甲基二磺隆胁迫下抗、感小麦品种的生理响应差异

侯燕茹[1] 赵 杰[1] 高兴祥[2] 赵铂锤[1] 郭兵博[1] 许 贤[1] 李秉华[1]
谷 旭[3] 魏帅坤[4] 王贵启[1] 张颖君[1*] 刘小民[1*]

（1. 河北省农林科学院粮油作物研究所，河北省作物栽培生理与绿色生产重点实验室，石家庄 050035；
2. 山东省农业科学院植物保护研究所，山东省农业有害生物绿色防控重点实验室，济南 250100；
3. 石家庄市藁城区植物保护检疫站，石家庄 052160；4. 河北北方学院农林科技学院，张家口 075000）

摘要：为明确小麦对甲基二磺隆抗性差异的生理机制，测定甲基二磺隆对抗药小麦品种长4640（C-4640）和敏感小麦品种河农4198（H-4198）幼苗生长的影响，并测定15.75 g（a.i.）/hm^2（田间最大推荐剂量）甲基二磺隆胁迫下两种小麦品种的抗氧化酶活性、丙二醛（malondialdehyde，MDA）含量、叶绿素含量和光合特征参数的响应差异，进一步采用相关性分析和主成分分析法确定小麦抗药性评价的关键指标。结果显示：甲基二磺隆对C-4640和H-4198的EC_{50}分别为63.20 g（a.i.）/hm^{2}和4.22 g（a.i.）/hm^2，前者是后者的15倍左右。15.75 g（a.i.）/hm^{2}甲基二磺隆胁迫下，C-4640和H-4198体内超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性均呈上升趋势，并在施药后第5天达到峰值，且C-4640的抗氧化酶活性普遍高于H-4198；15.75 g（a.i.）/hm^{2}甲基二磺隆胁迫下，C-4640体内MDA含量呈先升高后下降趋势，而H-4198体内MDA含量在第5天较对照下降28.62%，之后开始持续上升；H-4198体内叶绿体色素含量较对照显著降低，而气孔导度、蒸腾速率和净光合速率等光合特征参数较对照降低，而C-4640较对照无显著变化。表明叶绿体色素含量、光合特征参数及抗氧化酶活性可作为评价小麦对甲基二磺隆抗性的关键指标。

关键词：小麦；甲基二磺隆；生理响应；抗氧化酶活性；光合参数

Differences in physiological responses of resistant and susceptible wheat varieties to mesosulfuron-methyl stress

Hou Yanru[1] Zhao Jie[1] Gao Xingxiang[2] Zhao Bochui[1] Guo Bingbo[1] Xu Xian[1] Li Binghua[1]
Gu Xu[3] Wei Shuaikun[4] Wang Guiqi[1] Zhang Yingjun[1*] Liu Xiaomin[1*]

（1. Key Laboratory of Crop Cultivation Physiology and Green Production in Hebei Province, Institute of Creal and Oil Crops, Hebei Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050035, Hebei Province, China; 2. Shandong Key Laboratory for Green Prevention and Control of Agricultural Pests, Institute of Plant Protection, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, Shandong Province, China; 3. Gaocheng Plant Protection and Quarantine Station, Shijiazhuang 052160, Hebei Province, China; 4. College of Agriculture and Forestry Technology, Hebei North University, Zhangjiakou 075000, Hebei Province, China）

Abstract: To examine the physiological mechanisms that underlie the observed variations in resistance to herbicide metildisulfuron among diverse wheat varieties, the effects of mesosulfuron-methyl on the growth of seedlings of the resistant wheat variety Chang 4640 (C-4640) and the susceptible variety Henong 4198 (H-4198) were determined, along with the response differences in antioxidant enzyme

基金项目：国家重点研发计划（2023YFD1400500），河北省农林科学院科技创新专项课题（2022KJCXZX-LYS-13），河北省农林科学院粮油作物研究所青年创新基金（2024LYS05）

* 通信作者（Authors for correspondence），E-mail：zhangyingjun1977@163.com，liuxiaominsjz@gmail.com

收稿日期：2025-01-10

activities, malondialdehyde (MDA) content, chlorophyll content, and photosynthetic characteristic parameters under 15.75 g (a. i.)/hm^2 mesosulfuron-methyl stress (the maximum recommended field dose). Correlation analysis and principal component analysis (PCA) were further employed to identify key indicators for evaluating herbicide resistance in wheat varieties. The study showed that the EC_{50} values of mesosulfuron-methyl for C-4640 and H-4198 were 63.20 g (a. i.)/hm^2 and 4.22 g (a. i.)/hm^2, respectively, with the former being approximately 15 times higher than the latter. Under 15.75 g (a.i.)/hm^2 mesosulfuron-methyl stress, the activities of superoxide dismutase, peroxidase, and catalase in both C-4640 and H-4198 increased, peaking on day 5 after treatment, and the antioxidant enzyme activities were generally higher in C-4640 than in H-4198; MDA content in C-4640 showed an initial increase followed by a decrease, while in H-4198, it decreased by 28.62% relative to the control on day 5 before rising continuously; chlorophyll content in H-4198 decreased significantly compared with the control. However, a decline in photosynthetic parameters, including stomatal conductance, transpiration rate, and net photosynthetic rate, was observed in the experimental group when compared with the control group. In contrast, C-4640 exhibited no statistically significant alterations in these parameters. The evaluation of wheat resistance to mesosulfuron-methyl can be facilitated by the use of key indicators, including chloroplast pigment content, photosynthetic characteristics, and antioxidant enzyme activity.

Key words: wheat; mesosulfuron-methyl; physiological response; antioxidant enzyme activity; photosynthetic parameter

近年来，节节麦 *Aegilops tauschii* 等恶性禾本科杂草的扩散严重威胁小麦生产安全。甲基二磺隆作为磺酰脲类乙酰乳酸合成酶（acetolactate synthase，ALS）抑制剂，对节节麦有较好的防治效果，其主要通过抑制植物体内ALS活性阻碍亮氨酸、异亮氨酸和缬氨酸等支链氨基酸的生物合成，最终导致杂草死亡（王雪影等，2020）。然而，甲基二磺隆的使用需要精确控制，并且对天气条件和小麦品种有特定要求，使用不当容易对小麦造成药害（王斌强，2015）。甲基二磺隆对小麦的影响主要体现在根系变弱、变小，茎和叶黄化、矮缩、畸形，叶尖干枯等，敏感品种甚至会干枯死亡（谢艳红，2004）。当植物形态发生明显变化时，植物通常已受损严重，补救困难，早期可通过生理生化指标变化来判断其对除草剂的抗性。因此，明确小麦对甲基二磺隆的抗性机制并对其进行早期干预，对于减少药害、促进小麦高产稳产具有重要意义。

不同作物对除草剂胁迫的生理响应模式不同。烟嘧磺隆胁迫后，甜菜叶片中抗氧化系统严重受损，同时光合色素含量降低，进而光合效率受到明显抑制（Zhao et al.，2024）；阔世玛胁迫后7 d，谷子光合特性参数受到明显抑制，谷子叶片中光系统反应中心的活性及光合作用过程中暗反应的关键酶活性均有所降低（张伟莉等，2020）。受到除草剂、虫害、高温等逆境胁迫后，植物体内活性氧（reative oxygen species，ROS）过量积累，进而导致植物抗氧化系统发挥作用；而在清除过量ROS过程中，不同作物体内抗氧化酶的调节协同机制和变化存在差异（王晓璐，2019）。郭秀等（2009）研究发现阔世玛处理后小麦体内细胞丙二醛（malondialdehyde，MDA）含量升高，氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）和过氧化物酶（peroxidase，POD）活性也升高。Jiang et al.（2016）研究发现0.8~8.0 mg/kg剂量除草剂作用后7 d，小麦叶片叶绿素含量明显降低，诱导产生大量ROS，同时SOD、过氧化氢酶（catalase，CAT）、POD活性上升。同种作物不同品种对除草剂胁迫的生理响应也不同。黄蕾等（2015）研究表明低剂量阔世玛处理后耐药性更高的张杂5号谷子体内POD和SOD活性上升幅度高于敏感品种晋谷21号。钱兰娟等（2014）研究表明，与抗药小麦品种相比，除草剂处理后敏感小麦品种叶片内叶绿素含量明显下降，MDA含量、SOD和POD活性显著上升。王正贵等（2011）研究发现除草剂处理后敏感型小麦品种烟农19和抗药小麦品种杨麦13叶片的叶绿素相对含量较对照明显降低，而处理后5 d前者的叶绿素相对含量与光合速率较后者显著下降。Tao et al.（2021）研究发现苯达松胁迫下抗性马铃薯品种的光合作用和气孔导度均高于敏感基因型马铃薯品种。Ali et al.（2022）试验结果表明同种除草剂对敏感型大豆品种光合参数的影响较抗性大豆品种更显著。Hu et al.

(2020)认为小麦体内用于清除多余ROS的SOD、POD和CAT等活性的提高有助于增加植株抗胁迫能力。因此,明确小麦对甲基二磺隆抗性差异的生理机制,对于甲基二磺隆的安全使用和小麦抗性品种选育具有重要意义。

为揭示小麦对甲基二磺隆抗性差异的生理机制,测定甲基二磺隆对抗药小麦品种长4640(C-4640)和敏感小麦品种河农4198(H-4198)幼苗生长的影响,并测定15.75 g (a.i.)/hm^2(田间最大推荐剂量)甲基二磺隆胁迫下两种小麦品种的抗氧化酶活性、MDA含量、叶绿素含量和光合特征参数的响应差异,进一步采用相关性分析和主成分分析法确定影响小麦品种抗药性的关键指标,以期为甲基二磺隆的安全高效施用和小麦抗性品种选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试小麦品种:抗药小麦品种C-4640和敏感小麦品种H-4198种子由河北省农林科学院粮油作物研究所提供。

农药、试剂和仪器:30 g/L甲基二磺隆(mesosulfuron-methyl)可分散油悬浮剂,河北荣威生物药业有限公司。SOD、POD、CAT和MDA检测试剂盒,北京索莱宝科技有限公司;叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总含量和类胡萝卜素含量检测试剂盒,苏州格锐思生物科技有限公司;500×改良型霍格兰营养液,北京酷来搏技术有限公司。Heraeus Fresco 17高速冷冻离心机,赛默飞世尔科技(中国)公司;Synergy Mx酶标仪,美国伯腾仪器有限公司;CIRAS-3便携式光合仪,汉莎科技集团有限公司;3WP-2000型行走式喷雾塔,农业农村部南京农业机械化研究所。

1.2 方法

1.2.1 甲基二磺隆胁迫对抗、感小麦生长的影响

分别选取抗药小麦品种C-4640和敏感小麦品种H-4198饱满种子均匀播种于长10 cm、宽8 cm、高8 cm的黑色塑料钵中,每盆8粒,置于温度18~20 ℃、相对湿度45%~65%的温室内培养,幼苗长至2叶1心期时开始浇营养液。待小麦长至3~4叶1心时间苗,每盆保留长势一致的幼苗5株(1个重复),使用喷雾塔对小麦茎叶喷洒甲基二磺隆,喷雾压力0.3 MPa,喷液量450 L/hm^2,每个处理重复3次。抗药小麦品种C-4640施药浓度分别为15、30、60、120、240、480 g (a.i.)/hm^2,敏感小麦品种H-4198施药浓度分别为3、9、30、60、90和360 g (a.i.)/hm^2,药后16 d称量地上部鲜重,并计算相对鲜重,相对鲜重=处理组小麦鲜重/对照组小麦鲜重×100%。每个处理称量5株(1个重复),每个处理重复3次。使用Sigma Plot 14.0软件进行非线性回归分析(Seefeldt et al., 1995)并绘制剂量反应曲线,根据回归方程计算甲基二磺隆对不同品种小麦的抑制中浓度EC_{50}。

1.2.2 抗、感小麦体内抗氧化酶活性的测定

抗药小麦品种C-4640和敏感小麦品种H-4198培养同1.2.1,待小麦长至3~4叶1心时分别喷施15.75 g (a.i.)/hm^2(田间推荐最大剂量)甲基二磺隆,分别以喷施清水为对照。每个处理分别于喷施后0、3、5、7和9 d取样,每个处理随机选取3株小麦,摘取3株的心叶旁叶片作为1个重复,蒸馏水冲洗干净,置于离心管中于−80 ℃保存备用。每个处理时间称取0.1 g叶片,冰浴匀浆,使用SOD、POD和CAT检测试剂盒测定其活性,每个处理3次重复。

1.2.3 抗、感小麦体内MDA含量的测定

抗药小麦品种C-4640和敏感小麦品种H-4198培养同1.2.1,药剂处理浓度及样品选择同1.2.2。每个处理时间称取0.1 g叶片,冰浴匀浆,使用MDA检测试剂盒测定其含量,每个处理重复3次。

1.2.4 抗、感小麦体内小麦叶绿体色素含量的测定

抗药小麦品种C-4640和敏感小麦品种H-4198培养同1.2.1,药剂处理浓度及样品选择同1.2.2。每个处理时间称取0.1 g叶片,冰浴匀浆,分别采用叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总含量和类胡萝卜素含量检测试剂盒测定其含量,每个处理重复3次。

1.2.5 抗、感小麦植株光合特征参数的测定

抗药小麦品种C-4640和敏感小麦品种H-4198培养同1.2.1,待小麦长至3~4叶1心时,分别喷施15.75 g (a.i.)/hm^{2}的甲基二磺隆,分别以喷施清水为对照,每个处理1盆(1个重复),每盆5株。药后9 d,每盆挑选3株长势较好叶片(心叶旁),采用CIRAS-3便携式光合仪测量叶片中部胞间CO_2浓度、气孔导度、蒸腾速率和净光合速率,每个处理重复3次。

1.2.6 小麦各生理指标的相关性分析和主成分分析

为筛选能有效评价抗药性差异的关键指标,本研究利用SPSS 27.0软中对SOD、POD、CAT活性、MDA、叶绿素a含量、叶绿素b含量、叶绿素总含量、类胡萝卜素含量、胞间CO_2浓度、蒸腾速率、气孔导度、净光合速率共12个指标进行相关性分析及主成分分析。

1.3 数据分析

采用DPS 17.1软件对试验数据进行单因素方差分析，采用*t*检验法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 甲基二磺隆对抗、感小麦生长的影响

随着甲基二磺隆施用剂量的增加，抗药小麦品种C-4640和敏感小麦品种H-4198的相对鲜重均呈逐渐下降趋势（图1）。甲基二磺隆对C-4640和H-4198的EC_{50}分别为63.20 g (a.i.)/hm^{2}和4.22 g (a.i.)/hm^2，前者是后者的15倍，前者对甲基二磺隆表现出较高的抗药性，后者则对甲基二磺隆较敏感，表明不同小麦品种对甲基二磺隆的抗性水平存在明显差异。

2.2 甲基二磺隆胁迫下抗、感小麦的生理响应差异

2.2.1 甲基二磺隆胁迫下CAT活性的响应差异

清水（CK）处理后，抗药小麦品种C-4640体内CAT活性比较稳定，一直维持在2 400 U/g左右；而甲基二磺隆处理后，抗药小麦品种C-4640体内CAT活性均呈先上升后下降的趋势，在处理第5天达到峰值，为2 870.00 U/g，且极显著高于对照（P<0.01，图2-A）；其他时间均与对照差异不显著。

清水（CK）处理后，敏感小麦品种H-4198体内CAT活性呈下降趋势，且低于抗药小麦品种体内CAT活性；而甲基二磺隆处理后，敏感小麦品种H-4198体内CAT活性呈先上升后下降的趋势，也是在处理第5天达到峰值，为2 375.20 U/g，极显著高于对照（P<0.01），且低于处理5 d时抗药小麦品种体内CAT活性（图2-B）。

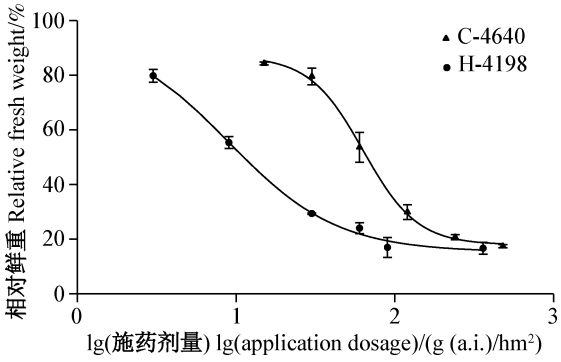

图1 甲基二磺隆处理下抗药小麦品种C-4640和敏感小麦品种H-4198的剂量反应曲线

Fig. 1 Dose response curves of tolerant and sensitive wheat under treatment with mesosulfuron-methyl

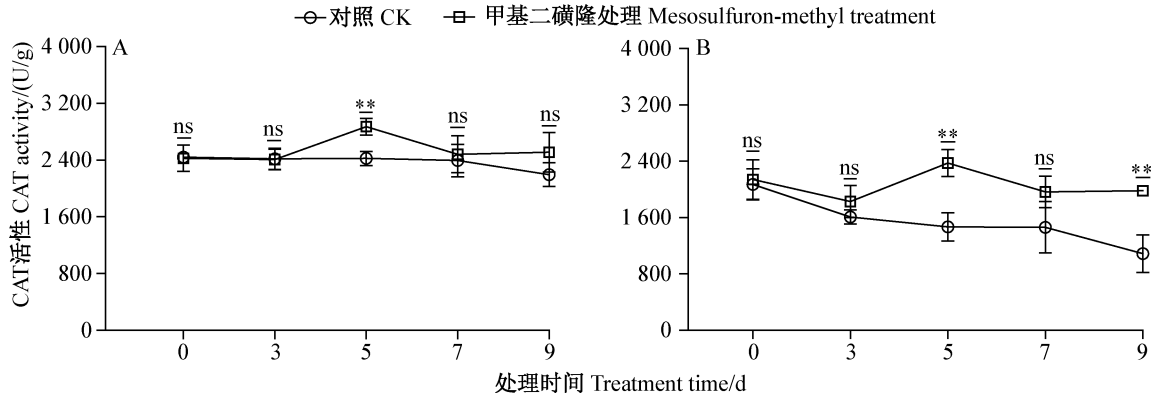

图2 甲基二磺隆胁迫下抗药小麦品种C-4640（A）和敏感小麦品种H-4198（B）的CAT活性

Fig. 2 CAT activities of herbicide-resistant wheat variety C-4640 (A) and sensitive wheat variety H-4198 (B) under stress of mesosulfuron-methyl

图中数据为平均数±标准差。ns表示差异不显著；**表示经*t*检验法检验差异显著（P<0.01）。Data are mean±SD. ns indicates no difference; ** indicates significant difference by *t* test (P<0.01).

2.2.2 甲基二磺隆胁迫下SOD活性的响应差异

清水（CK）处理后，抗药小麦品种C-4640体内SOD活性较稳定，变幅介于1.28%~53.17%之间；而甲基二磺隆处理后，抗药小麦品种C-4640体内SOD活性呈先上升后下降的趋势，在处理第5天达到峰值，为402.60 U/g，且极显著高于对照（P<0.001）；随后在处理后7 d和9 d，SOD活性有所下降，但仍显著高于对照（P<0.05和P<0.01，图3-A）。

清水（CK）处理后，敏感小麦品种H-4198体内SOD活性则持续下降，第9天较刚开始处理时下降了71.77%；而甲基二磺隆处理后，敏感小麦品种H-4198体内SOD活性同样呈先上升后下降的趋势，第5天达到峰值，为273.60 U/g，极且显著高于对照

(P<0.01)；随后在处理后7 d和9 d，SOD活性有所下降，但仍显著高于对照(P<0.05，图3-B)。抗药小麦品种C-4640对照组及处理组的SOD活性整体明显高于敏感小麦品种H-4198(图3)。

2.2.3 甲基二磺隆胁迫下POD活性的响应差异

清水(CK)处理后，抗药小麦品种C-4640体内POD活性较稳定，变幅介于3.22%~45.00%之间；甲基二磺隆处理后，抗药小麦品种C-4640体内POD活性自第3天开始极显著高于对照(P<0.001)，在第5天达到峰值，为729.10 U/g(P<0.001)，随后在处理后7 d和9 d，POD活性有所下降，但仍显著高于对照(P<0.05和P<0.01，图4-A)。

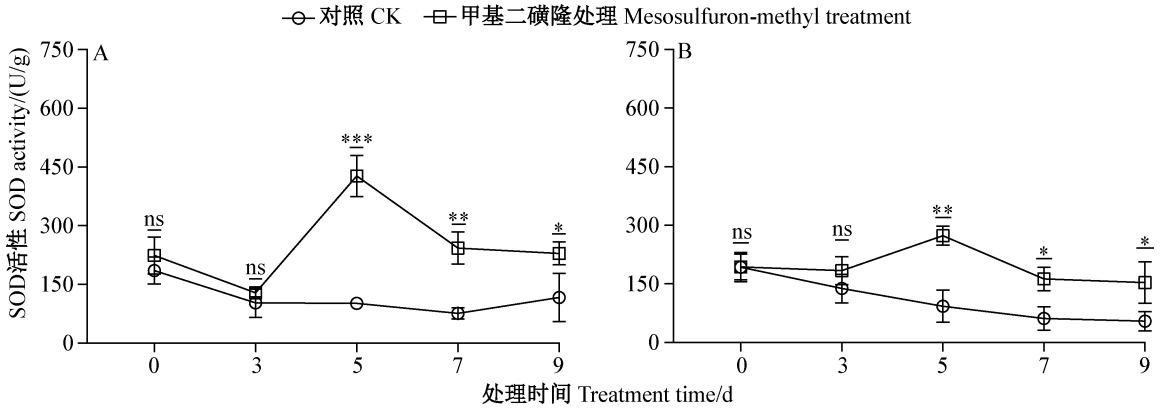

图3 甲基二磺隆胁迫下抗药小麦品种C-4640(A)和敏感小麦品种H-4198(B)的SOD活性

Fig. 3 SOD activities of herbicide-resistant wheat variety C-4640 (A) and sensitive wheat variety H-4198 (B) under stress of mesosulfuron-methyl

图中数据为平均数±标准差。ns表示差异不显著；*、**、***表示经t检验法检验差异显著(P<0.05、P<0.01、P<0.001)。

Data are mean±SD. ns indicates no difference; * or ** or *** indicates significant difference by t test (P<0.05 or P<0.01 or P<0.001).

清水(CK)处理后，敏感小麦品种H-4198体内POD活性与抗药小麦品种C-4640体内POD活性接近；而甲基二磺隆处理后，前者体内POD活性变幅明显低于前者，变幅为4.90%~27.87%(图4-B)。甲基二磺隆处理后，敏感小麦品种H-4198体内POD活性在第5天达到峰值，为610.07 U/g，极显著高于对照(P<0.01)，其他时间均与对照差异不显著(图4-B)。

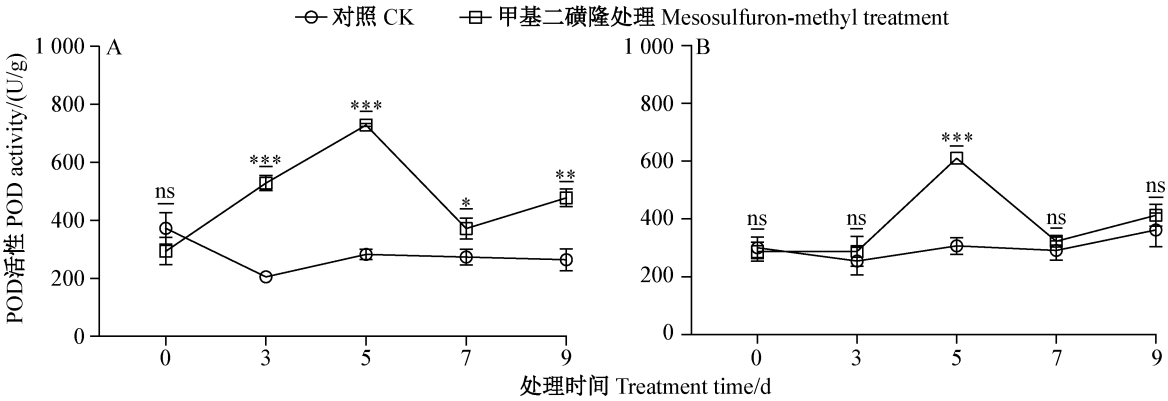

图4 甲基二磺隆胁迫下抗药小麦品种C-4640(A)和敏感小麦品种H-4198(B)的POD活性

Fig. 4 POD activities of herbicide-resistant wheat variety C-4640 (A) and sensitive wheat variety H-4198 (B) under stress of mesosulfuron-methyl

图中数据为平均数±标准差。ns表示差异不显著；*、**、***表示经t检验法检验差异显著(P<0.05、P<0.01、P<0.001)。

Data are mean±SD. ns indicates no difference; * or ** or *** indicates significant difference by t test (P<0.05 or P<0.01 or P<0.001).

2.2.4 甲基二磺隆胁迫下MDA含量的响应差异

甲基二磺隆处理后3 d，抗药小麦品种C-4640体内MDA含量较对照显著上升，为54.07 nmol/g(P<0.05)；随后开始持续下降，处理后9 d较对照极显著下降51.45%(P<0.01，图5-A)。甲基二磺隆处理后3 d，敏感小麦品种H-4198体内MDA含量较

对照显著上升42.87%（P<0.05），处理后5 d较对照下降28.62%，随后开始持续上升，处理后9 d达到峰值，为69.26 nmol/g，极显著高于对照（P<0.001，图5-B）。

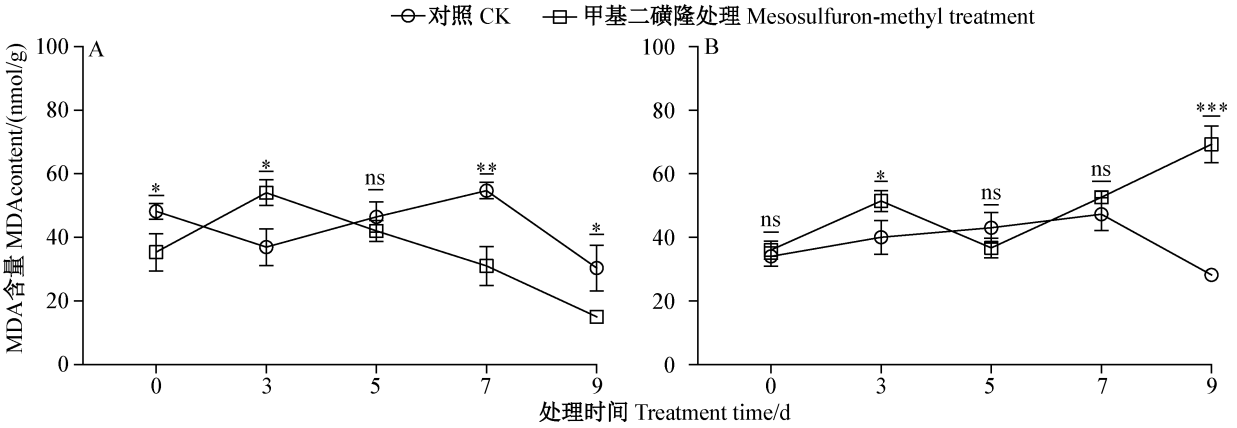

图5 甲基二磺隆胁迫下抗药小麦品种C-4640（A）和敏感小麦品种H-4198（B）的MDA含量

Fig. 5 MDA contents of herbicide-resistant wheat variety C-4640 (A) and sensitive wheat variety H-4198 (B) under stress of mesosulfuron-methyl

图中数据为平均数±标准差。ns表示差异不显著；*、**、***表示经t检验法检验差异显著（P<0.05、P<0.01、P<0.001）。Data are mean±SD. ns indicates no difference; * or ** or *** indicates significant difference by t test (P<0.05 or P<0.01 or P<0.001).

2.3 药剂胁迫下抗、感小麦叶绿体色素的响应差异

甲基二磺隆胁迫后，抗、感小麦品种内叶绿体色素含量变化明显。与清水（CK）处理相比，甲基二磺隆处理后3 d，抗药小麦品种C-4640体内叶绿素a含量、叶绿素b含量、叶绿素总含量和类胡萝卜素含量分别较对照显著下降24.24%、31.48%、34.31%和37.37%（P<0.05），其余处理时间下其含量基本均较对照增加，尤其是类胡萝卜素在处理后9 d较对照显著上升了22.34%（P<0.05，表1）。甲基二磺隆处理后3、7和9 d，敏感小麦品种H-4198体内叶绿素a含量、叶绿素b含量、叶绿素总含量和类胡萝卜素含量则呈现持续下降的趋势，其中叶绿素a含量分别较对照显著下降7.37%、18.22%、31.42%（P<0.05），叶绿素b含量分别较对照显著下降13.07%、19.84%、36.65%（P<0.05），叶绿素总含量分别较显著下降8.53%、18.7%、32.56%（P<0.05）；类胡萝卜素含量仅处理后9 d较对照显著下降34.35%（P<0.05），其他时间均与对照差异不显著（表1）。表明甲基二磺隆胁迫对C-4640影响较小，而对H-4198影响较大，其体内叶绿体色素含量不断下降。

2.4 药剂胁迫下抗、感小麦光合特征参数的响应差异

清水（CK）处理后，敏感小麦品种C-4640的胞间CO_2浓度、气孔导度、蒸腾速率和净光合速率普遍高于抗药小麦品种H-4198（表2）。甲基二磺隆胁迫后，两个小麦品种胞间CO_2浓度均较其对照上升，但与对照差异不显著；而气孔导度、蒸腾速率和净光合速率较其对照下降，且大部分参数与其对照差异不显著（表2）。

2.5 药剂胁迫下小麦各生理指标的相关性分析

甲基二磺隆胁迫下，小麦各生理指标之间的相关性差异较大。MDA含量除与胞间CO_2浓度呈正相关外，与其余10个指标均呈负相关，且与叶绿素b含量呈显著负相关（P<0.05）；SOD活性与MDA含量、胞间CO_2浓度、气孔导度、净光合速率呈负相关，胞间CO_2浓度与SOD活性、CAT活性、叶绿素a含量、叶绿素b含量、叶绿素总含量、类胡萝卜素含量呈负相关，蒸腾速率与MDA含量、叶绿素a含量、叶绿素总含量、类胡萝卜素含量呈负相关，气孔导度与SOD活性、MDA含量、叶绿素b含量、叶绿素a含量、叶绿素总含量、类胡萝卜素含量呈负相关，净光合速率与SOD活性、MDA含量、叶绿素b含量、叶绿素a含量、叶绿素总含量、类胡萝卜素含量呈负相关；其他各生理指标之间均呈正相关，其中叶绿素b含量和CAT活性呈显著正相关（P<0.05），POD活性、CAT活性与SOD活性之间呈显著正相关（P<0.05），叶绿素b含量、叶绿素a含量、叶绿素总含量与类胡萝卜素含量4个叶绿体色素指标两两之间均呈极显著正相关（P<0.01），胞间CO_2浓度、蒸腾速率、气孔导度与净光合速率4个光合特征参数两两之间均呈极显著正相关（P<0.01，表3）。

表1 甲基二磺隆胁迫对抗、感小麦体内叶绿体色素含量的影响

Table 1 Effects of mesosulfuron-methyl stress on chloroplast pigment content in resistant and sensitive wheat

小麦品种 Wheat variety	处理时间 Treatment time/d	处理 Treatment	叶绿素a含量 Chlorophyll a content/(mg/g)	叶绿素b含量 Chlorophyll b content/(mg/g)	叶绿素总含量 Total chlorophyll content/(mg/g)	类胡萝卜素 Carotenoid content/(mg/g)
C-4640	0	清水 Water（CK）	0.527±0.012	0.137±0.003	0.663±0.015	0.108±0.004
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.508±0.005	0.128±0.001*	0.636±0.007	0.107±0.004
	3	清水 Water（CK）	0.755±0.046	0.216±0.005	1.096±0.030	0.190±0.008
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.572±0.038*	0.148±0.009*	0.720±0.020*	0.119±0.002*
	5	清水 Water（CK）	0.629±0.049	0.156±0.005	0.785±0.026	0.136±0.004
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.644±0.014	0.167±0.004	0.811±0.019	0.146±0.003*
	7	清水 Water（CK）	0.653±0.012	0.186±0.001	0.839±0.013	0.140±0.013
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.686±0.024	0.196±0.008	0.882±0.032	0.149±0.005
	9	清水 Water（CK）	0.590±0.047	0.118±0.001	0.708±0.005	0.094±0.008
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.534±0.014	0.164±0.003	0.698±0.017	0.115±0.003*
H-4198	0	清水 Water（CK）	0.481±0.018	0.110±0.001	0.592±0.041	0.109±0.002
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.634±0.014*	0.152±0.008*	0.790±0.022*	0.128±0.007*
	3	清水 Water（CK）	0.597±0.032	0.153±0.007	0.750±0.020	0.123±0.006
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.553±0.016*	0.133±0.007*	0.686±0.024*	0.119±0.017
	5	清水 Water（CK）	0.484±0.006	0.121±0.002	0.605±0.008	0.100±0.004
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.464±0.032	0.124±0.003*	0.588±0.030	0.101±0.009
	7	清水 Water（CK）	0.505±0.010	0.126±0.003	0.631±0.032	0.101±0.005
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.413±0.009*	0.101±0.003*	0.513±0.012*	0.100±0.006
	9	清水 Water（CK）	0.576±0.040	0.161±0.001	0.737±0.007	0.131±0.011
		甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	0.395±0.050*	0.102±0.004*	0.497±0.037*	0.086±0.017*

表中数据为平均数±标准差。*表示处理与对照之间经*t*检验法检验差异显著（$P<0.05$）。Data are mean±SD. * indicates significant difference between treatment and CK by *t* test ($P<0.05$).

表2 甲基二磺隆胁迫下抗、感小麦品种的光合特征参数

Table 2 Effects of mesosulfuron-methyl on the parameters of photosynthetic characteristics of tolerant and sensitive wheat

小麦品种 Wheat variety	处理 Treatment	胞间CO_2浓度 Intercellular CO_2 concentration/(μmol·m^{-1})	蒸腾速率 Transpiration rate/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	气孔导度 Stomatal conductance/(mmol·m^{-2}·s^{-1})	净光合速率 Net photosynthetic rate/(μmol·m^{-2}·s^{-1})
H-4198	清水 Water（CK）	249.00±42.52	0.55±0.08	0.04±0.01	3.81±0.83
	甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	270.00±34.36	0.31±0.15*	0.02±0.01*	2.67±0.52
C-4640	清水 Water（CK）	264.00±13.28	0.66±0.03	0.04±0.01	5.39±0.37
	甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	270.00±25.66	0.65±0.16	0.03±0.01	4.11±0.56

表中数据为平均数±标准差。*表示处理与对照之间经*t*检验法检验差异显著（$P<0.05$）。Data are mean±SD. * indicates significant difference between treatment and CK by *t* test ($P<0.05$).

表3 甲基二磺隆胁迫后小麦植株各生理指标的相关性分析

Table 3 Correlation analysis of physiological indices of wheat under mesosulfuron-methyl stress

	POD	SOD	CAT	MDA	Chl a	Chl b	Chl a+b	Car	Ci	Tr	Gs	Pn
POD	1.000											
SOD	0.673*	1.000										
CAT	0.713*	0.754*	1.000									
MDA	−0.077	−0.483	−0.545	1.000								
Chl a	0.122	0.367	0.521	−0.466	1.000							
Chl b	0.234	0.425	0.652*	−0.640*	0.917**	1.000						
Chl a+b	0.150	0.386	0.559	−0.514	0.996**	0.950**	1.000					
Car	0.215	0.481	0.573	−0.440	0.964**	0.906**	0.965**	1.000				
Ci	0.042	−0.101	−0.103	0.025	−0.421	−0.168	−0.367	−0.447	1.000			
Tr	0.080	0.038	0.064	−0.318	−0.257	0.041	−0.190	−0.278	0.915**	1.000		
Gs	0.067	−0.016	0.001	−0.192	−0.326	−0.040	−0.263	−0.350	0.967**	0.988**	1.000	
Pn	0.068	−0.011	0.006	−0.202	−0.321	−0.033	−0.257	−0.344	0.963**	0.990**	1.000**	1.000

POD：过氧化物酶活性；SOD：超氧化物歧化酶活性；CAT：过氧化氢酶活性；MDA：丙二醛含量；Chl a：叶绿素a含量；Chl b：叶绿素b含量；Chl a+b：叶绿素总含量；Car：类胡萝卜素含量；Ci：胞间CO_2浓度；Tr：蒸腾速率；Gs：气孔导度；Pn：净光合速率。*、**分别表示显著相关（P<0.05或P<0.01）。POD: Peroxidase activity; SOD: superoxide dismutase activity; CAT: catalase activity; MDA: malondialdehyde content; Chl a: chlorophyll a content; Chl b: chlorophyll b content; Chl a+b: total chlorophyll content; Carl: carotenoid content; Ci: intercellular CO_2 concentration; Tr: transpiration rate; Gs: stomatal conductance; Pn: net photosynthetic rate. * or ** indicates significant correlation (P<0.05 or P<0.01).

2.6 药剂胁迫下小麦各生理指标的主成分分析

主成分分析结果显示，前3个主成分累计贡献率达到90.79%，表明这3个主成分基本上能反映小麦对甲基二磺隆的抗性水平，其中第1主成分特征向量值为5.487，贡献率为45.73%；第2主成分特征向量值为3.844，贡献率为32.04%；第3主成分特征向量值为1.563，贡献率为13.02%。在第1主成分中，叶绿素b含量、类胡萝卜素含量、叶绿素总含量和叶绿素a含量具有较大正载荷值，表明第1主成分主要反映了叶绿体色素指标变化；在第2主成分中，胞间CO_2浓度、净光合速率、蒸腾速率和气孔导度载荷值明显高于其他指标，表明第2主成分主要反映了光合特征参数指标变化；在第3主成分中，POD活性和SOD活性的载荷值最高（表4）。

3 讨论

不同小麦品种对甲基二磺隆的抗性水平存在显著差异（王克功等，2015）。本研究发现甲基二磺隆对抗药小麦品种C-4640的EC_{50}为63.20 g (a.i.)/hm^2，对敏感小麦品种H-4198的EC_{50}为4.22 g (a.i.)/hm^2，前者是后者的15倍左右。王丹丹（2019）测定了黄淮海地区40个小麦品种对甲基二磺隆的抗性水平，其中甲基二磺隆对敏感小麦品种石新828的EC_{50}仅为0.04 mg (a.i.)/mL，对抗药小麦品种冀麦585的EC_{50}为1.06 mg (a.i.)/mL，后者是前者的24倍左右。邓海玲等（2022）采用整株生测法测定不同小麦种质资源对6 300 mL/hm^2（14倍推荐剂量）甲基二磺隆的抗性水平，发现高度抗药小麦品种抗药级别是高度敏感小麦品种的3倍。不同抗、感小麦品种对甲基二磺隆的EC_{50}差异较大，这可能与品种遗传背景、评价方法及药剂作用靶标的响应机制有关。

POD、SOD和CAT是植物抗氧化系统中的主要酶，抗药品种通过维持较高的抗氧化酶活性有效抑制膜脂过氧化，从而减轻除草剂胁迫造成的危害（张建华等，2021）。在0.06%乙草胺处理下，油菜抗药品种Norin 41体内SOD活性和CAT活性显著高于敏感品种，而MDA含量仅为敏感品种的76%（丁戈等，2022）。郭秀等（2009）研究发现阔世玛处理后小麦体内MDA含量升高，SOD活性和POD活性也升高。马春英（2021）研究表明除草剂施用后尤其提高了抗药谷子品种体内SOD、POD活性。本研究结果显示甲基二磺隆处理下抗药小麦品种C-4640的SOD、POD、CAT活性均高于敏感品种H-4198，且MDA含量较敏感小麦品种H-4198有所降低，与已有研究结果一致。因此，根据除草剂胁迫下作物的抗氧化系统响应差异筛选对除草剂安全的作物品种，并通过早期干预措施能有效控制药害（黄蕾等，2015）。

表4 甲基二磺隆胁迫下小麦各生理指标的主成分分析

Table 4 Principal component analysis of physiological indicators in wheat under mesosulfuron-methyl stress

生理指标 Physiological index	第1主成分 Principal component 1	第2主成分 Principal component 2	第3主成分 Principal component 3
过氧化物酶 Peroxidase	0.057	0.098	0.509
超氧化物歧化酶 Superoxide dismutase	0.102	0.110	0.363
过氧化氢酶 Catalase	0.122	0.129	0.277
丙二醛含量 Malondialdehyde content	−0.088	−0.145	0.121
叶绿素a含量 Chlorophyll a content	0.167	0.033	−0.204
叶绿素b含量 Chlorophyll b content	0.152	0.112	−0.188
叶绿素总含量 Total chlorophyll content	0.166	0.052	−0.204
类胡萝卜素含量 Carotenoid content	0.171	0.033	−0.124
胞间CO_2浓度 Intercellular CO_2 concentration	−0.115	0.190	−0.052
蒸腾速率 Transpiration rate	−0.082	0.228	−0.092
气孔导度 Stomatal conductance	−0.096	0.218	−0.078
净光合速率 Net photosynthetic rate	−0.095	0.219	−0.080

除草剂胁迫后，植物光合作用过程也会发生变化（郑伟，2021）。Yuan et al.（2013）试验结果表明使用磺酰脲类除草剂后作物生物质量、叶面积、蒸腾速率、气孔导度、光系统II（photosystem，PSII）最大量子产率、PSII有效量子产率、PSII电子传递率等多项生理指标明显被抑制。本研究发现甲基二磺隆胁迫后敏感小麦品种H-4198的叶绿体色素含量（如叶绿素a、b）及光合特征参数（胞间CO_2浓度、蒸腾速率、气孔导度和净光合速率）持续下降，而抗药小麦品种C-4640的这些指标则表现更高的稳定性；与Zhao et al.（2019）得出的甲基二磺隆抑制看麦娘 *Alopecurus aequalis* 光合作用的结论相符，即抗药品种通过维持较高的光合效率来减轻药害。此外，ALS抑制剂类除草剂还可以通过破坏植物运输与呼吸系统间接影响光合作用，而抗药品种可能通过代谢解毒或靶标酶突变降低毒性干扰（Liu et al.，2017；褚航剑，2022）。因此筛选抗性品种对于实际生产具有重要意义。

综上所述，在甲基二磺隆胁迫下抗、感小麦品种的生长、生理响应和光合作用方面存在显著差异，抗甲基二磺隆的小麦品种通过协同增强抗氧化酶活性、快速清除膜脂过氧化产物及维持光合色素合成能力实现对甲基二磺隆的高耐受性，相关性与主成分分析进一步表明，叶绿体色素含量、光合特征参数和抗氧化酶活性可作为评价小麦对甲基二磺隆耐受性的重要指标。下一步工作将利用多组学技术，从靶标酶基因变异、解毒代谢通路及光合作用相关基因表达调控等方面深入解析小麦对甲基二磺隆的抗性机制，为小麦生产中除草剂的合理使用和品种改良提供科学依据。

参 考 文 献（References）

Ali L, Jo H, Choi SM, Kim Y, Song JT, Lee JD. 2022. Comparison of hyperspectral imagery and physiological characteristics of bentazone-tolerant and-susceptible soybean cultivars. Agronomy, 12(10): 2241

Chu HJ. 2022. Study on fast and non-destructive diagnosis of herbicide stress and effect evaluation of safener on wheat seedlings. Master thesis. Hangzhou: Zhejiang University (in Chinese) [褚航剑. 2022. 小麦苗期除草剂胁迫快速无损诊断及安全剂施用效果评价研究. 硕士学位论文. 杭州: 浙江大学]

Deng HL, Yang X, Zhang QF, Qiang S, Song XL. 2022. Screening of isoproturon-resistant and mesosulfuron-methyl-resistant wheat germplasm resources. Journal of Weed Science, 40(3): 22−34 (in Chinese) [邓海玲, 杨雪, 张巧凤, 强胜, 宋小玲. 2022. 耐异丙隆和甲基二磺隆小麦种质资源筛选. 杂草学报, 40(3): 22−34]

Ding G, Xiong J, Chen LL, Li SY, Song LQ. 2022. Tolerance physiology of rapeseed varieties under herbicide acetochlor stress. Plant Protection, 48(5): 75−82 (in Chinese) [丁戈, 熊洁, 陈伦林, 李书宇, 宋来强. 2022. 除草剂乙草胺胁迫下油菜品种的耐药生理研究. 植物保护, 48(5): 75−82]

Guo X, Guo PY, Yuan XY, Nan Y, Sun CP, Zhang LG. 2009. Effects of sigma broad on membrane lipids peroxidization of winter wheat leaves. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 37(1): 61−65 (in Chinese) [郭秀, 郭平毅, 原向阳, 南雁, 孙彩萍, 张丽光. 2009. 阔世玛对冬小麦叶片细胞膜脂质过氧化作用的影响. 山西农业科学, 37(1): 61−65]

Hu CH, Zeng QD, Tai L, Li BB, Zhang PP, Nie XM, Wang PQ, Liu WT, Li WQ, Kang ZS, et al. 2020. Interaction between TaNOX7 and TaCDPK13 contributes to plant fertility and drought tolerance by regulating ROS production. Journal of Agricultural and Food

Chemistry, 68(28): 7333−7347

Huang L, Zhong YT, Yu KK, Liu Y, Song HJ, Yuan XY. 2015. Effects of sigma broad on the agronomic characteristics and physiological indices of foxtail millet seedlings. Journal of Shanxi Agricultural University (Natural Science Edition), 35(6): 603−607, 636 (in Chinese) [黄蕾, 钟妍婷, 余凯凯, 刘阳, 宋惠洁, 原向阳. 2015. 阔世玛对谷子幼苗农艺性状和生理指标的影响. 山西农业大学学报(自然科学版), 35(6): 603−607, 636]

Jiang L, Yang Y, Jia LX, Lin JL, Liu Y, Pan B, Lin Y. 2016. Biological responses of wheat (*Triticum aestivum*) plants to the herbicide simetryne in soils. Ecotoxicology and Environmental Safety, 127: 87−94

Liu WT, Bai S, Jia SS, Guo WL, Zhang LL, Li W, Wang JX. 2017. Comparison of ALS functionality and plant growth in ALS-inhibitor susceptible and resistant *Myosoton aquaticum* L. Pesticide Biochemistry and Physiology, 142: 111−116

Ma CY. 2021. Physiological resistance mechanism of foxtail millet with different herbicide-resistance to monosulfuron and prometryn. Master thesis. Taigu: Shanxi Agricultural University (in Chinese) [马春英. 2021. 不同品种谷子对单嘧磺隆和扑草净耐药性差异的生理机制. 硕士学位论文. 太谷: 山西农业大学]

Qian LJ, Yuan SZ, Gao Y. 2014. Effect of clodinafop propargyl emulsifiable concentration on antioxidative activities in seedling leaf of wheat cultivars. Journal of Triticeae Crops, 34(5): 674−679 (in Chinese) [钱兰娟, 袁树忠, 高颜. 2014. 除草剂炔草酯对不同小麦品种幼苗期叶片抗氧化特性的影响. 麦类作物学报, 34(5): 674−679]

Seefeldt SS, Jensen JE, Fuerst EP. 1995. Log-logistic analysis of herbicide dose-response relationships. Weed Technology, 9(2): 218−227

Tao B, Sun SQ, Zhang LL, Guo J, Shao BH. 2021. Production and assessment of potato material resistant to the broadleaf herbicide bentazone. Potato Research, 64(2): 241−256

Wang BQ. 2015. The security of mesosulfuron-methyl on foxtail millet and the residue analysis. Master thesis. Taigu: Shanxi Agricultural University (in Chinese) [王斌强. 2015. 甲基二磺隆对谷子的安全性及其残留分析研究. 硕士学位论文. 太谷: 山西农业大学]

Wang DD. 2019. Study on the difference in herbicide tolerance of wheat varieties to mesosulfuron-methyl and other herbicide. Master thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [王丹丹. 2019. 不同小麦品种对甲基二磺隆等药剂的耐药性差异研究. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学]

Wang KG, Ren RL, Liu LL, Wang R, Guo LH. 2015. Study on drug resistance of the main cultivars of wheat (*Triticum aestivum* L.) in Shanxi to the mesosulfuron and sigma broad. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 43(8): 992−994 (in Chinese) [王克功, 任瑞兰, 刘玲玲, 王睿, 郭亮虎. 2015. 山西主栽小麦品种对世玛和阔世玛的耐药性. 山西农业科学, 43(8): 992−994]

Wang XL. 2019. Establishment of callus regeneration system of millet seeds and preliminary study on physiological mechanism of herbicide resistant. Master thesis. Taigu: Shanxi Agricultural University (in Chinese) [王晓璐. 2019. 谷子种子愈伤组织再生体系的建立及抗除草剂生理机制的初步研究. 硕士学位论文. 太谷: 山西农业大学]

Wang XY, Jin Y, Liu SZ. 2020. Wheat field weeds with different community structures: chemical control and herbicide susceptibility. Chinese Agricultural Science Bulletin, 36(9): 117−121 (in Chinese) [王雪影, 金岩, 刘守柱. 2020. 不同群落结构麦田杂草的化学防治及药剂敏感性. 中国农学通报, 36(9): 117−121]

Wang ZG, Yu QQ, Zhou LY, Guo WS, Zhu XK, Li CY, Feng CN. 2011. Effects of herbicides on grain yield and physiological characteristics of wheat. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 25(4): 791−795 (in Chinese) [王正贵, 于倩倩, 周立云, 郭文善, 朱新开, 李春燕, 封超年. 2011. 几种除草剂对小麦籽粒产量及生理特性的影响. 核农学报, 25(4): 791−795]

Xie YH. 2004. Effects of safeners on the mesosulfuron tolerance of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). Master thesis. Beijing: China Agricultural University (in Chinese) [谢艳红. 2004. 不同小麦对甲基二磺隆耐药性及安全剂对耐药性的影响. 硕士学位论文. 北京: 中国农业大学]

Yuan XY, Guo PY, Qi X, Ning N, Wang H, Wang HF, Wang X, Yang YJ. 2013. Safety of herbicide Sigma Broad on radix isatidis (*Isatis indigotica* Fort.) seedlings and their photosynthetic physiological responses. Pesticide Biochemistry and Physiology, 106(1/2): 45−50

Zhang JH, Bai WB, Zhang YZ, Cao CL, Guo RF, Ping JA, Hao JL. 2021. Effects of nicosulfuron residue on growth and development and physiological metabolism of succeeding crop of sorghum. Agrochemicals, 60(9): 663−667, 673 (in Chinese) [张建华, 白文斌, 张一中, 曹昌林, 郭瑞峰, 平俊爱, 郝佳丽. 2021. 烟嘧磺隆残留对下茬作物高粱生长发育及生理代谢的影响. 农药, 60(9): 663−667, 673]

Zhang WL, Zhang LG, Yang HJ, Wang JX, Guo PY, Yuan XY. 2020. Effects of sigma broad on photosynthesis characteristics and soluble substances content in leaves of foxtail millet. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 34(6): 1294−1301 (in Chinese) [张伟莉, 张丽光, 杨慧杰, 王吉祥, 郭平毅, 原向阳. 2020. 阔世玛对谷子幼苗叶片光合特性及可溶性物质含量的影响. 核农学报, 34(6): 1294−1301]

Zhao N, Yan YY, Luo YL, Zou N, Liu WT, Wang JX. 2019. Unravelling mesosulfuron-methyl phytotoxicity and metabolism-based herbicide resistance in *Alopecurus aequalis*: insight into regulatory mechanisms using proteomics. Science of the Total Environment, 670: 486−497

Zhao XY, Xie Q, Song BQ, Riaz M, Lal MK, Wang LF, Lin XC, Huo JL. 2024. Research on phytotoxicity assessment and photosynthetic characteristics of nicosulfuron residues on *Beta vulgaris* L. Journal of Environmental Management, 353: 120159

Zheng W. 2021. Studies on photosynthesis physiological characteristics, molecular mechanism, carbon and nitrogen transport of yellow-green leaf mutant Jimai5265yg in wheat. PhD thesis. Yangling: Northwest A&F University (in Chinese) [郑伟. 2021. 黄绿叶突变体冀麦5265yg的光合生理特性及分子机理和碳氮转运研究. 博士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学]

（责任编辑：张俊芳）