

文章编号:1000-8551(2020)05-0913-08

增强 UV-B 辐射对光氧化水稻 812HS 光合特性和生长的影响

王林叶¹ 吉冰璇¹ 曾彦达² 张启军² 张美萍^{1,*} 吕川根^{2,*}

(¹山西师范大学生命科学学院,山西 临汾 041004;²江苏省农业科学院粮食作物研究所,江苏 南京 210014)

摘要:为了解光氧化水稻的光合特性对 UV-B 辐射的反应,以籼稻两用不育系 812S(野生型)及其光氧化突变株系 812HS 为材料,在自然条件下,采用 $40 \text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 剂量的 UV-B 增强辐射处理植株 65 d,分别在幼苗期、分蘖期、拔节期、抽穗期、灌浆期进行相关生理指标检测和分析。结果表明,与自然光照条件相比,增强 UV-B 辐射使 812HS 的分蘖数和有效分蘖数减少,植株矮化,但对其生长抑制程度弱于普通水稻;812HS 的叶绿素含量在分蘖期显著降低,但降低幅度低于普通水稻,抽穗期后叶绿素含量显著增加,尤其是在灌浆期,812HS 叶绿体含量的增加幅度较普通水稻极显著多出 34.3 个百分点。增强 UV-B 辐射处理后,812HS 的 PS II 原初光转化效率(F_v/F_m)在分蘖期的提高幅度比普通水稻大,而在拔节期和灌浆期则明显低于普通水稻。PS II 失活的原因是质体醌 PQs 和 PSI 蛋白复合体对 UV-B 辐射敏感,电子从 Q_A^- 向 Q_B^- 传递过程受阻,致使快还原型库 PQ 受影响,说明增强 UV-B 辐射会抑制水稻的光合作用和生长,但对光氧化水稻 812HS 的抑制效应弱于普通水稻。本研究结果对于深入了解水稻的光氧化知识和丰富水稻栽培生理知识具有积极意义。

关键词:水稻; UV-B 辐射; 农艺性状; 光氧化; 光合作用

DOI:10.11869/j.issn.100-8551.2020.05.0913

人类大量使用氯氟烃等物质使大气的臭氧层逐渐变薄,到达地面的 UV-B (280~320 nm) 辐射增强,对人类活动、动植物和微生物生长造成了严重影响^[1-4]。增强 UV-B 辐射会造成植物的 DNA 损伤^[5-7]、生理生化过程发生紊乱^[8-12]、生长受阻并最终降低产量^[13-16]。光氧化现象在水稻中普遍存在,早稻苗期长期处于低温阴雨天气之后突然转晴,或者生育后期长期阴雨天气后突然转晴,亦或晚稻生育后期遭遇冷空气侵袭后转晴,这类天气都极易引发水稻光氧化现象^[17]。水稻发生光氧化会导致叶片失绿(黄化)甚至死亡,从而影响稻谷产量^[18]。水稻光氧化突变体 812HS 来源于一个普通水稻不育系 812S(野生型),两者农艺性状基本相同,在幼苗期两者的叶色表型基本无差异,但在低温寡照的江南梅雨季节过后、田间自然光照明显增强的情况下,812HS 的叶片表现出明显的失绿现象,其野生型 812S 的表型

并无明显变化,而在光强中等或较弱时,812HS 的整体叶色又可恢复为正常绿色^[19]。研究表明,812HS 是研究水稻叶片光氧化特性的好材料,其光氧化特性由一个新基因 *LPO* 控制^[20]。812HS 的光氧化现象由强光引起,增强 UV-B 辐射是否会加剧对 812HS 或其他光氧化水稻叶色表型的影响,影响程度是否强于普通水稻等,目前鲜见相关报道。因此,本试验以 812HS 为材料,以其野生型 812S 代表普通水稻,研究 UV-B 增强辐射对 812HS 的光合生理及生长的影响,旨在为水稻光氧化现象研究提供新的理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及其培养

以水稻光氧化株系 812HS(突变体)为试验材料,

收稿日期:2019-02-18 接受日期:2019-05-04

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31671663)

作者简介:王林叶,女,主要从事水稻遗传育种研究。E-mail:460192162@qq.com

* 通讯作者:张美萍,女,教授,主要从事作物抗逆分子生物学研究。E-mail:Zhangmp2006@163.com

吕川根,男,研究员,主要从事水稻遗传育种学研究。E-mail:lvchuangen@sina.com

以其野生型 812S 代表普通水稻(对照)。于 2018 年 5-8 月在江苏省农业科学院粮食作物研究所(32°03'N、118°47'E)进行盆栽试验。盆钵直径 20 cm,高 25 cm。水稻种子经浸种、催芽后直播于盆钵,每个处理重复 6 次(盆)。三叶期留取生长状况基本一致的幼苗,每盆 3 穴,每穴 1 苗,采用常规水肥管理。

1.2 辐射处理

设置 2 个处理组,即增强 UV-B 辐射处理和自然光对照。增强 UV-B 辐射下生长的 812HS 记为 L1,812S 记为 L2。自然光条件下生长的相应对照 812HS 记为 CK1,812S 记为 CK2。在室外自然条件下,将 UV-B 灯管等距离水平悬挂于水稻植株上方,通过调节 UV-B 灯架与植株顶端间的距离来控制辐射剂量,采用 $40 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 剂量[相当于增强本地自然光中 UV-B 辐射量的 40%左右,用 XP-4000 紫外强度计(上海遂欧仪器有限公司)核定]的 UV-B 辐射处理,每天白天处理 9 h(阴雨天除外),共计处理 65 d。

1.3 水稻各项指标的测定方法

1.3.1 叶绿素含量的测定 分别于幼苗期、分蘖期、拔节期、抽穗期、灌浆期使用 SPAD-502Plus SPAD 仪(常州德图精密仪器有限公司)测定距叶尖三分之一处的叶绿素含量。每个处理测定 10 张叶片,取平均值。

1.3.2 灌浆期叶绿素合成代谢中间产物

1.3.2.1 5-基乙酰丙酸含量的测定 参照王凌健等^[21]的方法并略加改动。准确称取 0.5 g 叶片并用液氮研磨,按照 1:5 的体积比加入 4%三氯乙酸充分研磨成浆并定容至 20 mL,8 000×g 离心 5 min;取 1 mL 上清液加入 0.5 mL 1 mol·L⁻¹醋酸钠和 50 μL 乙酰丙酮,充分摇匀后 100℃水浴 10 min,放置室温冷却后于 8 000×g 离心 5 min,取 1.5 mL 上清液加入 1.5 mL Ehrlich-Hg 显色剂(取 2 g 对-二甲氨基苯甲醛加入 60 mL 冰醋酸,再加入 16 mL 高氯酸,用冰醋酸定容至 100 mL,最后加入 0.3 g 氯化汞),暗处理 15 min 后用 GS54 紫外可见分光光度计(上海棱光技术有限公司)测定 553 nm 波长处的 OD 值。5-基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid,ALA)含量以 553 nm 的消光系数 $7.2 \times 10^4 \text{ L} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ 计算。

1.3.2.2 胆色素原含量的测定 参照 Bogorad^[22]的方法。称取 0.5 g 叶片,用液氮充分研磨,加入 5 mL 缓冲液(0.1 mol·L⁻¹ EDTA、0.6 mol·L⁻¹ Tris, pH 值 8.2),于 12 000×g 条件下离心 10 min。取上清液 2 mL,加入 2 mL Ehrlich-Hg 显色剂,暗处理 15 min 后用紫外可见分光光度计测定 553 nm 波长处的 OD 值。胆色素原(porphobilinogen,PBG)含量以 553 nm 的消

光系数 $6.1 \times 10^4 \text{ L} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ 计算。

1.3.2.3 尿卟啉原 III 含量的测定 参照 Bogorad^[22]的方法。称取 1 g 叶片,加入液氮研磨后再加入 10 mL 0.067 mol·L⁻¹ PBS 缓冲液(pH 值 6.8)研磨成浆,12 000 ×g 离心 10 min。吸取 5 mL 上清液,加入 0.25 mL 1% Na₂S₂O₃,漩涡震荡并用强光照射 20 min,然后用 1 mol·L⁻¹ 冰醋酸调节 pH 值至 3.5,用 8 mL 乙醚反复萃取 3 次,测定水相在 405.5 nm 波长处的 OD 值;乙醚萃取液合并后用 3 mL 0.1 mol·L⁻¹ 盐酸萃取,测定盐酸相在 395.5 nm 处的 OD 值。尿卟啉原 III(urogen III)含量以消光系数 $5.48 \times 10^5 \text{ L} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$ 计算。

1.3.2.4 原卟啉 IX、镁原卟啉 IX 和原脱植基叶绿素含量的测定 参照 Hodgins 等^[23]的方法。准确称取 0.3 g 叶片,加入 25 mL 80%碱性丙酮,充分研磨后于 4℃条件下 15 000×g 离心 15 min,吸取上清液后分别在 575、590 和 628 nm 波长处测定 OD 值。原卟啉 IX(Proto IX)、镁原卟啉 IX(Mg-Proto IX)和原脱植基叶绿素(Pchlide)含量计算公式如下:

$$\text{Proto IX 含量} = 0.18016 \times A_{575} - 0.04036 \times A_{628} - 0.04515 \times A_{590}$$

$$\text{Mg-Proto IX 含量} = 0.06077 \times A_{590} - 0.01937 \times A_{575} - 0.003423 \times A_{628}$$

$$\text{Pchlide 含量} = 0.03563 \times A_{628} + 0.007225 \times A_{590} - 0.02955 \times A_{575}$$

1.3.3 叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的测定 按照 Strasser 等^[24]的方法,使用 HandyPEA 连续激发式荧光仪(Hansatech,英国)测量叶绿素 a 荧光诱导动力学参数。用夹子夹住水稻叶片,暗处理 20 min 后用光量子为 $3000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的饱和红闪光照射,仪器自动记录相应数据,采用 PEA Plus Hansated 软件计算和分析数据。每个处理测量 6 张叶片,取平均值。

1.3.4 分蘖数、有效分蘖数和株高的测定 每个处理随机选取 12 株水稻,计数分蘖数和有效分蘖数,取平均值;测量每个植株基部至穗顶部的高度,以平均值作为株高。

1.3.5 数据分析 应用 Microsoft Office Excel 2017 和 SPSS 21.0 对数据进行分析和处理。采用 *t* 检验方法、单因素方差分析和 Duncan's 多重比较进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 增强 UV-B 辐射对水稻叶绿素含量的影响

由图 1 可知,L1 和 L2 的叶绿素含量变化趋势基

本一致,在分蘖期至抽穗期均上升,在抽穗期和灌浆期均下降。与相应的 CK1 和 CK2 相比,L1 和 L2 的叶绿素含量在分蘖期均显著减少($P<0.05$),L1 的降幅显著低于 L2(少降 4.7 个百分点, $P<0.05$)。生长中后期,812HS 的叶绿素含量优势更明显,在抽穗期,相比于 L2 的无变化(与 CK2 比),L1 则显著提高了 15.3%(与 CK1 比)($P<0.05$);在灌浆期,L1 较 CK1 显著增加了 48.7%($P<0.05$),比 L2 的增幅(与 CK2 比)多 34.4 个百分点,差异极显著($P<0.01$)。

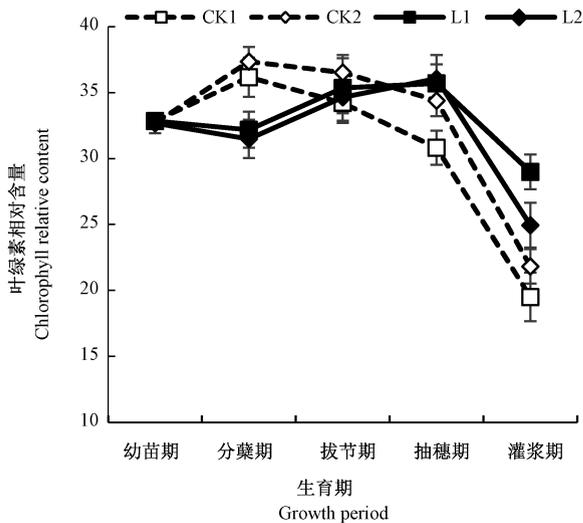


图1 增强 UV-B 辐射对水稻叶绿素含量的影响

Fig.1 Effect of enhanced UV-B radiation on the chlorophyll content of rice

2.2 增强 UV-B 辐射对水稻灌浆期叶绿体合成代谢中间产物的影响

由图 2-A、E 可知,增强 UV-B 辐射后,与 CK1 相比,L1 胆色素原含量降低了 29.7%,而原卟啉 IX 含量增加了 38.2%,导致灌浆期叶绿素含量仍然增加。由图 2-B、C、D、F 可知,其他指标均无显著变化。上述结果表明,增强 UV-B 辐射使 812HS 在灌浆期的原卟啉 IX 的合成量增多,导致叶绿素含量增加,

由图 2-B 可知,增强 UV-B 辐射后,在叶绿素生物合成过程中,与 CK2 相比,L2 的原脱植基叶绿素含量增加了 55.4%。由图 2-A、C、D、E、F 可知,其他指标均无显著变化。上述结果表明,原脱植基叶绿素含量的增加会导致 L2 叶绿素含量增加。

综上,增强 UV-B 辐射会影响 812HS 在叶绿素的生物合成过程中的胆色素原、原卟啉 IX 的合成,以及普通水稻中原脱植基叶绿素的合成。

2.3 增强 UV-B 辐射对叶绿素 a 荧光参数的影响

2.3.1 增强 UV-B 辐射对 PS II 光合性能的影响

图 3 可知,L1 与 L2 的 F_v/F_m 值变化趋势基本一致。与自然光生长相比,在拔节期,L1 的 F_v/F_m 值降低 3.9% ($P<0.05$),同时, F_0 增加 11.6%, F_m 降低 9.6%;在灌浆期,L1 的 F_v/F_m 值基本无变化,而 L2 增加了 4.9% ($P=0.03$),同时,L2 的 F_0 降低 22.4%, F_m 降低 11%。以上结果说明,增强 UV-B 辐射后,812HS 和 812S 的 PS II 原初光能转化效率均降低。812HS 的光合反应中心在拔节期遭到破坏,出现光抑制,而 812S 则在灌浆期天线色素降解,光合反应中心失活,其 PS II 原初光能转化效率却升高,这可能与叶绿素含量增加有关。

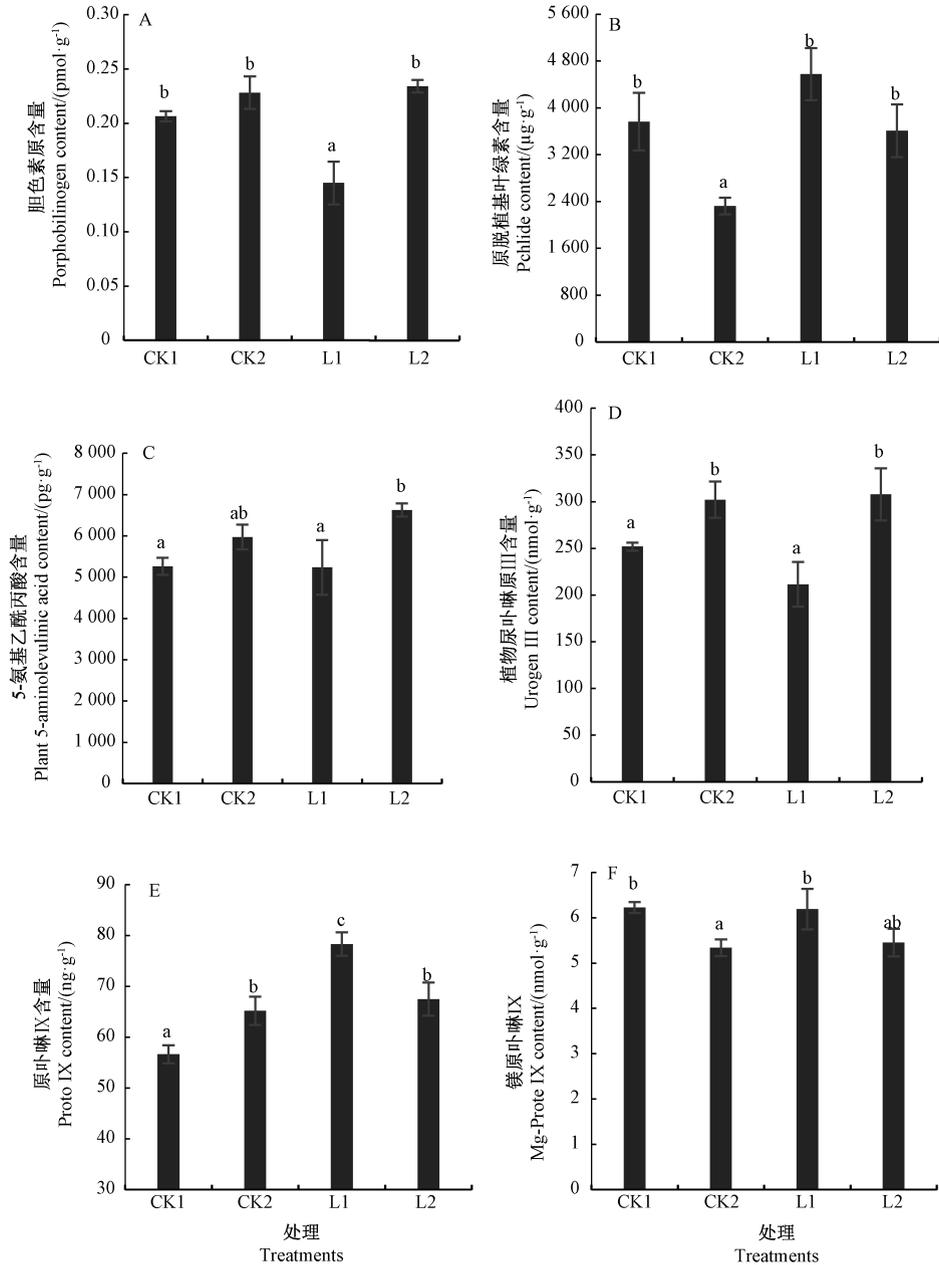
由图 3-A 可知,L1 与 L2 的 F_v/F_m 值均在幼苗期至拔节期下降,拔节期至抽穗期升高,灌浆期又下降。与自然光生长相比,L1 分蘖期的 F_v/F_m 值显著增加 3.2% ($P<0.05$),较 L2 的增幅高 1.8 个百分点,但差异不显著;在拔节期,L1 的 F_v/F_m 值显著降低 3.9%,较 L2 降幅多 1.4 个百分点 ($P>0.05$);在灌浆期,L1 的 F_v/F_m 值基本无变化,而 L2 显著增加了 4.9% ($P<0.05$)。综上说明,增强 UV-B 辐射提高了 812HS 分蘖期 PS II 原初光能转化效率,且比 812S 提高效率更明显,但降低了其在拔节期和灌浆期的 PS II 原初光能转化效率。

由图 3-B 可知,L1 与 L2 的 F_0 值变化趋势基本一致,幼苗期至拔节期升高,拔节期至抽穗期下降,随后又升高。在拔节期,L1 的 F_0 值与 CK1 相比增加了 11.6%,而 L2 与 CK2 相比无明显变化,表明 L1 的 PS II 光合结构被破坏或者发生可逆失活,导致原初光化学效率下降。在灌浆期,L1 的 F_0 值与 CK1 间无明显差异,而 L2 较 CK2 显著增加了 22.4%,说明 812HS 的天线色素不受影响,而普通水稻的天线色素明显降解。

由图 3-C 可知,L1 和 L2 的 F_m 值在幼苗期和分蘖期均上升,随后,L1 表现相对稳定状态,而 L2 有继续平稳上升的趋势;在抽穗期,L1 的 F_m 值显著降低 9.6%,而 L2 无显著差异;在灌浆期,L1 无显著差异,但 L2 显著降低 11%,表明 812HS 在抽穗期出现了光抑制,而 812S 则在灌浆期出现光抑制。

2.3.2 增强 UV-B 辐射对荧光动力学曲线的影响

由图 4-A、B 可知,与自然光生长相比,2 个水稻的 OJIP 曲线在分蘖期和拔节期 J-I 相均降低,表明快还原型库 PQ 遭到破坏,电子从 QA^- 向 QB^- 传递过程受阻,光合结构被破坏或者发生可逆失活。由图 4-C 可知,在抽穗期,2 个水稻的 OJIP 曲线均无明显变化;在灌浆期,与自然光生长相比,L1 的荧光动力学曲线无显著变化,而 L2 的 O、J、I、P 点均下降,PS II 的电子传递



注:不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level. The same as following.

图2 增强UV-B辐射对水稻叶绿素合成中间代谢产物的影响

Fig.2 Effects of enhanced UV-B radiation on intermediate metabolites of chlorophyll synthesis in rice

受到抑制(图4-D)。

上述结果表明,增强UV-B辐射后,812HS在拔节期的叶绿素荧光诱导曲线(OJIP)受到影响,其快还原型库PQ遭到破坏,电子从 QA^- 向 QB^- 传递过程受阻,而812S则在拔节期和灌浆期均受影响,光合结构被破坏或者发生可逆失活。

2.4 增强UV-B辐射对水稻生长特性的影响

由图5可知,与自然光生长相比,2个水稻的分蘖

数和有效分蘖数均减少,株高均降低。L1的分蘖数、有效分蘖数和株高分别下降10.0%、16.3%、12.9%,其中株高的降幅较L2(14.6%)少2.0个百分点,两者差异显著($P < 0.05$)。表明增强UV-B辐射使812HS和812S的生长量均降低,但812HS受到的伤害较812S轻,说明增强UV-B辐射812HS农艺性状的影响弱于812S。

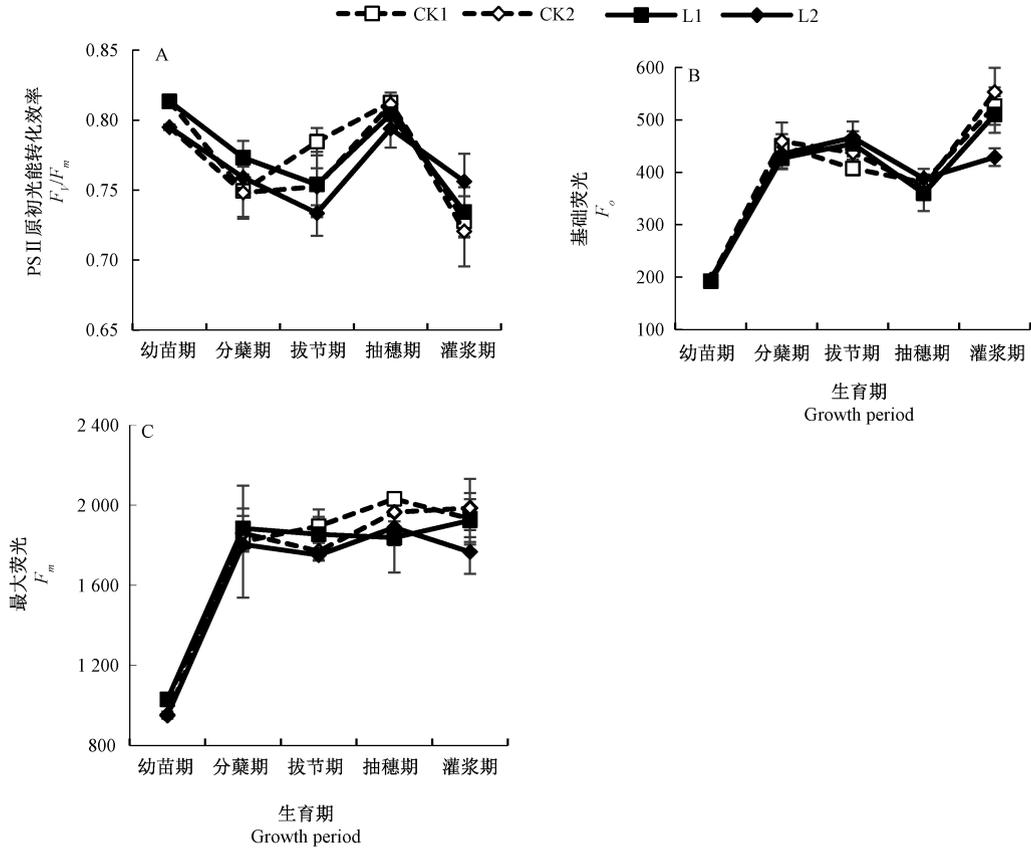


图 3 增强 UV-B 辐射对水稻 PS II 光合性能的影响

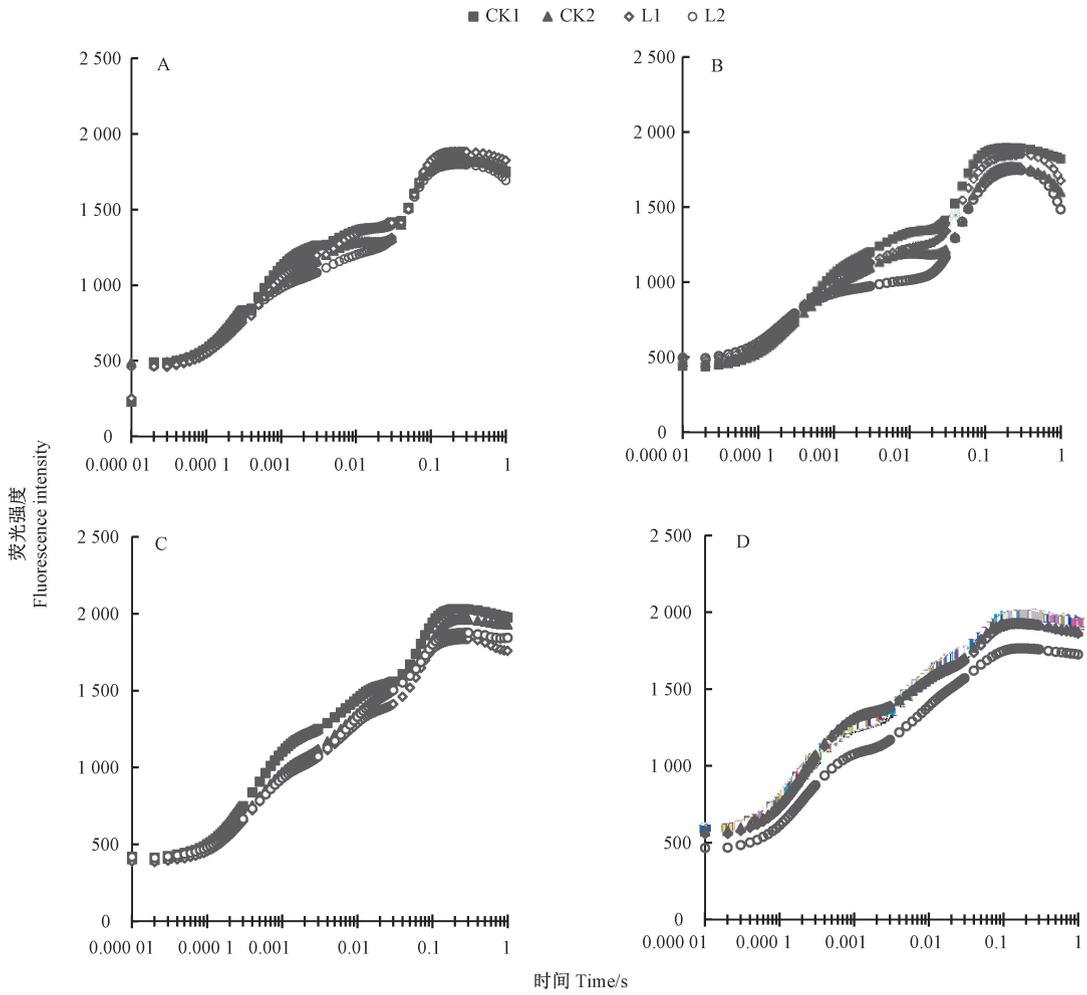
Fig.3 Effect of enhanced UV-B radiation on PS II photosynthetic properties of rice

3 讨论

植物的形态、生理特征和生长量的变化可准确反映外界环境的影响,UV-B 辐射的影响最终体现在植物的生长上,且因植物品种的不同和辐射剂量的大小而异,不同品种或者同一品种在不同发育时期对 UV-B 辐射敏感度也有不同^[25-26]。增强 UV-B 抑制水稻生长,使植株分蘖数、有效分蘖数减少,植株矮化^[27-29]。本试验中,增强 UV-B 辐射 65 d 后,812HS 和 812S 的分蘖数和有效分蘖数均减少,植株均矮化,2 个品种的分蘖数和有效分蘖数降幅无显著差异,但 812HS 株高的降幅显著小于 812S,表明增强 UV-B 辐射对光氧化水稻 812HS 生长的抑制程度弱于普通水稻。唐莉娜等^[30]研究表明,增强 UV-B 辐射抑制水稻生长,使株高变矮,分蘖数减少,本研究与此结论一致。

光合作用与植物的生长和发育密切相关,光合作用的物质基础是叶绿素,其含量高低直接影响植物对光能的吸收和传递。本研究中,增强 UV-B 辐射后,812HS 的叶绿素含量在分蘖期显著减少,抽穗期后显

著增加,尤其是在灌浆期,其增幅较普通水稻高,可能是植株幼嫩叶片(分蘖期)突然遭受 UV-B 辐射时叶绿素合成受阻,随后,植株逐渐适应了 UV-B 辐射并启动了某些机制,如叶绿素生物合成中增强 UV-B 辐射使得 812HS 分蘖期的 PS II 原初光能转化效率 (F_v/F_m) 提高,在拔节期有所降低,这与普通水稻无差别,但 812HS 光合特性在灌浆期不受显著影响,而普通水稻的 F_o 和 F_m 均降低,这可能与光合作用相关的其他一些因子受到影响有关,如内源激素等^[31],此方面尚有待进一步深入研究。812HS 拔节期 F_v/F_m 值降低。 F_o 值升高, F_m 降低,同时 J-I 相降低,说明电子从 Q_A^- 向 Q_B^- 的传递过程受阻,快还原型 PQ 库遭到破坏,使得 PQs 和 PSI 蛋白复合体失活。这与乔媛等^[32]的研究结果一致。而增强 UV-B 辐射对 812S 生长的抑制程度更强,其天线色素含量降低,光合结构被破坏或者发生可逆失活,在灌浆期 OJIP 曲线整体下降,发生光损伤、光抑制、光氧化,这种现象在光氧化水稻 812HS 中并不明显。周党卫等^[33]曾报道,增强 UV-B 辐射会降低叶片的光合色素。但本研究结果表明,增强 UV-B 辐射并不会明显降低光氧化水稻 812HS 的天线色素。



注:A:分蘖期; B:拔节期; C:抽穗期; D:灌浆期。

Note:A: Tillering. B: Jointing. C: Heading. D: Filling.

图4 增强 UV-B 辐射对水稻 OJIP 曲线的影响

Fig.4 Effect of enhanced UV-B radiation on OJIP curve of rice

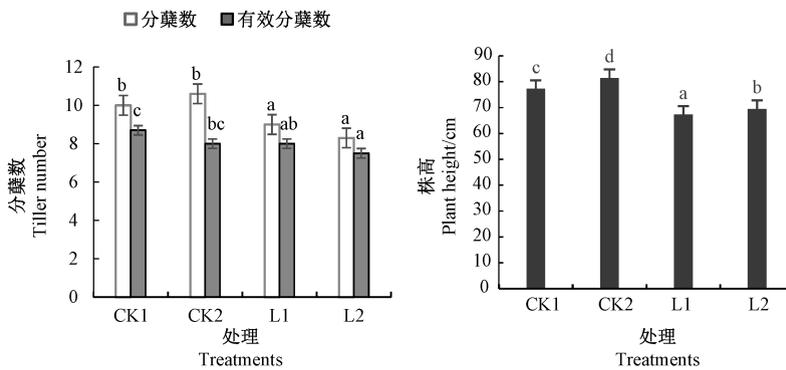


图5 增强 UV-B 辐射对水稻生长特性的影响

Fig.5 Effect of enhanced UV-B radiation on growth characteristic of rice

具体原因尚有待深入研究。

4 结论

增强 UV-B 辐射对光氧化水稻 812HS 和普通水稻均有不利影响,但对光氧化水稻 812HS 的光合作用损伤和生长抑制程度弱于普通水稻。造成伤害的主要原因是快还原型 PQ 库遭到破坏, PQ_f 和 Q_B 蛋白复合体失活,导致光合能力下降。本研究结果为夏季强光下的作物栽培和强光防护设施栽培提供了一定的理论参考。

参考文献:

- [1] Liu X B, Qi Y, Chin K L. Growth and development responses to UV-B exclusion in crops [J]. International Journal of Plant Production, 2016, 10(4) : 543-550
- [2] Becraft L, Watson S B, Smith R E H. Multi-wavelength pulse amplitude modulated fluorometry (Phyto-PAM) reveals differential effects of ultraviolet radiation on the photosynthetic physiology of phytoplankton pigment groups [J]. Freshwater Biology, 2017, 62(1) : 72-86
- [3] Hui R, Zhao R M, Song G, Li Y X, Zhao Y, Wang Y. Effects of enhanced ultraviolet-B radiation, water deficit, and their combination on UV-absorbing compounds and osmotic adjustment substances in two different moss species [J]. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25(15) : 14953-14963
- [4] Galván I, Jorge A, Pacheco C, Spencer D, Halley D J, Itty C, Kornan J, Nielsen J T, Ollila T, Sein G, Stój M, Negro J. Solar and terrestrial radiations explain continental-scale variation in bird pigmentation [J]. Oecologia, 2018, 188(3) : 683-693
- [5] Sprangers K, Avramova V, Beemster B T. Kinematic analysis of cell division and expansion: quantifying the cellular basis of growth and sampling developmental zones in *Zea mays* leaves [J]. Journal of Visualized Experiments, 2016, 118: 1-11
- [6] Gupta S, Gupta V, Singh V, Varadwaj P K. Extrapolation of significant genes and transcriptional regulatory networks involved in *Zea mays* in response in UV-B stress [J]. Genes & Genomics, 2018, 40(9) : 973-990
- [7] Biever J, Brinkman D, Gardner G. UV-B inhibition of hypocotyl growth in etiolated *Arabidopsis thaliana* seedlings is a consequence of cell cycle arrest initiated by photodimer accumulation [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(11) : 2949-2961
- [8] Vandebussche F, Yu N, Li W, Vanhaelewyn W, Hamshou M, Straeten D V D, Smagge G. An ultraviolet B condition that affects growth and defense in *Arabidopsis* [J]. Plant Science, 2018, 268: 54-63
- [9] Ma M, Wang P, Yang R Q, Gu Z X. Effects of UV-B radiation on the isoflavone accumulation and physiological-biochemical changes of soybean during germination: Physiological-biochemical change of germinated soybean induced by UV-B [J]. Food Chemistry, 2018, 250: 259-267
- [10] Dias M C, Pinto D C G A, Correia C, Moutinho-Pereira J, Oliveira H, Freitas H, Silva A M S, Santos C. UV-B radiation modulates physiology and lipophilic metabolite profile in *Olea europaea* [J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 222: 39-50
- [11] Malčovská S M, Dučaiová Z, Bačkor M. Impact of silicon on maize seedlings exposed to short-term UV-B irradiation [J]. Biologia, 2014, 69(10) : 1349-1355
- [12] De Almeida S L, Schmidt É C, Pereira D T, Kreusch M, Felix M R, Osorio L K P, De Paula Martins R, Latini A, Ramlov F, Chow F, Maraschin M, Rodrigues A C. Effect of ultraviolet-B radiation in laboratory on morphological and ultrastructural characteristics and physiological parameters of selected cultivar of *Oryza sativa* L. [J]. Protoplasma, 2013, 250(6) : 1303-1313
- [13] 袁红旭, 商鸿生. 紫外线(UV)照射禾顶囊壳生物学效应的研究 [J]. 核农学报, 1999, 13(2) : 94-99
- [14] He Y M, Zhan F D, Wu J, Guo X, Li Y. Enhanced UV-B radiation inhibit photosynthesis, growth and yield of two rice landraces at Yuanyang Terraces in situ [J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2017, 19(6) : 1379-1386
- [15] Quan J, Song S, Abdulrashid K, Chai Y F, Yue M, Liu X. Separate and combined response to UV-B radiation and jasmonic acid on photosynthesis and growth characteristics of *Scutellaria baicalensis* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2018, 19(4) : 2-14
- [16] Golob A, Kavcic J, Stibilj V, Gaberščik A, Vogel-Mikuš K, Germ M. The effect of selenium and UV radiation on leaf traits and biomass production in *Triticum aestivum* L. [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2017, 136: 142-149
- [17] 陈冬梅, 肖美秀, 梁元元, 郭玉春, 梁康迳, 林文雄. 早晚季水稻耐光氧化反应特性及其与品质稳定性的关系 [J]. 中国农学通报, 2005, 21(6) : 71-74
- [18] 夏士健, 吕川根. 水稻叶片光氧化研究进展 [J]. 杂交水稻, 2012, 27(5) : 1-8
- [19] 徐金刚, 吕川根, 刘莉, 吕春芳, 马静, 夏士健, 陈国祥, 高志萍. 水稻光氧化突变体 812HS 的光合和抗氧化特性 [J]. 作物学报, 2016, 42(4) : 574-582
- [20] 赖东. 水稻光氧化基因 *LPO* (ι) 的初步定位 [D]. 南京: 南京农业大学, 2012
- [21] 王凌健, 倪迪安, 叶叙丰, 夏镇澳, 刘剑荣. 植物叶片中 δ -氨基乙酰丙酸的测定 [J]. 植物生理学报, 1997, 33(6) : 439-441
- [22] Bogorad L. Porphyrin synthesis [J]. Method Enzymol, 1962, 5: 885-895
- [23] Hodgins R R, Huystee R B V. Rapid simultaneous estimation of protoporphyrin and Mg-porphyrins in higher plants [J]. Journal of Plant Physiology, 1986, 125:311-323
- [24] Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. Analysis of the chlorophyll *a* fluorescence transient [J]. Springer Netherlands, 2004, 19(1) : 321-362
- [25] Cai X A, Peng S L, Xia H P. Growth and photosynthetic responses of different successional tree species in low subtropics to enhanced UV-B radiation in the field [J]. Acta Scientiarum Naturalium

- Universitatis Sunyatseni, 2007, 46(2): 72-76
- [26] Li Y, Yue M. Ultraviolet Radiation Ecology [M]. Beijing: Chinese Environmental Science Press, 2000: 1-3
- [27] 许莹, 殷红, 毛晓燕. UV-B 辐射增强对水稻生长发育及产量的影响[J]. 中国农学通报, 2006, 22(4): 411-414
- [28] Mohammed A R, Rounds E W, Tarpley L. Response of rice (*Oryza sativa* L.) tillering to subambient levels of ultraviolet-B radiation [J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2007, 193(5): 324-335
- [29] Kim H Y, Kobayashi K, Nouchi I, Yoneyama T K. Enhanced UV-B radiation has little effect of growth, $\delta^{13}\text{C}$ values and pigments of pot-grown rice (*Oryza sativa* L.) in the field [J]. Physiologia Plantarum, 1996, 96: 1-5
- [30] 唐莉娜, 林文雄, 吴杏春, 梁义元, 陈芳育. 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(10): 1978-1982
- [31] Tossi V, Lamattina L, Cassia R. An increase in the concentration of abscisic acid is critical for nitric oxide-mediated plant adaptive responses to UV-B irradiation [J]. New Phytologist, 2009, 181(4): 871-879
- [32] 乔媛, 殷红, 李虎, 杨振兴, 高敏. 增强 UV-B 辐射对水稻叶绿素荧光特性的影响[J]. 华北农学报, 2014, 29(2): 146-151
- [33] 周党卫, 韩发, 滕中华, 朱文琰, 师生波. UV-B 辐射增强对植物光合作用的影响及植物的相关适应性研究[J]. 西北植物学报, 2002, 22(4): 1004-1010

Effect of Enhanced UV-B Radiation on Photosynthetic Characteristics and Growth of Photooxidation Rice 812HS

WANG Linye¹ JI Bingxuan¹ ZENG Yanda² ZHANG Qijun² ZHANG Meiping^{1,*} LYU Chuangen^{2,*}

(¹College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004;

²Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing, Jiangsu 210014)

Abstract: To learn the effect of UV-B radiation on the photosynthesis of photooxidation rice, agronomic traits of an *indica* rice 812S (wild type, as an ordinary rice) and its leaf photooxidation mutant 812HS were studied. Under a natural condition, rice plants were treated with enhanced UV-B radiation at a dose of $40 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ for 65 days. The relevant physiological indexes were detected and analyzed at the stages of seedling, tillering, jointing, heading and filling. Compared with that under the natural light condition, enhanced UV-B radiation reduced the number of tillers and effective tillers of 812HS, and the plants were dwarfed, but the degree of inhibition was weaker than that of ordinary rice; the chlorophyll content of 812HS was significantly reduced at the tillering stage, which was lower than that of ordinary rice. However, after the heading stage especially in the filling stage, the chlorophyll content of 812HS increased significantly the increased percentage was 34.3 more than that of the wild type. After irradiated with the enhanced UV-B radiation, the initial light conversion efficiency (F_v/F_m) of PSII in 812HS was increased more than that in ordinary rice at the tillering stage, and decreased more than that in ordinary rice at the jointing and filling stages. The reason for PSII inactivation was that PQs and PSI protein complexes were sensitive to UV-B radiation, electrons were blocked from QA- to Q_B^- , and the fast-recovery library PQ was affected. Enhanced UV-B radiation inhibited the photosynthesis and growth of rice, but the effects on photooxidation rice 812HS was lower than that on ordinary rice. The study is positive for increasing the understanding of rice photooxidation and physiology.

Keywords: rice, UV-B radiation, agronomic character, photooxidation, photosynthesis