网络出版时间:2026-02-04 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.08.009

增补UV-A对银杏生长生理及黄酮积累的影响

刘家谊[1],王改萍[1],王吴阙[1],陆小春[1],刘玉华[2],徐志标[3]
(1 南京林业大学 林草学院,南方现代林业协同创新中心,江苏 南京 210037;2 江苏农林职业技术学院 现代林业技术创新研究院,江苏 句容 212499;3 盐城林场,江苏 盐城 224057)

[摘 要] 【目的】探究夜间增补不同强度UV-A对银杏生长生理以及类黄酮代谢的影响,选择适宜的夜间补光光质及技术提高银杏药用经济价值。【方法】以1年生半同胞金叶银杏与绿叶银杏盆栽实生苗为研究对象,分别设置对照组(白光,300 μmol/(m^2·s))和试验组,其中试验组在白天正常照射结束后,夜间增补强度分别为15,30和45 μmol/(m^2·s)390 nm的UV-A紫外光,测定其不同生长期生物量、矿质元素和初生代谢物含量、抗氧化酶和苯丙烷生物合成酶活性以及总黄酮含量,分析夜间增补不同光照强度UV-A对银杏生长及生理代谢的影响。【结果】①在夜间增补30 μmol/(m^2·s)UV-A处理下,与对照组相比,绿叶银杏地上部生物量在快速生长期显著增加55.57%,在封顶期根冠比最小,为对照的64%,生长状况最佳;生物量与矿质元素含量呈显著正相关。②在夜间增补30 μmol/(m^2·s)UV-A处理下,封顶期金叶和绿叶银杏叶片的可溶性蛋白含量显著升高,分别为对照组的2.02和1.90倍。在封顶期,金叶银杏和绿叶银杏分别在夜间增补30和45 μmol/(m^2·s)处理下POD活性最高,相较于对照分别增长19.8%和18.4%,且均显著大于对照组。③苗木封顶期,绿叶银杏的苯丙烷生物合成酶活性和叶片总黄酮含量在夜间增补30 μmol/(m^2·s)的UV-A处理下最高,其总黄酮含量是对照的2.07倍。④模糊隶属函数法综合评价结果显示,在夜间增补30和45 μmol/(m^2·s)处理下银杏植株的隶属度均值均较高,表明该处理下叶片黄酮药用价值最佳。【结论】在白天正常照射条件下,夜间增补30和45 μmol/(m^2·s)的UV-A最有利于银杏幼苗生长和叶片黄酮积累,提升药用价值。

[关键词] 银杏;夜间增补UV-A;生理代谢;黄酮积累
[中图分类号] S664.3;Q945 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)08-0081-12

Effects of nighttime supplemental UV-A at different intensities on the growth physiology and flavonoid accumulation of *Ginkgo biloba*

LIU Jiayi[1], WANG Gaiping[1], WANG Wuque[1], LU Xiaochun[1], LIU Yuhua[2], XU Zhibiao[3]
(1 *College of Forestry and Grassland, Southern Modern Forestry Collaborative Innovation Center, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu* 210037, *China*; 2 *Institute of Modern Forestry Technology Innovation, Jiangsu Vocational College of Agriculture and Forestry, Jurong, Jiangsu* 212499, *China*; 3 *Yancheng Forest Farm, Yancheng, Jiangsu* 224057, *China*)

Abstract: 【Objective】 The study aimed to investigate the effects of different intensities of nighttime supplemental UV-A on the growth, physiology, and flavonoid metabolism of *Ginkgo biloba*, and select optimal nighttime supplemental light quality and techniques to enhance its medicinal and economic value. 【Method】 One-year-old half-sibling potted seedlings of golden-leaf *G. biloba* and green-leaf *G. biloba* were used as materials. The seedlings were divided into control and experimental groups. After normal daytime light exposure, the experimental groups were exposed to supplemental nighttime 390 nm UV-A radiation at three different intensities:

[收稿日期] 2025-05-30 [修回日期] 2025-06-30
[基金项目] 国家自然科学基金资助项目(31971689);江苏省科技计划(资金)项目(BE2021367)
[作者简介] 刘家谊(2001—),男,山西临汾人,在读硕士,主要从事经济林培育研究。E-mail:ljy18434783659@163.com
[通信作者] 王改萍(1969—),女,山西晋中人,副教授,硕士生导师,主要从事经济林栽培利用研究。E-mail:wanggaiping@njfu.edu.cn

15, 30, and 45 μmol/(m²·s). During different growth stages, measurements were taken of biomass, mineral elements, primary metabolites, antioxidant-related enzymes, phenylpropanoid biosynthesis-related enzymes, and total flavonoids. The effects of nighttime supplemental UV-A at different intensities on the growth and metabolism of *G. biloba* were analyzed. 【Result】 ①When supplemented with nighttime UV-A irradiation at an intensity of 30 μmol/(m²·s), the aboveground biomass of green-leaf *G. biloba* significantly increased by 55.57% during the rapid growth period compared with the control group. At the terminal bud set stage, the root-to-shoot ratio was at its lowest, 64% of that in the control group, indicating the optimal growth conditions. The biomass showed significant postive correlation with the mineral elements content. ②Under supplemental nighttime UV-A treatments of 30 μmol/(m²·s), the soluble protein content in the leaves of golden- and green-leaf *G. biloba* at the terminal bud set stage significantly increased, reaching 2.02-fold and 1.90-fold that of the control, respectively. At this stage, golden-leaf *G. biloba* exhibited the highest POD activity under the 30 μmol/(m²·s) treatment, while green-leaf *G. biloba* showed the highest activity under the 45 μmol/(m²·s) treatment, with increases of 19.8% and 18.4% compared with the control, respectively. Both values were significantly higher than those of the control. ③During the terminal bud set stage, the phenylpropanoid biosynthesis enzyme activity and total flavonoid content in the leaves of green-leaf *G. biloba* reached their highest levels under supplemental nighttime UV-A radiation of 30 μmol/(m²·s), with the total flavonoid content being 2.07 times that of the control. ④A comprehensive evaluation using the fuzzy membership function method revealed that the mean membership degrees of *G. biloba* plants were relatively high under supplemental nighttime UV-A treatments of 30 and 45 μmol/(m²·s), indicating that these treatments yielded the optimal medicinal value of leaf flavonoids. 【Conclusion】 Under normal daytime irradiation conditions, supplemental nighttime UV-A radiation at 30, 45 μmol/(m²·s) is most conducive to the growth of *G. biloba* seedlings and the accumulation of flavonoids in their leaves, thereby enhancing their medicinal value.

Key words: *Ginkgo biloba*; nighttime UV-A supplementation; physiological metabolism; flavonoid accumulation

光作为关键环境因素之一，在植物生长发育及次生代谢产物合成过程中发挥着至关重要的调控作用，其对植物光形态建成具有重要意义，并可触发植物的应激反应[1]。紫外光对植物生长发育、次生代谢及形态建成具有显著的促进作用，在农林生产中具有重要的应用价值[2]。在次生代谢诱导中，UV-A作为胁迫信号可激活苯丙烷代谢途径，促进丙氨酸解氨酶(PAL)、肉桂酸-4-羟化酶(C4H)等关键酶活性升高，进而增加黄酮类等次生代谢物积累[3]。JEON等[4]研究表明，采用385 nm的UV-A光照处理，可显著提升水芹总多酚含量及类黄酮中的蓼黄素含量。相较于白光、远红光、红光和绿光等单色光处理，蓝光及UV-A辐射下的大豆芽苗菜展现出最高的总黄酮含量[5]。然而，长时间暴露于高剂量蓝紫光下，植物叶片会出现灼伤、枯萎等现象，严重时甚至导致植物死亡[6]。植物对UV-B和UV-A辐射的响应机制存在差异，相较于UV-B辐射，目前对UV-A辐射如何影响植物生理和代谢的研究尚显不足。因此探究精准利用UV-A促进植物生长，通过控制光照时间，使用专业系统，以及根据植物生长期补充适量UV-A，将有助于增加植物药用成分含量，提升其经济价值。

银杏(*Ginkgo biloba* L.)是世界上最古老的孑遗植物之一，被誉为植物界的“活化石”，是我国资源丰富的经济树种。银杏叶和果有重要药用价值，银杏叶提取物主要有效成分为黄酮类和萜内酯化合物，在治疗心脑血管疾病、高脂血症等方面均有良好的治疗作用[7]。银杏叶亦可作为保健食品的原料，用于生产饮料及茶饮等产品，在“十三五”期间银杏已被纳入国家重点基础研究发展计划，成为主要的工业原料树种之一[8]。课题组前期的研究发现，在白天正常光照下增补不同强度UV-A，随着UV-A辐射强度的加强，银杏杂交后代的可溶性糖和可溶性蛋白含量表现出逐渐增加的趋势，而总黄酮含量及自由基清除率则呈现出先上升后下降的动态变化[9]。居鑫等[10]研究表明，通过照射紫外光提高查尔酮合成酶(chalcone synthase, CHS)和黄酮醇合成酶(flavonol synthase, FLS)活性及相关基因

的表达，显著提高小豆芽苗菜黄酮类物质及单体含量。但关于夜间增补UV-A辐射对银杏幼苗生长生理特性及类黄酮代谢调控机制的研究尚显不足。本研究选取银杏实生幼苗作为试验对象，模拟自然界的日间光照条件，并在夜间施加不同强度的UV-A辐射，通过分析银杏的形态学指标，矿质元素、初生代谢产物和黄酮含量以及相关酶活性，研究夜间增补不同强度UV-A对提升银杏叶片中类黄酮含量的影响，为提高叶用银杏中类黄酮的合成效率与积累量，以及在银杏育苗过程中选择适宜的夜间补光光质和补光技术提供重要的理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料

2024年10月自江苏省泰兴市银杏种苗场1株10年生的优质银杏母树采集银杏种子。2025年2月初进行种子催芽，待种子发芽后分化出金叶银杏（J）和绿叶银杏（G）两种表型。随后将这两种表型的幼苗分别栽培于直径为8 cm、高度为15 cm的无纺布育苗袋中。栽培基质由泥炭土、蛭石、珍珠岩按照体积比1∶1∶1混合而成。2025年3月下旬，挑选出平均株高为12 cm、茎粗为4 mm、无病虫害且生长状况相对一致的银杏苗，于南京林业大学人工气候室内进行光质试验。

1.2　试验设计

采用LED植物生长灯（由振安照明植物灯直销店提供）作为试验光源，设置3种不同强度的390 nm UV-A夜间增补处理，以白光（300 μmol/（m^2·s））为对照组。夜间增补紫外光UV-A的强度分别为15，30和45 μmol/（m^2·s），金叶银杏处理和对照分别记为J15、J30、J45和JCK，绿叶银杏处理和对照分别记为G15、G30、G45和GCK，每个处理30株银杏苗，进行完全随机试验，设置3个生物学重复。通过调整光源与植株之间的距离，确保光强的稳定性。光周期设定为12 h白光正常照射，4 h夜间增补不同强度的UV-A补光处理，对照光周期为白光照射16 h。使用OHSP-350UV光谱仪（杭州虹谱光色科技有限公司）测定各处理LED光谱。试验处理的苗木放置于植物培养平台上，不同处理之间采用内面反光布进行三面遮光，以避免外部光照的干扰。气候室的温度控制在20～25 ℃，相对湿度维持在80%。在试验期间，每3～5 d浇水1次，并定期移动植株方向以防止边缘效应。

1.3　测定项目及方法

根据气候室幼苗生长情况，分别在苗木生长期（3月31日－4月1日）和苗木封顶期（5月10日－5月11日）进行测定。在两个不同生长期的试验区与对照区随机分别选取3株长势一致的植株，测定其地上和地下部分生物量，另在试验区和对照区各随机选取3株未被破坏的绿叶银杏和金叶银杏试验植株，测定其叶片氮、磷、钾、可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸和总黄酮含量，以及抗氧化酶和次生代谢关键酶活性。3个生物学重复。

1.3.1　*生物量*　将两个生长期的银杏植株与基质分离，分别称取地上部分和地下部分的鲜质量，随后将其置于110 ℃的烘箱中杀青20 min，再于65 ℃下烘干至恒质量，最后测量其干质量，计算植株地上和地下部分的生物量及根冠比。

1.3.2　*生理生化指标*　全氮含量采用FOSS 8400全自动凯氏定氮系统[11]测定；全磷含量采用钼锑抗分光光度法[12]测定；全钾含量采用火焰光度法[12]测定。采用蒽酮比色法[13]测定可溶性糖含量；采用考马斯亮蓝法[13]测定可溶性蛋白含量。超氧化物歧化酶（SOD）活性测定采用氮蓝四唑法[14]；过氧化物酶（POD）活性测定采用愈创木酚显色法[14]；脯氨酸（Pro）含量测定采用酸性茚三酮染色法[15]。

1.3.3　*次生代谢关键酶活性及总黄酮含量测定*　参照陈雷等[16]、范丙友等[17]的方法并适当修改，测定银杏叶丙氨酸解氨酶（PAL）、肉桂酸-4-羟化酶（C4H）、4-香豆酸辅酶A连接酶（4CL）活性。采用亚硝酸钠-硝酸铝法[18]，以芦丁为标准品，测定叶片总黄酮含量。

1.4　综合评价相关指数的计算

参照唐银等[19]的方法计算模糊隶属函数值。若某一指标与总黄酮含量呈正相关，其隶属函数值采用公式（1）计算，负相关则用$1-U_i$表示。

$$U_i=(X_i-X_{min})/(X_{max}-X_{min})。\quad(1)$$

式中：U_i为第i个指标的隶属函数值；X_i为银杏苗某个测定指标；X_{max}、X_{min}分别为该指标的最大值和最小值。

1.5　数据分析方法

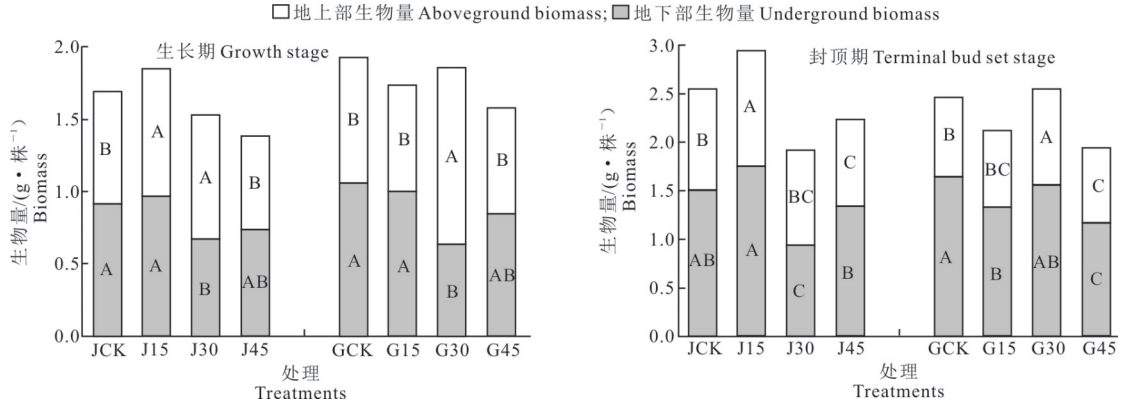
本研究采用Microsoft Excel 2016软件对试验数据进行整理和制表；运用SPSS 26.0统计分析软件对不同处理下的银杏苗木各项指标执行单因素方差分析（One-way ANOVA）；采用最小显著差异法（LSD）进行显著性差异检验，并以$P<0.05$作为显著性判断

的标准;利用Origin 2021软件绘制相关图表。

2 结果与分析

2.1 不同强度UV-A对银杏幼苗生物量及根冠比的影响

由图1和图2可以看出,在生长期,金叶银杏地上部生物量呈现先增加后减少的趋势,具体表现为J15>J30>JCK>J45,其中J15处理地上部生物量显著高于JCK处理($P<0.05$);J30处理地下部生物量显著低于JCK及J15处理组;J30处理根冠比显著低于JCK;上述3项指标在J45处理下均与JCK无显著差异($P>0.05$)。

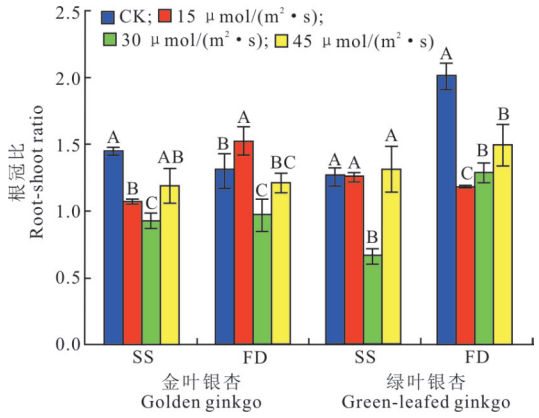


JCK、J15、J30和J45分别表示金叶银杏对照(白光)及夜间分别增补15,30,45 μmol/(m²·s)UV-A处理,而GCK、G15、G30、G45分别表示绿叶银杏对照(白光)及夜间分别增补15,30,45 μmol/(m²·s)UV-A处理。图中不同大写字母代表不同处理之间差异显著($P<0.05$)。下同。

JCK,J15,J30,J45 indicate golden ginkgo control group(white light) and treated with supplemental nighttime UV-A at 15,30,45 μmol/(m²·s),while GCK,G15,G30,G45 indicate green-leafed ginkgo control group(white light) and treated with supplemental nighttime UV-A at 15,30,45 μmol/(m²·s),respectively. Different uppercase letters in the figure indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same below.

图1 不同强度UV-A对银杏幼苗地上部和地下部生物量的影响

Fig. 1 Effects of different UV-A intensities on aboveground and underground biomass of *Ginkgo biloba* seedlings



SS. 生长期;FD. 封顶期。

SS. Growth stage;FD. Terminal bud set stage.

图2 不同强度UV-A对银杏幼苗根冠比的影响

Fig. 2 Effects of different UV-A intensities on the root-shoot ratio of *Ginkgo biloba* seedlings

由图1和图2还可以看出,在生长期,绿叶银杏地上部生物量表现为G30>GCK>G15>G45,其中G30处理地上部生物量较GCK显著增加55.57%;G30处理地下部生物量显著低于GCK及G15处理组,而G15和G45处理地下部生物量与GCK差异不显著;G30处理根冠比显著低于GCK及其他处理组。在封顶期,金叶银杏地上部生物量在J45处理下显著低于JCK及其他处理组;地下部生物量和根冠比表现为J15>JCK>J45>J30,其中J15处理根冠比显著高于JCK,而J30处理均显著低于JCK。在封顶期,绿叶银杏地上部生物量在G30处理下达到最大值,高于GCK及其他处理组;G15和G45处理组地下部生物量显著低于GCK处理;根冠比表现为GCK>G45>G30>G15,且各处理均显著低于GCK。

2.2 不同强度UV-A对银杏叶片氮磷钾含量的影响

由表1可知,在生长期,金叶银杏叶片的全氮、全磷、全钾含量均以JCK处理最高,J15、J30和J45处理均显著低于JCK($P<0.05$),各处理组氮磷比和J45处理氮钾比均显著低于JCK;绿叶银杏叶片的全氮、全磷含量在G45处理下显著高于GCK及其他处理,全钾含量以G15、G30、G45处理显著高于GCK,氮磷比和氮钾比均以GCK最高,并与其他处理差异显著。在封顶期,金叶银杏叶片的全氮含量

仍以JCK处理最高，全磷含量以J30最高，全钾含量则以J30、JCK显著高于J15、J45，氮磷比和氮钾比分别以J15和J45处理显著最优；绿叶银杏叶片的全氮含量在G45处理下显著高于GCK，全磷含量以GCK最高，显著高于G15、G30和G45处理，全钾含量则以G30显著高于G15、G45，氮磷比以G45处理显著高于其他处理，氮钾比也以G45最高，并显著高于G15和GCK处理。

表1　不同强度UV-A对银杏叶片氮磷钾含量的影响

Table 1　Effects of different UV-A intensities on nitrogen, phosphorus, and potassium contents in *Ginkgo biloba* leaves

生长时期 Period	子代 Lineage	处理 Process	全氮含量/(mg·g^{-1}) Total nitrogen content	全磷含量/(mg·g^{-1}) Total phosphorus content	全钾含量/(mg·g^{-1}) Total potassium content	氮磷比 N:P	氮钾比 N:K
生长期 Growth stage	J	JCK	10.51±0.53 A	3.26±0.15 A	23.50±0.30 A	3.22±0.15 A	0.44±0.03 A
		J15	7.88±0.85 B	2.88±0.23 B	21.60±0.23 B	2.73±0.13 B	0.36±0.04 AB
		J30	6.65±0.10 C	2.80±0.11 B	18.36±0.21 C	2.37±0.22 C	0.36±0.08 AB
		J45	7.42±1.73 B	2.72±0.16 B	21.90±0.05 B	2.72±0.09 B	0.33±0.04 B
	G	GCK	6.80±0.33 B	1.37±0.12 C	15.29±0.31 C	4.95±0.14 A	0.44±0.01 A
		G15	7.42±0.51 AB	1.70±0.10 B	17.25±0.51 B	4.34±0.33 B	0.43±0.11 AB
		G30	6.34±0.77 B	1.63±0.22 BC	18.80±0.18 A	3.88±0.11 BC	0.38±0.13 C
		G45	8.04±0.35 A	2.49±0.17 A	19.18±0.10 A	3.22±0.07 C	0.42±0.09 B
封顶期 Terminal bud set stage	J	JCK	9.43±0.77 A	1.91±0.12 B	25.60±0.78 A	4.93±0.17 B	0.37±0.04 AB
		J15	6.97±0.58 BC	1.18±0.08 C	21.38±0.75 B	5.86±0.35 A	0.33±0.03 B
		J30	5.88±0.72 C	2.22±0.13 A	24.40±0.93 A	2.64±0.17 C	0.24±0.05 C
		J45	7.11±0.58 B	1.66±0.04 B	16.52±1.33 C	4.26±0.12 BC	0.43±0.02 A
	G	GCK	5.26±1.23 B	1.72±0.15 A	17.66±0.41 A	3.05±0.19 C	0.30±0.01 C
		G15	6.35±0.33 AB	1.12±0.04 B	14.83±0.13 B	5.66±0.25 B	0.43±0.06 B
		G30	5.57±0.95 B	1.46±0.09 B	17.85±0.52 A	3.82±0.17 C	0.45±0.08 AB
		G45	7.07±0.34 A	0.98±0.14 B	12.80±2.33 C	7.24±0.23 A	0.55±0.05 A

注：J. 金叶银杏；G. 绿叶银杏。同列数据后标不同大写字母代表不同处理之间差异显著（$P<0.05$）。表3～5同。

Note: J. Golden ginkgo; G. Green-leafed ginkgo. Different uppercase letters in the same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same as in table 3−5.

由表2可以看出，银杏幼苗叶片全磷含量与全氮、全钾含量呈极显著正相关，与地下部生物量呈极显著负相关；全钾含量与全氮含量呈显著正相关；地上部生物量与根冠比呈显著负相关，地下部生物量与根冠比呈极显著正相关。

表2　银杏幼苗生物量及叶片氮磷钾含量间的相关关系

Table 2　Correlation between biomass and nitrogen, phosphorus, and potassium contents in *Ginkgo biloba* leaves

性状 Characteristics	全氮含量 Total nitrogen content	全磷含量 Total phosphorus content	全钾含量 Total potassium content	地上部生物量 Aboveground biomass	地下部生物量 Underground biomass	根冠比 Root-shoot ratio
全氮含量 Total nitrogen content	1.000					
全磷含量 Total phosphorus content	0.444**	1.000				
全钾含量 Total potassium content	0.309*	0.682**	1.000			
地上部生物量 Aboveground biomass	−0.113	−0.222	0.128	1.000		
地下部生物量 Underground biomass	−0.091	−0.439**	0.099	0.237	1.000	
根冠比 Root-shoot ratio	0.036	−0.078	0.15	−0.300*	0.642**	1.000

注：*表示相关性显著（$P<0.05$），**表示相关性极显著（$P<0.01$）。

Note: * indicates significant correlation ($P<0.05$), and ** indicates highly significant correlation ($P<0.01$).

2.3　不同强度UV-A对银杏叶片初生代谢物的影响

表3显示，在生长期，J30处理金叶银杏叶片可溶性糖含量显著低于其他处理，J45处理可溶性蛋白含量显著高于JCK及其余处理组；G30和G45处理绿叶银杏叶片可溶性糖含量显著高于GCK和G15处理，G30处理可溶性蛋白含量显著高于GCK及其余处理。在封顶期，J15和J30处理金叶银杏叶片可溶性

糖含量显著高于JCK和J45处理,J30和J45处理可溶性蛋白含量显著高于JCK和J15处理;GCK处理绿叶银杏叶片可溶性糖含量显著高于其他处理,G30和G45可溶性蛋白含量显著高于GCK和G15处理。

表3 不同强度UV-A对银杏叶片初生代谢物含量的影响

Table 3 Effects of different UV-A intensities on primary metabolites content in *Ginkgo biloba* leaves

生长时期 Period	子代 Lineage	处理 Process	可溶性糖含量/(mg·g^{-1}) Soluble sugar content	可溶性蛋白含量/(mg·g^{-1}) Soluble protein content
生长期 Growth stage	J	JCK	3.68±0.73 A	2.60±0.15 B
		J15	4.05±0.11 A	2.80±0.39 B
		J30	2.75±0.41 B	2.74±0.06 B
	G	J45	4.42±0.25 A	3.35±0.29 A
		GCK	3.06±0.41 B	2.86±0.13 C
		G15	3.68±0.27 B	3.06±0.13 BC
		G30	5.55±0.28 A	6.11±0.04 A
		G45	5.24±0.42 A	4.73±0.91 B
封顶期 Terminal bud set stage	J	JCK	3.39±0.11 B	2.73±0.15 B
		J15	4.52±0.28 A	2.48±0.28 B
		J30	4.64±0.23 A	5.52±0.13 A
	G	J45	3.24±0.09 B	5.09±0.19 A
		GCK	3.53±0.42 A	2.66±0.09 C
		G15	2.12±0.24 C	4.18±0.46 B
		G30	2.35±0.38 BC	5.06±0.12 A
		G45	2.78±0.19 B	5.34±0.11 A

2.4 不同强度UV-A对银杏叶片抗氧化酶活性及脯氨酸含量的影响

由表4可知,在生长期,J45处理金叶银杏叶片的SOD、POD活性及脯氨酸含量均显著高于JCK及J15、J30处理。绿叶银杏叶片SOD活性在GCK、G15、G45处理间无显著差异,但显著高于G30处理;POD活性以G45处理显著最高,G30处理显著最低,且各处理间大多差异显著;脯氨酸含量则是G30处理显著高于GCK、G15和G45处理。在封顶期,金叶银杏叶片SOD活性在JCK、J45处理间无显著差异,但两者均显著高于J15和J30处理;POD活性以J30处理显著最高;脯氨酸含量仅J30处理高于JCK,但无显著差异。绿叶银杏叶片SOD活性以G45和G30处理显著高于GCK和G15处理;POD活性在G15处理下显著最高,并与其余处理差异显著;脯氨酸含量则是G15和G45处理显著高于GCK和G30处理,而前两者间无显著差异。

表4 不同强度UV-A对银杏叶片抗氧化酶活性及脯氨酸含量的影响

Table 4 Effects of different UV-A intensities on antioxidant-related enzyme activities and the proline content in *Ginkgo biloba* leaves

生长时期 Period	子代 Lineage	处理 Process	SOD活性/(U·g^{-1}) SOD activity	POD活性/(U·g^{-1}) POD activity	脯氨酸含量/(mg·g^{-1}) Proline content
生长期 Growth stage	J	JCK	412.91±7.11 B	351.51±7.31 B	65.11±10.20 BC
		J15	410.22±11.73 B	241.97±20.74 C	50.18±3.59 C
		J30	380.88±5.88 C	146.51±7.82 C	80.17±24.82 B
	G	J45	427.49±6.37 A	658.15±9.63 A	107.11±3.73 A
		GCK	412.42±2.82 A	403.79±14.79 B	309.14±14.89 B
		G15	405.36±4.89 A	238.25±15.25 C	255.04±19.78 C
		G30	387.47±11.33 B	156.06±5.72 C	373.76±30.03 A
		G45	416.19±2.16 A	775.01±26.21 A	222.95±28.28 C
封顶期 Terminal bud set stage	J	JCK	416.03±31.42 A	1 025.51±28.23 B	366.13±10.66 AB
		J15	333.01±22.51 B	1 037.88±44.09 B	308.34±95.36 B
		J30	346.69±30.08 B	1 223.48±53.07 A	390.54±4.64 A
	G	J45	406.52±5.63 A	913.64±68.79 C	280.83±28.28 C
		GCK	266.03±17.87 B	1 037.12±28.87 B	79.04±5.21 C
		G15	177.89±33.92 C	1 221.97±125.23 A	132.92±7.02 A
		G30	326.39±31.13 A	948.48±485.00 BC	94.60±9.54 B
		G45	371.26±16.83 A	802.27±89.97 C	129.10±4.44 A

2.5　不同强度UV-A对银杏叶片苯丙烷生物合成酶活性及总黄酮含量的影响

由表5可知，在生长期内，J30和J45处理金叶银杏叶片的PAL、C4H活性显著高于JCK和J15处理，4CL活性以J30处理最高，并显著高于其他处理，总黄酮含量则以J30和J45处理显著高于JCK和J15处理；G15、G30和G45处理绿叶银杏叶片PAL活性显著高于GCK，C4H、4CL活性均以G30处理显著最高，总黄酮含量亦为G30处理显著高于其他处理。在封顶期，金叶银杏叶片PAL活性以J45处理显著高于J30处理，C4H、4CL活性均以J30处理显著最高，总黄酮含量以J15、J30和J45处理显著高于JCK；绿叶银杏叶片PAL、C4H活性均以G30和G45处理显著高于GCK和G15处理，4CL活性和总黄酮含量以G30处理最高，并显著高于其他处理。

表5　不同强度UV-A对银杏叶片苯丙烷生物合成相关酶活性及总黄酮含量的影响

Table 5　Effects of different UV-A intensities on phenylpropanoid biosynthesis-related enzyme activities and total flavonoid content in *Ginkgo biloba* leaves

生长时期 Period	子代 Lineage	处理 Process	PAL活性/(U·g^{-1}) PAL activity	C4H活性/(U·g^{-1}) C4H activity	4CL活性/(U·g^{-1}) 4CL activity	总黄酮含量/(mg·g^{-1}) Total flavonoid content
生长期 Growth stage	J	JCK	5.76±0.13 B	71.16±4.01 B	70.69±6.83 B	4.52±0.46 B
		J15	5.63±0.09 B	55.51±5.61 C	67.38±6.08 B	4.40±0.55 B
		J30	10.12±0.25 A	98.13±7.69 A	110.43±12.70 A	4.84±0.27 A
		J45	10.75±0.18 A	91.24±6.51 A	62.31±9.53 B	4.80±0.50 A
	G	GCK	5.94±0.44 C	60.44±5.95 C	107.10±8.33 C	4.82±0.38 B
		G15	9.61±0.88 B	94.75±14.43 B	143.50±18.68 B	4.73±0.68 B
		G30	10.74±0.27 AB	153.24±13.92 A	184.62±14.99 A	5.13±0.40 A
		G45	11.68±0.92 A	136.35±11.31 A	122.29±8.71 BC	4.83±0.51 B
封顶期 Terminal bud set stage	J	JCK	11.92±0.87 AB	51.56±6.25 C	65.75±5.82 B	4.31±0.60 B
		J15	9.28±1.32 AB	50.84±10.93 C	50.05±10.09 B	5.19±0.01 A
		J30	7.97±0.76 B	108.09±4.62 A	109.75±2.63 A	5.28±0.04 A
		J45	13.21±3.73 A	81.42±6.32 B	56.70±7.35 B	5.83±0.45 A
	G	GCK	11.35±1.81 C	87.46±4.18 B	121.44±26.76 B	4.19±0.30 C
		G15	14.12±0.88 B	55.47±7.86 C	125.50±15.68 B	5.43±0.32 B
		G30	18.72±0.96 A	118.93±11.55 A	152.25±15.14 A	8.67±0.58 A
		G45	17.73±1.58 A	113.33±7.37 A	131.51±17.35 B	5.95±0.12 B

2.6　不同光照条件下银杏幼苗叶片生长和叶用价值综合评价

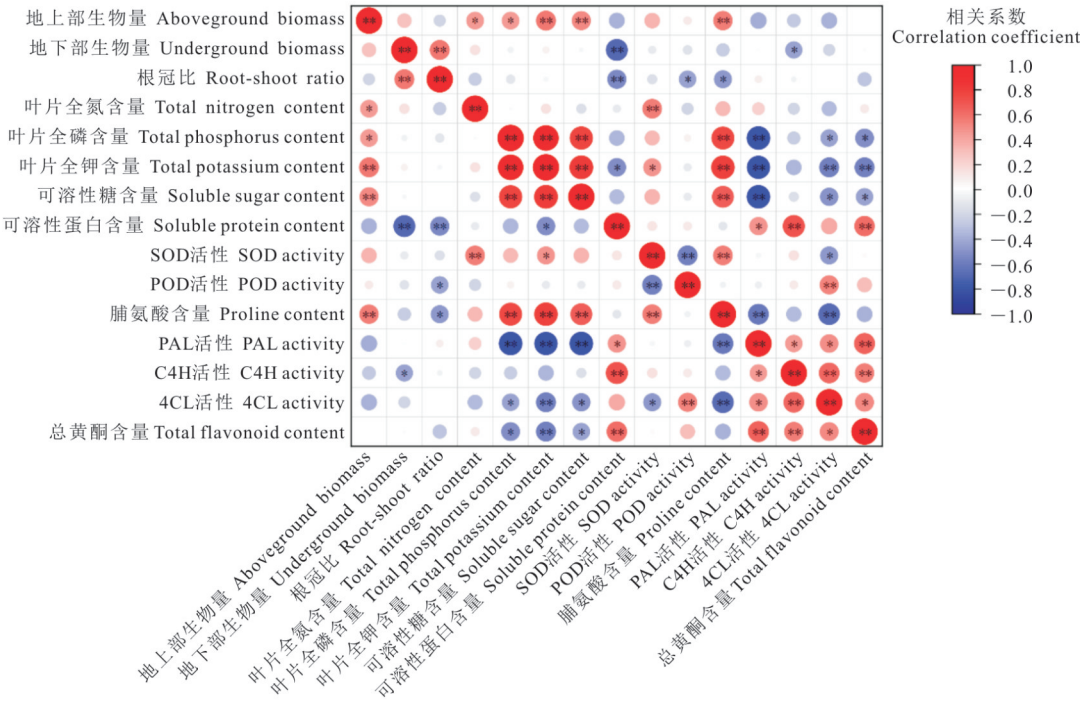
在试验银杏幼苗封顶期，对其叶片生物量、矿质元素以及次生代谢物含量和相关酶活性进行相关性分析，结果如图3所示。由图3可以看出，所测各指标之间存在一定的相关性，其中总黄酮含量与地上部生物量、全氮含量呈正相关，与可溶性蛋白含量、SOD和POD活性及PAL、C4H、4CL 3种黄酮合成酶活性呈显著正相关，与地下部生物量、根冠比、脯氨酸含量呈负相关，与全磷、全钾和可溶性糖含量呈显著负相关。

根据各指标与总黄酮含量的相关性进行模糊隶属函数分析，结果如表6所示。由表6可以看出，在不同试验处理中，绿叶银杏G30和G45处理的隶属度均值均大于0.6，GCK和G15处理的隶属度均值小于0.5；金叶银杏所有处理的隶属度均值为0.5～0.6。

3　讨　论

3.1　夜间增补不同强度UV-A对银杏叶生物量和根冠比的影响

植物生物量的变化显示了光合作用效率和形态适应性的改变[20]。植物利用光合色素吸收UV-A辐射，参与光合作用，促进干物质积累，支持生长[21]。研究表明，短期UV-A辐射可增加羽衣甘蓝的干质量；补充UVA辐射可提升作物生物量，如绿叶小白菜和生菜的鲜质量与干质量[22-23]。夜间补充UV-A辐射能抑制金叶和绿叶银杏苗的顶端封顶现象，延长生长周期。本研究中，金叶和绿叶银杏在夜间接受30 μmol/(m^2·s)强度的UV-A辐射后，地上部生物量显著增加，根冠比降低。



“*”和“**”分别表示在0.05和0.01水平上显著相关。

“* and “**” indicate significant correlations at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

图3 不同强度UV-A处理银杏幼苗各指标相关性热图

Fig. 3 Heatmap of correlation coefficients for various indicators of *Ginkgo biloba* seedlings under different UV-A intensity treatments

表6 不同光照强度处理银杏幼苗主要指标隶属度均值

Table 6 Mean membership degrees of the main indicators in *Ginkgo biloba* seedlings under different light intensity treatments

指标 Index	处理 Treatment							
	JCK	J15	J30	J45	GCK	G15	G30	G45
地上部生物量 Aboveground biomass	0.871	1.000	1.000	1.000	0.116	0.032	0.504	0.616
地下部生物量 Underground biomass	0.152	0.000	0.334	0.000	0.134	0.517	0.631	0.364
根冠比 Root-shoot ratio	0.137	0.000	0.238	0.000	0.000	0.615	0.417	0.015
全氮含量 Total nitrogen content	1.000	0.978	0.783	0.711	0.000	0.134	0.476	0.750
全磷含量 Total phosphorus content	0.958	0.979	0.930	1.000	0.421	0.852	0.842	1.000
全钾含量 Total potassium content	0.000	0.126	0.000	0.000	0.381	0.998	0.901	0.825
可溶性糖含量 Soluble sugar content	0.730	0.975	1.000	1.000	0.561	0.000	0.000	0.545
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	0.511	0.530	0.000	0.000	0.935	0.404	0.097	0.000
SOD活性 SOD activity	0.000	0.178	0.149	0.000	0.633	1.000	1.000	0.111
POD活性 POD activity	0.838	0.848	1.000	1.000	0.399	0.995	1.000	0.747
脯氨酸含量 Proline content	0.063	0.211	0.000	0.000	1.000	0.871	1.000	0.671
PAL活性 PAL activity	0.900	0.695	0.594	1.000	0.314	0.572	1.000	1.000
C4H活性 C4H activity	0.477	0.470	1.000	1.000	0.538	0.068	1.000	1.000
4CL活性 4CL activity	0.597	0.453	1.000	1.000	0.699	0.640	1.000	1.000
隶属度均值 Membership mean	0.533	0.535	0.573	0.559	0.425	0.475	0.656	0.649
排名 Ranking	7	6	3	4	8	5	1	2

3.2 夜间增补不同强度UV-A对银杏叶氮磷钾含量的影响

本研究结果显示,在夜间增补UV-A处理条件下,封顶期对照组银杏叶片的矿质元素含量高于夜间增补30和45 μmol/(m^2·s) UV-A处理组,同时生物量与矿质元素含量之间存在显著或不显著的负相关:这表明生物量增加不一定意味着植物对矿质元素吸收量及含量的增加。落叶松(*Larix gmelinii*)和水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)的大量元素N、P和K含量从5—9月表现为下降趋势,尤其在生长开始的6和7月份下降幅度最大,这可能是植物开始加速生长产生的“稀释作用”[24]。适当强度的

UV-A 辐射能促进植物叶片蛋白质合成，而蛋白质合成需要氮元素的参与，这意味着 UV-A 辐射可能通过影响氮代谢来改变植物体内氮元素分布。高生长速率对应高的 N∶C 值以及拥有更低的 N∶P 和 N∶K 值[25-26]。本研究中，银杏叶片 N∶P 和 N∶K 值能很好地反映苗木生长情况，在生长期绿叶和金叶银杏两个品系在夜间增补 30 μmol/(m²·s)处理下 N∶P 和 N∶K 值较对照低，说明夜间增补 30 μmol/(m²·s) UV-A 不同程度促进了银杏幼苗的生长。

3.3　夜间增补不同强度 UV-A 对银杏叶初生代谢物的影响

植物中的糖在渗透调节中起关键作用，影响植物的抗逆性，维持植物代谢平衡，确保细胞功能正常，是对外界环境响应的基础[27]。可溶性蛋白组成植物体内多种代谢酶，其含量与植物生长紧密相关[28]。在生菜生长期，适当补充 UV-A 辐射能有效提升生菜叶片中的可溶性糖、可溶性蛋白和维生素 C 含量[29]。本研究发现，夜间增补一定强度 UV-A 可以促进银杏叶片可溶性糖的积累，随着 UV-A 强度的增加，银杏叶片可溶性糖含量呈现逐渐上升趋势。这可能是由于 UV-A 辐射激发了植物的应激反应，促使植物合成更多的可溶性糖和蛋白来提高自身的抗逆性，以应对环境压力。

3.4　夜间增补不同强度 UV-A 对银杏叶抗氧化酶活性及脯氨酸含量的影响

逆境胁迫会导致植物活性氧的积累，而植物体内的抗氧化酶系统，如 SOD、POD 可以消除自由基，以抵抗逆境胁迫[30]。适量 UV-A 辐射能促进黄瓜株高、茎粗和叶面积的增长，同时能提升 POD 活性[31]。KRESLAVSKI 等[32]发现，UV-A 辐射处理能提高拟南芥叶片中 POD 活性，但同时抑制类胡萝卜素等色素的积累，进而影响光合作用。多项研究表明，适当强度和时间的 UV-A 辐射能够显著提高大豆芽苗菜中抗坏血酸含量，减轻了大豆芽苗菜的氧化损伤，有利于其正常生长和抗坏血酸的合成[33]。本研究中，与对照组相比，生长期夜间增补 15 和 30 μmol/(m²·s)UV-A 辐射对银杏叶片 SOD 和 POD 活性均有明显的抑制作用，这可能是植株为了维持整体的代谢平衡而改变了某一部位的酶活性；在封顶期，不同处理下绿叶和金叶银杏叶片 SOD 活性表现出逐渐上升趋势，POD 活性表现出先升后降的趋势：说明随着夜间补光时间的延长，植物体内展现出不同水平的生理反应。据此可以推断，在不同强度的 UV-A 补光处理条件下，过高的辐射强度显著抑制了银杏叶片中抗氧化酶活性，此外抗氧化酶之间可能存在某种补偿机制，这表明植物对环境压力的抗性存在一定的阈值[34]。

3.5　夜间增补不同强度 UV-A 对银杏叶苯丙烷生物合成酶活性及总黄酮含量的影响

苯丙烷代谢途径广泛存在于诸多植物物种以及少数微生物类群中[35]。肉桂酸-4-羟化酶（C4H）在苯丙氨酸解氨酶（PAL）和 4-香豆酸-CoA 连接酶（4CL）的协同作用下，依次催化生成肉桂酸、对羟基肉桂酸和对香豆酰辅酶 A，其中 PAL 是苯丙烷代谢途径的第一步反应酶，也是催化苯丙烷类代谢的关键酶和限速酶[36]。朱智慧等[37]研究表明，紫外光处理可以诱导苦荞幼苗黄酮类化合物合成途径中 *PAL*、*C4H* 基因的表达，这种激活作用使得更多的苯丙氨酸转化为肉桂酸，为后续一系列次生代谢产物的合成提供了充足的前体物质。在低强度 UV-A 辐射处理后的烟草叶片中，4CL 活性在 24 h 内逐渐升高，且在 48 h 达到峰值，较初始值提高了 40%[38]。本研究中，在长期夜间增补 UV-A 条件下，随补光强度的增加 C4H、PAL 和 4CL 活性呈现先增后减趋势，均在夜间增补 30 μmol/(m²·s)下达到最大值，表明夜间增补适宜强度的 UV-A 可以显著提高银杏叶片黄酮相关酶活性；而随着光照强度及持续时间的增加，其活性呈现下降趋势，这表明长期且高强度的 UVA 胁迫对酶活性具有抑制作用。在夜间补充 UV-A 条件下，相较于金叶银杏，绿叶银杏的 C4H、PAL 和 4CL 活性普遍较高，这表明绿叶银杏在该条件下具有更强的黄酮醇合成能力。

在植物生理学领域，短期紫外线（UV）辐射已被证实能够激发植物的防御机制，特别是在促进类黄酮和花青素等次级代谢产物合成方面表现出显著效果，这对于植物工厂中果蔬及药用植物的生产具有重要的应用价值[39]。LIM 等[27]研究指出，UV-A 照射能够通过诱导 *GmUGT9* 及其他基因的表达，增加大豆芽根系异黄酮含量，并通过特异性上调 *GmF3H*、*GmFLS1* 和 *GmDFR1* 的表达，提高地上部分山柰酚苷和黄酮醇含量。许亚良等[40]研究发现，10，20 和 30 μmol/(m²·s)的 UV-A 处理均能促进黄瓜嫁接苗生长，随着 UV-A 辐射强度的增加，黄酮含量呈现先升高后降低的趋势。本研究亦观察到，随着夜间增补 UV-A 辐射强度的增强，金叶和绿叶银杏叶片总黄酮含量呈现相似的变化趋势。

3.6 银杏叶片的综合药用价值评价

相关性分析聚焦多变量间关联,量化其相关程度;模糊隶属函数则将客观事物状态变量映射至模糊集合,其有效性已获得前人的研究验证[19]。本研究整合相关性分析与模糊隶属函数,深度剖析收集到的各项指标数据的规律性,结果显示JCK、J15、J30、J45、GCK、G15、G30和G45的隶属度均值分别为0.533,0.535,0.573,0.559,0.425,0.475,0.656和0.649,根据隶属度排名可以得出G30、G45和J30处理组隶属度均值较高。隶属度值的提升与苗木叶片黄酮类化合物的药用价值呈正相关。据此得出结论,在白天正常照射情况下,夜间增补30和45 μmol/(m^2·s)的UV-A能够有效增加银杏叶片黄酮含量,提升其药用价值。

本研究主要集中在夜间对银杏幼苗地上部分进行不同强度UV-A辐射,而未涉及地下部分。后续研究将探讨夜间增补不同强度和波长紫外光对银杏幼苗根系及土壤矿质元素等指标的影响,旨在为银杏苗夜间光质管理提供理论支持。

4 结 论

夜间增补30 μmol/(m^2·s)UV-A辐射下,银杏叶片地上部生物量增加,根冠比最小,生长状况最佳。生物量与矿质元素含量间呈显著或不显著负相关。30和45 μmol/(m^2·s)UV-A处理下,银杏叶片可溶性蛋白含量提高。金叶和绿叶银杏的苯丙烷生物合成相关酶活性在封顶期显著高于对照组,并在30 μmol/(m^2·s) UV-A处理下达到峰值。金叶和绿叶银杏在30和45 μmol/(m^2·s) UV-A处理下的隶属度均值较高,表明该处理最有利于银杏幼苗生长和叶片黄酮积累,提升药用价值。热图分析显示,银杏叶片总黄酮含量与氮元素含量呈正相关,与磷钾元素含量呈负相关。推测适当施加氮肥并减少磷钾肥使用有助于提高叶片黄酮含量。因此实际生产中,应参考银杏苗生长状况、初生代谢物含量、黄酮总量变化以及相关酶活性,选择适宜的夜间补光光质和技术,为银杏苗木培育提供理论依据。

[参考文献]

[1] 林荣呈,刘宏涛,李继刚,等. 植物光信号转导研究领域近十年重要研究进展[J]. 植物生理学报,2024,60(3):399-429.
LIN R C, LIU H T, LI J G, et al. Research advances in plant light signaling transduction during the past ten years[J]. Plant Physiology Journal, 2024, 60(3): 399-429.

[2] 陈善飞,王正良,陈晖,等. UVA紫外光在植物工厂生菜生产中的适量试用研究[J]. 农业与技术,2024,44(21):40-43.
CHEN S F, WANG Z L, CHEN H, et al. Appropriate trial study on UVA ultraviolet light in lettuce production in plant factory[J]. Agriculture and Technology, 2024, 44(21): 40-43.

[3] 戚楠楠,张晓燕,苏娜娜,等. UV-A诱导大豆芽苗菜下胚轴中花青苷积累的分子机理[J]. 中国农业科学,2015,48(12):2408-2416.
QI N N, ZHANG X Y, SU N N, et al. The molecular mechanism of UV-A induced anthocyanin accumulation in the hypocotyls of soybean sprouts[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(12): 2408-2416.

[4] JEON Y M, SON K H, KIM S M, et al. Growth of dropwort plants and their accumulation of bioactive compounds after exposure to UV lamp or LED irradiation[J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2018, 59(5): 659-670.

[5] ZHANG X Y, BIAN Z H, LI S, et al. Comparative analysis of phenolic compound profiles, antioxidant capacities, and expressions of phenolic biosynthesis-related genes in soybean microgreens grown under different light spectra[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(49): 13577-13588.

[6] 唐深国,郑桂填,戴泽毫,等. 不同含量紫外光对矮生黄番茄生长的影响[J]. 中国照明电器,2021(9):15-19.
TANG S G, ZHENG G T, DAI Z H, et al. Effects of different content of ultraviolet light on the growth of dwarf yellow tomato [J]. China Light & Lighting, 2021(9): 15-19.

[7] 权明春,苏振宏,方大维,等. 银杏黄酮的提取与功能研究进展[J]. 今日药学,2020,30(11):789-792.
QUAN M C, SU Z H, FANG D W, et al. Research progress on extraction and function of *Ginkgo* flavone[J]. Pharmacy Today, 2020, 30(11): 789-792.

[8] 阮毅. 银杏发展前景和营林措施初探[J]. 种子科技,2021,39(11):97-98.
RUAN Y. Preliminary study on the development prospect and silviculture measures of *Ginkgo biloba* [J]. Seed Science & Technology, 2021, 39(11): 97-98.

[9] 赵群,王改萍,徐意,等. 不同强度UVA对银杏杂交子代生理生化的影响[J]. 经济林研究,2024,42(3):58-68.
ZHAO Q, WANG G P, XU Y, et al. The effect of different intensities of UVA on the physiology and biochemistry of *Ginkgo* hybrid offspring[J]. Non-Wood Forest Research, 2024, 42(3): 58-68.

[10] 居鑫,陈沁,陈景斌,等. 光质对小豆芽苗菜生长和类黄酮的影响及其机理初步探究[J]. 食品工业科技,2019,40(16):64-70.
JU X, CHEN Q, CHEN J B, et al. Effects of light quality on growth and flavonoids of adzuki bean sprouts and its preliminary mechanism[J]. Science and Technology of Food Industry, 2019, 40(16): 64-70.

[11] 姚建武,宁建凤,李盟军,等. 广东稻田氮素径流流失特征[J]. 农业环境科学学报,2015(4):727-738.

YAO J W，NING J F，LI M J，et al. Characteristics of nitrogen runoff loss in paddy fields of Guangdong Province [J]. Journal of Agro-Environment Science，2015(4)：727-738.

[12] 苏超，蒋衍钜．火焰光度计法测试卷烟纸中钾(钠)含量[J]．中华纸业，2019，40(12)：36-39.
SU C，JIANG Y J. Determination of the kalium and sodium contents in cigarette paper through flame photometry [J]. China Pulp & Paper Industry，2019，40(12)：36-39.

[13] 黄秋伟，龙凌云，罗小杰，等．贮藏温度对板栗果仁糖类物质含量和质地的影响[J]．粮食与油脂，2024，37(9)：63-69.
HUANG Q W，LONG L Y，LUO X J，et al. Effect of storage temperature on the carbohydrates content and texture of chestnut kernels[J]. Cereals & Oils，2024，37(9)：63-69.

[14] 孙梦瑶，王震贤，陈学进，等．NaCl处理对南瓜幼苗生长的影响及耐盐机制分析[J/OL]．中国瓜菜，2025：1-12(2025-12-10)．https://link.cnki.net/doi/10.16861/j.cnki.zggc.2025.0415.
SUN M Y，WANG Z X，CHEN X J，et al. Effects of NaCl treatment on the growth of pumpkin seedlings and analysis of salt tolerance mechanism[J/OL]. China Cucurbits and Vegetables，2025：1-12(2025-12-10). https://link.cnki.net/doi/10.16861/j.cnki.zggc.2025.0415.

[15] 张宪政，谭桂茹．植物生理学试验技术[M]．沈阳：辽宁科学技术出版社，1989.
ZHANG X Z，TAN G R. Experimental techniques in plant physiology[M]. Shenyang：Liaoning Science and Technology Press，1989.

[16] 陈雷，常丽，曹福亮，等．银杏叶黄酮类化合物含量及相关酶活性对温度和干旱胁迫的响应[J]．西北植物学报，2013，33(4)：755-762.
CHEN L，CHANG L，CAO F L，et al. Effects of temperature and soil water deficit on the flavonoid content and activities of enzymes involved in *Ginkgo biloba* leaves[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2013，33(4)：755-762.

[17] 范丙友，胡诗宇，陆海，等．毛白杨4-香豆酸：辅酶A连接酶可溶性原核表达及活性检测[J]．北京林业大学学报，2006，28(2)：1-8.
FAN B Y，HU S Y，LU H，et al. Soluble prokaryotic expression of 4-coumarate：coenzyme A ligase from *Populus tomentosa* and enzyme activity of recombinant 4CL1[J]. Journal of Beijing Forestry University，2006，28(2)：1-8.

[18] 黎晶晶，黄增琼，覃园妹，等．罗汉松种子总黄酮的提取工艺研究[J]．广州化工，2025，53(20)：79-82，118.
LI J J，HUANG Z Q，QIN Y M，et al. Study on the extraction technology of total flavonoids from Lohan pine seeds [J]. Guangzhou Chemical Industry，2025，53(20)：79-82，118.

[19] 唐银，杨培蓉，吕宁宁，等．遮阴对杉木幼苗生长及光合特性的影响[J]．应用与环境生物学报，2023，29(5)：1084-1092.
TANG Y，YANG P R，LÜ N N，et al. Effects of shading on the growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology，2023，29(5)：1084-1092.

[20] HE H，ZHOU W W，LÜ H F，et al. Growth，leaf morphological and physiological adaptability of leaf beet (*Beta vulgaris* var. *cicla*) to salt stress：a soil culture experiment[J]. Agronomy，2022，12(6)：1393.

[21] DYSHLYUK L，BABICH O，PROSEKOV A，et al. The effect of postharvest ultraviolet irradiation on the content of antioxidant compounds and the activity of antioxidant enzymes in tomato[J]. Heliyon，2020，6(1)：e03288.

[22] LEE J H，KWON M C，JUNG E S，et al. Physiological and metabolomic responses of kale to combined chilling and UV-A treatment [J]. International Journal of Molecular Sciences，2019，20(19)：4950.

[23] LEE M J，SON J E，OH M M. Growth and phenolic compounds of *Lactuca sativa* L. grown in a closed-type plant production system with UV-A，-B，or -C lamp[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture，2014，94(2)：197-204.

[24] 王庆成．混交林中水曲柳落叶松营养元素含量及季节动态[J]．东北林业大学学报，1995，23(2)：14-19.
WANG Q C. The concentration and seasonal dynamics of nutrient elements of ash and larch in the mixed plantation[J]. Journal of Northeast Forestry University，1995，23(2)：14-19.

[25] ZHANG H Y，ZHAI H，ZAN R X，et al. Balanced fertilization improves crop production and soil organic carbon sequestration in a wheat-maize planting system in the North China Plain[J]. Plants，2025，14(6)：838.

[26] GÜSEWELL S. N：P ratios in terrestrial plants：variation and functional significance[J]. New Phytologist，2004，164(2)：243-266.

[27] LIM Y J，LYU J I，KWON S J，et al. Effects of UV-A radiation on organ-specific accumulation and gene expression of isoflavones and flavonols in soybean sprout[J]. Food Chemistry，2021，339：128080.

[28] 潘莉，李勇鹏，宁德鲁，等．不同保鲜方法对核桃青皮感官及核桃仁可溶性蛋白含量的影响[J]．中国油脂，2021，46(9)：103-107.
PAN L，LI Y P，NING D L，et al. Effects of different preservation methods on the sensory properties of walnut green husk and the soluble protein content of walnut kernels[J]. China Oils and Fats，2021，46(9)：103-107.

[29] HE R，ZHANG Y T，SONG S W，et al. UV-A and FR irradiation improves growth and nutritional properties of lettuce grown in an artificial light plant factory[J]. Food Chemistry，2021，345：128727.

[30] 董文科，张玉娟，马晖玲．植物中心碳代谢途径参与生长发育及逆境胁迫响应的研究进展[J]．草业科学，2025，42(7)：1709-1720.
DONG W K，ZHANG Y J，MA H L. Research advances in the role of central carbon metabolic pathways in plant growth，development and stress responses[J]. Pratacultural Science，2025，42(7)：1709-1720.

[31] 高亚轻，苑磊，种道齐，等．不同时长UVA照射对黄瓜霜霉病发生和生理特征的影响[J]．北方园艺，2019(17)：1-6.

GAO Y Q, YUAN L, CHONG D Q, et al. Effects of different duration of UVA irradiation on the occurrence and morphological characteristics of cucumber downy mildew[J]. Northern Horticulture, 2019(17): 1-6.

[32] KRESLAVSKI V D, SHIRSHIKOVA G N, LYUBIMOV V Y, et al. Effect of preillumination with red light on photosynthetic parameters and oxidant-/ antioxidant balance in *Arabidopsis thaliana* in response to UV-A[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2013, 127: 229-236.

[33] 魏圣军,耿殿祥,邬奇,等. UV-A辐射对大豆芽苗菜中抗坏血酸含量的影响[J]. 大豆科学, 2015, 34(3): 420-426.
WEI S J, GENG D X, WU Q, et al. Effect of UV-A irradiation on ascorbic acid content in soybean sprout[J]. Soybean Science, 2015, 34(3): 420-426.

[34] 杨舒贻,陈晓阳,惠文凯,等. 逆境胁迫下植物抗氧化酶系统响应研究进展[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2016, 45(5): 481-489.
YANG S Y, CHEN X Y, HUI W K, et al. Research progress on the response of plant antioxidant enzyme system under adversity stress[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2016, 45(5): 481-489.

[35] 卫士美,李政哲,李晓庆,等. 核桃果实黑斑病苯丙烷代谢途径关键酶和次生代谢物的变化[J]. 果树学报, 2025, 42(5): 1057-1066.
WEI S M, LI Z Z, LI X Q, et al. Changes of key enzymes and secondary metabolites in the phenylpropane metabolic pathway of fruit black spot disease in walnut[J]. Journal of Fruit Science, 2025, 42(5): 1057-1066.

[36] 尚军,吴旺泽,马永贵,等. 植物苯丙烷代谢途径在植物生长发育和环境适应中的作用[J]. 中国生物化学与分子生物学报, 2022, 38(11): 1467-1476.
SHANG J, WU W Z, MA Y G, et al. Roles of the phenylpropanoid metabolic pathway in plant growth, development and environmental adaptation[J]. Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology, 2022, 38(11): 1467-1476.

[37] 朱智慧,温东,张栋,等. 紫外光促进苦荞中黄酮类化合物积累的分子机制探究[J]. 中草药, 2021, 52(5): 1448-1453.
ZHU Z H, WEN D, ZHANG D, et al. Molecular mechanisms of UVB-induced flavonoid accumulation in *Fagopyrum tataricum*[J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2021, 52(5): 1448-1453.

[38] LIU Z, YANG M. Alterations of 4-coumarate-CoA ligase activity in tobacco leaves under low-intensity UV-A radiation[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2019, 67(47): 13238-13244.

[39] 李雅晨,郑艳梅,宋雯佩,等. 富氢水在植物生长发育及逆境胁迫响应中的作用研究进展[J]. 园艺学报, 2024, 51(7): 1489-1500.
LI Y C, ZHENG Y M, SONG W P, et al. Research progress on the role of hydrogen-rich water in plant growth and development and stress response[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2024, 51(7): 1489-1500.

[40] 许亚良,刘新颖,崔寿广,等. UV-A对黄瓜嫁接苗质量及生理特性的影响[J]. 植物生理学报, 2023, 59(7): 1370-1382.
XU Y L, LIU X Y, CUI S G, et al. Effects of UV-A on quality and physiological characteristics of cucumber grafted seedlings[J]. Plant Physiology Journal, 2023, 59(7): 1370-1382.

(责任编辑:屈李纯)

(上接第80页)

[29] 魏可新,朱琪,李阳,等. 冀西北坝上地区白榆光合生理特征及其影响因素研究[J]. 林业与生态科学, 2025, 40(2): 127-135.
WEI K X, ZHU Q, LI Y, et al. Photosynthetic physiological characteristics and influencing factors of *Ulmus pumila* in Bashang area of northwest Hebei Province[J]. Journal of Forestry and Ecological Science, 2025, 40(2): 127-135.

[30] 潘新宇,刘松涛,李茜,等. 宁夏不同地区聚合草的光合日变化及适宜引种地筛选[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2023, 51(8): 19-28.
PAN X Y, LIU S T, LI Q, et al. Photosynthetic diurnal variations of *Symphytum officinale* in different regions of Ningxia and selection of suitable introduction sites[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2023, 51(8): 19-28.

[31] 穆若兰,刘旻霞,徐璐,等. 黄土高原半干旱区典型植物资源利用效率及光合日变化探析[J]. 植物生理学报, 2022, 58(7): 1381-1391.
MU R L, LIU M X, XU L, et al. Diurnal variation of photosynthesis and resource utilization efficiency of the typical plants in the semi-arid area of Loess Plateau[J]. Plant Physiology Journal, 2022, 58(7): 1381-1391.

[32] 杨通文,杨浩,高秀梅. 竹节树光合特性不同季节日变化与其环境因子的相关性分析[J]. 生态科学, 2023, 42(4): 106-113.
YANG T W, YANG H, GAO X M. Relationship between diurnal photosynthetic characteristics of *Carallia brachiata* (Lour.) Merr. in different seasons and its correlation with environmental factors[J]. Ecological Science, 2023, 42(4): 106-113.

(责任编辑:裴阿卫)