

DOI: 10.12101/j.issn.1004-390X(n).201912014

UV-B 辐射增强对元阳梯田地方水稻叶片 氮代谢及产量的影响*

谢春梅^{1,2}, 李 想¹, 盛建军¹, 张彦雪¹, 何永美¹, 李 元¹, 祖艳群^{1**}

(1. 云南农业大学 资源与环境学院, 云南 昆明 650201; 2. 云南农业大学 学生处, 云南 昆明 650201)

摘要:【目的】研究不同 UV-B 辐射处理对水稻不同生育时期(分蘖期、拔节期和抽穗期)叶片氮代谢及其产量的影响。【方法】以元阳梯田水稻品种白脚老粳为材料, 大田原位种植, 研究不同 UV-B 辐射强度(0、2.5、5.0 和 7.5 kJ/m²)对水稻各生育时期叶片氮代谢关键酶[硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)和谷氨酸合成酶(GOGAT)]活性、含氮物质(可溶性蛋白与总游离氨基酸)含量及产量构成指标(有效穗数、穗粒数、千粒质量、结实率及产量)的影响。【结果】与对照相比, 2.5 kJ/m² UV-B 辐射时水稻抽穗期 GS 活性、拔节期 GOGAT 活性、分蘖期和抽穗期总游离氨基酸含量显著提高($P<0.05$); 5.0 kJ/m² UV-B 辐射时水稻分蘖期 NR 活性、各生育期 GS 和 GOGAT 酶活性、可溶性蛋白及游离氨基酸含量显著增加($P<0.05$), 拔节期 NR 活性显著降低($P<0.05$); 7.5 kJ/m² UV-B 辐射时水稻各生育时期叶片的 NR、GS 与 GOGAT 活性、可溶性蛋白含量及总氨基酸含量均显著降低($P<0.05$)。UV-B 辐射增强抑制白脚老粳有效穗数、穗粒数、结实率和千粒质量, 导致产量下降, 7.5 kJ/m² UV-B 辐射强度下产量下降幅度最大为 22.8%。【结论】大田增强 UV-B 辐射对元阳梯田地方水稻品种叶片氮代谢影响有显著的“剂量+生育时期”效应, 中低强度 UV-B 辐射对水稻氮代谢有促进作用, UV-B 辐射强度为 5.0 kJ/m² 时最为显著, 高强度 UV-B 辐射对水稻氮代谢有抑制作用。增强 UV-B 辐射导致水稻产量下降。

关键词: UV-B 辐射; 元阳梯田; 水稻; 氮代谢; 产量

中图分类号: S 511.01

文献标志码: A

文章编号: 1004-390X (2021) 02-0345-08

Effects of Enhanced UV-B Radiation on the Nitrogen Metabolism of Rice Leaves and Yield of Traditional Rice in Yuanyang Terraces

XIE Chunmei^{1,2}, LI Xiang¹, SHENG Jianjun¹, ZHANG Yanxue¹,
HE Yongmei¹, LI Yuan¹, ZU Yanqun¹

(1. College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;

2. Student Affair Office, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: [Purpose] To study the effects of different UV-B radiation treatments on leaves nitrogen metabolism at different growth stages (tillering stage, jointing stage and heading stage) and yield of rice. [Methods] In Yuanyang terrace, the local traditional rice variety Baijiaolaojing as research material was cultivated *in situ*, the effects of UV-B radiation (0, 2.5, 5.0 and 7.5 kJ/m²) on the activit-

收稿日期: 2019-12-07

修回日期: 2020-12-07

网络首发时间: 2021-03-15 15:31:54

*基金项目: 国家自然科学基金(31460141, 31760113, 41565010); 云南省农田无公害生产科技创新团队(2017HC015)。

作者简介: 谢春梅(1980—), 女, 山西五台人, 博士研究生, 讲师, 主要从事紫外辐射生态研究。

E-mail: 125329679@qq.com

**通信作者 Corresponding author: 祖艳群(1966—), 女, 湖北沅江人, 博士, 教授, 主要从事紫外辐射生态学、土壤重金属污染及其修复等方面的研究。E-mail: 649332092@qq.com

网络首发地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/53.1044.S.20210312.1352.002.html>



ies of key enzymes of nitrogen metabolism (NR, GS and GOGAT), the content of nitrogen-containing substances (soluble protein and total free amino acids) in leaves of rice at different growth stages and yield component index (effective panicle number, panicle number, 1 000-grain weight, seed setting rate and yield) were studied. [Results] Compared with the control, the activity of GS at heading stage, the activity of GOGAT at jointing stage, total free amino acids content at tillering and heading stage of rice were significantly increased at 2.5 kJ/m² UV-B radiation ($P<0.05$); the activity of NR at tillering stage, the activity of GS and GOGAT, the content of soluble protein and total free amino acids of rice were significantly increased at all growth stages ($P<0.05$), and the activity of NR was significantly decreased at jointing stage at 5.0 kJ/m² UV-B radiation ($P<0.05$); the activity of NR, GS and GOGAT, the content of soluble protein and total free amino acids were significantly decreased at different growth stages of rice at 7.5 kJ/m² UV-B radiation treatment ($P<0.05$). The increase of UV-B radiation inhibited the effective panicle number, grain number per panicle, seed setting rate and 1 000-grain weight of Baijiaolaojing, which led to the decrease of yield, the maximum decrease of yield was 22.8% at 7.5 kJ/m² UV-B radiation intensity. [Conclusion] Enhanced UV-B radiation in the field had significant “dose + growth period” effect on the nitrogen metabolism of local rice leaves in Yuanyang terrace, middle and low intensity UV-B radiation could promote nitrogen metabolism of rice, the most significant with UV-B radiation was 5.0 kJ/m², while high intensity UV-B radiation could inhibit it. The increase of UV-B radiation resulted in the decrease of rice yield.

Keywords: UV-B radiation; Yuanyang terraces; rice; nitrogen metabolism; yield

大量氟氯烃化合物的排放消耗了平流层的臭氧, 造成臭氧层衰减, 进而导致大气层吸收 UV-B 辐射 (280~315 nm) 的能力减弱, 地表 UV-B 辐射增强成为全球面临的严峻环境问题之一^[1-2]。UV-B 辐射增强对植物的生长发育和生理都有不同程度的影响, 主要表现在外部形态的变化、DNA 损伤、光合系统被破坏、内源激素含量的改变及生物量和产量下降^[3-5]。氮素是水稻体内各种酶、激素等功能蛋白以及叶绿素、核酸、磷脂等结构物质的重要构成成分, 氮代谢作为植株最重要的代谢之一, 参与到生命活动中物质代谢和能量代谢的多个重要环节^[6]。氮素是植物体的重要组成元素之一, 影响着植物新陈代谢和体内的资源分配。氮代谢是植物生命活动中最重要也是最基本的生理代谢之一, 不仅影响作物的生长发育, 而且很大程度上决定着产量和品质^[7-9]。硝酸还原酶 (nitrate reductase, NR)、谷氨酰胺合成酶 (glutamine synthetase, GS) 与谷氨酸合成酶 (glutamate synthase, GOGAT) 等氮代谢关键酶活性除了受作物自身遗传基因决定外, 对光照、温度和氮素形态等外界环境条件非常敏感^[10]。UV-

B 辐射增强影响植物的氮代谢过程, 导致 NR、GS 和 GOGAT 等氮代谢关键酶活性及主要含氮物质如可溶性蛋白、总氨基酸等含量发生变化^[11-13], 进而影响产量及品质^[14-15]。

水稻 (*Oryza sativa* L.) 作为中国主要的粮食作物之一, 关于 UV-B 辐射增强对水稻氮代谢的影响也有一些研究^[9], 但是大多数研究使用的水稻品种都是通过现代杂交育种技术育成的, 水稻生长受环境影响很大, 易退化, 很难与环境协同进化而形成抗性, 不适宜开展大田 UV-B 辐射增强的长期试验; 而且试验基本是在控制或半控制试验条件下进行的, 缺乏大田原位种植条件下的研究, 然而大田种植条件下长期 UV-B 辐射增强对植物的影响具有累积效应^[9-10, 16]。此外, 水稻生长过程中施用大量的农药与化肥也使得其中的生物群落处在不断的变化之中, 导致现代品种的稻田生态系统极不稳定^[17]。

云南元阳梯田地处滇南低纬度哀牢山区, 是一个稳定、可持续的稻田生态系统的典型代表, 生长于该梯田的水稻品种具有近 300 多年种植历史, 对环境和气候变化的适应能力强、遗传稳

定,且当地水稻在种植生长过程中,稻田不施用任何化肥和农药,无明显病虫害,产量较为稳定^[18]。目前,在大田种植条件下,UV-B辐射增强对元阳传统水稻氮代谢的影响尚未见报道。本试验以元阳梯田传统水稻品种白脚老粳作为研究对象,在元阳梯田进行大田原位种植,通过模拟不同强度UV-B辐射强度处理,研究不同UV-B辐射强度对元阳传统水稻不同生育期叶片NR、GS和GOGAT等氮代谢关键酶活性和可溶性蛋白和总氨基酸含量的变化特征,为大田种植条件下持续稳定稻田的实际生产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点与试验材料

1.1.1 试验地概况

试验地位于云南省元阳县新街镇箐口村梯田,海拔1 600 m, N23°7'15.8"、E102°44'45.6"。该地地处滇南低纬度哀牢山脉南部,属山地季风气候,多雨湿润,年平均温度15℃,年平均降水量1 397.6 mm。稻田土壤类型为潜育型,pH值为6.45,有机质含量为26.8 g/kg,全氮、全磷和全钾含量分别为2.42、0.75和6.07 g/kg,碱解氮含量为67.5 mg/kg,速效磷和速效钾含量分别为20.7和150.1 mg/kg^[19]。

1.1.2 试验材料

试验材料为元阳梯田地方传统水稻(*Oryza sativa* L.)品种白脚老粳,在当地已有300多年的种植历史,是当地主要栽培品种之一。水稻种子来源于元阳县新街镇农科站。2017年3月18日播种育苗,5月15日移栽至试验小区内。水稻生长期不施用任何农药和化肥,整个生育期处于淹水状态。

1.2 试验设计及UV-B辐射处理

在每行水稻正上方设置升降灯架,悬挂1支40 W的UV-B灯管(北京,UV308,光谱为280~320 nm,北京电光源研究所提供)进行增强UV-B辐射处理并用UV-B辐射测定仪(北京师范大学光电仪器厂)测定植株顶端辐射强度。试验设UV-B辐射强度为0(对照组,自然光照)、2.5、5.0和7.5 kJ/m² 4个处理,分别相当于当地夏至晴天0、10%、20%和30%的臭氧衰减引起的UV-B的增量,元阳梯田夏至日UV-B辐射背景值为10 kJ/m²,所设的4个强度是以背景值为基础,分别增加0、2.5、5.0和7.5 kJ/m²的UV-

B辐射。在水稻植株的生长过程中,不断调节灯管高度以控制辐照度(以植株上部计),用紫外辐射测定仪(北京师范大学光电仪器厂)测定297 nm波长处的辐射强度。从水稻秧苗移栽返青直到收获,每天10:00—17:00辐照7 h(阴天除外)。处理期间,用UV-B测定仪检测水稻植株冠层各辐射梯度的UV-B辐射强度,通过调整灯管的高度调节UV-B辐射强度,调节灯管高度选择在傍晚无自然光照时进行。对照植株上方悬挂紫外灯的空灯架,以保证处理和对照植株的自然光条件相同。种植区设4个处理,分别进行0、2.5、5.0和7.5 kJ/m² UV-B辐射处理,各处理重复3次,每个小区面积为2.25 m×3.9 m,每个小区种植14行×16列水稻,每丛1秧苗。小区的周边设6行4列水稻作为保护行。

1.3 测定指标及方法

在水稻生长的分蘖期、拔节期及抽穗期进行取样,取自上而下第2片展开的功能叶进行各项指标的测定。NR、GS和GOGAT活性采用南京生物工程研究所提供的试剂盒进行提取与测定;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝G250染色法^[20],氨基酸含量采用茚三酮染色法测定^[20]。

水稻成熟后于2017年9月29日收获,每个试验小区随机取10株水稻,测定水稻有效穗数和穗粒数^[21]。除去水稻每穗不饱满的籽粒,测定饱满籽粒的数量,饱满籽粒的数量除以穗粒数,即是其结实率;每个小区随机选3份1 000粒籽粒样品,测定千粒质量^[16]。

1.4 数据处理与统计分析

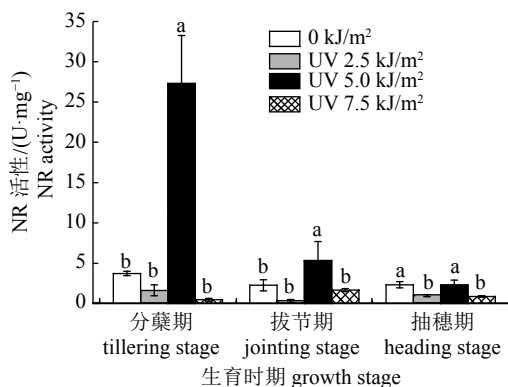
数据用Microsoft Excel进行常规分析,并采用SPSS 22数据软件进行LSD差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 UV-B辐射增强对水稻叶片硝酸还原酶(NR)活性的影响

NR是植物氮代谢中催化NO₃⁻转化为NH₄⁺的第1步反应的关键酶,在植物氮代谢中起着决定性的作用,其活性高低反映了氮代谢的强弱。由图1可见:不同的生育时期水稻叶片NR活性变化规律不同。在分蘖期和拔节期,与对照相比,5.0 kJ/m² UV-B辐射处理下水稻叶片NR活性显著增加($P<0.05$),在2.5和7.5 kJ/m² UV-B辐射处理无显著变化;在抽穗期,5.0 kJ/m² UV-B辐射处理下的NR活性与对照相比无显著变化,在

2.5 和 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射处理下 NR 活性显著降低 ($P<0.05$), 与对照相比分别降低了 58.2% 和 62.9%, 两处理间差异不显著。



注: 不同字母表示在同一时期不同处理间差异显著 ($P<0.05$); 下同。

Note: Different lowercase letters in the figure indicate significant differences among treatments ($P<0.05$); the same as blow.

图 1 UV-B 辐射增强对水稻叶片硝酸还原酶 (NR) 活性的影响

Fig. 1 Effect of enhanced UV-B radiation on the NR activity in rice leaves

2.2 UV-B 辐射增强对水稻叶片谷氨酰胺合成酶 (GS) 和谷氨酸合成酶 (GOGAT) 活性的影响

植物吸收的 NO_3^- 最终被还原 NH_4^+ , 而 NH_4^+ 同化主要通过 GS/GOGAT 循环完成, GS 联合 GOGAT 酶催化谷氨酸转化为谷氨酰胺, 共同促进氨基酸的合成与转化。由图 2 所示: 在分蘖期, 与对照相比, 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻叶片 GS 活性显著降低 ($P<0.05$), 在 2.5 和 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻叶片 GS 活性与对照之间差异不显著, 但两处理间差异显著 ($P<0.05$); 拔节期和抽穗期, 水稻叶片 GS 活性表现出先增加后下

降的变化规律。与对照相比, 2.5 和 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻 GS 活性均显著提高 ($P<0.05$), 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时显著降低 ($P<0.05$)。

从图 2 也可见: 在分蘖期和抽穗期, 与对照相比, 2.5 和 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻叶片 GOGAT 活性没有显著变化, 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻叶片 GOGAT 活性显著降低 ($P<0.05$), 降低幅度分别为 76.8% 和 88.9%; 在拔节期, 2.5 和 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻 GOGAT 活性均显著提高, 分别提高了 49.7% 和 88.2%, 且两处理之间差异显著 ($P<0.05$), 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射与对照无显著差异。

2.3 UV-B 辐射增强对水稻叶片可溶性蛋白和总游离氨基酸含量的影响

从图 3 可见: 在分蘖期和抽穗期, 与对照相比, 2.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻叶片可溶性蛋白含量没有显著变化, 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻叶片可溶性蛋白含量显著提高 ($P<0.05$), 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻叶片可溶性蛋白含量显著下降 ($P<0.05$); 在拔节期, 与对照相比, 2.5 和 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射处理时水稻叶片可溶性蛋白含量均显著增加 ($P<0.05$), 两处理间差异不显著, 而 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射处理时显著下降 ($P<0.05$)。

在分蘖期和抽穗期, 水稻叶片总游离氨基酸含量变化规律相同, 随着 UV-B 辐射强度增加呈现先增加后降低的变化趋势, 与对照相比, 在 2.5 和 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻叶片总游离氨基酸含量显著增加 ($P<0.05$), 两处理间差异显著 ($P<0.05$), 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时没有显著变化; 在拔节期, 与对照相比, 2.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻

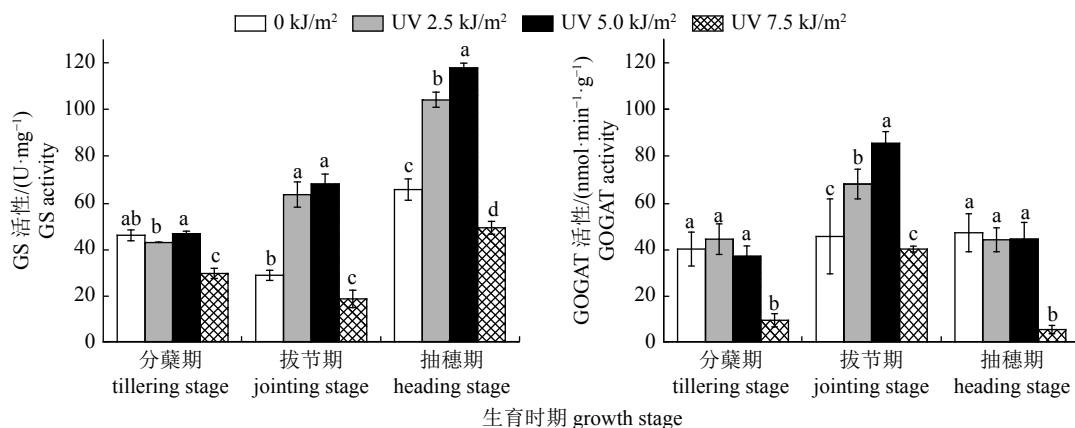


图 2 UV-B 辐射增强对水稻叶片谷氨酰胺合成酶 (GS) 和谷氨酸合成酶 (GOGAT) 活性的影响

Fig. 2 Effect of enhanced UV-B radiation on the activities of GS and GOGAT in rice leaves

叶片总游离氨基酸含量没有显著变化, 5.0 kJ/m² UV-B 辐射时显著提高 ($P<0.05$), 7.5 kJ/m² UV-B 辐射时显著下降 ($P<0.05$) (图 3)。

2.4 氮代谢酶活性与含氮物质的相关性分析

相关分析发现 (表 1): 水稻分蘖期可溶性蛋白和总游离氨基酸含量与 GS 活性呈显著线性正相关关系 ($P<0.05$)。拔节期可溶性蛋白含量与 GS、GOGAT 活性呈显著和极显著线性正相关关系 ($P<0.05$ 和 $P<0.01$), 总游离氨基酸含量与 NR 呈显著线性负相关关系 ($P<0.05$)。抽穗期可溶性蛋白含量与 NR、GS 与 GOGAT 活性呈显著和极显著线性正相关关系 ($P<0.05$ 和 $P<0.01$), 总游离氨基酸含量与 GS 呈极显著线性正相关关系 ($P<0.01$)。这表明可溶性蛋白和总游离氨基酸含量是衡量 UV-B 辐射增强对水稻氮代谢影响程度的重

要指标, 同时与氮代谢关键酶 (NR、GS 与 GOGAT) 活性密切相关。

2.5 UV-B 辐射增强对白脚老粳产量及其构成因素的影响

随着 UV-B 辐射处理强度的增加, 白脚老粳的有效穗数、穗粒数、千粒质量、结实率与产量均出现不同程度的下降。与对照相比, UV-B 辐射为 5.0 和 7.5 kJ/m² 时, 白脚老粳的有效穗数、穗粒数和千粒质量显著下降 ($P<0.05$), 2 个处理间差异不显著, 且在 7.5 kJ/m² UV-B 辐射时有效穗数、穗粒数和千粒质量的降幅均达到最大, 分别为 18.1%、13.4% 和 20.7%。UV-B 辐射增强, 白脚老粳结实率显著下降, 且 5.0 和 7.5 kJ/m² UV-B 辐射间差异不显著。UV-B 辐射增强导致白脚老粳产量显著降低, 但是不同 UV-B 辐射处理

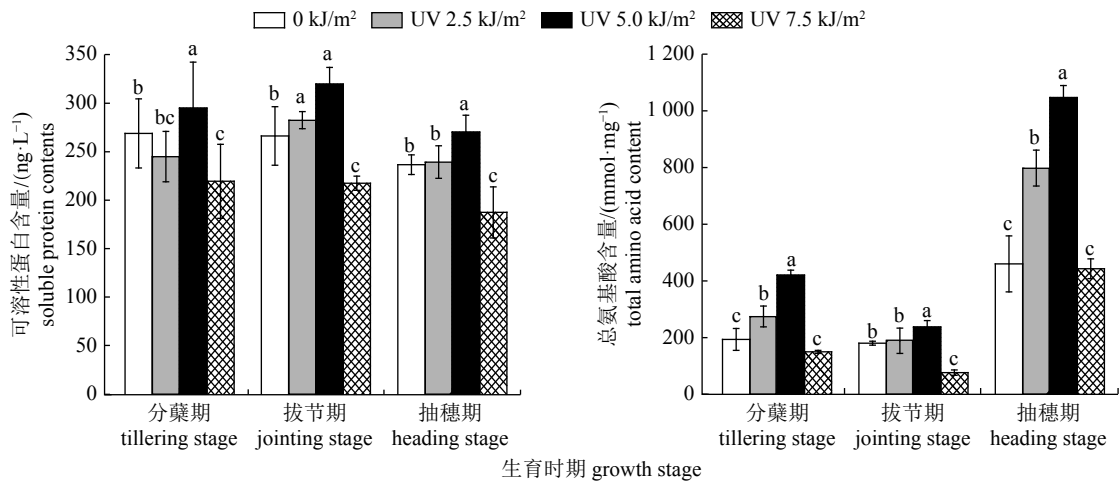


图 3 UV-B 辐射增强对水稻叶片可溶性蛋白和总游离氨基酸含量的影响

Fig. 3 Effect of enhanced UV-B radiation on the contents of soluble protein and total free amino acids in rice leaves

表 1 氮代谢酶活性与含氮物质的相关性分析

Tab. 1 Correlation analysis of nitrogen metabolizing enzyme activities and nitrogen-containing substances

生育时期 growth stage	指标 index	可溶性蛋白含量 contents of soluble protein	总游离氨基酸含量 total free amino acids
分蘖期 tillering stage	NR活性 NR activity	0.460	0.299
	GS活性 GS activity	0.686*	0.604*
	GOGAT活性 GOGAT activity	0.370	0.523
拔节期 jointing stage	NR活性 NR activity	0.301	-0.746*
	GS活性 GS activity	0.823*	0.434
	GOGAT活性 GOGAT activity	0.747**	0.378
抽穗期 heading stage	NR活性 NR activity	0.635*	0.260
	GS活性 GS activity	0.808*	0.936**
	GOGAT活性 GOGAT activity	0.790**	0.485

注: “*”和“**”分别表示显著 ($P<0.05$) 和极显著 ($P<0.01$) 相关; $n=12$; 下同。
Note: “*” and “**” indicate significant ($P<0.05$) and extremely significant ($P<0.01$) correlation, respectively; $n=12$; the same as below.

间差异没有达到显著水平, 7.5 kJ/m² UV-B 辐射时降幅达到了最大为 22.8% (表 2)。相关性分析表明: 白脚老粳产量与千粒质量、结实率呈极显著 ($P<0.01$) 和显著正相关 ($P<0.05$) (表 3)。

表 2 UV-B 辐射增强对水稻产量的影响 (mean±SD)
Tab. 2 Effect of enhanced UV-B radiation on the yield of rice

UV-B辐射强度/(kJ·m ⁻²) UV-B radiation intensity	有效穗数/(个·m ⁻²) effective panicle number (panicle·m ⁻²)	穗粒数 grain number per spike	千粒质量/g 1 000-grain weight	结实率/% seed setting rate	产量/(kg·hm ⁻²) yield
0	199±40 a	202±49 a	24.6±0.5 a	92.4±5.5 a	7 044.3±44.21 a
2.5	181±38 ab	193±41 ab	23.8±0.2 a	87.1±4.6 b	5 840.8±16.22 b
5.0	176±45 b	180±27 b	20.9±0.6 b	82.7±4.1 c	5 500.9±16.74 b
7.5	163±36 b	175±35 b	19.5±0.2 b	82.5±6.8 c	5 431.9±16.23 b

注: 同列中字母不同者表示差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different letters within a column indicate significant differences among different treatments ($P<0.05$).

表 3 水稻产量与产量构成因素之间的相关系数
Tab. 3 Correlation coefficients between yield components and yield of rice

指标 index	有效穗数 effective panicle number	穗粒数 grain number per spike	千粒质量 1 000-grain weight	结实率 seed setting rate
产量 yield	0.340	0.292	0.759**	0.637*

3 讨论

3.1 UV-B 辐射增强对水稻叶片氮代谢关键酶的影响

硝酸还原酶 (NR) 是植物氮代谢第一步 NO₃⁻ 转化为 NH₄⁺ 过程中的调节酶, 是一种诱导酶, 同时也是限速酶, 不仅对外界环境胁迫敏感, 而且在作物对氮素的吸收利用中起着关键性的作用^[22]。研究发现: NR 活性在水稻生育期内分蘖期达到最高, 其后随着生育时期向后发展, 活性逐渐减弱, 成熟期最弱^[22]。本试验中, 5.0 kJ/m² UV-B 辐射处理显著诱导水稻分蘖期 NR 活性增加, 增加幅度达到 633.6%。这与在颠茄、谷子和小麦上的研究结果基本相似^[12-13, 23]。UV-B 辐射增强导致植物氮代谢 NR 活性提高是因为光强一方面改变了细胞膜对 NO₃⁻ 的通透性, 使细胞内 NO₃⁻ 浓度提高, 进而诱导 NR 的活性提高; 另一方面使 NR 脱磷酸化, 使其活性提高; 除此之外, 光强还在一定程度上影响了细胞质的 pH 值及 NAD(P)H 的水平, 进而影响了植物 NR 的活性^[24]。随着生育期向后发展, NR 活性变化趋势发生了改变, 同样是 5.0 kJ/m² UV-B 辐射处理下, 水稻拔节期叶片 NR 活性显著下降。曾有专家推测 UV-B 辐射降低植物体内 NR 活性的原因可能是因为 UV-B 辐射增强影响植物体内一些重要物质的代谢, 进而影响 NR 蛋白的稳定性^[24]。

但在棉花上, 甚至在其他水稻品种上也有截然相反的研究结果^[9, 11], 其原因可能是不同植物或品种对 UV-B 辐射强度的响应不同。

水稻直接吸收的 NH₄⁺ 和 NR 酶还原 NO₃⁻ 所生成的 NH₄⁺ 在水稻体内必须很快通过转氨基作用同化为氨基酸或酰胺以避免 NH₄⁺ 累积对细胞造成毒害^[25]。谷氨酰胺合成酶 (GS) 作为联系氮素同化代谢与无机代谢的关键酶, 其活性的提高有利于植物铵的同化和氮素的转运, 其活性降低可使细胞内多种碳氮代谢酶活性受到严重影响, 它与谷氨酸合成酶 (GOGAT) 二者偶联形成循环共同参与氨的同化, GS/GOGAT 的活性高低反映着蛋白质的合成能力^[26], 与 NR 活性一样, 容易受外界逆境胁迫环境的影响^[27]。本试验中, 分蘖期, 2.5 和 5.0 kJ/m² UV-B 辐射强度对水稻 GS 酶活性无影响, 在 7.5 kJ/m² UV-B 辐射强度显著抑制了水稻 GS 酶活性, 到了拔节期和抽穗期, UV-B 辐射增强对 GS 酶活性影响规律是一致的, 都是随 UV-B 辐射强度的增加 GS 酶活性先增加之后又下降, 均在 5.0 kJ/m² UV-B 辐射强度时达到最大。说明一定剂量的 UV-B 辐射能提高 GS 活性, 并且随着生育时期的推移, GS 活性不断增加, 表现出对 UV-B 辐射的适应性不断增加。GS 活性具有生育期效应和 UV-B 辐射剂量效应, 对水稻氮代谢具有重要的影响。

GOGAT 酶活性随 UV-B 辐射强度的变化规律不尽相同, 在分蘖期和抽穗期, 2.5 和 5.0 kJ/m² UV-B 辐射强度时水稻叶片 GOGAT 酶活性无显著影响, 但在 7.5 kJ/m² UV-B 辐射强度时显著下降, 在拔节期表现出一定的耐性特征, 2.5 和 5.0 kJ/m² UV-B 辐射强度时水稻叶片 GOGAT 酶活性均显著提高, 在 5.0 kJ/m² UV-B 辐射强度时

达到最大, 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时又下降。说明 UV-B 辐射增强促进氮由有机态向无机态的转化,但这种促进作用对 UV-B 辐射强度有剂量阈值的要求,超过了这个剂量阈值,水稻叶片 GS 和 GOGAT 酶活性会受到抑制,从而抑制水稻氮代谢。有研究人员在小麦、棉花和颠茄的研究上也得出了相似的结论^[11-13]。团队前期研究发现: 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射强度能刺激水稻生长并促进水稻植株的光合作用^[28-29],这在一定程度上为 NH_4^+ 同化提供了足够的碳骨架和能量,从而诱导 GS/GOGAT 的活性变化,加快 NH_4^+ 同化,来抵御 UV-B 辐射增强带来的伤害。

3.2 UV-B 辐射增强对水稻叶片氮代谢重要产物的影响

可溶性蛋白和游离氨基酸是有机氮代谢阶段重要的代谢产物。研究发现:UV-B 辐射增强会导致灯盏花叶总游离氨基酸含量的累积^[14],使春小麦分蘖期、拔节期和扬花期的叶片可溶性蛋白含量显著下降而成熟期可溶性蛋白含量显著增加^[15]。ZU 等^[30]研究了 10 个小麦品种对 UV-B 辐射增强处理的响应时发现:有 5 个品种的可溶性蛋白含量随着 UV-B 辐射增强而下降,而有 5 个品种的可溶性蛋白含量随着 UV-B 辐射增强而增加。

在本试验中, 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时,水稻各生育时期可溶性蛋白含量和总氨基酸含量均显著增加,而 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射处理时,水稻各生育时期可溶性蛋白含量及拔节期总游离氨基酸含量显著下降,进一步说明水稻对 UV-B 辐射强度的适应有一定的阈值,在这个阈值之内,UV-B 辐射增强有利于水稻叶片氮代谢主要产物合成与转化,一旦超过这个阈值,UV-B 辐射增强不利于水稻叶片氮代谢主要产物的合成和转化。相关性分析表明:UV-B 辐射增强下,水稻叶片可溶性蛋白和总氨基酸含量与其氮代谢关键酶活性密切相关。

UV-B 辐射增强条件下,植株叶片总游离氨基酸含量的增加有利于植物对逆境的抵御,而可溶性蛋白含量的增加,一方面说明逆境对植物细胞造成了损伤,另一方面这种变化带来细胞渗透浓度和功能蛋白数量的增加,这种结果有利于维持植物细胞的正常代谢,从而减轻逆境带来的伤害^[31]。也有部分研究发现:UV-B 辐射增强导致

水稻可溶性蛋白的含量下降^[32-34],原因可能与水稻品种和生育期不同酶适应特征等有关。

3.3 UV-B 辐射增强对白脚老粳产量的影响

单位面积有效穗数、穗粒数、结实率和千粒质量是水稻产量构成关键因素,也是评估外界环境胁迫影响水稻生长发育的重要指标。产量是评估环境胁迫因子影响作物的关键指标,UV-B 辐射增强影响了作物形态建成及产量形成过程,最终导致产量下降^[35]。本试验中,UV-B 辐射增强导致白脚老粳产量下降,这与大多数研究结果相同^[13-14],相关性分析表明:UV-B 辐射增强导致白脚老粳千粒质量和结实率显著减小,是其导致产量显著下降的主要原因。尽管本试验中 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时促进了水稻叶片氮代谢,但可能因为水稻为抵御 UV-B 辐射增强的胁迫,提高自身抗性而消耗了生长过程中所需求的代谢产物和能量,最终导致其产量下降。

4 结论

大田原位种植下,UV-B 辐射增强对水稻叶片氮代谢的影响具有明显的“剂量+生育期”效应。 5.0 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻分蘖期叶片 NR 活性、各生育期叶片 GS 和 GOGAT 酶活性、可溶性蛋白及游离氨基酸含量显著增加,拔节期 NR 活性显著降低。 7.5 kJ/m^2 UV-B 辐射时水稻各生育期叶片的 NR、GS 与 GOGAT 活性、可溶性蛋白含量及总氨基酸含量均显著降低。UV-B 辐射增强抑制白脚老粳有效穗数、穗粒数、结实率和千粒质量,导致产量下降。

[参考文献]

- [1] CALDWELL M M, BOMMAN J F, BALLARÉ C L, et al. Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2007, 6(3): 252. DOI: [10.1039/b700019g](https://doi.org/10.1039/b700019g).
- [2] BALLARÉ C L, CALDWELL M M, FLINT S D, et al. Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2011, 10(2): 226. DOI: [10.1039/c0pp90035d](https://doi.org/10.1039/c0pp90035d).
- [3] HE Y M, ZHAN F D, ZU Y Q, et al. Effect of elevated UV-B radiation on the antioxidant system of two rice landraces in paddy fields on Yuanyang terrace[J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2014, 16(3): 585. DOI: [10.5268/IW-4.2.648](https://doi.org/10.5268/IW-4.2.648).
- [4] LI Y, ZU Y Q, BAO L L, et al. The responses of spatial

- situation, surface structure characteristics of leaves and sensitivity of two local rice cultivars to enhanced UV-B radiation underterraced agricultural ecosystem[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(10): 2755. DOI: [10.1007/s11738-014-1646-1](#).
- [5] 蒲晓宏, 岳修乐, 安黎哲. 植物对UV-B辐射的响应与调控机制[J]. *中国科学: 生命科学*, 2017, 47(8): 818.
- [6] XU G H, FAN X R, MILLER A J. Plant nitrogen assimilation and use efficiency[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2012, 63: 153. DOI: [10.1146/annurev-arplant-042811-105532](#).
- [7] LAWLOR D W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanism are the key to understanding production systems[J]. *Journal of Experiment Botany*, 2002, 53(370): 773. DOI: [10.1093/jexbot/53.370.773](#).
- [8] URBANCZYK-WOCHNIAK E, FERNIE A R. Metabolic profiling reveals altered nitrogen nutrient regimes have diverse effects on the metabolism of hydroponically-grown tomato (*Solanum lycopersicum*) plants[J]. *Journal Experimental Botany*, 2005, 56(386): 309. DOI: [10.1093/jxb/eri059](#).
- [9] 唐莉娜, 林文雄, 梁义元, 等. UV-B辐射增强对水稻蛋白质及核酸的影响研究[J]. *中国生态农业学报*, 2004, 12(1): 40.
- [10] 王勋陵. 增强紫外B辐射对植物及生态系统影响研究的发展趋势[J]. *西北植物学报*, 2002, 22(3): 670.
- [11] 王燕, 李茂营, 张明才, 等. 增强UV-B辐射对棉花幼苗氮代谢生理特性的影响[J]. *棉花学报*, 2013, 25(6): 525. DOI: [10.3969/j.issn.1002-7807.2013.06.008](#).
- [12] 牛传坡, 蒋艳艳, 黄耀. UV-B辐射强度变化对冬小麦碳氮代谢的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2007, 26(4): 1327.
- [13] 卢克欢, 苏贝贝, 郭双, 等. UV-B辐射对颠茄氮代谢及次生代谢产物含量的影响[J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2017, 33(10): 1062. DOI: [10.3969/j.issn.1009-8038.2015.06.011](#).
- [14] 李元, 姬静, 祖艳群. 氮对UV-B辐射影响灯盏花氮代谢的作用[C]//第四届全国农业环境科学学术研讨会论文集, 2011.
- [15] 李元, 王勋陵. UV-B辐射对田间春小麦生物量和产量的影响[J]. *农村生态环境*, 1999, 15(2): 28.
- [16] 唐莉娜, 林文雄, 吴杏春, 等. UV-B辐射增强对水稻生长发育及其产量形成的影响[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(10): 1278. DOI: [10.13287/j.1001-9332.2002.0295](#).
- [17] 何永美. 元阳梯田2个地方水稻品种对UV-B辐射和多效唑的响应与机理研究[D]. 昆明: 云南农业大学, 2013.
- [18] 严火其, 李琦. 自然主义的哈尼稻作及其可持续发展[J]. *中国农史*, 2008(3): 33. DOI: [10.3969/j.issn.1000-4459.2008.03.004](#).
- [19] 谢春梅, 李想, 何永美, 等. 元阳梯田传统水稻秸秆饲用特征对增强的UV-B辐射的响应[J]. *云南农业大学学报 (自然科学)*, 2020, 35(1): 172. DOI: [10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).201905046](#).
- [20] 张志良, 瞿伟菁, 李小芳. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009.
- [21] KUMAGAI T, HIDE MA J, KANG H S, et al. Effects of supplemental UV-B radiation on the growth and yield of two cultivars of Japanese lowland rice (*Oryza sativa* L.) under the field in a cool rice-growing region of Japan[J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2001, 83(12): 201. DOI: [10.1016/S0167-8809\(00\)00180-8](#).
- [22] 徐志文, 谢振文. 水稻生育期内硝酸还原酶活性的变化趋势研究[J]. *安徽农业科学*, 2008, 36(34): 1491. DOI: [10.3969/j.issn.0571-6611.2008.34.044](#).
- [23] 方兴. 增强UV-B辐射和不同氮供应对谷子叶片氮代谢的影响[J]. *重庆师范大学学报(自然科学版)*, 2015, 32(3): 150. DOI: [10.13292/j.1000-4890.20150304.025](#).
- [24] CANDELLA M I, FISHEER E G, HEWITT E J. Molybdenum as a plant nutrient X some factors affecting the activity of reductase in cauliflower plants grown with different nitrogen sources and molybdenum levels in sand culture[J]. *Plant Physiology*, 1957, 32: 280. DOI: [10.2307/4259181](#).
- [25] TABUCHI M, ABIKO T, YAMAYA T. Assimilation of ammonium ions and reutilization of nitrogen in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(9): 2319. DOI: [10.1093/jxb/erm016](#).
- [26] 罗丽琼, 陈宗瑜, 古今, 等. 紫外线-B辐射对植物DNA及蛋白质的影响[J]. *生态学杂志*, 2006, 25(5): 572. DOI: [10.13292/j.1000-4890.2006.0109](#).
- [27] BEGOÑA G M, AMAIA M P, MAITE L, et al. Glutamine synthetase from mesophyll and bundle sheath maize cells: isoenzyme complements and different sensitivities to phosphinothricin[J]. *Plant Cell Reports*, 2000, 19(11): 1127. DOI: [10.1007/s002990000233](#).
- [28] 刘畅, 何永美, 祖艳群, 等. 增强UV-B辐射对元阳梯田2个地方水稻品种N营养累积的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2013, 32(8): 1493. DOI: [10.11654/jaes.2013.08.001](#).
- [29] 李想, 谢春梅, 何永美, 等. UV-B辐射与稻瘟病菌复合胁迫对元阳梯田水稻生长和光合特性的影响[J]. *农业环境科学学报*, 2018, 37(4): 613. DOI: [10.11654/jaes.2017-1525](#).
- [30] ZU Y Q, LI Y, CHEN J J. In traspecific differences in grain quality response of 10 wheat cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation under field conditions[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2004, 74: 95. DOI: [10.1016/j.jphotobiol.2004.01.006](#).
- [31] 张金彪, 周碧青, 黄维南. 镉胁迫对草莓氮代谢及果实品质的影响[J]. *热带作物学报*, 2009, 30(11): 1624. DOI: [10.3969/j.issn.1000-2561.2009.11.014](#).
- [32] 李元, 岳明. 紫外辐射生态学[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2000.
- [33] 赵长江, 杨克军, 王玉凤, 等. 短暂UV-B辐射对玉米叶片和根系氮代谢影响的研究[J]. *安徽农学通报*, 2012, 18(9): 26. DOI: [10.16377/j.cnki.issn1007-7731.2012.09.051](#).
- [34] 袁孟玲, 岳堃, 王红, 等. 增强UV-B辐射对芒果成年树光合作用及其产量与常规品质的影响[J]. *南方农业学报*, 2018, 49(5): 930. DOI: [10.3969/j.issn.1000-2561.2018.06.010](#).
- [35] KIM H Y, KOBAYASHI K, NOUCH I, et al. Enhanced UV-B radiation has little effect on growth, Vc values and pigments of pit grown rice (*Oryza Sativa*) in the field[J]. *Physiologia plantarum*, 1996, 96: 1. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1996.tb00175.x](#).

责任编辑: 何承刚