

植物激素介导雌雄青杨对 UV-B 胁迫的生理响应

沈芳宇¹ 张宇² 张胤³ 陈凡²
刘健³ 代羽洁¹ 张雪驰^{2*} 张胜^{1,4*}

(1. 成都市植物园-四川大学山地植物迁地保护与资源利用实验室, 四川大学生命科学学院, 成都 610065; 2. 中国电建集团贵阳勘测设计研究院有限公司, 贵阳 550009; 3. 华电西藏能源有限公司巴玉分公司, 山南 856000; 4. 四川省生态保护与建设工程技术研究中心, 成都 610065)

摘要 光是调节植物生长发育不可或缺的环境因子, 而 UV-B 辐射则会干扰植物正常的生长发育, 引发氧化损伤并抑制光合作用。为探究杨树(*Populus*)对 UV-B 胁迫的形态生理响应特征及潜在机制, 以雌雄异株青杨(*Populus cathayana*)为材料, 进行 UV-B 胁迫及外源生长素(IAA)、乙烯前体(ACC)、茉莉酸甲酯(MeJA)、水杨酸(SA)和褪黑素(MT)添加处理, 测定叶片光合参数、抗氧化指标、激素含量和相关基因表达量及茎和叶花青素含量, 并对这些指标进行主成分分析(PCA)。结果表明: 在 UV-B 胁迫下, 雌、雄青杨叶片净光合效率下降, 活性氧(ROS)积累量增加, 雄株对 UV-B 的耐受性强于雌株。在 UV-B 胁迫下, 外源激素添加处理能够在不同程度上改善青杨叶片光合性能, 调控 ROS 稳态, 其中, IAA、ACC 和 MT 添加处理对雌性青杨的 UV-B 胁迫缓解效果优于雄性青杨。SA 添加处理显著降低青杨叶片 H₂O₂ 含量; MeJA 添加处理进一步促进青杨器官花青素积累并降低叶片 H₂O₂ 含量, 提高净光合效率及青杨对 UV-B 的耐受性。此外, *PtJAZ1/2/3/5/9* 基因相对表达量在 UV-B 胁迫和 MeJA 添加处理下均显著上调, 暗示其可作为茉莉酸(JA)信号通路的关键调控因子, 介导花青素合成与胁迫响应。综上, 在 UV-B 辐射胁迫下, 雄株比雌株表现出更强的生理可塑性与抗逆潜力。本研究为植物抗逆栽培与激素调控提供了实践启示。

关键词 杨树; 雌雄异株; UV-B 胁迫; 植物激素; 花青素

中图分类号: Q945.78 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2026.04.006

Phytohormone-mediated Modulation of UV-B Stress
Physiological Responses in Male and Female *Populus cathayana*SHEN Fangyu¹ ZHANG Yu² ZHANG Yin³ CHEN Fan²
LIU Jian³ DAI Yujie¹ ZHANG Xuechi^{2*} ZHANG Sheng^{1,4*}

(1. Chengdu Botanical Garden-Sichuan University Joint Laboratory for Ex Situ Conservation and Resource Utilization of Mountain Plants, College of Life Sciences, Sichuan University, Chengdu 610065; 2. Power China Guiyang Engineering Corporation Limited, Guiyang 550009; 3. Bayu Branch of Huadian Xizang Energy Co., Ltd, Shannan 856000; 4. Sichuan Provincial Engineering Research Center of Ecological Protection and Construction, Chengdu 610065)

Abstract Light is an indispensable environmental factor for plant growth and development. However, UV-B radiation interferes with normal growth processes, causing oxidative damage and inhibiting photosynthesis. To explore the morphological and physiological characteristics and underlying mechanisms of poplars to UV-B stress, dioecious *Populus cathayana* were used as materials. The cuttings were subjected to UV-B stress alone or combined with exogenous applications of exogenous phytohormones (indole-3-acetic acid (IAA), 1-aminocyclopropanecarboxylic acid (ACC), methyl jasmonate (MeJA), salicylic acid (SA) and melatonin (MT)). A series of indicators were conducted, including leaf photosynthetic parameters, antioxidant activities, hormone contents,

基金项目: 青藏高原寒旱区大规格乔木移植关键技术研究及应用项目(2846G202400001); 国家自然科学基金面上项目(32271830)。

第一作者简介: 沈芳宇(2002—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。

* 通信作者: E-mail: dtraixcc@163.com; shengzhang@scu.edu.cn。

收稿日期: 2025年11月4日。

relative expression levels of related genes, anthocyanin contents in stems and leaves, as well as principal component analysis (PCA). Results showed that under UV-B stress, the net photosynthetic efficiency decreased, and the reactive oxygen species (ROS) molality increased in *P. cathayana* leaves, with male exhibiting stronger tolerance to UV-B than female *P. cathayana*. Exogenous hormone applications alleviated UV-B stress-induced damage by improving leaf photosynthetic performance and regulating ROS homeostasis. Specifically, IAA, ACC, and MT treatments exerted more pronounced alleviating effects on female than that on male *P. cathayana* under UV-B stress. SA application significantly reduced the H_2O_2 content in leaves. MeJA application promoted organ anthocyanin accumulation, decreased leaf H_2O_2 content, and enhanced net photosynthetic efficiency and UV-B tolerance on *P. cathayana*. In addition, the relative expression levels of *PtrJAZ1/2/3/5/9* genes were significantly upregulated under both UV-B stress and MeJA treatment, suggesting that these genes may act as key regulators in the JA signaling pathway, mediating anthocyanin synthesis and stress responses. In conclusion, males displayed greater physiological plasticity and stress resistance potential than female *P. cathayana* under UV-B radiation stress. This study provides practical insights for stress-resistant plant cultivation and hormone regulation in practices.

Key words poplar; dioecy; UV-B stress; phytohormone; anthocyanin

光照是调节植物生长发育的关键因素,它不仅参与光合作用,为植物提供能量,还在整个植物生命周期中发挥重要作用^[1]。然而,随着大气臭氧层不断变薄,到达地球表面的 UV-B 辐射不断增加。强的 UV-B 辐射会诱导活性氧(ROS)积累,引起植物细胞膜脂和蛋白质氧化损伤^[2]。此外,UV-B 还会损害植物光系统 II (PS II) 反应中心,降低光合效率,最终抑制植物生长^[3]。长时间的 UV-B 暴露会进一步破坏激素稳态和代谢途径,从而损害植物的抗逆性和生产力^[4]。

植物通过 UVR8 (UV Resistance Locus 8) 蛋白感知 UV-B 光信号,UVR8 在细胞质中以非活性二聚体形式存在。被 UV-B 激活后,UVR8 转化为活性单体形式并进入细胞核,通过影响下游转录因子活性调节植物的光形态建成和胁迫响应^[5-6]。UVR8 蛋白过表达会引起类黄酮积累^[7-8]。拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 突变体 *utv1* 的查尔酮合酶表达上调,导致类黄酮积累增加,从而增强其对 UV-B 辐射耐受性^[9]。类黄酮具有吸收紫外线并清除 ROS 以防止 UV-B 损伤的作用,其中,花青素在清除 ROS 积累方面表现出较强的抗氧化活性^[10-11]。在子叶中,UVR8 与 MYB13 相互作用,上调花青素生物合成相关基因表达,从而提高植物对 UV-B 辐射抗性^[12]。因此,包括花青素在内的类黄酮积累是植物在高强度 UV-B 环境下的关键适应策略,有助于维持植物光合效率和正常生长发育。

植物激素是一类小分子化合物,可以提高植物的抗逆能力。褪黑素(melatonin, MT)可以刺激抗氧化酶活性以清除 ROS 积累,保护叶绿体结构

的完整性,且上调防御基因的表达,以增强植物对 UV-B 的耐受性^[13]。高强度 UV-B 处理下,生长素调节的基因被激活,促进子叶膨大^[12]。UV-B 辐射会引起内源茉莉酸(jasmonic acid, JA)和水杨酸(salicylic acid, SA)水平上升,调控防御基因表达,增强植物抗逆性^[14-15]。在苹果(*Malus domestica*)愈伤组织及叶片中,JAZ1-TRB1-MYB9 模块可以动态调控 JA 介导的花青素和原花青素积累^[16]。在茉莉酸甲酯(methyl jasmonate, MeJA)处理下,激活 *SmTAT1* 和 *SmDFR* 基因表达,导致丹参(*Salvia miltiorrhiza*)毛状根中花青素积累^[17]。此外,暴露于 UV-B 辐射下的葡萄(*Vitis vinifera*)叶片中乙烯含量升高,乙烯响应蛋白水平也相应增高^[18]。植物在响应 UV-B 胁迫时会诱导植物激素含量发生变化,外源激素处理则是提高植物抗逆性的一种常见措施。然而,已有研究主要集中在植物激素信号调控的 UV-B 光形态建成方面,并且主要集中在草本植物中,如 UVR8 以乙烯依赖的方式介导拟南芥中 UV-B 诱导的气孔关闭^[19],光敏色素互作因子 PIF3 整合光敏色素 B 和 UV-B 信号通路以调节黄瓜(*Cucumis sativus*)下胚轴中赤霉素(gibberellic acid, GA)和生长素(吲哚乙酸, indole-3-acetic acid, IAA)依赖性生长^[20],木本植物中的相关研究仍然不足。

杨树(*Populus*)因生长快、适应性强等优点,被广泛栽植。然而,长期暴露于高强度 UV-B 胁迫下,特别是在高海拔地区,对杨树生长速度、木材质量和抗逆性等产生不利影响^[21-22]。青杨(*Populus cathayana*)是我国特有的乡土树种,以青藏高原为分布核心区之一,为雌雄异株植物。目前,青

杨基因组数据已经公布。该树种在形态、生长发育及抗逆能力等方面均表现出明显的性别二态性。逆境下,雌性通常比雄性在生长和生理等方面遭受更强的负面影响,是开展木本植物性别间差异研究的理想材料^[23-25]。研究不同植物激素处理下杨树对UV-B胁迫的耐受性,可以为外源激素添加提高木本植物UV-B耐受性在生产实践中的应用提供理论依据,从而提高UV-B高辐射地区造林成活率和生态效益。基于此,本研究以雌雄异株的青杨扦插苗为试验材料,通过补充UV-B辐射及外源喷施IAA、乙烯前体(1-氨基环丙烷羧酸,1-aminocyclopropanecarboxylic acid, ACC)、MeJA、SA和MT溶液,探究UV-B辐射及不同激素喷施处理下植株的形态和生理变化,阐明植物激素作为外源添加剂对雌雄青杨适应UV-B胁迫的形态生理调控作用。

1 材料与方法

1.1 材料与试验处理

从青海省海南藏族自治州贵德县(35°85'N, 101°51'E)成年树上采集1~2年生雌、雄青杨扦插条(长10 cm,直径0.5 cm),经生根粉浸泡后移栽至装有混合土壤(V(营养土):V(蛭石)=3:1)的塑料花盆(高8 cm,直径11 cm)中,置于温度为25℃、相对湿度60%、光照强度为10 000 lx、光周期为12 h光照/12 h黑暗的温室中培养60 d后,用直尺(精度0.1 cm)和游标卡尺(精度0.01 mm)分别测定青杨的株高和基径。根据株高和基径分别挑选长势、大小一致的雌(平均株高16.4 cm,平均基径2.37 mm)、雄(平均株高20.9 cm,平均基径2.14 mm)青杨,进行激素处理,每个处理组雌、雄植株各20株。通过查阅文献及前期预试验,确定外源激素的处理浓度,其中IAA浓度为30 μmol·L⁻¹^[26-28]、ACC浓度为100 μmol·L⁻¹^[29-30]、MeJA浓度为250 μmol·L⁻¹^[31-33]、SA浓度为500 μmol·L⁻¹^[31,34-35]及MT浓度为100 μmol·L⁻¹^[36-38],激素(MeJA为液体,其余为粉末)溶解在0.04%乙醇溶液中(表1)。在补充UV-B辐射之前,将激素溶液喷洒在叶片上直至饱和(每株约20 mL)。对照组和UV-B处理组分别喷施含0.04%乙醇的蒸馏水。喷施激素溶液后,用保鲜袋包裹植物,避光过夜。在白炽灯上悬挂PHILIPS UV-B灯管(TL 20W/01,德国)进行UV-B辐射,每天照射12 h,强度约为2.0~2.5 W·m⁻²,

以模拟在青藏高原(海拔4 000 m)的自然UV-B水平。处理期间每日更换摆放位置,于处理24 h、7 d及14 d分别取样,用于后续测定。每个指标测定时,从20株中随机选取3株。其中,处理24 h的叶片材料用于实时定量PCR检测,处理7 d及14 d的茎和叶用于花青素含量测定,处理14 d的叶片用于光合色素、内源JA含量、气体交换参数、叶绿素荧光参数、ROS和抗氧化酶活性的测定。

表1 试验处理组设置
Table 1 Design of experimental treatment groups

处理组 Treatment group	试验处理 Experimental treatment
CK	喷施蒸馏水(含0.04%乙醇)
sUVB	进行UV-B辐射,喷施蒸馏水(含0.04%乙醇)
UVB+IAA	进行UV-B辐射,喷施30 μmol·L ⁻¹ IAA
UVB+ACC	进行UV-B辐射,喷施100 μmol·L ⁻¹ ACC
UVB+MeJA	进行UV-B辐射,喷施250 μmol·L ⁻¹ MeJA
UVB+SA	进行UV-B辐射,喷施500 μmol·L ⁻¹ SA
UVB+MT	进行UV-B辐射,喷施100 μmol·L ⁻¹ MT

1.2 色素含量及内源JA含量测定

花青素含量测定:取0.1 g鲜样磨成粉末,加入1 mL V(盐酸):V(甲醇)=1:99的溶液置于4℃萃取至样品完全变白,以盐酸-甲醇溶液为空白对照,用酶标仪(Multiskan GO 1510,新加坡)测定530、657 nm处吸光度^[23,39],根据以下公式计算。

$$A = (A_{530} - 0.25 \times A_{657})/m \quad (1)$$

式中:A为花青素质量比吸光度;0.25表示叶绿素在花青素特征吸收峰(530 nm)处造成的干扰程度,约为其自身特征吸收峰(657 nm)处吸光度的25%,以(A₅₃₀-0.25×A₆₅₇)记为校正吸光度;m为样品鲜质量。

叶绿素a(Chla)、叶绿素b(Chlb)及类胡萝卜素(Caro)含量测定:取0.1 g叶片鲜样,加入8 mL 80%丙酮,置于暗处萃取,直到叶片完全变白。以80%丙酮为对照,用酶标仪测定663、646、470 nm处吸光度^[40]。

JA含量使用江苏酶免实业有限公司的植物茉莉酸ELISA科研试剂盒(MM-088701)测定。

1.3 气体交换参数和叶绿素荧光参数测定

利用便携式光合-荧光测量系统(LI 6860,美国),测定从植株顶端向下数第3片完全展开叶的气体交换参数:净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)及

气孔导度(G_s)。测定时间为上午 09:00—11:30, 设置环境条件如下:叶室温度 25 °C, 相对湿度 60%, 光合有效辐射为 $750 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 摩尔分数为 $450 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 气体流速为 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。对于叶绿素荧光参数的测量, 被测植物需提前进行暗处理($\geq 30 \text{ min}$), 矩形闪光参数设置如下:饱和脉冲光强度为 $8\,000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 输出速率 100 Hz。测定 PS II 的实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、非光化学淬灭系数(N_{PQ})和电子传递速率(R_{ET}), 根据以下公式计算。

$$\Phi_{\text{PSII}} = (F'_m - F_s)/F'_m \tag{2}$$

$$N_{\text{PQ}} = (F_m - F'_m)/F'_m \tag{3}$$

$$R_{\text{ET}} = \Phi_{\text{PSII}} \times P_{\text{AR}} \times 0.50 \times 0.84 \tag{4}$$

式中: F'_m 为光下最大相对荧光强度; F_s 为光下稳态相对荧光强度; F_m 为暗适应后最大相对荧光强度; P_{AR} 为光合有效辐射;0.5是假设光能在 PS II 和 PS I 之间均等分配系数;0.84 为吸光系数的经验值。

1.4 ROS 水平和抗氧化酶活性测定

采用北京索莱宝试剂盒测定过氧化氢(H_2O_2 , BC3595)和超氧阴离子($\text{O}_2^{\cdot-}$, BC1295)含量。在测定抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性前, 先配制提取缓冲液:将 305.0 mL 0.2 mol·L⁻¹ Na_2HPO_4 、195.0 mL 0.2 mol·L⁻¹ NaH_2PO_4 、0.208 g EDTA 和 10 g PVP, pH=7.0, 定容到 500 mL。取 75.0 mg 鲜叶研磨, 加入 1.5 mL 预冷的提取缓冲液, 4 °C, 4 000 r·min⁻¹ 离心 15 min, 取 5.0 μL 酶液, 分别加入 187.5 μL 相应的反应液, 分别在 290、470、240 nm 处连续测定 5 min, 记录 APX、POD 及 CAT 的吸光度。

在测定超氧化物歧化酶(SOD)和谷胱甘肽还原酶(GR)前, 先配制提取缓冲液:将 458.0 mL 0.2 mol·L⁻¹ Na_2HPO_4 、42.0 mL 0.2 mol·L⁻¹ NaH_2PO_4 、0.208 g EDTA 和 10 g PVP, pH=7.8, 定容到 500 mL。取 75.0 mg 鲜叶研磨, 加入 1.5 mL 预冷的提取缓冲液, 4 °C, 15 000 r·min⁻¹ 离心 20 min, 取上清液测定。测定 SOD 活性, 依次加入 750.0 μL 缓冲液、150.0 μL 50.0 mmol·L⁻¹ 甲硫氨酸、300.0 μL 750.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ NBT、150.0 μL 0.1 mmol·L⁻¹ EDTA、150.0 μL 20.0 mmol·L⁻¹ 核黄素、50.0 μL 酶液、250.0 μL 蒸馏水, 置于均匀光照下反应 30 min, 以遮光空白对照管调零, 在 560 nm 处测定吸光度。测定 GR 活性, 取 10.0 μL 酶液, 加入 200.0 μL 反应液, 继而加入 20.0 μL 1.5 mmol·L⁻¹ NADPH, 于 340 nm

处测定 GR 的吸光度, 其中 APX、POD、CAT 及 GR 以每分钟每克鲜样变化 0.01 吸光度为一个酶活单位, SOD 以每克鲜样抑制 NBT 光化还原的 50% 为一个酶活单位。

1.5 实时定量 PCR

使用百菲特植物 RNA 提取试剂盒, 从鲜叶中提取 RNA, 使用上海翌圣公司反转录试剂盒 Hi-fair® III 1st Strand cDNA Synthesis SuperMix for qPCR(gDNA digester plus)反转录 RNA。所选基因的编码序列根据 Phytozome 13 (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>)中的 *Populus trichocarpa* 4.1 得到, 然后选择 18S rRNA 作为内参基因。使用软件 Primer Premier 6 设计 RT-qPCR 引物(表 2), 使用上海翌圣公司 Hieff UNICON Universal Blue qPCR SYBR Green Master Mix 试剂盒, 通过梯度实时荧光定量 PCR 仪(CFX96 Touch, 美国)进行 RT-qPCR, 用相对内参基因的表达量变化(ΔC_q)进行计算。

$$\text{相对表达量} = 2^{(-\Delta C_q)} \times 10^6 \tag{5}$$

表 2 引物序列
Table 2 Sequences of primers

引物 Primer	序列(5'→3') Sequence(5'→3')
18S-F	CCGTCCTAGTCTCAACCATA
18S-R	CTCTCAGTCTGTCAATCCTTAC
<i>PtrJAZ1</i> -F	TCGTCACCTTCCAAGTCCAA
<i>PtrJAZ1</i> -R	CAGCAGAACCAGAGGCAATC
<i>PtrJAZ2</i> -F	TTCTGTTGCTGCTCTTGATTCC
<i>PtrJAZ2</i> -R	TGATACGGTGCTCTTGCTGTA
<i>PtrJAZ3</i> -F	GCCTTGAGACACCTAGTTCAC
<i>PtrJAZ3</i> -R	AGCCTTGTTAATAGCGTCATCA
<i>PtrJAZ4</i> -F	TTCTCTGTGCCATCTACTCCTA
<i>PtrJAZ4</i> -R	AATGTCTCCGCCTTGCTCTC
<i>PtrJAZ5</i> -F	CGGCTGACAAGGCTAAGGA
<i>PtrJAZ5</i> -R	ACGGAATTGAAATGGTGGACTC
<i>PtrJAZ6</i> -F	AAGGAGCAAGAGGTTACCAATG
<i>PtrJAZ6</i> -R	ACGACAACACTTCCACCATAG
<i>PtrJAZ7</i> -F	AGGCTCAGGCAATCATGTTCT
<i>PtrJAZ7</i> -R	AGGTTGGTTACAGGACTAAGA
<i>PtrJAZ8</i> -F	AGTCGTCACCTTCCAAGTCC
<i>PtrJAZ8</i> -R	GAACCAGAGGCAATCACGGA
<i>PtrJAZ9</i> -F	CCACCACCACCGTTACCAA
<i>PtrJAZ9</i> -R	GCTTCGCAATCTATCCTCCATT
<i>PtrJAZ10</i> -F	CGGTGGGTCTTCTGGAACG
<i>PtrJAZ10</i> -R	CGCTGACAGGTGGTCTACGAAT
<i>PtrJAZ11</i> -F	ACGCTGGTTCAGTGAGTGTT
<i>PtrJAZ11</i> -R	GCTTGTGCCTGTGCTTGAG
<i>PtrJAZ12</i> -F	AAGAAGCGACGGGACAGGTT
<i>PtrJAZ12</i> -R	TGGTGGAGGTGCGGCACTAAT

1.6 统计分析和数据可视化

采用 SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)、*t* 检验 (*t*-test) 和主效应分析 (main effect analysis), 通过 Tukey's HSD 检验进行组间多重比较 ($P<0.05$), 使用 GraphPad Prism 10.4.1 及 Adobe Illustrator 2024 软件进行可视化, 数据以均值±标准差表示, 3 个生物学重复。使用处理 14 d 后测得的数据进行主成分分析 (PCA), 包括器官中花青素含量、光合色素含量、气体交换参数、叶绿素荧光参数、ROS 含量和抗氧化酶活性数据。采用 R4.4.2 进行 PCA 分析, 利用 dplyr 包剔除非数值型分组列 (group), 然后利用 prcomp 函数执行主成分分析, 对数值型数据进行中心化 (center=TRUE) 和标准化 (scale.=TRUE) 处理, 利用 factoextra 包与 ggplot2 包联合绘制 PCA 图进行可视化。

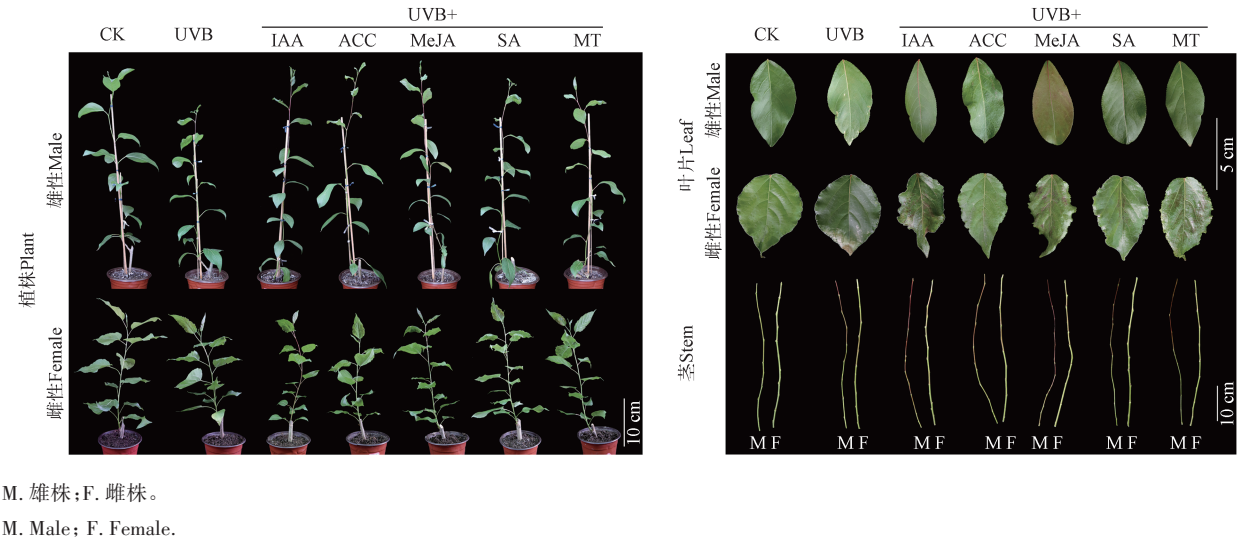


图1 UV-B胁迫及激素处理14 d后的雌雄青杨表型

Fig.1 Phenotypic changes of male and female *P. cathayana* seedlings after 14 days of UV-B and hormone treatments

2.2 UV-B胁迫及外源激素添加对青杨花青素含量的影响

单纯 UV-B 处理 7 d 时, 雌株叶片花青素含量显著升高, 而雄株含量下降, 且雄株叶片花青素含量低于雌株, 而到第 14 天时其含量是第 7 天的 3.9 倍, 显著高于雌株 ($P<0.01$)。在 2 个时间点, 雄株茎中花青素含量均显著高于雌株 ($P<0.001$), 且雄株 14 d 花青素积累量为 7 d 积累量的 2.1 倍 (图 2)。

处理 7 d 时, IAA、ACC、MeJA 和 SA 添加较单纯 UV-B 处理显著提高了雌、雄株叶片花青素含量 ($P<0.05$), 而 MT 添加处理仅对雄株叶片花青素积累有促进作用。只有外源 IAA 添加处理显著提高了雌株茎花青素含量 ($P<0.05$), 而 MeJA 和 SA 添

2 结果与分析

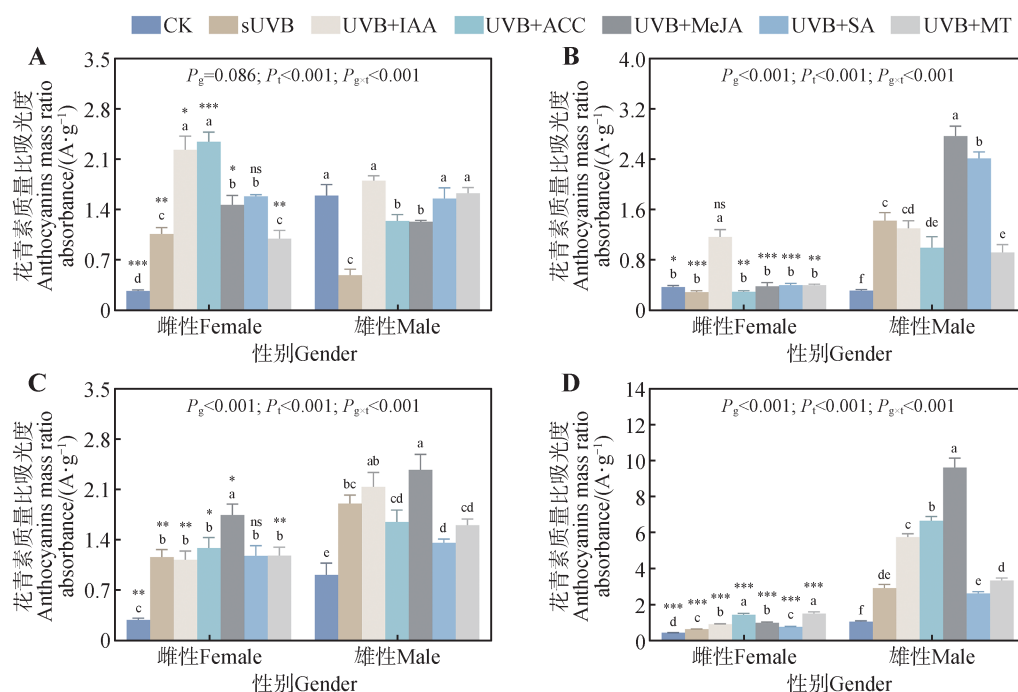
2.1 UV-B胁迫及外源激素添加对青杨表型的影响

如图 1 所示, 经单纯 UV-B 处理 14 d 的青杨雌株叶片出现大量明显枯斑, 而雄株叶片只有少量枯斑, 外源激素添加处理组未出现明显的叶片损伤。这表明 UV-B 辐射会导致叶片损伤, 且雌株对 UV-B 胁迫更加敏感, 而外源激素添加增强了青杨对 UV-B 胁迫的耐受性。特别是在雌株中, IAA 和 MeJA 添加处理下, 叶片明显变红。而在雄株中, 只有在 MeJA 添加处理下叶片明显变红, 其他激素处理主要引起叶脉变红。此外, UV-B 胁迫导致雄株茎显著变红, 且添加外源激素后红色加深, 但在雌株中无显著变化。

加处理使雄株茎花青素含量分别比单纯 UV-B 处理组增加 94.6% 和 69.6% (图 2A、2B)。处理 14 d 时, 仅有 MeJA 添加处理促进雌、雄株叶片花青素的积累。除 SA 和 MT 添加处理外, 其他激素添加均显著促进雌、雄株茎花青素的积累 ($P<0.05$), 且 IAA、ACC 与 MeJA 添加处理使雄株茎花青素含量比单纯 UV-B 处理分别增加 97.0%、128.1% 和 228.7% (图 2C、2D)。

2.3 UV-B胁迫及外源激素添加处理对青杨光合作用的影响

单纯 UV-B 处理 14 d, 雌株叶片 P_n 、 T_r 、 Φ_{PSII} 和 R_{ET} 分别显著降低 61.9%、59.5%、39.8% 和 44.3%, 雄株叶片的值分别降低 37.1%、45.8%、26.7% 和



A和B分别表示处理7 d后各处理组中青杨叶和茎中花青素质量比吸光度;C和D分别表示处理14 d后各处理组中青杨叶和茎中花青素质量比吸光度。 g 、性别效应; t 、外源激素处理效应; $g \times t$ 、性别与外源激素处理的交互效应。不同小写字母表示同一性别中各处理组间存在显著差异($P < 0.05$)。***、**和*分别表示同一处理组中不同性别在 $P < 0.001$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 水平下的显著性差异;ns表示无显著性差异。下同。

A and B represented the anthocyanin mass ratio absorbance in leaves and stems of *P. cathayana* seedlings in each treatment group after 7 days of treatment, respectively. C and D represented the anthocyanin mass ratio absorbance in leaves and stems of *P. cathayana* in each treatment group after 14 days of treatment, respectively. g , Gender effect. t , Exogenous hormone treatment effect. $g \times t$, Interaction effect between gender and exogenous hormone treatment. Different lowercase letters indicated significant differences among the various treatment groups within the same gender at $P < 0.05$. ***, **, * indicated the significant differences between different genders within the same treatment group at $P < 0.001$, $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively; ns indicated no significant difference. The same as below.

图2 处理7、14 d时各组雌雄青杨器官花青素水平

Fig.2 Anthocyanin levels of male and female *P. cathayana* organs after 7- and 14-day treatments

23.6%,而雌、雄株叶片 N_{PQ} 分别是对照的1.3倍和3.6倍($P < 0.05$)。MeJA添加处理下,雌、雄株 P_n 、 Φ_{PSII} 与 R_{ET} 显著提高($P < 0.05$),且在雄株中施用效果强于其他激素。这表明,外源MeJA添加处理能有效减轻UV-B诱导的光合损伤。其他激素添加处理下,雌株叶片 P_n 、 T_r 与 Φ_{PSII} 升高,而对雄株缓解效果不明显。此外,外源激素添加处理下,雌株叶片 N_{PQ} 进一步上升,而ACC和MeJA添加处理下雄株叶片 N_{PQ} 下降(图3A~3F)。

此外,单纯UV-B处理14 d,雄株叶片Chla、Chlb和Caro含量显著上升,分别为对照组的1.3、1.2、1.3倍($P < 0.05$),对雌株影响不显著。MeJA和SA添加处理下,雌株叶片色素含量显著下降($P < 0.05$)。IAA、ACC和MeJA添加处理下雄株叶片Chla和Caro含量显著下降($P < 0.05$),而IAA和MT添加处理下雌株叶片Chla、Chlb和Caro含量进一步上升(图3G~3I)。

2.4 UV-B胁迫及外源激素添加对青杨抗氧化系统的影响

单纯UV-B处理下,雌、雄株叶片 H_2O_2 含量显著升高($P < 0.05$),并且雌株中 $O_2^{\cdot-}$ 积累量显著高于雄株($P < 0.01$)。SA添加处理显著降低雌株叶片 H_2O_2 含量,而MeJA和SA添加处理显著降低雄株叶片 H_2O_2 含量($P < 0.05$)。IAA、ACC、SA和MT添加处理显著降低雌株叶片 $O_2^{\cdot-}$ 含量(图4, $P < 0.05$)。

UV-B胁迫导致雄株叶片POD、CAT、APX和GR活性激增,雌株POD和GR活性显著升高($P < 0.05$),而雌、雄株叶片SOD活性均无显著变化。MT添加处理进一步激活雌株POD和CAT活性,以及雄株的POD活性。SA添加处理对雄株CAT活性有显著增强作用,但对雌株有显著抑制作用(图5, $P < 0.05$)。综上,UV-B胁迫导致叶片 H_2O_2 含量激增,而青杨通过增强抗氧化酶活性来抵抗UV-B胁迫引起的氧化损伤,且雄株抗氧化能力强于雌株。

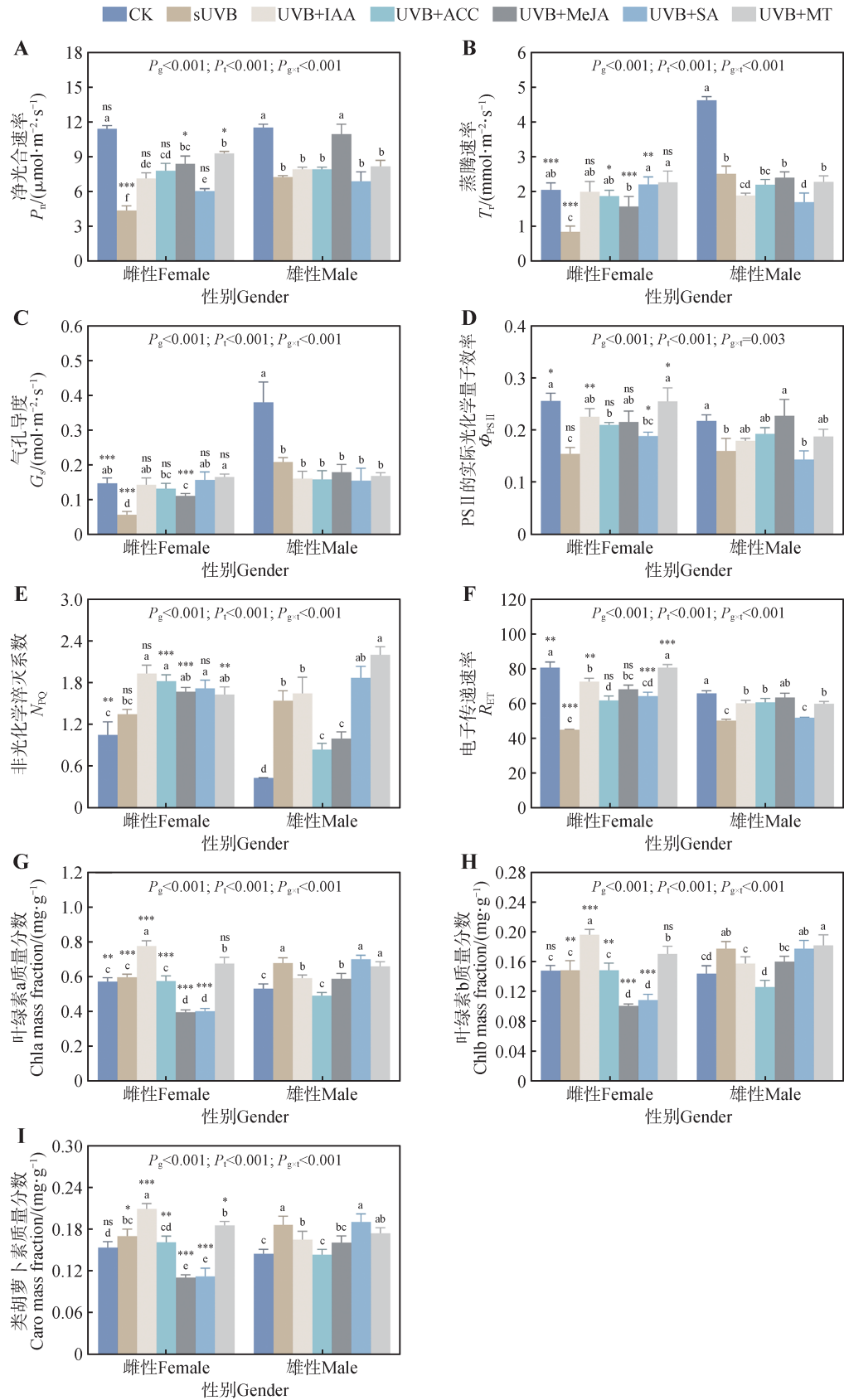


图3 处理14 d后各组青杨叶片气体交换参数、叶绿素荧光参数和光合色素质量分数

Fig.3 Gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic pigment mass fractions in *P. cathayana* leaves in each group after 14-day treatment

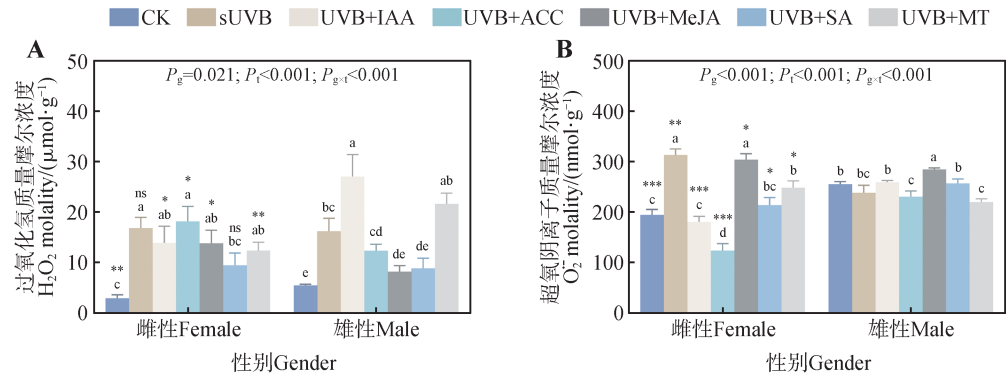


图4 处理14 d后各组青杨叶片过氧化氢及超氧阴离子质量摩尔浓度

Fig.4 Molality of H_2O_2 and O_2^- of *P. cathayana* leaves in each group after 14-day treatment

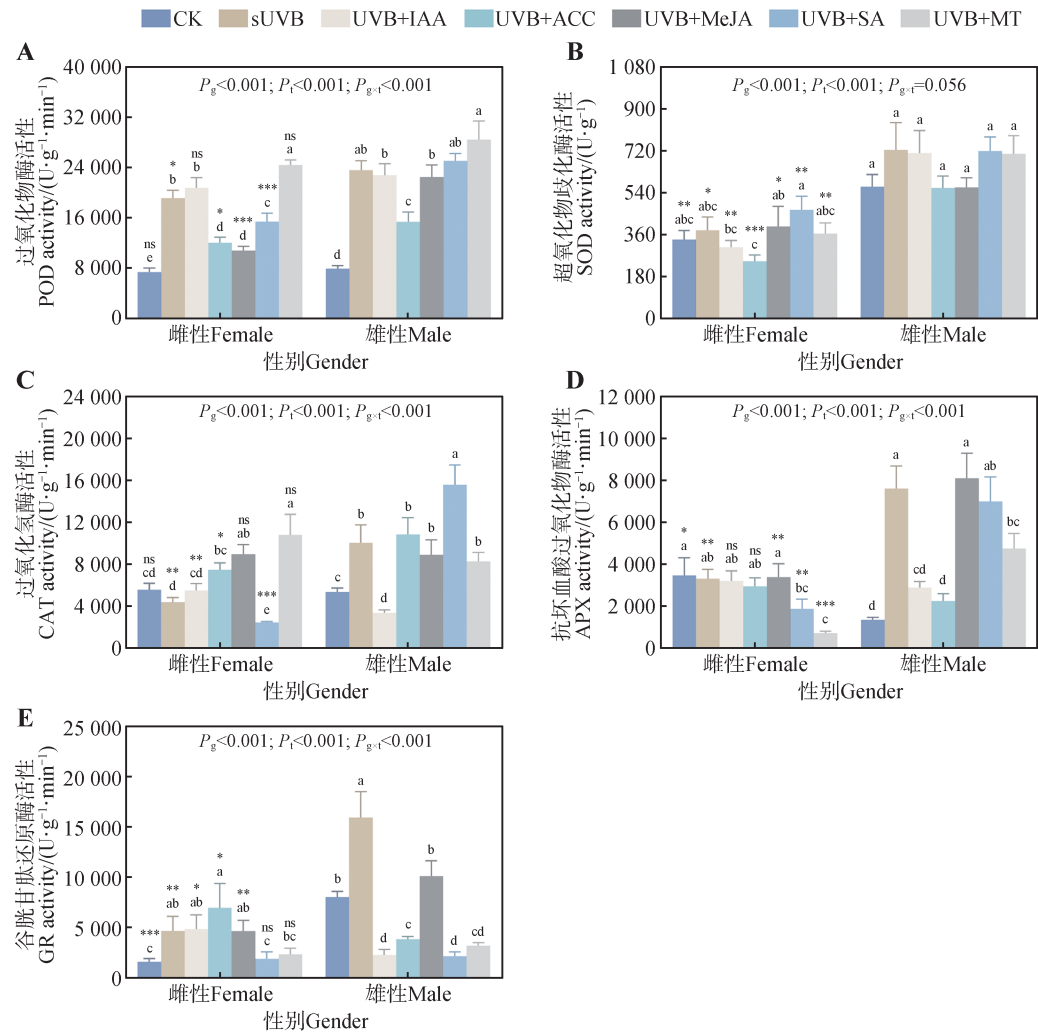


图5 处理14 d后各组青杨叶片抗氧化酶活性

Fig.5 Antioxidant enzyme activity of *P. cathayana* leaves in each group after 14-day treatment

2.5 PCA分析

在雌株中,主成分1(PC1)和主成分2(PC2)分别解释各处理组间差异的36.3%和22.7%。在雄株中,PC1和PC2分别解释各处理组间差异的38.0%和22.4%。雌、雄株中,各处理组完全分开,但雄株中,SA和MT添加处理组与单纯UV-B处理组更靠近,ACC和MeJA处理组与单纯UV-B处理组相隔最远。雌株中ACC与MeJA添加处理组远离单纯UV-B处理组。雄株中茎及叶花青素含量、 Φ_{PSII} 和 P_n 等是MeJA添加处理组的主要贡献因子(图6)。

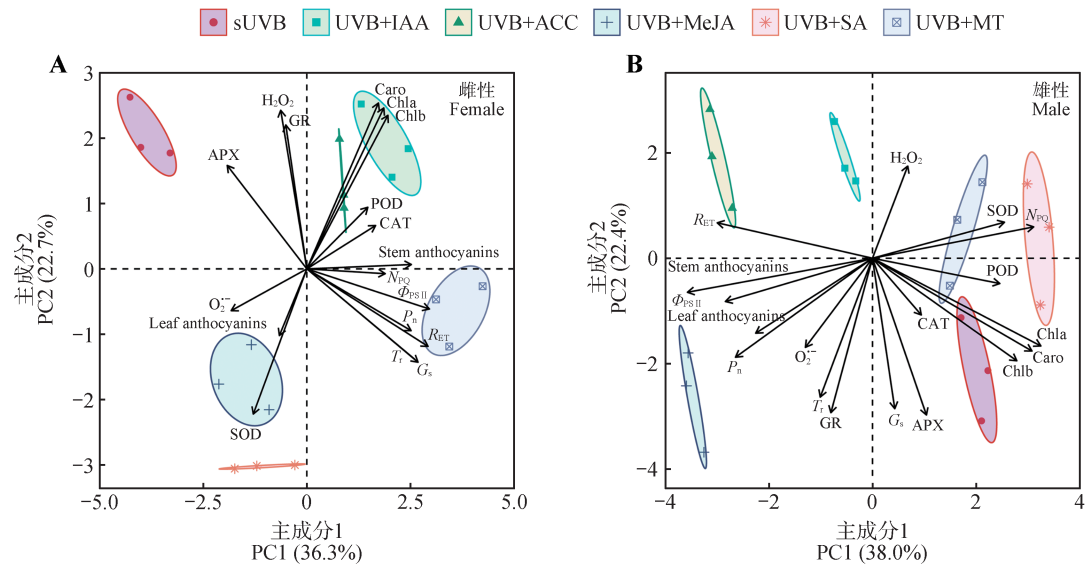


图6 处理14 d后各组青杨器官生理参数主成分分析

Fig.6 Principal component analysis of physiological parameters of *P. cathayana* organs in each group after 14-day treatment

2.6 UV-B辐射对青杨内源茉莉酸含量的影响

本研究中,外源 MeJA 添加处理有效地缓解 UV-B 胁迫对青杨表型、生理损伤。为了分析 UV-B 胁迫对青杨内源 JA 含量的影响,测定了处理 14 d 的青杨叶片 JA 水平。结果表明,UV-B 处理显著增加雄株叶片内源 JA 含量(为对照组的 1.6 倍),而雌株的内源 JA 水平下降 22.7%(图 7)。

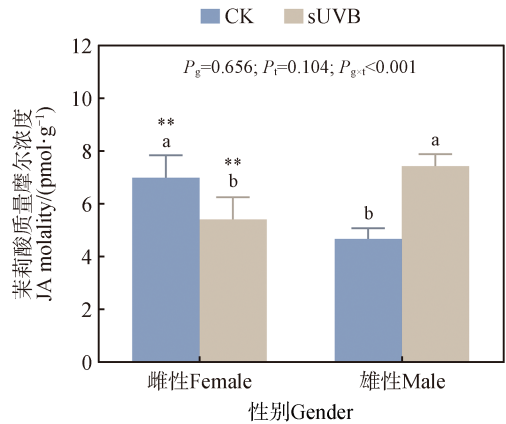


图7 处理14 d后雌、雄青杨叶片内源茉莉酸质量摩尔浓度
Fig.7 Molality of endogenous jasmonic acid in leaves of female and male *P. cathayana* seedlings after 14-day treatment

2.7 不同处理下青杨叶片 *PtrJAZs* 基因相对表达量变化

对杨树 JAZ 蛋白家族的 12 个基因进行 RT-qPCR 分析,发现相比于单纯 UV-B 胁迫下,添加外源

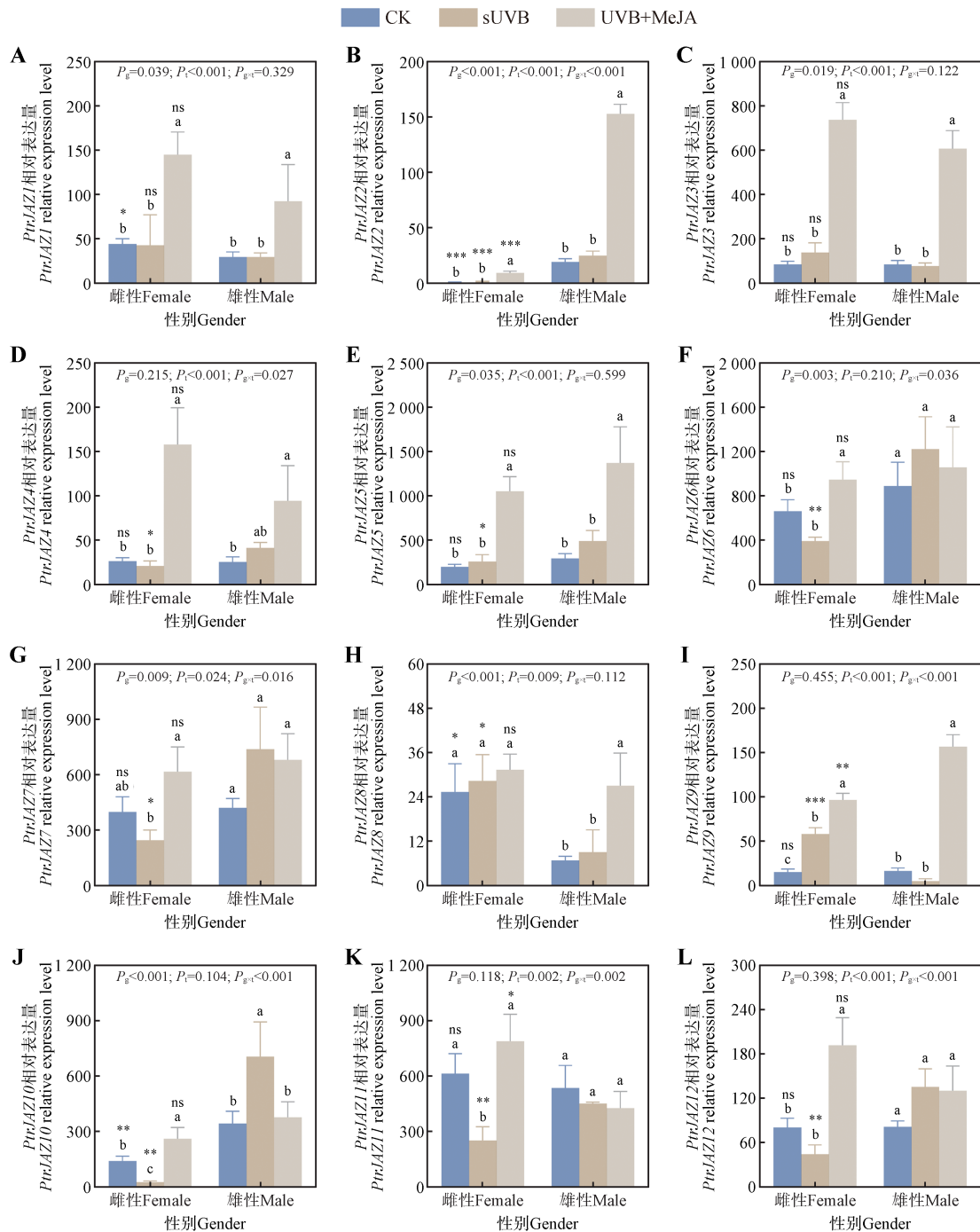
MeJA 能够显著诱导雌株叶片 *PtrJAZ1/2/3/4/5/6/9/10/12* 基因上调表达($P<0.05$),雄株叶片 *PtrJAZ1/2/3/5/8/9* 基因上调表达($P<0.05$)。其中 *PtrJAZ1/2/3/5/9* 基因在雌、雄株叶片同时被诱导表达(图 8)。

3 讨论

3.1 青杨雄株比雌株具有更强的 UV-B 耐受性

本研究探讨了雌、雄青杨对 UV-B 胁迫的性别差异响应。结果表明,雄株对 UV-B 胁迫有更高的耐受性。在 UV-B 胁迫下,雌、雄青杨 H_2O_2 含量显著上升,且仅有雌株 O_2^- 含量显著上升,内源 JA 含量下降,而雄株内源 JA 含量显著升高,且雄株花青素含量显著高于雌株,能够通过提高花青素的积累来应对 ROS 伤害^[11]。此外,雌、雄青杨 P_n 、 T_r 、 Φ_{PSII} 和 R_{st} 显著下降,且雌株下降更明显,结合雄株叶绿素含量升高而雌株维持在原有水平的结果,雄株通过提高叶绿素含量增强光捕获能力,优化 PS II 功能来提高电子传递效率,并提高类胡萝卜素含量以增强光保护能力^[41],从而减轻 UV-B 胁迫带来的损伤。

这种性别间的差异可能源于它们的资源分配策略:自然界中,雌株优先考虑生殖投资(如种子和果实发育),而雄株则将更多资源分配给营养生长和防御系统,以增强植株抗逆性。由于扦插苗可能保留母树的一些特性,这种差异性资源分配策略,也可能延续到扦插苗中。因此,在进化过程

图8 处理24 h后青杨叶片 *PtrJAZs* 基因相对表达量Fig.8 Relative expression levels of *PtrJAZs* in *P. cathayana* leaves after 24 h treatment

中,雌雄异株青杨的性别比例和空间分布可能偏向雄性,从而在高海拔种群中,雄株占主导地位^[23,42]。

3.2 外源激素添加缓解UV-B对青杨表型、生理造成的损伤

植物通过调控各类激素的合成、运输和信号传导,平衡植物生长和UV-B胁迫适应,从而调控UV-B耐受性。UV-B胁迫下,外源激素添加处理提高了青杨叶片 P_n 、 Φ_{PSII} 及 R_{ET} , 并且 N_{PQ} 进一步上

升,使其能够通过热能形式耗散光反应系统过激发能,避免光合机构受到损伤^[43]。MeJA添加处理显著提高雄株叶片花青素含量,而花青素介导的光衰减能够降低植物对叶黄素循环色素辅助的非光化学热耗散机制的需求^[44],最终导致雄株 N_{PQ} 显著下降。此外,与处理7 d相比,外源 IAA、ACC 和 MeJA 添加处理14 d后,青杨雄株茎花青素含量明显上升而叶中含量变化不显著。这可能因为叶

片作为主要的光合器官,需维持“防御-光合”平衡,将代谢资源用于修复受损的光合机构,而非持续大量合成花青素。这种策略使叶片花青素合成进入稳态,避免次生代谢过度消耗能量影响植株基础生存^[45-46],而茎部因表皮层较薄,需通过持续合成花青素形成“防晒屏障”强化茎部防御以保障养分运输效率并且抵御胁迫^[45,47]。再者,IAA和MT添加处理能显著提高雌株叶片光合色素含量以增强光能捕获能力,并通过增加类胡萝卜素含量来增强光保护能力^[41]。在雌株中还发现,IAA、ACC及MT添加处理对H₂O₂的清除作用甚微,却显著降低了O₂⁻的大量积累,但SOD活性并未受到激素添加处理的显著影响。这是因为O₂⁻能够通过酶促和非酶促反应系统2种途径被清除^[48],非酶促系统中,一些小分子抗氧化物质如谷胱甘肽(glutathione, GSH)等能直接参与清除O₂⁻^[49]。外源SA及MeJA添加处理使雄株叶片H₂O₂含量显著下降,SA添加处理能够通过增强CAT酶活性来降低雄株的H₂O₂含量^[50],而MeJA添加处理通过提高花青素含量来清除H₂O₂^[10-11]。这说明外源激素添加处理可以缓解UV-B胁迫造成的光合机构氧化损伤。

3.3 MeJA添加处理通过JA信号通路提高青杨对UV-B耐受性

多种植物激素均被证实参与调控青杨对UV-B胁迫的适应过程,其中JA是一种重要的防御相关激素。综合分析各项生理指标结果表明,与单纯UV-B处理相比,MeJA添加处理能有效促进雄株叶片、茎和雌株叶片花青素积累,从而抑制叶片ROS积累,减少氧化损伤,一定程度上恢复光化学效率和碳同化能力。

JA是一种可以促进花青素生物合成的植物激素。茄子(*Solanum melongena*)中,在JA缺失条件下,SmJAZ5/10蛋白通过干扰SmMYB5-SmTT8复合体稳定性并抑制其转录活性来抑制花青素合成;在JA存在条件下,SmJAZ5/10蛋白被降解,释放SmMYB5和SmTT8,它们协同激活*SmF3H*和*SmANS*基因表达,促进果皮中花青素积累^[51]。JAZ基因的转录水平变化是细胞感知并启动JA信号响应的标志。JAZ基因本身也是JA信号的响应基因,其转录被快速且强烈地诱导,能够形成一个调节回路^[52-53]。对杨树JAZ蛋白家族基因进行RT-qPCR分析,发现UV-B胁迫下,外源MeJA添加处理显著诱导雌、雄青杨叶片*PtrJAZ1/2/3/5/9*基因表

达,而JAZ基因表达上调可能与JA信号通路的负反馈调节机制有关。当JA信号被激活后,细胞会迅速启动JAZ基因的转录,合成新的JAZ蛋白。这些新合成的JAZ蛋白会重新抑制通路下游响应基因转录,防止防御反应及代谢过度激活而对细胞造成伤害,维持信号通路的稳态平衡^[53-54]。这表明*PtrJAZ*基因在JA信号通路中具有重要的调控作用。

4 结论

本研究揭示了青杨雌、雄株对UV-B胁迫的性别差异化响应及外源激素添加处理缓解UV-B胁迫的生理机制。雄株通过促进花青素积累以及增强光合色素含量与光保护能力,表现出更强的耐受性,而雌株防御响应不足,导致氧化损伤加剧。外源激素添加处理显著缓解UV-B胁迫对青杨表型和生理伤害,IAA、ACC、SA和MT处理在不同程度上改善UV-B胁迫下青杨叶片光合性能,调控ROS稳态。尤其是外源MeJA添加处理,能有效诱导雌、雄植株花青素合成,抑制ROS过度积累,恢复光系统功能,显著提升抗逆能力。此外,*PtrJAZ1/2/3/5/9*基因在MeJA和UV-B处理下显著上调,表明其可能作为JA信号通路中的关键调控因子介导花青素合成与胁迫响应。本研究为植物抗逆栽植与激素调控提供了实践启示。

参 考 文 献

- [1] Kami C, Lorrain S, Hornitschek P, *et al.* Light-regulated plant growth and development [M]//Timmermans M C P. Current topics in developmental biology: plant development. San Diego: Academic Press, 2010: 29-66.
- [2] Hideg É, Jansen M A K, Strid Å. UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? [J]. Trends in Plant Science, 2013, 18(2): 107-115.
- [3] Kataria S, Jajoo A, Guruprasad K N. Impact of increasing ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic processes [J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2014, 137: 55-66.
- [4] Dai Y J, Li M H, Li H H, *et al.* Phytohormone-regulated UV-B photomorphogenesis and acclimation [J]. Environmental and Experimental Botany, 2024, 224: 105830.
- [5] Rizzini L, Favory J J, Cloix C, *et al.* Perception of UV-B by the *Arabidopsis* UVR8 protein [J]. Science, 2011, 332(6025): 103-106.
- [6] Jenkins G I. The UV-B photoreceptor UVR8: from structure to physiology [J]. The Plant Cell, 2014, 26(1): 21-37.

- [7] Gruber H, Heijde M, Heller W, *et al.* Negative feedback regulation of UV-B-induced photomorphogenesis and stress acclimation in *Arabidopsis* [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(46):20132-20137.
- [8] Podolec R, Lau K, Wagnon T B, *et al.* A constitutively monomeric UVR8 photoreceptor confers enhanced UV-B photomorphogenesis [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(6):e2017284118.
- [9] Bieza K, Lois R. An *Arabidopsis* mutant tolerant to lethal ultraviolet-B levels shows constitutively elevated accumulation of flavonoids and other phenolics [J]. Plant Physiology, 2001, 126(3):1105-1115.
- [10] Pietta P G. Flavonoids as antioxidants [J]. Journal of Natural Products, 2000, 63(7):1035-1042.
- [11] Ferreyra M L F, Serra P, Casati P. Recent advances on the roles of flavonoids as plant protective molecules after UV and high light exposure [J]. Physiologia Plantarum, 2021, 173(3):736-749.
- [12] Qian C Z, Chen Z R, Liu Q, *et al.* Coordinated transcriptional regulation by the UV-B photoreceptor and multiple transcription factors for plant UV-B responses [J]. Molecular Plant, 2020, 13(5):777-792.
- [13] Haskirli H, Yilmaz O, Ozgur R, *et al.* Melatonin mitigates UV-B stress *via* regulating oxidative stress response, cellular redox and alternative electron sinks in *Arabidopsis thaliana* [J]. Phytochemistry, 2021, 182:112592.
- [14] Li C, Du J C, Xu H N, *et al.* UVR8-TCP4-LOX2 module regulates UV-B tolerance in *Arabidopsis* [J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2024, 66(5):897-908.
- [15] Bandurska H, Cieślak M. The interactive effect of water deficit and UV-B radiation on salicylic acid accumulation in barley roots and leaves [J]. Environmental and Experimental Botany, 2013, 94:9-18.
- [16] An J P, Xu R R, Liu X, *et al.* Jasmonate induces biosynthesis of anthocyanin and proanthocyanidin in apple by mediating the JAZ1-TRB1-MYB9 complex [J]. The Plant Journal, 2021, 106(5):1414-1430.
- [17] Liu S C, Wang Y, Shi M, *et al.* SmbHLH60 and SmMYC2 antagonistically regulate phenolic acids and anthocyanins biosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* [J]. Journal of Advanced Research, 2022, 42:205-219.
- [18] Pontin M A, Piccoli P N, Francisco R, *et al.* Transcriptome changes in grapevine (*Vitis vinifera* L.) cv. Malbec leaves induced by ultraviolet-B radiation [J]. BMC Plant Biology, 2010, 10(1):224.
- [19] Ge X M, Hu X, Zhang J, *et al.* RESISTANCE LOCUS-SUV8 mediates ultraviolet-B-induced stomatal closure in an ethylene-dependent manner [J]. Plant Science, 2020, 301:110679.
- [20] Zhao J Y, Bo K L, Pan Y P, *et al.* Phytochrome-interacting factor PIF3 integrates phytochrome B and UV-B signaling pathways to regulate gibberellin- and auxin-dependent growth in cucumber hypocotyls [J]. Journal of Experimental Botany, 2023, 74(15):4520-4539.
- [21] Tuskan G A, DiFazio S, Jansson S, *et al.* The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray) [J]. Science, 2006, 313(5793):1596-1604.
- [22] Brunner A M, Busov V B, Strauss S H. Poplar genome sequence: functional genomics in an ecologically dominant plant species [J]. Trends in Plant Science, 2004, 9(1):49-56.
- [23] Xu X, Zhao H X, Zhang X L, *et al.* Different growth sensitivity to enhanced UV-B radiation between male and female *Populus cathayana* [J]. Tree Physiology, 2010, 30(12):1489-1498.
- [24] Liu M, Korpelainen H, Li C Y. Sexual differences and sex ratios of dioecious plants under stressful environments [J]. Journal of Plant Ecology, 2021, 14(5):920-933.
- [25] Xiang X D, Zhou X L, Zi H L, *et al.* *Populus cathayana* genome and population resequencing provide insights into its evolution and adaptation [J]. Horticulture Research, 2024, 11(1):uhad255.
- [26] Jin X, Zimmermann J, Polle A, *et al.* Auxin is a long-range signal that acts independently of ethylene signaling on leaf abscission in *Populus* [J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6:634.
- [27] Wang Y C, Wang N, Xu H F, *et al.* Auxin regulates anthocyanin biosynthesis through the Aux/IAA-ARF signaling pathway in apple [J]. Horticulture Research, 2018, 5:59.
- [28] Xu C Z, Shen Y, He F, *et al.* Auxin-mediated Aux/IAA-ARF-HB signaling cascade regulates secondary xylem development in *Populus* [J]. New Phytologist, 2019, 222(2):752-767.
- [29] Liu H J, Zhang H, Yang F, *et al.* Ethylene activates poplar defense against *Dothiorella gregaria* Sacc by regulating reactive oxygen species accumulation [J]. Physiologia Plantarum, 2022, 174(3):e13726.
- [30] Felten J, Vahala J, Love J, *et al.* Ethylene signaling induces gelatinous layers with typical features of tension wood in hybrid aspen [J]. New Phytologist, 2018, 218(3):999-1014.
- [31] Ullah C, Schmidt A, Reichelt M, *et al.* Lack of antago-

- nism between salicylic acid and jasmonate signalling pathways in poplar[J]. *New Phytologist*, 2022, 235(2): 701-717.
- [32] Kong L F, Song Q, Wei H B, *et al.* The AP2/ERF transcription factor PtoERF15 confers drought tolerance via JA-mediated signaling in *Populus* [J]. *New Phytologist*, 2023, 240(5): 1848-1867.
- [33] Wu J, Liang X Y, Lin M, *et al.* Comprehensive analysis of MAPK gene family in *Populus trichocarpa* and physiological characterization of PtMAPK3-1 in response to MeJA induction[J]. *Physiologia Plantarum*, 2023, 175(1): e13869.
- [34] Zafar Z, Rasheed F, Atif R M, *et al.* Foliar application of salicylic acid improves water stress tolerance in *Conocarpus erectus* L. and *Populus deltoides* L. saplings: evidence from morphological, physiological, and biochemical changes[J]. *Plants*, 2021, 10(6): 1242.
- [35] Yu P Z, Tang X, Chen B L, *et al.* The melatonin synthase-encoding gene *ASMT* mediates poplar resistance to drought stress and fungi *Dothiorella gregaria* [J]. *Gene*, 2025, 937: 149154.
- [36] Xu H P, Zhang S Y, Liang C L, *et al.* Melatonin enhances resistance to *Botryosphaeria dothidea* in pear by promoting jasmonic acid and phlorizin biosynthesis [J]. *BMC Plant Biology*, 2024, 24(1): 470.
- [37] Sun H L, Cao X Y, Wang X Y, *et al.* RBOH-dependent hydrogen peroxide signaling mediates melatonin-induced anthocyanin biosynthesis in red pear fruit [J]. *Plant Science*, 2021, 313: 111093.
- [38] Ding F, Wang G, Zhang S X. Exogenous melatonin mitigates methyl viologen-triggered oxidative stress in poplar leaf[J]. *Molecules*, 2018, 23(11): 2852.
- [39] Rabino I, Mancinelli A L. Light, temperature, and anthocyanin production [J]. *Plant Physiology*, 1986, 81(3): 922-924.
- [40] Lichtenthaler H K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes [M]//Packer L, Douce R. *Methods in enzymology: plant cell membranes*. San Diego: Academic Press, 1987: 350-382.
- [41] Boussadia O, Steppe K, Zgallai H, *et al.* Effects of nitrogen deficiency on leaf photosynthesis, carbohydrate status and biomass production in two olive cultivars ‘Meski’ and ‘Koroneiki’ [J]. *Scientia Horticulturae*, 2010, 123(3): 336-342.
- [42] Jiang H, Zhang S, Feng L H, *et al.* Transcriptional profiling in dioecious plant *Populus cathayana* reveals potential and sex-related molecular adaptations to solar UV-B radiation [J]. *Physiologia Plantarum*, 2015, 153(1): 105-118.
- [43] Ruban A V, Wilson S. The mechanism of non-photochemical quenching in plants: localization and driving forces [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2021, 62(7): 1063-1072.
- [44] Landi M, Tattini M, Gould K S. Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 119: 4-17.
- [45] Steyn W J, Wand S J E, Holcroft D M, *et al.* Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection [J]. *New Phytologist*, 2002, 155(3): 349-361.
- [46] Hughes N M, Morley C B, Smith W K. Coordination of anthocyanin decline and photosynthetic maturation in juvenile leaves of three deciduous tree species [J]. *New Phytologist*, 2007, 175(4): 675-685.
- [47] Gould K S, Duddle D A, Neufeld H S. Why some stems are red: cauline anthocyanins shield photosystem II against high light stress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(10): 2707-2717.
- [48] Cuypers A, Hendrix S, Amaral Dos Reis R, *et al.* Hydrogen peroxide, signaling in disguise during metal phytotoxicity [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 470.
- [49] Dorion S, Ouellet J C, Rivoal J. Glutathione metabolism in plants under stress: beyond reactive oxygen species detoxification [J]. *Metabolites*, 2021, 11(9): 641.
- [50] Choudhary S, Bhat T M, Alwutayd K M, *et al.* Salicylic acid enhances thermotolerance and antioxidant defense in *Trigonella foenum graecum* L. under heat stress [J]. *Heliyon*, 2024, 10(6): e27227.
- [51] Li S H, Dong Y X, Li D L, *et al.* Eggplant transcription factor SmMYB5 integrates jasmonate and light signaling during anthocyanin biosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2024, 194(2): 1139-1165.
- [52] Chung H S, Koo A J K, Gao X L, *et al.* Regulation and function of *Arabidopsis JASMONATE ZIM*-domain genes in response to wounding and herbivory [J]. *Plant Physiology*, 2008, 146(3): 952-964.
- [53] Zhai Q Z, Deng L, Li C Y. Mediator subunit MED25: at the nexus of jasmonate signaling [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2020, 57: 78-86.
- [54] Chini A, Fonseca S, Fernández G, *et al.* The JAZ family of repressors is the missing link in jasmonate signaling [J]. *Nature*, 2007, 448(7154): 666-671.