

温度对不同叶龄长雄野生稻及其后代化感作用的影响

徐高峰 申时才 张付斗* 张玉华

(云南省农业科学院 农业环境资源研究所, 昆明 650205; * 通讯联系人, E-mail: fdzh@vip.sina.com)

Allelopathic Response to Different Temperature Conditions of Wild Rice (*Oryza longistaminata*) and Its Descendants

XU Gao-feng, SHEN Shi-cai, ZHANG Fu-dou*, ZHANG Yu-hua

(Agricultural Environment & Resource Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China;

* Corresponding author, E-mail: fdzh@vip.sina.com)

XU Gaofeng, SHEN Shicai, ZHANG Fudou, et al. Allelopathic response to different temperature conditions of wild rice (*Oryza longistaminata*) and its descendants. *Chin J Rice Sci*, 2016, 30(5): 559-566.

Abstract: Rice allelopathy is considered as a complex phenomenon of chemical ecology, and temperature plays an important role in regulating allelopathic potential. Former studies have demonstrated that the wild rice (*Oryza longistaminata*) has high allelopathic potential. Therefore, understanding the allelopathic responses to temperature of wild rice and its descendants is very important to finally exploit and utilize allelopathic genes of wild germplasm resources. The root exudates of different allelopathic potential rice accessions (OL, RD23, F1, RL159, RL169 and RL219) were respectively collected by the resin of AG 50W-X8, followed by the evaluation of their allelopathic potential to barnyardgrass. The results demonstrated: 1) Allelopathic response to temperature, leaf ages and temperature \times leaf age were significantly different among different allelopathic potential rice accessions. The allelopathy was significantly affected by temperature, leaf age and temperature \times leaf age of OL, F1, RL159 and RL169, but low allelopathic rice accessions of RD23 and RL219 followed an opposite trend. 2) Regardless of leaf ages, the root exudates have weakest inhibitory ability to the growth of barnyardgrass at low temperature (15°C). The effects of allelopathic rice accessions OL, F1, RL159 and RL169 were greater than low allelopathic ones at low temperature (15°C) condition. 3) High temperature was conducive to the allelopathic enhancement of allelopathic rice, but the allelopathy was not always enhanced with increasing temperature. The allelopathy was strengthened with increasing temperature of allelopathic rice accessions OL, F1, RL159 and RL169 when they were at the 6-leaf stage and 8-leaf stage, but at the 2-leaf stage and 4-leaf stage, the allelopathy was enhanced first and then decreased with increasing temperature, and the allelopathy was strongest at 25°C. 4) Allelopathic responses to leaf ages were significantly different among different allelopathic potential rice. The allelopathy is the highest at the 2-leaf stage for allelopathic rice accessions OL, F1, RL159 and RL169 except for 15°C, then the allelopathy weakened with the increasing rice leaf ages. This finding suggests that allelopathic enhancement by temperature conditions at different leaf ages were worthwhile in future for the understanding of allelopathic responses to associated weeds.

Key words: wild rice (*Oryza longistaminata*); root exudates; temperature; leaf age; allelopathy

徐高峰, 申时才, 张付斗, 等. 温度对不同叶龄长雄野生稻及其后代化感作用的影响. 中国水稻科学, 2016, 30(5): 559-566.

摘要: 掌握温度对长雄野生稻(*Oryza longistaminata*)及其后代化感作用的影响, 对开发利用野生种质资源的化感抗草基因具有重要意义。采用直接树脂吸收法收集不同叶龄长雄野生稻及其后代在各温度条件下的根系分泌物, 并以稗草作为受体, 测定其化感作用。结果表明: 1) 温度、叶龄和温度 \times 叶龄对水稻化感作用的影响与其自身化感潜力正相关, 且对强化感和中化感潜力水稻(OL、F₁、RL159 和 RL169)的化感作用影响极显著, 而对弱化感水稻(RD23 和 RL219)的化感作用影响不显著。2) 供试条件下长雄野生稻及其后代根系分泌物对稗草的化感作用均为抑制作用, 其中, 低温不利于水稻化感潜力的发挥。15°C 时, 强和中化感潜力水稻在不同叶龄对稗草的苗高、根长和生物量的抑制作用最弱, 化感综合效应指数也显著大于同等叶龄的高温处理。3) 高温有利于水稻化感潜力的发挥, 但并非总是随温度的升高而增强。在 6 叶期和 8 叶期, 水稻材料 OL、F₁、RL159 和 RL169 随温度的升高化感作用逐渐增强, 但在 2 叶期和 4 叶期则表现为先增强后减弱, 在 25°C 时对稗草化感作用最强。4) 在 15°C 时, 强和中化感潜力水稻在 2 叶期化感作用最弱, 而在其他温度条件下, 其化感作用随叶龄的增加表现为先减弱后增强, 在 2 叶期化感作用最强。研究结果显示, 温度对不同叶龄的水稻化感作用具有调控作用, 幼苗阶段高温有利于强和中化感潜力水稻化感作用的发挥。

关键词: 长雄野生稻; 根系; 分泌物; 温度; 叶龄; 化感作用

中图分类号: Q946.8; S451.1

文献标识码: A

文章编号: 1001-7216(2016)05-0559-08

收稿日期: 2015-10-30; 修改稿收到日期: 2016-03-22。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31260453); 云南科技创新人才计划资助项目(2014HB039)。

稻田杂草严重影响水稻的产量和品质,化学除草剂是现代农业控制稻田杂草的主要手段,但长期大量施用化学除草剂对生态环境以及食品安全的负面效应已越来越被关注。水稻化感作用是水稻通过释放次生代谢物质影响临近生物(如田间微生物和杂草等)生长发育的化学生态学现象^[1-2]。利用水稻化感作用控制稻田杂草,将降低或取代现有农业生产对化学除草剂的依赖,保护环境和生物多样性,是21世纪农业可持续发展关键技术之一^[4-7]。然而,由于人类长期驯化培育,现代作物品种的化感特性大多已丧失或特征基因不再表达,即便是那些极少数保留化感特性的水稻品种,其在产量、品质和农艺性状等方面也已不能满足目前生产种植的要求^[8-10]。

作物野生类群中蕴涵着高产、抗逆等特异性状基因,已成为现代水稻育种抗逆基因的一个重要来源^[11]。利用野生稻化感抗杂草基因,培育高产、优质、抗杂草的化感水稻新品种具有重要的科学意义和应用价值^[12-13]。长雄野生稻与亚洲栽培稻(*O. sativa*)具有相同的AA基因组,是向亚洲栽培稻转移抗生物和非生物胁迫有利基因的重要基因库^[14]。张付斗等^[15]和郭恰卿等^[16]研究表明,长雄野生稻在2~3叶期对稗草的化感作用与国际公认的化感水稻PI312777差异不显著,具有较强的化感潜力^[15-16]。因此,研究利用长雄野生稻化感作用特性,改良现代栽培稻的抗草能力具有重要的科学意义和应用价值。

植物化感作用强度与其本身所产生特征物质的种类和浓度有关^[17]。水稻化感是多基因控制的数量遗传性状,环境条件对水稻化感特征物质的产生、释放、生物活性以及在环境中的行为产生广泛而复杂的影响^[13]。如胡飞等^[18]研究显示,水、肥、光等环境因子均会影响水稻化感作用的发挥。孔垂华等^[17]研究表明化感水稻在不同环境条件下所产生与释放的化感特征物质在种类与浓度方面存在差异。张付斗等^[15]研究表明,不同水肥条件对长雄野生稻化感潜力的发挥具有显著影响,其化感作用可被外界环境所调控。

温度是影响植物生长、发育以及空间分布的主要生态因子,也对植物化感潜力的发挥具有重要影响。掌握温度对不同叶龄长雄野生稻(*Oryza longistaminata*)及其后代化感潜力的影响,对充分发挥水稻的化感潜力,促进野生种质资源化感抗草基因的开发利用具有重要的理论与实际意义。为

此,本研究以长雄野生稻、亚洲栽培稻“RD23”及其F₁(RD23×*O. longistaminata*)和3份化感潜力不同后代作为试验材料,探索温度对不同叶龄水稻材料化感作用的影响,以加深人们对温度对化感作用的理解,为化感抗稗草水稻新品种的选育及其田间应用奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料

通过杂交方法将长雄野生稻与亚洲栽培稻RD23杂交所培育的F₂群体内具有化感抗杂草特性,即携带主效QTL植株用RD23回交,每次回交用已定位标记进行分子标记辅助选择,目标植株回交至BC₂F₁,自交至BC₂F₃,完成了近等基因系材料的培育。供试水稻材料长雄野生稻、亚洲栽培稻RD23(泰国优质籼稻)及其F₁(RD23×*O. longistaminata*)和3份具有不同化感潜力的近等基因系材料(分别为强化感潜力水稻材料RL159、中化感潜力水稻材料RL169和弱化感潜力水稻材料RL219),由云南省农业科学院粮食作物研究所提供。各试材在2~3叶期叶片水提液对稗草的化感指数以及在不同生育期的形态特征见文献^[19]。供试稗草(*Echinochloa crusgalli*)种子经实验室多年纯化,发芽率>98%。

1.2 试验方法

1.2.1 各叶龄水稻试材在不同温度条件下的根系分泌物收集

参照孔垂华等直接树脂吸收法^[20],收集不同温度条件下各叶龄供试材料的根系分泌物。具体如下:首先,挑选籽粒饱满的供试水稻材料种子,将其催芽后分别播于秧盘中。在水稻的2、4、6和8叶龄期,分别挑选健壮均匀的供试秧苗移入盛有Yoshida营养液和AG 50W-X8树脂的塑料盒(25 cm×20 cm×10 cm)中,每盒栽种3株,每处理栽种4盒。后分别置于温度为15℃、20℃、25℃和30℃,每天光照14 h的人工气候箱中恒温培养10 d,期间每天补充一定量相同浓度的营养液。培养结束后从塑料盒中取出树脂,仔细清除树脂中的水稻根组织,然后将树脂和溶液倒入5 cm×20 cm的玻璃柱中,待柱中的溶液流尽后,先用蒸馏水洗柱,再用甲醇淋洗,甲醇淋洗液低温减压除去溶剂,得根系分泌物,置于4℃的冰箱中密封无菌保存备用。

1.2.2 根系分泌物化感作用的生物测定

试验采用培养皿滤纸法,每处理重复4次。具体如下:在直径9 cm的培养皿中垫定性滤纸,后每皿撒入经挑选的稗草种子50粒。将前期收集的各处理根系分泌物分别用蒸馏水定容至50 mL,摇匀后每培养皿移入10 mL根系分泌物,空白对照加入10 mL无菌水。密封后在光照强度10 000 lx,温度 $(28\pm0.5)^{\circ}\text{C}$,每天光照12 h的人工气候箱中恒温培养,7 d后取出稗草并用吸水纸吸干植株上粘附的水分,调查稗草的株高、根长和生物量。

1.3 数据分析

供试材料根系分泌物对稗草的化感效应指数(RI)采用Williamson等^[21]的方法: $RI=1-C/T$ (当 $T\geq C$ 时)或 $RI=T/C-1$ (当 $T<C$ 时),本研究采用后者。式中, C 为对照值, T 为处理值。当 $RI>0$ 时,表示促进作用;当 $RI<0$ 时,表示抑制作用。 RI 绝对值代表化感作用强度。化感综合效应(allelopathy synthetic inhibitory effect, SE)用供体对同一受体的株高、根长和鲜质量3个测试项目的RI的算术平均值进行评价^[22],即 $RI_{SE}=(RI_{\text{株高}}+RI_{\text{根长}}+RI_{\text{生物量}})/3$ 。

所有数据采用DPS 9.01软件进行统计分析。对测定指标进行二因素方差分析(固定模型)(Two-way ANOVA),分别计算温度、叶龄以及二因子(温度 \times 叶龄)互作效应的 F 值,Duncan多重检验。并采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)对不同温度和叶龄条件下供试材料的化感综合效应进行检验,Duncan新复极差法进行多重比较,分析不同处理间的差异。

2 结果与分析

2.1 水稻在不同叶龄和温度条件下的根系分泌物对稗草生长的影响

研究结果显示,各叶龄供试水稻材料在不同温度条件下的根系分泌物对稗草的苗长、根长和生物量的影响均为抑制作用,同等条件下抑制强度为根长 $>$ 生物量 $>$ 苗长。在 15°C 时,相同叶龄供试材料的根系分泌物对稗草的苗长、根长和生物量的抑制作用最弱。而后随着温度的上升,在2叶期和4叶期,除RD23和RL219外,其他各处理根系分泌物对稗草生长的抑制作用表现为先增强后减弱,在 25°C 时抑制作用达到最强;而在6叶期和8叶期,各处理根系分泌物对稗草生长的抑制作用则表现为逐渐增

强,在 30°C 时抑制作用最强。研究结果也表明,在 15°C 下,除RD23和RL219外。其他不同叶龄水稻根系分泌物对稗草苗长、根长和生物量的抑制作用随着叶龄的增加逐渐增强,8叶期达到最大;而在其他温度条件下(20°C 、 25°C 和 30°C),各处理根系分泌物对稗草苗长、根长和生物量的抑制作用,表现为先减弱后增强,在2叶期抑制作用最强,6叶期抑制作用最弱。另外,研究也显示,强化感潜力水稻材料,如OL、 F_1 和RL159,其根系分泌物对稗草苗长、根长和生物量的影响受温度和叶龄影响明显大于中化感潜力和弱化感潜力水稻材料;而弱化感潜力材料,如RD23和RL219,随着温度和叶龄的改变,其根系分泌物对稗草的抑制作用虽也有波动,但波动较弱(表1、表2和表3)。

2.2 水稻在不同叶龄和温度条件下的根系分泌物对稗草化感综合效应指数分析

由表4可知,温度对不同叶龄水稻材料根系分泌物的化感作用具有显著影响。随着温度的上升,在2叶和4叶期,供试强化感和中等化感水稻材料(OL、 F_1 、RL159和RL169),在 25°C 时,其根系分泌物的化感综合效应指数(RI_{SE})最小,显示在该条件下供试水稻的化感作用最强;而在6叶期和8叶期,其根系分泌物的化感综合效益指数在 30°C 时 RI_{SE} 最小,表明供试水稻材料在该条件下化感作用最强。研究结果也表明试验水稻材料在不同叶龄应对温度变化的化感作用存在差异。在 20°C 、 25°C 和 30°C 时,水稻材料OL、 F_1 、RL159和RL169对稗草的化感作用随叶龄的增加表现为先减弱后增强,其中在2叶期对稗草的化感作用最强,6叶期时的化感作用最弱;而在 15°C 时,上述材料的根系分泌物在2叶期化感作用均表现最弱,显示低温不利于水稻化感潜力的发挥。另外研究也表明,上述材料除长雄野生稻在 30°C 其2叶期的根系分泌物化感综合效益指数 RI_{SE} 与其8叶期差异不显著外,其他水稻材料随着叶龄的增加,其根系分泌物的化感综合效益指数(RI_{SE})均显著增大。

2.3 温度、叶龄以及二者互作对试验水稻材料化感作用的影响分析

方差分析表明,温度、叶龄及其互作效应对强化感和中等化感潜力水稻材料OL、 F_1 、RL159和RL169化感作用的影响均达极显著水平,而且单因素效应均大于温度和叶龄的二因素互作效应。温度对RD23根系分泌物化感作用的影响均达极显著水

表 1 不同温度和叶龄条件下的水稻材料根系分泌物对稗草苗长的影响

Table 1. Effects of the root exudates of *Oryza longistaminata* on seedling height of barnyard grass at different temperature and leaf ages.

水稻材料 Allelopathic rice	温度 Temperature/℃	苗长抑制率			
		Inhibition rate to seedling height/%			
		2 叶期 2-leaf stage	4 叶期 4-leaf stage	6 叶期 6-leaf stage	8 叶期 8-leaf stage
OL	15	11.62±0.70 CjJc	16.72±0.57 Bfg	17.19±0.60 Be	23.10±2.09 Aef
	20	64.29±1.29 Ae	32.72±1.49 Bcd	21.94±1.59 Ccd	36.33±1.87 Bcd
	25	82.23±1.60 Aa	48.51±3.57 Ba	26.12±2.34 Dbc	38.69±3.12 Cc
	30	73.87±1.13 Acd	34.80±1.57 Cbcd	31.92±1.58 Ca	58.67±4.08 Ba
F ₁	15	9.83±0.68 Djk	13.24±0.80 Cgh	16.82±0.90 Bef	20.08±1.32 Af
	20	56.74±2.41 Af	32.11±2.00 Bcd	17.39±1.11 Ce	27.42±1.90 Be
	25	78.66±1.49 Aab	37.42±2.01 Bbc	21.75±2.34 Ccd	35.55±2.82 Bcd
	30	75.18±1.32 Abcd	36.87±2.72 Cbc	32.92±1.47 Ca	53.55±3.38 Bab
RD23	15	3.98±0.67 Am	2.57±0.51 Aj	2.54±0.24 Ajk	3.54±0.22 Ah
	20	4.18±0.28 Am	3.24±0.23 Aij	3.93±0.17 Aijk	2.93±0.09 Ah
	25	4.74±0.52 Am	4.98±0.53 Aij	4.10±0.66 Aijk	5.10±0.40 Agh
	30	6.41±1.12 Aklm	3.32±0.28 Bij	8.04±0.49 Ahi	7.04±0.51 Agh
RL159	15	11.51±0.99 Cj	13.82±0.72 BCgh	15.19±1.15 Bfg	19.86±1.52 Af
	20	50.46±1.72 Ag	28.03±1.02 Cde	15.40±1.68 Dfg	37.94±3.27 Bc
	25	77.92±2.52 Abc	40.83±0.88 Bb	25.52±1.95 Cbc	40.05±3.07 Bc
	30	71.18±2.74 Ad	31.93±3.12 Ccd	27.34±1.58 Cb	51.26±3.33 Bb
RL169	15	17.52±1.33 BCi	22.40±1.94 ABef	15.88±0.80 Cfg	26.30±2.29 Ae
	20	34.74±1.86 Ah	21.05±2.07 Cf	12.19±0.67 Dgh	27.81±2.07 Be
	25	49.67±1.82 Ag	29.67±2.43 Bd	15.67±0.80 Cfg	27.38±1.80 Be
	30	47.04±1.69 Ag	28.56±1.09 Bd	26.37±2.04 Bbc	30.39±2.52 Bde
RL219	15	5.08±0.61 Alm	2.92±1.12 Bj	1.25±0.27 Ck	2.80±1.04 Bh
	20	6.05±0.74 ABklm	4.42±0.39 Bij	2.02±0.29 Ck	7.54±0.61 Agh
	25	7.45±0.50 Bkl	6.38±0.73 Bij	5.26±0.43 Bijk	9.81±1.11 Agh
	30	9.32±0.40 ABjk	8.79±0.63 ABhi	7.09±1.14 Bij	11.25±0.23 Ag

表中数据为平均值±标准误。不同大写字母表示同一行中数据在 5% 水平上差异显著;不同小写字母表示同一列数据在 5% 水平上差异显著。表 2、表 3 和表 4 同。

The values in the table were average±standard error. Different capital letters in the same column mean significant different at 5% level, and different small letters in the same line mean significant different at 5% level according to Duncan’s test. The same as in Table 2, 3 and 4.

平,但叶龄以及温度与叶龄二者互作对其化感作用的影响均不显著。温度和叶龄对 RL219 根系分泌物化感作用的影响均达极显著水平,但二者互作对其根系分泌物化感作用的影响则不显著。温度对水稻材料 OL、F₁、RD23 和 RL219 化感作用的影响大于叶龄,而叶龄对 RL159 和 RL169 化感作用的影响则大于温度(表 5)。

3 讨论

植物化感作用是复杂的化学生态学现象,受遗传、环境、苗龄等多种因素共同影响,具有较强化感潜力的植物田间并不都能表现出抑草效应^[10,23]。环境条件对水稻化感作用的影响,是选育与栽培化感抗杂草水稻品种的重要基础^[24]。不同作物品种或品系产生化感作用因环境条件的不同,其作用强

度也有所差别。本研究结果表明,温度、叶龄及其二因子(温度×苗龄)互作对水稻化感作用的影响复杂,具有强化感或中等化感潜力的水稻材料 OL、F₁、RL159 和 RL169,其化感作用受温度、叶龄及其二因子(温度×苗龄)互作的影响显著大于弱化感材料(RD23);且单因素效应均大于二因素互作效应;而弱化感材料 RD23 的化感综合效应指数(RI_{SE})则随温度和叶龄的改变无显著变化。如研究显示,叶龄为 2 叶期的长雄野生稻,在 25℃ 时其综合化感效应指数为-0.91,具有较强的化感抑草效应;而在同等叶龄条件下,在 15℃ 时其综合化感效应指数仅为-0.14,化感作用显著降低。长雄野生稻是本项目组前期筛选得到的对稗草具有较强抑制作用的化感水稻材料^[19]。因此,本研究不仅对充分发挥化感水稻的化感潜力提供指导,也进一步验证了为何强化

表 2 不同温度和叶龄条件下的水稻材料根系分泌物对稗草根长的影响

Table 2. Effects of the root exudates of *Oryza longistaminata* on root length of barnyard grass at different temperature and leaf ages.

水稻材料 Allelopathic rice	温度 Temperature/℃	根长抑制率			
		Inhibition rate to root length/%			
		2 叶期 2-leaf stage	4 叶期 4-leaf stage	6 叶期 6-leaf stage	8 叶期 8-leaf stage
OL	15	14.92±0.80 Cij	23.30±1.32 Bh	27.86±1.53 Bf	32.98±2.08 Ae
	20	67.79±2.27 Ad	54.71±2.41 Cde	32.87±2.00 Dde	60.92±0.88 Bc
	25	95.57±0.60 Aa	61.87±2.90 Dabc	43.29±1.44 Cab	80.64±2.45 Bb
	30	91.29±1.43 Aab	57.14±1.93 Ccde	45.94±1.51 Da	88.84±0.71 Ba
F ₁	15	12.82±0.84 Bj	15.71±0.56 Bij	21.28±1.67 Ag	25.18±2.01 Af
	20	64.29±1.89 Ad	59.90±2.92 Bbcd	27.03±1.01 Cf	59.27±2.24 Bc
	25	92.07±0.56 Aab	66.27±2.11 Ba	41.55±1.40 Cb	61.50±3.44 Bc
	30	89.64±2.16 Ab	64.97±2.74 Ca	43.14±2.46 Dab	83.94±2.20 Bb
RD23	15	6.11±0.50 Ak	3.22±0.16 Cl	4.03±0.39 BCkl	5.03±0.77 ABi
	20	4.64±1.05 Ak	5.40±0.45 Akl	5.42±0.66 Akl	4.42±0.21 Ai
	25	4.07±1.16 Bk	7.75±0.31 Akl	5.85±0.58 ABkl	6.85±0.80 Ai
	30	3.68±0.73 Bk	6.91±0.68 ABkl	8.94±0.38 Ajk	7.94±0.71 Ai
RL159	15	27.27±1.70 Cg	32.76±1.42 Bg	36.01±2.12 Bcd	47.06±1.67 Ad
	20	57.37±2.74 Ae	31.87±2.91 Cg	17.51±1.16 Dgh	43.14±1.33 Bd
	25	88.60±2.32 Ab	46.42±3.33 Bf	29.02±1.83 Cef	45.54±1.42 Bd
	30	80.93±0.72 Ac	36.31±2.11 Cg	31.08±1.80 Def	58.28±1.66 Bc
RL169	15	41.53±1.42 Cf	53.08±0.69 Be	37.62±1.01 Cc	62.33±0.87 Ac
	20	39.50±1.46 Af	23.93±2.27 Ch	13.86±0.63 Dhi	31.62±1.59 Be
	25	56.48±2.52 Ae	33.73±1.20 Bg	17.82±0.71 Cgh	31.13±0.85 Be
	30	53.48±1.98 Ae	32.47±1.85 Bg	29.98±1.83 Bef	34.55±2.50 Be
RL219	15	12.04±1.64 Ag	5.23±0.58 BCkl	3.21±0.41 Cl	6.98±0.80 Bi
	20	14.35±2.01 ABij	10.69±0.98 BCjk	7.51±0.79 Cjkl	15.36±1.13 Ah
	25	17.66±3.36 Ahi	14.24±0.92 ABij	11.32±0.82 Bij	17.21±1.11 ABgh
	30	22.09±1.45 Ah	17.42±0.90 Bi	16.81±0.72 Bh	20.97±1.04 Afg

表 3 不同温度和叶龄条件下的水稻材料根系分泌物对稗草生物量的影响

Table 3. Effects of the root exudates of *Oryza longistaminata* on biomass of barnyard grass at different temperature and leaf ages.

水稻材料 Allelopathic rice	温度 Temperature/℃	生物量抑制率			
		Inhibition rate to biomass/%			
		2 叶期 2-leaf stage	4 叶期 4-leaf stage	6 叶期 6-leaf stage	8 叶期 8-leaf stage
OL	15	14.20±0.79 Dkl	19.81±0.88 Ch	23.14±1.01 Bf	30.00±1.14 Ah
	20	72.64±2.52 Ad	45.51±1.36 Cd	32.88±1.23 Dcd	53.49±1.34 Bd
	25	94.24±1.58 Aa	59.33±1.71 Ca	39.49±1.44 Db	66.26±1.59 Bc
	30	90.01±1.12 Aab	49.19±1.38 Bc	43.09±1.64 Ca	88.50±2.22 Aa
F ₁	15	12.12±0.61 Clm	14.33±0.81 Ci	19.57±0.72 Bg	24.21±0.88 Ai
	20	66.57±1.23 Ae	47.89±1.39 Bed	26.65±1.52 Ce	47.68±1.60 Be
	25	90.49±3.15 Aab	55.73±2.58 Bb	35.11±2.00 Cc	53.88±1.76 Bd
	30	89.83±2.43 Aab	54.48±1.41 Bb	42.10±2.14 Cab	82.50±2.29 Ab
RD23	15	5.40±0.26 An	2.86±0.14 Cm	3.38±0.07 Cl	4.59±0.24 Bm
	20	4.85±0.21 An	4.50±0.31 Aklm	5.61±0.14 Akl	4.04±0.19 Am
	25	4.67±0.37 An	6.84±0.23 Akl	7.30±0.25 Ajk	6.64±0.31 Alm
	30	5.50±0.21 An	5.48±0.22 Aklm	9.40±0.37 Aj	8.99±0.44 Al
RL159	15	20.74±0.37 Bj	23.06±0.58 Bg	26.29±1.13 Be	35.80±0.98 Afg
	20	59.31±1.05 Af	31.18±0.85 Cf	19.74±0.78 Dg	44.59±1.06 Be
	25	88.26±2.96 Ab	46.90±1.23 Bcd	29.58±0.99 Cde	47.52±1.37 Be
	30	82.90±2.56 Ac	36.51±0.83 Ce	32.33±1.12 Dcd	65.72±1.33 Bc
RL169	15	31.59±1.06 Ci	37.36±1.06 Be	27.47±1.32 De	47.41±1.46 Ae
	20	40.83±0.92 Ah	23.41±0.96 Cg	15.63±1.08 Dhi	32.69±0.86 Bgh
	25	56.26±1.14 Afg	34.08±1.27 Bef	18.58±1.34 Cgh	32.48±1.46 Bgh
	30	54.79±0.74 Ag	32.65±0.94 Cf	31.19±1.08 Cd	38.97±1.26 Bf
RL219	15	9.16±0.60 Amn	4.03±0.29 Clm	2.29±0.14 Cl	5.23±0.25 Bm
	20	11.22±0.42 Alm	7.87±0.33 Bjk	5.72±0.21 Bkl	12.60±0.37 Ak
	25	13.31±0.48 Akl	11.08±0.39 ABij	9.20±0.44 Bj	15.00±0.33 Ak
	30	17.12±0.64 ABjk	14.02±0.69 Ci	13.23±0.82 BCi	19.33±0.65 Aj

表 4 温度对不同叶龄长雄野生稻及其后代化感综合效应指数的影响

Table 4. Effects of leaf stage and temperature on allelopathy synthetic inhibitory effect of *Oryza longistaminata* and its descendants.

水稻材料 Allelopathic rice	温度 Temperature /℃	化感综合效应指数 Allelopathy synthetic inhibitory effect			
		2 叶期	4 叶期	6 叶期	8 叶期
		2-leaf stage	4-leaf stage	6-leaf stage	8-leaf stage
OL	15	−0.14±0.02 Acd	−0.20±0.01 Be	−0.23±0.02 Bf	−0.29±0.02 Ce
	20	−0.68±0.03 Cj	−0.44±0.02 Bh	−0.29±0.02 Ag	−0.50±0.01 Bg
	25	−0.91±0.02 Cl	−0.57±0.03 Bj	−0.36±0.01 Ah	−0.62±0.01 Bh
	30	−0.85±0.02 Cl	−0.47±0.02 Bhi	−0.40±0.02 Ah	−0.79±0.02 Ci
F ₁	15	−0.12±0.01 Abcd	−0.14±0.01 Ad	−0.19±0.02 Bf	−0.23±0.02 Bd
	20	−0.63±0.02 Ci	−0.47±0.03 Bhi	−0.24±0.03 Ag	−0.45±0.01 Bfg
	25	−0.87±0.03 Cl	−0.53±0.03 Bj	−0.33±0.01 Ah	−0.50±0.01 Bg
	30	−0.85±0.01 Dl	−0.52±0.02 Bij	−0.39±0.02 Ah	−0.73±0.02 Ci
RD23	15	−0.05±0.01 Aab	−0.03±0.01 Aa	−0.03±0.01 Aa	−0.04±0.01 Aa
	20	−0.05±0.02 Aa	−0.04±0.01 Aab	−0.05±0.01 Aab	−0.04±0.01 Aa
	25	−0.04±0.01 Aa	−0.07±0.01 Aab	−0.06±0.01 Aab	−0.06±0.01 Aab
	30	−0.05±0.01 Aab	−0.05±0.01 Aab	−0.09±0.01 Abc	−0.08±0.01 Aab
RL159	15	−0.20±0.01 Ae	−0.23±0.03 Ae	−0.26±0.03 Afg	−0.34±0.02 Be
	20	−0.56±0.03 Dh	−0.30±0.03 Bf	−0.18±0.01 Ae	−0.42±0.05 Cf
	25	−0.85±0.02 Cl	−0.45±0.02 Bh	−0.28±0.02 Ag	−0.44±0.02 Bfg
	30	−0.78±0.03 Ck	−0.35±0.01 Afg	−0.30±0.02 Ag	−0.58±0.04 Bh
RL169	15	−0.30±0.03 Af	−0.38±0.01 Bg	−0.27±0.01 Afg	−0.45±0.02 Cfg
	20	−0.38±0.02 Dg	−0.23±0.02 Be	−0.14±0.01 Ade	−0.31±0.01 Ce
	25	−0.54±0.02 Ch	−0.32±0.01 Bfg	−0.17±0.01 Ae	−0.30±0.03 Be
	30	−0.52±0.01 Bh	−0.31±0.02 Af	−0.29±0.02 Ag	−0.35±0.01 Ae
RL219	15	−0.09±0.02 Babc	−0.04±0.01 Aa	−0.02±0.01 Aa	−0.05±0.01 Aa
	20	−0.11±0.02 Babcd	−0.08±0.01 ABabc	−0.05±0.01 Aab	−0.12±0.02 Bbc
	25	−0.13±0.01 ABcd	−0.11±0.01 ABbcd	−0.09±0.01 Abc	−0.14±0.02 Bc
	30	−0.16±0.02 ABde	−0.13±0.02 ABcd	−0.12±0.01 Acd	−0.17±0.01 Bc

表 5 温度对不同叶龄长雄野生稻及其后代化感作用影响的方差分析

Table 5. Variance analysis of interaction effects of leaf stage and temperature on allelopathy of *Oryza longistaminata* and their descendants.

水稻材料 Allelopathic rice	处理 Treatment	自由度 <i>df</i>	平方和 SS	均方 MS	<i>F</i> 值 <i>F</i> value	<i>P</i> 值 <i>P</i> value
OL	温度 Temperature	3	1.78	0.59	371.87	0.0001
	叶龄 Leaf stage	3	0.96	0.32	201.08	0.0001
	温度×叶龄 Temperature × Leaf stage	9	0.60	0.07	41.95	0.0001
	误差 Error	48	0.08	0.00		
F ₁	温度 Temperature	3	1.88	0.63	423.18	0.0001
	叶龄 Leaf stage	3	0.73	0.24	163.46	0.0001
	温度×叶龄 Temperature × Leaf stage	9	0.58	0.06	43.49	0.0001
	误差 Error	48	0.07	0.00		
RD23	温度 Temperature	3	0.01	0.00	7.91	0.0002
	叶龄 Leaf stage	3	0.00	0.00	1.07	0.3710
	温度×叶龄 Temperature × Leaf stage	9	0.01	0.00	1.87	0.0797
	误差 Error	48	0.02	0.00		
RL159	温度 Temperature	3	0.70	0.23	88.39	0.0001
	叶龄 Leaf stage	3	1.07	0.36	135.93	0.0001
	温度×叶龄 Temperature × Leaf stage	9	0.60	0.07	25.48	0.0001
	误差 Error	48	0.13	0.00		
RL169	温度 Temperature	3	0.10	0.03	21.50	0.0001
	叶龄 Leaf stage	3	0.40	0.13	84.70	0.0001
	温度×叶龄 Temperature × Leaf stage	9	0.23	0.03	16.18	0.0001
	误差 Error	48	0.08	0.00		
RL219	温度 Temperature	3	0.08	0.03	41.50	0.0001
	叶龄 Leaf stage	3	0.03	0.01	15.01	0.0001
	温度×叶龄 Temperature × Leaf stage	9	0.00	0.00	0.71	0.699
	误差 Error	48	0.03	0.00		

感潜力的水稻品种田间并不都表现出化感效应。

温度是植物生长必需的生态因子,也是水稻产量和品质的限制因子。另外,温度也影响植物化感潜力的发挥,研究表明高温通常能够促进化感植物分泌酚酸,有利于其发挥化感潜力^[25]。因此,研究温度对水稻化感作用的影响,对选育与栽培化感抗杂草水稻品种,充分发挥化感水稻的化感潜力具有重要意义。本研究显示,温度对化感水稻化感潜力的发挥具有复杂的影响;不同苗龄、不同化感潜力的水稻其化感作用对温度的响应存在明显差异。有研究表明,低温(15℃)不利于化感水稻材料化感潜力的发挥,随着温度的升高,强和中等化感潜力水稻的化感作用增强,但不同苗龄水稻化感潜力的变化存在差异。如在2叶期和4叶期,其化感作用随温度的升高表现为先增强后减弱,在25℃时对稗草化感作用最强,而在6叶期和8叶期,上述材料对稗草的化感作用均随温度的升高而增强。植物化感作用是植物应对环境压力的一种适应性机制。Metlen等^[26]认为,植物可能随生长环境的变化而改变对化感物质的资源投入。水稻在不同生长阶段对温度的适应性存在差异。如2叶期和4叶期为水稻的幼苗期,其对温度的耐受性较弱,低温和高温均不利于其生长,因此,其化感作用随温度的升高并非一直增强,而呈现出先增加后降低的趋势。而在6叶期和8叶期,其对低温和高温的耐受性增强,化感作用也随温度的升高而一直增强。这或许是不同叶龄水稻其化感作用随温度波动而改变的原因之一。

水稻的化感作用受到遗传和基因型与环境互作效应的共同影响^[27]。在不同的环境条件下,水稻不同叶龄期化感作用的杂种优势可分为由遗传主效应决定的遗传优势和由基因型与环境互作引起的互作优势^[28]。在与杂草共生环境中,杂交稻表现出比常规稻更强的资源竞争优势,因此,杂种优势利用是充分发挥水稻化感作用潜力的一条重要途径。本研究结果表明,在20℃、25℃和30℃时,不同苗龄的OL、F₁和F₂代(RL159和RL169)对稗草化感作用的强度为OL>F₁>RL159>RL169,且随温度变化的波动较为一致,表明在上述条件下供试材料对稗草的化感作用以遗传优势为主。而在15℃时,其对稗草化感作用的强度为RL169>RL159>OL和F₁,显示在低温条件下,强和中等化感潜力的F₁和F₂代对稗草的化感作用表现为基因型与环境互作为主。研究表明在不同环境条件下互作优势对水稻化

感作用的影响较大,由环境效应引起的互作优势对水稻化感作用的影响在不同环境下有着明显的差异,也解释了植物在不利环境中产生化感作用物质的数量有所增加的原因。

将不同化感特性的水稻品种杂交,可培育出既抗草又增产的杂交水稻品种。本研究表明,在温度大于20℃时,长雄野生稻及其具有较强化感潜力的后代均表现出强化感作用,且在不同叶龄其化感潜力的发挥受温度影响显著。现有研究对利用长雄野生稻化感特性,培育高产抗稗草水稻材料具有指导作用,然而,上述研究在人工控制的单因子条件下进行,而在自然界复杂条件下其材料的遗传稳定性及其化感作用对温度响应的稳定性,还有待田间试验进一步确证。

参考文献:

- [1] Khanh T D, Xuan T D, Chung M I. Rice allelopathy and the possibility for weed management. *Ann Appl Biol*, 2007, 151: 325-339.
- [2] Kong C H, Hu F, Wang P, et al. Effect of allelopathic rice varieties combined with cultural management options on paddy field weeds. *Pest Manag Sci*, 2008, 64(3): 276-282.
- [3] Duke S O. Allelopathy: Current status of research and future of the discipline: A commentary. *Allelo J*, 2010, 25(1): 17-30.
- [4] Kim K U. Trends and expectations for research and technology in the Asia-Pacific region. *Weed Biol Manag*, 2001, 1(1): 20-24.
- [5] Rice E L. Biological control of weeds and plant diseases: Advances in applied allelopathy. Norman, Oklahoma: Univ Oklahoma Press, 1995, 448.
- [6] Pêrez de Vida F B, Laca E A, Mackill D J, et al. Relating rice traits to weed competitiveness and yield: A path analysis. *Weed Sci*, 2006, 54(6): 1122-1131.
- [7] Kong C H, Zhao H, Xu X H, et al. Activity and allelopathy of soil of flavone O-Glycosides from rice. *J Agric Food Chem*, 2007, 55(15): 6007-6012.
- [8] Putnam A R, Duke W B. Biological suppression of weeds: Evidence for allelopathy in accessions of cucumber. *Science*, 1974, 185(4148): 370-372.
- [9] 朱红莲, 孔垂华, 胡飞, 等. 水稻种质资源的化感潜力评价方法. *中国农业科学*, 2003, 36(7): 788-792.
Zhu H L, Kong C H, Hu F, et al. Evaluation methods for allelopathic potentials of rice germplasms. *Sci Agric Sin*, 2003, 36(7): 788-792. (in Chinese with English abstract)
- [10] 孔垂华. 植物与其它有机体的化学作用-潜在的有害生物控制途径. *中国农业科学*, 2007, 40(4): 712-720.
Kong C H. Chemical interactions between plant and other or-

- ganisms: A potential strategy for pest management. *Sci Agric Sin*, 2007, 40(4): 712-720. (in Chinese with English abstract)
- [11] 张付斗, 郭怡卿, 余柳青, 等. 野生稻和非洲栽培稻抗稗草种质资源筛选和评价. 作物学报, 2004, 30(11): 1140-1144.
Zhang F D, Guo Y Q, Yu L Q, et al. Evaluation and screening of resistance to barnyardgrass in germplasm of wild rice(*Oryza sativa*) and African cultivar. *Acta Agron Sin*, 2004, 30(11): 1144-1148. (in Chinese with English abstract)
- [12] Guo Y Q, Zhang F D, Tao D, et al. Preliminary studies on the allelopathic potential of wild rice (*Oryza*) germplasm. *Allel J*, 2005, 15(1): 13-20.
- [13] 余柳青, 徐正浩, 郭怡卿, 等. 野生稻和非洲栽培稻抗稗草作用研究初报. 中国水稻科学, 2002, 16(3): 288-290.
Yu L Q, Xu Z H, Guo Y Q, et al. Resistance function on barnyardgrass in wild rice and African rice cultivars. *Chin J Rice Sci*, 2002, 16(3): 288-290. (in Chinese with English abstract)
- [14] Soriano I R, Schmit V, Brar D S, et al. Resistance to rice root-knot nematode *Meloidogyne graminicola* identified in *Oryza longistaminata* and *O. glaberrima*. *Nematology*, 1999, 1(4): 395-398.
- [15] 张付斗, 徐高峰, 李天林, 等. 水氮互作下长雄野生稻化感作用与田间抑草作用. 作物学报, 2011, 37(1): 170-176.
Zhang F D, Xu G F, Li T L, et al. Allelopathy and weed-suppression of *Oryza longistaminata* under water-nitrogen interactions in the field. *Acta Agron Sin*, 2011, 37(2): 170-176. (in Chinese with English abstract)
- [16] 郭怡卿, 张付斗, 陶大云, 等. 野生稻化感抗(耐)稗草种质资源的初步研究. 西南农业学报, 2004, 17(3): 295-298.
Guo Y Q, Zhang F D, Tao D Y, et al. A preliminary study on the allelopathic activity of wild rice germplasm. *South West China J Agric Sci*, 2004, 17(3): 295-298. (in Chinese with English abstract)
- [17] 孔垂华, 徐效华, 胡飞, 等. 以特征次生物质为标记评价水稻品种及单植株的化感潜力. 科学通报, 2002, 47(3): 203-206.
Kong C H, Xu X H, Hu F, et al. Evaluation for allelopathic potentials of rice germplasms and single plant species based on the characteristics of secondary metabolites. *Chin Sci Bull*, 2002, 47(3): 203-206.
- [18] 胡飞, 孔垂华, 陈雄辉, 等. 不同水肥和光照条件对水稻化感特性的影响. 应用生态学报, 2003, 14(12): 2265-2268.
Hu F, Kong C H, Chen X H, et al. Effects of different water, fertility, and light conditions on allelopathic traits of rice. *Chin J Appl Ecol*, 2003, 14(12): 2265-2268. (in Chinese with English abstract)
- [19] 徐高峰, 申时才, 张付斗, 等. 长雄野生稻及其后代抑草效果与化感潜力和农艺性状的关系. 中国生态农业学报, 2014, 22(11): 1348-1356.
Xu G F, Shen S C, Zhang F D, et al. Relationships among the weed suppression effect, allelopathy and agronomic characters of *Oryza longistaminata* and their descendants. *Chin J Eco-Agric*, 2014, 22(11): 1348-1356. (in Chinese with English abstract)
- [20] 孔垂华, 徐效华, 梁文举, 等. 水稻化感品种根分泌物中非酚酸类化感物质的鉴定与抑草活性. 生态学报, 2004, 24(7): 1317-1322.
Kong C H, Xu X H, Liang W J, et al. Non-phenolic allelochemicals in root exudates of an allelopathic rice variety and their identification and weed-suppressive activity. *Acta Ecol Sin*, 2004, 24(7): 1317-1322. (in Chinese with English abstract)
- [21] Williamson G B, Richardson D. Bioassays for allelopathy: Measuring treatment responses within dependent controls. *J Chem Ecol*, 1988, 14(1): 181-187.
- [22] 廖周瑜, 赵则海, 侯玉平, 等. 五爪金龙对薇甘菊的化感效应研究. 生态环境, 2007, 16(3): 939-943.
Liao Z Y, Zhao Z H, Hou Y P, et al. Allelopathic effects of *Ipomoea cairica* on *Mikania micrantha*. *Ecol Environ*, 2007, 16(3): 939-943. (in Chinese with English abstract)
- [23] Lin W X, Fang C X, Chen T, et al. Rice allelopathy and its properties of molecular ecology. *Front Biol*, 2010, 5: 255-262.
- [24] Wang P, Kong C H, Hu F, et al. Allantoin involved in species interactions with rice and other organism in paddy soil. *Plant Soil*, 2007, 296: 43-51.
- [25] Natividad C L, Juan A G, Teresa S D, et al. Allelopathic potential of *Cistus ladanifer* chemicals in response to variations of light and temperature. *Chemoecology*, 2002, 12: 139-145.
- [26] Metlen K L, Aschehoug E T, Callaway R M. Plant behavioural ecology: Dynamic plasticity in secondary metabolites. *Plant Cell Environ*, 2009, 32(9): 641-653.
- [27] 何华勤, 林文雄, 董章杭, 等. 水稻对受体植物化感作用的遗传生态学研究. 应用生态学报, 2002, 13(12): 871-875.
He H Q, Lin W X, Dong Z H, et al. Genetic ecology of rice allelopathy on receiver plant. *Chin J Appl Ecol*, 2002, 13(12): 871-875. (in Chinese with English abstract)
- [28] 林文雄, 董章杭, 何华勤, 等. 不同环境下水稻化感作用的动态杂种优势分析. 中国农业科学, 2003, 36(9): 985-990.
Lin W X, Dong Z H, He H Q, et al. Analysis on dynamic heterosis of rice allelopathy under different environmental conditions. *Sci Agric Sin*, 2003, 36(9): 985-990. (in Chinese with English abstract)