

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.02.004

引用格式:詹圆,崔琪,虞应乾,等.花后干旱胁迫对燕麦穗部器官光合生理及糖代谢的影响[J].草地学报,2026,34(2):415—423

ZHAN Yuan, CUI Qi, YU Ying-qian, et al. Effects of Drought Stress on the Photosynthetic Physiology and Sugar Metabolism in Oat Ear Organs after Flowering[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(2):415—423

花后干旱胁迫对燕麦穗部器官光合生理及糖代谢的影响

詹圆¹, 崔琪², 虞应乾¹, 方嘉琪³, 汪辉^{3*}

(1. 毕节市林业局毕节市防治石漠化管理中心, 贵州 毕节 551799; 2. 西南民族大学药学院, 四川 成都 610066;
3. 西南民族大学草地资源学院, 四川 成都 610066)

摘要:为了探索干旱胁迫下燕麦(*Avena sativa* L.)穗部器官和旗叶的光合生理差异。本研究以‘科纳’燕麦(*Avena sativa* L. ‘Kona’)为试验材料开展盆栽试验。在燕麦第1朵小花开花后进行干旱胁迫处理,在干旱胁迫0 d、7 d和14 d后测定了旗叶和穗部器官的叶绿素含量、光合酶活性、可溶性糖含量、淀粉含量等光合生理和糖含量指标。结果表明,颖片叶绿素含量高于旗叶,稃片叶绿素含量较低。干旱胁迫显著降低了旗叶中Rubisco、PEPC、PEPCK活性,但未显著影响颖片中Rubisco活性及颖片和稃片中PEPCK、NADP-ME、NAD-ME活性;同时,干旱胁迫下,颖片中Rubisco、PEPC和PEPCK酶活性显著高于旗叶。干旱胁迫显著增加了旗叶中淀粉含量和可溶性糖含量,而未显著影响颖片和稃片中糖含量。综上所述,‘科纳’燕麦旗叶的光合生理和糖含量对干旱胁迫响应敏感,而穗部器官特别是颖片保持了更好的稳定性。

关键词:燕麦;穗部器官;干旱胁迫;光合生理;糖含量

中图分类号:S544+.9;S519;S548

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)02-0415-09

Effects of Drought Stress on the Photosynthetic Physiology and Sugar Metabolism in Oat Ear Organs after Flowering

ZHAN Yuan¹, CUI Qi², YU Ying-qian¹, FANG Jia-qi³, WANG Hui^{3*}

(1. Bijie City Control Rocky Desertification Management Center, Bijie City Forestry Bureau, Bijie, Guizhou Province 551799, China;
2. College of Pharmacy, Southwest Minzu University, Chengdu, Sichuan Province 610041, China; 3. College of Grassland Resources, Southwest Minzu University, Chengdu, Sichuan Province 610041, China)

Abstract: In order to explore the photosynthetic physiological differences of oat ear organs and flag leaves under drought stress, a pot experiment was conducted using *Avena sativa* L. ‘Kona’ as the experimental material. Drought stress was initiated after the first flower bloomed. Chlorophyll contents, photosynthetic enzyme activities, soluble sugar and starch contents in flag leaves and ear organs were measured at 0, 7 and 14 days after drought stress treatment. The results showed that the chlorophyll content in the glumes was higher than that of the flag leaves, while the chlorophyll content of the lemmas was lower. Drought stress significantly reduced the enzyme activities of Rubisco, PEPC, and PEPCK in the flag leaves, while it had no significant influence on the activities of Rubisco in glumes and PEPCK, NADP-ME, NAD-ME activities in both ear organs. In addition, the activities of Rubisco, PEPC and PEPCK in the glumes were significantly higher than those in the flag leaves. Drought stress significantly increased the soluble sugar and starch contents in the flag leaves, while had no significant influence on sugar contents in both ear organs. To sum up, the flag leaves of ‘Kona’ oats

收稿日期:2025-06-09;修回日期:2025-08-21

基金项目:国家自然科学基金项目(32001392);西藏牧草种质创制与人工草地提质增效关键技术研究示范(XZ202501ZY0086)共同资助

作者简介:詹圆(1996-),男,汉族,贵州晴隆人,硕士,主要从事草地管理建设及牧草育种研究,E-mail:18224908391@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail:zzbjwh@163.com

responded more sensitively to drought stress, while the ear organs, especially the glumes, maintained better stability.

Key words: Oat; Ear Organs; Drought stress; Photosynthetic physiology; Sugar content

燕麦(*Avena sativa* L.)是禾本科小麦族燕麦属一年生粮饲兼用作物,根据燕麦种子成熟期稃片与籽实分离与否分为裸燕麦和皮燕麦,常分别作为粮食和饲草用^[1]。燕麦在我国主要种植在北方和青藏高原地区,并且在这些地区的生长发育易受到干旱胁迫的影响。干旱是全球范围内破坏范围最广、持续时间最长、发生频率最高、作物生产受损最严重的自然灾害之一^[2-3]。近年来,全球气候变暖引发的极端天气频繁发生,干旱导致的农作物和饲草减产愈加严重^[4-5]。前人的研究发现,植物不同器官对于干旱胁迫的敏感度也有很大差异^[6],在受到干旱胁迫时,植物繁殖器官往往比叶片衰老更晚^[7-10]。燕麦等麦类作物的穗部器官在受到干旱胁迫时,水分状况、干旱应答基因的表达、酶活性变化等均优于旗叶^[4, 8, 11]。Dana等^[7]的研究表明,小麦花后干旱处理显著加速旗叶叶绿素和核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)的降解,而穗部器官的降解小于旗叶。Tian等^[11]研究发现,干旱胁迫显著降低了燕麦旗叶叶绿素含量,显著提高了干旱后 21-28 d 颖片光合色素含量。Vicente等^[8]通过基因表达和生理特征变化,证实了小麦穗部器官在干旱胁迫下初级代谢和干旱胁迫反应的关键基因更高表达,穗中呼吸、氮同化、呼吸 CO₂再固定相关基因表达均上调。干旱胁迫会增加植株脯氨酸等氨基酸含量、蔗糖等可溶性还原糖含量和一些次生代谢物,并且会减少淀粉合成^[12],淀粉合成减少的可能原因是受到底物可用性较低的限制^[13]。植物细胞质中有机溶质(脯氨酸、甘氨酸、葡萄糖等)的积累,可以增加植物细胞的渗透调节作用,从而对于干旱等逆境具有抵抗作用^[14]。前人对于麦类作物穗部器官对于干旱胁迫响应的研究主要集中在光合贡献率、酶活性和光合特性等方面,并且主要针对小麦和大麦,对于燕麦穗部器官光合酶活性与糖含量变化对于干旱胁迫响应的研究报道甚少。

在全球气候大变化背景下,培育适应性强、抗逆性强的作物品种是种植业发展的重要途径之一。本研究通过分析‘科纳’燕麦在干旱胁迫下叶绿素含量、光合酶活性和糖含量变化,初步探索了燕麦旗叶和穗部器官在干旱逆境下的生理响应差异。本研究结果对于挖掘燕麦穗部器官抗旱能力奠定

了理论基础,为燕麦等麦类作物抗旱品种培育改良提出新的思路。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料选择在北方地区表现良好、具有一定抗旱性的‘科纳’燕麦(*A. sativa* L. ‘Kona’),种子购自北京猛犸农业有限公司。

1.2 试验材料培养及处理方法

试验材料于 2022 年 11 月 07 日盆栽种植于西南民族大学温室旁空地,花盆盆口直径 23 cm、盆底直径 18 cm、高 22 cm。每个花盆均装入 5 kg 土壤(营养土:蛭石=3:1)。挑选饱满、均匀一致且无损坏的燕麦种子,每盆播种 24 粒种子,出苗后于三叶期间苗,每盆留 6 株长势一致的健康植株,开始分蘖时每盆浇施霍格兰全营养液 500 mL,开始拔节时每盆追施尿素(含 N 量 46%)1.6 g,对主生殖枝挂牌标记。营养生长期浇水量保持在最大土壤持水量的 70%~80%。在植株抽穗期,用透明塑料布在种植区域上方 2.5~3 m 处搭建透明遮雨棚,进行遮雨保护。

当植株第 1 朵小花开花后进行水分胁迫处理,水分胁迫组(Drought stress, DS)浇水量保持在最大土壤持水量的 35%~45%,对照组(Control, CK)土壤含水量保持在 70%~80%,复水组(Recovered watering, RW)在干旱处理 7 d 后将含水量恢复到 70%~80%。参照刘凯强等^[15]研究方法,通过每天称重,补充每盆重量至各水分处理重量,盆栽在整个处理期内未受到雨水干扰。在干旱胁迫后第 0, 7, 14 d(分别记为 CK-0, DS-7, DS-14)取旗叶和穗部器官样品,正常供水取样时间记为 CK-7 和 CK-14,干旱 7 d 后复水 7 d 记为 RW-14。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶绿素含量 在干旱处理后 0, 7, 14 d 的早晨 10:00,取各个处理组燕麦主生殖枝的旗叶、颖片和稃片,剪取 0.1000 g 组织,按照丁富功等^[16-17]的方法进行叶绿素的提取和测定。

1.3.2 光合酶活性测定 在干旱处理后0,7,14 d的早晨10:00—11:00,取各个处理主生殖枝旗叶、穗部第3轮层所有颖片和稃片,分别剪碎混匀后,迅速称重0.1000 g装入2 mL离心管,再装入2颗钢珠后放入液氮速冻,每个处理3个生物学重复。将所有速冻好的样品转移到 -80°C 冰箱冷冻,后续用于测定Rubisco、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)、磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶(PEPCK)、线粒体内苹果酸酶(NAD-ME)、叶绿体内苹果酸脱氢酶(NADP-ME)活性。所有酶活性测定使用的试剂盒均来自苏州科铭生物技术有限公司生产。

取冷冻于 -80°C 冰箱的样品,按照不同酶试剂盒说明书进行提取操作,提取相应的粗酶,提取完成的粗酶提取液按要求和反应液加入96孔板,立即用酶标仪(Thermo Scientific Varioskan LUX)测定相应的吸光值,后通过公式计算相应酶活性。

1.3.3 淀粉、可溶性糖含量测定 在干旱处理后0,7,14 d,分别在7:00、13:00和20:00,分别取各个处理下主生殖枝旗叶、穗部第3轮层所有颖片和稃片,分别剪碎混匀后,迅速称重0.1000 g装入2 mL离心管,再装入2颗钢珠后放入液氮速冻,每个处理3个生物学重复。速冻完成的样品放入高通量组织研磨仪(SCIENTZ-48;浙江宁波新芝生物科技股份有限公司)研磨,研磨完成后放入 -20°C 冰箱冷藏,等待糖含量测定。淀粉和可溶性糖含量测定均使用苏州科铭生物技术有限公司销售试剂盒测定。

1.4 数据分析

利用Excel 2020整理试验数据,利用IBM SPSS Statistics 20中的单因素方差分析(ANOVA)-Duncan对试验数据进行多重比较,利用Origin 2021绘图。

2 结果与分析

2.1 叶绿素含量变化

DS-7和DS-14的旗叶和颖片叶绿素含量与同时期的对照相比均无显著差异,DS-14和CK-14的旗叶和稃片叶绿素含量均显著低于DS-7和CK-7,DS-14的颖片叶绿素含量显著低于DS-7,DS-14的稃片的叶绿素含量显著低于CK-14。RW-14的旗叶、颖片和稃片叶绿素含量均显著高于DS-14(图1)。

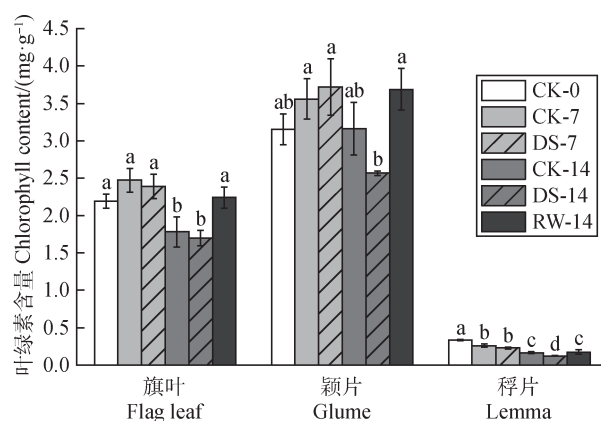


图1 旗叶、颖片和稃片叶绿素含量

Fig. 1 Total chlorophyll content in flag leaf, glume, and lemma

注:不同字母表示同一部位在不同处理之间差异显著($P \leq 0.05$),CK-0表示开始干旱处理时的对照,CK-7表示干旱胁迫7天时的对照,CK-14表示干旱胁迫14天时的对照,DS-7表示干旱胁迫7天,DS-14表示干旱胁迫14天,RW-14表示干旱7天后复水7天(下同)
Note: Different letters indicate significant differences ($P \leq 0.05$) in the same organ under different treatment conditions. CK-0 represents the control at the start of drought treatment, CK-7 represents the control group under drought stress for 7 days, CK-14 represents the control group under drought stress for 14 days, DS-7 indicates 7 days of drought stress, while DS-14 indicates 14 days of drought stress, RW-14 stands for 7 days of drought followed by 7 days of rehydration. (Same below)

2.2 酶活性变化

在受到干旱胁迫时,旗叶Rubisco活性显著低于对照;颖片Rubisco活性与对照无显著差异;稃片仅在DS-14时显著低于CK-14(图2)。在复水条件下(RW-14),旗叶Rubisco活性显著高于DS-14且与CK-14无显著差异,颖片Rubisco活性与CK-14和DS-14均无显著差异,稃片Rubisco活性显著低于CK-14和DS-14。在不同部位之间,旗叶在DS-7、CK-14和DS-14时Rubisco酶活性均显著低于颖片和稃片。

在受到干旱胁迫时,旗叶在DS-7时PEPC活性显著低于CK-7;颖片和稃片在DS-7时PEPC活性与CK-7无显著差异;颖片和稃片PEPC活性在DS-14时显著低于CK-14。在受到7 d干旱后复水7 d时,旗叶PEPC活性与DS-14和CK-14均无显著差异;颖片PEPC活性显著低于CK-14且与DS-14无显著差异;稃片PEPC活性显著高于DS-14而与CK-14无显著差异。在不同部位之间,颖片PEPC活性在CK-7、DS-7、CK-14和DS-14均显著高于旗叶和稃片。

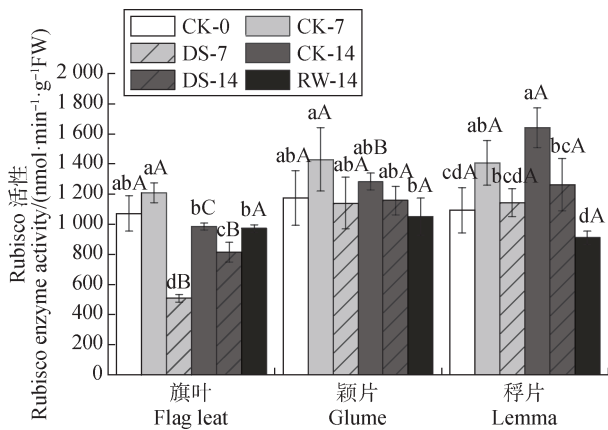


图2 旗叶、颖片和稃片中的Rubisco酶活性

Fig. 2 Rubisco enzyme activity in flag leaves, glumes, and lemmas

注:不同小写字母表示同一部位在不同处理条件下差异显著($P \leq 0.05$);不同大写字母表示同一处理条件下不同部位之间差异显著($P \leq 0.05$),下同

Note: Different lowercase letters indicate significant differences ($P \leq 0.05$) in the same part under different treatment conditions; Different capital letters indicate significant differences ($P \leq 0.05$) between different parts under the same treatment conditions. Same below

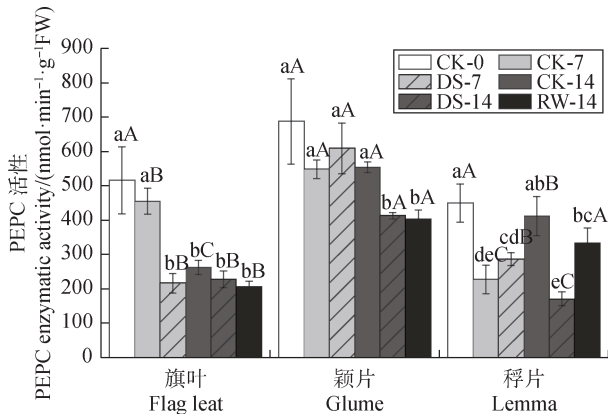


图3 旗叶、颖片和稃片中的PEPC酶活性

Fig. 3 PEPC enzyme activity in flag leaves, glumes and lemmas

CK-0和CK-7的旗叶PEPCK活性显著高于CK-14,干旱胁迫显著降低了旗叶的PEPCK活性(图4)。正常供水下,颖片PEPCK活性随着生育时期的进行而逐渐显著降低,但干旱胁迫未显著影响颖片的PEPCK活性。CK-0的稃片PEPCK活性显著高于CK-7和CK-14,且CK-14显著高于CK-7,干旱胁迫显著降低了稃片的PEPCK活性。RW-14的旗叶和稃片中PEPCK活性显著高于DS-14。颖片PEPCK

酶活性在试验期内各处理下均显著高于旗叶。

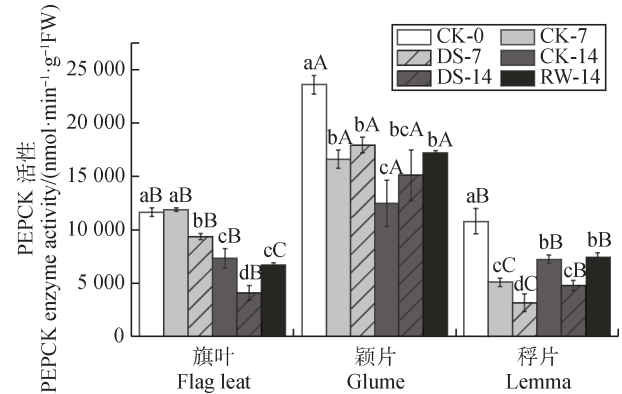


图4 旗叶、颖片和稃片中的PEPCK酶活性

Fig. 4 PEPCK enzyme activity in flag leaves, glumes and lemmas

在正常供水条件下,旗叶、颖片和稃片在CK-0时NADP-ME活性均显著高于CK-7和CK-14;在干旱胁迫下,旗叶NADP-ME酶活性在DS-14时显著低于CK-14;颖片和稃片NADP-ME酶活性均与对照无显著差异;在复水条件下,各部位的NADP-ME活性均与干旱处理组无显著差异(图5)。

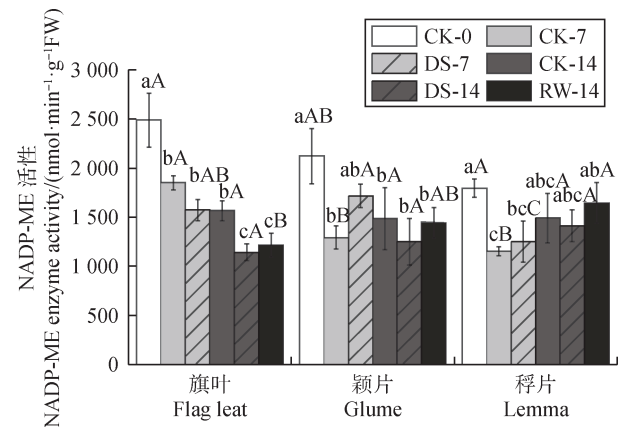


图5 旗叶、颖片和稃片中的NADP-ME酶活性

Fig. 5 NADP-ME enzyme activity in flag leaves, glumes and lemmas

在正常供水条件下,旗叶、颖片、稃片NAD-ME酶活性均在CK-7时显著升高,在CK-14时显著降低。在干旱胁迫下,颖片和稃片NAD-ME酶活性均无显著变化,旗叶在DS-14时NAD-ME酶活性显著升高。在复水条件下,各部位的NAD-ME活性均与干旱处理组无显著差异。

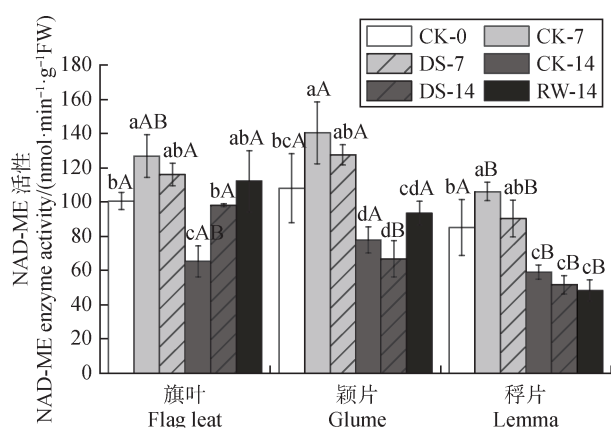


图6 旗叶、颖片和稃片中的NAD-ME酶活性

Fig. 6 NAD-ME enzyme activity in flag leaves, glumes, and lemmas

2.3 糖含量变化

在正常供水条件下,颖片和稃片在清晨、中午和傍晚的淀粉含量均与旗叶相当或显著高于旗叶(图7)。在干旱胁迫下,旗叶在DS-7的清晨和中午显著高于CK-7,在DS-14的中午显著高于CK-14,在DS-14的晚上显著低于CK-14;颖片仅在DS-14的中午和晚上显著低于CK-14;稃片在DS-7的晚上、DS-14的中午均显著低于对照,在DS-7的清晨显著高于对照。在复水条件下,仅颖片淀粉含量在晚上时RW-14高于DS-14,其余部位在不同时间段淀粉含量RW-14均低于DS-14,并且旗叶在中午时、颖片在清晨和中午、稃片在清晨和晚上RW-14均显著低于DS-14。

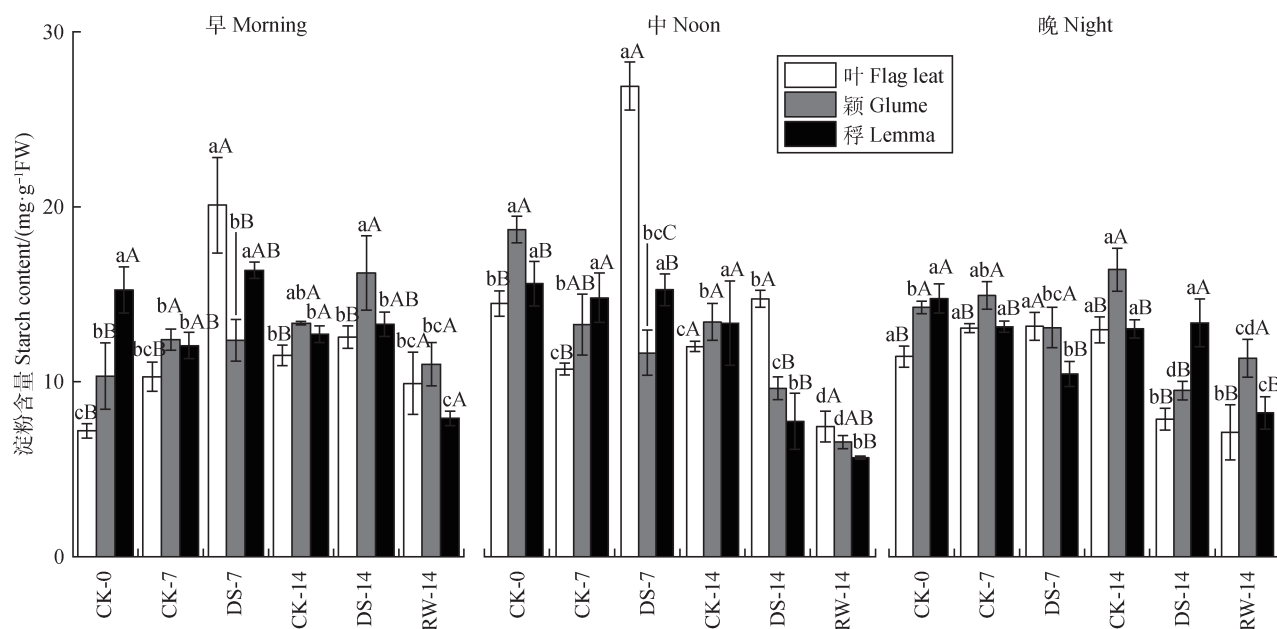


图7 旗叶、颖片和稃片在清晨、中午、晚上的淀粉含量

Fig. 7 Starch content of flag leaves, glumes, and lemmas in the morning, noon and evening

在正常供水条件下,CK-0、CK-7和CK-14的旗叶和稃片可溶性糖含量在清晨、中午和晚上均体现出先降低后升高的相似变化规律,并且在中午和晚上均是先显著降低后显著升高;颖片可溶性糖含量仅在CK-7的中午和晚上显著降低,在CK-14时与CK-7无显著变化。在干旱胁迫下,旗叶在DS-7的清晨和中午、DS-14的晚上可溶性糖含量均显著高于CK-7,其余时间干旱胁迫增加了可溶性糖含量

但并不显著;颖片仅在DS-14的中午可溶性糖含量显著高于对照CK-14,其余时间干旱胁迫对可溶性糖含量的影响并不显著;稃片在DS-7的清晨可溶性糖含量显著高于对照CK-7,在DS-14的晚上显著低于对照CK-14,其余时间在干旱胁迫下变化均不显著。在复水条件下,仅旗叶在RW-14的中午和颖片在RW-14的清晨淀粉含量显著高于DS-14,其余时间均无显著变化。

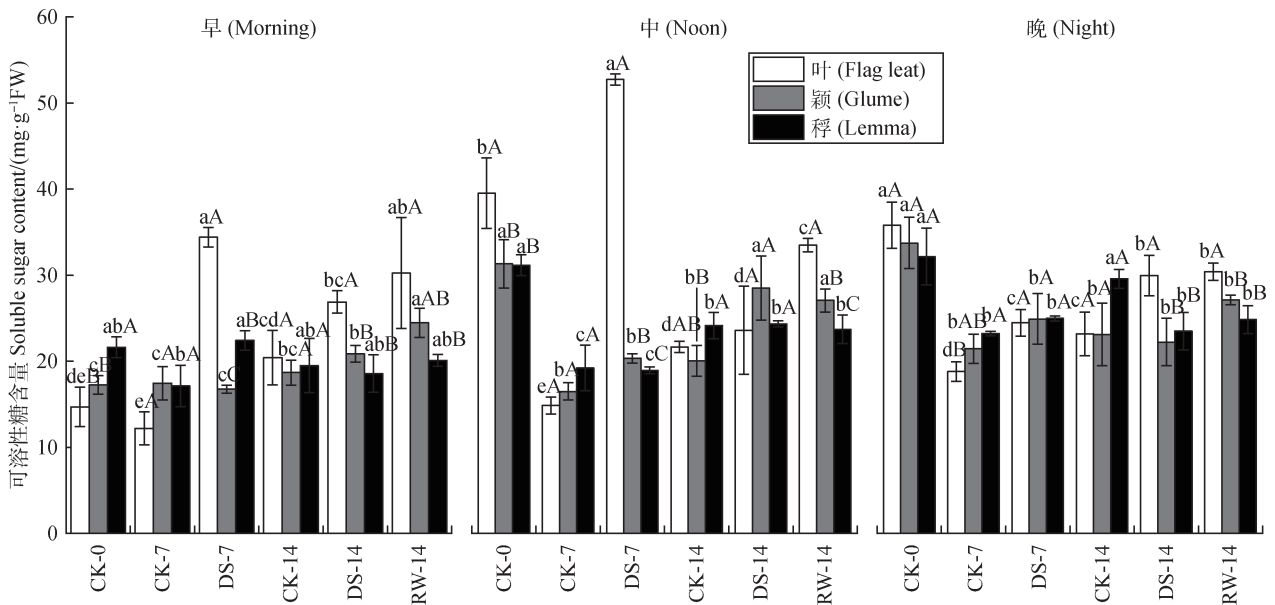


图8 旗叶、颖片和稃片在清晨、中午、晚上的可溶性糖含量

Fig. 8 Soluble sugar content of flag leaves, glumes, and lemmas in the morning, noon and evening

3 讨论

3.1 花后干旱胁迫对旗叶及穗部器官叶绿素含量的影响

叶绿素作为重要的光合作用物质,负责光能的吸收与转化^[18],叶绿素含量在一定程度上决定着光合作用强弱,在某一特定长时间的干旱胁迫下,植株会通过增加叶绿素含量等渗透调节物质来抵抗干旱,但较长时间的干旱胁迫会损坏植株调节系统,叶绿素含量会更低于对照组^[19-20]。本研究中,旗叶、颖片和稃片的叶绿素含量在干旱胁迫下均较为稳定,植株的衰老导致了叶绿素含量的降低^[21],而颖片在正常供水下表现出了一定的持绿性。稃片的叶绿素含量很低,并且随着灌浆进程明显降低,可能是稃片并不作为主要的光合器官,在灌浆后期随着种子发育衰老更快。

3.2 干旱胁迫下不同器官酶活性变化

光合作用C₃途径的暗反应最初是通过Rubisco催化二磷酸核酮糖(RuBP)与CO₂结合合成3-磷酸甘油酸(PGA),该代谢途径依赖于Rubisco的活性^[22],Rubisco在C₃植物中是光合作用的主要限速酶之一。以往研究表明,干旱会加速小麦旗叶Rubisco降解,而穗部器官降解较小^[7, 23-24]。本研究中,干旱胁迫下旗叶Rubisco活性显著降低,颖片Rubisco活性降低但不显著,并且在DS-7、CK-14和DS-14时颖片和稃片的Rubisco活性均显著高于旗

叶,这与Martinez等^[7]、Jia等^[25]、Wang等^[26]的研究结果一致。对于稃片来说,叶绿素含量和光照来源的限制使其并不作为主要的光合作用器官,但稃片中的叶绿体内Rubisco酶活性却在干旱胁迫下显著高于旗叶,Rubisco在稃片内的功能作用可能并不只是光合作用中C向卡尔文循环和光呼吸的分流作用。以往研究表明,Rubisco在逆境条件下作为N源再利用为植株提供资源,稃片内Rubisco是否作为N源向籽实提供资源还有待深入研究^[23, 27, 28]。有趣的是,穗部器官Rubisco活性在复水条件下出现降低,可能是干旱促使了籽实灌浆^[29],复水之后籽实的成熟度对穗部器官的索取变少导致,而长时间的干旱可能触发了植株整体的响应,或者加大了Rubisco的转移再利用,从而导致在DS-14时各器官Rubisco活性均体现出优于DS-7的情况。总的来说,Rubisco在穗部器官具有较高的活性,并且在干旱胁迫下的颖片中比旗叶更稳定,在生长发育中可能发挥着光合作用之外的其他作用。

前人的研究发现了小麦旗叶与穗中均具有C₄光合途径暗反应相关的C代谢酶(PEPC、PEPCK、NAD-ME和NADP-ME),并且在干旱胁迫下穗部器官C₄光合途径关键酶活性升高,而旗叶相关酶活性降低^[25, 30, 31]。Vicente等^[8]研究发现,干旱胁迫下小麦编码PEPC酶的基因表达在旗叶中受到抑制,在穗中被诱导高表达。在Tian等^[11]的研究中,干旱胁迫下燕麦旗叶和穗部器官PEPC活性在不同部位和不同时间表现不同。本研究中,在DS-7时的颖片

和稃片出现PEPC酶活性高于对照,这与Tian等^[11]研究结果有一些相似之处。黄明等^[32]研究表明,灌浆期的下午保持较高的PEPC酶活性有利于提高小麦旗叶光合作用和籽粒产量。叶志谦等^[33]也认为PEPC在植株抗旱中起到重要作用。本研究中穗部器官在开花后DS-7天时拥有比旗叶更稳定的表现,颖片在DS-14天时PEPC酶活性依然显著高于旗叶,表明,穗部器官(特别是颖片)在干旱胁迫下比旗叶更稳定。 C_4 途径因维管束鞘细胞内催化四碳酸脱羧释放 CO_2 的酶不同而分为PEPCK、NAD-ME和NADP-ME三种生化亚型^[27]。PEPCK在植株种子灌浆期主要参与光合作用中的 CO_2 浓缩和果实成熟中的糖异生作用^[34, 35],从目前的研究来看,燕麦旗叶和穗部器官的PEPCK酶很大可能参与糖异生或其他代谢作用^[36],干旱胁迫加速了植株的灌浆速度和N积累,并且增强了植株的渗透调节物积累^[14],因此PEPCK在本研究中可能主要与植株老化程度、灌浆情况和抗旱性等有关^[37]。本研究中颖片PEPCK酶显著高于旗叶和稃片,并且在干旱胁迫下显著高于对照,旗叶和稃片在干旱胁迫下均显著降低,可以见得,颖片具有较强代谢能力,并且在干旱胁迫下比旗叶更稳定。苹果酸酶根据在植物体内的功能作用分为光合型和非光合型^[38, 39]。苹果酸酶在植物体内催化苹果酸氧化脱羧产生丙酮酸和 CO_2 ,该过程对植物体内的呼吸作用和多种代谢途径都具有重要意义。在本研究中,颖片和稃片在DS-7时NADP-ME活性均高于对照组;在DS-14时旗叶NADP-ME活性显著低于对照,穗部器官NADP-ME活性低于对照但不显著;NAD-ME活性在干旱胁迫下的穗部器官中降低但不显著,而在DS-14的旗叶中显著高于CK-14,但需要注意的是NAD-ME活性不到NADP-ME活性的1/10。以往的研究结果表明,苹果酸酶活性与植株抵抗干旱胁迫有一定关系^[25, 39, 40],本研究结果进一步证实了穗部器官在干旱胁迫下表现比旗叶更出色,该结果与魏爱丽等^[41]研究结果一致。燕麦叶绿体内NADP-ME活性对于干旱胁迫的响应更强,特别是在穗部器官中,但苹果酸酶是否参与到光合途径中,需要进一步研究。

3.3 干旱胁迫对糖含量变化的影响

作为非结构性碳水化合物的可溶性糖,不仅作为能量源为植株生长发育提供能量,增强植株的渗

透调节能力,还可为植株合成防御化合物提供C骨架,对植株的生物胁迫和非生物胁迫均具有重要意义^[42, 43]。植株受到干旱胁迫时,可溶性糖含量通常会增加^[44]。可溶性糖的变化趋势更能体现植株的代谢过程。郭瑞盼等^[43]研究发现小麦可溶性糖在干旱前期呈增加趋势,在后期又逐渐降低,张玉梅等^[45]对不同抗旱性小麦旗叶的可溶性糖含量研究也得出相关结论。本研究中,旗叶在DS-7时显著高于对照,尤其是在清晨和中午,早晨作为一天中重要的光合时间段,气孔的开闭需要与干旱胁迫做出激烈斗争,可溶性糖含量的增加对于旗叶渗透调节能力的提升具有重要意义^[42, 43],因此,旗叶在籽实灌浆过程中积极增加可溶性糖来适应干旱胁迫。对于穗部器官来说,颖片中可溶性糖含量仅在DS-14的中午显著高于对照;稃片在DS-7的清晨显著高于对照,在DS-14的晚上显著低于对照,其余时间的干旱胁迫下均保持着相对稳定,体现了穗部器官应对干旱时的稳定性。

淀粉是麦类作物植株库器官能量储存的主要形式之一,以往的研究表明,干旱会加速植物营养器官的物质向籽粒的转移储存,营养物质在转移到籽实后会经过一系列分解合成反应,最终主要以淀粉的形式将营养物质储存在籽实中^[46]。郭瑞盼等^[43]研究发现干旱胁迫致使小麦叶片淀粉含量持续降低,在复水后才逐渐恢复,岳鹏莉等^[21]研究发现干旱降低了小麦籽实的淀粉量。在源器官中,光合作用固定的有机物可以合成淀粉暂时的储存在叶绿体中。但以往的研究表明,小麦叶片主要以蔗糖的形式储存而非淀粉^[27],但是淀粉可以直接水解成果糖和蔗糖,从而增强植株渗透调节能力^[47]。本研究中,旗叶淀粉含量在DS-7的清晨和中午显著高于对照,并且显著高于穗部器官,在晚上旗叶淀粉含量迅速降低至与颖片相同水平。在白天C供应充足时淀粉会在植物中积累,并在夜间降解以支持代谢活动^[44],在光照充足时,科纳肥厚的旗叶本身可能完成光合产物转化为淀粉储存,而在晚上时,旗叶淀粉转化为非结构性碳水化合物转移至穗部器官储存。颖片在DS-7天时淀粉含量无显著变化,仅在DS-14的中午和晚上显著低于对照,表明其未受短期干旱的影响,在长期干旱条件下物质消耗更多。稃片仅在DS-7的晚上和DS-14的中午显著低于对照,可能是短期干旱加速物质转移至籽实,长期干旱呼吸消耗更高的结果。

4 结论

本研究通过盆栽试验分析了‘科纳’燕麦旗叶和穗部器官光合生理和糖代谢对干旱胁迫的响应差异,发现在干旱胁迫下,相较于旗叶,穗部器官颖片和稃片均在PEPCK、NADP-ME、NAD-ME等光合酶活性以及可溶性糖、淀粉含量上表现较为稳定,且颖片的叶绿素含量和光合酶活性显著高于旗叶,呈现了其在光合抗逆性方面的优势,未来可进一步挖掘燕麦穗部器官的光合潜力,为高光效新品种培育提供新思路。

参考文献

- [1] 孙艳楠,路耿新,李冠义,等. 燕麦种质资源形态学性状的遗传多样性[J]. 西北植物学报,2024,44(1):112-121
SUN Y N, LU G X, LI G Y, et al. Analysis of the genetic diversity of morphological traits of oat germplasms[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(1):112-121
- [2] BOYER J S. Plant productivity and environment[J]. Science, 1982, 218(4571):443-448
- [3] ZHAO T B, DAI A G. The magnitude and causes of global drought changes in the twenty-first century under a low - moderate emissions scenario[J]. Journal of Climate, 2015, 28(11):4490-4512
- [4] ABEBE T, MELMAIEE K, BERG V, et al. Drought response in the spikes of barley: gene expression in the lemma, Palea, awn, and seed[J]. Functional & Integrative Genomics, 2010, 10(2):191-205
- [5] 曹阳. 1961-2010年潜在干旱对中国玉米、小麦产量影响的模拟[D]. 北京:中国农业科学院,2014:1-4
CAO Y. Simulation of maize and wheat yield influenced by potential drought in China during 1961-2010[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2014:1-4
- [6] 王敏,张从宇,姚维传,等. 不同生育期干旱胁迫对小麦产量的影响[J]. 安徽农业科学,2001,29(5):605-607,610
WANG M, ZHANG C Y, YAO W C, et al. Effects of drought stress in different development stages on wheat yield[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2001, 29(5):605-607, 610
- [7] MARTINEZ D E, LUQUEZ V M, BARTOLIC G, et al. Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum*)[J]. Physiologia Plantarum, 2003, 119(4):519-525
- [8] VICENTE R, VERGARA-DÍAZ O, MEDINA S, et al. Durum wheat ears perform better than the flag leaves under water stress: gene expression and physiological evidence[J]. Environmental and Experimental Botany, 2018, 153:271-285
- [9] BRAZEL A J, Ó'MAOILÉIDIGH D S. Photosynthetic activity of reproductive organs[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(6):1737-1754
- [10] KONG L G, SUN M Z, XIE Y, et al. Photochemical and anti-oxidative responses of the glume and flag leaf to seasonal senescence in wheat[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6:358
- [11] TIAN H Q, ZHOU Q P, LIU W H, et al. Responses of photosynthetic characteristics of oat flag leaf and spike to drought stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13:917528
- [12] CUI G C, ZHANG Y, ZHANG W J, et al. Response of carbon and nitrogen metabolism and secondary metabolites to drought stress and salt stress in plants[J]. Journal of Plant Biology, 2019, 62(6):387-399
- [13] SILVA P A, COSME V S, RODRIGUES K C B, et al. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2017, 39(2):58
- [14] RAO D E, CHAITANYA K V. Photosynthesis and antioxidative defense mechanisms in deciphering drought stress tolerance of crop plants[J]. Biologia Plantarum, 2016, 60(2):201-218
- [15] 刘凯强,刘文辉,贾志锋,等. 干旱胁迫对‘青燕1号’燕麦器官生长及水分利用效率的影响[J]. 草地学报,2020,28(6):1552-1562
LIU K Q, LIU W H, JIA Z F, et al. Effects of water stress on organ growth and water use efficiency of *Avena sativa* ‘Qingyan No. 1’[J]. Acta Agrestia Sinica, 2020, 28(6):1552-1562
- [16] 丁富功,侯泽豪,卢奕霏,等. 小麦不同组织器官叶绿素测定方法的比较研究[J]. 东北农业科学,2022,47(5):111-115
DING F G, HOU Z H, LU Y F, et al. Comparative study on determination of chlorophyll in different tissues and organs of wheat[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2022, 47(5):111-115
- [17] 徐澜,许冰霞,张珺,等. 不同材料叶绿素提取条件探究[J]. 广州化工,2017,45(9):102-105
XU L, XU B X, ZHANG J, et al. Exploration on extraction conditions of chlorophyll of different plant materials[J]. Guangzhou Chemical Industry, 2017, 45(9):102-105
- [18] 王飞,孙增光,尹飞,等. 增温增CO₂对间作玉米光合特性的影响[J]. 中国农业科学,2021,54(1):58-70
WANG F, SUN Z G, YIN F, et al. Effects of elevated temperature and CO₂ on the photosynthetic characteristics of intercropping maize[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(1):58-70
- [19] GHOTBI-RAVANDI A A, SHAHBAZI M, SHARIATI M, et al. Effects of mild and severe drought stress on photosynthetic efficiency in tolerant and susceptible barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2014, 200(6):403-415
- [20] 付佳琳. 北方草原植物叶片光合色素对干旱的响应[D]. 沈阳:沈阳大学,2021:29-50
FU J L. Response of photosynthetic pigments in northern grassland plant leaves to drought[D]. Shenyang: Shenyang University, 2021:29-50
- [21] 岳鹏莉. 花后高温干旱胁迫对冬小麦淀粉合成特性的影响[D]. 郑州:河南农业大学,2017:37-40
YUE P L. Effects of high temperature and drought stress on starch synthesis characteristics after flowering of winter wheat[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2017:37-40
- [22] 贾少磊. 水分亏缺对不同抗旱性小麦穗部光合酶活性及碳同化物转运的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2014:6-7
JIA S L. Effects of water deficiency on photosynthetic enzyme activities and carbon assimilate transport in panicle of wheat with different drought resistance [D]. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University, 2014:6-7
- [23] SIMOVA-STOILOVA L, KIROVA E, PECHEVA D. Drought stress response in winter wheat varieties - changes in leaf proteins and proteolytic activities[J]. Acta Botanica Croatica, 2020, 79(2):121-130
- [24] ZHANG X, PU P, TANG Y, et al. C4 photosynthetic enzymes

- play a key role in wheat spike bracts primary carbon metabolism response under water deficit[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 142:163-172
- [25] JIA S, LV J, JIANG S, et al. Response of wheat ear photosynthesis and photosynthate carbon distribution to water deficit[J]. *Photosynthetica*, 2015, 53(1):95-109
- [26] WANG H, ZHOU Q P, MAO P S. Ultrastructural and photosynthetic responses of pod walls in alfalfa to drought stress[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(12):4457
- [27] 许大全. 光合作用学[M]. 北京:科学出版社, 2013:168-256
Xu D Q. *Photosynthesis Science*[M]. Bei Jin: Science Press, 2013:168-256
- [28] FELLER U, ANDERS I, MAE T. Rubiscolytics: fate of Rubisco after its enzymatic function in a cell is terminated[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(7):1615-1624
- [29] SPARKS D L. Two - Pre-Drought Priming: A key drought tolerance engine in support of grain development in wheat[M]. United States: Elsevier Science & Technology, 2018:20-50
- [30] 魏爱丽, 杨茂, 黄琴, 等. 小麦不同进化材料叶与非叶器官 C_4 光合酶活性及 $\delta^{13}C$ 值差异[J]. *麦类作物学报*, 2021, 41(2):183-190
WEI A L, YANG M, HUANG Q, et al. Difference of C_4 photosynthetic enzyme activity and $\delta^{13}C$ value between leaf and non-leaf organs of different wheat evolutionary materials[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2021, 41(2):183-190
- [31] 张旭. 水分亏缺对小麦旗叶与穗部 C_3 、 C_4 光合途径关键酶及其中间产物代谢的影响[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2019:10-19
ZHANG X. Effects of water deficit on C_3 and C_4 photosynthesis enzymes and primary carbon metabolism in wheat flag leaves and spikes [D]. Yangling: Northwest Agriculture & Forestry University, 2019:10-19
- [32] 黄明, 姜沛沛, 张振旺, 等. 干旱和品种对小麦灌浆期旗叶下午光合速率、关键酶活性和产量的影响[J]. *华北农学报*, 2024, 39(2):90-98
HUANG M, JIANG P P, ZHANG Z W, et al. Effects of drought and cultivars on net photosynthetic rate, key photosynthetic enzymes activities in flag leaves in the afternoon during grain filling stage and grain yield of wheat[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2024, 39(2):90-98
- [33] 叶志谦, 黄腾波, 黄健子. 植物 PEPC 在非生物胁迫响应中的作用[J]. *植物生理学报*, 2023, 59(2):267-280
YE Z Q, HUANG T B, HUANG J Z. The role of plant PEPC in response to abiotic stress [J]. *Plant Physiology Journal*, 2023, 59(2):267-280
- [34] FRESCHI L, RODRIGUES M A, TINÉ M A S, et al. Correlation between citric acid and nitrate metabolisms during CAM cycle in the atmospheric bromeliad *Tillandsia pohliana* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(18):1577-1583
- [35] WALKER R P, BATTISTELLI A, MOSCATELLO S, et al. Phosphoenolpyruvate carboxykinase in cherry (*Prunus avium* L.) fruit during development [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(15):5357-5365
- [36] 董秀梅, 晁青, 王柏臣. 植物磷酸烯醇式丙酮酸羧激酶 (PEPCK) 研究进展[J]. *植物学报*, 2013, 48(3):320-328
DONG X M, CHAO Q, WANG H W. Research progress in plant phosphoenolpyruvate carboxykinase[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2013, 48(3):320-328
- [37] TAYLOR L, NUNES-NESI A, PARSLEY K, et al. Cytosolic pyruvate, orthophosphate dikinase functions in nitrogen remobilization during leaf senescence and limits individual seed growth and nitrogen content[J]. *The Plant Journal*, 2010, 62(4):641-652
- [38] 白云凤, 聂江婷, 张忠梁, 等. 籽粒苋 AhNAD-ME 的序列特征与表达[J]. *作物学报*, 2014, 40(12):2192-2197
BAI Y F, NIE J T, ZHANG Z L, et al. Sequence characteristics and expression of NAD-malic enzyme in *Amaranthus hypochondriacus* L [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, 40(12):2192-2197
- [39] 刘增辉, 邵宏波, 初立业, 等. 干旱、盐、温度对植物体 NADP-苹果酸酶的影响与机理[J]. *生态学报*, 2010, 30(12):3334-3339
LIU Z H, SHAO H B, CHU L Y, et al. The effect and the mechanism of drought, salt and temperature on NADP-malic enzymes in plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(12):3334-3339
- [40] SANCHEZ-BRAGADO R, VICENTE R, MOLERO G, et al. New avenues for increasing yield and stability in C_3 cereals: exploring ear photosynthesis[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2020, 56:223-234
- [41] 魏爱丽, 王志敏, 翟志席, 等. 土壤干旱对小麦旗叶和穗器官 C_4 光合酶活性的影响[J]. *中国农业科学*, 2003, 36(5):508-512
WEI A L, WANG Z M, ZHAI Z X, et al. Effect of soil drought on C_4 photosynthesis enzyme activities of flag leaf and ear in wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2003, 36(5):508-512
- [42] JEANDET P, FORMELA-LUBOŃSKA M, LABUDDA M, et al. The role of sugars in plant responses to stress and their regulatory function during development[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(9):5161
- [43] 郭瑞盼. 干旱胁迫下小麦非结构性碳水化合物变化及外源葡萄糖对小麦氮代谢的影响[D]. 郑州:河南农业大学, 2015:6-38
GUO R P. Fluctuation of non-structural carbohydrates in wheat under drought stress and effects of exogenous glucose on nitrogen metabolism of wheat. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2015:6-38
- [44] ALUKO O O, LI C Z, WANG Q, et al. Sucrose utilization for improved crop yields: a review article[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(9):4704
- [45] 张玉梅, 林琪, 刘义国, 等. 不同抗旱性小麦品种花后旗叶生化特性的研究[J]. *华北农学报*, 2006, 21(4):43-47
ZHANG Y M, LIN Q, LIU Y G, et al. A study on biochemical characters of flag leaf drought resistance after anthesis on different wheat varieties[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2006, 21(4):43-47
- [46] 王维, 蔡一霞, 张建华, 等. 适度土壤干旱对贪青小麦茎贮藏碳水化合物向籽粒运转的调节[J]. *作物学报*, 2005, 31(3):289-296
WANG W, CAI Y X, ZHANG J H, et al. Regulation of controlled soil drying on remobilization of stem-stored carbohydrate to grain in wheat grown under unfavorably-delayed senescence [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(3):289-296
- [47] FU Y Y, LI P H, MOUNKAILA HAMANI A K, et al. Effects of single and combined drought and salinity stress on the root morphological characteristics and root hydraulic conductivity of different winter wheat varieties[J]. *Plants*, 2023, 12(14):2694