应用生态学报 2015年11月 第26卷 第11期
Chinese Journal of Applied Ecology, Nov. 2015, **26**(11): 3389-3397

干湿交替灌溉下不同稗草种对水稻产量及生理特性的影响*

张自常 李永丰** 杨 霞 谷 涛 李 贵
(江苏省农业科学院植物保护研究所, 南京 210014)

摘 要 以两优培九(籼稻)和南粳9108(粳稻)为材料,从移栽至成熟期分别与无芒稗(T_1)、稗(T_2)、西来稗(T_3)和光头稗(T_4)共生,以无稗草水稻处理为对照,研究干湿交替灌溉条件下不同稗草种对水稻产量和生理特性的影响.结果表明:与对照相比,T_1、T_2、T_3和T_4处理下两优培九分别减产13.8%、10.6%、23.8%和0.5%,南粳9108分别减产45.5%、36.9%、60.7%和15.1%.T_1、T_2和T_3处理显著降低了水稻产量,T_4处理对两优培九产量无显著影响,但显著降低了南粳9108的产量.T_1、T_2、T_3和T_4处理增加了水稻灌浆期叶片丙二醛含量,降低了叶片中过氧化氢酶、过氧化物酶和超氧化物歧化酶的活性,降低了成熟期干物质积累量、灌浆期根系氧化力以及根系中吲哚-3-乙酸和玉米素+玉米素核苷的含量.4种处理对水稻各生理指标的影响程度为T_3>T_1>T_2>T_4.稻-稗共生时水稻灌浆期叶片抗氧化系统酶活性、根系氧化力、根系中吲哚-3-乙酸和玉米素+玉米素核苷含量及成熟期干物质积累量的降低以及灌浆期叶片丙二醛含量的增加是水稻减产的重要原因.

关键词 干湿交替灌溉; 水稻; 稗草; 产量; 生理特性
文章编号 1001-9332(2015)11-3389-09 **中图分类号** S181 **文献标识码** A

Effects of different barnyardgrass species on grain yield of rice and their physiological characteristics under alternate wetting and drying irrigation. ZHANG Zi-chang, LI Yong-feng, YANG Xia, GU Tao, LI Gui (*Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing* 210014, *China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2015, **26**(11): 3389-3397.

Abstract: In order to investigate the influence of different barnyardgrass species on rice yield and physiological characteristics of rice, two rice cultivars, Liangyoupeijiu (an *indica* hybrid cultivar) and Nanjing 9108 (a *japonica* cultivar), were employed to co-culture with four barnyardgrass species during the period from transplanting to maturity under alternate wetting and moderate drying irrigation condition. The treatments were separately designed as follow: weed free (control), rice with *Echinochloa crusgalli* var. *mitis* (T_1), rice with *E. crusgalli* (T_2), rice with *E. crusgali* var. *zelayensis* (T_3) and rice with *E. colonum* (T_4). The results showed that T_1, T_2, T_3 and T_4 treatments reduced the Liangyoupeijiu yield by 13.8%, 10.6%, 23.8% and 0.5%, but the corresponding yield loss of Nanjing 9108 could reach up to 45.5%, 36.9%, 60.7% and 15.1%, respectively. The results above showed that T_1, T_2 and T_3 treatments all significantly reduced grain yield, and T_4 treatment only reduced grain yield for Nanjing 9108 but not for Liangyoupeijiu. All treatments elevated malondialehyde contents of rice leaf, but the activities of peroxidase, catalase, superoxide dimutase, dry matter accumulation in maturity stage, root oxidation activities and contents of indole-3-acetic acid as well as zeatin+zeatin riboside in roots during rice grain filling stage were all decreased. The influence degree of four barnyardgrass against physiological indices of rice had the order of T_3>T_1>T_2>T_4. It showed that the reductions in enzyme activities of antioxidant system, root oxidation activities, contents of indole-3-acetic acid, zeatin+zeatin riboside during grain filling stage and accumulation of dry matter in maturity as well as increase in contents of malondialehyde of rice

* 公益性行业(农业)科研专项(201303031)、国家自然科学基金项目(31301276)和江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(14)5021]资助.
** 通讯作者. E-mail: Liyongfeng_2010@163.com
2015-03-26 收稿,2015-08-17 接受.

during grain filling stage might be important reasons for grain yield reduction when grew with barnyardgrass.

Key words: alternate wetting and drying irrigation; rice; barnyardgrass; yield; physiological characteristics.

水稻是我国最大的粮食作物,也是用水的第一大户[1].随着人口的增长、城镇和工业的发展,全球气候的变化以及环境污染的加重,用于作物灌溉的水资源愈来愈匮乏,严重威胁了作物特别是水稻生产的发展[2].为应对水资源短缺的问题,稻作科学工作者创建了干湿交替灌溉技术,这一高产、优质灌溉技术正在我国及东亚一些国家示范并推广[3-6].稗草(*Echinochloa* spp.)是稻田中分布最广、危害最严重的主要恶性杂草之一[7-8].当稗草和水稻共存时,必将影响水稻的生长发育,造成水稻产量降低[9-10].稗草有多个种或变种,在江苏省发生的稗属杂草共有5种3变种,其中无芒稗(*E. crusgalli* var. *mitis*)、稗(*E. crusgalli*)、西来稗(*E. crusgalli* var. *zelayensis*)在稻田中较为常见,光头稗(*E. colonum*)也时有发生,但在干湿交替灌溉方式下这4种稗草对水稻产量有何影响,目前鲜有报道.

生物胁迫刺激可诱导水稻细胞活性氧含量增加,活性氧增加可导致脂质、蛋白和DNA的氧化损伤[11].为减轻和防止活性氧的毒害,植物体内已形成了复杂而有效的氧化应激机制——超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)等活性氧的酶促解毒系统.在干湿交替灌溉条件下,稗草与水稻共存时,水稻的氧化应激机制如何变化,不同稗草对水稻影响有何不同,相关报道甚少.植物的根系具有吸收养分水分、合成氨基酸和细胞分裂素等激素的功能,与地上部保持着一定的形态与机能的平衡[12].根系氧化力被认为是根系生理活性的重要指标,是稳定形成水稻地上部高生物量和维持生育后期叶片高光合速率、获得高产的保证[13].植物激素如吲哚-3-乙酸(IAA)和细胞分裂素(Z+ZR)均在植物生长发育和产量形成中起重要作用[14-15].IAA可促进细胞伸长、调节核酸参与蛋白质的合成,促进灌浆和同化物向籽粒运输[15].干湿交替灌溉条件下,有关不同稗草对水稻根系氧化力、根系中吲哚-3-乙酸和细胞分裂素的影响研究较少.因此,本研究以两优培九和南粳9108为试验材料,探讨干湿交替灌溉条件下不同稗草对水稻氧化应激机制和根系主要生理指标的变化,揭示不同稗草对水稻产量的干扰效应,以期为水稻的高产、节水栽培和杂草的综合治理提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验于2014年5—10月在江苏省农业科学院玄武区试验田(32°18′ N, 118°52′ E)进行.供试材料为粳稻南粳9108和杂交籼稻两优培九.试验田耕作层有机质含量为1.88 g·kg^{-1},矿质氮104.3 mg·kg^{-1},速效磷34.8 mg·kg^{-1},速效钾85.2 mg·kg^{-1}.

1.2 试验设计

水稻分别与无芒稗(T_1)、稗(T_2)、西来稗(T_3)和光头稗(T_4)4种稗属杂草混种,以无稗草区水稻为对照(CK),共5个处理.水稻于2014年5月12日播种育秧,秧龄20 d后移栽至大田,小区面积为15 m^2,水稻行、株距分别为20和20 cm,粳稻双本栽,杂交籼稻单本栽,各处理重复4次,随机设计,小区间筑埂并用地膜包埂隔离.试验区整田上水当日将4种稗草分别播于苗盘上,水稻移栽后1~5 d内将带土稗草接种于各小区内4穴水稻之间,具体位置为水稻在四角,稗草点播在对角线的交点.稗草为1穴1株,稗草成活后人工拔除自然生长的杂草.移栽前在每个小区内埋一根PVC管,埋深为20 cm.PVC管的直径为10 cm,长为60 cm,四周等间距打4排孔,其中两排在距PVC管底端1、3、5、7、9、11、13、15、17和19 cm处打孔,另两排在2、4、6、8、10、12、14、16、18和20 cm处打孔,孔径为0.5 cm.

灌水方式如下:1)从移栽至返青期建立浅水层,田间保持水层2~3 cm;2)返青期至有效分蘖临界期进行间歇湿润灌溉.田间灌水层2~3 cm,然后自然落干至地下水埋深5 cm(水面距地表5 cm),再田间灌水层2~3 cm,然后自然落干至地下水埋深5 cm,如此循环;3)有效分蘖临界期至拔节期进行搁田.田间灌溉水层自然落干至地下水埋深20 cm并保持5 d,然后再灌水,田间灌水层2~3 cm;4)拔节至抽穗,田间灌水层自然落干至土壤地下水埋深15 cm,灌水2~3 cm,然后落干至地下水埋深15 cm,灌水2~3 cm,如此循环;5)抽穗至抽穗后50 d,田间水层自然落干至地下水埋深10 cm,灌水层2~3 cm,

然后自然落干，灌水层 2~3 cm，如此循环；6）抽穗后 50 d 至收获，田间不灌水，土壤落干.尿素、过磷酸钙（P_2O_5含量 13.5%）和氯化钾（K_2O 含量 60%）的施用量分别为 490、750 和 300 kg · hm^{-2}，磷肥和钾肥在移栽前作基肥一次性施用，氮肥按基肥：分蘖肥：穗肥=6：1：3 施用.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶面积和干物质积累　分别于分蘖中期（移栽后 20~22 d）、穗分化始期（叶龄余数为 3.5 时）、抽穗期（50%植株抽穗时）和成熟期，每小区取 4 穴生长均匀的植株，区分茎鞘、叶片和穗，用 Li-3000 型自动叶面积仪测定叶片叶面积，计算叶面积指数，然后 105 ℃下杀青，75 ℃烘干称干质量，每处理重复 4 次.

1.3.2 叶片膜质保护酶活性和丙二醛含量　在分蘖中期、穗分化始期、抽穗期和灌浆期（水稻开花至籽粒成熟），分别按比色法[16]测定剑叶过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）活性，用 NBT 光化还原法[17]测定超氧化物歧化酶（SOD）活性，用硫代巴比妥酸比色法[18]测定丙二醛（MDA）含量.

1.3.3 根系氧化力及根系中吲哚-3-乙酸、玉米素+玉米素核苷含量的测定　同上述时期取生长均匀的水稻植株.用自制取根器取根，每穴以稻株基部为中心，挖取 20 cm×20 cm×20 cm 的土块，装于 70 目的筛网袋中，先用流水冲洗，然后用农用压缩喷雾器将根冲洗干净，取完整根测定根系氧化力和根系中吲哚-3-乙酸、玉米素+玉米素核苷含量.根系氧化力测定参照章骏德等[19]的方法；根系中吲哚-3-乙酸和玉米素+玉米素核苷含量的提取、纯化和定量分析参照陈远平等[20]的高效液相色谱法并作改进：用石油醚萃取去除样品中叶绿素和脂肪等物质，经 Sep-Pak C_{18}柱过滤以减少样品中杂质；色谱条件改用 Dubhe C_{18} 4.6×250，5 μm，流动相为 5%（V/V）乙腈、50%（V/V）甲醇、0.6%（V/V）冰乙酸，流速为 0.8 mL · min^{-1}，采用梯度洗脱法，检测波长 254 nm；柱温 30 ℃，进样量 20 μL.样品回收率为（85.8±2.1）%，每个样品重复 4 次.

1.3.4 考种、计产　取成熟期各小区 4 穴考查每穴穗数、结实率、千粒重和每穗粒数.各小区实收计产.

1.4 数据处理

采用 SPSS 16.0 软件对数据进行统计分析，LSD 法进行显著性检验（$\alpha=0.05$），采用 Excel 2003 作图.图表中数据为平均值±标准差.

2 结果与分析

2.1 水稻产量及其构成的变化

由表 1 可知，干湿交替灌溉条件下，与对照相比，两优培九产量在无芒稗（T_1）、稗（T_2）、西来稗（T_3）和光头稗（T_4）处理下分别降低 13.8%、10.6%、23.8%和 0.5%，T_1、T_2和 T_3处理与对照差异显著，T_4处理与对照差异不显著；南粳 9108 在 T_1、T_2、T_3和 T_4处理下产量分别降低 45.5%、36.9%、60.7%和 15.1%，4 种处理均显著降低了水稻产量.同一稗草处理下，粳稻产量下降幅度高于籼稻；4 种稗草的危害程度大小为光头稗<稗<无芒稗<西来稗.从产量构成因素分析，籼稻品种产量的降低主要是结实率和千粒重显著降低所致，粳稻产量的降低主要由每穗粒数、结实率和千粒重显著降低引起，不同种稗草

表 1　干湿交替灌溉条件下不同稗草种对水稻产量及其构成因素的影响

Table 1　Effects of different barnyardgrass species on grain yield and its components of rice under alternate wetting and drying irrigation condition

水稻品种 Rice cultivar	处理 Treatment	穗数 Number of panicles（×10^4 · hm^{-2}）	每穗粒数 Spikelets per panicle	结实率 Seed setting rate（%）	千粒重 1000-grain mass（g）	理论产量 Theoretical yield（t · hm^{-2}）	实际产量 Actual yield（t · hm^{-2}）
两优培九	CK	230±14a	215±11a	77.9±1.1a	26.2±0.2a	10.09±0.67a	9.84±0.58a
Liangyoupeijiu	T_1	232±10a	210±8a	70.1±1.0c	25.5±0.2b	8.70±0.39b	8.48±0.32b
	T_2	235±9a	212±9a	70.6±1.2c	25.6±0.1b	9.02±0.44b	8.86±0.41b
	T_3	231±6a	199±9a	66.5±1.2d	25.2±0.1c	7.69±0.34c	7.38±0.35c
	T_4	236±8a	218±12a	74.6±1.1b	26.1±0.2a	10.04±0.14a	9.58±0.24a
南粳 9108	CK	257±14a	148±12a	95.2±1.1a	25.6±0.1a	9.25±0.55a	9.18±0.41a
Nanjing 9108	T_1	245±15a	102±8b	84.6±1.4cd	23.9±0.2d	5.04±0.20d	4.95±0.22d
	T_2	247±13a	114±7b	86.1±0.9c	24.1±0.1c	5.84±0.15c	5.78±0.28c
	T_3	240±13a	81±8c	83.7±0.8d	22.4±0.1e	3.64±0.19e	3.58±0.25e
	T_4	248±14a	138±6a	90.9±1.4b	25.3±0.1b	7.85±0.35b	7.54±0.38b

CK：对照 Control；T_1：无芒稗 *Echinochloa crusgalli* var. *mitis*；T_2：稗 *E. crusgalli*；T_3：西来稗 *E. crusgalli* var. *zelayensis*；T_4：光头稗 *E. colonum*. 同列不同字母表示差异显著（$P<0.05$）Different letters in the same column meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

表 2 干湿交替灌溉条件下不同稗草种对水稻干物质积累的影响

Table 2 Effects of different barnyargrass species on rice dry matter accumulation under alternate wetting and drying irrigation condition ($t \cdot hm^{-2}$)

水稻品种 Rice cultivar	处理 Treatment	干物质积累 Dry matter accumulation				收获指数 Harvest index
		分蘖中期 Mid-tiller stage	穗分化始期 Panicle initiation	抽穗期 Heading stage	成熟期 Maturity stage	
两优培九	CK	2.45±0.27a	6.28±0.44a	12.62±1.05a	20.63±0.81a	0.49±0.01a
Liangyoupeijiu	T_1	2.48±0.24a	6.08±0.64a	11.54±0.42b	17.61±0.63b	0.49±0.01a
	T_2	2.56±0.16a	6.24±0.43a	11.24±0.54b	18.24±0.29b	0.50±0.01a
	T_3	2.67±0.14a	6.01±0.37a	10.98±0.48b	16.56±0.46c	0.46±0.01b
	T_4	2.53±0.11a	6.39±0.53a	12.45±0.75a	20.42±0.64a	0.49±0.01a
南粳 9108	CK	1.63±0.10a	5.62±0.37a	10.87±0.65a	18.45±0.52a	0.50±0.01a
Nanjing 9108	T_1	1.48±0.12a	5.16±0.25a	8.04±0.74c	12.43±0.31c	0.41±0.01c
	T_2	1.62±0.18a	5.34±0.36a	9.21±0.67b	12.85±0.51c	0.45±0.01b
	T_3	1.68±0.14a	4.71±0.27b	7.21±0.52c	10.36±0.46d	0.35±0.01d
	T_4	1.54±0.09a	5.24±0.26a	9.75±0.60b	15.81±0.80b	0.50±0.01a

处理对最终穗数均无显著影响.

2.2 水稻和稗草干物质积累量的变化

由表 2 可以看出,干湿交替灌溉条件下,不同稗草种对两优培九分蘖中期和穗分化始期干物质积累量无显著影响,在抽穗期和成熟期 T_1、T_2 和 T_3 处理水稻干物质积累量显著降低,T_4 处理与对照差异不显著;对于南粳 9108,T_3 处理显著降低了其穗分化始期、抽穗期和成熟期的干物质积累量,T_1、T_2 和 T_4 处理显著降低了抽穗期和成熟期的干物质积累量,其他时期与对照差异不显著.4 种稗草对水稻干物质积累量的影响大小为 $T_3>T_1>T_2>T_4$,并且两优培九受干扰程度小于南粳 9108.与对照相比,两优培九在 T_1 T_2 和 T_4 处理下收获指数差异不显著,但 T_3 处理显著降低了收获指数,而南粳 9108 在 T_1、T_2 和 T_3 处理下收获指数显著降低,T_4 处理与对照差异不显著.这表明随着影响程度的增加,收获指数显著降低.

干湿交替灌溉条件下,不同种稗草对两优培九分蘖中期、穗分化始期和抽穗期的叶面积指数无显著影响;而不同种稗草对南粳 9108 分蘖中期、穗分化始期的叶面积指数无显著影响,在抽穗期,T_1、T_2、T_3 和 T_4 处理分别降低了 9.6%、8.6%、13.6% 和 2.4%,其中,T_1、T_2 和 T_3 处理与对照差异显著,T_4 处理与对照差异不显著(表 3).

不同种稗草在水稻各生育期的干物质积累变化较大,在水稻的分蘖中期,同一水稻品种下 4 种稗草间干物质积累量差异不显著,但与不同的水稻类型共生,稗草干物质积累量差异较大,与籼稻混生的 4 种稗草干物质积累量均低于与粳稻混生的 4 种稗草;至抽穗期,T_1、T_2 和 T_3 处理各稗草干物质积累量均显著高于 T_4 处理,在分蘖中期-穗分化始期,穗分化始期-抽穗期,抽穗期-成熟期、干物质积累量以穗分化始期至抽穗期最大(表 4).

2.3 干湿交替灌溉条件下不同种稗草对水稻叶片膜脂过氧化酶活性的影响

由图 1 可以看出,不同处理水稻叶片丙二醛含量随生育进程逐渐增大,增加幅度因水稻品种和稗草种的差异而不同.对于两优培九,在水稻分蘖中期和穗分化始期,各处理间丙二醛含量差异不显著;但在抽穗期,T_3 处理显著高于对照,其他处理间差异不显著;在灌浆期,T_1、T_2 和 T_3 处理水稻叶片丙二醛含量较对照分别增加 10.6%、9.5%和 21.3%,差异达显著水平,而 T_4 处理较对照增加 2.3%,与对照差异不显著.对于南粳 9108,在分蘖中期各处理间水稻叶片丙二醛含量差异不显著,但在穗分化始期 T_1、T_2、T_3 和 T_4 分别较对照增加 32.5%、26.6%、53.3% 和 8.4%,其中T_4 与对照差异不显著;抽穗期和灌浆期

表 3 干湿交替灌溉条件下不同稗草种对水稻叶面积指数的影响

Table 3 Effects of different barnyargrass species on leaf area index of rice under alternate wetting and drying irrigation condition

水稻品种 Rice cultivar	处理 Treatment	分蘖中期 Mid-tiller stage	穗分化始期 Panicle initiation	抽穗期 Heading stage
两优培九	CK	2.87±0.27a	5.14±0.43a	7.11±0.54a
Liangyoupeijiu	T_1	2.91±0.23a	5.08±0.41a	7.04±0.58a
	T_2	2.84±0.14a	5.10±0.27a	7.07±0.49a
	T_3	2.99±0.21a	5.08±0.26a	7.01±0.69a
	T_4	3.01±0.22a	5.10±0.55a	7.07±0.52a
南粳 9108	CK	2.74±0.10a	4.78±0.24a	6.76±0.31a
Nanjing 9108	T_1	2.65±0.11a	4.68±0.30a	6.11±0.12bc
	T_2	2.68±0.13a	4.72±0.25a	6.18±0.15b
	T_3	2.59±0.16a	4.45±0.30a	5.84±0.09c
	T_4	2.57±0.09a	4.65±0.17a	6.60±0.14a

表 4　干湿交替灌溉条件下在水稻各生育时期不同种稗草干物质积累

Table 4　Dry matter accumulation of different barnyargrass species at different growth stages of rice under alternate wetting and drying irrigation condition（g · plant^{-1}）

水稻品种 Rice cultivar	处理 Treatment	分蘖中期 Mid-tiller stage	穗分化始期 Panicle initiation	抽穗期 Heading stage	成熟期 Maturity stage
两优培九	T_1	1.41±0.14a	19.13±1.98a	95.00±11.01b	107.07±3.97a
Liangyoupeijiu	T_2	1.36±0.24a	18.37±1.65a	91.00±9.39b	104.03±6.06a
	T_3	1.55±0.30a	19.67±1.73a	106.40±13.57a	99.90±2.08a
	T_4	1.70±0.24a	15.83±1.49a	22.21±2.72c	14.71±0.48b
南粳 9108	T_1	4.73±0.60a	32.07±3.21b	244.33±19.39a	257.47±10.59a
Nanjing 9108	T_2	3.87±0.40a	32.43±2.87b	226.30±15.61a	254.70±8.41a
	T_3	4.75±0.41a	38.00±3.58a	233.70±19.28a	220.30±11.47a
	T_4	4.77±0.63a	33.20±2.97b	87.03±10.08b	66.93±4.55b

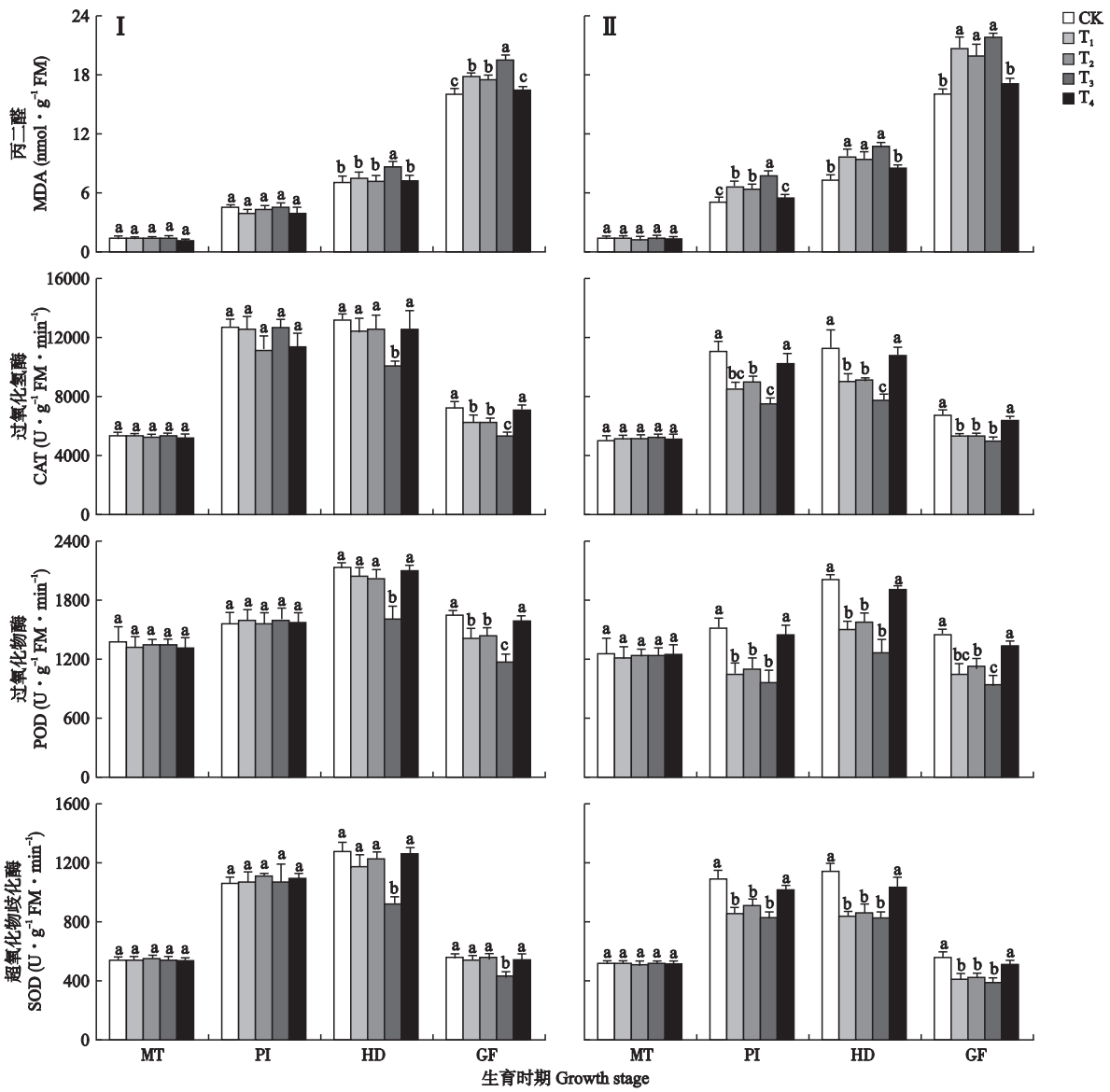


图 1　干湿交替灌溉条件下不同稗草种对水稻叶片膜脂过氧化酶活性的影响

Fig.1　Effects of different barnyardgrass species on activities of membrane lipid peroxidase of rice leaf under alternate wetting and drying irrigation condition.

I：两优培九 Liangyoupeijiu；II：南粳 9108 Nanjing 9108. CK：对照 Control；T_1：无芒稗 *Echinochloa crusgalli* var. *mitis*；T_2：稗 *E. crusgalli*；T_3：西来稗 *E. crusgalli* var. *zelayensis*；T_4：光头稗 *E. colonum*. MT：分蘖中期 Mid-tiller stage；PI：穗分化始期 Panicle initiation；HD：抽穗期 Heading stage；GF：灌浆期 Grain filling stage. 不同字母表示差异显著（$P<0.05$）Different letters meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

各处理水稻叶片丙二醛含量与穗分化始期表现出相似的变化趋势.

干湿交替灌溉条件下,不同生育时期两优培九叶片中过氧化氢酶(CAT)活性在分蘖中期和穗分化始期各处理间差异不显著;但在抽穗期,T_3处理水稻叶片 CAT 活性较对照降低 12.0%,与对照差异达显著水平,其他处理与对照差异不显著;在灌浆期,T_1、T_2和 T_3处理分别较对照显著降低 12.4%、11.9%和 26.5%,T_4处理与对照差异不显著.南粳 9108 表现出相似的变化趋势,即在水稻穗分化始期 T_1、T_2和 T_3处理均显著降低了 CAT 活性,降低幅度分别达 22.4%、18.3%和 32.0%,其他时期变化趋势与穗分化始期相似.过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性与 CAT 活性的变化趋势基本一致.

2.4 水稻根系氧化力的变化

由图 2 可以看出,水稻根系氧化力随着生育进程逐渐降低.在分蘖中期和穗分化始期,各稗草种对两优培九根系氧化力无显著影响;在抽穗期 T_3处理根系氧化力显著降低,其他处理差异不显著;在灌浆期,T_1、T_2和 T_3处理根系氧化力分别显著降低 25.7%、18.8%和 32.6%.在分蘖中期、穗分化始期各处理对南粳 9108 的根系氧化力无显著影响,但在穗分化始期 T_1、T_2和 T_3处理较对照显著降低,T_4处理与对照差异不显著;在灌浆期,T_1、T_2、T_3和 T_4处理分别显著降低 29.5%、24.5%、34.2%和 12.1%.

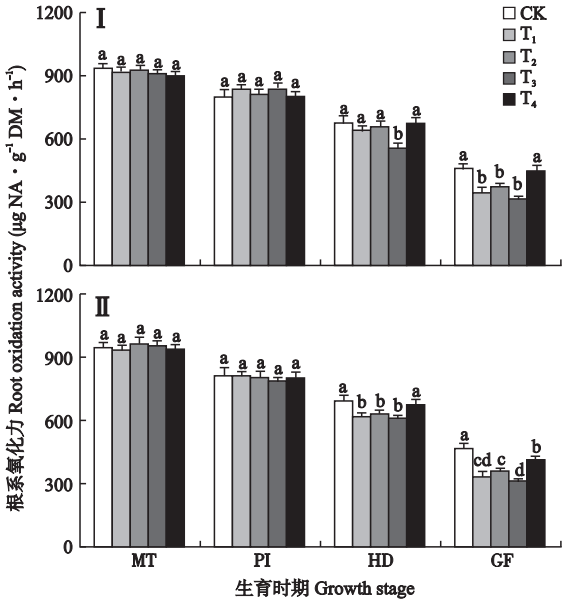


图 2 干湿交替灌溉条件下不同稗草种对水稻根系氧化力的影响

Fig.2 Effects of different barnyardgrass species on root oxidation activity of rice under alternate wetting and drying irrigation condition.

2.5 水稻根系中吲哚-3-乙酸和玉米素+玉米素核苷含量的变化

由图 3 可以看出,在分蘖中期和穗分化始期,水稻根系中吲哚-3-乙酸在两优培九各处理间无显著差异;在抽穗期和灌浆期,T_3处理水稻根系吲哚-3-乙酸含量较对照显著降低,其他处理与对照差异不

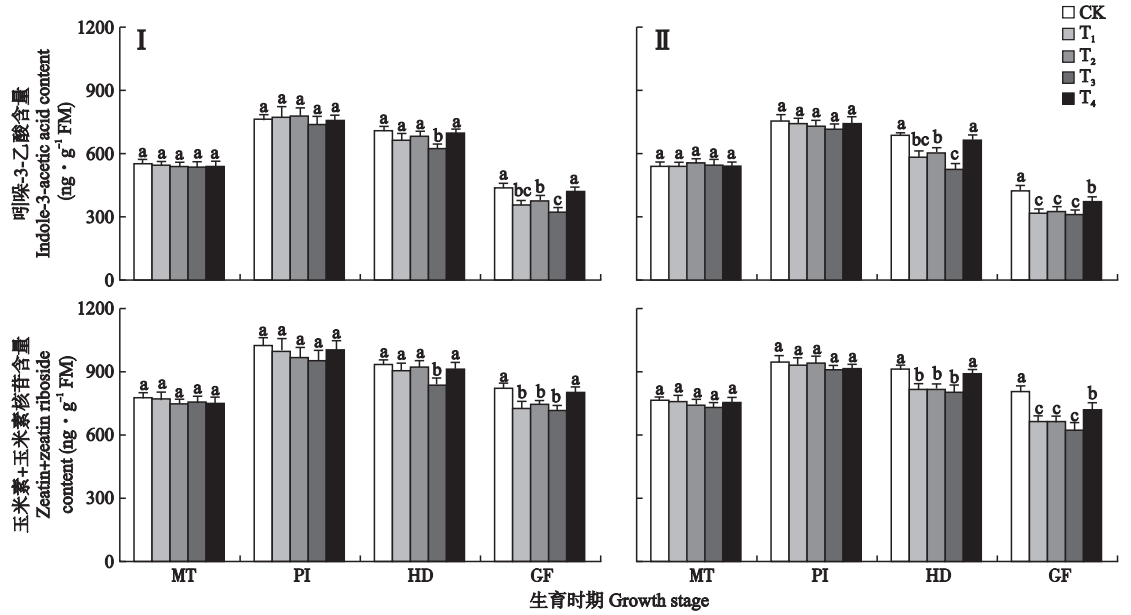


图 3 干湿交替灌溉条件下不同稗草种对水稻根系中吲哚-3-乙酸和玉米素+玉米素核苷含量的影响

Fig.3 Effects of different barnyardgrass species on contents of indole-3-acetic acid and zeatin+zeatin riboside in roots of rice under alternate wetting and drying irrigation condition.

显著；在灌浆期，T_1、T_2和 T_3处理均显著降低了吲哚-3-乙酸含量，T_4处理与对照差异不显著.不同稗草种处理对南粳 9108 的影响表现为：在分蘖中期和穗分化始期各处理间无显著差异；在抽穗期，T_1、T_2和 T_3处理根系中吲哚-3-乙酸含量显著降低，T_4处理与对照差异不显著；在灌浆期各处理较对照均显著降低.各处理水稻根系中，玉米素+玉米素核苷含量与吲哚-3-乙酸含量变化趋势基本一致.

3　讨　　论

采用干湿交替灌溉能够保持较高的水稻产量甚至改善稻米品质，提高氮肥利用效率[21-22]，但稻田的干湿也促进了稻田杂草的萌发.有研究表明，节水灌溉条件下杂草总量与淹灌条件下相比差异不显著，但稻田中一些旱生或半旱生杂草获得了生长空间，特别是稗草数量明显增多，水稻产量也随稗草密度的增加而降低[23-24].干湿交替灌溉作为一种水稻高产节水栽培措施被广泛应用，但在此灌溉方式下不同稗草种对水稻产量有何影响，目前鲜有报道.本研究表明，不同种稗草对水稻产量的干扰存在明显差异，干扰程度表现为：$T_3>T_1>T_2>T_4$.T_1、T_2和 T_3处理均显著降低了水稻产量，T_4处理对两优培九产量无显著影响，但显著降低了南粳 9108 的产量.T_1、T_2、T_3和 T_4处理下两优培九的减产率分别为 13.8%、10.6%、23.8%和 0.5%，南粳 9108 的减产率分别为 45.5%、36.9%、60.7%和 15.1%.这表明稗草对水稻产量的干扰程度因水稻品种类型、稗草种的不同而异.

当植物处于逆境条件下植物细胞内自由基产生和消除的平衡会受到破坏而出现自由基积累，并由此引发或加剧细胞的膜脂过氧化[25-26].丙二醛(MDA)是膜脂过氧化作用的最终产物之一，具有很强的细胞毒性，对膜和细胞中的许多生物功能分子如蛋白质、核酸和酶等均有很强的破坏作用.因此，MDA 含量的高低可间接地作为判断植物受逆境胁迫或细胞膜受伤害程度的指标[27].保护酶系统在一定程度上能缓解逆境带来的活性氧损伤，植物体内的抗氧化酶系统主要由超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶组成，对维持细胞膜的结构和功能具有重要作用[28].本研究表明，不同种稗草与水稻共生后，丙二醛含量及保护酶活性因水稻类型不同存在一定差异.对于两优培九(籼稻)，在抽穗以前不同种稗草对水稻叶片丙二醛含量、保护酶活性无显著影响，在抽穗期，T_3处理导致水稻叶片内丙二醛含量显著增加，POD、CAT 和 SOD 等保护酶活性显著降低，其他处理则较对照无显著差异.这表明，在抽穗期 T_3处理降低了水稻植株内抗氧化能力，对水稻造成了伤害；在灌浆期，T_1、T_2和 T_3处理较对照增加了丙二醛含量，降低了保护酶活性，表明 T_1、T_2和 T_3处理对水稻造成了伤害.对于粳稻而言，T_3处理在穗分化始期对南粳 9108 造成伤害，T_1和 T_2处理自抽穗期起显著降低了膜脂过氧化水平，T_4处理在灌浆期对南粳 9108 产生了不利影响.4 种稗草对水稻抗氧化系统影响强度表现为 $T_3>T_1>T_2>T_4$，籼稻两优培九的抗胁迫能力强于粳稻南粳 9108.本研究发现，水稻与稗草共生过程中，至水稻分蘖中期，由于不同种稗草个体较水稻矮小，加上光照、养分供应充足，稗草的存在对水稻生长发育未产生影响，但随着水稻生育进程，作为 C_4植物的稗草，干物质积累量和株高增加迅速，尤其是与南粳 9108 共生时，在水稻穗分化始期 T_1、T_2和 T_3处理株高已显著高于水稻；对于两优培九，在水稻抽穗期 T_1和 T_2处理株高略高于水稻，T_3处理株高优势较为明显，T_4处理株高在水稻各生育期均显著低于籼稻，最终株高与粳稻相当.稗草相对较高的株高干扰了水稻对光照的捕获，显著降低了水稻和稗草上部冠层的透光率，对水稻产生遮阴现象.水稻遭受遮阴胁迫后，对细胞间和膜上的许多重要组成物质起到破坏作用，产生膜脂过氧化产物 MDA.为应对逆境胁迫，POD、CAT 和 SOD 等保护酶通常能保持较高活性，但过度的胁迫造成植物体内保护酶活性降低[29].本研究表明，4 种稗草对两品种的遮阴程度表现为 $T_3>T_1$和 $T_2>T_4$.

根系是植物的吸收器官，也是合成某些氨基酸、激素等生理活性物质的重要场所，在水稻生长发育过程中具有重要作用.本研究表明，与对照相比，4 种稗草处理对分蘖中期和穗分化始期 2 个水稻品种的根系氧化力无显著影响，但在抽穗期，T_3处理显著降低了两优培九的根系氧化力，其他处理无显著影响，在灌浆期，T_1、T_2和 T_3处理显著降低了根系氧化力，T_4处理与对照差异不显著；而不同稗草种与南粳 9108 共生后，T_1、T_2和 T_3处理显著降低了抽穗期和灌浆期的根系氧化力，T_4处理与对照在抽穗期差异不显著，但在灌浆期显著降低.根系氧化力降低会减弱根系吸收水分和养分的能力，从而无法为地上部生长提供充足的养分，进而抑制地上部分的生长发育[30]；反过来，地上部分生产力的减弱无法为地下根系生长提供充足的光合同化物，导致根系功能的衰退[31].因此，植物根冠关系协调对水稻的生长发育尤为重要.本研究表明，不同稗草种与水稻共生

后,水稻灌浆期的根系氧化力降低,这将影响水稻吸收养分的能力,从而抑制了水稻的生长发育,使水稻灌浆期干物质积累量和同化物质向籽粒中运输量降低,引起收获指数降低,导致水稻产量降低.

植物激素如吲哚-3-乙酸(IAA)和细胞分裂素(Z+ZR)均可在植物生长发育和产量形成中起重要的作用[14-15].IAA 可促进细胞伸长和调节核酸参与蛋白质的合成,促进灌浆和同化物向籽粒运输[15].细胞分裂素(Z+ZR)主要在根系中合成并运转到地上部器官,可促进细胞分裂,延缓植株衰老[32].有研究表明,水稻灌浆期根、叶和籽粒中 IAA 和 Z+ZR 含量与胚乳细胞数、籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶(蔗糖合酶、腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶、淀粉合酶和淀粉分枝酶)活性呈显著正相关[33-35].由此推测,IAA 和 Z+ZR 含量通过调节胚乳细胞的发育,调节籽粒中蔗糖-淀粉代谢途径关键酶活性,调控籽粒的发育充实.本研究表明,不同稗草种和水稻共生后各处理灌浆期水稻根系中 IAA 和 Z+ZR 降低,南粳 9108 处理降低尤为明显,4 种稗草以西来稗处理降低幅度最大,光头稗最小.不同处理灌浆期根系中 IAA 和 Z+ZR 含量的降低可能影响了水稻的籽粒充实,进而引起水稻结实率和千粒重的降低,造成水稻减产.

参考文献

[1] Bouman BAM, Humphreys E, Tuong TP, *et al*. Rice and water. *Advances in Agronomy*, 2007, **92**: 187-237

[2] Belder P, Spiertz JHJ, Bouman BAM, *et al*. Nitrogen economy and water productivity of lowland rice under water-saving irrigation. *Field Crops Research*, 2005, **93**: 169-185

[3] Bouman BAM, Tuong TP. Field water management to save water and increase its productivity in irrigated lowland rice. *Agricultural Water Management*, 2001, **49**: 11-30

[4] Chen TT, Xu YJ, Wang JC, *et al*. Polyamines and ethylene interact in rice grains in response to soil drying during grain filling. *Journal of Experimental Botany*, 2013, **64**: 2523-2538

[5] Yang JC, Liu K, Wang ZQ, *et al*. Water-saving and high-yielding irrigation for lowland rice by controlling limiting values of soil water potential. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, **49**: 1445-1454

[6] Liu LJ, Chen TT, Wang ZQ, *et al*. Combination of site-specific nitrogen management and alternate wetting and drying irrigation increases grain yield and nitrogen and water use efficiency in super rice. *Field Crops Research*, 2013, **154**: 226-235

[7] Rao AN, Johnson DE, Sivaprasad B, *et al*. Weed management in direct-seeded rice. *Advances in Agronomy*, 2007, **93**: 153-255

[8] Chauhan BS, Johnson DE. Implications of narrow crop row spacing and delayed *Echinochloa colona* and *Echinochloa crusgalli* emergence for weed growth and crop yield loss in aerobic rice. *Field Crops Research*, 2010, **117**: 177-182

[9] Zhang Z-C (张自常), Li Y-F (李永丰), Zhang B (张 彬), *et al*. Influence of weeds in *Echinochloa* on growth and yield of rice. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(11): 3177-3184

[10] Chauhan SB, Johnson DE. Relative importance of shoot and root competition in dry-seeded rice growing with junglerice (*Echinochloa colona*) and ludwigia (*Ludwigia hyssopifolia*). *Weed Science*, 2010, **58**: 295-299

[11] Gill SS, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, **48**: 909-930

[12] Inukai Y, Ashikari M, Kitano H. Function of the root system and molecular mechanism of crown root formation in rice. *Plant Cell Physiology*, 2004, **45**: 17

[13] Kimura K, Kikuchi S, Yamasaki SI. Accurate root length measurement by image analysis. *Plant and Soil*, 1999, **216**: 117-127

[14] Kende H, Zeevaart JAD. The five 'classical' plant hormones. *The Plant Cell*, 1997, **9**: 1197-1210

[15] Davies PJ. Introduction// Davies PJ, ed. Plant Hormones, Biosynthesis, Signal Transduction, Action! Amsterdam, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004: 1-35

[16] Wang X-K (王学奎). Principles and Techniques of Plant Physiological Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2006: 167-170 (in Chinese)

[17] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, **31**: 491-543

[18] Zhao S-J (赵世杰), Xu C-C (许长成), Zou Q (邹琦), *et al*. Improvements of method for measurement of malondialdehyde in plant tissues. *Plant Physiology Communications*, 1994, **30**: 207-210 (in Chinese)

[19] Zhang J-D (章骏德), Liu G-P (刘国屏), Shi Y-N (施永宁). Experimental Method for Plant Physiology. Nanchang: Jiangxi People's Press, 1982: 52-57 (in Chinese)

[20] Chen Y-P (陈远平), Yang W-Y (杨文钰). Determination of GA_3, IAA, ABA and ZT in dormant buds of *Allium ovalifolium* by HPLC. *Journal of Sichuan Agricultural University* (四川农业大学学报), 2005, **23**(4): 498-500 (in Chinese)

[21] Zhang H, Zhang SF, Yang JC, *et al*. Alternate wetting and moderate soil drying during grain filling improves both quality and quantity of rice yield. *Agronomy Journal*, 2008, **100**: 726-733

[22] Dong NM, Brandt KK, Sørensen J, *et al*. Effects of alternating wetting and drying versus continuous flooding on fertilizer nitrogen fate in rice fields in the Mekong Delta, Vietnam. *Soil Biology & Biochemistry*, 2012,

47：166-174

[23] Fang R-J（方荣杰）. The effect of deficit irrigation conditions on ecological environment of paddy field. *Water Saving Irrigation*（节水灌溉）, 2001(5)：35-37（in Chinese）

[24] Zhu D-W（朱达文）. Influence of barnyardgrass, *Echinochloa crusgalli*, on the growth and yield of paddy rice and its economic threshold. *Acta Phytophylacica Sinica*（植物保护学报）, 2005, **32**(1)：81-86（in Chinese）

[25] Zhao T-H（赵天宏）, Sun J-W（孙加伟）, Zhao Y-X（赵艺欣）, *et al*. Effects of elevated O_3 concentration and UV-B radiation on the chlorophyll content and active oxygen metabolism of soybean leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*（应用生态学报）, 2013, **24**(5)：1277-1283（in Chinese）

[26] Gao Q-H（高青海）, Wang X-F（王秀峰）, Shi Q-H（史庆华）, *et al*. Effects of lanthanum on the plant growth and leaf anti-oxidative enzyme activities of cucumber seedlings under nitrate stress. *Chinese Journal of Applied Ecology*（应用生态学报）, 2008, **19**(5)：976-980（in Chinese）

[27] Chen S-Y（陈少裕）. Membrane-lipid peroxidation and plant stress. *Chinese Bulletin of Botany*（植物学通报）, 1989, **6**(4)：211-217（in Chinese）

[28] Wu F-F（吴芳芳）, Zheng Y-F（郑有飞）, Wu R-J（吴荣军）, *et al*. Concentration of O_3 at the atmospheric surface affects the changes characters of antioxidant enzyme activities in *Triticum aestivum*. *Acta Ecologica Sinica*（生态学报）, 2011, **31**(4)：4019-4026（in Chinese）

[29] Chen Y-J（陈亚君）, Zu Y-G（祖元刚）, Liu H-M（刘慧民）, *et al*. Effect of drought on membrane lipid peroxidation and protective enzymes activities in cells of different kentucky bluegrass（*Poa pratensis* L.）cultivars. *Chinese Journal of Grassland*（中国草地学报）, 2008, **30**(5)：32-36（in Chinese）

[30] Stoop WA, Uphoff N, Kassam A. A review of agricultural research issues raised by the system of rice intensification（SRI）from Madagascar：Opportunities for improving farming system for resource-poor farmers. *Agricultural Systems*, 2002, **71**：249-274

[31] Yang C, Yang L, Yang Y, *et al*. Rice root growth and nutrient uptake as influenced by organic manure in continuously and alternately flooded paddy soils. *Agricultural Water Management*, 2004, **70**：67-81

[32] Yang J-C（杨建昌）, Qiu M（仇　明）, Wang Z-Q（王志琴）, *et al*. Relationship between the cell proliferation and cytokinin contents in rice endosperm during its development. *Acta Agronmica Sinica*（作物学报）, 2004, **30**(1)：11-17（in Chinese）

[33] Yang JC, Zhang JH, Wang ZQ, *et al*. Hormones in the grains in relation to sink strength and postanthesis development of spikelets in rice. *Plant Growth Regulation*, 2003, **41**：185-195

[34] Yang JC, Zhang JH, Huang ZL, *et al*. Correlation of cytokinin levels in the endosperm and roots with cell number and cell division activity during endosperm development in rice. *Annals of Botany*, 2002, **90**：369-377

[35] Zhang S-F（张慎凤）. Effect of Alternate Wetting and Drying on the Growth and Development, Grain Yield and Quality of Rice. Master Thesis. Yangzhou：Yangzhou University, 2009（in Chinese）

作者简介　张自常，男，1982 年生，博士，助理研究员. 主要从事农田杂草生态控制研究. E-mail：zfe915@163.com

责任编辑　孙　菊