

大田条件下 UV-B 辐射对元阳梯田 2 个地方水稻品种硅、类黄酮和总酚含量的影响

何永美, 湛方栋, 祖艳群, 陈海燕, 李 元*

(云南农业大学资源与环境学院, 昆明 650201)

摘 要: 云南元阳梯田稻田被认为是持续稳定稻田生态系统的典型代表。在元阳梯田原生环境中, 通过大田试验, 研究 UV-B 辐射 (0、2.5、5.0、7.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$) 增强对元阳梯田地方水稻白脚老粳和月亮谷的茎与叶硅含量、叶类黄酮和总酚含量的影响。结果表明: (1) UV-B 辐射处理下, 白脚老粳拔节期茎和叶的硅含量、月亮谷抽穗期茎的硅含量、拔节期和抽穗期叶的硅含量均显著增加。 (2) UV-B 辐射导致白脚老粳 (除 2.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$) 和月亮谷抽穗期叶的类黄酮含量显著增加。 (3) UV-B 辐射导致白脚老粳分蘖期 (除 2.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$)、拔节期 (除 2.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$) 和抽穗期叶的总酚含量均显著增加; 月亮谷分蘖期和抽穗期 (除 2.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$) 叶的总酚含量显著增加。 (4) 2 个水稻品种叶的硅含量与类黄酮、总酚含量均呈极显著正相关。总体来看, UV-B 辐射增强促进白脚老粳茎与叶硅含量、叶类黄酮和总酚含量的增加, 其增加百分率高于月亮谷, 表明白脚老粳和月亮谷对 UV-B 辐射的抗性有所不同。

关键词: UV-B 辐射; 地方水稻品种; 硅; 类黄酮; 总酚

中图分类号: Q946 文献标志码: A 文章编号: 1672-2043(2013)08-1500-07 doi:10.11654/jaes.2013.08.002

Effects of UV-B Radiation on the Contents of Silicon, Flavonoids and Total Phenolic of Two Local Rice Varieties in Yuanyang Terrace Under Field Conditions

HE Yong-mei, ZHAN Fang-dong, ZU Yan-qun, CHEN Hai-yan, LI Yuan*

(College of Resources and Environment, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: The local paddle field in Yuanyang Terrace was considered as a sustainable and stable agricultural ecosystem. Two local rice varieties, Baijiaolaojing and Yuelianggu, were grown in the paddy field for two consecutive years under ambient and supplemental levels of ultraviolet-B (UV-B, 280–315 nm) radiation to determine the potential for alterations in contents of silicon in culm and leaves, of flavonoids and total phenolic in leaves. The supplemental UV-B radiation was 2.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$, 5.0 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ and 7.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$, simulating a depletion of 10%, 20% and 30% stratospheric ozone. The results showed that: (1) The silicon contents of culm and leaves in jointing stage of Baijiaolaojing, of culm in heading stage and of leaves in jointing and heading stage of Yuelianggu were significantly increased under UV-B radiation. (2) Except 2.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ UV-B radiation, the flavonoids contents of leaves in heading stage of Baijiaolaojing and Yuelianggu were significantly increased under other UV-B radiations. (3) UV-B radiation caused the total phenolic contents of leaves in tillering and jointing stage (except 2.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ UV-B radiation), and in heading stage of Baijiaolaojing, in tillering and heading stage (except 2.5 $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ UV-B radiation) of Yuelianggu to significantly enhance. (4) That the very significant positive correlation was between contents of silicon and contents of flavonoids and total phenolic of leaves of these two local rice varieties was observed. Overall, the increased percentage of silicon contents of culm and leaves, of the flavonoids and total phenolic contents of leaves that was caused by UV-B radiation of Baijiaolaojing was more than that of Yuelianggu, which indicated that the resistance to UV-B radiation was different to some extent between Baijiaolaojing and Yuelianggu.

Keywords: UV-B radiation; local rice varieties; silicon; flavonoids; total phenolic

收稿日期: 2013-04-20

基金项目: 国家自然科学基金(31060083; 41205113)

作者简介: 何永美(1980—), 女, 云南大姚人, 在读博士, 主要从事紫外辐射生态研究。E-mail: heyongmei06@126.com

* 通信作者: 李 元 E-mail: liyuan@ynau.edu.cn

臭氧层减薄导致到达地球表面紫外线B(UV-B, 280~320 nm)增强,将产生严重的生态学和生物学后果,已经成为备受各国科学家关注的全球性重大环境问题之一^[1-2]。国内外学者在UV-B辐射增强对水稻生长生理的影响方面已做了大量的研究,在UV-B辐射对现代水稻品种的生长、形态结构、光合作用、紫外线吸收物质、抗氧化系统、内源激素调节以及产量等方面影响均有很多研究报道^[3-4]。

诱导苯丙类化合物和黄酮类化合物合成并造成类黄酮的积累被认为是植物抵御紫外光的主要途径之一^[5]。水稻(*Oryza sativa* L.)能够通过酚类物质类黄酮、花青素及苯丙类物质等的积累来抵抗UV-B胁迫,诱导产生的类黄酮和一些酸类物质,减轻UV-B辐射的伤害,保护叶片组织^[6-7]。已有研究表明硅营养能够调控水稻的酚类代谢,进而提高水稻的UV-B辐射防御能力^[8]。关于硅营养和黄酮类物质对UV-B辐射敏感性不同的水稻品种的影响,以及不同水稻品种硅营养特性和黄酮类物质对其抗UV-B辐射能力的影响已有一些研究^[9]。但这些研究主要是在室内条件下,采用现代水稻品种开展的,大田环境中增强UV-B辐射对持续稳定稻田生态系统的研究很少。为了更好地评估UV-B辐射增强对地方水稻生长的影响,加强大田条件下长期UV-B辐射生态效应的研究是十分必要的。

云南元阳梯田位于东经102°27'~103°13'、北纬22°49'~23°19'之间。最高海拔2 936.6 m,最低海拔144 m,梯田3000多级,面积近1.33万hm²,梯田历史1500多年^[10]。现种植的地方水稻品种已经具有300多年的种植历史,为农民自留种,品种遗传基础稳定,品种不退化等特点。元阳梯田地方水稻生长过程中,稻田不施用化肥和农药,无明显病虫害,水稻产量稳定,是典型的持续稳定稻田生态系统^[11],成为研究人员关注的热点地区之一。

因此,以元阳梯田2个地方水稻品种白脚老粳和月亮谷为研究对象,在大田原位条件下种植,进行不同强度的UV-B辐射处理,在水稻分蘖期、拔节期和抽穗期测定水稻茎秆和叶硅的含量、叶类黄酮和总酚的含量,旨在探讨原位条件下,持续稳定稻田生态系统中传统水稻品种对UV-B胁迫的响应及机制,为科学全面评价UV-B辐射增强对水稻的影响提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验水稻品种为白脚老粳和月亮谷,1600 m的

梯田种植白脚老粳,1800 m的梯田种植月亮谷。

1.2 试验设计

试验于2011年在云南省元阳县新街镇哈尼梯田进行。元阳梯田海拔1600 m处的试验田23°7'15.8" N、102°44'45.6"E,土壤pH 5.32,有机质26.8 g·kg⁻¹,全N、全P和全K分别为2.42、0.75、6.07 g·kg⁻¹,碱解N为67.5 mg·kg⁻¹,速效P和速效K分别为20.7、150.1 mg·kg⁻¹。海拔1800 m的试验地位于23°7'38.7" N、102°43'57.5" E,土壤pH 5.25,有机质28.4 g·kg⁻¹,全N、全P和全K分别为1.76、0.72、4.54 g·kg⁻¹,碱解N为69.4 mg·kg⁻¹,速效P和速效K分别为22.9、175.9 mg·kg⁻¹。

2011年3月18日播种。5月8日移栽水稻苗至试验小区内。每个试验点共12个小区,每个小区面积为3.0 m×1.5 m,每个小区种植15×11丛水稻,每丛1株秧苗。采用的2个水稻品种整个生长期所有田间管理方式与当地保持一致,不施用任何化学肥料,整个生育期保持淹水状态。

UV-B辐射:采用40 W UV-B灯管(波长280~320 nm)对水稻植株进行增强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)测定辐射强度;UV-B辐射强度为0(对照自然光照)、2.5、5.0、7.5 kJ·m⁻²,每日辐照7 h(上午10:00至下午17:00)。

1.3 测定方法

于水稻的分蘖期、拔节期、抽穗期,分别对4个处理水稻叶进行取样:每个处理的每个小区均选取2丛水稻,取植株自下而上第2与第3片叶数片,用蒸馏水洗净,滤纸吸干,取中部叶片去除叶脉进行各项指标的测定。

硅含量的测定:将待测水稻样品于70℃下烘7 d以上,磨粉,过60目筛,在60℃下烘2 d,冷却混匀,迅速称取样品。将100 mg样品放入耐高压塑料管中,加入3 mL 50%的NaOH溶液,松松盖上盖子,振荡器上摇匀,于高压灭菌锅中121℃下灭菌20 min后,用漏斗转移至50 mL容量瓶中,蒸馏水定容,颠倒摇匀10次。吸取1 mL样品至50 mL容量瓶中,加入30 mL 20%冰醋酸,再加入10 mL 钼酸铵溶液(54 g·L⁻¹, pH7.0),摇匀,5 min后,快速加入5 mL 20%酒石酸,快速加入1 mL还原试剂,最后用20%的冰醋酸定容至50 mL。30 min后,于650 nm处比色(721分光光度计,上海),读取OD值。据公式 $Y=0.1277X+0.0168$,计算硅的含量(Y为OD值,X为标准溶液硅含量,单位

为 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)^[12]。

类黄酮含量的测定:取 0.10 g 水稻叶,去中脉,用打孔器打孔放入试管,10 mL 酸化甲醇(甲醇:水:盐酸=79:20:1),反应 30 min 后,用紫外分光光度计(UV-721 型)测 305 nm 处吸光值^[13]。

总酚含量的测定:将水稻叶去中脉,用打孔器打孔,取 3 片叶放入试管,加入 10 mL 酸化甲醇(甲醇:水:盐酸=7:1:2),反应 24 h,用紫外分光光度计(UV-721 型)测 300 nm 处吸光值^[14]。

1.4 数据统计分析

采用 LSD 方法对实验数据进行差异显著性分析,并采用 SPSS 统计分析软件对实验数据进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射对 2 种水稻茎秆硅含量的影响

7.5 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理白脚老粳分蘖期和拔节期的茎硅含量显著增加,增幅分别为 25.6% 和 26.1%,并显著大于 2.5、5.0 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理;

2.5、5.0 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理白脚老粳拔节期茎硅含量显著增加,增幅分别为 12.8% 和 11.2%,抽穗期 UV-B 辐射处理白脚老粳茎硅含量无显著变化。UV-B 辐射处理月亮谷分蘖期茎硅含量无显著变化,7.5 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理月亮谷拔节期茎硅含量显著增加,增幅为 18.5%,3 个强度 UV-B 辐射处理月亮谷抽穗期茎硅含量均显著增加,7.5 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理增加最多,增幅为 32.8%,并显著大于 2.5、5.0 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理。

可见,UV-B 辐射导致白脚老粳(除 2.5 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理)和月亮谷茎中硅含量呈增加趋势,7.5 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理的增幅最大(图 1)。7.5 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射条件下,2 个品种茎硅含量的增幅有差异,分蘖期和拔节期白脚老粳茎硅含量的增幅大于月亮谷,抽穗期月亮谷的增幅大于白脚老粳。

2.2 UV-B 辐射对 2 种水稻叶硅含量的影响

UV-B 辐射对白脚老粳和月亮谷叶硅含量的影响见图 2。7.5 $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理白脚老粳分蘖期叶硅含量显著增加了 26.0%,并显著大于 2.5、5.0 $\text{kJ} \cdot$

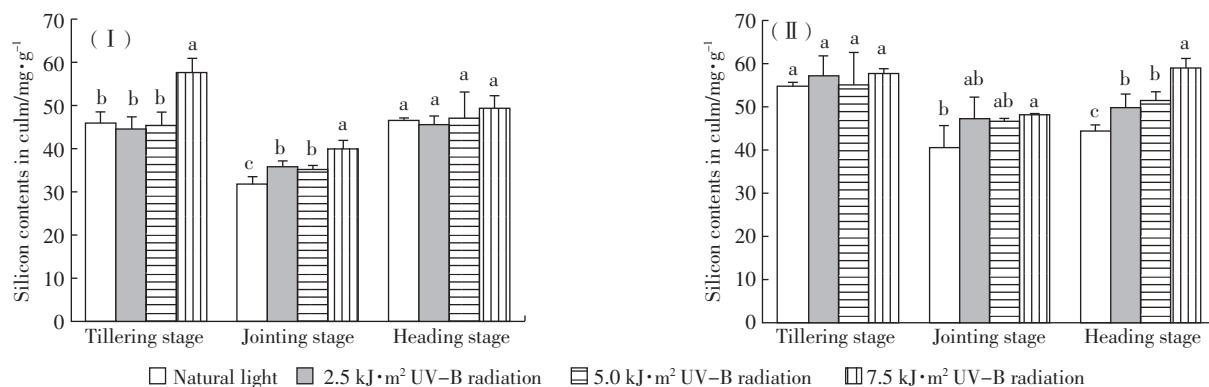


图 1 UV-B 辐射增强条件下白脚老粳(I)和月亮谷(II)茎的硅含量

Figure 1 Silicon contents in the culm of rice varieties Baijiaolaojing and Yuelianggu under enhanced UV-B radiation

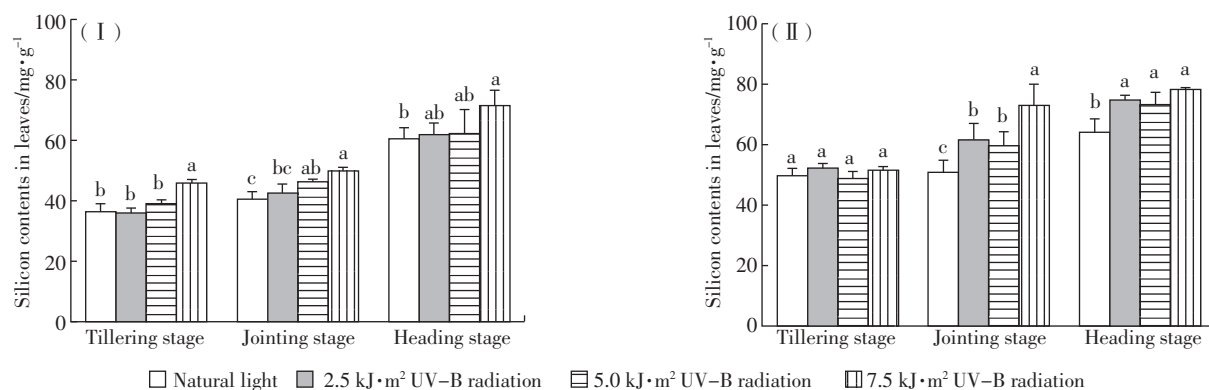


图 2 UV-B 辐射增强条件下白脚老粳(I)和月亮谷(II)叶的硅含量

Figure 2 Silicon contents in the leaves of rice varieties Baijiaolaojing and Yuelianggu under enhanced UV-B radiation

m^{-2} UV-B 辐射处理。 5.0 、 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理白脚老梗拔节期叶硅含量显著增加,增幅分别为 13.9% 和 22.9%, $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理增幅显著大于 $2.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理。 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理白脚老梗抽穗期叶硅含量显著增加了 18.2%,UV-B 辐射处理间没有显著差异。UV-B 辐射对月亮谷分蘖期叶硅含量没有显著影响,3 个强度的 UV-B 辐射处理月亮谷拔节期和抽穗期叶硅含量均显著增加,其中 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理增幅最大,分别为 36.1% 和 21.8%, $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理月亮谷拔节期叶硅含量显著大于 2.5 、 $5.0 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理,抽穗期 UV-B 辐射处理间没有显著差异。

可见,UV-B 辐射导致白脚老梗和月亮谷叶硅含量增加, $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理增加最多。 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射条件下,白脚老梗分蘖期叶硅含量的增幅大于月亮谷,月亮谷拔节期和抽穗期的增幅大于白脚老梗。

2.3 UV-B 辐射对 2 种水稻叶类黄酮含量的影响

UV-B 辐射对白脚老梗和月亮谷类黄酮含量的

影响见图 3。 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理使白脚老梗分蘖期叶类黄酮含量显著增加,增幅为 61.0%,UV-B 辐射处理白脚老梗拔节期叶类黄酮含量没有显著变化, 5.0 、 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理白脚老梗抽穗期叶类黄酮含量显著增加,分别增加了 31.5% 和 32.6%,并显著高于 $2.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理。 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理使月亮谷分蘖期叶类黄酮含量显著增加,增幅为 53.0%;UV-B 辐射对月亮谷拔节期叶类黄酮含量没有显著影响,3 个强度的 UV-B 辐射处理均使月亮谷抽穗期叶类黄酮含量显著增加,增幅为 23.0%~27.2%。

以上结果表明,UV-B 辐射促进白脚老梗和月亮谷叶类黄酮含量增加, $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理的增幅最大。 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射条件下,3 个生育期白脚老梗叶类黄酮含量的增幅均大于月亮谷。

2.4 UV-B 辐射对 2 种水稻叶总酚含量的影响

从图 4 可以看出,UV-B 辐射对白脚老梗和月亮谷总酚含量有一定的影响。 5.0 、 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理白脚老梗分蘖期和拔节期叶总酚含量显著增加,

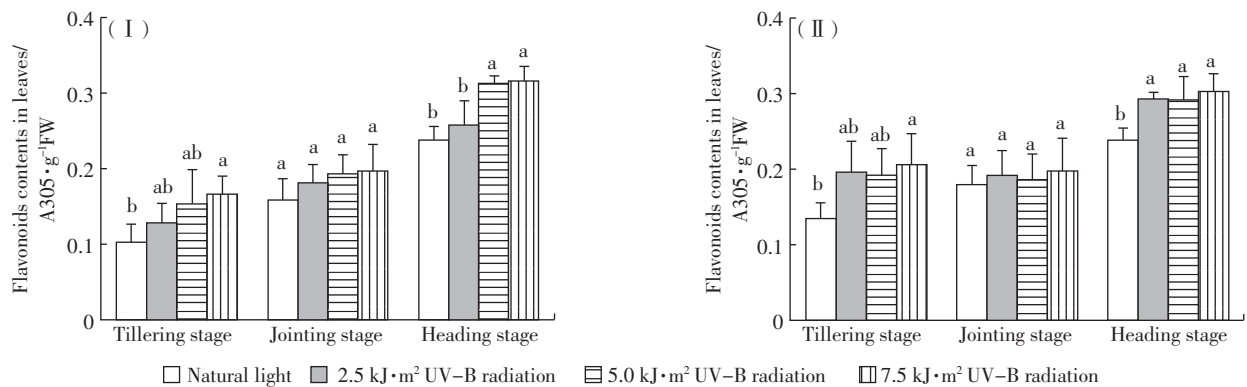


图 3 UV-B 辐射增强条件下白脚老梗 (I) 和月亮谷 (II) 叶的类黄酮含量

Figure 3 Flavonoids contents in the leaves of rice varieties Baijiaolaojing and Yuelianggu under enhanced UV-B radiation

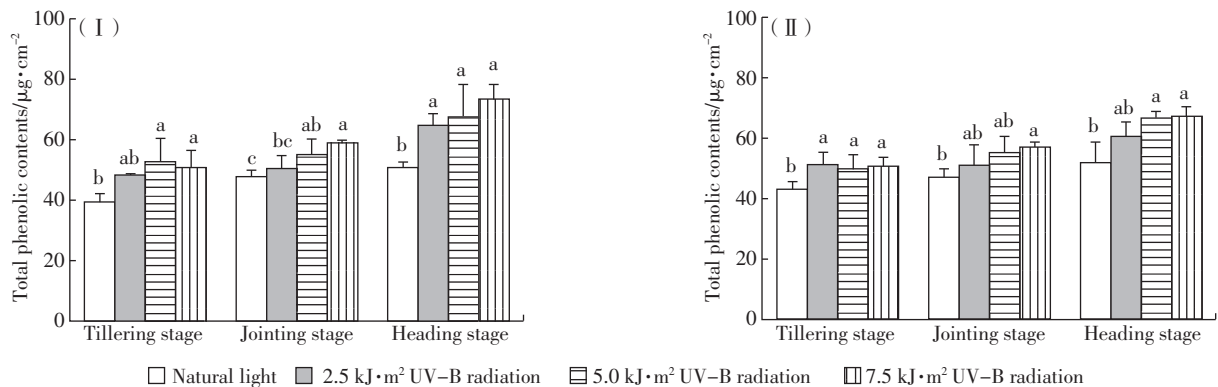


图 4 UV-B 辐射增强条件下白脚老梗 (I) 和月亮谷 (II) 叶的总酚含量

Figure 4 Total phenolic contents in the leaves of rice varieties Baijiaolaojing and Yuelianggu under enhanced UV-B radiation

分蘖期分别增加了 34.0% 和 29.5%, 拔节期分别增加了 15.3% 和 23.1%, 其中拔节期 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理显著大于 $2.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理。3 个强度 UV-B 辐射处理白脚老粳抽穗期叶总酚含量均显著增加, 增幅达到 27.4%~44.4%。3 个强度 UV-B 辐射处理月亮谷分蘖期叶总酚含量显著增加, 增加了 15.7%~19.2%。 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理月亮谷拔节期叶总酚含量显著增加, 增加了 21.3%, 5.0 、 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理月亮谷抽穗期叶总酚含量显著增加, 分别增加了 28.0% 和 28.8%。3 个生育期 UV-B 辐射处理间均没有显著差异。

UV-B 辐射促进白脚老粳和月亮谷叶类黄酮含量增加, $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射处理的增幅最大。 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射条件下, 3 个生育期白脚老粳叶总酚含量的增幅均大于月亮谷。

2.5 2 种水稻叶硅与类黄酮、总酚含量的相关性

对白脚老粳和月亮谷 4 个处理和 3 个生育期叶硅与类黄酮、总酚含量进行相关分析可知, 白脚老粳叶的硅含量与类黄酮 ($r=0.860, P<0.01$)、总酚 ($r=0.921, P<0.01$) 含量, 月亮谷叶硅含量与类黄酮 ($r=0.907, P<0.01$)、总酚 ($r=0.939, P<0.01$) 含量之间均存在极显著正相关关系, 表明白脚老粳和月亮谷叶硅素营养与酚类化合物代谢有密切联系。

3 讨论

3.1 UV-B 辐射增强与水稻硅素营养

水稻是吸收硅较多的作物, 有助于提高水稻的抗逆性^[15-16]。UV-B 辐射增强条件下, 硅素营养被认为与水稻耐受 UV-B 辐射胁迫有密切的关系^[8,17]。抗 UV-B 辐射的水稻 Lemont 根系对硅的吸收能力和生理利用率, 比 UV-B 辐射敏感的水稻 Dular 更强; 缺硅条件下, 增强 UV-B 辐射可促进水稻根系对硅的吸收能力和叶对硅的利用率^[18]; 而且根系硅吸收能力较叶硅利用率受 UV-B 辐射影响大^[19]。水稻主要通过侧根吸收硅, 此过程硅吸收基因为 Low silicon rice 1 (Lsi1)^[20], UV-B 辐射增强条件下, 与水稻根部 Lsi1 的超量表达有关, 通过调节水稻 Lsi1 能够改变水稻耐 UV-B 辐射的能力^[21-22]。本研究发现, UV-B 辐射增强使白脚老粳、月亮谷茎和叶的硅含量有增加的趋势, 其中 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ 的 UV-B 辐射处理 2 个水稻品种茎和叶的硅含量增幅最大。硅素在水稻叶沉积形成的硅体, 能够直接吸收 UV-B 辐射, 达到屏蔽 UV-B 辐射伤害的作用^[23]。另外, 胁迫条件下, 硅素能

保护水稻叶光合生理^[24], 调节水稻抗氧化酶活性^[25-26]、酚类化合物代谢^[18,27]等与抗逆相关的生理代谢, 减轻逆境胁迫对水稻的伤害, 有效提高水稻耐受 UV-B 辐射的能力。因此, 大田条件下, 叶硅素含量的增加可能对于地方水稻品种耐受 UV-B 辐射有重要作用。

3.2 UV-B 辐射增强与水稻酚类化合物代谢

在逆境应变反应中, 植物体内类黄酮等酚类化合物代谢对 UV-B 辐射胁迫产生积极响应, 但响应幅度因物种、品种、辐照剂量不同而异^[28]。类黄酮是重要的一类 UV-B 辐射吸收物质, UV-B 能提高不同作物体内类黄酮含量, 增幅为 10%~300%^[14]。苯丙氨酸解氨酶 (Phenylalanine ammonia-lyase) 是连接初级代谢和苯丙烷类代谢、催化苯丙烷类代谢第一步反应的酶, 是酚类化合物代谢的关键酶和限速酶。UV-B 辐射增强条件下, 水稻叶 PAL 活性及其编码基因表达增强, 能促进叶酚类化合物的合成, 使水稻叶类黄酮等酚类化合物含量明显增加^[7,29]。本文采用的 2.5 、 5.0 、 $7.5 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ 3 个强度 UV-B 辐射处理, 导致类黄酮、总酚含量增加。但在不同水稻品种间, 叶酚类化合物含量的差异很大。如 Teramura 等研究发现, UV-B 辐射增强下 16 个水稻品种中 11 个品种的种类黄酮含量增加, 其中 7 个品种达差异显著水平^[30]。原因在于诱导叶类黄酮、酚类产生抗 UV-B 机制的因素与环境中 UV-B 辐射强度有关, 低剂量 UV-B 辐射胁迫下, 植物只需在表皮层中积累大量类黄酮就可滤除大部分 UV-B 辐射, 而残余 UV-B 辐射不足以引发自由基伤害; 高剂量 UV-B 辐射胁迫下, 因进入植物体内的 UV-B 辐射通量增加, 植物在先行屏蔽基础上, 还需合成特异性类黄酮来清除自由基, 以减弱 UV-B 辐射伤害^[31]。

3.3 UV-B 辐射增强条件下, 水稻硅素营养与酚类化合物代谢的关系

值得关注的是, 水稻叶硅素营养与酚类化合物代谢存在密切联系^[27]。缺硅条件下, 水稻 Lemont 和 Dular 叶中的 PAL 活性和酚类化合物含量均极显著下降^[18]。而硅素在水稻叶上大量沉积, 能够提高叶细胞壁的韧性^[32], 进而有助于提高叶酚类化合物合成关键酶 PAL 的活性^[33], 以及调节 4-香豆酸辅酶 A 连接酶 (4CL) 的活性及其编码基因的表达^[22], 促进水稻叶酚类化合物的合成。硅在水稻叶表皮细胞壁及细胞内部的积累, 明显促进了紫外吸收物质在表皮细胞中的聚集, 使表皮中可溶性酚类物质含量提高 17%, 不溶性紫外吸收物质的含量增加 65% 左右^[8]。进

而采用荧光显微镜观察发现,在表皮细胞外壁或胞内沉积的水合二氧化硅固体中包含着大量不溶性的酚类化合物,它们与可溶性酚类物质一起在叶的上、下表皮细胞中形成吸收紫外线的有效屏障,更有效地过滤UV-B射线^[8]。在其他作物上也发现,硅素能够调控叶中的酚类化合物代谢,形成硅素-酚类化合物的复合物,有效保护植物低于逆境胁迫^[34]。在本实验中,白脚老粳和月亮谷叶中的硅含量与总酚和类黄酮含量均呈极显著正相关,表明水稻叶硅素营养与酚类化合物代谢关系密切。因此,提高硅吸收利用能力,促进叶紫外吸收物质的积累是水稻抵抗UV-B辐射胁迫的一种有效化学适应^[35]。

然而,即使大量增加水稻叶硅、类黄酮和酚类化合物等UV-B辐射防护物质的含量,UV-B辐射仍对水稻的生长生理产生不利影响,导致这2个水稻品种的生长和产量出现不同程度的下降。本试验中,7.5 kJ·m⁻² UV-B辐射处理白脚老粳和月亮谷单位面积地上部的生物量分别下降了20.2%和21.5%,产量分别下降28.9%和30.0%(数据另文发表)。表明水稻为了抵御UV-B辐射的胁迫,增强防卫物质或代谢方面消耗了更多的资源,导致其生长和干物质积累能力的降低。这种实际能量与物质的投入策略是植物各种生态成本之间的权衡结果,可以看作是物种适应环境胁迫的一种生存对策^[36]。

另外,在本实验中,元阳梯田的2个试验地海拔相差200 m,试验地在气温、降雨、光照、土壤等生态条件上有差异,对试验产生一定的影响。对此,在2个试验地同时种植这2个水稻品种,再进行比较与分析,能更确切、全面地获得UV-B辐射增强对元阳梯田水稻影响的真实效应。

4 结论

UV-B辐射处理下,白脚老粳和月亮谷不同生育期茎和叶的硅含量、叶的类黄酮和总酚含量均有不同程度的增加,可见元阳梯田的2个地方水稻品种硅、类黄酮和总酚含量对UV-B辐射增强有明显的响应。但总体而言,UV-B辐射增强促进白脚老粳茎与叶硅含量、叶类黄酮和总酚含量的增加百分率高于月亮谷,表明白脚老粳和月亮谷对UV-B辐射的抗性有所不同。

参考文献:

[1] Caldwell M M, Bornman 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):252-266.

[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):226-241.

[3] Kakani V G, Reddy K R, Zhao D, et al. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: A review[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2003, 120(1-4):191-218.

[4] Hidema J, Kumagai T. Sensitivity of rice to ultraviolet-B radiation[J]. *Annals of Botany*, 2006, 97(6):933-942.

[5] Peng R H, Yao Q H, Xiong A S, et al. Ubiquitin-conjugating enzyme (E2) confers rice UV protection through phenylalanine ammonia-lyase gene promoter unit[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(11):1351-1358.

[6] Mohammed A R, Rounds E W, Tarpley L. Response of rice (*Oryza sativa* L.) tillering to sub-ambient levels of ultraviolet-B radiation[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2007, 193(5):324-335.

[7] 李元,高潇潇,高召华,等. UV-B辐射和稻瘟病菌胁迫对水稻幼苗苯丙氨酸解氨酶活性和类黄酮含量的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2010, 18(4):856-860.

LI Yuan, GAO Xiao-xiao, GAO Zhao-hua, et al. Effect of enhanced UV-B radiation and inoculated blast isolate (*Magnaporthe grisea*) on phenylalanine ammonia-lyase activity and flavonoid content in seedlings of two rice cultivars[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(4):856-860.

[8] Li W B, Shi X H, Wang H, et al. Effects of silicon on rice leaves resistance to ultraviolet-B[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(6):691-697.

[9] 吴杏春,林文雄,黄忠良. UV-B辐射增强对两种不同抗性水稻叶片光合生理及超显微结构的影响[J]. *生态学报*, 2007, 27(2):554-564.

WU Xing-chun, LIN Wen-xiong, HUANG Zhong-liang. Influence of enhanced ultraviolet-B radiation on photosynthetic physiologies and ultrastructure of leaves in two different resistivity rice cultivars[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(2):554-564.

[10] 侯甬坚. 红河哈尼梯田形成史调查和推测[J]. *南开学报(哲学社会科学版)*, 2007(3):53-61.

HOU Yong-jian. An investigation on the origination of Honghe Hani terraced fields[J]. *Nankai Journal (Philosophy, Literature and Social Science Edition)*, 2007(3):53-61.

[11] 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):33-44.

YAN Huo-qi, LI Qi. Study on naturalist Hani's rice cultivation and its sustainable development[J]. *Agricultural History of China*, 2008(3):33-44.

[12] 戴伟民,张克勤,段彬伍,等. 测定水稻硅含量的一种简易方法[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(5):460-462.

DAI Wei-min, ZHANG Ke-qin, DUAN Bin-wu, et al. Rapid determination of silicon content in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2005, 19(5):460-462.

[13] Mirecki R M, Teramura A H. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean: V. The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic

- photon flux density during and after leaf expansion[J]. *Plant Physiology*, 1984, 74(3):475-480.
- [14] Kakani V G, Reddy K R, Zhao D, et al. Senescence and hyperspectral reflectance of cotton leaves exposed to ultraviolet-B radiation and carbon dioxide[J]. *Physiologia plantarum*, 2004, 121(2):250-257.
- [15] Guntzer F, Keller C, Meunier J D. Benefits of plant silicon for crops: A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(1):201-213.
- [16] Ma J F. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2004, 50(1):11-18.
- [17] Schaller J, Brackhage C, Bäucker E, et al. UV-screening of grasses by plant silica layer?[J]. *Journal of Biosciences*, 2013, 38(2):1-4.
- [18] 吴杏春, 陈裕坤, 李奇松, 等. 硅营养对 UV-B 辐射条件下水稻酚类代谢的影响[J]. 中国农学通报, 2009, 25(24):225-230.
- WU Xing-chun, CHEN Yu-kun, LI Qi-song, et al. Effects of silicon nutrition on phenolics metabolism of rice (*Oryza sativa* L.) exposed to enhanced ultraviolet-B radiation[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(24):225-230.
- [19] 吴杏春, 王茵, 王清水, 等. UV-B 辐射增强下水稻苗期硅营养性状的 QTL 定位及其与环境互作效应分析[J]. 中国生态农业学报, 2010, 18(1):129-135.
- WU Xing-chun, WANG Yin, WANG Qing-shui, et al. QTL mapping and analysis of QTL-environment interaction associated with two silicon nutrient traits in rice seedlings exposed to enhanced UV-B radiation[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(1):129-135.
- [20] Fang C X, Wu X C, Zhang H L, et al. UV-induced differential gene expression in rice cultivars analyzed by SSH[J]. *Plant Growth Regulation*, 2009, 59(3):245-253.
- [21] 方长旬, 王清水, 余彦, 等. 硅及其吸收基因 Lsi1 调节水稻耐 UV-B 辐射的作用[J]. 作物学报, 2011, 37(6):1005-1011.
- FANG Chang-xun, WANG Qing-shui, YU Yan, et al. Silicon and its uptaking gene Lsi1 in regulation of rice UV-B tolerance[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37(6):1005-1011.
- [22] Fang C X, Wang Q S, Yu Y, et al. Suppression and overexpression of Lsi1 induce differential gene expression in rice under ultraviolet radiation[J]. *Plant Growth Regulation*, 2011, 65(1):1-10.
- [23] 房江育, 宛晓春, 马雪泷. 水稻中的纳米硅及其紫外吸收[J]. 光谱学与光谱分析, 2006, 26(12):2315-2318.
- FANG Jiang-yu, WAN Xiao-chun, MA Xue-long. Nanoscale silicas in *Oryza sativa* L. and their UV absorption [J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2006, 26(12):2315-2318.
- [24] Nwugo C C, Huerta A J. Effects of silicon nutrition on cadmium uptake, growth and photosynthesis of rice plants exposed to low-level cadmium [J]. *Plant and Soil*, 2008, 311(1):73-86.
- [25] 李萍, 宋阿琳, 李兆君, 等. 硅对过量锰胁迫下水稻根系抗氧化系统和膜脂质过氧化作用的调控机理[J]. 环境科学学报, 2011, 31(7):1542-1549.
- LI Ping, SONG A-lin, LI Zhao-jun, et al. Silicon-mediated antioxidant reactions and membrane lipid peroxidation in roots of rice (*Oryza sativa* L.) exposed to excess manganese[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2011, 31(7):1542-1549.
- [26] Tripathi D K, Singh V P, Kumar D, et al. Impact of exogenous silicon addition on chromium uptake, growth, mineral elements, oxidative stress, antioxidant capacity, and leaf and root structures in rice seedlings exposed to hexavalent chromium[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, 34(1):279-289.
- [27] Goto M, Ehara H, Karita S, et al. Protective effect of silicon on phenolic biosynthesis and ultraviolet spectral stress in rice crop[J]. *Plant Science*, 2003, 164(3):349-356.
- [28] 姚银安, 祖艳群, 李元. 紫外线 B 辐射与植物体内酚类次生代谢的关系[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(2):179-184.
- YAO Yin-an, ZU Yan-qun, LI Yuan. Ultraviolet B radiation and the secondary metabolism of phenol in plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39(2):179-184.
- [29] 黄少白, 戴秋杰, 刘晓忠, 等. 水稻对紫外光 B 辐射增强的生化适应机制[J]. 作物学报, 1998, 24(4):464-469.
- HUANG Shao-bai, DAI Qiu-jie, LIU Xiao-zhong, et al. Biochemical mechanism of acclimation of rice (*Oryza sativa* L.) to supplemental ultraviolet-B radiation[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1998, 24(4):464-469.
- [30] Teramura A H, Ziska L H, Sztein A. Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation[J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 83(3):373-380.
- [31] Lidon F C, Ramalho J C. Impact of UV-B irradiation on photosynthetic performance and chloroplast membrane components in *Oryza sativa* L. [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2011, 104(3):457-466.
- [32] Hossain M T, Soga K, Wakabayashi K, et al. Modification of chemical properties of cell walls by silicon and its role in regulation of the cell wall extensibility in oat leaves[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(4):385-393.
- [33] Carver T, Robbins M P, Thomas B J, et al. Silicon deprivation enhances localized autofluorescent responses and phenylalanine ammonia-lyase activity in oat attacked by *Blumeria graminis* [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 1998, 52(4):245-257.
- [34] Dragišić Maksimović J, Bogdanović J, Maksimović V, et al. Silicon modulates the metabolism and utilization of phenolic compounds in cucumber (*Cucumis sativus* L.) grown at excess manganese[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2007, 170(6):739-744.
- [35] 林文雄. 水稻对 UV-B 辐射增强的生理响应及其分子机制研究[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(1):119-126.
- LIN Wen-xiong. Physiological responses and molecular mechanism of rice (*Oryza sativa*) exposed to enhanced UV-B radiation[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2013, 21(1):119-126.
- [36] Heil M. Ecological costs of induced resistance[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, 5(4):345-350.