



3 种高山植物紫外吸收物质含量 随海拔与季节的变化特征

彭慧超^{1,3}, 韩发¹, 王环², 师生波¹, 沈建伟^{2,3}, 周党卫^{1*}

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001; 2 中国科学院西北高原生物研究所, 藏药现代化研究中心, 西宁 810001; 3 中国科学院研究生院, 北京 100093)

摘要:在植物生长季, 对生长于不同海拔高度的 3 种高山植物矮蒿草 (*Kobresia humilis*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*) 和平车前 (*Plantago depressa*) 的紫外吸收物质含量的季节和海拔变化特征进行了比较研究, 以揭示高山植物对极端环境适应的生理生态学机制。结果显示: (1) 在整个生长季, 3 种高山植物叶片紫外吸收物质含量在同时期同海拔条件下表现为平车前最低, 珠芽蓼最高。随着海拔升高, 紫外吸收物质含量在 3 种植物中均呈现增加趋势, 并与海拔高度存在正相关关系。(2) 3 种高山植物紫外吸收物质含量随季节均呈现单峰变化趋势; 矮蒿草和珠芽蓼的紫外吸收物质含量在草盛初期的 6 月份达到最大值, 而后逐渐降低, 并且与紫外辐射强度的季节动态存在一定正相关性; 平车前紫外吸收物质含量在草盛期的 7 月份达到最大值, 而后含量逐渐降低, 其紫外吸收物质含量的季节变化与紫外辐射强度的季节变化呈较低的负相关, 而与植物发育时期可能有关。可见, 3 种高山植物叶片紫外吸收物质含量随海拔与季节变化特征存在差异, 这可能与它们的遗传特性和适应高原强紫外辐射环境胁迫策略有关。

关键词:海拔; 高山植物; 紫外吸收物质; 季节动态

中图分类号: Q948.118 **文献标识码:** A

Characteristics of Seasonal and Altitude Variation of UV-absorbing Compounds Content in Three Alpine Plants on Qinghai-Tibet Plateau

PENG Hui-chao^{1,3}, HAN Fa¹, WANG Huan², SHI Sheng-bo¹, SHEN Jian-wei^{2,3}, ZHOU Dang-wei^{1*}

(1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Qinghai 810001, China; 2 Center of Tibet Medicine Research, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Qinghai 810001, China; 3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: The content variation of UV-absorbing compounds in *Kobresia humilis*, *Polygonum viviparum* and *Plantago depressa* was studied in growing season at different altitudes in order to insight into their adaptation mechanism to extreme environment at alpine region. The results showed that UV-absorbing compounds content in the leaves of *P. viviparum* was the highest, *K. humilis* took the second place, while that was the lowest in *P. depressa* in the growing season. As the altitudes elevating, the content of UV-absorbing compounds inclined to increase in the three alpine plants and which had the closely positive relationship with the elevation. Seasonal variation of UV-absorbing compounds content in three species appeared only monotonic curve in growing season. However, it showed some differences in three alpine plants. The UV-absorbing compounds content had the highest value at the beginning of the exuberance (in June) in *K. hu*

收稿日期: 2009-04-16; 修改稿收到日期: 2010-05-13

基金项目: 中科院知识创新项目 (KSCX2-SW-106); 中科院西北高原生物研究所知识创新前沿项目 (0954051211, 0954061211)

作者简介: 彭慧超 (1984 -), 女 (汉族), 在读硕士研究生, 主要从事植物逆境生理方面的研究。E-mail: Penghuichao@nwpb.ac.cn

* 通讯作者: 周党卫, 博士, 副研究员, 主要从事植物逆境生理与分子生物学方面的研究。E-mail: Dangweizhou@sina.com

milis and *P. viviparum*, then it began decreased after that period. Seasonal fluctuation of UV-absorbing compounds in the two species had some positive relationship with the UV-B radiation intensity. While which seemed to fluctuate with its developmental process in *P. depressa*. It had the highest value in the middle of the exuberance (in July) at different altitudes and inclined to decrease in withering period. The seasonal variation of UV-absorbing compounds content had some negative relationship with the UV-B radiation intensity. Therefore, the differences of seasonal and altitudes variation of UV-absorbing compounds among three alpine plants were probably related with the genetics characteristics and adaptation to extremely high UV-B radiation stress in alpine region.

Key words :altitude ;alpine plant ;UV-absorbing compounds ;seasonal fluctuation

近几十年来,随着人类活动的加剧,如航空、航天飞行器数量的急剧增加和氯氟烃等的大量使用,使排放到大气中的氯氟烃以及其它氮化物增加,引起臭氧层的破坏,导致到达地面的太阳紫外线辐射增强,严重威胁着人类的健康和生物的生存^[1-3]。研究表明,全球 O₃ 将在今后十年内仍持续减少,将导致到达北半球的 UV-B 辐射增加 50% ~ 60%^[3]。尽管波长 280 ~ 320 nm UV-B 在紫外辐射中比例较小,但该波长的紫外辐射增强会危害陆地植物,破坏植物的光合作用等生理生化过程,导致作物减产^[4,5],是全球气候变化中最重要的影响因素之一,它一直为环境学、植物学等多个领域的研究者所广泛关注。

紫外吸收物质,又称为紫外吸收色素,其主要成分分为黄酮类物质、花青素苷等,广泛存在于植物界中,多数以游离态或甙类的形式存在,在植物适应 UV-B 逆境过程中起着重要作用。该类物质的累积被认为是植物抵御紫外辐射伤害的重要机理之一^[6,7]。紫外吸收物质一般存在于植物组织的外表面,如叶表皮、表皮毛等组织中,能有效减轻 UV-B 辐射对叶肉细胞的伤害^[8]。人工模拟实验证实,UV-B 辐射的增强能引起水稻、小麦等多种植物体内黄酮含量的显著增加^[9-11],紫外吸收物质的含量变化可能在植物适应 UV-B 辐射方面具有重要作用。但目前对自然环境下强紫外辐射对植物的影响、紫外吸收物质含量的变化等问题研究相对较少,并且存在争议^[12-15]。

青藏高原,地势高亢,气候恶劣,太阳直接辐射较强,UV-B 辐射变化强烈^[16,17],这种胁迫对长期生长于此环境下的植物的生理生态适应可能存在严重影响。尽管关于高山植物适应强辐射的形态结构、光合特征、抗氧化的生理机制已有研究^[18-22],但对于高山植物抵御 UV-B 辐射的研究仅有零星记载^[21,23],且对青藏高原典型高山植物紫外吸收物质含量随海拔和季节的变化特征更是缺乏报道。生长

于高原上的矮蒿草、珠芽蓼是构成高寒草甸生态系统的重要组成部分,也是构成高寒草甸的优势种或建群种,其草质柔软、蛋白质含量丰富,是重要的优质牧草。而平车前在青藏高原的分布也较广,也是高寒草甸生态系统的重要伴生种。这 3 种高山植物长期生长在高寒低温和强紫外辐射等逆境之中,并能在较短的植物生长季完成生活史,具有很强逆境适应性。为揭示 3 种植物对极端环境适应的生理生态学机制,本研究对分布于不同海拔地区的 3 种高山植物紫外吸收物质含量的变化及其与环境因子的关系进行了探讨,以期为全球变化下高寒草甸生态系统保护与发展提供理论依据,也为进一步揭示高山植物的逆境适应分子基础提供生理学证据。

1 材料和方法

1.1 试验区概况

矮蒿草 (*Kobresia humilis*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*) 与平车前 (*Plantago depressa*) 分别采自青藏高原的不同海拔地区。它们分别是:(1) 西宁地区,海拔 2 200 m,年均温为 5.8,最冷月均温为 - 8.1,年总辐射为 612.5 MJ · m⁻²,为栗钙土;(2) 大通县老爷山山腰地段,海拔 2 700 m,年均气温为 5.6,最冷月平均气温 - 11.3,年总辐射为 586.2 MJ · m⁻²,为高山灌丛草甸土;(3) 门源县风匣口,中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区(简称海北站),海拔 3 200 m,年均气温 - 1.7,最冷月平均气温 - 15.0,年总辐射为 650 MJ · m⁻²,为高山灌丛草甸土;(4) 大通县与门源县交界的大坂山山顶,海拔 3 980 m,为原始高山灌丛草甸土,气候极为寒冷,UV-B 辐射强烈,气候变化无常,在植物的生长季节内,大风、冰雪和零下低温天气仍然非常频繁^[20]。

1.2 取样方法

在不同海拔地区,根据植物生长和发育节律的变化,分别在返青期、草盛初期、草盛期和枯黄期(5

月初至9月初),采集3种植物的色泽浓绿、无病虫害、正常展开顶生叶片约5g各3份,并立即放在冰瓶中贮存,随即带回实验室进行处理。

1.3 紫外吸收物质测定

紫外吸收物质测定参照Day的方法^[24,25],分别称取矮蒿草、珠芽蓼和平车前叶片中间部分剪碎的混合样0.200g,放入提取液中(CH₃OH:HCl:H₂O=90:1:1)(V:V:V),用可控温电热板加热沸腾10min,放置室温,冷却后,过滤并将提取液定容后进行分析。用UV-1601型紫外-可见分光光度计读取300nm处的吸光度值(A₃₀₀),并用单位A₃₀₀·g⁻¹FW表示植物叶片内紫外吸收物质的含量。

1.4 气象数据采集

海北气象资料观测方法详见李英年等方法^[17],观测紫外辐射UV及总辐射E_g的仪器为浊度相关仪(美国Comparell公司)。仪器架设高度在植被冠面上方的1.5m处,观测时间采用北京时间,采样频率为每15min读取时段内的平均值,数据下载采用笔记本电脑。数据统计整理时,其小时值为每15min读取数的合计值乘以60min,日合计则为其小时累计值。西宁地区气象观测数据为青海省气象局气象资料中心提供。

1.5 资料统计分析

应用SPSS 15.0进行试验资料的相关分析和统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同海拔地区的太阳辐射季节变化特征

为了解实验区不同海拔地区太阳辐射状况,我们对具有稳定观测站点的西宁(海拔2200m)和海北站(海拔3200m)地区的太阳辐射和紫外辐射状况进行了比较分析。从图1可以看出,海北站和西宁地区的太阳总辐射强度均呈现出单峰变化趋势,从2月份开始总辐射开始急剧增加,而在6月份分别达到最大峰值263.41W/m²和214.63W/m²,而后总辐射开始逐步降低,至12月份分别达到最低值131.03W/m²和76.25W/m²。海北站总辐射的最高值是西宁总辐射最高值的1.23倍。同样,两地UV-B辐射的季节变化也存在明显的单峰特征,紫外辐射的峰值出现在植物生长季的6月份,与太阳总辐射的强度变化一致;太阳紫外辐射的季节变化在上半年(1~5月份)和下半年(7~12月份)变化平缓;在植物生长季的5~9月份,海北站地区紫外辐射值分别依次为西宁地区的1.258、1.204、

1.274、1.295和1.332倍。

2.2 高山植物叶片紫外吸收物质含量随海拔和季节的变化

2.2.1 矮蒿草 在植物生长季,不同海拔矮蒿草叶片中紫外吸收物质含量随海拔的升高呈增加趋势(图2),且这种增加趋势在6月份(草盛初期)和7月份(草盛期)较为明显。在草盛初期,矮蒿草叶片紫外吸收物质含量以海北站的最高,显著高于其它地区,分别是西宁、大通、大坂山地区的2.18、1.45

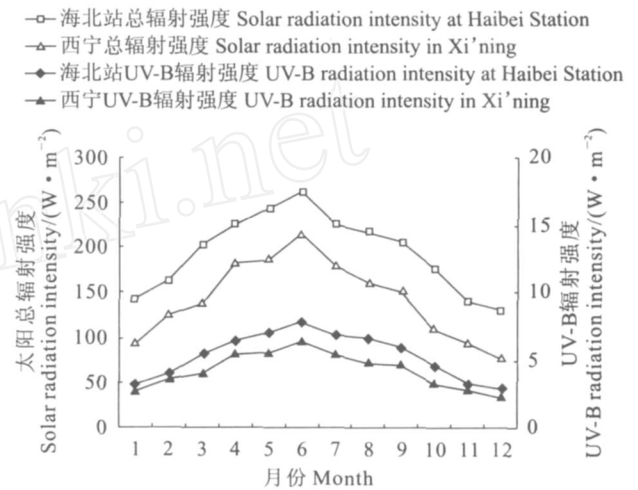


图1 西宁与海北站太阳总辐射与UV-B辐射强度的季节变化
Fig. 1 Seasonal variation of solar radiation and UV-B radiation intensity in Xining and Haibei Station

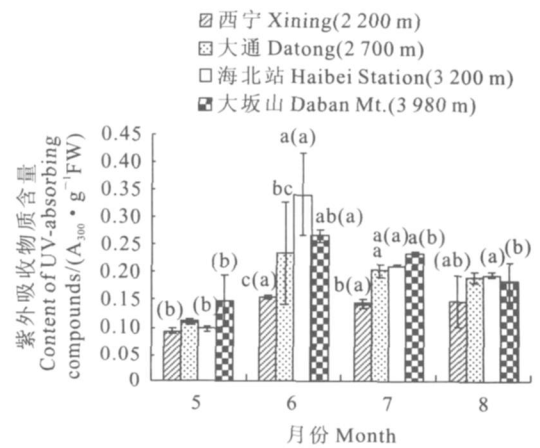


图2 不同海拔矮蒿草紫外吸收物质含量的比较
括号内外不同字母分别表示季节(月份)间和地点(海拔)间在0.05水平有显著性差异;下同
Fig. 2 Comparison of UV-absorbing compounds content in *K. humilis* at different altitudes
The different normal letters inside and outside bracket indicate significant difference among seasons (month) and sites (altitude) at 0.05 level, respectively; The same as below

和 1.28 倍;在草盛期的 7 月份,生长在大坂山的矮嵩草叶片紫外吸收物质含量最高,它分别是西宁、大通和海北站地区矮嵩草的 1.64、1.15 和 1.11 倍,并且与同时期的西宁矮嵩草有极显著差异 ($P < 0.01$),但与大通和海北站同时期矮嵩草无显著差异。在不同生长时期,矮嵩草叶片紫外吸收物质含量与海拔存在正相关性,其在返青期、草盛初期、草盛期和枯黄期的相关系数依次为 0.535、0.528、0.796 和 0.332 ($n = 12$),其中草盛期经检测达到 0.05 显著水平。

从图 2 还可以看出,不同海拔地区的矮嵩草叶片中紫外吸收物质含量,从 5 月份呈逐渐上升的趋势,并基本在 6 月份出现最大值;随后其含量逐渐降低。其中,生长在西宁、大通和海北站地区的矮嵩草叶片紫外吸收物质含量的变化呈现出“S”型单峰曲线,而生长在大坂山地区的矮嵩草在 6 月份达到最高值后,紫外吸收物质含量逐渐呈抛物线状下降,在整个生长季呈钟型变化。

2.2.2 珠芽蓼 图 3 表明,生长于不同海拔地区的珠芽蓼叶片中的紫外吸收物质含量随海拔增加也呈现出较明显的增加趋势。其中,在草盛期初期的 6 月份,大坂山地区生长的珠芽蓼叶片紫外吸收物质的含量分别为同时期海北站、大通和西宁三地生长珠芽蓼的 0.92、1.37 和 1.77 倍,大坂山地区略低于同期海北站地区;在草盛期(6~7 月份),珠芽蓼叶片紫外吸收物质含量仍以海北站地区最高,大坂山地区次之,西宁地区最低,而海北站和大坂山地区间差异并不显著,但两者均显著高于同时期西宁生长的珠芽蓼。皮尔森相关分析表明,珠芽蓼叶片紫外吸收物质含量与海拔之间也具有正相关性,其生长季叶片紫外吸收物质与海拔之间的相关系数在返青期、草盛初期、草盛期和枯黄期依次为 0.861、0.728、0.624 和 0.640 ($n = 12$),相关系数均达到显著水平。

在植物生长季中,珠芽蓼叶片中的紫外吸收物质含量也具有较明显的季节变化特征(图 3),并表现出与矮嵩草相似的单峰变化趋势,其峰值出现在草盛初期的 6 月份。在草盛初期(6 月份),高海拔地区的海北站与大坂山地区的珠芽蓼分别较 5 月份增加 2.18 和 2.52 倍,并且差异达到极显著水平 ($P < 0.01$)。其中大坂山地区的珠芽蓼叶片紫外吸收物质含量在 6 月份与 7 月份均低于海北站地区,但高于同期生长在低海拔的西宁与大通地区的珠芽蓼,这与师生波^[23]等在草盛期的研究结果一致。

2.2.3 平车前 对生长于西宁、大通、海北站地区的平车前叶片紫外吸收物质含量的分析显示(图 4),随着海拔升高,平车前叶片紫外吸收物质含量呈现出增高趋势,这种趋势在 7 月份最为明显。紫外吸收物质含量与海拔高度的相关分析结果表明,平车前叶片紫外吸收物质含量在 6、7、8 月份与海拔具有明显的正相关关系,其相关系数分别为 0.841、0.919 和 0.677 ($n = 9$),且相关系数均达到 0.05 的显著水平。但在 5 月份以西宁为对照,大通和海北站的平车前叶片中紫外吸收物质含量分别是西宁地区的 0.91 和 1.01 倍,三地差异并不显著。

另外,平车前叶片中紫外吸收物质含量的季节变化分析表明(图 4),不同海拔平车前叶片中紫外吸收物质含量也呈现单峰变化趋势,并且变化趋势较相似,其峰值均出现在 7 月份。其中,各海拔均从

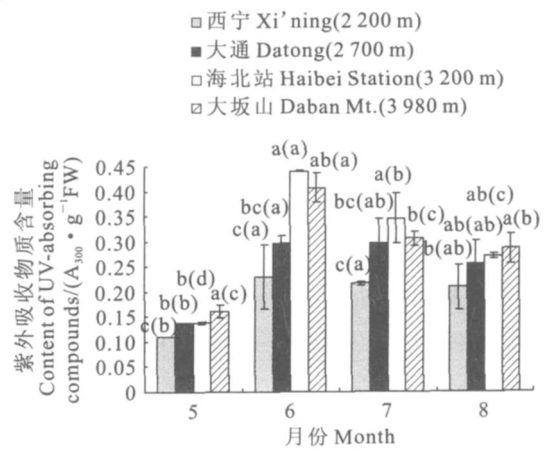


图 3 不同海拔珠芽蓼叶片紫外吸收物质含量的比较
Fig. 3 Comparison of UV-absorbing compounds content in *P. viviparum* at different altitudes

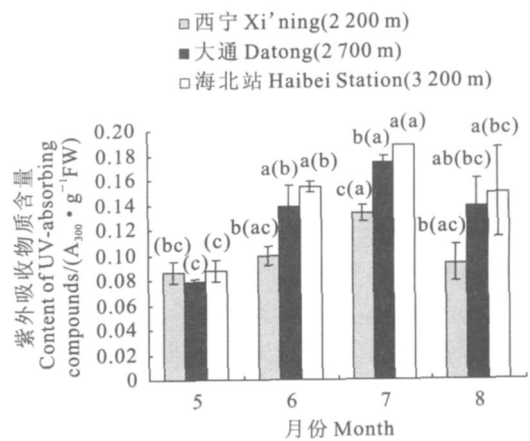


图 4 不同海拔平车前叶片中紫外吸收物质含量的比较
Fig. 4 Comparison of the content of UV-absorbing compounds in *P. depressa* growing at different altitudes

5月份开始逐渐增加,于7月份时达到最大值后,于8月份含量下降。即平车前叶片紫外吸收物质含量在返青期至草盛期具有随发育进程逐渐积累的特征。

综合以上分析可知,3种高山植物叶片紫外吸收物质含量尽管在不同海拔之间存在差异,但珠芽蓼和矮嵩草叶片紫外吸收物质含量均高于平车前,并且珠芽蓼叶片紫外吸收物质含量均高于矮嵩草。如在整个生长期(5~8月份),海北站珠芽蓼叶片紫外吸收物质分别为平车前的1.59、2.85、1.84、1.81倍,而矮嵩草叶片紫外吸收物质含量均比同时期平车前叶片中含量高11%、121%、13%和31%。3种植物紫外吸收物质含量的这种差异可能与其对紫外辐射的适应性有密切关系,而这种差异可能与其遗传特性有关。

2.3 高山植物紫外吸收物质含量的季节变化与紫外辐射的关系

通过对紫外辐射数据详尽的西宁与海北站两地植物紫外吸收物质含量的季节变化与紫外辐射强度的季节相关性分析显示,其相关性在3种植物之间存在一定差异。其中,矮嵩草与珠芽蓼中紫外吸收物质含量与该地区紫外辐射强度之间具有一定的正相关性,矮嵩草在西宁与海北站地区的相关系数分别为0.178和0.720($n=4$),珠芽蓼则分别为0.179和0.403($n=4$);但西宁与海北站各季节生长的平车前叶片中紫外吸收物质含量与两地UV-B辐射强度具有较低的负相关性,相关系数分别为-0.172和-0.017。

3 讨论

紫外辐射是指太阳光谱中波长介于280~400 nm处的一段电磁波,常常对植物的生长和发育以及作物的产量产生影响^[4,5]。本研究也表明,紫外辐射和太阳总辐射在植物生长季随海拔升高而显著增加,这与前人初步研究结果一致^[17,18],并且在研究地区植物返青期的6月份,总辐射和紫外辐射达到峰值,总辐射与紫外辐射同步并且具有明显的季节性。因此,高海拔植物在生长季会受到更高的UV-B辐射的胁迫,能否适应强的紫外辐射是其在高山环境生存的关键。

紫外线吸收物质主要位于植物的表皮细胞内,被认为是植物适应UV-B辐射的重要机制之一^[6,7]。有研究表明生在高海拔的植物体含有更高含量的黄酮类物质^[15,26],而人为增加UV-B辐射也可以诱导黄酮类物质含量的增加^[9,11]。本研究对处于不同海拔的

3种高山植物紫外吸收物质含量分析表明,在植物生长季,紫外吸收物质含量随着海拔的升高呈现出增加的趋势,这与师生波等的初步研究结果一致^[21]。在相同物候期内,3种高山植物紫外吸收物质随海拔高度的增加,在一定程度上可以降低紫外辐射进入叶肉细胞,从而降低紫外辐射对植物的伤害;同时,高强度紫外线辐射同样可以加剧膜脂过氧化^[27,28],3种高山植物叶片紫外吸收物质含量随海拔增加,对于体内过量自由基的清除和保护细胞免受伤害可能也具有重要作用。因此,3种高山植物紫外吸收物质含量随海拔而增加可能是其对于高山不利环境(如UV-B)的一种生理生化适应策略。

有研究表明,植物中黄酮类物质在季节变化中呈现逐渐降低的趋势^[15];同时,Liakoura等研究发现紫外吸收物质含量的季节变化在不同物种之间存在差异,其一种模式为生长初期最高,而后逐渐降低,而另外一种模式为与发育时期相关,在生长季末的夏季后期或秋冬季节含量最高^[14]。但目前对于极端环境下高山植物紫外吸收物质含量的动态变化还不清楚。本研究发现,3种高山植物紫外吸收物质含量的季节变化动态都呈现出单峰变化的趋势,这与前人的初步研究结果一致^[29],但峰值在不同海拔3种植物中出现的时期存在差异。其中,矮嵩草与珠芽蓼紫外吸收物质含量在6月份(草盛初期)达到峰值后呈现出下降趋势,而平车前中紫外吸收物质含量则从5月份(返青期)到7月份(草盛期)后期呈现出逐步积累的趋势,其紫外吸收物质含量的动态可能与发育时期相关。高山植物在长期适应极端环境过程中,常常形成独特的形态适应特征,如被较多表皮绒毛、叶片革质化等^[5,18]。有研究表明,叶片形态的差异可能与植物的UV-B适应方式有关^[9,14]。叶片光滑革质化的珠芽蓼和矮嵩草可能通过在叶片表皮和叶肉组织迅速合成紫外吸收物质来适应高山强UV-B辐射环境,而叶片宽大的珠芽蓼可能需要合成更多紫外吸收物质来适应高原强的太阳辐射,因此,其紫外吸收物质含量均高于同时期、同海拔的矮嵩草。而叶片具有绒毛的平车前,可能更多利用表皮毛的反射和在生长季发育进程中逐步积累紫外吸收物质来适应高山不良环境。因此,3种高山植物紫外吸收物质的这种季节动态变化特征和含量的差异,可能与青藏高原植物适应不同海拔环境的遗传特性有关^[29],这也反映高山植物适应强紫外辐射机制的多样性。

尽管UV-B辐射可以诱导植物紫外吸收物质含

量的显著增加^[9-11],但本研究发现矮嵩草和珠芽蓼紫外吸收物质含量与 UV-B 辐射强度虽具有一定的正相关性,但却未达到显著水平,而平车前紫外吸收物质含量的变化与 UV-B 辐射强度具有较低的负相关性。张晋豫^[11]等研究发现不同的紫外吸收物质其功能存在差异。作为一种重要的抗氧化物质,紫外吸收物质的季节变化可能也与植物体内各种抗氧

化物质季节性消长,以及维持植物的活性氧自由基代谢平衡有关。近年来,有研究表明,紫外吸收物质中的非醇溶部分如不溶性孢粉素,在植物的紫外防御中同样具有重要作用^[30]。因此,对 3 种高山植物中这两类物质中主要黄酮类组成变化的深入分析研究,可能更能深刻揭示紫外吸收物质在高山植物适应环境中的生理生态功能。

参考文献:

- [1] KERR J B, MCELORY C T. Evidence for large upward trends of ultraviolet-B radiation lined to ozone depletion[J]. *Science*, 1994, **262** (5 136): 1 032 - 1 034.
- [2] MADRONICH S, MCKENZIE R L, BJ ÖRN LO, Caldwell MM. Changes in biologically active ultraviolet radiation reaching the Earth's surface[J]. *J. Photochem. Photobiol. B.*, 1998, **46**(1 - 3): 5 - 19.
- [3] SHINDELL D T, RIND D, LONERGAN P. Increased stratospheric ozone losses and delayed eventual recovery owing to increasing greenhouse-gas concentrations[J]. *Nature*, 1998, **392**: 589 - 592.
- [4] CALDWELL M M, BALLARE C L, BORNMAN J F, FLINT S D, BJ ÖRN L O, TERAMURA A H, KULANDAIVELU G, TEVINI M. Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation and interactions with other climatic change factors[J]. *J. Photochem. Photobiol. Sci.*, 2003, **2**(1): 29 - 38.
- [5] ZHOU D W(周党卫), HAN F(韩发), TENG ZH H(滕中华), ZHU W Y(朱文琰), SHI SH B(师生波). Advance of plant response and adaptation under enhanced UV-B radiation and the effect of enhanced UV-B on plant photosynthesis[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2002, **22**(4): 1 004 - 1 010(in Chinese).
- [6] ORMROD D P, LANDR L G, CONKLIN P L. Short term UV-B radiation and ozone exposure effects on aromatic secondary metabolite accumulation and shoot growth of flavonoid-deficient *Arabidopsis* mutants[J]. *Physiol. Plant*, 1995, **93**(4): 602 - 610.
- [7] BORNMAN J F, REUBER S, CEN Y P, WEISSENBOCK G. Ultraviolet radiation as a stress factor and the role of protective pigments. In: Lumsden PJ (ed) *Plants and UV-B. Responses to Environmental Change*[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 157 - 168.
- [8] KARABOURNIOTIS G, BORNMAN J F, LIA KOURA V. Different leaf surface characteristics of three grape cultivars affect leaf optical properties as measured with fibre optics. Possible implication in stress tolerance[J]. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1999, **26**(1): 47 - 53.
- [9] TERAMURA A H, ZISKA L H. Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation[J]. *Physiol. Plant*, 1991, **83**(3): 373 - 380.
- [10] ZHAO H, ZHAO Z, AN L, CHEN T, WANG X, FENG H. The effects of enhanced ultraviolet-B radiation and soil drought on water use efficiency of spring wheat[J]. *J. Photochem. Photobiol. B.*, 2009, **94**(1): 54 - 58.
- [11] ZHANG J Y(张晋豫), QIU Z B(邱宗波), WANG X L(王勋陵), YUE M(岳明). Physiological and biochemical changes in the petal of *Petunia hybrida* exposed to enhanced Ultraviolet-B radiation[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2008, **28**(8): 1 637 - 1 642(In Chinese).
- [12] LIA KOURA V, MANETASB Y, KARABOURNIOTISA G. Seasonal fluctuations in the concentration of UV-absorbing compounds in the leaves of some Mediterranean plants under field conditions[J]. *Physiol. Plant*, 2001, **111**(4): 491 - 500.
- [13] SPITALER R, WINKLER A, LINS I, YANAR S, STUPPNER H, ZIDORN C. Altitudinal variation of phenolic contents in flowering heads of *Arnica montana* cv. ARBO: a 3-year comparison[J]. *J. Chem. Ecol.*, 2008, **34**(4): 369 - 375.
- [14] DE STAAIJ J V, DE BAKKER N V J, OSTHOEK A, BROEKMAN R, BEEM A V, STROETENGA M, AERTS R, ROZEMA J. Flavonoid concentrations in three grass species and a sedge grown in the field and under controlled environment conditions in response to enhanced UV-B radiation[J]. *J. Photochem. Photobiol. B.*, 2002, **66**: 21 - 29.
- [15] WANG H F(汪海峰), JU X R(鞠兴荣), HE GB(何广斌), JIN X Q(靳晓秋), CHEN J(陈剑). Effects of altitudes and seasons on the flavonoid content of *Ginkgo biloba* leaves[J]. *Chemistry and Industry of Forest Products* (林产化学与工业), 2002, **22**(4): 47 - 50(in Chinese).

- [16] 代加洗,李鹏杰,苏宏德.青藏高原气相会议论文集[M].北京:科学出版社,1981:176-193.
- [17] LI Y N(李英年),ZHAO L(赵亮),XU SH X(徐世晓),DU M Y(杜明远),WANG Q X(王勤学),ZHAO X Q(赵新全). Study on the UV-A and UV-B changes and their correlations with meteorological factors in the Haibei Alpine Meadow in the Qilian Mountains[J]. *Arid Zone Research(干旱区研究)*,2008,**25**(2):266-272(in Chinese).
- [18] WU X M(吴学明). A study on anatomical characteristics of leaves and stems five alpine plants used for Tibetan medicine in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报),1996,**16**(1):56-60(in Chinese).
- [19] ZHANG SH Y(张树源),WU H(武海),LU G Q(陆国泉). The physiological ecology studies on plants in Qinghai Plateau. The photosynthesis of plants in alpine meadow[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报),1993,**13**(4):302-307(in Chinese).
- [20] WEI J(魏婕),YU H(余辉),ZHONG Z P(钟泽璞),KUANG T Y(匡廷云),BEN G Y(贲桂英). Comparison of photosynthetic adaptability between *Kobresia humilis* and *Polygonum viviparum* on Qinghai Plateau[J]. *Acta Botanica Sinica(植物学报)*,2001,**43**(5):486-489(in Chinese).
- [21] YI X F(易现峰),BEN G Y(贲桂英). Seasonal variation in antioxidants of *Polygonum viviparum* and its relation to solar radiation in alpine meadow[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报),2000,**20**(2):201-205(in Chinese).
- [22] HAN F(韩发),ZHOU D W(周党卫),TENG ZH H(腾中华),ZHU W Y(朱文琰),SHI SH B(师生波). Comparison of antioxidative system in *Kobresia humilis* grown at different altitudes on Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报),2003,**23**(9):1491-1496(in Chinese).
- [23] SHI SH B(师生波),BEN G Y(贲桂英),HAN F(韩发). Analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B absorbing compounds in different regions[J]. *Acta Phytoecologica Sinica(植物生态学报)*,1999,**23**(6):529-535(in Chinese).
- [24] DAY T A, HOWELLS B W, RUHLAND C T. Changes in growth and pigment concentrations with leaf age in pea under modulated UV-B radiation field treatments[J]. *Plant Cell Environ.*,1996,**19**(1):101-108.
- [25] DAY T A. Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing compound concentration and anatomical characteristics in adverse group of plants[J]. *Oecologia*,1993,**95**:542-550.
- [26] ALBERT A, SAREEDENCHAI V, HELLER W, SEIDLITZ HK, ZIDORN C. Temperature is the key to altitudinal variation of phenolics in *Arnica montana* L. cv. ARBO[J]. *Oecologia*,2009,**160**(1):1-8.
- [27] HARBORNE J B, WILLIAMS C A. Advances in flavonoid research since 1992[J]. *Phytochemistry*,2000,**55**(6):481-504.
- [28] NESSA F, ISMAIL Z, MOHAMED N, HAKIM HAIRIS M R. Free radical scavenging activity of organic extracts and of pure flavonoids of *Blumea balsamifera* DC leaves[J]. *Food Chem.*,2004,**88**:243-252.
- [29] HAN F(韩发),YUE X G(岳相国),SHI SH B(师生波),WU B(吴兵),LI Y K(李以康). Physiological characteristics in cold resistance of several alpine plants in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报),2005,**25**(12):2502-2509(in Chinese).
- [30] ROZEMA J, BROEKMAN R A, BLOKKER P, MEIJ KAMP B B, DE BAKKER N, VAN DE STAAIJ J, VAN BEEM A, ARIESE F, KARS SM. UV-B absorbance and UV-B absorbing compounds (para-coumaric acid) in pollen and sporopollenin: the perspective to track historic UV-B levels[J]. *J. Photochem. Photobiol. B*,2001,**62**:108-117.