

干旱胁迫下木薯茎秆可溶性糖、淀粉及相关酶的代谢规律

赵超¹, 王海燕², 刘美珍¹, 王文泉^{2,*}

¹海南大学环境与植物保护学院, 海口570228; ²中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 海口571101

摘要:以木薯耐旱品种SC124与不耐旱品种Arg7为材料, 在成株期持续干旱胁迫26 d, 分析此过程中植株茎秆皮层、中柱可溶性糖、淀粉含量及糖代谢相关酶的活性变化。结果表明: 干旱胁迫下2个品种茎秆皮层和中柱均产生较高浓度的海藻糖, 而对照无海藻糖, 海藻糖是木薯适应干旱渗透调节的重要物质; 一定程度干旱胁迫下, 木薯中柱与皮层果糖与葡萄糖含量升高, 而蔗糖含量上升后又降低, 说明干旱胁迫蔗糖有降解成分子量更小的葡萄糖与果糖的趋势; 而在严重干旱状态下, 可溶性糖的含量大幅度降低, 渗透调节能力降低。干旱胁迫下, 耐旱品种SC124茎秆皮层、中柱中可溶糖含量高于不耐旱品种Arg7。木薯茎秆中含有大量的淀粉, 淀粉含量测定及扫描电镜结果显示, 干旱胁迫下SC124与Arg7皮层与中柱中的淀粉含量均显著降低。干旱胁迫下茎秆中ADPG焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉磷酸化酶(SP)、 α -淀粉酶及蔗糖合成酶(SuSy)活性的测定也证明了淀粉分解类酶活性增加。

关键词: 木薯; 干旱胁迫; 茎秆; 可溶性糖; 淀粉; 酶活

木薯(*Manihot esculenta* Crantz)是世界三大薯类作物之一, 广泛种植在非洲、东南亚和拉丁美洲等热带、亚热带地区(FAO 2014)。木薯面积1 800万公顷, 鲜薯总产量2.6亿吨, 是全球重要的粮食、能源和饲料来源。预计2020年全世界对木薯的消耗将达到29亿吨, 其中亚洲消耗占60% (Westby 2002)。在木薯长达8个月以上的生长发育期间易受各种逆境因素的影响, 其中干旱是主要的因素之一, 严重影响块根的产量。据报道木薯现有的产量只达到其潜在产量的12.5%, 而水稻达到了潜在产量的80% (Okogbenin等2012), 因此开展木薯抗旱研究对保障世界粮食安全具有重要意义。木薯被认为是较抗旱的作物, 其根系可以吸收地下3 m以上的水分抵抗干旱(El-Sharkawy 2004), 叶片气孔对环境湿度变化特别敏感, 在植物受到干旱胁迫之前就会关闭, 以减少水分蒸发(El-Sharkawy 2004), 受到干旱胁迫的木薯通过停止渗透调节物质的形成以减少碳的消耗(Alves和Setter 2004), 干旱胁迫加重, 植株中下部叶片脱落以减少水分消耗(Alves和Setter 2000), 复水后能迅速恢复正常生长(Lebot等2008), 木薯与菌根菌的共生也增强其抗旱能力(Gehring等2017)。

积累渗透调节物质是植物应对干旱胁迫的机制之一(Smirnoff 1998), 可溶性糖是重要的渗透调节物质。木薯可通过增加可溶性糖含量以提高自身的渗透调节能力来抵御外界的干旱胁迫。周芳等(2013)发现干旱锻炼使木薯根系可溶性糖的积累增加, 提高了植株的抗旱性能。单忠英等(2015)发

现干旱胁迫下木薯叶片中可溶性糖大量积累, 且随着胁迫程度的增加积累逐渐增加。罗兴录等(2016)发现随着水分胁迫的增强与胁迫时间的延长, 木薯叶片中可溶性糖先上升后下降。Han等(2016)发现木薯叶片海藻糖含量与叶片持水能力成正相关。目前, 人们主要关注干旱胁迫下具有光合作用的叶片和具有经济价值的块根中可溶性糖的变化, 而忽略了对两者链接通道——茎的研究。木薯茎秆是光合产物从源(叶片)到储藏库(块根)运输的通道, 也是根系吸收水分与矿质元素运输到地上部分的枢纽。木薯茎秆中存在非结构性碳水化合物(Duque和Setter 2013), 主要包括蔗糖、果聚糖、果糖、葡萄糖以及淀粉等(潘庆民等2002), 其含量与植物的碳供应能力、植物生长、存活能力以及应对外界胁迫干扰的缓冲能力密切相关(Li等1990; Würth等2005; Myers和Kitajima 2007)。了解木薯在干旱胁迫下茎秆中可溶性糖的变化, 以及茎秆储存淀粉的相应改变, 对于解析木薯耐旱生理与分子机制具有重要的价值, 然而目前研究尚十分有限。本研究采用耐旱性差异明显的2个木薯品种, 设计干旱处理试验, 旨在解析干旱胁迫过程中2个品种茎秆皮层和中柱中可溶性糖、淀粉的含量和糖代谢相关酶活性的变化, 探讨它们在抗旱中的作用, 为培育耐旱品种和抗旱栽培提供理论依据。

收稿 2017-04-05 修定 2017-05-12

资助 国家木薯产业技术体系(CARS-12wwq)和海南大学科研启动基金(kyqd1426)。

* 通讯作者(E-mail: wangwenquan@itbb.org.cn)。

材料与方法

1 实验材料

实验采用2个木薯(*Manihot esculenta* Crantz)品种, ‘South China 124’ (SC124)与‘Argentina 7’ (Arg7), 均由中国热带农业科学院热带生物技术研究所有澄迈木薯种质圃提供。其中SC124由中国热带农业科学院选育, 在广西等主产区推广应用20余年, 相对较耐旱。Arg7是引自阿根廷的品种, 不耐旱。

2 实验方法

2.1 材料准备与处理

植株培养: 参考李丽霞等(2002)的方法。将有机肥和红壤土按1:50比例混合均匀作为栽培基质, 栽培容器为塑料桶, 每桶栽培基质约30 kg。选取质量较一致的木薯种茎, 切成15 cm左右长度茎段, 进行直插栽培, 每桶1株。待木薯植株发育90~100 d, 株高1 m左右, 选取长势一致的植株进行干旱胁迫处理。

2012年在海南大学校区温室中进行干旱胁迫处理, 方法如下: 用土壤水分测定仪(SM300)测定土壤含水量, 当含水量为50%~60%时, 干旱处理采取持续停水干旱, 对照保持正常浇水。正常浇水和干旱处理分别标记为: SC124CK、Arg7CK和SC124干旱、Arg7干旱。

取样与预处理方法: 分别在干旱胁迫的3、6、12、19和26 d取样, 干旱处理和对照每次均3株。从顶端完全展开叶片向下计数, 取第6叶到第15叶的茎, 分成两部分, 一部分用来测定可溶性糖与淀粉[将茎杆分成皮层和中柱2部分, 在105°C杀青20 min, 再70~80°C烘干至恒重, 用微型植物粉碎机粉碎成粉末(80目筛)]; 另一部分新鲜样品-40°C保存, 用来测定酶活。

2.2 可溶性糖的测定

采用高效液相色谱法。取0.5 g样品, 加入10 mL 80%乙醇, 80°C浸提40 min, 11 100×g离心5 min, 重复3次, 合并上清液, 热水浴蒸发乙醇, 5 mL超纯水溶解, 采用糖溶液:乙腈=1:1混合, 直径0.45 μm针筒式有机滤膜过滤器过滤, 用高效液相色谱仪(Waters USA e2695)测定可溶性糖。色谱条件为: Waters NH₂色谱柱(150 mm × 4.6 mm, 3.5 μm); 流动相乙腈:水=70:30 (V/V); 流速1 mL·min⁻¹; 柱温

30°C; 进样量10 μL。蒸发光检测器(ELSD 3300, Alltech USA), 气体流速2 L·min⁻¹; 漂移管温度85°C; 增益值2。每个样品重复测3次。蔗糖、葡萄糖、果糖、海藻糖标准品, 购买于Sigma公司。

2.3 淀粉含量的测定

参考何照范(1985)方法, 用双波长比色法测定。

2.4 淀粉粒扫描电镜观测

从顶端完全展开叶片向下计数, 取第6叶到第7叶中间茎段, 用4.0%戊二醛固定过夜, -80°C低温冷冻干燥, 扫描电镜(Phenom G2 Pure)拍照、观察。

2.5 糖代谢相关酶活性测定

ADPG焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)、淀粉磷酸化酶(starch phosphorylase, SP)的提取和活性测定参考Nakamura等(1989)、Nakamura和Imamura (1983)的方法, 以每克样品1 h转化1 μmol·L⁻¹磷酸葡萄糖为1个酶活单位[U·g⁻¹ (FW)·h⁻¹]。α-淀粉酶的提取及测定参考邹琦(2003)的方法, 以每克样品1 h内产生1 μmol麦芽糖为1个单位[U·g⁻¹ (FW)·h⁻¹]。蔗糖合成酶(sucrose synthase, SuSy)的提取和活性测定参考孙红梅等(2011)的方法, 以每克样品1 h内产生1 μmol葡萄糖为1个单位[U·g⁻¹ (FW)·h⁻¹]。

2.6 数据处理

各数据取3次重复的平均值, 试验数据采用Excel软件(Microsoft 2007)进行数据处理和作图。

实验结果

1 干旱胁迫下木薯茎杆中柱可溶性糖的变化

未经干旱处理, 木薯SC124与Arg7茎杆中柱可溶性糖依次有葡萄糖(RT=4.8)、果糖(RT=5.5)、蔗糖(RT=7.7) 3种(图1-A和C), 而干旱处理后两者的茎杆中柱除以上3种糖外, 还出现了海藻糖(RT=9.6) (图1-B和D)。

处理期间, 正常浇水的木薯SC124与Arg7中柱蔗糖含量呈现缓慢下降的趋势。而干旱胁迫下, SC124与Arg7中柱蔗糖含量呈现先上升后下降趋势。Arg7干旱处理6 d蔗糖含量最高, 比对照(17.23 mg·g⁻¹)高24.82%, 随后蔗糖含量快速下降, 在26 d蔗糖含量比对照低27.23%; SC124经干旱处理蔗糖含量上升慢, 上升幅度小, 在19 d达到最大值, 比对照的蔗糖含量高16.41%。干旱胁迫12~26 d, 耐旱品种SC124蔗糖含量高于不耐旱品种Arg7 (图2-A)。

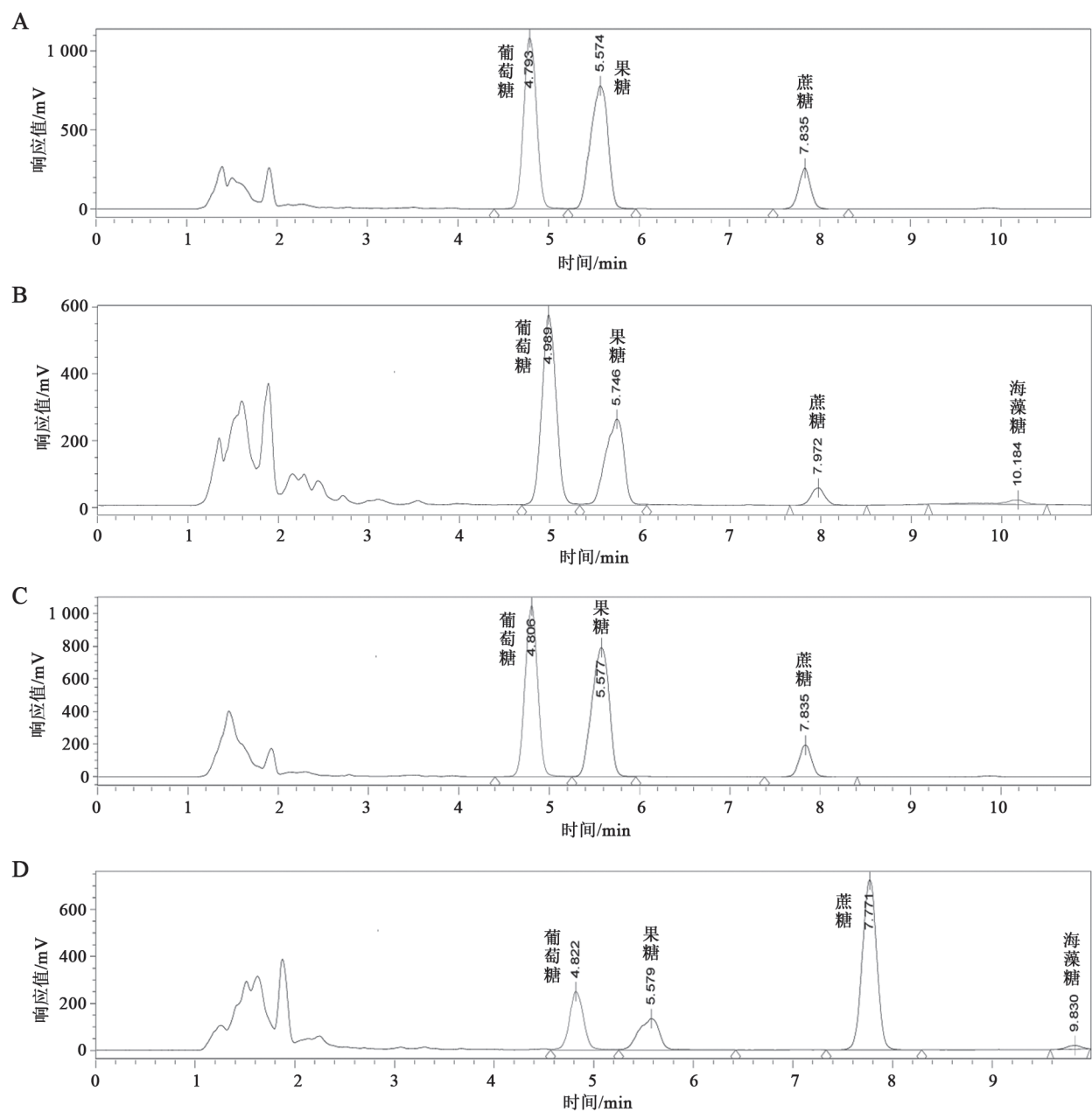


图1 木薯茎秆中柱可溶性糖色谱图

Fig.1 Chromatography of cassava stem stele samples

A: 正常浇水SC124中柱; B: 干旱胁迫SC124中柱; C: 正常浇水Arg7中柱; D: 干旱胁迫Arg7中柱。

处理期间, 正常浇水的木薯SC124与Arg7中柱果糖含量呈现缓慢下降趋势。而干旱胁迫下, SC124与Arg7中柱中果糖含量变化趋势相似, 前期呈现上升趋势, 二者均在12 d达到最大值, 分别比对照高52.36%和21.47%, 随着干旱胁迫加重, 在19~26 d SC124与Arg7中柱中果糖含量快速下降, 26 d果糖含量分别比对照降低47.82%和81.58%。

干旱胁迫下, 耐旱品种SC124中柱果糖含量一直高于不耐旱品种Arg7 (图2-B)。

正常浇水的木薯SC124与Arg7中柱葡萄糖含量下降缓慢。干旱胁迫下, SC124与Arg7中柱葡萄糖含量变化与果糖变化趋势相似, 在12 d含量最高, 分别比对照增加48.05%和37.78%, 在19~26 d快速下降, 26 d中柱葡萄糖含量分别比对照降低32.85%

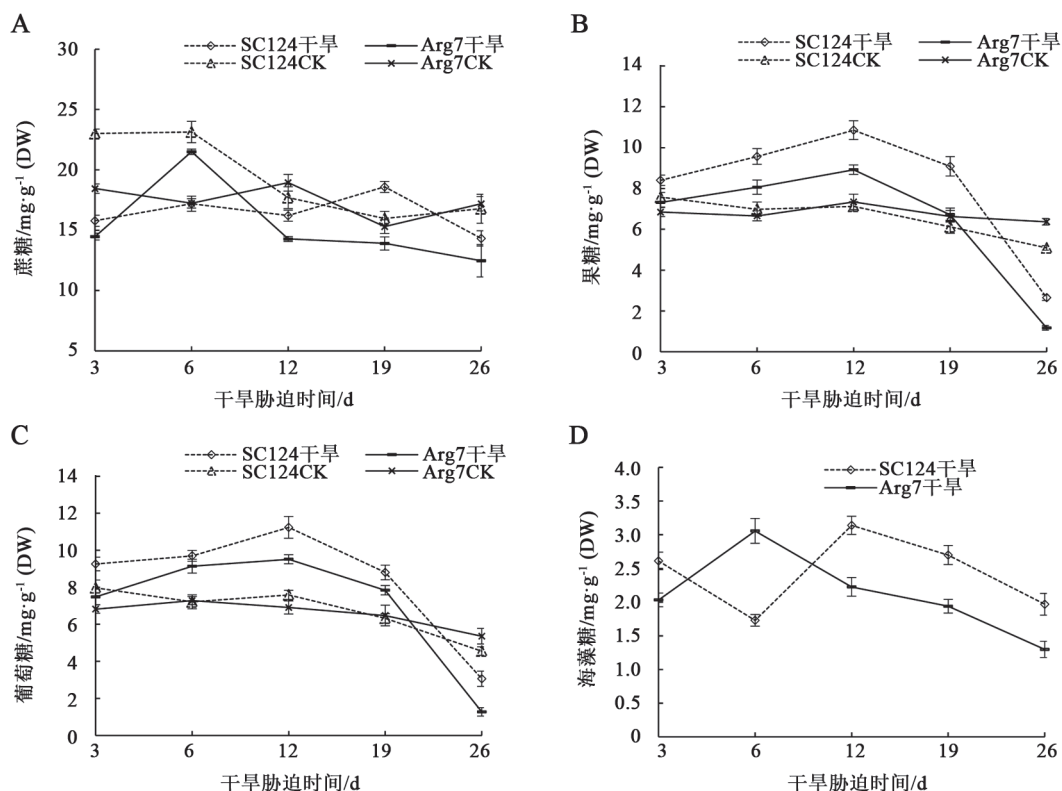


图2 干旱胁迫下木薯茎杆中柱可溶性糖含量

Fig.2 Contents of soluble sugars in stem stele of cassava under drought stress

A: 蔗糖; B: 果糖; C: 葡萄糖; D: 海藻糖。

和76.34%。干旱胁迫下,耐旱品种SC124中柱中葡萄糖含量一直高于不耐旱品种Arg7(图2-C)。

正常浇水的木薯SC124与Arg7未检出海藻糖。干旱胁迫下,SC124与Arg7茎杆中柱均出现较多的海藻糖,SC124中柱海藻糖含量在12 d最高(3.14 mg·g⁻¹),Arg7海藻糖峰值是在6 d(3.06 mg·g⁻¹),随着干旱时间延长海藻糖含量逐渐降低。干旱处理12~26 d,耐旱品种SC124中柱海藻糖含量高于不耐旱品种Arg7(图2-D)。

2 干旱胁迫下木薯茎杆皮层可溶性糖的变化

与茎杆中柱的可溶性糖变化类似,正常浇水SC124与Arg7皮层中可溶性糖依次有葡萄糖、果糖、蔗糖3种(图3-A和C),而干旱处理后SC124与Arg7茎杆皮层均出现了海藻糖(图3-B和D)。

处理期间,正常浇水SC124与Arg7皮层中蔗糖含量变化不大。干旱胁迫下,SC124茎杆皮层中蔗糖含量呈现先增后减的变化趋势,6~19 d高于对照,19 d达到最大值,随后快速下降;Arg7皮层蔗糖含量呈逐渐降低趋势,26 d略有回升;在12 d前Arg7

蔗糖含量一直高于对照。在6~19 d耐旱品种SC124皮层蔗糖含量高于不耐旱品种Arg7(图4-A)。

正常浇水SC124皮层果糖含量一直高于Arg7,但两者果糖含量均变化不大。干旱胁迫下,SC124和Arg7皮层果糖含量增加,在12 d达到最大值,分别比对照高43.75%和60.01%。随干旱时间延长SC124和Arg7果糖含量快速降低,在26 d果糖含量分别比对照低34.04%和45.54%。整个干旱过程,耐旱品种SC124皮层果糖含量高于不耐旱品种Arg7(图4-B)。

正常浇水SC124和Arg7皮层葡萄糖含量变化不大。干旱胁迫下,SC124和Arg7皮层葡萄糖含量始终高于对照,且12 d前变化不大,随着干旱时间延长,快速下降。在19 d前耐旱品种SC124皮层葡萄糖含量高于不耐旱品种Arg7,在26 d,两种皮层葡萄糖含量差别不大(图4-C)。

从图4-D可以看到,干旱胁迫下,SC124与Arg7皮层均出现较高含量的海藻糖。干旱处理12 d,SC124皮层海藻糖含量最高,随胁迫时间延长,其含量下降。Arg7皮层海藻糖含量最高峰出现在干

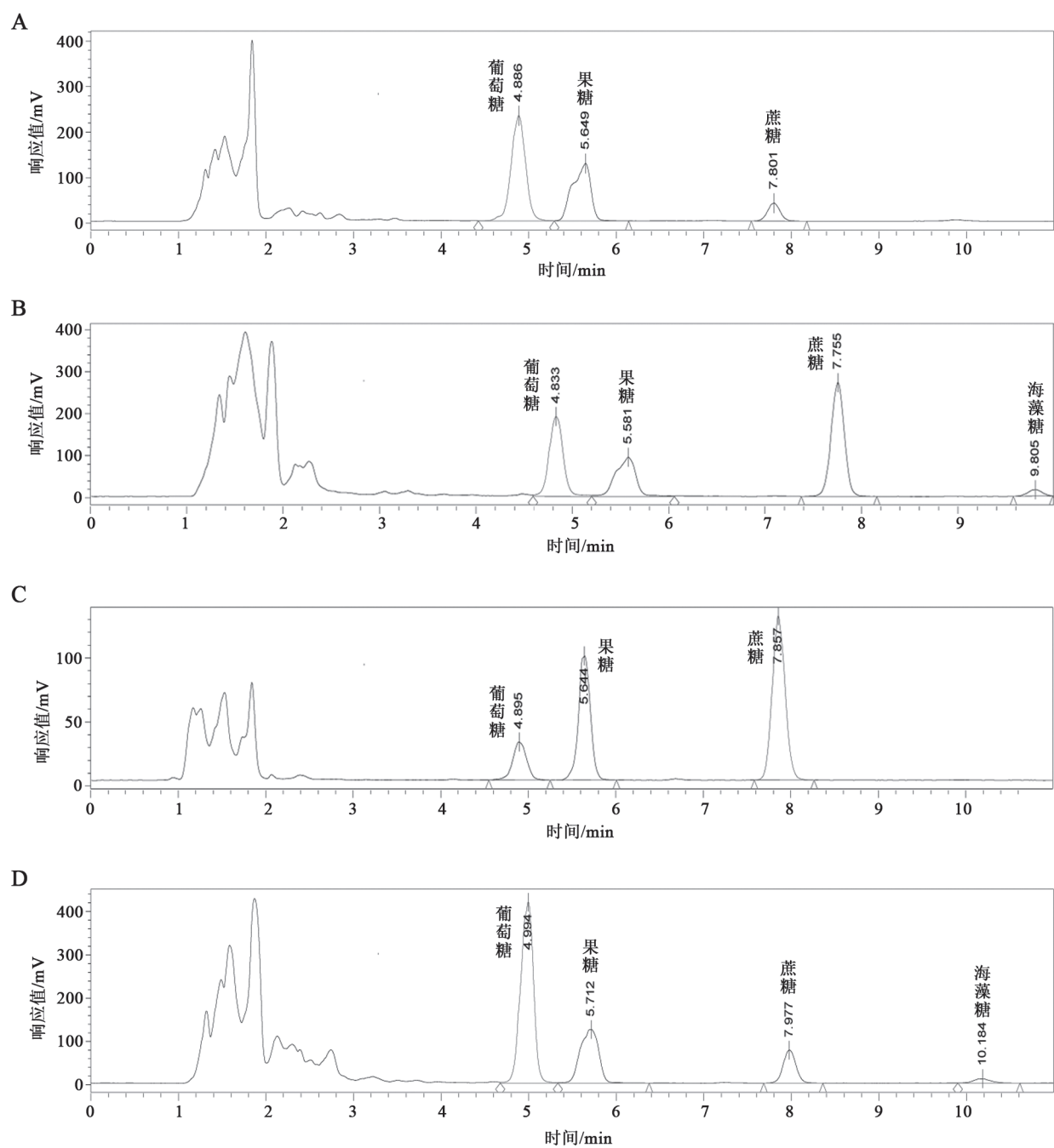


图3 木薯茎杆皮层可溶性糖色谱图

Fig.3 Chromatography of cassava stem cortex samples

A: 正常浇水SC124皮层; B: 干旱胁迫SC124皮层; C: 正常浇水Arg7皮层; D: 干旱胁迫Arg7皮层。

旱胁迫3 d时。干旱胁迫下6~26 d, 耐旱品种SC124皮层中海藻糖含量均高于Arg7。

3 干旱胁迫下木薯茎杆中柱淀粉含量的变化

处理期间, 正常浇水, SC124和Arg7中柱淀粉变化平稳。干旱胁迫下, SC124与Arg7中柱淀粉含

量呈先下降后上升趋势, 但干旱胁迫期间淀粉含量均低于正常浇水植株; SC124茎中柱淀粉含量上升幅度大于Arg7 (图5)。

4 干旱胁迫下木薯茎杆皮层淀粉含量的变化

处理期间, 正常浇水SC124茎杆皮层淀粉含量

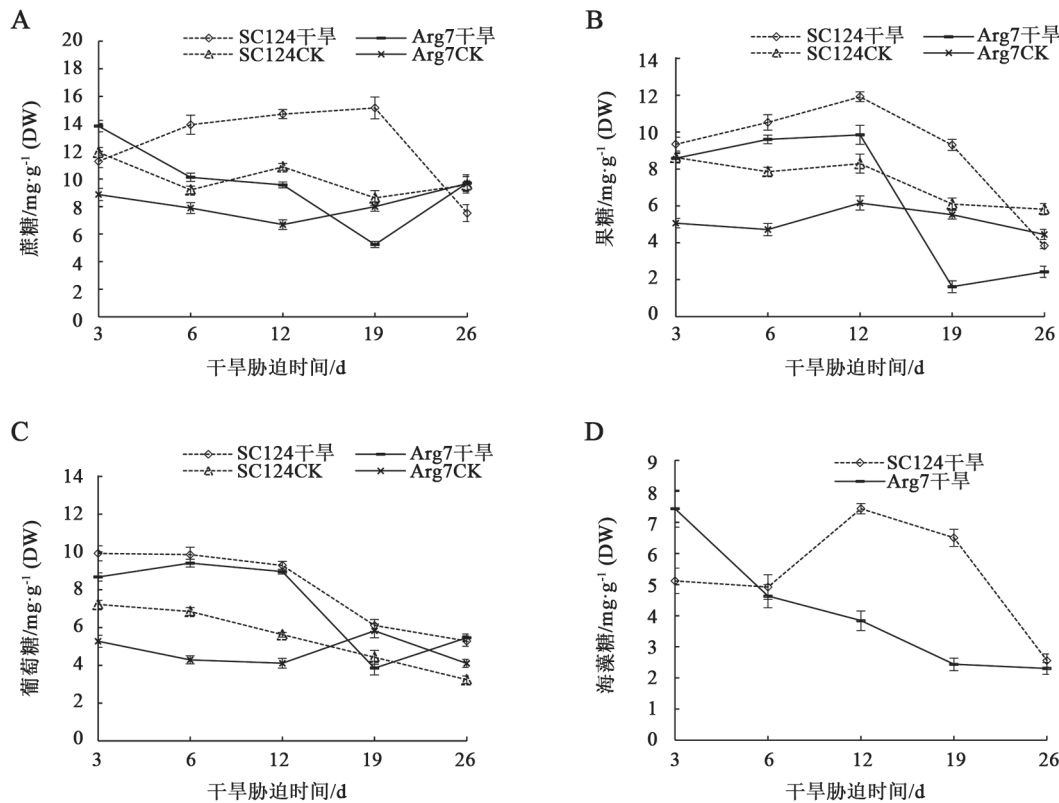


图4 干旱胁迫下木薯茎杆皮层可溶性糖含量
Fig.4 Contents of soluble sugars in stem cortex of cassava under drought stress
A: 蔗糖; B: 果糖; C: 葡萄糖; D: 海藻糖。

呈现下降趋势, 26 d比3 d下降9.09%。正常浇水Arg7皮层淀粉含量波动变化很小, 26 d比3 d下降1.04%。干旱胁迫使SC124和Arg7皮层淀粉含量呈下降趋势, 但下降幅度并不大, 26 d比3 d分别下降1.40%和1.78% (图6)。

5 木薯茎杆结构的扫描电镜观察

正常浇水的SC124和Arg7茎中柱和皮层中均有大量淀粉粒存在, 而在严重干旱胁迫后期(26 d), SC124和Arg7皮层与中柱淀粉粒数量明显减少。在干旱胁迫下, 茎杆中储存的淀粉可能具备应对干旱的营养效应(图7)。

6 干旱胁迫下木薯茎杆糖代谢相关酶活性变化

ADPG焦磷酸化酶(AGPase)是植物淀粉合成的限速酶。处理期间, 正常浇水SC124与Arg7茎杆AGPase活性略有上升, 变化不大。干旱胁迫下SC124与Arg7的AGPase活性呈现先上升后下降趋势, 26 d时分别比正常浇水SC124和Arg7低40.24%和40.71% (图8-A)。

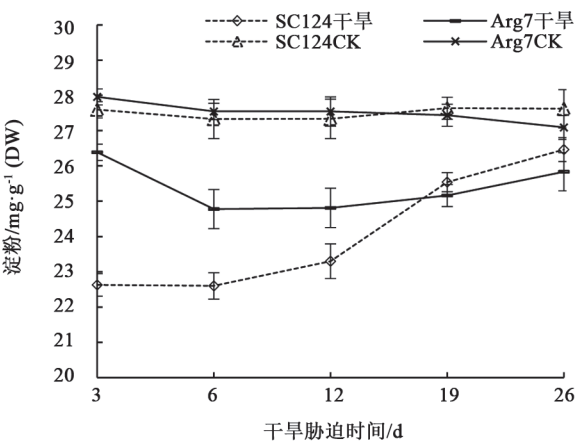


图5 干旱胁迫下木薯茎杆中柱淀粉含量
Fig.5 Contents of starch in stem stele of cassava under drought stress

淀粉磷酸化酶(SP)是催化分解和合成淀粉双向作用的酶。处理期间, 正常浇水SC124与Arg7茎杆SP活性变化不大。干旱条件下, Arg7茎杆SP的

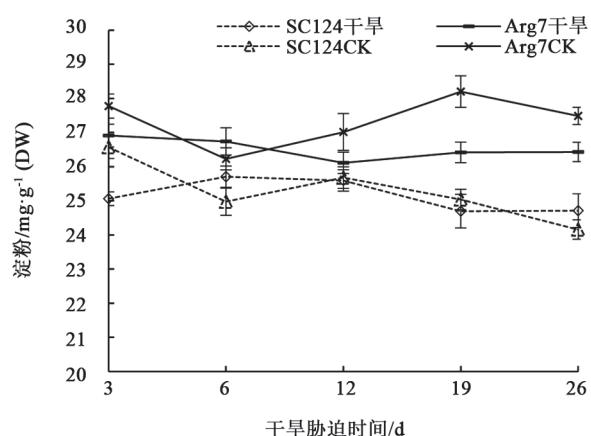


图6 干旱胁迫下木薯茎秆皮层淀粉含量

Fig.6 Contents of starch in stem cortex of cassava under drought stress

活性始终低于对照, 干旱26 d活性值最低, 低于对照67.39%。干旱胁迫下SC124和Arg7茎秆SP活性12 d前变化不大, 12 d后活性下降较快(图8-B)。

α -淀粉酶是催化淀粉水解的酶之一。处理期间, 正常浇水的SC124和Arg7茎秆 α -淀粉酶活性缓慢增加。干旱胁迫条件下, SC124茎秆 α -淀粉酶活性先上升后下降趋势, Arg7茎秆 α -淀粉酶活性高于对照。说明一定程度干旱胁迫下茎秆 α -淀粉酶参与了淀粉的降解, 与茎(皮层、中柱)中淀粉含量下降结果相呼应(图8-C)。

蔗糖合成酶(SuSy)主要作用是分解蔗糖。处理期间, 正常浇水的SC124茎秆SuSy活性变化不大, Arg7茎秆SuSy活性缓慢上升。干旱条件下, SC124与Arg7茎秆SuSy活性没有明显下降。说明一定程度干旱胁迫下茎秆中SuSy积极参与了蔗糖的降解, 与茎中蔗糖含量降低, 葡萄糖、果糖含量上升相呼应(图8-D)。

讨 论

1 干旱胁迫下木薯茎秆中几种可溶性糖的渗透调节

可溶性糖是植物应对干旱胁迫的主要渗透调节物质, 维持渗透平衡, 使植物抵御伤害, 维持植株的正常代谢(李德全等1989; 张海燕和赵可夫1998; 孙萍和段喜华2010)。可溶性糖的渗透调节能力与干旱胁迫时间、胁迫程度、植物耐旱性强弱、以及与植物的组织部位有密切关系。甘草干

旱胁迫前期, 根、叶中可溶性糖含量增加, 高于对照, 干旱胁迫后期可溶性糖含量降低, 甚至低于对照(刘艳等2011)。侧柏苗木(吉增宝2009)、君迁子(张慎鹏等2008)、桤柳苗木(朱金方等2013)可溶性糖含量随着干旱胁迫时间延长、干旱程度加深也呈现先升后降的变化, 认为重度干旱胁迫下, 可溶性糖的渗透调节能力下降。干旱胁迫下, 香蕉(王蕊等2010)、小麦(吴耀领2010)耐旱品种叶片中可溶性糖含量高于不耐旱品种。干旱胁迫下的甘草根系中可溶性糖积累早、积累量大于叶(刘艳等2011), 是甘草根系的主要渗透调节物质。本研究发现, 干旱胁迫下, SC124与Arg7中柱果糖与葡萄糖含量是在胁迫3~19 d升高, 而蔗糖含量低于正常浇水植株, 可能是干旱初期木薯中柱中蔗糖可降解成分子量更小的葡萄糖与果糖, 以提高渗透调节能力。SC124与Arg7皮层蔗糖、葡萄糖含量在干旱胁迫3~12 d均升高, 果糖含量在干旱胁迫3~19 d也高于对照, 可能是干旱胁迫加强了光合产物从叶到根的运输。可溶性糖的渗透调节作用只对一定程度内的干旱胁迫起到渗透调节作用, 在严重干旱状态下(26 d), 中柱和皮层可溶性糖的含量大幅度降低, 渗透调节能力降低。耐旱品种SC124植株皮层、中柱中可溶糖含量高于不耐旱品种Arg7, 渗透调节作用更强。

2 海藻糖参与了木薯干旱适应调节

海藻糖存在于多种生物体内, 可以作为能源, 也可以作为逆境胁迫下的信号和保护性物质。海藻糖具有保护生物细胞和生物活性物质在脱水、干旱、高温、冷冻、高渗透压及有毒试剂等不良环境条件下活性免遭破坏的功能, 具有稳定生物膜, 稳定蛋白质的功能(Wingler 2002; Lunn等1999; Crowe等1984; Otting 1991)。在牛心朴子的渗透调节物质中, 海藻糖起主要作用(陈翠云等2012)。Han等(2016)发现木薯叶片海藻糖含量与叶片持水能力成正相关。本研究发现, 干旱胁迫3 d, 植株还未表现缺水症状, SC124与Arg7就积累了大量海藻糖, 在整个干旱胁迫过程, 海藻糖一直存在, 而正常对照植株中海藻糖含量微不可测。说明海藻糖是木薯SC124、Arg7应对干旱胁迫重要的调节物质。干旱过程, 耐旱品种SC124皮层、中柱中海藻糖含量高于不耐旱品种Arg7。

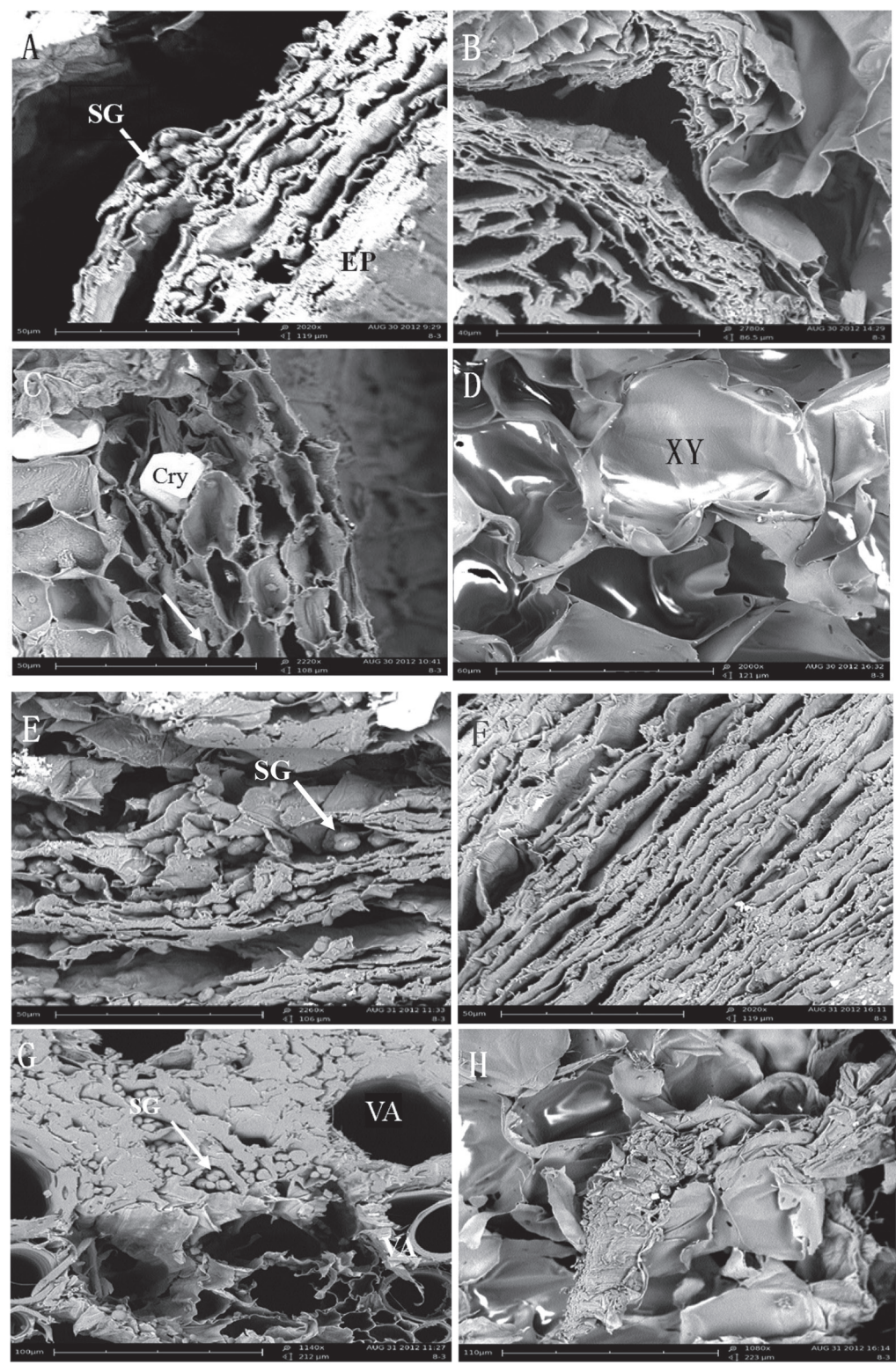


图7 干旱胁迫26 d后木薯茎杆皮层与中柱中淀粉粒扫描电镜观察

Fig.7 Observation of starch granules by SEM in cortex and stele of cassava stem under drought stress for 26 days

A: 正常浇水Arg7皮层, $\times 2\,020$; B: 干旱胁迫下Arg7皮层, $\times 2\,780$; C: 正常浇水Arg7中柱, $\times 2\,220$; D: 干旱胁迫下Arg7中柱, $\times 2\,000$; E: 正常浇水SC124皮层, $\times 2\,060$; F: 干旱胁迫下SC124皮层, $\times 2\,020$; G: 正常浇水SC124中柱, $\times 1\,140$; H: 干旱胁迫下SC124中柱, $\times 1\,080$ 。Cry: 晶体; EP: 表皮; VA: 导管; XY: 木薄壁细胞; SG: 淀粉粒。

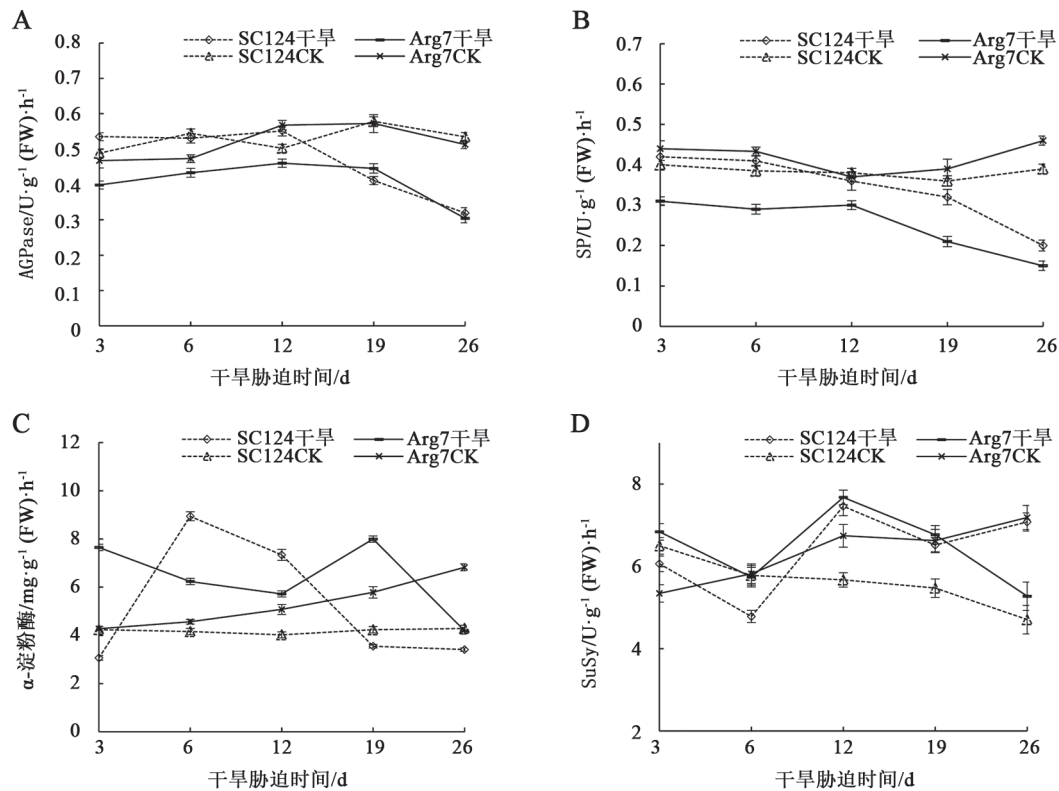


图8 干旱胁迫木薯茎秆糖代谢酶活性

Fig.8 Enzyme activities of sugar metabolism in cassava stem under drought stress

A: AGPase; B: SP; C: α -淀粉酶; D: SuSy.

3 木薯茎秆中储存淀粉也是干旱下营养调节的重要因素

木薯是少数茎秆中储存较高比例淀粉的作物之一,是部分作物繁殖后代方式由种子向茎秆演化的结果。Bensari等(1990)曾提出水分胁迫下淀粉含量的变化是植物抵御胁迫的内在因素的假说。干旱胁迫下茎中淀粉变化在水稻上研究较多,一般认为干旱胁迫促进水稻茎中淀粉降解、可溶性糖含量升高(王志琴等2001; 王维等2004)。张婷等(2016)发现干旱使一年生刺槐茎中淀粉向可溶性糖转化增加,导致淀粉积累减少。Duque和Setter (2013)研究发现,干旱处理30 d可使木薯茎中淀粉含量下降60%,淀粉为其他器官抵抗外界环境的胁迫起到一定作用,茎中储存的淀粉为植株复水后迅速恢复生长提供保障。本研究发现干旱处理木薯SC124与Arg7皮层与中柱中的淀粉含量均降低。扫描电镜结果显示,严重干旱胁迫后期(26 d) SC124和Arg7皮层与中柱淀粉粒数量明显减少。SC124与Arg7茎秆AGPase活性下降,淀粉合成受

阻。SP活性下降, α -淀粉酶活性上升,说明 α -淀粉酶是木薯茎秆淀粉降解的主要酶,将淀粉降解为可溶性糖,提高渗透调节物质的浓度。一定程度干旱胁迫下, SC124与Arg7茎秆SuSy参与了蔗糖的降解,将茎中蔗糖分解为分子量更小的葡萄糖、果糖,以提高渗透调节能力。

综上所述,正常生长木薯茎秆中柱和皮层均有3种可溶性糖,包括蔗糖、果糖和葡萄糖,在干旱胁迫初期,三种糖含量均有明显的增加趋势,但是随着胁迫加重而下降,这是木薯适应干旱的生理性调节。木薯在干旱胁迫下,茎秆皮层和中柱均合成较多的海藻糖,以皮层含量较高,这是木薯适应干旱的显著特征。木薯茎秆中含有较高比例的淀粉,淀粉含量测定、淀粉的扫描电镜结果以及糖代谢相关酶活变化均证明在干旱胁迫下,茎秆中储存的淀粉可降解为糖类,可能具备应对干旱的营养效应。在干旱胁迫下,耐旱型品种比不耐旱品种在茎秆可溶性糖调节,淀粉分解方面具有更积极的响应。

参考文献

- Alves AA, Setter TL (2000). Response of cassava to water deficit: leaf area growth and abscisic acid. *Crop Sci*, 40 (1): 131–137
- Alves AA, Setter TL (2004). Response of cassava leaf area expansion to water deficit: cell proliferation, cell expansion and delayed development. *Ann Bot*, 90 (4): 605–613
- Bensari M, Chalmer J, Vials G (1990). Water deficit and distribution of photosynthetic carbon between sucrose and starch. *Acta Oecol*, 11: 845–855
- Chen CY, Zhao X, Li XR (2012). Osmotic adjustment mechanism of *Cynanchum komarovii* under drought stress. *J Desert Res*, 32 (5): 1275–1282 (in Chinese with English abstract) [陈翠云, 赵昕, 李新荣(2012). 干旱胁迫下牛心朴子的渗透调节机制研究. 中国沙漠, 32 (5): 1275–1282]
- Crowe JH, Crowe LM, Chapman D (1984). Preservation of membranes in anhydrobiotic organisms: The role of trehalose. *Science*, 223 (4637): 701–703
- Duque LO, Setter TL (2013). Cassava response to water deficit in deep pots: root and shoot growth, ABA, and carbohydrate reserves in stems, leaves and storage roots. *Trop Plant Biol*, 6 (4): 199–209
- El-Sharkawy MA (2004). Cassava biology and physiology. *Plant Mol Biol*, 56 (4): 481–501
- FAO (Food and Agricultural Organization of the United Nations) (2014). Production quantities of Cassava by country, Average 1994–2014. (2017-02-13) [2017-04-26]. <http://www.fao.org/faostat/zh/#data/QC/visualize>
- Gehring CA, Swaty RL, Deckert RJ (2017). Chapter 16 - Mycorrhizas, drought, and host-plant mortality. In: Johnson N, Gehring C, Jansa J (eds). *Mycorrhizal Mediation of Soil*. 1st Edn. Amsterdam, Netherlands: Elsevier, 279–298
- Han B, Fu L, Zhang D, He X, Chen Q, Peng M, Zhag J, Chen Q (2016). Interspecies and intraspecies analysis of trehalose contents and the biosynthesis pathway gene family reveals crucial roles of trehalose in osmotic-stress tolerance in cassava. *Int J Mol Sci*, 17 (7): 1077
- He ZF (1985). *Quality and Analysis Technology of Grain and Oil*. Beijing: Agriculture Press, 290–293, 312–315 (in Chinese) [何照范(1985). 粮油籽粒品质及其分析技术. 北京: 农业出版社, 290–293, 312–315]
- Ji ZB (2009). Effect of water stress and rewatering on organic osmotic adjustment substances of *Platyclusus orientalis* and *Robinia pseudoacacia* seedlings (Master's thesis). Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [吉增宝(2009). 干旱及旱后复水对刺槐和侧柏苗木有机渗透调节物质的影响(硕士论文). 陕西杨凌: 西北农林科技大学]
- Lebot V, Atherton J, Rees A (2008). *Tropical Root and Tuber Crops: Cassava, Sweet Potato, Yams and Aroids*. Wallingford, UK: CABI Publishing Group, 265–275
- Li DQ, Zou Q, Cheng BS (1989). The osmotic adjustment of plants in response to stress. *J Shandong Agric Univ*, 2: 75–80 (in Chinese with English abstract) [李德全, 邹琦, 程炳嵩(1989). 植物在逆境下的渗透调节. 山东农业大学学报, 2: 75–80]
- Li LX, Lang ZS, Han RL (2002). Effect of soil drought on the growth and water use efficiency of seabuck thorn. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 22 (2): 296–302 (in Chinese with English abstract) [李丽霞, 梁宗锁, 韩蕊莲(2002). 土壤干旱对沙棘苗木生长及水分利用的影响. 西北植物学报, 22 (2): 296–302]
- Lii FSC, Schulze AE, Mooney HA (1990). The ecology and economics of storage in plants. *Rev Ecol Syst*, 21: 423–447
- Liu Y, Chen GL, Cai GF, Zhang ZX, Yue X (2011). Growth and osmotic regulation substances accumulation of *Glycyrrhiza uralensis* seedling under drought stress. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 31 (11): 2259–2264 (in Chinese with English abstract) [刘艳, 陈贵林, 蔡贵芳, 张中霞, 岳鑫(2011). 干旱胁迫对甘草幼苗生长和渗透调节物质含量的影响. 西北植物学报, 31 (11): 2259–2264]
- Lunn JE, Delorge I, Figueroa CM, Van DP, Stitt M (1999). Trehalose metabolism in plants. *Trends Plant Sci*, 4 (8): 315–319
- Luo XL, Wei WL, Shan ZY, Pan WJ (2016). Physiological characteristics of drought-tolerance of a new cassava variety Xinxuan 048. *Chin J Trop Crop*, 37 (3): 499–504 (in Chinese with English abstract) [罗兴录, 韦婉玲, 单忠英, 樊吴静(2016). 木薯品种新选048耐旱生理特性研究. 热带作物学报, 37 (3): 499–504]
- Myers JA, Kitajima K (2007). Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *J Ecol*, 95 (2): 383–395
- Nakamura Y, Imamura M (1983). Characterization of *Chlorella* phosphorylase: the glucan specificity and effect of temperature. *Phytochemistry*, 22 (11): 2395–2399
- Nakamura Y, Yuki K, Park SY, Ohya T (1989). Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. *Plant Cell Physiol*, 30 (6): 833–839
- Okogbenin E, Setter TL, Ferguson M, Mutegi R, Ceballos H, Olanmi B, Fregene M (2012). Phenotypic approaches to drought in cassava: review. *Front Physiol*, 4: 93
- Otting G (1991). Protein hydration in aqueous solution. *Science*, 254: 974–980
- Pan QM, Han XG, Bai YF, Yang JC (2002). Advances in physiology and ecology studies on stored non-structure carbohydrates in plants. *Chin Bull Bot*, 19 (1): 30–38 (in Chinese with English abstract) [潘庆民, 韩兴国, 白永飞, 杨景成(2002). 植物非结构性贮藏碳水化合物的生理生态学研究进展. 植物学通报, 19 (1): 30–38]
- Shan ZY, Luo XL, Pan WJ, Luo X (2015). Effects of drought stress on the characteristics of cassava physiological seeding. *Chin J Trop Crop*, 36 (2): 339–343 (in Chinese with English abstract) [单忠英, 罗兴录, 樊吴静, 罗璇(2015). 干旱胁迫对木薯苗生理特性影响研究. 热带作物学报, 36 (2): 339–343]
- Smirnov N (1998). Plant resistance to environmental stress. *Curr Opin Biotechnol*, 9 (2): 214–219
- Sun HM, Wang WW, He L, Wang CX, Li TL (2011). Establishment of detection system for sucrose synthase activity in lily bulb. *J Shenyang Agric Univ*, 42 (3): 285–290 (in Chinese with English abstract) [孙红梅, 王微微, 何玲, 王春夏, 李天来(2011). 百合鳞茎蔗糖合成酶活性检测体系的建立. 沈阳农业大学学报, 42 (3): 285–290]
- Sun P, Duan XH (2010). Effect of drought stress on soluble sugars and

- photosynthetic characteristics of *Catharanth roseus* seedlings. J Northeast For Univ, 38 (8): 54–56 (in Chinese with English abstract) [孙萍, 段喜华(2010). 干旱胁迫对长春花光合特性及可溶性糖的影响. 东北林业大学学报, 38 (8): 54–56]
- Wang R, Li XG, Li SP, Wang LX, Huang MJ (2010). Changes of drought stress on main osmotic adjustment substance in leaves and roots of two banana plantlets. Genom Appl Biol, 29 (3): 518–522 (in Chinese with English abstract) [王蕊, 李新国, 李绍鹏, 王令霞, 黄绵佳(2010). 干旱胁迫下种香蕉幼苗叶片和根的主要渗透调节物质的变化. 基因组学与应用生物学, 29 (3): 518–522]
- Wang W, Zhang JH, Yang JC, Zhu QS (2004). Effect of water stress on metabolism of stored carbohydrate of stem and yield in rice grown under unfavorable-delayed senescence. Acta Agron Sin, 30 (3): 196–204 (in Chinese with English abstract) [王维, 张建华, 杨建昌, 朱庆森(2004). 水分胁迫对贪青迟熟水稻茎贮藏碳水化合物代谢及产量的影响. 作物学报, 30 (3): 196–204]
- Wang ZQ, Dai GJ, Yang JC, Liu LJ, Lang YZ, Zhu QS (2001). Effect of water stress on carbon remobilization and activities of starch hydrolytic enzymes in rice stems. Jiangsu Agri Res, 22 (3): 1–6 (in Chinese with English abstract) [王志琴, 戴国钧, 杨建昌, 刘立军, 郎有忠, 朱庆森(2001). 水分胁迫对稻茎中碳的运转与淀粉水解酶活性的影响. 江苏农业研究, 22 (3): 1–6]
- Westby A (2002). Cassava utilization, storage and small-scale processing. In: Hillocks RJ, Thresh JM, Bellotti AC (eds). Cassava Biology, Production and Utilization. Oxon, UK: CABI Publishing, 281–300
- Wingler A (2002). The function of trehalose biosynthesis in plants. Phytochemistry, 60: 437–440
- Wu YL (2010). Different responses to drought, high temperature between drought resistant and high yield wheat cultivars (Master's thesis). Tai'an, Shandong: Shandong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [吴耀领(2010). 抗旱型与丰产型小麦品种对干旱高温胁迫的响应(硕士论文). 山东泰安: 山东农业大学]
- Würth MK, Peláezriedl S, Wright SJ, Körner C (2005). Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest. Oecologia, 143 (1): 11–24
- Zhang HY, Zhao KF (1998). Effect of salt and water stress on osmotic adjustment of *Suaeda salsa* seedlings. Acta Bot Sin, 40 (1): 56–61 (in Chinese with English abstract) [张海燕, 赵可夫(1998). 盐分和水分胁迫对盐地碱蓬幼苗渗透调节效应的研究. 植物学报, 40 (1): 56–61]
- Zhang SP, Sun MG, Zhang P, Ma MX, Lü YL (2008). Salt-drought and cross stress on osmo-regulation substances in leaves of *Diospyros lotus* seedlings, J Northwest Fore Univ, 23 (5): 18–21 (in Chinese with English abstract) [张慎鹏, 孙明高, 张鹏, 马万侠, 吕廷良(2008). 盐旱交叉胁迫对君迁子渗透调节物质含量的影响. 西北林学院学报, 23 (5): 18–21]
- Zhang T, Cao Y, Chen Y, Liu GB (2016). Effects of drought stress on nonstructural carbohydrates of *Robinia pseudoacacia* saplings at the end of the growing season. J Soil Water Conserv, 30 (5): 297–304 (in Chinese with English abstract) [张婷, 曹扬, 陈云, 刘国彬(2016). 生长季末期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物含量的影响. 水土保持学报, 30 (5): 297–304]
- Zhou F, Liu ES, Sun HY, Zhao PJ, Li JH, Peng M (2013). Effect of drought hardening on the content of endogenous phytohormone and soluble sugar in cassava roots. Chin J Trop Crop, 34 (3): 486–494 (in Chinese with English abstract) [周芳, 刘恩世, 孙海彦, 赵平娟, 黎娟华, 彭明(2013). 前期干旱锻炼对木薯根系内源激素及可溶性糖含量的影响. 热带作物学报, 34 (3): 486–494]
- Zhu JF, Lu ZH, Xia JB, Chen X, Zhang M, Liu JT (2013). Changes of osmotic adjusting substances in leaves of *Tamarix chinensis* seedlings under salt and drought stress. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 33 (2): 357–363 (in Chinese with English abstract) [朱金方, 陆兆华, 夏江宝, 陈曦, 张萌, 刘京涛(2013). 盐旱交叉胁迫对柽柳幼苗渗透调节物质含量的影响. 西北植物学报, 33 (2): 357–363]
- Zou Q (2003). Theoretical and Experimental Plant Physiology. Beijing: China Agriculture Press, 56–59 (in Chinese) [邹琦(2003). 植物生理生化实验指导. 北京: 中国农业出版社, 56–59]

Effect of drought on the contents of soluble sugars, starch and enzyme activities in cassava stem

ZHAO Chao¹, WANG Hai-Yan², LIU Mei-Zhen¹, WANG Wen-Quan^{2,*}

¹College of Environment and Plant Protection, Hainan University, Haikou 570228, China; ²The Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China

Abstract: This study examined the active changes of the soluble sugar content, starch content and enzyme activities in cortex and stele of plant stem after continuous drought for 26 days. Two cassava varieties, SC124 (drought resistant) and Arg7 (sensitive to water stress), were used for investigating the drought response of starch metabolism. The results showed that trehalose with a higher concentration produced in the cortex and stele of stems in both SC124 and Arg7 under the drought stress, which was an important component of osmotic regulation in cassava adaptable to water stress. Also, fructose, glucose and sucrose were important osmotic materials in cassava. Fructose and glucose contents of the cortex and stele increased, while sucrose contents increased and then decreased. The results indicated that sucrose was degraded into glucose and fructose under drought stress, which were smaller molecular weight. While the content of soluble sugar decreased greatly, and the capacity of osmotic regulation decreased under severe drought conditions. Drought-resistant variety SC124 had higher soluble sugar content in the cortex and stele than non-drought-resistant variety Arg7 under drought stress. The analysis of starch contents, and examination of the number of starch grains with scanning electron microscope showed that SC124 and Arg7 contained a lot of starch in stem, while decreased significantly in the cortex and stele under drought stress. Moreover, the activity of ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase), starch phosphorylase (SP), α -amylase and sucrose synthase (SuSy) in stem were measured to indicate that the activity of starch decomposition enzyme increased under drought stress.

Key words: cassava (*Manihot esculenta* Crantz); drought stress; stem; soluble sugars; starch; enzyme activity

Received 2017-04-05 Accepted 2017-05-12

This work was supported by the Chinese Cassava Technology System (Grant No. CARS-12wwq) and Reserch Start-up Foundation of Hainan University (Grant No. kyqd1426).

*Corresponding author (E-mail: wangwenquan@itbb.org.cn).