



农业资源与环境学报

中文核心期刊
中国科技核心期刊

JOURNAL OF AGRICULTURAL RESOURCES AND ENVIRONMENT

欢迎投稿 <http://www.aed.org.cn>

UV-B辐射和施氮对满江红生长、矿质营养和抗氧化生理的影响

杨竞, 张光群, 李明锐, 湛方栋, 李元, 祖艳群, 何永美

引用本文:

杨竞,张光群,李明锐,湛方栋,李元,祖艳群,何永美. UV-B辐射和施氮对满江红生长、矿质营养和抗氧化生理的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2022, 39(3): 567-574.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.13254/j.jare.2021.0085>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

减肥条件下生物炭施用方式对土壤肥力及酶活性的影响

刘遵奇, 兰宇, 杨铁鑫, 张艺潇, 孟军

农业资源与环境学报. 2020, 37(4): 544-551 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2019.0143>

接种AM真菌对不同盐度土壤中向日葵生长的影响

周昕南, 杨亮, 许静, 王亚男, 杨久扬, 郝利君, 刁风伟, 郭伟

农业资源与环境学报. 2020, 37(5): 744-752 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2019.0184>

三种纳米材料对水稻幼苗生长及根际土壤肥力的影响

尹勇, 刘灵

农业资源与环境学报. 2020, 37(5): 736-743 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2019.0259>

甜菜幼苗叶片光合性能、渗透调节及活性氧对高硼胁迫的响应

郝学明, 吴贞祯, 王响玲, 宋柏权, 周建朝

农业资源与环境学报. 2020, 37(5): 753-760 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2019.0209>

双氰胺和表面活性剂添加对沼液氮素形态变化的影响

杨涵博, 罗艳丽, 赵迪, 赖睿特, 张克强, 梁军锋, 沈丰菊, 王凤

农业资源与环境学报. 2020, 37(6): 939-944 <https://doi.org/10.13254/j.jare.2019.0556>



关注微信公众号, 获得更多资讯信息

杨竞, 张光群, 李明锐, 等. UV-B辐射和施氮对满江红生长、矿质营养和抗氧化生理的影响[J]. 农业资源与环境学报, 2022, 39(3): 567–574.

YANG J, ZHANG G Q, LI M R, et al. Effects of UV-B radiation and nitrogen application on the growth, mineral nutrition, and antioxidant physiology of *Azolla*[J]. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2022, 39(3): 567–574.



开放科学 OSID

UV-B辐射和施氮对满江红生长、矿质营养和抗氧化生理的影响

杨竞, 张光群, 李明锐, 湛方栋, 李元, 祖艳群, 何永美*

(云南农业大学资源与环境学院, 昆明 650201)

摘要:为探讨UV-B辐射和施氮对满江红(*Azolla*)生长、矿质营养和抗氧化生理的影响,以元阳梯田稻田满江红为材料,室内模拟UV-B辐射($0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ 与 $5.0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$)和施N处理(无氮和 $0.06\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 氮),研究其对满江红生长、矿质营养和抗氧化生理的影响。结果表明,与CK($0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ 、无氮)相比,UV-B+N($5.0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ 、 $0.06\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 氮)、UV-B辐射($5.0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$ 、无氮)处理均显著降低满江红光合色素含量,抑制其生长,导致生物量显著下降。UV-B辐射与施N单独或复合处理均显著增加满江红的N含量与累积量,降低植株Mg、Ca的含量。UV-B辐射与施N单独或复合处理均显著增加满江红丙二醛(MDA)含量,提高超氧化物歧化酶(SOD)、谷胱甘肽还原酶(GR)活性,降低类黄酮含量和过氧化物酶(POD)活性。此外,UV-B辐射导致满江红抗坏血酸(AsA)含量下降、总酚含量增加,UV-B辐射与N处理显著增强满江红的总抗氧化能力。相关性分析发现,类黄酮、类胡萝卜素含量与生物量呈显著正相关。双因素分析表明,UV-B辐射显著增加了满江红氮、总酚、MDA含量,提高SOD、GR活性与总抗氧化能力;N处理显著增加AsA、MDA含量及SOD、GR活性;UV-B+N处理对满江红的生长系数、生物量、磷、钙、镁、叶绿素a、类胡萝卜素、AsA、总酚和类黄酮含量及POD、SOD活性和总抗氧化能力的影响存在交互作用。综上,UV-B辐射增强会抑制满江红生长,导致满江红N含量与累积量增加,施氮不能缓解UV-B辐射对满江红生长的抑制效应。

关键词:UV-B辐射;施氮;满江红;生长;抗氧化

中图分类号:X503.23

文献标志码:A

文章编号:2095-6819(2022)03-0567-08

doi: 10.13254/j.jare.2021.0085

Effects of UV-B radiation and nitrogen application on the growth, mineral nutrition, and antioxidant physiology of *Azolla*

YANG Jing, ZHANG Guangqun, LI Mingrui, ZHAN Fangdong, LI Yuan, ZU Yanqun, HE Yongmei*

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

Abstract: To investigate the effects of UV-B radiation and nitrogen (N) application on the growth, mineral nutrition, and antioxidant physiology of *Azolla imbricata*, an indoor experiment was conducted using *A. imbricata* from Yuanyang terrace under enhanced UV-B radiation (0 and $5.0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$) and N application (no N and $0.06\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ ammonia N) treatments. The results showed that compared with CK ($0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$, no N), UV-B+N ($5.0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$, $0.06\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ ammonia N) and UV-B radiation ($5.0\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}$, no N) significantly reduced the content of photosynthetic pigments, inhibited the growth, and significantly decreased the biomass of *Azolla*. UV-B radiation and N application alone or in combination significantly increased the N content and accumulation, and decreased the content of magnesium and calcium in *Azolla*.

收稿日期:2021-02-04 录用日期:2021-04-01

作者简介:杨竞(1994—),女,云南昆明人,硕士研究生,从事紫外辐射生态学研究。E-mail:1275207914@qq.com

*通信作者:何永美 E-mail:heyongmei06@126.com

基金项目:国家自然科学基金项目(32060287,31760113);云南省自然科学基金项目(2018FB040);云南省中青年学术和技术带头人后备人才项目(202005AC160038);云南省教育厅项目(2020J0245,2020Y0159)

Project supported: The National Natural Science Foundation of China(32060287, 31760113); The Natural Science Foundation of Yunnan Province, China (2018FB040); The Reserve Talents Fund for Young and Middle-Aged Academic and Technological Leaders in Yunnan Province (202005AC160038); The Department of Education Project of Yunnan Province(2020J0245, 2020Y0159)

compared with CK. UV-B radiation and N application alone or in combination significantly increased the malondialdehyde (MDA) content, increased superoxide dismutase (SOD) and glutathione reductase (GR) activities, and decreased the flavonoid content and peroxidase (POD) activity compared with CK. In addition, UV-B radiation decreased the ascorbic acid (AsA) content and increased the total phenol content, and UV-B radiation and N application significantly increased the total antioxidant capacity of *Azolla* compared with CK. The correlation analysis indicated that the content of flavonoids, and carotenoids significantly positively correlated with the biomass. A two-factor analysis indicated that UV-B radiation significantly increased the N, total phenol, and MDA content, and total antioxidant capacity, and enhanced the SOD and GR activities. N application significantly increased the content of AsA and MDA and the activities of SOD and GR compared with CK. The UV-B + N treatment influenced the growth coefficient; biomass; the content of phosphorus, calcium, magnesium, chlorophyll a, carotenoid, AsA, total phenols, and flavonoids; activities of POD and SOD; and total antioxidant capacity of *Azolla*. In conclusion, UV-B irradiation inhibited the growth of *Azolla*, resulting in an increase in the N content and accumulation, and N application did not alleviate the inhibitory effect of UV-B irradiation on the growth of *Azolla*.

Keywords: UV-B radiation; nitrogen application; *Azolla*; growth; antioxidant

臭氧衰减导致的地表 UV-B 辐射 (280~315 nm) 增强是当今重大的全球气候变化问题之一^[1]。UV-B 辐射作为重要的环境因子之一,会诱导植物产生大量活性氧自由基 (ROS),显著降低植物叶片光合色素含量、改变植株矿质营养含量、抑制抗氧化酶活性、阻碍抗氧化物质合成、导致植株生物量下降^[2]。在一定范围内,植物启动自身的防御机制,通过提高超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (POD)、谷胱甘肽还原酶 (GR) 等抗氧化酶活性^[3]、增加酚类、类黄酮等抗氧化物质含量来提高植物抗性^[4],以缓解 UV-B 的损伤^[5-6]。氮素是植物生长发育的主要限制因子,施氮可提高植物抗性,也可改变植物对 UV-B 辐射增强的响应^[7-8]。因此,研究 UV-B 辐射和施氮对植物的影响显得尤为重要,目前的研究主要集中在谷子、白菜、菠菜、藻类^[9-10]等,对固氮植物满江红的相关研究报道较少。

满江红 (*Azolla imbricata*) 是蕨藻共生体,其生物量大、固氮量高,作为生物绿肥被广泛使用^[11]。满江红体内的固氮蓝细菌 (*Cyanobacterium*) 通过固氮酶将氮气转化为可被利用的氨,供植物生长发育,植物固氮酶极易被氧化,其活性直接决定着满江红的供氮能力^[12-13],显著影响满江红参与稻田氮循环^[14]。云南元阳梯田紫外辐射背景值高,梯田不施加化肥,依靠满江红等还田维持稻田氮循环^[15],这为研究 UV-B 辐射和氮素复合作用的影响提供上佳的试验材料。因此,以元阳梯田稻田满江红为研究材料,UV-B 辐射和氮素作为影响因素,在项目组前期研究的基础上,基于元阳梯田的地域特点,研究 UV-B 辐射和施氮单独及复合作用对满江红生长、矿质营养和抗氧化生理的影响,为认识元阳梯田满江红对 UV-B 辐射与氮素养分的生理响应特征提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选取云南元阳梯田水稻生长期 (5—6 月) 自然漂浮生长的满江红植株,带回试验室用蒸馏水冲洗数次,去除表面多余泥土和杂质,备用。

1.2 试验设计

光源设置: $5.0 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ UV-B 辐射强度,采用李元等^[16]建立的方法在试验小区水面垂直距离 40 cm 处悬挂 UV-B 灯管 (光谱为 280~315 nm),灯管长 1.2 m,间距 30 cm。自然光对照组只悬挂灯架不供应灯管。光源和培养液设置见表 1,其中氮含量 $0 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理采用无氮霍格兰营养液^[17],氮含量 $0.06 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ 的处理采用 30% 霍格兰营养液^[18]。

表 1 试验处理

Table 1 Experiment settings

处理 Treatment	UV-B 辐射强度 UV-B radiation intensity/ $(\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2})$	N 含量 Nitrogen content/ $(\text{g} \cdot \text{L}^{-1})$
CK	0	0
UV-B	5.0	0
N	0	0.06
UV-B+N	5.0	0.06

将备用满江红随机接种至矩形塑料培养盆 (31 cm×24 cm×11 cm) 中连续水培 18 d,接种量为水面面积的 1/10,约 3.0 g,每 3 d 定量添加 100 mL 蒸馏水补充蒸发量,共 4 组处理,每组处理 5 个重复,共 20 个小区。UV-B 辐照时间为 9:30—17:30 (光暗周期为 8 h: 16 h),大棚培养温度 (24 ± 4) °C,相对湿度 50%~70%。根据预试验结果,在第 12 天时,CK 处理满江红长满试验小区水面,因此,统一将采样时间定为第 12 天。

1.3 生物量测定及生长系数计算

采用鲜质量称量法,每3 d取出全萍过40目筛,用纸吸干表面水分后称取鲜质量,称完后放回。按照公式(1)计算生长系数(K)^[19]:

$$K=(\ln W-\ln W_0)/t \quad (1)$$

式中: W_0 是初始放萍量,g; W 是实际萍体的鲜质量,g; t 为间隔天数,d。

1.4 植株矿质营养元素测定

培养12 d时取样,于105℃杀青30 min,70℃烘干24 h至恒质量。采用凯氏定氮法测定总氮含量,钼锑抗比色法测定全磷含量,火焰原子吸收分光光度法测定总钙、总镁含量^[20]。

1.5 光合色素的测定

取鲜萍2 g去根洗净,加入95%乙醇5 mL,冰浴研磨至匀浆,转移至离心管。于转速20 000 r·min⁻¹离心10 min。取上清液在分光光度计波长665、649 nm和470 nm处测定吸光度。参照文献[20]计算叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素的含量。

1.6 抗氧化物质和酶的测定

取鲜萍2 g加入2 mL的PBS提取缓冲液[0.04 mol·L⁻¹ Na₂HPO₄, 0.06 mol·L⁻¹ NaH₂PO₄, 0.1% (V/V) Triton X-100, 1 mol·L⁻¹ NaCl, 10 g·L⁻¹ PVPP, pH: 7.0],在冰浴中研磨成匀浆。将匀浆移入离心管,另加1 mL的提取缓冲液,清洗研钵后也并入离心管中,混匀后于8 000 r·min⁻¹离心15 min。取上清液置于分光光度计测定过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、丙二醛(MDA)、谷胱甘肽还原酶(GR)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸(AsA)吸光度,具体波长和

计算公式参照南京建成生物工程研究所SOD、POD、MDA、CAT和总抗氧化能力(FRAP法)测定试剂盒说明书。

取鲜萍1 g,在冰浴中研磨成匀浆,加入含1%盐酸的甲醇溶液,提取24 h,取0.5 mL提取液,用蒸馏水定容至25 mL,在紫外分光光度计280、325 nm处测定吸光度,计算总酚含量,在305 nm处测定吸光度,计算类黄酮含量^[21]。

1.7 统计分析

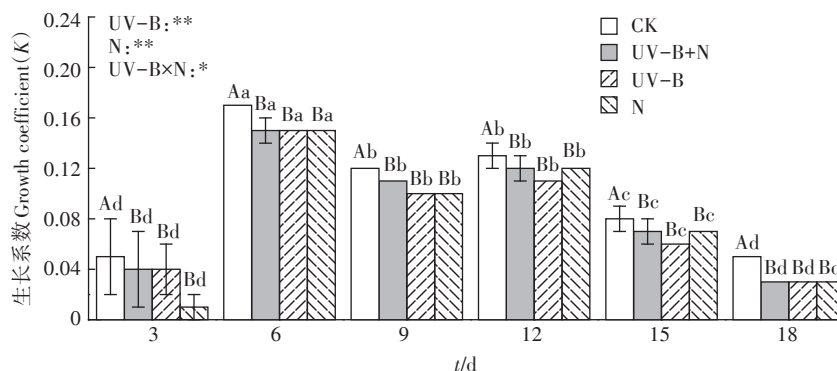
试验结果以平均值±标准差(Mean±SD)来表示,用SPSS 12.0统计软件对试验数据进行双因素方差分析和最小显著差法(LSD)显著性检验,显著性水平 $\alpha=0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 UV-B辐射和施氮对满江红生长的影响

由图1可知,以3 g的初始放萍量记录连续水培18 d的生长系数的变化。UV-B辐射和N处理导致满江红的生长速率在1~18 d内均低于CK,在培养6 d时生长系数最高,9 d时和12 d时生长速率无显著差异,18 d时生长速率最低。CK处理的满江红平均生长系数为0.102,UV-B+N、UV-B和N处理的平均生长系数低于CK处理,分别为0.085、0.082和0.080。UV-B+N、UV-B、N处理在各时期的 K 值均显著低于CK处理,UV-B+N、UV-B和N处理在各时期 K 值无显著差异。双因素分析表明,UV-B辐射处理、N处理对满江红生长系数有极显著影响,且两者存在交互作用。

由图2可知,以3 g的初始放萍量记录连续水培



不同大写字母代表同一时期不同处理之间差异显著($P<0.05$);不同小写字母代表同一处理不同时期差异显著($P<0.05$)。

ns及*、**分别表示交互作用不显著及 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 水平显著($n=4$)。下同

Different uppercase letters indicate significant differences among different treatments during the same period ($P<0.05$); The lowercase letters indicate significant differences for the same treatment at the different period. ns, * and ** indicate effect of no significant, significant at 0.05 and 0.01 levels ($n=4$) respectively. The same below

图1 UV-B辐射和施氮对满江红生长系数(K)的影响

Figure 1 Effects of UV-B radiation and nitrogen application on growth coefficient (K) of *Azolla*

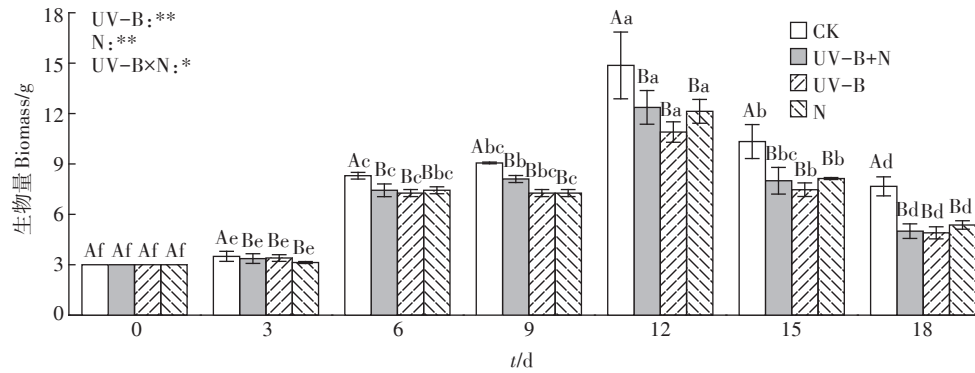


图2 UV-B辐射和施氮对满江红生物量的影响

Figure 2 Effects of UV-B radiation and nitrogen application on biomass of *Azolla*

18 d的生物量变化。UV-B+N处理、UV-B辐射处理、N处理在培养18 d时满江红生物量均显著低于CK, UV-B+N处理在培养9、12、15、18 d时生物量下降,降幅分别为10.6%、16.8%、22.6%、34.8%。UV-B处理在9、12、15、18 d时生物量下降,降幅分别为19.8%、26.7%、27.7%、36.1%。N处理在9、12、15、18 d时生物量下降,降幅分别为19.8%、18.4%、21.3%、30.0%。四组处理均在培养12 d时生物量最高。UV-B+N、UV-B、N处理在3~18 d的生物量均显著低于CK处理, UV-B+N、UV-B和N处理在各时期生物量无显著差异。双因素分析表明,UV-B辐射处理、N处理对满江红生物量有极显著影响,且两者存在交互作用。

2.2 UV-B辐射和施氮对满江红矿质营养元素含量的影响

与CK相比,UV-B+N、UV-B、N处理均显著增加了满江红N含量,增幅分别为156.8%、136.1%、33.7%;UV-B+N处理和N处理显著降低满江红的P、Mg、Ca含量,降幅分别为20.8%、38.5%、37.1%和

4.2%、36.0%、37.5%。双因素分析表明,UV-B、N处理对满江红N、Mg、Ca含量有极显著影响,且两者存在交互作用。UV-B处理对K含量没有显著影响,三组处理均对满江红N含量影响显著,且有交互作用。可知UV-B+N、UV-B辐射、N处理均使满江红的N含量增加,Mg、Ca含量减少(表2)。

2.3 UV-B辐射和施氮对满江红光合色素含量的影响

与CK相比,UV-B+N处理显著降低了叶绿素a、类胡萝卜素含量,降幅分别为21.9%、43.6%。UV-B处理显著降低了叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素含量,降幅分别为21.1%、37.3%、41.0%。N处理显著降低了类胡萝卜素含量,降幅为41.0%。UV-B辐射条件下叶绿素b含量的降幅大于叶绿素a的降幅。双因素方差分析表明,UV-B处理、N处理对叶绿素a和类胡萝卜素含量有极显著影响,且具有交互作用(表3)。

2.4 UV-B辐射和施氮对满江红抗氧化物质含量的影响

与CK相比,UV-B+N处理显著增加了总酚的含量,增幅为160.2%。UV-B辐射使满江红总酚和

表2 UV-B辐射和施氮对满江红矿质营养元素含量的影响($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)

Table 2 Effects of UV-B radiation and nitrogen application on the content of nutrients of *Azolla* ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)

处理 Treatment	氮 N	磷 P	钾 K	镁 Mg	钙 Ca
UV-B+N	4.34±0.81a	0.19±0.03b	0.13±0.01b	1.76±0.06b	4.61±0.48b
UV-B	3.99±0.46a	0.28±0.03a	0.16±0.02a	1.97±0.07b	4.73±0.27b
N	2.26±0.27b	0.23±0.03ab	0.12±0.03ab	1.93±0.07b	4.58±0.45b
CK	1.69±0.23c	0.24±0.03a	0.16±0.04a	2.86±0.51a	7.33±0.95a
双因素分析 Two way ANOVA analysis(P)					
UV-B	**	ns	ns	**	**
N	**	**	ns	**	**
UV-B+N	**	*	ns	*	**

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$);ns、*和**分别表示影响不显著、显著和极显著($n=4$)。下同。

Note: The different lowercase letters in a column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$); ns, * and ** indicate effect of no significant, significant at 0.05 and 0.01 levels ($n=4$) respectively. The same below.

表3 UV-B辐射和施氮对满江红光合色素含量的影响(mg·g⁻¹)

Table 3 Effects of UV-B radiation and nitrogen application on photosynthetic pigment content of *Azolla* (mg·g⁻¹)

处理 Treatment	叶绿素a Chl a	叶绿素b Chl b	类胡萝卜素 Carotenoid
UV-B+N	0.50±0.05b	0.18±0.03bc	0.22±0.03b
UV-B	0.51±0.05b	0.15±0.07c	0.23±0.04b
N	0.68±0.04a	0.26±0.03a	0.23±0.03b
CK	0.64±0.04a	0.24±0.04ab	0.39±0.04a
双因素分析 Two way ANOVA analysis(P)			
UV-B	**	ns	**
N	**	ns	**
UV-B+N	*	ns	**

MDA含量显著增加86.7%、69.5%,使AsA、类黄酮含量显著降低16.6%、57.8%。N处理显著增加了AsA含量,增幅为14.7%。双因素方差分析表明,UV-B处理和N处理对MDA、AsA、类黄酮含量有显著影响,且对总酚、类黄酮含量的影响具有交互作用。三组处理均导致MDA含量显著增加(表4)。

表4 UV-B辐射和施氮对满江红丙二醛与抗氧化物质含量的影响

Table 4 Effects of UV-B radiation and nitrogen application on MDA and oxidation product content of *Azolla*

处理 Treatment	丙二醛 MDA/ (nmol·g ⁻¹)	抗坏血酸 AsA/ (mg·g ⁻¹)	总酚 Phenol/ (mg·g ⁻¹)	类黄酮 Flavonoid/ (mg·g ⁻¹)
UV-B+N	48.74±6.29a	8.38±0.43c	2.16±0.28a	1.36±0.15b
UV-B	44.43±5.63ab	9.17±0.16c	1.55±0.12b	0.94±0.07c
N	40.18±5.42b	12.62±0.60a	0.86±0.17c	1.25±0.21bc
CK	26.22±2.68c	11.00±1.00b	0.83±0.22c	2.23±0.35a
双因素分析 Two way ANOVA analysis(P)				
UV-B	**	**	**	**
N	**	ns	**	*
UV-B+N	ns	**	*	**

表5 UV-B辐射和施氮对满江红抗氧化酶的影响

Table 5 Effects of UV-B radiation and nitrogen application on antioxidant enzymes of *Azolla*

处理 Treatment	超氧化物歧化酶 SOD/(U·g ⁻¹)	过氧化物酶 POD/(U·g ⁻¹)	过氧化氢酶 CAT/(U·g ⁻¹)	谷胱甘肽还原酶 GR/(nmol·g ⁻¹)	总抗氧化能力 Total antioxidant capacity/(μmol·g ⁻¹)
UV-B+N	88.37±12.46a	814.38±56.10b	569.30±46.55a	48.74±6.29a	0.43±0.11c
UV-B	96.58±13.62a	620.32±53.70b	604.86±63.80a	44.43±5.63ab	1.17±0.03a
N	95.15±15.13a	626.28±57.22b	557.91±45.62a	40.18±5.42b	0.71±0.04b
CK	33.39±3.98b	886.88±44.46a	528.31±47.46a	26.22±2.68c	0.39±0.02c
双因素分析 Two way ANOVA analysis(P)					
UV-B	**	**	ns	**	**
N	**	**	ns	**	**
UV-B+N	**	**	ns	ns	**

2.5 UV-B辐射和施氮对满江红抗氧化酶的影响

与CK相比,UV-B+N、UV-B辐射、N处理均显著增加SOD活性,增幅为164.7%、189.3%、185.0%。POD活性显著降低,降幅分别为8.17%、30.1%、29.4%,使GR活性显著增加85.9%、69.5%、53.2%,对CAT活性无显著影响。UV-B辐射处理的总抗氧化能力是CK的3倍,N处理使满江红总抗氧化能力显著提升82.1%。双因素方差分析表明,UV-B处理和N处理对总抗氧化能力和SOD、POD、GR活性有显著影响,且具有交互作用(表5)。

2.6 相关性分析

相关性分析结果(表6)显示,UV-B辐射和N处理的满江红生物量与类胡萝卜素、类黄酮含量呈显著正相关,与总氮、总酚含量呈极显著负相关,与MDA含量呈显著负相关。满江红总氮含量与AsA含量呈极显著负相关,与类黄酮含量呈显著负相关,与MDA、总酚含量呈极显著正相关。满江红总抗氧化能力与AsA含量呈显著负相关,与总酚含量呈极显著

表6 满江红生物量、总氮含量与抗氧化物质及光合色素含量的相关性分析

Table 6 Correlation between biomass, total nitrogen, oxidation products and photosynthetic pigment of *Azolla*

项目 Item	生物量 Biomass	总氮 TN	总抗氧化能力 Total antioxidant capacity
总氮TN	-0.857**	1	0.393
抗坏血酸AsA	0.831	-0.847**	-0.585*
丙二醛MDA	-0.595*	0.648**	0.194
类胡萝卜素Carotenoid	0.624**	-0.432	0.022
类黄酮Flavonoid	0.542*	-0.538*	0.295
总酚Phenol	-0.841**	0.835**	0.636**

注:*表示显著相关(P<0.05),**表示极显著相关(P<0.01),n=12。
Note: * means significant correlation (P<0.05), ** means extremely significant correlation (P<0.01), n=12.

正相关。

3 讨论

3.1 满江红生长对 UV-B 辐射响应的机理

生物量是所有生理、生化和生长因子的长期积累响应^[2]。UV-B 辐射抑制植物的生长发育及生物量^[22]。本研究中,UV-B 辐射($5.0 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$)处理使满江红的生长速率和生物量都低于对照组,在培养 6~12 d 生长速率呈负增长,生长系数下降,表明 UV-B 辐射缩短了满江红的生长周期,这与 PRASAD 等^[23]的研究结果一致。N 处理导致满江红磷、钾含量显著减少,而 UV-B 辐射处理与 CK 无显著差异,可能施氮会对满江红磷脂、磷酸合成和渗透压调节过程造成不利影响^[24],这与试验中观察到的满江红变黄和叶片萎缩的现象一致。UV-B+N、UV-B、N 处理均导致满江红钙、镁含量显著减少,这可能是满江红的应激反应,不利于满江红叶绿素的合成。UV-B+N、UV-B、N 处理均导致氮含量显著增加,该结果与大多数研究不同,满江红氮含量与根部吸收作用和生物固氮作用有直接关系,是由于 UV-B 辐射和施氮促进了满江红的氮吸收或固氮作用,这与满江红品种以及施氮量和时间有关。根部吸收和生物固氮过程与满江红氮代谢过程有关。

生长在不同氮浓度条件下的植物叶片光合作用对 UV-B 辐射的响应程度不同^[25],本试验中 UV-B、UV-B+N 处理显著减少满江红光合色素含量,N 处理下光合色素含量无显著变化,叶绿素 a/b 发生变化,使叶绿体的膜发生氧化作用,破坏叶绿体的膜结构^[26]。本试验中施氮未能缓解这些损伤,这可能与满江红生育期和 UV-B 辐射强度有关。综上,UV-B 辐射导致满江红矿质营养元素含量的变化,使满江红基础生理代谢受阻^[27],同时光合作用可能受到抑制,施氮未能缓解 UV-B 辐射给植物带来的损伤,最终导致生物量下降。

3.2 满江红抗氧化代谢对 UV-B 辐射响应的机理

UV-B 辐射对满江红最重要的影响是诱导其产生过量活性氧(ROS)进而损伤质膜。同时,UV-B 辐射也会激活植物体内的两类抗氧化机制^[28]:一种是抗坏血酸(AsA)、类胡萝卜素、酮类、酚类等抗氧化物质的非酶促反应,另一种是 SOD、CAT、POD 和 GR 的酶促反应。这些抗氧化酶和物质相互协调、相互作用,以缓解 UV-B 辐射给植物带来的损伤^[29]。

MDA 是植物过氧化的最终产物之一,它间接反

映了生物膜受损伤程度。本研究发现,与 CK 相比,UV-B+N、UV-B、N 处理的 MDA 含量均显著上升,且与生物量呈显著负相关,与总氮含量呈极显著正相关,这与相关研究结果^[30]一致,满江红生物量下降与质膜受损程度有关。本研究中 UV-B、UV-B+N 处理导致总酚含量显著增加,这与大多数研究相同,是满江红抗性的表现。而 N 处理导致 AsA 含量显著增加,AsA 与总氮、总抗氧化能力呈显著负相关,与生物量无显著相关性,AsA 与谷胱甘肽(GSH)、GR 等物质协同作用形成抗坏血酸-谷胱甘肽循环,可以清除 ROS,UV-B+N、UV-B、N 处理均导致 GR 活性显著增加,GR 能有效维持 AsA-GSH 循环,但这不仅需要 GR,还需要 GSH 底物合成^[31]。AsA-GSH 循环过程较复杂,要解释 AsA 在 N 处理下的含量增加还需进一步对该循环的其他物质和酶进行研究。UV-B+N、UV-B、N 处理均显著减少类黄酮的含量,类黄酮含量与生物量呈显著正相关,与总氮含量显著负相关,这可能是由于 UV-B 辐射诱导产生的 ROS 超出了满江红活性氧清除能力,对满江红叶片造成了进一步损伤。

SOD 在氧化应激防御中起核心作用,其作用是将 O_2^- 转化为 O_2 和 H_2O_2 ,CAT 能催化 H_2O_2 ,其转化率高,UV-B 辐射对 CAT 活性的影响取决于其强度和持续时间^[32]。与其他类似研究相同^[33],UV-B 辐射和施氮均导致满江红体内 SOD、GR 活性提高,SOD 活性的显著增强可能会导致满江红 O_2^- 转化为 O_2 和 H_2O_2 的转化率过高,部分 H_2O_2 可能会在体内累积。与大多数研究不同,本研究中 UV-B、N 处理的满江红 POD 活性显著下降,可能与满江红 POD 对 UV-B 辐射的敏感度有关^[34]。一方面,UV-B 辐射激发了满江红的抗氧化代谢,使总酚含量显著增加,且施氮增加 AsA 含量,一定程度提升了满江红抗氧化能力。另一方面,SOD 活性的提高程度可能超过了 POD、CAT 对 H_2O_2 的转化率,导致 H_2O_2 累积并造成氧化损伤^[35],同时 MDA 含量的显著上升也说明满江红受到了氧化损伤。

综上,UV-B 辐射引起了满江红的氧化应激反应, H_2O_2 、 $-\text{OH}$ 和 O_2 可能在满江红体内累积,UV-B+N 处理对两种抗氧化机制都有所激发,总抗氧化能力显著提高;UV-B 辐射提高满江红抗氧化酶活性;施氮增加 AsA 含量,总抗氧化能力显著增强,植物抗性增强;UV-B+N、UV-B、N 处理可能均导致满江红质膜不同程度的损伤,而满江红抗氧化物质的含量增加利于其对生物量的累积,抗氧化酶活性的提高有利于其总

抗氧化能力增强。满江红总氮含量与MDA含量显著正相关,推测满江红的氮累积可能是由浓缩效应造成的。UV-B辐射增强和施氮对满江红抗氧化机制的影响较复杂,还需进一步研究。

4 结论

(1)UV-B辐射和施氮处理均显著增加满江红氮含量,均显著降低钙、镁含量,对钾含量无显著影响。UV-B辐射和UV-B辐射+施氮处理使叶绿素a和类胡萝卜素含量显著下降。

(2)UV-B辐射处理使满江红MDA、总酚的含量增加,SOD、GR活性提高。施氮处理显著增加AsA含量,UV-B辐射、施氮处理均使满江红总抗氧化能力显著提升。

(3)UV-B辐射和施氮抑制满江红生长速率,降低其生物量,施氮未能缓解因氧化损伤造成的生长速率下降和生物量减少。

参考文献:

- [1] WILLIAMSON C E, ZEPP R G, LUCAS R M, et al. Solar ultraviolet radiation in a changing climate[J]. *Nature Climate Change*, 2014, 4(6): 434-441.
- [2] QIAN C, CHEN Z, 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.
- [3] REHMAN H U, ALHARBY H F, BAMAGOOS A A, et al. Sequenced application of glutathione as an antioxidant with an organic biostimulant improves physiological and metabolic adaptation to salinity in wheat[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2021, 158(1): 43-52.
- [4] EMILIANI J, GROTEWOLD E, FERREYRA M, et al. Flavonols protect arabidopsis plants against UV-B deleterious effects[J]. *Molecular Plant*, 2013, 6(4): 1376-1379.
- [5] JORDAN B R, JORDAN B R. Review: Molecular response of plant cells to UV-B stress[J]. *Functional Plant Biology*, 2002, 29(8): 909-916.
- [6] NITHIA S, SHANTHI N, KULANDAIVELU G. Different responses to UV-B enhanced solar radiation in radish and carrot[J]. *Photosynthetica*, 2005, 43(2): 307-311.
- [7] MOKHELE B, ZHAN X J, YANG G Z, et al. Nitrogen assimilation in crop plants and its affecting factors[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2012, 92(3): 399-405.
- [8] SOLHEIM B, ZIELKE M, BJERKE J W, et al. Effects of enhanced UV-B radiation on nitrogen fixation in Arctic ecosystems[J]. *Plant Ecology*, 2006, 182(1/2): 109-118.
- [9] SOBRINO C, MONTERO O, LUBIÁN L. UV-B radiation increases cell permeability and damages nitrogen incorporation mechanisms in *Nannochloropsis gaditana*[J]. *Aquatic Sciences*, 2004, 66(4): 421-429.
- [10] 姬静, 祖艳群, 李元. 增强 UV-B 辐射和氮素互作对植物生长代谢影响的研究进展[J]. 西北植物学报, 2010, 30(2): 422-428.
- [11] JI J, ZU Y Q, LI Y. Research progress of interaction effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on growth and metabolism of plants[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30(2): 422-428.
- [12] LUMPKIN T A, PLUCKNETT D L. *Azolla*: Botany, physiology, and use as a green manure[J]. *Economic Botany*, 1980, 34(2): 111-153.
- [13] BROUWER P, VAN DER WERF A, SCHLUEPMANN H, et al. Lipid yield and composition of *Azolla filiculoides* and the implications for biodiesel production[J]. *BioEnergy Research*, 2016, 9(1): 369-377.
- [14] SADEGHI R, ZARKAMI R, SABETRAFTAR K, et al. A review of some ecological factors affecting the growth of *Azolla* spp.[J]. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 2013, 11(1): 65-76.
- [15] CASTRO R, NOVO R, CASTRO R I. Influence of *Azolla-anabaena* symbiosis on rice (*Oryza sativa* L.) crop as a nutritional alternative[J]. *Cultivos Tropicales*, 2003, 24(3): 77-82.
- [16] 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, 27(3): 33-44.
- [17] YAN H Q, LI Q. Study on naturalist Hani's rice cultivation and its sustainable development[J]. *Agricultural History of China*, 2008, 27(3): 33-44.
- [18] 李元, 岳明. 紫外辐射生态学[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2000.
- [19] LI Y, YUE M. Ultraviolet radiation ecology[M]. Beijing: *China Environmental Science Press*, 2000.
- [20] 陈坚. 满江红在不同培养条件下的生产性能及其与营养成分变化的关系[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(4): 467-472.
- [21] CHEN J. Study on *Azolla* productivity and its relation to the change of several nutrients in different liquid media[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2003, 9(4): 467-472.
- [22] ZULKEFLI N S, HWANG S J. Heterocyst development and diazotrophic growth of *Anabaena variabilis* under different nitrogen availability [J]. *Life*, 2020, 10(11): 279-281.
- [23] JAMPEETONG A, BRIX H. Nitrogen nutrition of *Salvinia natans*: Effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate[J]. *Aquatic Botany*, 2009, 90(1): 67-73.
- [24] LONG A M, CHEN S Y, ZHOU W H, et al. Distribution of nutrients, dissolved oxygen, pH and Chl a and their relationships in northern South China Sea[J]. *Marine Pollution Bulletin*, 2006, 25(5): 9-16.
- [25] HEIM K E, TAGLIAFERRO A R, BOBILYA D J. Flavonoid antioxidants: Chemistry, metabolism and structure-activity relationships[J]. *The Journal of Nutritional Biochemistry*, 2002, 13(10): 572-584.
- [26] REDDY K R, SINGH S K, KOTI S, et al. Quantifying the effects of corn growth and physiological responses to ultraviolet-B radiation for modeling[J]. *Agronomy Journal*, 2013, 105(5): 1367-1377.
- [27] PRASAD S M, KUMAR S, PARIHAR P, et al. Interactive effects of herbicide and enhanced UV-B on growth, oxidative damage and the ascorbate-glutathione cycle in two *Azolla* species[J]. *Ecotoxicology & Environmental Safety*, 2016, 133(10): 341-349.
- [28] JAYAKUMAR M, EYINI M, LINGAKUMAR K, et al. Effects of enhanced ultraviolet-B (280-320 nm) radiation on growth and photosynthetic activities in aquatic fern *Azolla Microphylla* Kaulf[J]. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 85-89.

- [25] MASOOD A, ZEESHAN M, ABRAHAM G. Response of growth and antioxidant enzymes in *Azolla* plants (*Azolla pinnata* and *Azolla filiculoides*) exposed to UV-B[J]. *Acta Biologica Hungarica*, 2008, 59(2): 247–258.
- [26] HAN T, SINHA R P, et al. UV-A/blue light-induced reactivation of photosynthesis in UV-B irradiated cyanobacterium, *Anabaena* sp.[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(11): 1403–1413.
- [27] IBRAHIM M M, MOSTAFA E M. UV-B Effect on constituents of *Azolla caroliniana*[J]. *Zeitschrift Für Naturforschung C*, 2007, 62(3/4): 246–252.
- [28] 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.
- [29] SINGH G, BABELE P K, SINHA R P, et al. Enzymatic and non-enzymatic defense mechanisms against ultraviolet-B radiation in two *Anabaena* species[J]. *Process Biochemistry*, 2013, 48(5/6): 796–802.
- [30] SOOD A, PABBI S, UNİYAL P L. Effects of paraquat on lipid peroxidation and antioxidant enzymes in aquatic fern *Azolla microphylla*[J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2011, 58(4): 667–673.
- [31] CUYPERS A, VANGRONSVELD J, CLIJSTERS H. The redox status of plant cells (AsA and GSH) is sensitive to zinc imposed oxidative stress in roots and primary leaves of *Phaseolus vulgaris*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2001, 39(7): 657–664.
- [32] LI Y L, LIU Y, ZHANG J. Advances in the research on the AsA-GSH cycle in horticultural crops[J]. *Frontiers of Agriculture in China*, 2010, 4(1): 84–90.
- [33] SMITH J L, DAVID J B, PETER B. Shoot dry weight, chlorophyll and UV-B-absorbing compounds as indicators of a plant's sensitivity to UV-B radiation[J]. *Annals of Botany*, 2000, 86(6): 1057–1063.
- [34] COURCELLE J, KHODURSKY A, PETER B, et al. Comparative gene expression profiles following UV exposure in wild-type and SOS-deficient *Escherichia coli*[J]. *Genetics*, 2001, 158(1): 41–64.
- [35] QUESADA A, MOUGET J L, VINCENT W F. Growth of *Antarctic cyanobacteria* under ultraviolet radiation: UVA counteracts UVB inhibition[J]. *Journal of Phycology*, 2010, 31(2): 242–248.