

SA处理对低温胁迫下冬小麦(*Triticum aestivum* L.)蔗糖代谢的影响

吴冰, 苍晶, 张达*, 卢秋巍, 郑成成, 朱会杰, 杜洋, 孟德义, 李速, 王秀田, 包雨卓, 刘海龙
东北农业大学生命科学学院, 哈尔滨150030

摘要: 水杨酸(salicylic acid, SA), 作为一种参与胁迫反应的信号分子, 可提高植物对多种环境胁迫的抵抗力。本研究以强抗寒性冬小麦品种‘东农冬麦1号’和弱抗寒性品种‘济麦22’为实验材料, 于三叶期喷施1 mmol·L⁻¹ SA处理小麦叶片, 在大田自然降温持续10 d平均最低温度分别为4、0、-10和-25 °C时取样叶片及根茎, 测定其蔗糖含量、蔗糖代谢关键酶活性及相关酶基因的相对表达水平变化, 探讨SA对低温下冬小麦蔗糖代谢的影响。结果表明, SA处理提高了‘东农冬麦1号’叶片和根茎中蔗糖的含量, SA对‘济麦22’的影响与‘东农冬麦1号’相比较弱; SA提高了‘东农冬麦1号’叶片和根茎中蔗糖合成相关酶(蔗糖磷酸合成酶、蔗糖合成酶)的活性及其相关酶基因(*TaSPS*、*TaSuS*)的表达, 降低了与蔗糖分解有关酶(蔗糖酸性转化酶、碱性/中性转化酶)的活性及其相关基因(*TaSAInv*、*TaA/N-Inv*)的表达。SA处理有利于蔗糖积累, 从而提高植物的抗寒性。

关键词: 冬小麦; SA; 蔗糖代谢; 低温

Effects of SA Treatment on Winter Wheat (*Triticum aestivum* L.) Sucrose Metabolism in Low Temperature

WU Bing, CANG Jing, ZHANG Da*, LU Qiu-Wei, ZHENG Cheng-Cheng, ZHU Hui-Jie, DU Yang, MENG De-Yi, LI Su, WANG Xiu-Tian, BAO Yu-Zhuo, LIU Hai-Long

College of Life Sciences, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

Abstract: Salicylic acid (SA), as a signaling molecule involved in stress response can improve plant resistance to a variety of environmental stresses. In the present study, 1 mmol·L⁻¹ SA was applied to deal with the elite freeze-tolerant wheat cultivar ‘Dongnongdongmai1’ and the general freeze-tolerant individual ‘Jimai22’, under condition of differential temperature such as 4, 0, -10, and -25 °C in the field. We measured the sucrose content, activities of key enzymes and gene expression levels to explore the effects of SA on sucrose metabolism in low temperature. The results showed that, SA treatment increased the content of sucrose in leaves and tillering nodes of ‘Dongnongdongmai1’, while had a less significant effect on the ‘Jimai22’. It also increased the enzymes (sucrose phosphate synthetase and sucrose synthetase) activities related to sucrose synthesis and their encoding genes (*TaSPS*, *TaSuS*) expression levels, reduced the enzyme (soluble acid invertase and alkaline/neutral invertase) activities related to sucrose decomposition activities and their encoding genes (*TaSAInv*, *TaA/N-Inv*) expression levels. SA treatment will result in the accumulation of sucrose in winter wheat, so as to improve the hardiness of the plant.

Key words: winter wheat (*Triticum aestivum* L.); SA; sucrose carbohydrates; low temperature

低温作为一种常见的非生物逆境胁迫因子, 可影响植物的萌发、生长及产量的形成。环境胁迫引起植物在细胞、生理及发育水平产生一系列的复杂变化。在低温条件下, 植物通常会积累糖类物质作为渗透保护性物质及能量来源, 以提高其耐寒性(Partelli等2010; Charrier和Ameglio 2011)。可溶性糖是重要的渗透调节物质, 已在多种植物中被证实与植物的抗寒性呈正相关, 通过糖代谢产生的保护性物质和能源, 对细胞的生物膜及生命物质起保护作用。其中蔗糖及其衍生的

寡聚糖等非还原性的糖被看作是和植物适应逆境胁迫有关的重要物质(Balibrea等2000; Fernandes等

收稿 2015-01-10 修定 2015-03-16

资助 国家自然科学基金(31471423)、国家基础科学人才培养基金(J1210069)、教育部高等学校博士学科点专项科研基金课题(20112325110003)、黑龙江省教育厅科学技术研究项目(12541002)、黑龙江省教育科学规划课题(GBB1212010)和东北农业大学博士科研启动基金(2010RCB56)。

* 通讯作者(E-mail: zhangda2011@126.com; Tel: 0451-55190002)。

2004), 蔗糖的积累可降低植物的冰点, 增强细胞的保水力。蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthetase, SPS), 蔗糖合成酶(sucrose synthetase, SuS), 可溶性酸性转化酶(soluble acid invertase, SAIInv)和碱性/中性转化酶(alkaline/neutral invertase, A/N-Inv)是蔗糖代谢途径的关键酶。

水杨酸(salicylic acid, SA), 化学名称为邻羟基苯甲酸, 是植物体内普遍存在的一种简单的小分子酚类化合物, 是肉桂酸的衍生物。研究表明, SA是重要的内源信号分子(Malamy等1990), 参与调控植物的生长、发育、成熟、衰老等生理过程及抗盐、抗旱、抗低温、抗紫外线、抗重金属等抗逆反应的诱导过程。因此, SA也被看成是一种新的植物内源激素。SA能使黄瓜(黄爱霞和余小平2003)、番茄(李艳军等2006)、棉花幼苗(辛慧慧等2014)以及杏花(张俊环等2014)等的抗冷能力增强。但SA对植物在低温胁迫下蔗糖代谢的影响的研究相对较少, 在冬小麦中尚未见报道。

‘东农冬麦1号’是黑龙江省高寒地区首例可以安全越冬的冬小麦品种(耐受最低温可达到 -30°C), 其返青率在85%左右。深入探讨提高‘东农冬麦1号’的抗寒特性对于指导农业生产具有重要的理论和实践意义。

本课题组的前期研究表明, 低温胁迫促进了冬小麦的蔗糖代谢, 其含量在越冬期表现为先升高后降低(Zeng等2011)。本文以外源SA喷施三叶期冬小麦叶片, 于越冬期(4°C 、 0°C 、 -10°C 和 -25°C)室外大田取样, 测定其叶片和根茎中蔗糖的含量, 蔗糖代谢相关酶SPS、SuS、SAIInv和A/N-Inv的活性, 以及相关基因(*TaSPS*、*TaSuS*、*TaSAIInv*和*TaA/N-Inv*)的相对表达水平变化, 以探讨低温胁迫下外源SA对冬小麦蔗糖代谢的调节作用, 为大田生产中应用外源SA提高冬小麦抗寒性提供理论依据。

材料与方 法

1 试验材料及田间种植

冬小麦(*Triticum aestivum* L.)品种‘东农冬麦1号’和‘济麦22’由东北农业大学小麦室提供。‘东农冬麦1号’在黑龙江省越冬返青率大于85%, ‘济麦22’在黑龙江省不能越冬, 返青率小于1%。

试验于2013年在东北农业大学校园试验田进

行。2013年9月12日播种, 完全区组设计, 3次重复, 小区行长2 m, 10行区, 行距0.2 m。每行播种150粒, 播深5 cm, 常规管理。于三叶期(2013年10月6日)对两冬小麦品种叶片喷施 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的SA, 以喷施蒸馏水为对照。取样时间分别为2013年10月14日(10 d最低温平均 4°C)叶龄为三叶期、2013年11月10日(10 d最低温平均 0°C)叶龄为四叶一心期、2013年12月2日(10 d最低温平均 -10°C)叶龄为四叶一心期和2013年12月30日(10 d最低温平均 -25°C)叶龄为四叶一心期。将叶片和根茎剪成0.5 cm小段, 分别混匀, 用液氮迅速冷冻后置 -80°C 冰箱备用。

2 试验方法

蔗糖含量测定采用间苯二酚法, 参照张志良和瞿伟菁(2003)的方法。

蔗糖代谢相关酶SPS、SuS、SAIInv和A/N-Inv的活性测定参考刘丽杰等(2013b)的方法。

蔗糖代谢相关酶基因*TaSPS*、*TaSuS*、*TaSAIInv*和*TaA/N-Inv*的相对表达量测定采用Real-Time PCR方法, 具体操作参照Zeng等(2011)文献报道。

3 数据处理

测定数据用DPS 7.05软件进行统计学分析。

实验结果

1 外源SA处理对冬小麦蔗糖含量的影响

如图1所示, 不同处理下两个小麦品种的叶片和根茎中蔗糖含量具有相似的变化趋势, 即先上升后下降, 在 0°C 时达到峰值。与‘济麦22’相比, -25°C 下, ‘东农冬麦1号’的叶片和根茎中积累了较多的蔗糖(图1-A和C)。外源SA处理促进了 0°C 及其以下低温时两个小麦品种叶片和根茎中蔗糖的积累, 且此影响对‘东农冬麦1号’更为显著。SA处理下‘东农冬麦1号’叶片中的蔗糖含量在 -10°C 及 -25°C 时显著高于对照组(图1-A), SA处理下‘东农冬麦1号’根茎中的蔗糖含量在 0°C 及以下低温时均显著高于对照组(图1-C)。而SA处理下‘济麦22’叶片和根茎中的蔗糖含量虽有所增加, 但处理前后差异不显著(图1-B和D), 仅在 -10°C 下根茎中的蔗糖含量处理前后差异显著。

2 外源SA处理对冬小麦蔗糖代谢相关酶活性的影响

如图2和3所示, 两个小麦品种叶片及根茎中

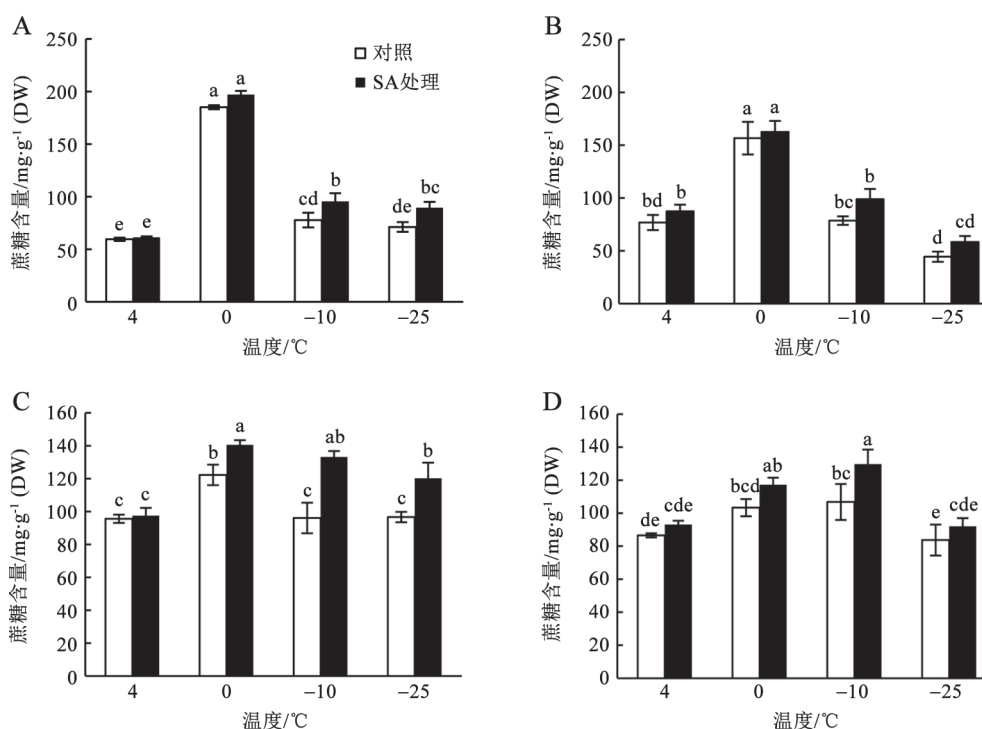


图1 两个小麦品种叶片和根茎中蔗糖含量的变化

Fig.1 Changes in sucrose content in the leaves and tillering nodes of 'Dongnongdongmai' and 'Jimai22'

A: '东农冬麦1号'叶片; B: '济麦22'叶片; C: '东农冬麦1号'根茎; D: '济麦22'根茎。同一品种相同器官的不同小写字母代表差异显著 ($P < 0.05$)。图2-5同此。

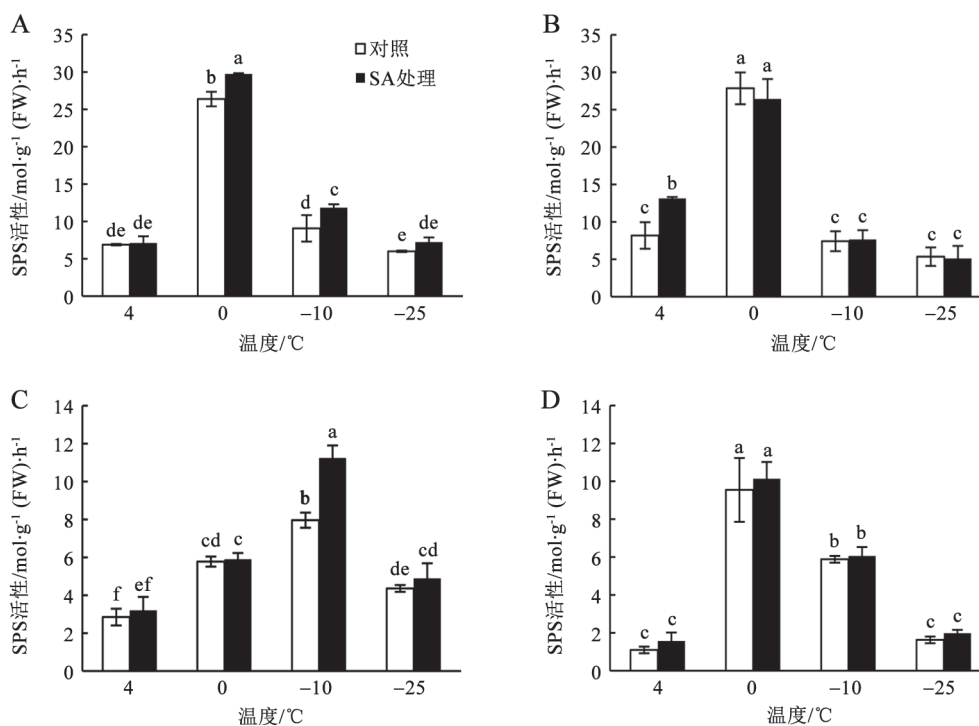


图2 两个小麦品种叶片和根茎中SPS活性的变化

Fig.2 Changes of activities of SPS in leaves and tillering nodes of 'Dongnongdongmai' and 'Jimai22'

的SPS及SuS有相同的变化趋势,即随着温度的降低呈现先升高后降低。在‘东农冬麦1号’叶片及‘济麦22’的叶片和根茎中,这两种酶的活性峰值出现在0℃,而在‘东农冬麦1号’的根茎中,峰值则出现在-10℃。外源SA处理促进了‘东农冬麦1号’中这两种酶的活性,且在0和-10℃时,叶片中SPS活性的增加达到显著水平,在-10℃时,根茎中SPS活性达到显著水平(图2-A和C)。外源SA促进了‘济麦22’中SPS的活性,但仅在4℃时的叶片中达到显著水平(图2-B和D)。外源SA也促进了两个小麦品种中SuS的活性,该处理对‘东农冬麦1号’-10℃及以上低温时的叶片和0℃及以下低温时的根茎中SuS活性的影响均达到显著水平(图3-A和C),而对‘济麦22’的SuS的活性影响仅在4和-10℃时的叶片中显著增加(图3-B和D)。

如图4所示,两个小麦品种叶片和根茎中SAInv的活性随着温度的降低而逐渐升高,外源SA处理抑制了低温下SAInv活性的上升,且在‘东农冬麦1号’的叶片和根茎中,SA的抑制作用分别在0℃、-25℃(叶片)和-10℃及以上温度(根茎)时达到显著水平(图4-A和C)。SA对‘济麦22’叶片中

SAInv的活性作用不显著,但0℃以下低温时,抑制了其根茎中该酶的活性增加(图4-B和D)。

两个小麦品种叶片中,A/N-Inv的活性随着温度的降低表现出先增加后降低的趋势,峰值出现在0℃;而在根茎中,随着温度的降低,A/N-Inv的活性逐渐升高。外源SA处理降低了两个小麦品种叶片中A/N-Inv的活性,且对0℃条件下‘东农冬麦1号’叶片的影响达到显著水平,SA处理对‘济麦22’叶片的作用不显著(图5-A和B)。外源SA处理对两个小麦品种根茎中A/N-Inv的活性的影响表现出,在0℃以下低温时降低了‘东农冬麦1号’A/N-Inv的活性;在4℃时显著降低了‘济麦22’的A/N-Inv的活性(图5-C和D)。

3 外源SA处理对蔗糖代谢相关酶基因表达的影响

TaSPS、*TaSuS*、*TaSAInv*和*TaA/N-Inv*在蔗糖代谢和转运中起到重要的作用。如图6-A和B所示,在两个小麦品种叶片和根茎中,随温度的降低*TaSPS*的相对表达量呈先增加后降低的趋势,且峰值均出现在0℃,外源SA处理促进了*TaSPS*的表达,且对‘东农冬麦1号’根茎的影响更显著($P < 0.05$),表达量为其对照组的1.7~3.7倍。

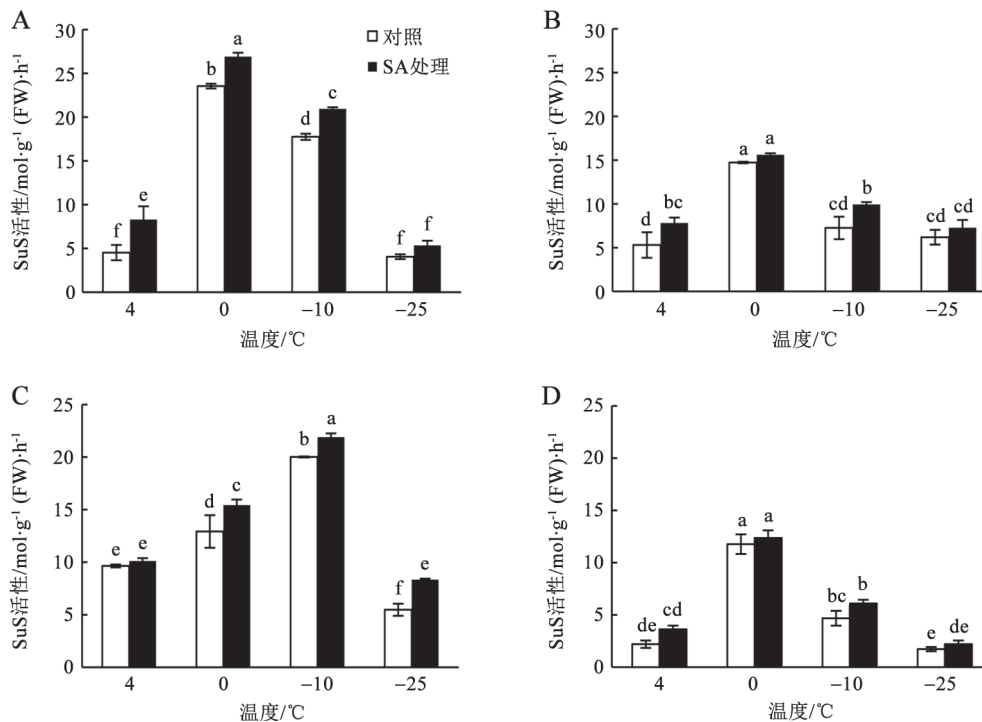


图3 两个小麦品种叶片和根茎中SuS活性的变化

Fig.3 Changes of activities of SuS in leaves and tillering nodes of ‘Dongnongdongmai1’ and ‘Jimai22’

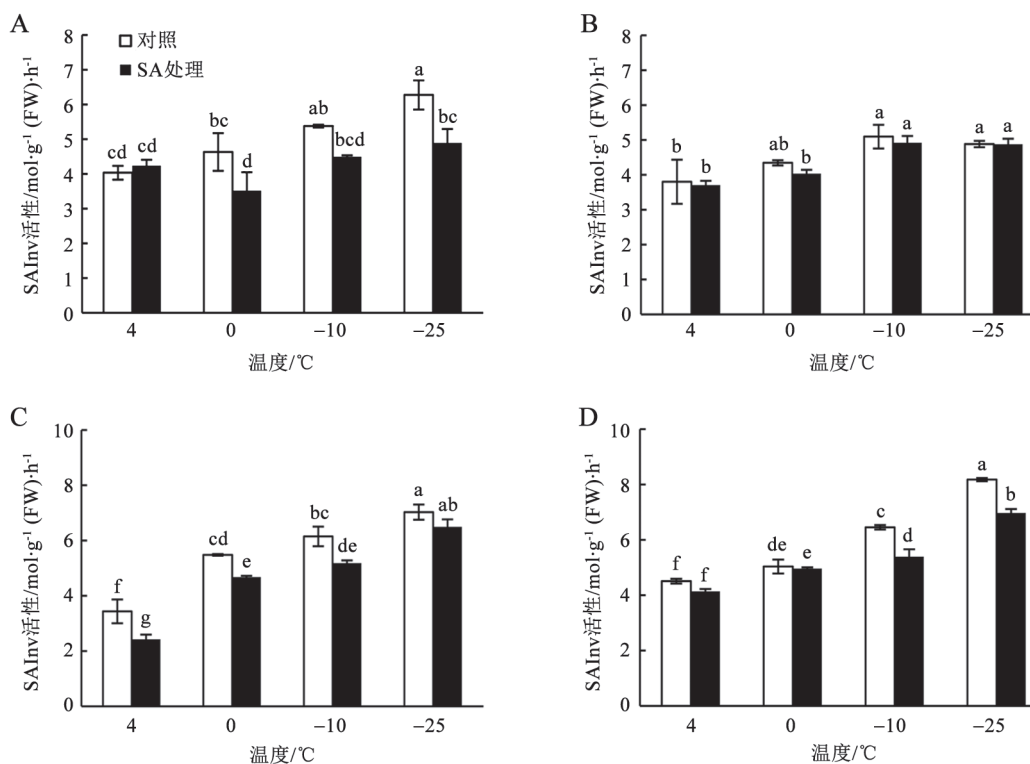


图4 两个小麦品种叶片和根茎中SAInv活性的变化

Fig.4 Changes of activities of SAInv in leaves and tillering nodes of 'Dongnongdongmai1' and 'Jimai22'

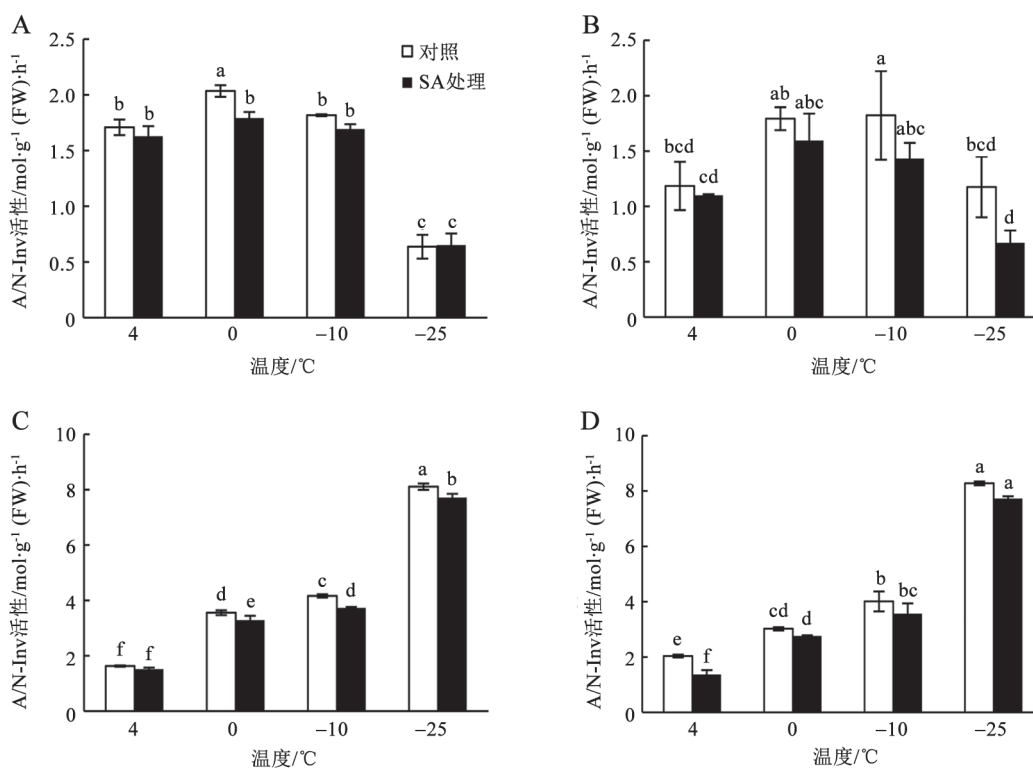


图5 两个小麦品种叶片和根茎中A/N-Inv活性的变化

Fig.5 Changes of activities of A/N-Inv in leaves and tillering nodes of 'Dongnongdongmai1' and 'Jimai22'

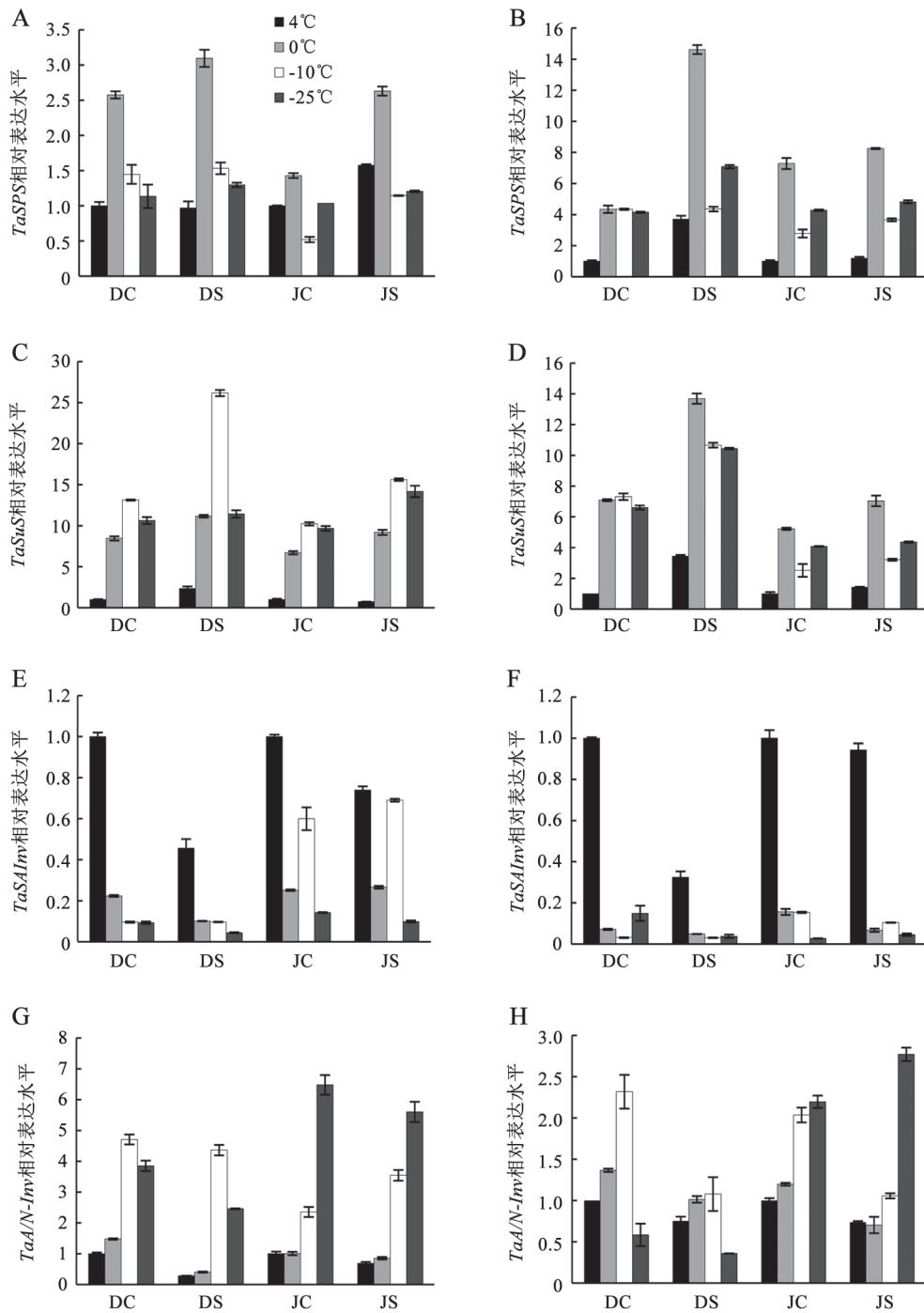


图6 两个小麦品种中蔗糖代谢关键酶基因表达水平的变化

Fig.6 Changes in the key enzymes of sucrose metabolism expression levels in leaves and tillering nodes of 'Dongnongdongmai' and 'Jimai22'

DC: '东农冬麦1号'对照组; DS: '东农冬麦1号' SA处理组; JC: '济麦22' 对照组; JS: '济麦22' SA处理组。

两个小麦品种叶片和根茎中*TaSuS*的表达量变化趋势(图6-C和D)与*TaSPS*类似,即随温度的降低先增加后降低,且在两个小麦品种叶片中的表

达峰值均出现在-10 °C,而在根茎中的表达峰值出现在0 °C。外源SA处理促进了两个小麦品种叶片和根茎中*TaSuS*的表达水平,且对'东农冬麦1号'的

叶片和根茎的影响更显著, 表达量分别为对照组的1.3~2.3倍和1.5~3.4倍; 而‘济麦22’叶片中*TaSuS*的相对表达量仅增加了1.5倍左右, 在根茎中其表达量差别不显著。

在两个小麦品种叶片和根茎中*TaSAInv*的相对表达量(图6-E和F)在4 °C以下低温时显著降低, 甚至达到了非常低的水平, 仅在‘济麦22’叶片的-10 °C时表达量有所增加。外源SA处理降低了*TaSAInv*的相对表达水平。

在‘东农冬麦1号’叶片和根茎中, *TaA/N-Inv*的相对表达量(图6-G和H)在4 °C至-10 °C时显著增加, 然后随着温度的降低而降低。外源SA处理降

低了*TaA/N-Inv*的表达水平, 且在根茎中更为显著。在‘济麦22’叶片和根茎中, *TaA/N-Inv*的相对表达水平随着温度的降低逐渐升高, 外源SA对‘济麦22’两种器官中*TaA/N-Inv*的相对表达量作用不显著。

4 蔗糖含量、酶活与基因相对表达水平的相关分析

如表1所示, 在对照组和SA处理组的叶片中, 蔗糖含量与SPS活性和*TaSPS*相对表达量间均呈现极显著正相关($P<0.01$), 对照组中SuS活性与*TaSPS*也显著相关($P<0.05$)。在根茎中, 对照组的SuS活性与*TaA/N-Inv*极显著正相关($P<0.01$); SA处理组的蔗糖含量与*TaSuS*极显著正相关($P<0.01$), 而与*TaSAInv*显著负相关($P<0.05$)。

表1 低温下冬小麦叶片和根茎的蔗糖含量、相关酶活及基因相对表达水平的相关性分析

Table 1 Correlation of sucrose content, activities of metabolism enzymes and gene expression levels in winter wheat

		蔗糖含量		SPS活性		SuS活性		SAInv活性		A/N-Inv活性	
		对照	SA处理	对照	SA处理	对照	SA处理	对照	SA处理	对照	SA处理
叶片	蔗糖含量	1	1	0.99**	0.98**	0.82	0.81	-0.22	-0.77	0.51	0.36
	<i>TaSPS</i>	0.99**	1.00**	0.99**	0.99**	0.89*	0.84	-0.20	-0.80	0.57	0.42
	<i>TaSuS</i>	0.15	0.11	0.08	0.08	0.43	0.47	0.78	0.22	-0.20	0.12
	<i>TaSAInv</i>	-0.31	-0.48	0.23	-0.34	-0.45	-0.34	-0.80	-0.16	0.26	0.36
	<i>TaA/N-Inv</i>	-0.36	-0.29	-0.42	-0.35	0.02	0.04	0.82	0.62	-0.41	-0.21
根茎	蔗糖含量	1	1	0.17	0.64	0.09	0.64	0.01	0.60	-0.17	0.25
	<i>TaSPS</i>	0.38	0.67	0.76	-0.12	0.30	0.03	0.89*	0.24	0.63	0.09
	<i>TaSuS</i>	0.37	0.97**	0.79	0.48	0.35	0.42	0.88	0.72	0.60	0.45
	<i>TaSAInv</i>	-0.37	-0.88*	-0.80	-0.62	-0.36	-0.44	-0.87	-0.80	-0.60	-0.66
	<i>TaA/N-Inv</i>	0.03	0.49	0.86	0.60	0.99**	0.87	0.05	-0.33	-0.35	-0.68

*表示相关性达到显著水平($P<0.05$), **表示相关性达到极显著水平($P<0.01$)。

讨 论

1 低温下SA对蔗糖含量、相关酶活及基因表达变化的影响

糖是光合作用的主要产物, 是重要的渗透调节物质, 糖代谢受许多非生物胁迫的影响。逆境条件下, 糖的积累能维持细胞的渗透平衡, 且起到保护酶及细胞膜的功能(Liu等2013)。外源施加SA能够提高石榴(Sayyari等2011)、香蕉(Kang等2003)对冷胁迫的耐受性, 且在胁迫条件下促进玉米(Khodary等2004)、黄瓜(Dong等2011)和火龙果(邓仁菊等2014)中可溶性糖的积累。前期实验也已经证实, SA处理能够提高低温胁迫下小麦中可溶性总糖和脯氨酸的含量, 以提高植物的耐寒性。本实验中, 我们分析了大田种植下, SA处理对

低温胁迫下冬小麦蔗糖含量、蔗糖代谢关键酶活性以及相关酶基因的相对表达量的影响, 与对照相比, SA处理促进了冬小麦叶片和根茎中蔗糖的积累, 且对‘东农冬麦1号’的促进作用更显著。蔗糖的积累被认为在植物忍受低温胁迫时起到重要作用, 这在冷胁迫下拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中得到证实(Kaplan和Guy 2005)。在较低温度下, ‘东农冬麦1号’的根茎中积累了较多的蔗糖, 根茎是冬小麦越冬期的重要器官, 外源SA处理增加了根茎中蔗糖的积累, 可能对冬小麦顺利渡过越冬期起到至关重要的作用。然而在‘济麦22’中, SA的作用与‘东农冬麦1号’相比较弱, 说明在这两个小麦品种中, ‘东农冬麦1号’对SA处理更为敏感。

多个实验证明外源施加SA能够影响植物器官中糖代谢关键酶的活性。在猕猴桃中, SA处理降

低了淀粉酶及可溶性酸性转化酶的活性,但提高了蔗糖磷酸合成酶的活性(张玉等2004)。在石竹切花中,水杨酸处理降低了异柠檬酸裂解酶的活性,但提高了乙醇酸氧化酶的活性(籍越和江涓2013)。在植物中,淀粉可在淀粉酶的作用下分解成葡萄糖,进而在葡萄糖-6-磷酸异构酶的作用下转化成果糖,蔗糖磷酸合成酶是催化葡萄糖和磷酸果糖合成蔗糖的关键酶,而蔗糖转化酶对蔗糖分解方向起到重要作用。本实验的结果表明,与蔗糖合成密切相关的SPS活性随着温度的降低先增加后降低,在0℃或-10℃时SPS活性增加使得蔗糖含量增加,有利于提高冬小麦对冷胁迫的耐受性,使其更易适应寒冷环境。有些学者认为SuS在催化植物组织中蔗糖降解方面起主要作用,但也有学者认为光合器官中SuS具有较强的催化蔗糖合成的能力(赵宏伟等2006)。刘丽杰等(2013b)的实验也表明SuS在蔗糖合成方面起主要作用。外源施加SA能够提高SPS和SuS的活性,表明SA处理有利于蔗糖的积累。而两种转化酶——SAInv和A/N-Inv的活性大体上随着温度的降低而升高,转化酶参与蔗糖的分解代谢,前者主要存在于植物液泡中,后者主要在植物细胞胞质中起作用。两个冬小麦品种叶片中A/N-Inv的活性在-25℃时降低可能是由于植物地上部的该酶更容易受温度的影响。而在较低温度下转化酶活性的升高可能与蔗糖含量的降低有关。外源SA处理降低了这两种酶的活性,从而降低了蔗糖的分解代谢,有利于蔗糖的积累。因此,外源SA处理一方面可促进蔗糖合成,另一方面能够降低蔗糖分解,进而使小麦中的蔗糖得到积累。

SA处理提高了蔗糖代谢相关酶基因*TaSPS*和*TaSuS*在两个冬小麦品种叶片和根茎中的相对表达量,且这一作用在‘东农冬麦1号’中强于‘济麦22’,也证明抗寒性较强的‘东农冬麦1号’对SA处理更敏感。*TaSPS*和*TaSuS*相对表达水平升高说明SA是通过调节SPS和SuS基因的表达量来影响酶的活性,从而影响冬小麦中蔗糖的含量。SA处理抑制了*TaSAInv*和*TaA/N-Inv*在两个冬小麦品种中的表达,*TaSAInv*在0℃及以下温度时相对表达量急剧降低,可能是由于该基因对寒冷胁迫的影响更敏感。SA显著降低了‘东农冬麦1号’根茎中*TaA/N-Inv*的相对

表达量,也在分子水平说明了SA可通过影响基因的表达水平从而影响相关酶的活性。本实验的结果表明SA通过影响基因的表达及酶的活性,从而积累了更多的蔗糖。蔗糖既可为其他渗透保护性物质的生物合成提供碳源,也可作为能量的来源(Vargas等2007),因此,对冬小麦渡过寒冷环境起到重要作用。

2 低温下冬小麦蔗糖含量、关键酶活性及相关基因表达量间的相关性分析

在植物组织中,SPS途径被认为是植物合成蔗糖的主要途径,这是因为SPS的活性较强,且平衡常数有利,以及蔗糖磷酸的磷酸酯酶存在量大。植物在代谢中,常常是通过调节一个或两个确定通路中的某些基因的上调或下调表达来实现对环境刺激的应答。本实验表明,蔗糖含量与酶活具有一定的相关性,蔗糖含量与SPS活性呈极显著正相关(表1)。SA处理后,蔗糖含量与*TaSuS*和*TaSA-Inv*的表达量显著相关(表1),这表明外源SA通过调节基因的表达从而影响小麦的蔗糖含量。从表1中可见,尽管酶活与基因的表达水平存在一定的相关性(叶片中SPS活性与*TaSPS*的相对表达量呈极显著正相关),但这种相关性仅在少数情况下显著。此外,SA处理后酶活与基因相对表达量之间也并非完全相关,表明SA对蔗糖代谢的调节是一个复杂的过程,可能涉及到转录调节及转录后调节。基因的相对表达水平与酶活之间较弱的相关性也可能是由于我们只测定了该酶基因家族中的一个成员,而相关酶的活性与整个家族成员均有关。此外,酶的活性也会受到大量的反馈调节。基因的相对表达量与代谢水平间的复杂关系也表明SA对植物低温胁迫下的代谢调节是一个涉及到多层面的复杂过程。

对玉米和大豆的研究发现,外源施加适宜浓度的SA对呼吸作用具有一定的影响(Khan等2003),而呼吸作用可为各种生理代谢活动提供能量。本课题组前期的研究也表明外源脱落酸(ABA)处理能够促进低温下冬小麦的糖酵解及呼吸代谢循环,从而有利于植物产生更多的ATP,提高植物的存活力(刘丽杰等2013a)。因此,SA对低温胁迫下冬小麦呼吸代谢的影响将是我们下一步研究所关注的重点。

3 结论

外源SA促进了两个冬小麦品种叶片和根茎中蔗糖含量的积累,尤其是在根茎中的积累,在较低温度下,强抗寒性品种‘东农冬麦1号’比弱抗寒性品种‘济麦22’积累了更多的蔗糖,这也可能是‘东农冬麦1号’能在高寒地区顺利过冬,而‘济麦22’返青率极低的一个原因。外源SA增加了SPS及SuS的活性及其基因的相对表达量,同时,降低了SAInv和A/N-Inv的活性及其基因的相对表达水平,表明SA通过促进蔗糖的合成及抑制蔗糖的分解而保持冬小麦体内蔗糖的相对积累,两个品种相比,‘东农冬麦1号’对SA的处理更敏感。SA通过调节‘东农冬麦1号’积累更多的蔗糖而实现其获得较强的耐寒性。

参考文献

- 邓仁菊, 范建新, 王永清, 金吉芬, 刘涛(2014). 低温胁迫下火龙果的半致死温度及抗寒性分析. 植物生理学报, 50 (11): 1742~1748
- 黄爱霞, 余小平(2003). 水杨酸对黄瓜幼苗抗冷性的影响. 陕西师范大学学报(自然科学版), 3: 107~109
- 籍越, 江涓(2013). 水杨酸对香石竹切花衰老过程中糖代谢的影响. 北方园艺, (5): 142~144
- 李艳军, 王丽丽, 蒋欣梅, 于锡宏(2006). 外源水杨酸诱导对番茄幼苗抗冷性的影响. 东北农业大学学报, 37 (4): 463~467
- 刘丽杰, 苍晶, 李怀伟, 于晶, 王兴, 王健飞, 黄儒, 徐琛(2013a). 外源ABA对冬小麦越冬期呼吸代谢关键酶与糖代谢的影响. 麦类作物学报, 33 (1): 65~72
- 刘丽杰, 苍晶, 于晶, 王健飞, 黄儒, 徐琛, 张成亮(2013b). 外源ABA对冬小麦越冬期蔗糖代谢的影响. 植物生理学报, 49 (11): 1173~1180
- 辛慧慧, 李防洲, 侯振安, 冶军, 康文晶, 罗建(2014). 低温胁迫下棉花幼苗对外源水杨酸的生理响应. 植物生理学报, 50 (5): 660~664
- 张俊环, 王玉柱, 孙浩元, 杨丽, 姜凤超(2014). 外源水杨酸对低温下杏花抗氧化酶和CBF转录因子表达的影响. 植物生理学报, 50 (2): 171~177
- 张玉, 陈昆松, 张上隆, 王建华(2004). 猕猴桃果实采后成熟过程中糖代谢及其调节. 植物生理与分子生物学学报, 30 (3): 317~324
- 张志良, 瞿伟善(2003). 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 127~129
- 赵宏伟, 李秋祝, 魏永霞(2006). 不同生育时期干旱对大豆主要生理参数及产量的影响. 大豆科学, 3: 329~332
- Balibrea ME, Dell'Amico J, Bolarin MC, Perez-Alfocea F (2000). Carbon partitioning and sucrose metabolism in tomato plants growing under salinity. *Physiol Plant*, 110: 503~511
- Charrier G, Ameglio T (2011). The timing of leaf fall affects cold acclimation by interactions with air temperature through water and carbohydrate contents. *Environ Exp Bot*, 72 (3): 351~357
- Dong CJ, Wang XL, Shang QM (2011). Salicylic acid regulates sugar metabolism that confers tolerance to salinity stress in cucumber seedlings. *Sci Horti*, 129: 629~636
- Fernandes FM, Arrabaça MC, Carbalho LMM (2004). Sucrose metabolism in *Lupinus albus* L. under salt stress. *Biol Plant*, 48: 317~319
- Kang GZ, Wang CH, Sun GC, Wang ZX (2003). Salicylic acid changes activities of H₂O₂-metabolizing enzymes and increases the chilling tolerance of banana seedlings. *Environ Exp Bot*, 50 (1): 9~15
- Kaplan F, Guy CL (2005). RNA interference of *Arabidopsis* beta-amylase8 prevents maltose accumulation upon cold shock and increases sensitivity of Psii photochemical efficiency to freezing stress. *Plant J*, 44 (5): 730~743
- Khan W, Prithviraj B, Smith DL (2003). Photosynthetic responses of corn and soybean to foliar application of salicylates. *J Plant Physiol*, 160 (5): 485~492
- Khodary SEA (2004). Effect of salicylic acid on the growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt stressed maize plants. *Intern J Agric Biol*, 6: 5~8
- Liu LJ, Cang J, Yu J, Wang X, Huang R, Wang JF, Lu BW (2013). Effects of exogenous abscisic acid on carbohydrate metabolism and the expression levels of correlative key enzymes in winter wheat under low temperature. *Biosci Biotechnol Biochem*, 77 (3): 516~525
- Malamy J, Carr JP, Klessig DF, Raskin I (1990). Salicylic acid: a likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection. *Science*, 250 (4983): 1002~1004
- Partelli FL, Vieira HD, Rodrigues APD, Pais I, Campostrini E, Chaves MMCC, Ramalho JC (2010). Cold induced changes on sugar contents and respiratory enzyme activities in coffee genotypes. *Ciênc Rural*, 40 (4): 781~786
- Sayyari M, Castillo S, Valero D, Diaz-Mula HM, Serrano M (2011). Acetyl salicylic acid alleviates chilling injury and maintains nutritive and bioactive compounds and antioxidant activity during postharvest storage of pomegranates. *Post Biol Tec*, 60: 136~142
- Vargas WA, Pontis HG, Salerno GL (2007). Differential expression of alkaline and neutral invertases in response to environmental stresses: characterization of an alkaline isoform as a stress-response enzyme in wheat leaves. *Planta*, 226: 1535~1545
- Zeng Y, Yu J, Cang J, Liu LJ, Mou YC, Wang JH, Zhang D (2011). Detection of sugar accumulation and expression levels of correlative key enzymes in winter wheat (*Triticum aestivum*) at low temperatures. *Biosci Biotechnol Biochem*, 75 (4): 681~687