮清除剂(cPTIO)处理的玉米叶片进行研究, 发现清除NO后的玉米叶片中没有黄酮类物质的积累。荧光标记的结果显示, NO与黄酮类物质在玉米叶片内共定位。另外, 在此强度UV-B辐射处理下, 玉米叶片中参与黄酮类物质合成的CHS和CHI基因表达水平均明显上调(Tossi, 2012)。人们将玉米ZmFLS1基因转入野生型拟南芥, 发现在UV-B辐射4小时后, 拟南芥花青素的含量维持在很低的水平(Emiliani et al., 2013)。喜阴植物中, 黄酮类化合物可保护叶绿体免受高强度阳光照射的损伤; 同时它们也可以通过保护PSII使植物免受UV-B辐射造成的伤害(Petrussa et al., 2013)。Koyama等(2012)的研究发现, 遮挡光照中的UV组分后, 一些黄酮基因的表达受到抑制。此外, 用滤膜过滤掉光照中的UV组分后, 植物中原花青素的含量未发生变化, 但是花青素的合成量却显著减少; 同时FLS4基因的表达量也比未过滤UV组分时低。

植物体内其它代谢物质在植物响应UV-B辐射的过程中也扮演着重要角色。UV-B辐射后, 番茄内源激素、多胺及脯氨酸的变化严重影响了花粉的活力、种子的数量及质量(杨晖等, 2007)。烟草(*Nicotiana tabacum*)中, 总维生素B6的含量在UV-B辐射12小时后下降十分明显, 而辐射24小时与12小时的结果差异不显著。近期人们还发现ABA-NO系统在植物响应UV-B辐射中具有重要功能(Tossi et al., 2012)。玉米接受UV-B辐射后, 其体内ABA和NO的含量都快速增加。在玉米ABA缺失突变体中, UV-B不能诱导ABA和NO的增加。相较于野生型, 突变体显示出了更多的致

死性。玉米和葡萄(*Vitis vinifera*)接受UV-B辐射后, UV-B引起ABA浓度的增加, 从而激活pNOX和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>生成及NO产生, 减少了UV-B导致的细胞损伤。玉米中, UV-B辐射诱导了I类自主型转座子的转移。利用表面增强激光解析电离飞行时间质谱技术(SELDI-TOF MS), 人们发现UV-A和UV-B辐射诱导了8-甲氧基补骨脂素(花椒毒素)的形成。

## 2 植物体内UV-B受体UVR8的研究

植物对UV-B辐射响应的光形态建成暗示了植物中存在一种与其它已知光受体类似的UV-B光受体。但是几十年来, 人们并未寻找到UV-B光受体。2002年, Kliebenstein等在分离拟南芥突变体的过程中, 分离到一种uvr8突变体。2011年, Rizzinidn等发现UVR8蛋白可以感知UV-B辐射, 并证实其是UV-B的光受体蛋白, 进而在该领域取得了突破性成就。植物对UV-B辐射的响应均由UVR8蛋白介导, 这是植物适应UV-B胁迫所必需的(Li et al., 2013)。之后, 人们确定了UVR8蛋白的晶体结构, 发现UVR8是1个对称的二聚体。在受到UV-B光刺激后, 二聚体解聚为单体, 然后启动一系列的级联信号反应。随后, UVR8蛋白快速从单体恢复到二聚体的形式(Heilmann and Jenkins, 2013)。Christie等(2012)研究发现, 植物UVR8光受体通过 $\alpha$ -氨基-3-吡啶丙酸介导的盐键断裂感知UV-B辐射; 同时Wu等(2012)的研究结果显示, UVR8蛋白没有任何外部的辅助基团作为发色团, 分布在单体结构顶端的氨基酸残基之间存在电荷的互作, 并确定Trp285和Trp233为UVR8蛋白的发色团。

UVR8蛋白在细胞质和细胞核中都有分布, UV-B辐射促进了其在细胞核内的分布。此外, UVR8蛋白似乎是细胞的一种组成成分, 不受光照甚至UV-B辐射的影响。因此, UV-B辐射可能导致了UVR8在细胞内的重新分布。细胞核内的UVR8聚集速度非常快, 几分钟之内即可完成。其在细胞核内的定位由UVR8的活性决定, 但是这依赖于UV-B辐射刺激UVR8。在细胞核中, UVR8与染色质上响应UV-B辐射的基因相结合, 说明UVR8可能直接调节其目标基因的转录。UVR8也可能通过与染色质上的组蛋白结合起作用, 值得注意的是, UVR8和人细胞内的RCC1与染色质结合的区域相同(Brown et al., 2005; Cloix and

Jenkins, 2008)。UVR8与染色质结合后的生物功能尚不清楚。另一个关于UVR8活性的重要发现是其在UV-B辐射后与E3泛素连接酶COP1结合发挥作用。Cloix等(2012)的研究表明, UVR8蛋白以依赖于UV-B的方式在细胞核内直接快速地与COP1结合, 并且两种蛋白质都对UV-B辐射引起的光形态建成做出响应。而且, UVR8蛋白C端的27个氨基酸区域对于其与COP1结合是必需的, 删除这个区域, 植物中UVR8的功能也会丧失。人们还发现拟南芥中SPA1通过COP1与UVR8互作。而对已知的信号通路的调节表明UV-B信号通路和影响率取决于ARIADNE12的转录调节。拟南芥STO/BBX24负调控UV-B信号通路, 通过与COP1作用进而抑制HY5的活性。

植物通过UVR8蛋白响应UV-B辐射表现在植物生长的各个方面。在此过程中, UV-B辐射的角色发生了变化, 它从一个胁迫因子变成了调节因子(Jansen and Bornman, 2012)。DNA芯片结果显示, UVR8调控了拟南芥叶片70个基因的表达来响应UV-B辐射。这些基因涉及黄酮合成、DNA修复和改善氧化损伤等。进一步研究发现, UVR8调控的基因编码叶绿体蛋白, 这就解释了为什么uvr8突变体与野生型相比经UV-B辐射后光合能力受损严重。Favory等(2009)对拟南芥幼苗的DNA芯片进行了分析, 发现UVR8调控了几百个基因的表达, 且与叶片中UVR8调控的基因一致。2013年, 研究人员发现拟南芥中UVR8在自然光下可以调控基因的表达及生化组分的形成。这些基因表达的调控显示出UVR8在植物适应UV-B辐射的环境中具重要功能, 即可以帮助植物更容易地适应相对较高强度的UV-B辐射。

虽然人们发现UV-B辐射可以调控植物的生长生理, 但是尚不清楚植物响应UV-B辐射的具体通路, 仅知道一部分是通过UVR8信号通路。在拟南芥uvr8突变体中, UV-B辐射可以强烈地抑制下胚轴的生长, 并导致根发育迟缓, 同时积累更多的黄酮类化合物。UVR8的表达也影响叶面积, 拟南芥uvr8突变体比野生型叶面积小是因为本身缺少UVR8介导的UV-B辐射对表皮细胞的一种光刺激。而且UV-B辐射导致了拟南芥野生型气孔数量增多, 可是这种刺激效应在uvr8突变体中不存在(Wargent et al., 2009)。因此, UVR8对UV-B辐射条件下表皮细胞的生长和发育是必需的。目前, 人们对该调控的具体机制还知之甚

少。一个可能的机制是UVR8通过核内复制调控细胞扩张。这会导致细胞内出现核内多倍体现象, 在特殊的条件下促进细胞生长(De Veylder et al., 2011)。uvr8突变体的表皮细胞经UV-B辐射后会出现多倍体细胞, 可能会导致细胞扩展减少, 具体机制有待进一步阐明。UVR8还参与调节代谢物的积累。在UV-A和UV-B辐射条件下, 人们以野生型拟南芥和uvr8-2突变体为材料进行研究, 发现两种材料维生素B6合成的积累及叶片代谢产物等均发生了很大变化。此外, 有专家推测UVR8可能也参与了茉莉酸调节的一些生理过程。

UVR8蛋白调节植物在低剂量UV-B辐射下的保护响应措施, 并导致植物光合作用的适应(Singh et al., 2014)。UVR8调节很多基因的表达, 从而使植物更容易适应环境的变化。UVR8直接作用于光合作用的机制目前还不清楚, 但是人们已经证实, 它可以增加一些叶绿体蛋白基因(如SIG5和ELIP)的表达。通过调节合成次级代谢产物和光形态发生过程, 间接对光合作用提供保护。UVR8调控的信号级联控制系统调节了许多保护效应, 并促进了植物对抗胁迫以保护自身存活。为了得到最大光合产量, 植物在生长过程中会调节自身的生长方向, 这个过程被称作向光性。向光性的本质是光传感器介导植物向蓝光和UV-A生长。对拟南芥黄化苗朝向UV-B生长过程的研究, 发现这种差异生长由向光蛋白介导, 且响应UV-B的过程需要UVR8蛋白参与。在植物密集生长的环境中, 阳生植物通过茎的伸长得到更多的阳光, 而这个过程是通过UVR8作用于生长素和赤霉素来实现的。UVR8信号与其它光受体调节生长素信号十分相近。

目前, 关于UVR8蛋白的研究主要集中在UVR8在体内如何与其它光受体作用。更多的UVR8介导的UV-B信号转导因子尚有待发现。自2002年UVR8被发现以来, 人们已经对其进行了很多的研究, 但是关于UVR8研究的内容还有很多。特别是需要人们在其它物种中进行研究而不只是在拟南芥中, 此外在农业方面也应该有更多的研究。

### 3 UV-B辐射导致植物细胞程序性死亡的发生

UV-B辐射引起了多种动物细胞系死亡。在此我们主

要关注UV-B辐射导致植物细胞程序性死亡。低剂量的UV-B辐射会通过UVR8进入信号转导通路,同时引发次级代谢产物基因的表达,而高剂量的UV-B辐射会导致细胞死亡。植物的细胞死亡称为细胞程序性死亡(programmed cell death, PCD),该过程中的很多成分与动物细胞凋亡一样,但是至今没有证据表明植物细胞内存在凋亡小体。因此,植物细胞死亡被描述成类似细胞凋亡的程序性死亡。

在植物中,叶绿体和线粒体是产生ROS最重要的两个细胞器。植物叶绿体的捕光能力对胁迫条件下产生的ROS非常敏感,且已知叶绿体参与了细胞死亡的过程。通过异位表达动物细胞凋亡中的一个蛋白,发现该蛋白可以阻止烟草细胞的程序性死亡。叶绿体特异的ROS抑制剂DCMU可以减缓过度UV-B辐射造成的细胞死亡。而且,在持续的UV-B辐射条件下,叶绿体产生的ROS可以导致其临近的线粒体损伤。近年来的研究发现,在植物细胞中,ROS除了充当细胞损伤的信号外,还作为第二信使分子行使功能。植物通过增加体内ROS的水平和膜上的NADPH氧化酶活性来响应环境中UV-B辐射的变化。高剂量的UV-B辐射与氧化胁迫中的植物ROS产生和基因表达非常类似。UVR8蛋白调节植物适应性的增强对保护植物自身免受UV-B辐射导致的氧化胁迫非常重要。研究发现,ROS可以引起UV辐射导致的植物细胞死亡的过程。ROS作为一个信号分子引起了线粒体膜渗透率增加,从而释放出细胞色素c产生更多的ROS,通过反馈作用放大了原始胁迫信号引起的PCD。在热胁迫下,烟草细胞中依赖于线粒体膜的细胞色素c的释放暗示了线粒体在植物PCD过程中具有重要作用。早期用暴露在UV-C环境中的原生质体系统研究PCD的过程时也确认了线粒体的重要角色。植物PCD过程中ROS和一些植物激素(如水杨酸、茉莉酸和乙烯)也参与其中。植物在UV辐射下会发生转录活性的变化和一些基因表达的抑制。在UV-B辐射下,植物中水杨酸水平增加,从而引起许多病理相关基因的表达增加。但在植物中表达细菌的*NahG*基因,经UV-B辐射后植物中水杨酸含量维持在很低水平,并显示出对UV-B辐射的抗性(Surplus et al., 1998)。

在实验室条件下,采用高剂量的UV-B辐射会导致植物发生PCD。这种胁迫途径不依赖于UVR8蛋白所介导的信号通路。过度暴露在UV-B环境中,会使ROS

产生突然增多并瞬时打乱一些细胞器的功能,失去线粒体膜电位后释放大量的细胞色素c,并激活大量的metacaspase,导致PCD的发生(He et al., 2008)。不同的抗细胞死亡的基因(如*AtDAD1*、*AtDAD2*和*AtBI*)都可抑制PCD的发生,但目前尚无它们参与UV-B介导的PCD过程的直接证据。此外,UV-B光受体参与调节UV诱导的PCD过程的具体机制尚不清楚。因此,研究高辐射剂量下UV-B引导的信号通路显得尤为重要。

#### 4 UV-B辐射对植物细胞骨架的影响

目前,关于UV-B辐射导致的植物信号通路的研究较多,但是对细胞骨架是否可以作为响应UV-B辐射的一个目标底物研究尚少。植物细胞骨架由完整的微管、微丝、中间纤维及微丝微管相关蛋白等组成。植物细胞骨架参与了细胞分裂、生长发育、细胞膜锚定、细胞形态维持、细胞通讯和囊泡运输及胞质运动等过程。细胞骨架通过重新组装来适应环境中的一些变化。同时,植物激素的运输和细胞内的调节分子(如钙离子、 $H_2O_2$ 和NO等)都通过细胞骨架的动态变化调控其所介导的信号通路。根据细胞骨架响应这些胁迫因素的相关研究,推测它也会响应UV-B辐射并参与到其诱导的信号通路中。

细胞骨架可能会感知UV-B辐射,并将这种信号传递给下游的作用底物。但该项研究的目标蛋白多种多样且明显不同,鉴定这些分子之间的作用非常具有挑战性。总之,目前对UV-B辐射引起的植物形态变化的机制还知之甚少。关于UV-B辐射导致植物细胞骨架重新分布方面仅有少量的报道。1993年,人们发现UV-B辐射后微管的长度变短了。2010年,研究发现在增强UV-B辐射条件下小麦叶片原生质体中微管发生了明显的解聚,同时荧光强度降低。人们以转*GFP-MAP4*的拟南芥主根为材料,研究了其在UV-B辐射( $489.6 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 剂量下辐射40–200分钟)下的微管状态,并探讨了转*GFP-MAP4*烟草细胞的程序性死亡。结果发现,植物微管在直接UV-B辐射及其诱导的细胞程序性死亡过程中进行了重新组装,证实了植物微管通过重新组装响应UV-B辐射。这个过程包括分布随机化、变成片段或者解聚。同时发现,对UV-B辐射最敏感的区域在根的伸长区和过渡区,它们在受到UV-B辐射后会立即发生解聚。之所以推测

微管在根中作用很大,是因为根的过渡区是一系列信号回应的连接点(Krasylenko et al., 2013)。此外,发现植物细胞中NO水平的升高可以保护微管组织及依赖微管的根的生长过程免受UV-B辐射的损伤(Krasylenko et al., 2012)。

UV-B辐射对其它细胞骨架影响的研究还十分有限。前期人们发现小麦根尖有丝分裂的细胞中,微丝通过排布的变化响应增强的UV-B辐射。后期发现,微丝参与了UV-B辐射增强导致的小麦体细胞出现异常分裂的形成。

已有的数据显示,细胞骨架参与了UV-B辐射诱导的信号通路。主要体现在微管和微丝通过重新组装和定位来响应这种胁迫因子。目前,人们对细胞生物学的认识已经发生了改变,开始认识到细胞骨架不仅是细胞的一个支架成分,而且骨架蛋白还是一些信号通路的关键组分。总之,解析体内细胞骨架组分响应UV-B辐射信号通路的机制,及其与其它蛋白的互作意义重大,为研究增强植物抗性提供了一条新的思路。

## 5 UV-B辐射对植物细胞周期的影响

细胞分裂和细胞扩张影响器官的大小。UV-B辐射通过许多调节途径或胁迫介导的途径影响细胞的命运。在哺乳动物中,UV-B辐射引起的DNA损伤可以阻断细胞分裂的进行并诱导细胞凋亡。而相关机制,在植物中还不清楚。人们发现,在大田环境下UV-B辐射影响了玉米的细胞周期。在研究UV-B辐射对细胞生长的影响时,有些人认为是UV-B辐射抑制了细胞分裂,另有些人认为是UV-B辐射抑制了细胞扩张,还有些人认为两者兼而有之。

韩榕等(2002)在研究增强UV-B辐射后小麦幼苗根尖时,发现了一种特殊的有丝分裂现象,称为分束分裂。在这种特殊的有丝分裂过程中,染色体聚合成3-6束,向细胞两极运动。同时伴随多核现象发生,这可能与核内复制现象有很大的关系。后期研究发现,UV-B辐射导致了小麦细胞内非按期DNA的合成(Han et al., 2002),暗示了细胞周期进程在通过检验点时出现了阻碍。UV-B辐射导致的细胞骨架损伤与重组也与这种特殊现象的发生有关。

UV-B辐射可以抑制拟南芥细胞周期的进程

(Jiang et al., 2011)。这是由于UV-B辐射损伤DNA,减慢了G1-S期的进程(王静等, 2009)。对于这种延迟的发生,人们认为是由于切除CPDs后才进行DNA复制的结果,这样就延缓了正常细胞周期的进行。许多过氧化胁迫也会影响细胞周期的进行,故导致了“氧化胁迫检验点”假说的形成。细胞周期的抑制,促进了DNA修复,以便更快地通过检验点。但是,也会导致细胞数量减少或者核内复制发生。尤其是UV-B辐射可下调转录因子*E2F/DEL1*的转录水平,该转录因子又可抑制核内复制。这种下调表达的抑制导致了细胞扩张的增加及细胞数量的减少。

在拟南芥中,*ASF1A*和*ASF1B*主要在新生组织中表达,并且在细胞周期过程中被*E2F*调控。UV-B辐射后,*ASF*在转录水平上有所增加。RNA干扰*ASF*表达后,植物显示出对UV-B辐射敏感度增强。进一步研究发现,*ASF1*与乙酰基化后的H3和H4组蛋白N末端作用,并且与组蛋白乙酰转移酶亚家族作用。而这两种蛋白均参与细胞周期的调控和DNA损伤的修复。拟南芥中的*ASF1*蛋白参与UV诱导的DNA损伤修复过程,并且由*E2F*转录因子调控来影响细胞周期(Lario et al., 2013)。在拟南芥叶片中,UV-B辐射抑制生长调节因子*GRF*对细胞增殖的调控,且这种抑制作用不依赖于UV-B的受体UVR8,而依赖于MPK3信号通路(Casadevall et al., 2013)。

## 6 UV-B辐射与其它因子复合作用对植物的影响

植物不是生长在单一因子的环境中,对UV-B辐射的响应过程同样与周围环境中的其它因子相关。目前,UV-B辐射与其它因子复合作用对植物影响的研究开始受到了广泛关注。

随着海拔的不同,二氧化碳、温度及UV-B辐射的强度(4.12-7.95 kJ·m<sup>-2</sup>·d<sup>-1</sup>)都有很大差异,这些环境因素可能对植物的碳积累产生很大的影响。将这3种环境因子结合在一起,人们研究了白桦(*Betula platyphylla*)响应复合胁迫因子的机制。结果发现,温度和二氧化碳浓度的变化降低了UV-B辐射增强后诱导的植物所产生的黄酮类化合物的含量。对柳树(*Salix myrsinifolia*)响应UV-B辐射和温度变化的研究发现,雌性柳树比雄性柳树能适应更长时间的UV-B辐射和

温度升高。而在柳树响应增强UV-A、UV-B和温度的研究中,发现UV-B辐射与温度复合处理对植物造成了叠加的损伤效应(Nybakken et al., 2012)。

植物生长环境中重要的影响因子还包括土壤中的水分和金属离子。在干旱环境中,UV-B辐射可以提高白桦树的抗旱能力。这是由于UV-B辐射导致的细胞壁弹性变化及细胞内等渗液体的积累都可以缓解干旱胁迫对白桦造成的损伤。而在模式植物拟南芥中,人们发现干旱和UV-B辐射都会对植物的生长起一定的抑制作用,但是UV-B辐射对植物的影响更大。尽管植物可以在UV-B辐射后得到一定程度的恢复,但恢复时间的长短会影响发育的滞后程度。干旱和UV-B复合处理对植物生长具叠加抑制作用。推测可能的原因是UV-B辐射抑制了可溶性糖的积累,从而限制了渗透调节在干旱胁迫中的作用。此外,人们还发现,UV-B辐射改变了小麦适应干旱及镉胁迫的过程。在研究植物吸收CdTe量子点的过程中,人们发现这些量子点可以被植物吸收,引起植物代谢变化。在外加UV-B辐射后,CdTe量子点表面氧化释放出大量的重金属Cd离子,从而对植物产生更大的毒性(Chen et al., 2014)。

UV-B辐射也影响植物生存环境中的杂草、微生物及昆虫。UV-B辐射导致了杂草对除草剂抗性的增强(Yin et al., 2012)。究其原因可能是UV-B辐射使杂草叶片蜡质大幅度增加。UV-B辐射可导致土壤微生物DNA的损伤,进而影响外施化学药品对植物的作用(Wang et al., 2012)。在UV-B辐射剂量为60和120  $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 时,人们发现辐射后的植物可以影响周围环境中的昆虫(蚜虫)分布,目前这个机理还不清楚(Hu et al., 2013)。在对莒荳的研究中,人们也发现大田中UV-B辐射不仅是影响植物的关键因子,而且也影响到了其它昆虫对植物的作用及土壤微生物类群的分布等(Paul et al., 2012)。

此外,人们发现一些物理化学因子,如氮离子的注入、激光、红色LED灯、水杨酸和花青素等可以缓解或消除UV-B辐射对植物造成的损伤。将氮离子注入预处理小麦后,发现适当剂量的氮离子预处理可以缓解UV-B辐射增强对小麦造成的损伤。Han等(2002)对He-Ne激光修复增强UV-B辐射后小麦的损伤进行了深入的研究,发现低剂量的He-Ne激光可以通过暗修复途径促进小麦DNA损伤的修复。Chen和Han

(2014)在小麦抗氧化系统及光合作用的研究中,证实了He-Ne激光辐射可以缓解UV-B辐射对小麦的损伤。最近,人们利用红色LED灯和增强UV-B辐射处理研究绿豆(*Vigna radiata*)的光合作用及紫外吸收物成分,发现相较于对照组,红色LED灯处理绿豆可以增加植物的根长并提高光合效率,而UV-B辐射抑制了茎的生长,并诱导紫外吸收物的合成。对离体红芸豆(*Phaseolus vulgaris*)叶片的研究表明,外施 $\text{NaHSO}_3$ 可以极大地缓解UV-B辐射对叶片造成的损伤(李东波等, 2008)。

UV-B辐射和镉胁迫下的大豆幼苗,其干重、色素含量、光合速率、气孔导度和蒸腾速率都明显下降。而经水杨酸预处理的大豆会减轻这种损伤(Li et al., 2013),且花青素组成的半酮缩醇可以保护植物免受UV-B辐射对其造成的伤害(Costa et al., 2015)。在葡萄中,人们发现DRT100的过表达植株在致死剂量的UV-B辐射下仍能够健康生长,暗示了DRT100蛋白可能增强了植物对UV的抗性(Fujimori et al., 2014)。此外,不同结构的黄酮苷和对羟基桂皮酸也可缓解UV-B辐射对植物造成的损伤(Neugart et al., 2012)。

## 7 研究展望

环境中UV-B辐射已经不仅是一种胁迫因子,更多的是作为一种信号分子参与植物代谢的各个方面。UV-B辐射对植物生理生化不同水平的影响,从根本上说是一系列信号转导调节基因表达的结果,整个调节过程完整而有序。

目前,已知植物体内存在UV-B光受体UVR8蛋白,植物接收UV-B辐射信号后,UVR8蛋白与COP1结合,通过HY5调控基因的表达。但是,目前还不能完整解释植物在形态和细胞周期层面对UV-B辐射的响应过程。在植物响应UV-B辐射的研究中,人们对UV-B辐射剂量的选择存在较大分歧。有学者提出低剂量UV-B辐射下植物通过UVR8途径适应环境的变化,高剂量UV-B辐射下则发生细胞程序性死亡。但这种辐射剂量高低的区分还没有一个客观且让人信服的标准。这使人们相信,植物体内可能还存在其它类型的UV-B辐射的光受体参与了较高UV-B辐射强度下植物的响应过程。此外,细胞骨架作为植物体内的重要组成部分,参与了植物的大多数活动过程,但其响

应UV-B辐射的具体机制还不清楚。参与细胞通讯的细胞骨架分子是否参与了UV-B信号在植物体内的转导,及UVR8蛋白介导的信号转导过程尚不清楚。在高剂量UV-B辐射下植物细胞出现的程序性死亡过程中,自身基因表达调控与外界信号诱导之间的相互关系还不清楚。更重要的一点是,目前绝大多数研究是在实验室条件下,模拟环境中UV-B辐射的变化,与真实环境中的辐射条件会有一定的差别。因此,未来更多的实验应该在实际环境中开展。目前,人们虽然在植物响应UV-B辐射的研究中取得了很多的成果,但是还有许多关键的细节问题没有解决,需要更多的研究对其补充完善。

## 参考文献

- 韩榕,王勋陵,岳明,齐智 (2002). 增强UV-B辐射对小麦体细胞分裂的影响. *遗传学报* **29**, 537–541.
- 李东波,王晓敏,张东凯,毕玉蓉 (2008). UV-B胁迫下NaHSO<sub>3</sub>对红芸豆叶片的保护作用. *植物学通报* **25**, 543–551.
- 李晓阳,陈慧泽,韩榕 (2013). UV-B辐射对拟南芥种子萌发和幼苗生长的影响. *植物学报* **48**, 52–58.
- 孙谷畴,赵平,曾小平,彭少麟 (2000). 补增UV-B辐射对香蕉叶片光合作用和叶氮在光合循环组分中分配的影响. *植物学通报* **17**, 450–456.
- 王静,蒋磊,王艳,李韶山 (2007). 紫外辐射诱导植物叶片DNA损伤敏感性差异. *植物学通报* **24**, 189–193.
- 王静,蒋磊,王艳,李韶山 (2009). UV-B辐射对拟南芥细胞周期G1/S期转变的影响. *植物学报* **44**, 426–433.
- 杨晖,安黎哲,王治业,周剑平,王勋陵 (2007). UV-B辐射对番茄花粉生活力的影响与内源激素和多胺的关系. *植物学通报* **24**, 161–167.
- Agati G, Azzarello E, Pollastri S, Tattini M (2012). Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance. *Plant Sci* **196**, 67–76.
- Agati G, Tattini M (2010). Multiple functional roles of flavonoids in photoprotection. *New Phytol* **186**, 786–793.
- Aiamla-Or S, Shigyo M, Ito S, Yamauchi N (2014). Involvement of chloroplast peroxidase on chlorophyll degradation in postharvest broccoli florets and its control by UV-B treatment. *Food Chem* **165**, 224–231.
- Allen D, McKee I, Farage P, Baker N (1997). Analysis of limitations to CO<sub>2</sub> assimilation on exposure of leaves of two *Brassica napus* cultivars to UV-B. *Plant Cell Environ* **20**, 633–640.
- Barnes PW, Flint SD, Slusser JR, Gao W, Ryel RJ (2008). Diurnal changes in epidermal UV transmittance of plants in naturally high UV environments. *Physiol Plant* **133**, 363–372.
- Barnes PW, Kersting AR, Flint SD, Beyschlag W, Ryel RJ (2013). Adjustments in epidermal UV-transmittance of leaves in sun-shade transitions. *Physiol Plant* **149**, 200–213.
- Beckmann M, Hock M, Bruelheide H, Erfmeier A (2012). The role of UV-B radiation in the invasion of *Hieracium pilosella*—a comparison of German and New Zealand plants. *Environ Exp Bot* **75**, 173–180.
- Brown BA, Cloix C, Jiang GH, Kaiserli E, Herzyk P, Kliebenstein DJ, Jenkins GI (2005). A UV-B-specific signaling component orchestrates plant UV protection. *Proc Natl Acad Sci USA* **102**, 18225–18230.
- Casadevall R, Rodriguez RE, Debernardi JM, Palatnik JF, Casati P (2013). Repression of growth regulating factors by the microRNA396 inhibits cell proliferation by UV-B radiation in Arabidopsis leaves. *Plant Cell* **25**, 3570–3583.
- Cechin I, Fumis TDF, Dokkedal AL (2007). Growth and physiological responses of sunflower plants exposed to ultraviolet-B radiation. *Ciência Rural* **37**, 85–90.
- Chen HZ, Gong Y, Han R (2014). Cadmium telluride quantum dots (CdTe-QDs) and enhanced ultraviolet-B (UV-B) radiation trigger antioxidant enzyme metabolism and programmed cell death in wheat seedlings. *PLoS One* **9**, e110400.
- Chen HZ, Han R (2014). He-Ne laser treatment improves the photosynthetic efficiency of wheat exposed to enhanced UV-B radiation. *Laser Phys* **24**, 1–7.
- Christie JM, Arvai AS, Baxter KJ, Heilmann M, Pratt AJ, O'Hara A, Kelly SM, Hothorn M, Smith BO, Hitomi K, Jenkins GI, Getzoff ED (2012). Plant UVR8 photoreceptor senses UV-B by tryptophan-mediated disruption of cross-dimer salt bridges. *Science* **335**, 1492–1496.
- Cloix C, Jenkins GI (2008). Interaction of the Arabidopsis UV-B-specific signaling component UVR8 with chromatin. *Mol Plant* **1**, 118–128.
- Cloix C, Kaiserli E, Heilmann M, Baxter KJ, Brown BA, O'Hara A, Smith BO, Christie JM, Jenkins GI (2012). C-terminal region of the UV-B photoreceptor UVR8 initiates signaling through interaction with the COP1 protein. *Proc Natl Acad Sci USA* **109**, 16366–16370.
- Comont D, Winters A, Gomez LD, McQueen-Mason SJ,

- Gwynn-Jones D** (2013). Latitudinal variation in ambient UV-B radiation is an important determinant of *Lolium perenne* forage production, quality, and digestibility. *J Exp Bot* **64**, 2193–2204.
- Costa D, Galvão AM, Di Paolo RE, Freitas AA, Lima JC, Quina FH, Maçanita AL** (2015). Photochemistry of the hemiketal form of anthocyanins and its potential role in plant protection from UV-B radiation. *Tetrahedron* **71**, 3157–3162.
- Dai Q, Peng S, Chavez A, Vergara B, Peng S, Ingram K, Neue H, Ziska L** (1995). Effect of enhanced ultraviolet-B radiation on growth and production of rice under greenhouse and field conditions. In: Peng SB, Ingram KT, Neue HU, Ziska LH, eds. *Climate Change and Rice*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 189–198.
- Day T, Martin G, Vogelmann T** (1993). Penetration of UV-B radiation in foliage: evidence that the epidermis behaves as a non-uniform filter. *Plant Cell Environ* **16**, 735–741.
- De Veylder L, Larkin JC, Schnittger A** (2011). Molecular control and function of endoreplication in development and physiology. *Trends Plant Sci* **16**, 624–634.
- Debeaujon I, Peeters AJ, Léon-Kloosterziel KM, Koornneef M** (2001). The *TRANSPARENT TESTA12* gene of *Arabidopsis* encodes a multidrug secondary transporter-like protein required for flavonoid sequestration in vacuoles of the seed coat endothelium. *Plant Cell* **13**, 853–871.
- El Morchid EM, Torres Londoño P, Papagiannopoulos M, Gobbo-Neto L, Müller C** (2014). Variation in flavonoid pattern in leaves and flowers of *Primula veris* of different origin and impact of UV-B. *Biochem Syst Ecol* **53**, 81–88.
- Emiliani J, Grotewold E, Ferreyra MLF, Casati P** (2013). Flavonols protect *Arabidopsis* plants against UV-B deleterious effects. *Mol Plant* **6**, 1376–1379.
- Farquhar GD, Sharkey TD** (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol* **33**, 317–345.
- Favory JJ, Stec A, Gruber H, Rizzini L, Oravec A, Funk M, Albert A, Cloix C, Jenkins GI, Oakeley EJ, Seidlitz HK, Nagy F, Ulm R** (2009). Interaction of COP1 and UVR8 regulates UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis*. *EMBO J* **28**, 591–601.
- Feng H, An L, Chen T, Qiang W, Xu S, Zhang M, Wang X, Cheng G** (2003). The effect of enhanced ultraviolet-B radiation on growth, photosynthesis and stable carbon isotope composition of two soybean cultivars under field conditions. *Environ Exp Bot* **49**, 1–8.
- Fujimori N, Suzuki N, Nakajima Y, Suzuki S** (2014). Plant DNA-damage repair/tolerance 100 protein repairs UV-B-induced DNA damage. *DNA Repair* **21**, 171–176.
- Ghosh D, Xu J** (2014). Abiotic stress responses in plant roots: a proteomics perspective. *Front Plant Sci* **5**, 6.
- Gwynn Jones D, Johanson U** (1996). Growth and pigment production in two subarctic grass species under four different UV-B irradiation levels. *Physiol Plant* **97**, 701–707.
- Han R, Wang XL, Yue M** (2002). Influence of He-Ne laser irradiation on the excision repair of cyclobutyl pyrimidine dimers in the wheat DNA. *Chin Sci Bull* **47**, 818–821.
- He R, Drury GE, Rotari VI, Gordon A, Willer M, Farzaneh T, Woltering EJ, Gallois P** (2008). Metacaspase-8 modulates programmed cell death induced by ultraviolet light and H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in *Arabidopsis*. *J Biol Chem* **283**, 774–783.
- Heilmann M, Jenkins GI** (2013). Rapid reversion from monomer to dimer regenerates the ultraviolet-B photoreceptor UV RESISTANCE LOCUS8 in intact *Arabidopsis* plants. *Plant Physiol* **161**, 547–555.
- Hideg E, Jansen MA, Strid A** (2013). UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends Plant Sci* **18**, 107–115.
- Hu ZQ, Zhao HY, Thieme T** (2013). Probing behaviors of *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) on enhanced UV-B irradiated plants. *Arch Biol Sci* **65**, 247–254.
- Jansen MAK, Bornman JF** (2012). UV-B radiation: from generic stressor to specific regulator. *Physiol Plant* **145**, 501–504.
- Jansen MAK, Noort REvd** (2000). Ultraviolet-B radiation induces complex alterations in stomatal behaviour. *Physiol Plant* **110**, 189–194.
- Jiang L, Wang Y, Björn LO, Li SS** (2011). UV-B-induced DNA damage mediates expression changes of cell cycle regulatory genes in *Arabidopsis* root tips. *Planta* **233**, 831–841.
- Kakani VG, Reddy KR, Zhao D, Sailaja K** (2003). Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review. *Agric For Meteorol* **120**, 191–218.
- Kataria S, Guruprasad KN, Ahuja S, Singh B** (2013). Enhancement of growth, photosynthetic performance and yield by exclusion of ambient UV components in C3 and C4 plants. *J Photochem Photobiol B* **127**, 140–152.
- Kataria S, Jajoo A, Guruprasad KN** (2014). Impact of increasing ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic processes. *J Photochem Photobiol B* **137**, 55–66.
- Khoroshilova EV, Repeyev YA, Nikogosyan DN** (1990). UV photolysis of aromatic amino acids and related dipeptides and tripeptides. *J Photochem Photobiol B* **7**, 159–

172.

- Klem K, Ač A, Holub P, Kováč D, Špunda V, Robson TM, Urban O** (2012). Interactive effects of PAR and UV radiation on the physiology, morphology and leaf optical properties of two barley varieties. *Environ Exp Bot* **75**, 52–64.
- Kliebenstein DJ, Lim JE, Landry LG, Last RL** (2002). Arabidopsis UVR8 regulates ultraviolet-B signal transduction and tolerance and contains sequence similarity to human *Regulator of Chromatin Condensation 1*. *Plant Physiol* **130**, 234–243.
- Koyama K, Ikeda H, Poudel PR, Goto-Yamamoto N** (2012). Light quality affects flavonoid biosynthesis in young berries of Cabernet Sauvignon grape. *Phytochemistry* **78**, 54–64.
- Krasylenko YA, Yemets AI, Blume YB** (2013). Plant microtubules reorganization under the indirect UV-B exposure and during UV-B-induced programmed cell death. *Plant Signal Behav* **8**, e24031.
- Krasylenko YA, Yemets AI, Sheremet YA, Blume YB** (2012). Nitric oxide as a critical factor for perception of UV-B irradiation by microtubules in Arabidopsis. *Physiol Plant* **145**, 505–515.
- Kumari R, Singh S, Agrawal S** (2009). Effects of supplemental ultraviolet-B radiation on growth and physiology of *Acorus calamus* L. (sweet flag). *Acta Biol Crac Ser Bot* **51**, 19–27.
- Lario LD, Ramirez-Parra E, Gutierrez C, Spampinato CP, Casati P** (2013). ANTI-SILENCING FUNCTION1 proteins are involved in ultraviolet-induced DNA damage repair and are cell cycle regulated by E2F transcription factors in Arabidopsis. *Plant Physiol* **162**, 1164–1177.
- Li JG, Yang L, Jin D, Nezames CD, Terzaghi W, Deng XW** (2013). UV-B-induced photomorphogenesis in Arabidopsis. *Protein Cell* **4**, 485–492.
- Li XM, Ma LJ, Bu N, Li YY, Zhang LH** (2013). Effects of salicylic acid pre-treatment on cadmium and/or UV-B stress in soybean seedlings. *Biologia Plantarum* **58**, 195–199.
- Lv Z, Zhang X, Liu L, Guo Y, Fan Y, Yang X, Li Y, Zhang W** (2013). Comparing intraspecific responses of 12 winter wheat cultivars to different doses of ultraviolet-B radiation. *J Photochem Photobiol B* **119**, 1–8.
- Nawkar GM, Maibam P, Park JH, Sahi VP, Lee SY, Kang CH** (2013). UV-induced cell death in plants. *Int J Mol Sci* **14**, 1608–1628.
- Neugart S, Zietz M, Schreiner M, Rohn S, Kroh LW, Krumbein A** (2012). Structurally different flavonol glycosides and hydroxycinnamic acid derivatives respond differently to moderate UV-B radiation exposure. *Physiol Plant* **145**, 582–593.
- Nybakken L, Hörkä R, Julkunen-Tiitto R** (2012). Combined enhancements of temperature and UV-B influence growth and phenolics in clones of the sexually dimorphic *Salix myrsinifolia*. *Physiol Plant* **145**, 551–564.
- Paul ND, Moore JP, McPherson M, Lambourne C, Croft P, Heaton JC, Wargent JJ** (2012). Ecological responses to UV radiation: interactions between the biological effects of UV on plants and on associated organisms. *Physiol Plant* **145**, 565–581.
- Peer WA, Murphy AS** (2007). Flavonoids and auxin transport: modulators or regulators? *Trends Plant Sci* **12**, 556–563.
- Petrussa E, Braidot E, Zancani M, Peresson C, Bertolini A, Patui S, Vianello A** (2013). Plant flavonoids-biosynthesis, transport and involvement in stress responses. *Int J Mol Sci* **14**, 14950–14973.
- Peykarestan B, Seify M, Fadaei MS, Hatim M** (2012). UV irradiation effects on seed germination and growth, protein content, peroxidase and protease activity in *Portulaca grandiflora* and *Portulaca oleracea*. *World Applied Sciences Journal* **17**, 802–808.
- Rizzini L, Favory JJ, Cloix C, Faggionato D, O'Hara A, Kaiserli E, Baumeister R, Schäfer E, Nagy F, Jenkins GI, Uim R** (2011). Perception of UV-B by the Arabidopsis UVR8 protein. *Science* **332**, 103–106.
- Ruan J, Li M, Jin H, Sun L, Zhu Y, Xu M, Dong J** (2015). UV-B irradiation alleviates the deterioration of cold-stored mangoes by enhancing endogenous nitric oxide levels. *Food Chem* **169**, 417–423.
- Rybarczyk-Plonska A, Hansen MK, Wold AB, Hagen SF, Borge GIA, Bengtsson GB** (2014). Vitamin C in broccoli (*Brassica oleracea* L. var. *italica*) flower buds as affected by postharvest light, UV-B irradiation and temperature. *Postharvest Biol Technol* **98**, 82–89.
- Salama HM, Al Watban AA, Al-Fughom AT** (2011). Effect of ultraviolet radiation on chlorophyll, carotenoid, protein and proline contents of some annual desert plants. *Saudi J Biol Sci* **18**, 79–86.
- Shine M, Guruprasad K** (2012). Oxyradicals and PSII activity in maize leaves in the absence of UV components of solar spectrum. *J Biosci* **37**, 703–712.
- Singh S, Agrawal SB, Agrawal M** (2014). UVR8 mediated plant protective responses under low UV-B radiation leading to photosynthetic acclimation. *J Photochem Photobiol B* **137**, 67–76.

- Surplus S, Jordan B, Murphy A, Carr J, Thomas B, Mackerness SH** (1998). Ultraviolet-B-induced responses in *Arabidopsis thaliana*: role of salicylic acid and reactive oxygen species in the regulation of transcripts encoding photosynthetic and acidic pathogenesis-related proteins. *Plant Cell Environ* **21**, 685–694.
- Swarna K, Bhanumathi G, Murthy S** (2012). Studies on the UV-B radiation induced oxidative damage in thylakoid photofunctions and analysis of the role of antioxidant enzymes in maize primary leaves. *Bioscan* **7**, 609–610.
- Tossi V, Cassia R, Bruzzone S, Zocchi E, Lamattina L** (2012). ABA says NO to UV-B: a universal response? *Trends Plant Sci* **17**, 510–517.
- Tossi V, Lamattina L, Jenkins GI, Cassia RO** (2014). Ultraviolet-B-induced stomatal closure in *Arabidopsis* is regulated by the UV RESISTANCE LOCUS8 photoreceptor in a nitric oxide-dependent mechanism. *Plant Physiol* **164**, 2220–2230.
- Tossi V, Lombardo C, Cassia R, Lamattina L** (2012). Nitric oxide and flavonoids are systemically induced by UV-B in maize leaves. *Plant Sci* **193–194**, 103–109.
- Wang G, Deng S, Li C, Liu Y, Chen L, Hu C** (2012). Damage to DNA caused by UV-B radiation in the desert cyanobacterium *Scytonema javanicum* and the effects of exogenous chemicals on the process. *Chemosphere* **88**, 413–417.
- Wargent JJ, Gegas VC, Jenkins GI, Doonan JH, Paul ND** (2009). UVR8 in *Arabidopsis thaliana* regulates multiple aspects of cellular differentiation during leaf development in response to ultraviolet B radiation. *New Phytol* **183**, 315–326.
- Wargent JJ, Nelson BC, McGhie TK, Barnes PW** (2015). Acclimation to UV-B radiation and visible light in *Lactuca sativa* involves up-regulation of photosynthetic performance and orchestration of metabolome-wide responses. *Plant Cell Environ* **38**, 929–940.
- Wu D, Hu Q, Yan Z, Chen W, Yan CY, Huang X, Zhang J, Yang PY, Deng HT, Wang JW, Deng XW, Shi YG** (2012). Structural basis of ultraviolet-B perception by UVR8. *Nature* **484**, 214–219.
- Yin L, Zhang M, Li Z, Duan L, Wang S** (2012). Enhanced UV-B radiation increases glyphosate resistance in velvetleaf (*Abutilon theophrasti*). *Photochem Photobiol* **88**, 1428–1432.
- Zhao D, Reddy KR, Kakani VG, Mohammed AR, Read JJ, Gao W** (2004). Leaf and canopy Photosynthetic characteristics of cotton under elevated CO<sub>2</sub> concentration and UV-B radiation. *J Plant Physiol* **161**, 581–590.
- Zhu Y, Ge XM, Wu MM, Li X, He JM** (2014). The role and interactions of cytosolic alkalization and hydrogen peroxide in ultraviolet B-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Sci* **215–216**(3), 84–90.

## Plants Respond to UV-B Radiation: a Review

Huize Chen, Rong Han\*

Higher Education Key Laboratory of Plant Molecular and Environmental Stress Response in Shanxi Province, College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041000, China

**Abstract** Enhancement of UV-B radiation on earth's surface influences many aspects of plant growth and physiology. UV-B radiation should be considered an environment stress but also an important signal molecule. Here we review some positive results as to how plants respond to UV-B radiation, including the effects of UV-B radiation on plant morphology, physiological metabolism, UVR8, programmed cell death, cytoskeleton, cell cycle and the combined effects of other stressors.

**Key words** UV-B radiation, plant, response

**Chen HZ, Han R** (2015). Plants respond to UV-B radiation: a review. *Chin Bull Bot* **50**, 790–801.

\* Author for correspondence. E-mail: hhwrsl@163.com