



UV-B预处理诱导拟南芥耐旱性的提高

林莉梅, 吕桂珍, 李韶山

引用本文:

林莉梅, 吕桂珍, 李韶山. UV-B预处理诱导拟南芥耐旱性的提高[J]. 热带亚热带植物学报, 2020, 28(2): 171–176.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4104>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

海刀豆的抗逆生理生化特征分析

Physiology and Biochemical Characteristics of *Canavalia maritima* under Stress

热带亚热带植物学报. 2019, 27(2): 157–163 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3961>

夏季亚热带森林演替中后期优势种幼叶花色素苷的光保护作用

Photoprotection of Anthocyanins in Young Leaves of Dominant Tree Species at Mid- and Late-successional Stages of Low Subtropical Forest in Summer

热带亚热带植物学报. 2018, 26(4): 363–374 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3838>

榄仁树的生理和生物学特性

Physiological and Biological Characteristics of *Terminalia catappa*

热带亚热带植物学报. 2018, 26(1): 40–46 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3801>

Zn、B配施对鸡血藤黄酮类化合物积累的影响

Effect of Zn, B Fertilization on Flavonoids Accumulation in *Spatholobus suberectus* Dunn.

热带亚热带植物学报. 2018, 26(1): 73–78 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3775>

遮阴对四季桂生理生态特性的影响

Effect of Shading on Physiological and Ecological Characteristics of *Osmanthus fragrans*

热带亚热带植物学报. 2017, 25(1): 57–64 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3634>

UV-B 预处理诱导拟南芥耐旱性的提高

林莉梅, 吕桂珍, 李韶山*

(华南师范大学生命科学学院, 广州 510631)

摘要: 为了解 UV-B 提高拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)耐旱性的生理机制, 将 2 周龄的野生型拟南芥(WT)和 *sto* 突变体幼苗用不同剂量 UV-B 预处理 1 周, 再用 30% PEG 模拟干旱处理 24 h, 对植株的表型进行统计, 并测定类黄酮、脯氨酸和 MDA 含量。结果表明, 低剂量 UV-B 预处理能够提高拟南芥的耐旱性, 植株的类黄酮与脯氨酸含量分别提高了 20%~40% 和 50%~65%, 细胞膜受损程度降低, 从而提高了保水性。低剂量 UV-B 提高拟南芥耐旱性的效应在 *sto* 突变体中消失, 证明这种效应在分子机制上可能与 STO 蛋白相关。

关键词: 拟南芥; PEG; UV-B 辐射; *sto* 突变体; 交叉抗性

doi: 10.11926/jtsb.4104

UV-B-induced Drought Tolerance Improvement in *Arabidopsis thaliana*

LIN Li-mei, LÜ Gui-zhen, LI Shao-shan*

(School of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China)

Abstract: In order to understand the physiological mechanism of UV-B to improve drought resistance of *Arabidopsis thaliana*, the wild type (Columbia-0, WT) and *sto* mutant seedlings at 2-week-old were treated with UV-B for one week, and then the seedlings were treated with 30% PEG for 24 hours, the phenotypes of the plants were counted, and the contents of flavonoids, proline and MDA were determined. The results showed that low doses of UV-B pretreatment could enhance drought resistance of *A. thaliana*, the contents of proline and flavonoids increased for 20%–40% and 50%–65%, respectively, and the cell membrane damage reduced, the water retention was improved. The effect of low dose UV-B in enhancing *A. thaliana* drought tolerance disappeared in *sto* mutants, indicating the effect might be related to STO protein in the molecular mechanism.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; PEG; UV-B radiation; *sto* mutant; Cross-tolerance

太阳光谱中的紫外辐射按照波长可以划分为 UV-C (200~280 nm)、UV-B (280~315 nm) 和 UV-A (315~400 nm), 其中 UV-C 和大部分 UV-B 被地球的臭氧层所吸收并没有到达地表, 只有小部分 UV-B 和全部的 UV-A 能够到达地表并对生物圈造成影响。人类活动产生的卤代烃、氮氧化物可能导致臭氧层的损耗^[1]。南极发现了臭氧层空洞^[2], 伴随臭氧层空洞出现, 日益增强的 UV-B 辐射对地球生物

圈和人类健康的影响引起人们的广泛关注。

已有研究表明, UV-B 辐射在一定程度上能够缓解干旱对植株的负效应^[3-4], 相反, 干旱也可以在一定程度上缓解 UV-B 对植株产生的负面影响^[1], 植物中的这种交叉保护作用存在的^[5]。但是, 在不同的物种或者在不同的干旱胁迫强度下, 植物响应干旱和 UV-B 辐射的交叉抗性(cross tolerance)表现不尽相同。有研究指出干旱和 UV-B 胁迫都会对植

收稿日期: 2019-06-06 接受日期: 2019-09-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670266); 广东省自然科学基金项目(2017A030313115)资助

This work was supported by the the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31670266); and the Natural Science Foundation of Guangdong Province (Grant No. 2017A030313115).

作者简介: 林莉梅, 女, 在读研究生, 从事植物生理生态。E-mail: 1335323193@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: lishsh@scnu.edu.cn

物光合作用产生抑制作用,当植株同时暴露在 UV-B 和干旱胁迫下,对植物光合作用的负效应会加剧^[6]。Wijewardana 等^[7]报道玉米(*Zea mays*)同时暴露在干旱和高剂量 UV-B 下可以通过打开气孔使叶片的水分蒸发加快。但也有研究表明干旱通过改变叶绿素含量和 CO₂ 固定的负调节作用以缓解高剂量 UV-B 对植物的影响^[8]。当葡萄(*Vitis vinifera*)浆果同时受到 UV-B 和干旱胁迫时,果实成熟的时间推迟了 28 d,相较于分别进行 UV-B 和干旱处理时推迟了 11 和 13 d,果实成熟时间显著后移^[9]。然而,相似的双处理作用于葡萄树却能缓解 UV-B 和干旱单处理产生的光合相关的伤害和增加抗氧化酶的积累^[9]。Kovács 等^[4]的研究表明 UV-B 缓解了干旱对小麦(*Triticum aestivum*)造成的叶片萎蔫。目前,对于 UV-B 与干旱胁迫的互作研究存在不同的结果,甚至相反,这可能与干旱的胁迫程度和 UV-B 处理的剂量有关。不同时进行 2 种处理时,第 1 个处理可能使植株中的抗性物质得到一定的积累,从而植株能更好地应对第 2 个处理;相反,同时进行 2 个处理可能导致的伤害超出了植株的防御能力从而加剧了伤害^[10]。因此,UV-B 剂量和干旱强度是影响试验结果的关键。此外,不同试验对象同样决定着 UV-B 与干旱互作试验的结果。UV-B 可以缓解干旱引起烟草(*Nicotiana tabacum*)和大羊蹄(*Rumex japonicas*) CO₂ 固定作用的减弱,但在其他物种中却加剧了这种减弱效应^[11]。UV-B 和干旱的相互作用也使渗透胁迫诱导的 UVR8 转录和蛋白水平提高^[12]。干旱提高了草原生态系统的冠层温度,导致地上部分生物量减少,但 UV-B 辐射抵消了干旱引起的温度上升^[13]。可见,不同试验对象对 UV-B 与干旱互作的响应不同。

STO 蛋白属于 BBX 家族蛋白,又名 BBX24,该蛋白家族是一类具有锌指结构的转录因子,在酵母中与盐胁迫相关,在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中对盐胁迫也有响应^[4-15]。有报道指出,STO 基因参与光信号转导途径,是光敏色素和蓝光色素的负调控因子,STO 蛋白在黑暗中会被 COP1 识别降解^[16]。本实验室前期研究结果证实 STO 基因是 UV-B 信号途径中的一个负调控因子,在 UV-B 途径中 STO 的表达受到 UV-B 的调控,能与 COP1 和 HY5 互作,通过抑制 HY5 的表达负调控 UV-B 信号途径^[17]。

随着植物 UV-B 信号通路研究的深入,低剂量 UV-B 可作为一个环境调控因子,调控植株的光形

态建成。在臭氧层空洞和全球气候变暖的背景下,自然环境中 UV-B 与其他环境因子的互作受到重视,但 UV-B 与其他环境因子互作影响植物抗逆性及其机制的研究依旧匮乏。本研究主要比较了 UV-B 预处理对拟南芥野生型(WT)和 *sto* 突变体耐旱性的表型和生理指标的变化,为进一步从分子水平解析 UV-B 预处理提高拟南芥耐旱性奠定研究基础。

1 材料和方法

1.1 拟南芥培养条件

拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)材料包括野生型 Columbia-0 (Heynh., Col-0)和以 Col 为背景的 *sto* 突变体。拟南芥种子加入 700 μ L 超纯水并置于 4 $^{\circ}$ C 黑暗春化 3 d,用次氯酸钠(水和次氯酸钠溶液体积比为 3:7)消毒后播种在含 GM 培养基(pH=5.8)和 BS 培养基(pH=5.8)的水培装置中生长 2 周,培养条件为 22 $^{\circ}$ C,光暗周期为 16 h/8 h。

1.2 UV-B 和 PEG 模拟干旱处理

采用 Philips TL20W/01RS 窄波段 UV-B 灯管(UV-B 光度计测定约 0.6 W/m², International Light, USA),并附加 10 μ mol/(m² s)光合辐射的白光(Philips TLD30W/865 灯管,采用可见光光度计测量, International Light, USA)。UV-B 灯管的光经过 Mylar film 滤膜过滤,该滤膜为截止型长通滤光片,315 nm 以下波段光被滤除,UV-B 被过滤掉,为 -UV-B 处理;UV-B 灯管的光经过 Cellulose diacetate 滤膜过滤,该滤膜为截止型长通滤光片,292 nm 以下波段光被滤除,UV-B 能透过,为 +UV-B 处理。2 周龄的拟南芥水培幼苗分别在 +/-UV-B 下处理 1 周,移出后分组,一部分正常生长(对照),另一部分采用添加 30% PEG 6000 模拟干旱处理。共设置 4 种处理: -UV-B、+UV-B、-UV-B+PEG 和 +UV-B+PEG。

1.3 含水量的测定

参照李玲^[18]的方法,先称取拟南芥幼苗(整株)的鲜质量(FW),然后在烘箱中烘干,称取干质量(DW)。含水量(%)=(FW-DW)/FW \times 100%。

1.4 类黄酮含量测定

采用可见分光光度计法制作类黄酮标准曲线,以芦丁为参照品作标准曲线,硝酸铝为显色液,

在 510 nm 波长处测定类黄酮含量^[19]。标准曲线: $C = 0.1097X - 0.0003$ (X 为吸光值)。样液制备: 取样品 0.02~0.1 g, 记下每次重复的质量, 用 1 mL 含 1% 盐酸乙醇溶液用样品快速制备系统研磨制备样液, 于 30°C 100 r/min 恒温培养振荡器中浸取 2 h, 13 523×g 离心 5 min。采用亚硝酸钠-硝酸铝比色法测定类黄酮含量, 取 0.9 mL 样液或 1% 盐酸乙醇(空白对照)置于 10 mL 离心管中, 加入 5% 亚硝酸钠溶液 0.3 mL, 摇匀后静置 6 min; 加入 10% 硝酸铝溶液 0.3 mL, 摇匀后静置 6 min; 再加入 4% 氢氧化钠溶液, 摇匀后静置 15 min, 510 nm 处测定吸光值, 类黄酮含量(mg/g FW) = CV_1/mV_2 , 式中, C 为类黄酮含量(mg/mL), 从标准曲线中获得; V_1 为提取液定容体积(1 mL); V_2 为测定体积(0.9 mL); m 为样品质量(mg)。

1.5 脯氨酸含量测定

参照李玲^[18]的方法。先制备脯氨酸标准曲线, 用磺基水杨酸法提取游离的脯氨酸。新鲜植物样品置于快速制备系统中研磨, 加入 1 mL 3% 磺基水杨酸溶液, 管口加盖玻璃球, 于 100°C 金属浴浸取 10 min。取出离心管, 冷却到室温后, 吸上清液 1 mL, 加 1 mL 冰乙酸和 3 mL 显色液, 于水浴锅中沸水浴 40 min。取出试管, 冷却至室温后加入 2.5 mL 甲苯充分震荡, 以萃取红色物质。静置分层后吸取甲苯层以 0 号管为对照在 520 nm 测吸光值。脯氨酸含量($\mu\text{g/g FW}$) = CV/AW , C 为脯氨酸含量(μg) (PS), 由标准曲线 $y = (x + 0.0067) / 0.0457$ 求得; V 为提取液总体积(mL); A 为吸取的体积(mL); W 为样品质量(g)。0 号管: 从第二步起, 加水 1 mL, 冰乙酸 1 mL, 显色液 3 mL, 甲苯 2.5 mL, 沸水浴 40 min。

1.6 MDA 含量测定

参照李玲^[18]的方法。称取新鲜植物样品 20~100 mg (记下每个重复的质量), 加入 1 mL 预冷 10% TCA (三氯乙酸), 样品快速制备系统(FastPrep-24, M.PB lomedicals, USA)制备研磨样液, 4°C 下 1 664×g 离心 10 min, 吸取 0.9 mL 上清液于 10 mL 玻璃试管中, 对照加 0.9 mL 10% TCA, 加入 0.9 mL 0.6% TBA 溶液, 混匀, 盖上盖塞, 沸水浴 15 min, 迅速冷却, 在紫外可见分光光度计上测定 532 和 450 nm 下的吸光值, MDA 含量($C, \mu\text{mol/L}$) = $6.45OD_{532} - 0.56OD_{450}$, 将 MDA 摩尔质量换算成质量比含量

($\mu\text{g/g FW}$)。

1.7 数据处理方法

实验数据采用 SigmaPlot 12.5 软件计算各指标的平均值, 标准差以及作图, 数据显著性差异分析采用 SPSS19.0, 进行 One-Way ANOVA 分析, 遵循 LSD 检验, Tukey's 分析比较不同处理间的差异显著性, 不同小写字母, 显著性符号表示差异显著, $P < 0.05$; 差异极显著, $P < 0.01$ 。图片应用软件 Photoshop CC 2018 以及 Illustrator CS6 进行处理。

2 结果和分析

2.1 UV-B 预处理对拟南芥耐旱性的影响

UV-B 处理后野生型(WT)拟南芥幼苗和 *sto* 突变体的含水量无显著变化, 但改变了幼苗形态, 均表现出矮壮的表型; UV-B 预处理的 WT 在添加 30% PEG 模拟干旱胁迫时叶片坚挺, 无萎蔫现象; 无论有无 UV-B 预处理, 添加 30% PEG 模拟干旱后, *sto* 突变体的叶片都表现出萎蔫、叶片卷曲等典型缺水的表型(图 1: A), 可见 UV-B 预处理并不能提高 *sto* 突变体的抗旱性。UV-B 预处理能够提高拟南芥的耐旱性可能与 STO 蛋白相关。

应对干旱胁迫时, *sto* 突变体植株的含水量变化趋势与 WT 型不同。PEG 处理与对照相比, WT 的含水量下降了 7.97%, *sto* 突变体下降了 9.95%, 均达显著差异; +UV-B+PEG 处理与 UV-B 处理相比, WT 的含水量无显著变化, *sto* 突变体则显著下降了 14.1% (图 1: B, $P < 0.05$), 这表明 UV-B 可以提高野生型拟南芥(WT)的抗旱性, 但在 *sto* 突变体中由 UV-B 预处理产生的抗旱效应消失。+UV-B+PEG 处理下, WT 的含水量较 *sto* 突变体高 17.1% (图 1: B, $P < 0.05$), 达显著差异。表型性状与含水量均说明 UV-B 预处理在一定程度上提高野生型拟南芥的保水性与 STO 蛋白相关, STO 蛋白在拟南芥耐旱性途径中可能是一个正调控因子。

2.2 UV-B 预处理对拟南芥耐旱生理指标影响

PEG 处理的 *sto* 突变体植株的类黄酮含量显著高于不添加 PEG 处理; +UV-B+PEG 处理的 WT 类黄酮含量比仅 PEG 处理的提高了 38.2%, *sto* 突变体提高了 24.3% (图 2: A)。这表明植株在响应干旱胁迫时类黄酮含量会提高, 且 UV-B 预处理有利于

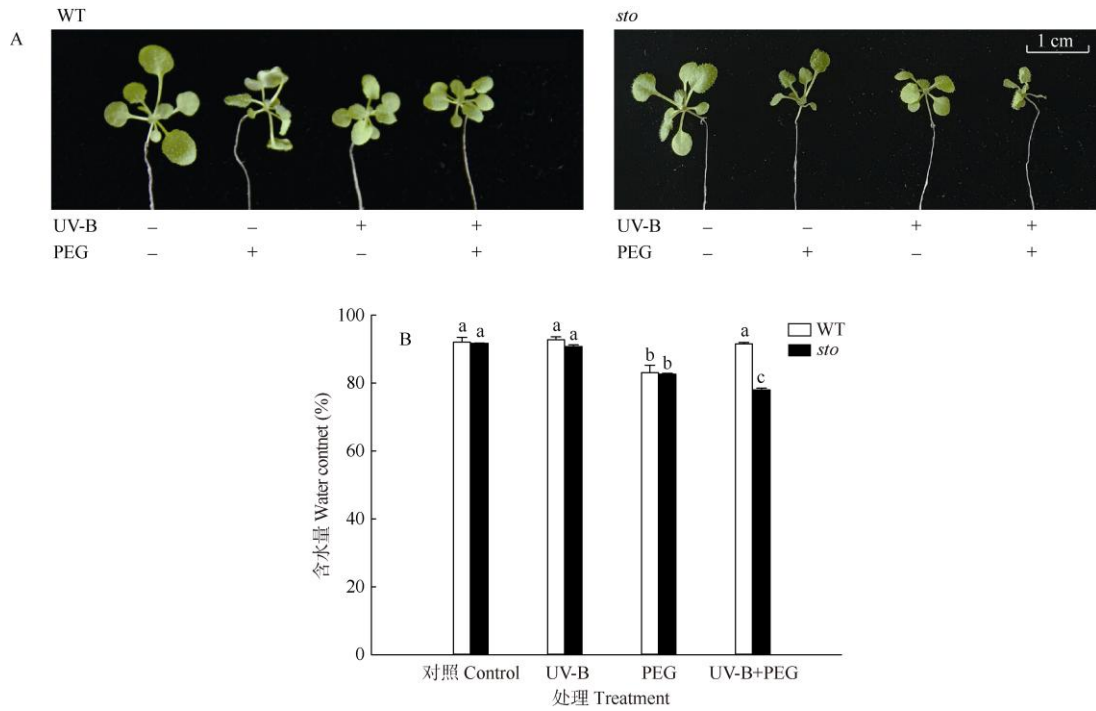


图 1 拟南芥幼苗的表型(A)和含水量(B)。柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下图同。

Fig. 1 Phenotype (A) and water content (B) in WT and *sto* of *Arabidopsis thaliana* seedlings. Different letters upon bars indicate significant differences at 0.05 level.

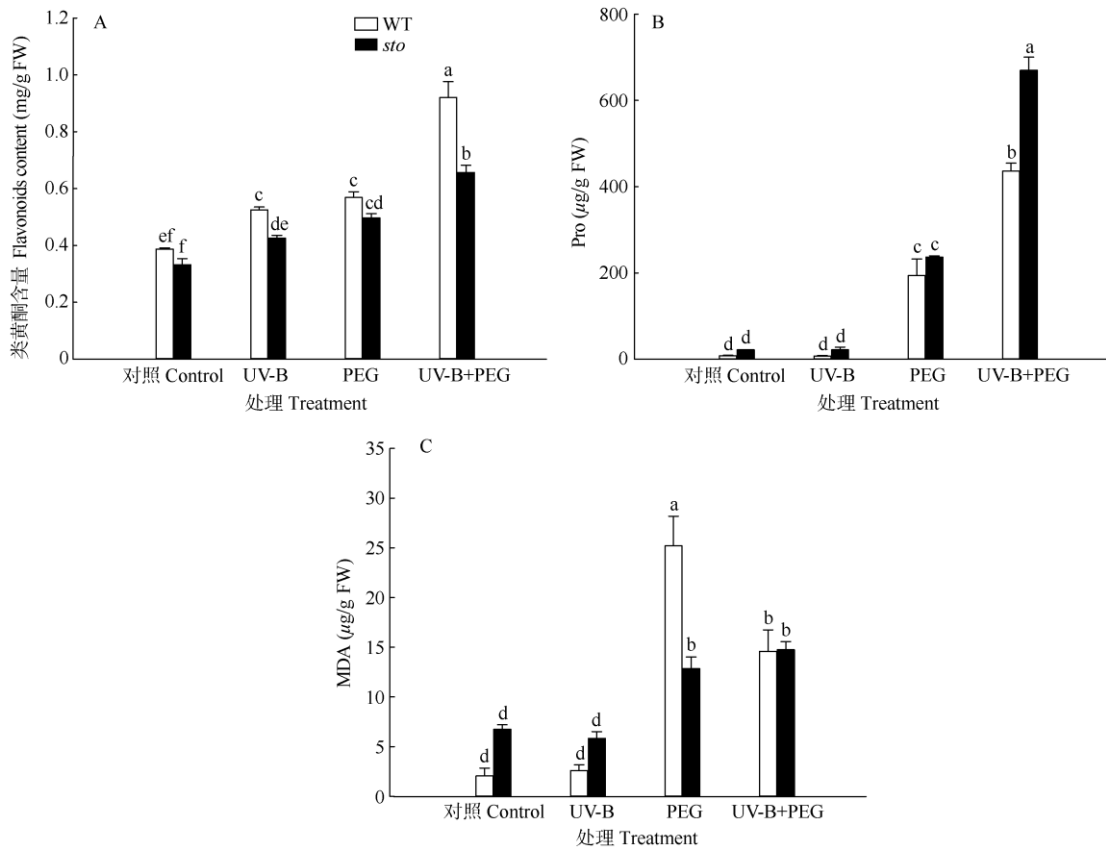


图 2 拟南芥幼苗的类黄酮、脯氨酸和丙二醛含量

Fig. 2 Contents of flavonoid, proline and MDA in *Arabidopsis thaliana* seedlings

类黄酮的积累。在+UV-B+PEG 处理时, WT 比 *sto* 突变体的类黄酮含量高 28.6% (图 2: A, $P<0.05$)。在抵御干旱的进程中, WT 植株的类黄酮积累高于 *sto* 突变体, 表明 STO 蛋白可能与植株体内类黄酮的积累相关。

PEG 处理的 *sto* 突变体植株的脯氨酸含量显著高于不添加 PEG 处理; +UV-B+PEG 处理的 WT 脯氨酸含量比仅 PEG 处理的提高了 55.6%, *sto* 突变体提高了 64.7% (图 2: B, $P<0.05$), 表明植株在响应干旱胁迫时都提高了体内脯氨酸含量, UV-B 预处理利于脯氨酸的积累。在+UV-B+PEG 处理时, WT 比 *sto* 突变体的脯氨酸含量低 53.6% ($P<0.05$), 表明 *sto* 突变体植株体内脯氨酸含量较高, 这可能与 *sto* 突变体在自然条件下原始脯氨酸含量较高有关。

PEG 处理的 *sto* 突变体植株的 MDA 含量显著高于不添加 PEG 处理; +UV-B+PEG 处理的 WT 丙二醛含量比仅 PEG 处理的降低了 78.3% ($P<0.05$), *sto* 突变体提高了 12.8% (图 2: C), 表明在干旱胁迫时植株的细胞膜受到了一定程度的损伤, UV-B 预处理一定程度上缓解了这种损伤, 但加剧了干旱对 *sto* 突变体的这种损伤。这表明 UV-B 预处理对 WT 细胞膜有明显的保护作用。

3 结论和讨论

Hui 等的研究表明, UV-B (2.75、3.08、3.25 和 3.41 W/m^2)和干旱同时作用于真藓植物, 其类胡萝卜素和总类黄酮含量比单处理时要高, 而 MDA 含量则比单处理时要低^[1]。Nogués 等的研究表明, 低剂量的 UV-B (0.62 W/m^2)处理豌豆(*Pisum sativum*), 植株通过减少失水率、气孔导度和叶片面积从而降低对干旱的敏感性^[20]。拟南芥经 UV-B 和干旱胁迫的双处理, 其相对生长率(RGR)、净同化率(NAR)、干质量和叶面积都比空白对照和单处理低, 然而在恢复正常生长后, 双处理植株的 RGR 和 NAR 比单处理的要高, 此外经双处理的拟南芥开花时间延长^[21]。UV-B 处理后还能够缓解冬小麦由 PEG 诱导的干旱导致的叶片卷曲和萎蔫, 这可能是 UV-B 处理后磷脂酰甘油和类黄酮含量上升^[23]。Bandurska 等的研究表明, UV-B 处理后拟南芥的水杨酸(SA)水平上升从而增强了耐旱性^[22]。

从表型和含水量来看, 低剂量 UV-B 预处理后, 拟南芥幼苗在应对干旱时表现出较坚挺的表型和

较强的保水性。有研究表明, 植株在 UV-B 与干旱的交叉作用下, 可能通过减少叶片面积, 降低气孔导度, 或者通过叶片和角质层加厚, 同时积累抗氧化物质、类黄酮和其他代谢物质, 如脯氨酸等来适应^[24], 这与本研究结果基本一致。有趣的是, UV-B 预处理提高野生型拟南芥的耐旱性主要是通过改变植株的抗逆性物质类黄酮含量, 降低细胞膜受损程度, 提高保水性来实现。有趣的是, UV-B 提高拟南芥耐旱性的效应在 *sto* 突变体中减弱, 表明 UV-B 诱导的拟南芥耐旱性提高可能与 STO 蛋白相关, 这为 UV-B 提高拟南芥耐旱性的分子机制研究提供了新的研究方向。相比于其他环境胁迫因子, 低剂量 UV-B 作为一种环境调节因子未对植物造成损伤但能提高拟南芥的抗性, 或许在农业的应用上能作为一个更优化的前处理增强植物对其他逆境的抗性。

参考文献

- [1] HUI R, ZHAO R, LIU L, et al. Effects of UV-B, water deficit and their combination on *Bryum argenteum* plants [J]. Russ J Plant Physl, 2016, 63(2): 216–223. doi: 10.1134/S1021443716020084.
- [2] MCKENZIE R L, AUCAMP P J, BAIS A F, et al. Changes in biologically-active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface [J]. Photochem Photobiol Sci, 2007, 6(3): 218–231. doi: 10.1039/B700017K.
- [3] KOVÁCS V, GONDOR O K, SZALAI G, et al. UV-B radiation modifies the acclimation processes to drought or cadmium in wheat [J]. Environ Exp Bot, 2014, 100: 122–131. doi: 10.1016/j.envexpbot.2013.12.019.
- [4] 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 Environ, 2015, 38(5): 953–967. doi: 10.1111/pce.12405.
- [5] AROÚJO M, SANTOS C, COSTA M, et al. Plasticity of young *Moringa oleifera* L. plants to face water deficit and UVB radiation challenges [J]. J Photochem Photobiol B-Biol, 2016, 162: 278–285. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2016.06.048.
- [6] DOUPIS G, BOSABALIDIS A M, PATAKAS A. Comparative effects of water deficit and enhanced UV-B radiation on photosynthetic capacity and leaf anatomy traits of two grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars [J]. Theor Exp Plant Phys, 2016, 28(1): 131–141. doi: 10.1007/s40626-016-0055-9.
- [7] WIJEWARDANA C, HENRY W B, GAO W, et al. Interactive effects on CO₂, drought, and ultraviolet-B radiation on maize growth and development [J]. J Photochem Photobiol B-Biol, 2016, 160: 198–209.

- doi: 10.1016/j.jphotobiol.2016.04.004.
- [8] SHEN X F, DONG Z X, CHEN Y. Drought and UV-B radiation effect on photosynthesis and antioxidant parameters in soybean and maize [J]. *Acta Physiol Plant*, 2015, 37(2): 25. doi: 10.1007/s11738-015-1778-y.
- [9] MARTÍNEZ-LÜSCHER J, MORALES F, DELROT S, et al. Characterization of the adaptive response of grapevine (cv. Tempranillo) to UV-B radiation under water deficit conditions [J]. *Plant Sci*, 2015, 232: 13–22. doi: 10.1016/j.plantsci.2014.12.013.
- [10] BANDURSKA H, NIEDZIELA J, CHADZINIKOLAU T. Separate and combined responses to water deficit and UV-B radiation [J]. *Plant Sci*, 2013, 213: 98–105. doi: 10.1016/j.plantsci.2013.09.003.
- [11] RAPANTOVÁ B, KLEM K, HOLUB P, et al. Photosynthetic response of mountain grassland species to drought stress is affected by UV-induced accumulation of epidermal flavonols [J]. *Beskydy*, 2016, 9(1/2): 31–40. doi: 10.11118/beskyd201609010031.
- [12] FASANO R, GONZALEZ N, TOSCO A, et al. Role of *Arabidopsis* UV RESISTANCE LOCUS 8 in plant growth reduction under osmotic stress and low levels of UV-B [J]. *Mol Plant*, 2014, 7(5): 773–791. doi: 10.1093/mp/ssu002.
- [13] NOVOTNÁ K, KLEM K, HOLUB P, et al. Evaluation of drought and UV radiation impacts on above-ground biomass of mountain grassland by spectral reflectance and thermal imaging techniques [J]. *Beskydy*, 2016, 9(1/2): 21–30. doi: 10.11118/beskyd201609010021.
- [14] LIPPUNER V, CYERT M S, GASSER C S. Two classes of plant cDNA clones differentially complement yeast calcineurin mutants and increase salt tolerance of wild-type yeast [J]. *J Biol Chem*, 1996, 271(22): 12859–12866. doi: 10.1074/jbc.271.22.12859.
- [15] NAGAOKA S, TAKANO T. Salt tolerance-related protein STO binds to a Myb transcription factor homologue and confers salt tolerance in *Arabidopsis* [J]. *J Exp Bot*, 2003, 54(391): 2231–2237. doi: 10.1093/jxb/erg241.
- [16] INDORF M, CORDERO J, NEUHAUS G, et al. Salt tolerance (STO), a stress-related protein, has a major role in light signalling [J]. *Plant J*, 2007, 51(4): 563–574. doi: 10.1111/j.1365-313X.2007.03162.x.
- [17] JIANG L, WANG Y, LI Q F, et al. *Arabidopsis* STO/BBX24 negatively regulates UV-B signaling by interacting with COP1 and repressing HY5 transcriptional activity [J]. *Cell Res*, 2012, 22(6): 1046–1057. doi: 10.1038/cr.2012.34.
- [18] LI L. *Plant Physiology Module Experiment Instruction* [M]. Beijing: Science Press, 2009: 75–87.
- 李玲. *植物生理学模块实验指导* [M]. 北京: 科学出版社, 2009: 75–87.
- [19] LI X C, CHEN D F, MAI Y, et al. Concordance between antioxidant activities *in vitro* and chemical components of *Radix Astragali* (Huangqi) [J]. *Nat Prod Res*, 2012, 26(11): 1050–1053. doi: 10.1080/14786419.2010.551771.
- [20] NOGUÉS S, ALLEN D J, MORISON J I L, et al. Ultraviolet-B radiation effects on water relations, leaf development, and photosynthesis in droughted pea plants [J]. *Plant Physiol*, 1998, 117(1): 173–181. doi: 10.1104/pp.117.1.173.
- [21] COMUNT D, WINTERS A, GWYNN-JONES D. Acclimation and interaction between drought and elevated UV-B in *A. thaliana*: Differences in response over treatment, recovery and reproduction [J]. *Ecol Evol*, 2012, 2(11): 2695–2709. doi: 10.1002/ece3.387.
- [22] BANDURSKA H, CIEŚLAK M. The interactive effect of water deficit and UV-B radiation on salicylic acid accumulation in barley roots and leaves [J]. *Environ Exp Bot*, 2013, 94: 9–18. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.03.001.
- [23] GONDOR O K, SZALAI G, KOVÁCS V, et al. Impact of UV-B on drought- or cadmium-induced changes in the fatty acid composition of membrane lipid fractions in wheat [J]. *Ecotoxicol Environ Saf*, 2014, 108: 129–134. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.07.002.
- [24] ALONSO R, BERLI F J, BOTTINI R, et al. Acclimation mechanisms elicited by sprayed abscisic acid, solar UV-B and water deficit in leaf tissues of field-grown grapevines [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2015, 91: 56–60. doi: 10.1016/j.plaphy.2015.03.011.