

除草剂对作物生理生化指标的影响

李贵, 吴竞伦 (江苏省农业科学院植物保护研究所, 江苏南京 210014)

摘要 从除草剂对作物光合作用、作物酶活性以及作物抗性的影响三个方面综述了近年来国内的研究进展。

关键词 除草剂; 作物; 生理生化

中图分类号 S482.9 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2007)29-09157-03

Effect of Herbicide on Crop Physiology and Biochemistry

LI Gui et al (Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Science, Nanjing, Jiangsu 210014)

Abstract Current research advances in China of the effect of herbicide on crop photosynthesis, enzyme activity and crop resistance were reviewed.

Key words Herbicide; Crop, Physiology and biochemistry

研究表明,即使是常规剂量下,除草剂的使用对于作物来说也是一种胁迫,而这种胁迫无疑会在控制杂草危害的同时,导致作物体内生理生化的复杂变化,进而影响农田群落结构的组成和作物的产量、品质^[1-3]。近年来我国已有部分学者在这方面开展了一些积极的研究工作,但是由于我国长期偏重于作物产量及其影响因子的研究,加上除草剂对作物的生理影响十分复杂,除草剂对作物的负效应尤其是除草剂推荐使用剂量和使用技术下对作物造成的影响还未引起学者们足够的重视,研究也缺乏系统性。为此,笔者就我国在除草剂对作物生理生化方面的影响进行综述。

1 除草剂对作物光合作用的影响

光合作用包括光反应和暗反应。在光反应中,通过电子传递链将光能转化成化学能储藏在 ATP 中;在暗反应中,利用光反应获得的能量,通过 Calvin-Benson 途径(C₃植物)或 Hatch-Slack-KortschaK 途径(C₄植物)将 CO₂ 还原成碳水化合物。除草剂主要通过抑制光合电子传递链、拦截光合电子传递链的电子、抑制光合磷酸化、抑制色素的合成和抑制水光解等途径来抑制光合作用^[4],其中约有 30% 的除草剂是光合电子传递抑制剂,如三氮苯类、取代脲类、尿嘧啶类、双氨基甲酸酯类、酰胺类、二苯醚类、二硝基苯胺类。大部分除草剂使用后不仅对敏感植物产生抑制作用,对作物的光合作用也会产生一定影响。自辛明远等 1985 年报道氟乐灵对大豆出苗后生育和根瘤的形成及其固氮活力均有不同程度地抑制以来^[5],多数研究都集中在除草剂对作物光合速率、叶绿素含量和光合产物含量的影响方面。刘井兰等用除草剂二氯喹啉酸、丁草胺处理水稻后发现水稻植株体内蔗糖含量均比对照明显下降,抗虫性也下降^[6];袁树忠也发现丁草胺、乙草胺、异丙甲草胺等 10 种除草剂处理水稻后水稻叶鞘中蔗糖含量均比对照下降,植株营养状况下降不利于水稻对病、虫的抗性,虽然人们对蔗糖含量的下降和水稻抗虫性的下降是否存在相关性还有争议,但稻田除草剂的使用可能对水稻病虫害发生有直接或间接的影响^[7-9];张育平等研究发现,推荐剂量的莠去津对核桃幼苗叶片中可溶性糖和叶绿素含量的影响持续时间长且抑制作用强,药后 25 d 抑制率仍达 32.50%,而骠马对幼苗叶片中丙二醛含量的影

响明显^[9-10];梁建萍等使用苯磺隆推荐剂量后 10 d,枣树新梢生长量、叶面积和叶绿素含量分别降低了 44.71%、28.85% 和 31.50%^[11];草甘膦甚至会使抗草甘膦大豆的叶绿素含量和光合速率下降,而且 10% 的草甘膦水剂抑制作用更明显^[12];彭永康用 0.1 mg/L 莠去津处理水稻也得到了水稻叶绿素含量下降的类似结果^[13]。虽然胁迫理论认为任何逆境胁迫都会使作物的光合速率下降,但是不同除草剂对作物光合作用影响程度不同,有的甚至有利于作物生长。王鑫等研究表明,虽然单啞磺隆使谷子的光合产物降低,但随着使用浓度的增加,谷子的总淀粉、直链淀粉、支链淀粉及氨基酸含量有所增加^[14];乙草胺、扑草净、嗪草酮、丙炔氟草胺正常剂量下会不同程度地使绿豆气孔导度下降,但光合速率高于对照^[15]。可见,由于不同除草剂作用机理不同以及不同作物的自我调节能力不同等,在除草剂胁迫下作物的光合作用并不都表现出被抑制。

2 除草剂对作物代谢活动的影响

对敏感植物体内酶活性的抑制也是除草剂作用的一个重要方面。酰胺类抑制种子萌发的 α-淀粉酶及蛋白酶活性;有机磷类主要作用于 5-烯醇式丙酮酸莽草酸-3-磷酸合成酶(EPSPS)抑制苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸等芳香氨基酸合成或者作用于谷氨酰胺合成酶抑制谷氨酰胺合成;磺酰脲类、咪唑啉酮类、嘧啶水杨酸类和三唑嘧啶磺酰胺类作用于乙酰乳酸合酶(ALS)抑制支链氨基酸合成;芳氧基苯氧基丙酸类和环己烯酮作用于乙酰辅酶 A 羧化酶抑制脂肪酸的合成;三酮类等作用于 4-羟基苯基丙酮酸双加氧酶(HPPD)抑制酪氨酸生物合成。刘井兰等施用二氯喹啉酸、丁草胺、苯达松后发现水稻植株体内有利于褐飞虱取食的氨基酸明显增加,而不利于褐飞虱取食的 γ-氨基丁酸则明显下降,进而导致水稻受害程度显著高于对照^[16-17];袁树忠等的研究表明,丁草胺等除草剂处理后早期,水稻的根系活力下降和叶鞘部分游离氨基酸含量增加^[7],因此这种游离氨基酸含量的变化一定程度上说明了除草剂可能引起作物抗性的变化;曲爱军等也认为,大叶黄杨游离脯氨酸含量上升可作为植物一种主要的渗透调节方式,其含量的上升延缓植物细胞发生水分亏缺,对处于农药胁迫下的植物具有重要意义^[18];康庆华等研究则表明,都尔、二甲四氯、绿磺隆处理使亚麻幼苗蛋白质含量增加,但在蛋白酶活性上,精稳杀得、绿磺隆处理使蛋白酶活性降低,都尔、二甲四氯处理使

基金项目 国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAD08A09)资助。
作者简介 李贵(1970-),男,安徽巢湖人,硕士,助理研究员,从事杂草科学研究工作。

收稿日期 2007-06-01

蛋白酶活性增强^[19];另外也有许多关于二氯喹啉酸对蚕豆、苜蓿、小麦、人参、棉花等作物多种胞内酶活性抑制的报道^[20];彭永康用 0.1 mg/L 莠去津处理后水稻可溶性蛋白下降 27%,而且根尖分生组织中 2 种新的蛋白质组分诱导产生,8 种蛋白质组分消失,1 种叶绿体蛋白质组分消失,3 种蛋白质组分含量减少^[19];王鑫也报道了速收会对胡麻的硝酸还原酶活性产生一定的影响^[21]。

还有研究表明除草剂是最容易影响植物次生物质代谢的农药,报道最多的是对草快刺激针叶植物体内松脂的合成^[22];宋凤明等报道,氟乐灵能促进棉苗组织内木质素合成与积累、提高苯丙氨酸解氨酶的活性,进而激发棉苗对枯萎病诱导抗性^[23];张元恩等报道,氟乐灵可诱发棉苗产生新的酚类抗菌物质^[24];陈立杰等则用地乐胺诱发大豆某些应激蛋白的产生^[25]。申继忠曾报道,草甘膦处理可导致高等植物体内可提取的苯丙氨酸裂解酶(PAL)活性大大提高,使芳香族次生化合物的水平降低,而类黄酮、木质素、单宁和各种酚类物质水平上升;莠去津能降低玉米胚芽鞘中木质素的含量;甲草胺能显著降低高粱胚轴中的花青甙和木质素的合成;氟草醚能促使菠菜和棉花体内酚类和类萜化合物的合成;乙氧氟草醚、氯磺隆、嗪草酮、恶草灵、稀啉啉等也能直接或间接地作用于莽草酸途径中的酚类次生物质的代谢,显著影响植物的次生物质^[26]。袁树忠等的研究也说明了水稻营养生长期使用丁草胺会导致水稻体内总酚含量下降^[7]。

宋凤明等认为经扑草净或氟乐灵处理过的棉花植株渗出物促进了棉花枯萎病菌分生孢子和厚垣孢子的萌发和菌丝体的生长,病原物新陈代谢产物变化表明除草剂可能刺激或抑制各种分解酶的产生,除草剂的使用对植物病害产生了一定的影响^[26];杨广玲等曾详细论述了除草剂对植物病害的促进和抑制作用以及对植物病原菌、根际拮抗菌和对植物本身抗病能力的影响^[27]。

可见除草剂胁迫下作物体内相关酶的活性可能出现一定的变化,而这种变化和作物的抗逆性似乎存在一定的相关性,并且提示生产中应考虑除草剂、作物和病虫害等之间的相互关系,明确除草剂对作物、病虫害等非靶标生物的影响。

3 除草剂对作物抗性的影响

尽管除草剂的吸收、传导和靶标部位敏感性在一定程度上与除草剂的选择性有关,但是大多数除草剂的选择性是以耐受作物和敏感杂草对除草剂代谢机制的差异为基础的,这种不同的代谢过程是除草剂选择性的最重要机制。进入植物体的除草剂可在酶的作用下发生水解、氧化、还原、脱烷基、脱氯、脱氢、环裂解等过程,其中,谷胱甘肽转移酶(GSTs)和细胞色素 P450 单加氧酶(P450)是除草剂在作物体内最重要的代谢解毒酶系^[28],是作物对除草剂产生耐逆性的重要因素。GSTs 主要是一种胞液酶,其有多种存在形式,作物中的 GSTs 对三嗪类、氯乙酰苯胺类、硫代氨基甲酸酯类亚砷衍生物、二苯醚、芳氧基苯氧基丙酸类和磺酰脲类除草剂的解毒代谢起着重要的作用,可催化调节除草剂的选择性作用^[29]。人们对除草剂与 GSTs 代谢关系、除草剂结构与生物活性及其除草剂结构与反应活性之间关系研究的逐步深入,极大地促进了作物对除草剂降解、选择性和抗性作用机制等方面的认识^[30]。P450 酶系是结合在内质网膜

上含硫醇血红素的氧化酶,在植物中具有催化植物正常生长发育所必需的初级代谢物和次级代谢物的生物合成,以及异生化合物的代谢作用等功能^[31]。研究表明,P450 酶系对除草剂在作物体内的氧化代谢也起着重要作用,如禾草灵在小麦中的代谢,灭草松在玉米、大豆和高粱中的代谢,利谷隆在小麦和玉米中的代谢,绿麦隆在玉米和小麦中的代谢,氯嘧磺隆、烟嘧磺隆和氟嘧磺隆在玉米中的代谢,吡嘧黄草胺在玉米和小麦中的代谢等都与 P450 酶系有密切关系^[32]。P450 酶系活性的被抑制可能导致除草剂对作物产生药害,这进一步强调了 P450 酶系对作物耐药性的重要性。

目前,植物逆境引起的以 SOD 酶为中心的生物活性氧代谢研究较为普遍,关于除草剂胁迫与作物活性氧代谢之间的关系也有一些报道。刘支前等用百草枯处理向日葵子叶,发现显著提高子叶中 SOD 活力,乙氧氟草醚对子叶中 SOD 活力的诱导效果更快,而且当处理部位遭到氧化损伤、正常的代谢过程受到影响时,就会导致 SOD 活性下降^[33];吴进才等发现不同浓度的 2,4-D 处理水稻幼苗后 H₂O₂ 活力均上升;恶草灵、苯达松、丁草胺、二氯喹啉酸等除草剂处理后第 5~15 天内水稻叶鞘部位 SOD 活性短暂上升,第 15 天则下降,至第 21 天时多数处理又上升,表明水稻植株体内的 SOD 的活性明显受到除草剂的影响,且不同品种恢复的快慢有所不同^[34];周光来用丁草胺处理植物后,发现在前期根的还原强度比对照低,根系活力被抑制^[35];王鑫等在胡麻田也发现,速收有导致胡麻 SOD 活性先增高后降低的趋势,并认为施用低浓度除草剂会对胡麻产生一定的抗逆性^[20]。可见除草剂的使用对作物造成了一定的逆境条件,当除草剂进入到作物体内后,能引起作物叶鞘 SOD 活性上升,这种逆境条件下保护酶活性的增强使活性氧自由基维持在较低水平,但是随着时间的推移,作物合成 SOD 的能力下降,当不足以将几种除草剂刺激产生的超氧阴离子清除时,就会导致 SOD 活性下降,过氧化有害物质积累增加,细胞膜系统遭到破坏。因此,为适应外界环境的改变,作物体内 SOD 活性产生一些变化是抗性变化的应激反应,生产上应避免除草剂连续或大量使用。

4 结语

除草剂胁迫下不仅作物的光合作用会发生变化,而且作物体内有关酶活性的变化可导致糖类和蛋白质代谢、次生物质合成以及激素合成发生改变,这些变化可以认为是作物对逆境的防御反应,但是作物对除草剂的防御必然引起作物田生态关系的改变,因此在无法完全抛弃除草剂的今天,应综合考虑除草剂与作物、病、虫等非靶标生物的生态关系,促进有害生物防治向更加平衡的方向发展。

参考文献

- [1] 张玉聚,孙化田,王春生.除草剂及其混用与农田杂草化学防治[M].北京:中国农业出版社,2000:37-44.
- [2] 郑世英.农药对农田土壤生态及农产品质量的影响[J].石河子大学学报,2002,6(3):255-258.
- [3] 黄顶成,尤民生,侯有明,等.化学除草剂对农田生物群落的影响[J].生态学报,2005,25(6):1451-1458.
- [4] 谭效松,贺红武.除草剂的作用靶标与作用模式[J].农药,2005,44(12):533-537.
- [5] 辛明远,张英武,牛建泽.氟乐灵对作物影响的研究[J].植物保护学报,1985,12(1):63-68.
- [6] 刘井兰,吴进才,袁树忠,等.经除草剂处理的水稻对褐飞虱体内几种酶及水稻受褐飞虱为害程度的影响[J].中国水稻科学,2001,15

- (4):303-308.
- [7] 袁树忠,吴进才.稻田除草剂对水稻生长生理影响的初步研究[J].杂草科学,2002,4(4):12-14.
- [8] 袁树忠,吴进才,徐建祥,等.丁草胺等除草剂对水稻生理化的影响[J].植物保护学报,2001,28(3):274-278.
- [9] 张育平,薛怀清.莠去津对核桃幼苗生长量及生理效应的影响[J].农药,2004,43(9):421-423.
- [10] 张育平,吕文彦,秦雪峰,等.3种除草剂对核桃幼苗生长量及生理效应的影响[J].安徽农业科学,2006,34(10):2201-2202.
- [11] 梁建萍,寇元斌.苯磺隆对枣树营养生长及叶绿素含量的影响[J].山西农业大学学报,2002,22(2):129-131.
- [12] 原向阳,毕耀宇,王鑫,等.除草剂对抗草甘膦大豆光合作用和蒸腾作用的影响[J].农业现代化研究,2006,27(4):311-313.
- [13] 彭永康,邹灵芝,王振英,等.三氮苯类除草剂对水稻染色体结构、蛋白质含量及组分的影响[J].作物学报,2006,32(4):497-502.
- [14] 王鑫,原向阳,郭平毅,等.不同浓度麦谷宁对谷子营养价值的影响[J].杂草科学,2006(3):23-24.
- [15] 王鑫,原向阳,郭平毅,等.除草剂土壤处理对绿豆生长发育及产量的影响[J].农药,2006,45(4):282-283.
- [16] 刘井兰,王美凤,徐建祥,等.农药对水稻体游离氨基酸含量及抗虫性的影响[J].扬州大学学报,2005,26(3):74-78.
- [17] 刘井兰,于建飞,印建莉,等.化学农药对植物生理生化影响的研究进展[J].农药,2006,45(8):511-514.
- [18] 曲爱军,郭丽红,孙绪良,等.农药胁迫对大叶黄杨 SOD 和脯氨酸含量的影响[J].农药,2006,45(1):35-37.
- [19] 康庆华,王玉富,关凤芝,等.除草剂对亚麻幼苗生化指标影响[J].中国麻业,2002,24(3):15-19.
- [20] 宋稳成,余苹中.二氯喹啉酸的生态毒理学研究进展[J].农药科学与管理,2006,25(9):13-17.
- [21] 王鑫,梁彦,郭平毅,等.速收除草肥在胡麻田的药效及安全性初报[J].中国农学通报,2005,21(5):356-359.
- [22] 申继忠.农药对高等植物次生代谢的影响及其生态学意义[J].农药译丛,1998,20(1):41-42.
- [23] 宋凤明,郑重,葛起新.氟乐灵诱发棉花对棉枯萎病的诱导抗性机制[J].植物病理学报,1993,23(2):115-119.
- [24] 张元恩,葛银林.氟乐灵 Trifluralin 对棉花枯萎病的诱导作用[J].植物病理学报,1994,24(1):80-84.
- [25] 陈立杰,刘惕若,李海燕,等.除草剂对大豆幼苗根腐病及其土壤微生物的影响[J].大豆科学,1999,18(2):116-119.
- [26] 宋凤明,郑重.除草剂对植物病害的影响及其机制[J].植物保护,1996,22(2):40-42.
- [27] 杨广玲,王金信,刘伟.除草剂对植物病害影响的研究进展[J].山东农业大学学报,2005,36(1):153-156.
- [28] 欧晓明,唐德秀.除草剂作用机理研究的新进展[J].世界农业,2000(10):28-30.
- [29] 刘伟,邱银清,侯任昭.谷胱甘肽转移酶与植物对除草剂的抗性[J].世界农业,1997(1):43-44.
- [30] 苏少泉.除草剂在植物体内的代谢与选择性及使用[J].现代农药,2003,2(6):14-17.
- [31] 张山,李平,刘德立.细胞色素 P450 酶系与除草剂代谢[J].中国生物工程杂志,2004,24(10):18-21.
- [32] 向文胜,苏少泉,赵长山.植物细胞色素 P-450 Cyt.P450 对除草剂的代谢作用[J].东北农业大学学报,1997,28(2):193-200.
- [33] 刘支前,杨艳华,申继华.需光型除草剂对植物 SOD 的活力的影响[J].北京农业大学学报,1994,20(2):157-159.
- [34] 吴进才,刘井兰,沈迎春,等.农药对不同水稻品种 SOD 活性的影响[J].中国农业科学,2002,35(4):451-456.
- [35] 周光来.丁草胺对水稻根系活力和 C/N 的影响[J].湖北民族学院学报,2002,20(2):37-39.