

不同密度下抗性与敏感稗草对水稻氮素水平和光合作用的影响

李书燕¹, 王彦辉³, 柏连阳^{1,2,*}, 彭琼^{1,2,*}

¹湖南大学研究生院隆平分院, 长沙410125

²湖南省农业科学院农业生物技术研究所, 长沙410125

³广西作物病虫害生物学重点实验室, 南宁530007

摘要: 以遗传背景一致的抗二氯喹啉酸型和敏感型稗草为供试材料, 分析了水稻与稗草以不同密度(4:1和4:2)共生的条件下, 稗草种群对水稻氮素水平和光合作用的影响。结果显示, 水稻-稗草共生并未影响穗分化始期的水稻株高; 但造成了水稻分蘖数的显著降低, 抗性稗草处理后水稻分蘖数的降低幅度与敏感稗草处理后的差异不显著。水稻与稗草以高密度(4:2)共生, 水稻的根长及植株鲜重均显著下降; 而此密度下抗性与敏感稗草对水稻根长和植株鲜重的影响无显著差异。稗草与水稻共生导致了水稻干物质积累量和植株全氮含量的降低, 高密度(4:2)的敏感稗草共生条件下水稻的干物质积累量最低。同一密度下, 敏感稗草影响下水稻植株的全氮含量略高于抗性稗草。抗性稗草的净光合速率显著高于敏感稗草。抗性稗草以不同密度与水稻的共生导致了水稻胞间CO₂浓度的显著降低, 稗草对水稻光合作用的影响主要是通过增强水稻的蒸腾速率、降低其气孔导度来实现的。

关键词: 稗草; 水稻; 氮素; 光合作用

稗草和水稻是农田生态系统中最主要的2个植物种, 彼此生态位重叠, 稗草对水稻的攻击与水稻的防御行为贯穿于水稻整个生长发育过程, 稗草严重威胁着水稻的产量与品质。

稗草作为稻田中主要的恶性杂草之一, 对水稻产量的影响因稻-稗共生时间、水稻品种和稗草种类等而有所差异, 减产幅度较大(Zhang等2017)。在稗草的竞争干扰下, 双季稻的株高、分蘖数、有效穗数、每穗实粒数、千粒重及产量等指标均随稗草密度的增加而逐渐降低(张纪利等2015)。当稗草密度为6株·m⁻²时, 可导致籼稻产量下降10.8% (张自常等2014)。稻-稗共生时水稻剑叶光合速率的降低是导致水稻生产力下降的重要原因之一(张自常等2014, 2017)。但这些研究只关注了光合速率等单一指标, 并未考虑稻-稗共生时密度因素对水稻光合作用等的影响。因此, 开展不同密度下、不同抗性的稗草对水稻氮素水平和光合作用的影响具有一定的意义。

本研究以水稻‘中早39’以及遗传背景一致的抗二氯喹啉酸型和敏感型稗草为试验材料, 设置水稻与稗草共生的不同密度(4株水稻与1株稗草伴生、4株水稻与2株稗草伴生), 探究水稻穗分化始期的抗性与敏感型稗草对水稻总氮含量和光合作

用产生的变化, 以期为进一步制定绿色控制稻田杂草新策略提供理论依据和关键的基础科学参数。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验地点

供试水稻(*Oryza sativa* L.)品种为‘中早39’, 由湖南省水稻研究所提供。

稗草(*Echinochloa crusgalli* L.)试验材料为遗传与生态背景完全一致的抗二氯喹啉酸生物型和敏感生物型。获得方法: 将前期抗性监测中获得的抗二氯喹啉酸的稗草, 单株培养至3~4个分蘖, 剥离分蘖, 保留主茎收种。对分蘖施加不同浓度的二氯喹啉酸, 进行抗性、敏感株系鉴定; 继续鉴定至F₃代, 获得纯合的抗性和敏感型种群。

试验于2019年在湖南省农业科学院实验大楼3楼的西面大坪进行。试验土壤有机质为28.37 g·kg⁻¹, 速效氮131.00 mg·kg⁻¹, 速效磷2.30 mg·kg⁻¹, 速效钾150.00 mg·kg⁻¹, 全氮1.67 g·kg⁻¹, 全磷0.85 g·kg⁻¹, 全钾17.40 g·kg⁻¹, pH为6.2。

收稿 2020-07-01 修定 2020-09-30

资助 国家自然科学基金(31701803)和广西作物病虫害生物学重点实验室基金(2019-KF-05)。

* 共同通讯作者: 柏连阳(bailianyang2005@aliyun.com)、彭琼(183749137@qq.com)。

1.2 试验设计

水稻分别与二氯喹啉酸抗性、敏感型稗草以4:1及4:2的比例共生,以无稗草区水稻为对照(CK)处理。各处理如下, T1: 4穴水稻与1穴抗性稗草共生; T2: 4穴水稻与1穴敏感稗草共生; T3: 4穴水稻与2穴抗性稗草共生; T4: 4穴水稻与2穴敏感稗草共生。

水稻于2019年5月6日播种育秧,秧龄18 d后移栽至装有15 kg土的蓝色塑料方盒中(长×宽×高=50 cm×40 cm×20 cm),每穴2苗。水稻移栽3 d后,将与水稻大小一致的带土稗草接种于4穴水稻之间,每穴1株。具体位置为: 4:1种植模式下,水稻在方盒的四角,稗草播在对角线的交点上; 4:2种植模式下,水稻在方盒的四角,稗草播在中线位置(2穴水稻中间),各处理重复4次。在水稻、稗草生长期间,人工拔除自然生长的其他杂草。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 生物学特征参数

于水稻穗分化始期,对不同处理下水稻的生物学特征参数(整株鲜重、株高、根长和分蘖数)进行测定。植株105℃杀青30 min后,60℃烘干称重,用于统计干物质积累量。每处理重复4次。

1.3.2 总氮含量测定

将用于测定生物学特征参数的植株地上部分105℃杀青30 min后,60℃烘干,采用凯氏定氮法(浓硫酸消化后用2%的硼酸吸收,0.05 mol·L⁻¹盐酸滴定)测量植株中的总氮含量,每处理重复4次。

1.3.3 光合作用测定

于水稻穗分化始期,采用光合荧光全自动测量系统LI-6800型(LI-COR公司,美国)于晴天上午的9:00~11:00,测定水稻最上部完全展开叶的光合作用,每处理重复4次。

1.4 数据分析

利用Excel 2010软件进行数据处理,利用SPSS 25.0软件对数据进行统计与分析。

2 实验结果

2.1 不同密度下抗性、敏感稗草对水稻生物学特性的影响

表1显示,不同密度下抗性和敏感型稗草与水稻共生时,水稻的株高没有显著性差异。与CK相比,稗草共生条件下的水稻分蘖数显著降低,而不同密度下的分蘖数并没有随着抗性水平的改变而产生显著性差异。与CK相比, T1和T2处理的整株鲜重略有下降,但并无显著变化;而T3和T4处理的整株鲜重显著降低了49.61%和47.61%。与CK相比, T2、T3和T4处理的根长显著降低了23.71%、23.34%和20.14%,而T1处理的根长无显著变化。

2.2 不同密度下抗性、敏感稗草对水稻干物质积累量的影响

与CK相比, T1、T2、T3和T4处理的干物质积累量分别显著降低了38.13%、39.92%、51.73%和54.52%,而各处理间并无显著性差异(图1)。与T1、T2处理相比, T3和T4处理分别降低了21.98%和24.30%。结果表明,稗草的生长严重影响了水稻穗分化始期的干物质积累量。

2.3 不同密度下抗性、敏感稗草对水稻全氮含量的影响

稗草与水稻共生后导致水稻植株中的全氮含量有所下降(图2)。与CK相比, T1、T3和T4处理的全氮含量分别显著降低了13.24%、58.09%和53.31%,而T2处理也降低了8.82%。同一密度下,抗性和敏感稗草对水稻全氮含量的影响不明显,

表1 抗性和敏感稗草对水稻生物学特征的影响

Table 1 Effects of resistant and sensitive barnyardgrass on biological characteristics of rice

处理	整株鲜重/g	株高/cm	根长/cm	分蘖数
CK	169.40±17.08 ^a	95.88±2.21 ^a	46.18±3.84 ^a	15.50±1.71 ^a
T1	141.47±10.04 ^a	99.35±2.02 ^a	39.05±0.83 ^{ab}	9.75±1.44 ^b
T2	141.04±11.06 ^a	96.05±1.42 ^a	35.23±2.58 ^b	9.50±1.44 ^b
T3	85.36±7.37 ^b	93.55±1.66 ^a	35.40±2.99 ^b	9.50±1.44 ^b
T4	88.75±9.17 ^b	97.48±1.66 ^a	36.88±1.09 ^b	8.25±0.95 ^b

数据表示为平均值±标准差。同列不同小写字母表示处理间差异显著(P<0.05)。下表同此。

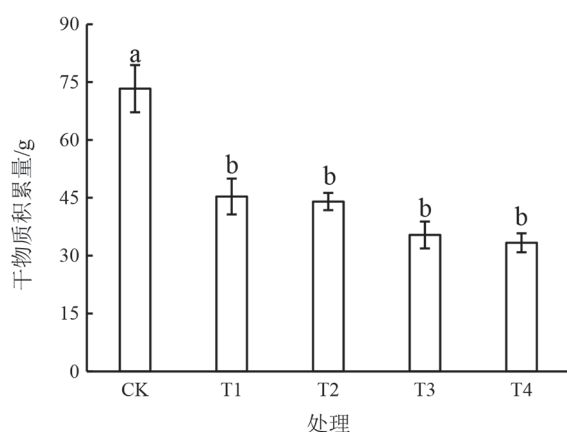


图1 抗性和敏感稗草对水稻干物质积累量的影响
Fig.1 Effect of susceptible and resistant barnyardgrass on dry matter accumulation of rice

不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下图同此。

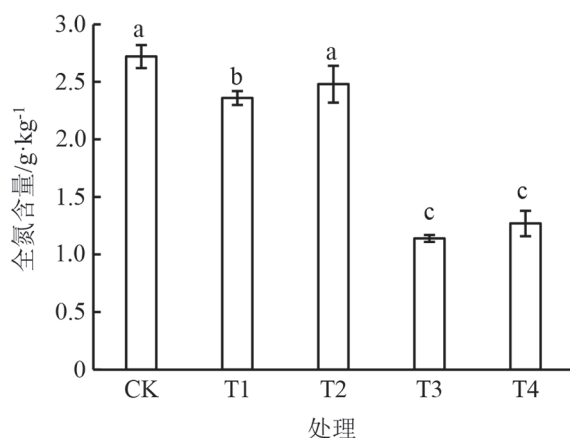


图2 抗性、敏感稗草对水稻全氮含量的影响
Fig.2 Effects of resistant and sensitive barnyardgrass on total nitrogen content of rice

且敏感稗草影响下的水稻植株中的全氮含量略高于抗性稗草。不同密度下, 同一抗性稗草对水稻全氮含量的影响具有显著差异。较之T1和T2, T3和T4处理的全氮含量分别显著降低了51.69%和48.79%。

2.4 不同密度下抗性稗草和敏感稗草净光合速率的比较

无论是4:1还是4:2的密度条件下, 抗性稗草的净光合速率均显著高于敏感稗草(图3)。2种密度条件下进行比较, T3处理比T1处理的净光合速率

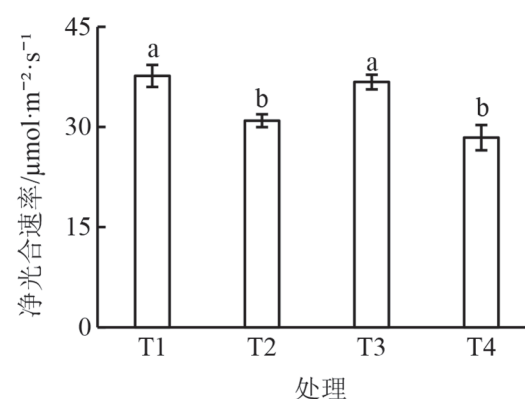


图3 抗性、敏感稗草净光合速率的差异
Fig.3 Difference of net photosynthetic rate between resistant and sensitive barnyardgrass

降低了2.44%; T4处理比T2处理的净光合速率降低了8.18%, 说明高密度(4:2)的稗-稻共生抑制了稗草本身的净光合速率。

2.5 不同密度下抗性、敏感稗草对水稻光合作用的影响

由表2可知, 与CK相比, 稗草与水稻共生后降低了水稻的净光合速率, T1、T2、T3和T4处理的净光合速率分别降低14.50%、15.15%、12.96%和10.10%。稗草与水稻共生导致水稻的蒸腾速率显著升高, T1、T2、T3和T4处理的蒸腾速率较之对照分别显著升高了59.74%、80.52%、75.32%和71.43%, 但不同密度之间没有显著性差异。从胞间CO₂浓度来看, 与CK相比, 与抗性稗草以不同密度共生的水稻(T1、T3处理)的胞间CO₂浓度分别显著降低了9.41%、11.88%, 且T3处理(高密度)的降低幅度大于T1处理(低密度)。但与敏感稗草共生的水稻胞间CO₂浓度(T2、T4处理)与CK相比无显著差异。无论是4:1还是4:2的密度条件下, 抗性和敏感稗草对水稻胞间CO₂浓度的影响均无显著变化。与CK相比, T1、T2、T3和T4处理的气孔导度分别显著性降低了48.20%、38.85%、53.24%和36.69%。与T1、T3处理相比, T2、T4处理分别增加了18.06%、35.38%。

3 讨论

稗草是我国水稻田中最常见、最具破坏性的

表2 抗性、敏感稗草对水稻光合作用的影响

Table 2 Effects of resistant and sensitive barnyardgrass on photosynthesis of rice

处理	净光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	蒸腾速率/ $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	胞间 CO_2 浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	气孔导度/ $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
CK	33.80±2.38 ^a	0.0077±0.0005 ^b	325.57±0.32 ^a	1.39±0.12 ^a
T1	28.90±3.62 ^a	0.0123±0.0017 ^a	294.95±6.34 ^b	0.72±0.16 ^b
T2	28.68±0.63 ^a	0.0139±0.0008 ^a	306.42±8.32 ^{ab}	0.85±0.13 ^b
T3	29.42±0.62 ^a	0.0135±0.0009 ^a	286.91±9.30 ^b	0.65±0.05 ^b
T4	30.09±1.02 ^a	0.0132±0.0010 ^a	304.85±5.30 ^{ab}	0.88±0.10 ^b

恶性杂草之一, 由于稗草为C4植物而水稻为C3植物, C4植物在抗逆性及对光照、水肥等的竞争上强于C3植物, 因此稗草与水稻共生容易导致水稻产量和品质的降低(朱文达等2005)。二氯喹啉酸作为合成激素类除草剂, 是控制水稻田稗草生长的优秀除草剂之一, 尤其对高龄稗草有特效(Ya-suor等2012)。然而, 由于长时间单一使用该药剂, 湖南省内已产生了对二氯喹啉酸具有高水平抗性的稗草种群(Peng等2019)。本研究以筛选得到的遗传与生态背景完全一致的稗草抗二氯喹啉酸生物型和敏感生物型为试验材料, 避免了稗草的不同种类、多抗性水平等因素对本研究的干扰, 保证了研究结果的可靠性。

Smith (1974)研究表明, 在水稻生育早期, 稗草与水稻共生对水稻产量无显著影响; 但当共生超过40 d时, 水稻产量将明显降低。本研究主要选取水稻的穗分化始期开展相关的研究分析。结果表明: 抗性和敏感稗草以不同密度与水稻共生时, 处于穗分化始期的水稻株高并未受到稗草共生的影响; 水稻分蘖数却显著降低, 抗性稗草处理后水稻分蘖数的降低幅度与敏感稗草处理后的降低幅度差异不显著。然而, 张自常等(2017)研究发现, 与敏感稗草相比, 多抗性稗草影响下水稻的分蘖数、干物质积累量等显著降低。这可能是由于水稻品种的差异以及稗草的多抗性水平等引起的。在本研究中, 当水稻与稗草以4:2密度共生时, 水稻的根长及植株鲜重均显著下降; 而此密度下抗性与敏感稗草对水稻根长和植株鲜重的影响无显著性差异, 说明水稻的根长和植株鲜重受到了稻稗共生的密度影响, 而与稗草的抗药性水平无关。稗草与水稻共生导致了水稻干物质积累量的显著

降低。同时, 不同密度下水稻干物质积累量的下降量也有所不同, 主要表现为高密度(4:2)的敏感稗草处理条件下水稻的干物质积累量最低。

氮素作为植物所必需的重要营养元素之一, 可以通过调节Rubisco酶的含量、气孔导度和叶肉导度等从而影响植物的光合速率(Li等2014)。氮素水平的高低决定了水稻是否高产(肖荣英等2019)。在本研究中, 稗草与水稻共生导致了水稻植株中全氮含量的下降, 说明稗草的生长在一定程度上将影响水稻的产量。同一密度下, 敏感稗草影响下的水稻植株中的全氮含量略高于抗性稗草, 说明敏感型稗草对水稻生长发育的影响较小, 从而使得与其共生的水稻中氮素水平较高。

光合作用能较好地反映植物生理代谢情况, 是作物产量形成的基础(Richards 2000)。在我们的研究中虽然采用的是遗传与生态背景完全一致的抗二氯喹啉酸生物型和敏感生物型稗草, 但是抗性稗草的净光合速率仍然显著高于敏感稗草。这是由于抗性稗草的生长势明显优于敏感稗草而导致的。不同生物型稗草对水稻净光合速率影响与对照相比并无显著变化, 但是稗草与水稻共生导致了水稻蒸腾速率的显著升高和气孔导度的明显下降, 且不同密度之间没有显著性差异。稗草对水稻光合作用的影响主要是通过增强水稻的蒸腾速率、降低其气孔导度来实现的。抗性稗草以不同密度与水稻的共生导致了水稻胞间 CO_2 浓度的显著降低, 说明抗性稗草对水稻胞间 CO_2 浓度的作用较明显。

参考文献(References)

Li M, Zhang HC, Yang X, et al (2014). Accumulation and utilization of nitrogen, phosphorus and potassium of irrigat-

- ed rice cultivars with high productivities and high N use efficiencies. *Field Crop Res*, 161: 55–63
- Peng Q, Han HP, Yang X, et al (2019). Quinclorac resistance in *Echinochloa Crus-galli* from China. *Rice Sci*, 26 (5): 300–308
- Richards R (2000). Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J Exp Bot*, 51: 447–458
- Smith RJ (1974). Competition of barnyardgrass with rice cultivars. *Weed Sci*, 22: 423–426
- Xiao RY, Wang KB, Liu QY, et al (2019). Effects of N application rate on the yield, nitrogen absorption and the balance of soil nitrogen. *J Henan Agric Univ*, 53 (4): 495–502 (in Chinese with English abstract) [肖荣英, 王开斌, 刘秋员等(2019). 施氮量对水稻产量、氮素吸收及土壤氮素平衡的影响. *河南农业大学学报*, 53 (4): 495–502]
- Yasuor H, Milan M, Eckert JW, et al (2012). Quinclorac resistance: a concerted hormonal and enzymatic effort in *Echinochloa phyllopogon*. *Pest Management Sci*, 68 (1): 108–115
- Zhang JL, Wu S, Shi XG, et al (2015). Influence of barnyardgrass (*Echinochloa crusgalli*) on the growth of double-cropping paddy rice and its economic threshold. *Acta Pratacul Sin*, 24 (8): 44–52 (in Chinese with English abstract) [张纪利, 吴尚, 石绪根等(2015). 稗草对双季稻生长的影响及其防除经济阈值研究. *草业学报*, 24 (8): 44–52]
- Zhang ZC, Gu T, Yang X, et al (2017). Effects of barnyardgrass with different resistance on grain yield of rice and their physiological characteristics. *J Nucl Agric Sci*, 31 (8): 1594–1603 (in Chinese with English abstract) [张自常, 谷涛, 杨霞等(2017). 不同抗性稗草对水稻产量及其生理特性的影响. *核农学报*, 31 (8): 1594–1603]
- Zhang ZC, Gu T, Zhao BH, et al (2017). Effects of common *Echinochloa* varieties on grain yield and grain quality of rice. *Field Crop Res*, 203: 163–172
- Zhang ZC, Li YF, Zhang B, et al (2014). Influence of weeds in *Echinochloa* on growth and yield of rice. *Chin J Appl Ecol*, 25 (11): 3177–3184 (in Chinese with English abstract) [张自常, 李永丰, 张彬等(2014). 稗属杂草对水稻生长发育和产量的影响. *应用生态学报*, 25 (11): 3177–3184]
- Zhu WD (2005). Influence of barnyardgrass (*Echinochloa crusgalli*) on the growth and yield of paddy rice and its economic threshold. *Acta Phytophyl Sin*, 32 (1): 81–86 (in Chinese) [朱文达(2005). 稗对水稻生长和产量性状的影响及其经济阈值. *植物保护学报*, 32 (1): 81–86]

Effects of different densities of resistant and sensitive barnyardgrass on nitrogen content and the photosynthesis in rice

LI Shuyan¹, WANG Yanhui³, BAI Lianyang^{1,2,*}, PENG Qiong^{1,2,*}

¹Long Ping Branch, Graduate School of Hunan University, Changsha 410125, China

²Hunan Agricultural Biotechnology Research Institute, Hunan Academy of Agricultural Sciences, Changsha 410125, China

³Guangxi Key Laboratory of Crop Diseases and Insect Pest Biology, Nanning 530007, China

Abstract: Taking quinclorac-resistant and sensitive barnyardgrass with the same genetic background as the test material, the effect of different barnyardgrass populations on nitrogen level and photosynthesis of rice under the different densities symbiosis between rice and barnyardgrass (4:1 and 4:2) were analyzed. The results showed that the rice-barnyardgrass symbiosis did not affect the rice height at the beginning of panicle differentiation period; instead, the tiller number of rice were decreased significantly, and there was no significant difference between the reduction of tiller number after resistant barnyardgrass treatment and that after sensitive barnyardgrass treatment. When the density of rice and barnyard grass was 4:2, the root length and fresh weight of rice were decreased significantly. There was no significant difference between resistance and sensitive barnyardgrass on root length and fresh weight of rice under the density of 4:2. The decrease of dry matter accumulation and total nitrogen content of rice were resulted in the relationship of symbiosis between rice and barnyardgrass, and the lowest of the dry matter accumulation of rice was under the high density (4:2) with sensitive barnyardgrass symbiosis. The total nitrogen content in rice plants was affected by sensitive barnyardgrass, which was slightly higher than that of resistant barnyardgrass at the same density. The net photosynthetic rate of resistant barnyardgrass was significantly higher than that of the sensitive barnyardgrass. The symbiosis of resistant barnyardgrass with rice at different densities resulted in a significant decrease in the intercellular CO₂ concentration of rice. The effect of barnyardgrass on photosynthesis of rice was mainly affected by increasing transpiration rate and reducing stomatal conductance of rice.

Key words: barnyardgrass (*Echinochloa crusgalli*); rice (*Oryza sativa*); nitrogen; photosynthesis

Received 2020-07-01 Accepted 2020-09-30

This work was supported by The National Natural Science Foundation of China (31701803) and the Foundation of Guangxi Key Laboratory of Biology for Crop Diseases and Insect Pests (2019-KF-05).

*Co-corresponding authors: Bai LY (bailianyang2005@aliyun.com), Peng Q (183749137@qq.com).