



秦云卓,翁华.不同抗性青稞品种响应啶磺草胺胁迫的代谢组差异分析[J].江西农业大学学报,2025,47(2):314–324.
QIN Y Z,WENG H.Analysis of differences in metabolism of pyrimoxsulam resistance in different resistant barley varieties[J].Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis,2025,47(2):314–324.

不同抗性青稞品种响应啶磺草胺胁迫的 代谢组差异分析

秦云卓¹,翁 华^{2*}

(1.青海大学 农牧学院,青海 西宁 810016;2.青海大学 农林科学院,青海 西宁 810016)

摘要:【目的】挖掘青稞对啶磺草胺代谢过程中可能涉及的重要代谢物,明确青稞对啶磺草胺的代谢机制,为啶磺草胺的科学使用和耐除草剂的青稞品种选育提供理论依据。【方法】以啶磺草胺处理0,1,6 d的耐药青稞品种(青0306)及敏感品种(青0160)的叶片为材料,采用液相色谱-质谱联用技术(LC-MS)进行分析。【结果】以VIP>1.0且P<0.05为阈值,筛选出598个差异代谢物,主要为黄酮化合物、萜类化合物重复、醇类化合物、苯酚类化合物等物质;KEGG代谢通路富集分析,主要参与代谢产物2-氧代羧酸代谢、氨基酸的生物合成以及类黄酮生物合成,以类黄酮生物合成最为显著。【结论】利用代谢组学技术,对不同品种青稞叶片在对啶磺草胺胁迫后的不同时期(0,1,6 d)进行代谢组学分析,明确啶磺草胺处理后的敏感和耐药青稞品种的代谢物变化,并为后续的青稞遗传改良和农药科学施用提供依据。

关键词:青稞;啶磺草胺;代谢组学;差异代谢物;胁迫;耐药机制

中图分类号:S512.3 文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2025)02-0314-11

CSTR:32399.14.aauj.2025028



Analysis of differences in metabolism of pyrimoxsulam resistance in different resistant barley varieties

QIN Yunzhuo¹, WENG Hua^{2*}

(1.College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining 810016, China; 2.Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, China)

Abstract: [Objective] This study aims to explore the important metabolites that may be involved in the metabolism of pyrimoxsulam in hulless barley, as well as clarify the metabolism mechanism of pyrimoxsulam in hulless barley, thus providing a theoretical basis for the scientific use of pyrimoxsulam and the selection and breeding of herbicide-tolerant hulless barley varieties. [Method] The leaves of a tolerant hulless barley variety (Qing 0306) and a sensitive variety (Qing 0160) treated with pyrimoxsulam for 0 d, 1 d and 6 d were analyzed

收稿日期:2024-09-10 修回日期:2024-11-20

基金项目:青海省重点研发与转化项目(2023-NK-154)

Project supported by Qinghai Province Key Research and Development and Transformation Program (2023-NK-154)

作者简介:秦云卓,硕士生,orcid.org/0009-0005-7644-2387,1310071108@qq.com;*通信作者:翁华,副研究员,主要从事杂草治理与利用研究,orcid.org/0000-0002-4213-976X,wenghua__0872@163.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

by liquid chromatography-mass spectrometry (LC-MS). [Result] With VIP>1.0 and $P<0.05$ as the threshold, 598 differential metabolites were screened out, which were mainly flavonoids, terpenoids compounds, alcohols, phthalides and other substances; KEGG metabolic pathway was enriched and analyzed, which was mainly involved in metabolism of metabolites 2-oxocarboxylic acid metabolism, amino acid biosynthesis as well as flavonoid biosynthesis, among which the biosynthesis of flavonoids is the most significant. [Conclusion] Using metabolomics technology, different varieties of hulless barley leaves were analyzed by metabolomics in different periods (0, 1, 6 d) after pyrimoxsulam stress, the metabolite changes in sensitive and resistant hulless barley varieties after pyrimoxsulam treatment were clarified. This study provides a basis for the subsequent genetic improvement of hulless barley and the scientific application of pesticides.

Keywords: hulless barley; pyrimoxsulam; metabolomics; differential metabolites; stress; mechanisms of resistance

【研究意义】青稞(*Hordeum vulgare* L. var. *nudum* Hook. f.)具有独特的营养价值、产量高、生长周期短和适应极端环境的能力,是我国青海西藏等地区的主要粮食作物之一,在维持生态平衡和保障当地居民粮食安全方面发挥着重要作用^[1],是青藏高原唯一广泛栽培的主粮作物^[2]。青稞多种植于高海拔地区,种植环境和耕作方式导致青稞田间草害问题严重^[3-4]。青稞田杂草主要以阔叶杂草、禾本科杂草为主,其中野燕麦最为严重^[4-5]。青海作为我国主要的青稞产区之一,其青稞田杂草危害率达到了83.7%,因缺乏安全有效的除草剂,这些农田杂草导致青稞产量降低、品质下降^[6]。啶磺草胺(pyrimoxsulam)可对野燕麦等恶性禾本科杂草及猪殃殃等阔叶杂草起作用^[7-8]。目前研究发现,使用啶磺草胺会使部分青稞品种发生药害,因此了解啶磺草胺在青稞体内的代谢物变化有重要意义。【前人研究进展】研究^[9]表明,啶磺草胺能够有效阻止植物体内乙酰乳酸合成酶(acetolactate synthase, ALS)的活动,从而影响支链氨基酸的生成,并对蛋白质的合成以及细胞分裂产生影响,导致杂草死亡。一些敏感的小麦品种在使用啶磺草胺时常出现药害现象^[10],不同品种青稞对啶磺草胺的耐药性存在差异^[11-13]。已有研究^[9,14]发现,日本看麦娘抗性种群在啶磺草胺的胁迫下,ALS、谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione-S-Transferase, GSTs)、烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸-细胞色素P450还原酶活性高于敏感性日本看麦娘;张宇翔等^[12]研究发现喷施啶磺草胺后,耐性青稞的ALS、GST相对活性大于敏感青稞。不同青稞品种对啶磺草胺产生耐性差异与ALS、GSTs活性有关。

【本研究切入点】目前仅研究了青稞对啶磺草胺耐药性差异相关靶标酶ALS及代谢酶GSTs活性,关于啶磺草胺对青稞代谢组学影响的研究尚未得到广泛报道。【拟解决的关键问题】本研究以耐药青稞品种青0306(R)、敏感青稞品种青0160(S)为材料,利用代谢组学技术明确啶磺草胺对不同青稞品种的生理反应和代谢机制,为后续的青稞遗传改良提供重要的理论参考,并为农药科学施用提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试青稞:耐药青稞品种青0306(R)和敏感青稞品种青0160(S),由前期试验筛选所得,均由国家农作物种质资源青海复份库提供。

7.5%啶磺草胺水分散粒剂,陶氏益农(中国)有限公司生产。

1.2 试验设计

本试验在青海大学温室中进行(光照(L/D)为14.5 h/9.5 h;温度15~20℃;相对湿度20~50%RH)。采用盆栽试验,待青稞催芽露白后种入直径9 cm、高10 cm的花盆中,每盆播撒10粒青稞种子,将盆栽放入不锈钢盘中,定时定量浇水。每个品种种植30盆,待青稞2~2叶1心期以啶磺草胺田间推荐使用量每666.7m² 12.5 g茎叶喷雾处理。药后1 d、6 d观察青稞药害情况,调查青稞药害株数和危害程度,并计算最终药害率,其中危害程度分为5个级别,分级标准见表1,药害率计算公式^[15]:

$$\text{药害率} = \frac{\sum \text{药害等级}}{\text{总株数}} \times 100\%$$

(1)

表 1 药害分级标准
Tab.1 Classification criteria for drug damage

药害级别	Levels of damage	症状描述	Description of symptoms
1		对青稞苗无影响	
2		药害轻、仅个别叶片受害,不影响正常生长	
3		药害中等、大部分叶片受害,缓苗后可以正常生长	
4		药害严重,叶片枯黄,植株停止生长	
5		青稞苗死亡	

根据前期生理生化试验结果,分别于 0,1,6 d 采取青稞大小一致的叶片,将采集叶片用液氮速冻后存放在-80 ℃冰箱中,用于后续试验。试验设置 6 组生物学重复,共 36 份样品,样品名称标记为:R0-1、R0-2、R0-3、R0-4、R0-5、R0-6、S0-1、S0-2、S0-3、S0-4、S0-5、S0-6、R1-1、R1-2、R1-3、R1-4、R1-5、R1-6、S1-1、S1-2、S1-3、S1-4、S1-5、S1-6、R6-1、R6-2、R6-3、R6-4、R6-5、R6-6、S6-1、S6-2、S6-3、S6-4、S6-5、S6-6。

1.3 代谢物提取

取 100 mg 液氮研磨的不同青稞叶片组织样本,加入 500 μL 含有体积分数 0.1% 甲酸的体积分数 80% 甲醇水溶液。涡旋混合后冰浴静置 5 min。以 15 000 r/min 在 4 ℃ 条件下离心 10 min,取上清液,并用质谱级水稀释。再次于 15 000 r/min、4 ℃ 条件下离心 10 min,取上清进行 LC-MS 上机检测。

1.4 LC-MS/MS 分析

采用高效液相色谱串联质谱 LC-MS/MS 进行代谢物分析。色谱条件:柱温 40 ℃,流速 0.2 mL/min。质谱条件:LIT 和三重四极杆扫描,采用 Analyst 1.6.3 软件控制运行正负两种离子模式。

1.5 数据分析

利用 Coumpound Discover 3.1 软件得到代谢物的定性定量结果。对 LC-MS 上机检测的结果进行谱图处理及数据库搜库,得到初步的代谢物定性定量结果,然后对数据进行质控,以保证数据结果的准确度和可靠性。接下来对代谢物进行多元统计分析,运用主成分分析(PCA)和偏最小二乘法判别分析(PLS-DA)对比 2 个品种受吡磺草胺胁迫后的组间差异,基于 PLS-DA 分析对检测到的所有代谢物进行定性和定量分析,设定阈值为 VIP>1.0,FC>1.5 或 FC<0.667 且 P<0.05,寻找差异代谢物,通过 KEGG 代谢通路综合差异代谢物分析。

2 结果与分析

2.1 青稞受胁迫后的反应

药后 1 d 敏感青稞(S)叶尖失绿变黄,部分叶尖出现枯萎;耐药青稞(R)与对照组之间没有明显差异。药后 6 d,敏感青稞植株枯黄萎蔫,耐药青稞叶尖部分变黄(图 1)。对株高和药害率进行方差分析(图 2),结果表明:药后 6 d 敏感青稞(S)株高显著低于耐药青稞(R),处理 1 d、6 d 敏感青稞(S)药害率显著高于耐药青稞(R)。

2.2 主成分分析(PCA)分析

2.2.1 主成分分析结果

主成分分析 PCA 是一种统计过程,为观察抗感样品之间和组内生物学重复间的变异度大小,可对样本进行初步的可视化分析。如图 3 所示,正负 2 种离子模式中第一主成分的贡献值分别达到了 20.86% 和 21.65%,在 2D-PCA 下 R0 和 S0、R1 和 S1、R6 和 S6、R0 和 R1、R0 和 R6 有明显分群趋势。这表明耐药青稞品种青 0306(R)和敏感青稞品种青 0160(S)代谢组成分有显著差别,具有足够的重复性,适合进行进一步评估。

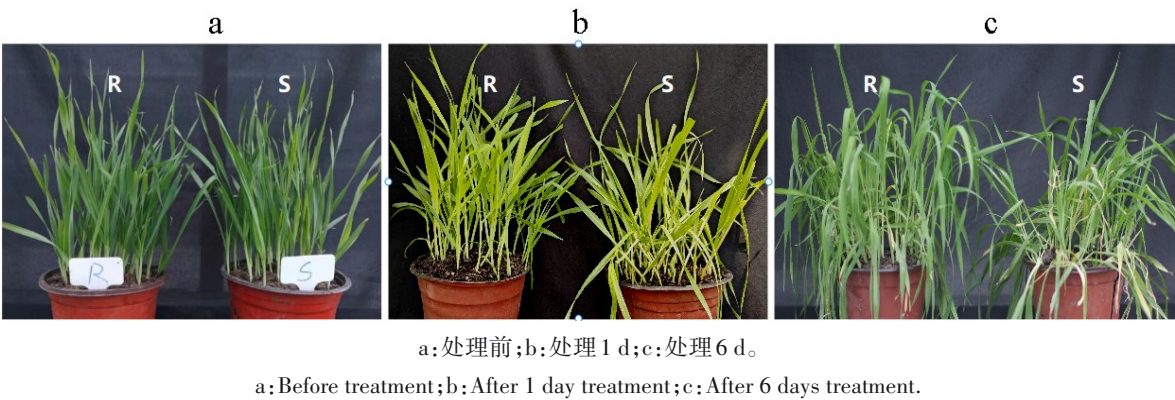


图 1 敏感、耐药青稞对啶磺草胺的响应

Fig.1 Response of sensitive and drug-resistant hulless barley to pyroxsulam

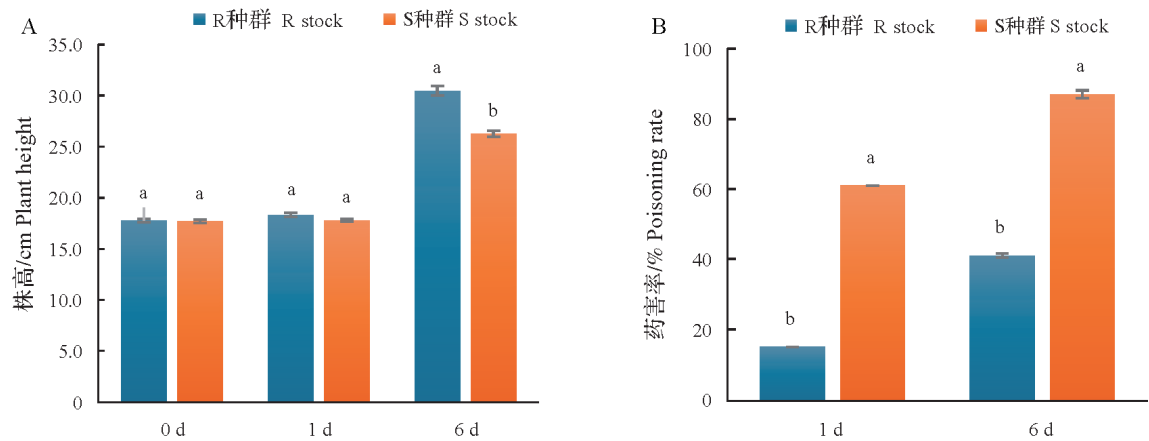
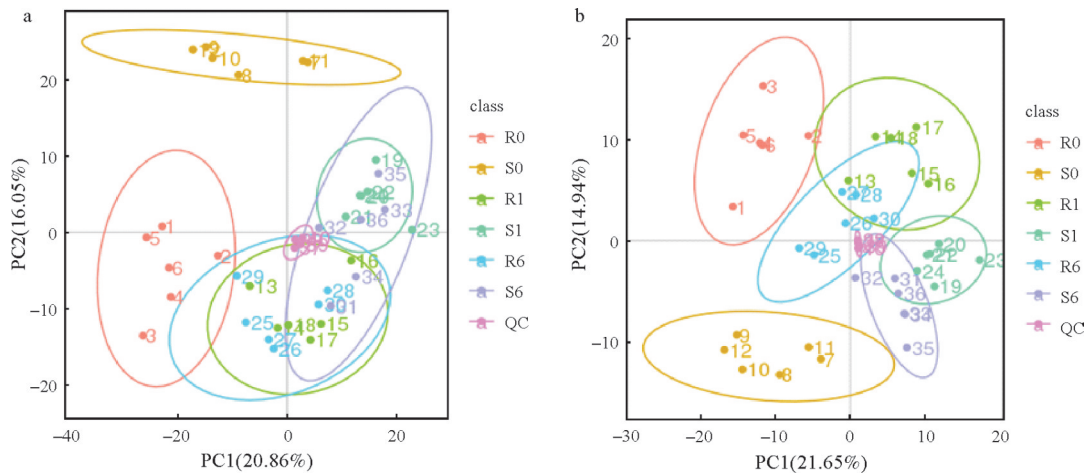


图 2 耐药、敏感青稞对啶磺草胺胁迫后株高(A)和药害率(B)的表型鉴定

Fig.2 Phenotypic characterisation of plant height(A)and poisoning rate(B)of resistant and sensitive barley after amisulpride stress

2.2.2 PLS-DA 分析

使用 PLS-DA 建立预测模型,并进行模型验证(图 4),建立 3 个比较组的 PLS-DA 模型,发现 PLS-DA 模型排列实验($n=200$)中左端任何一次随机排列产生的 R^2 、 Q^2 值, R^2 和 Q^2 越接近 1.00,表明模型越可靠,且均小于右端的原始数值,表明 PLS-DA 模型没有过拟合,能够有效用于对照组和处理组间的最大差异对比,可以进行后续差异代谢物筛选。



a: 正离子模式;b:负离子模式。
a: Positive ion mode;b: Negative ion mode.

图 3 主成分分析

Fig.3 Principal component analysis

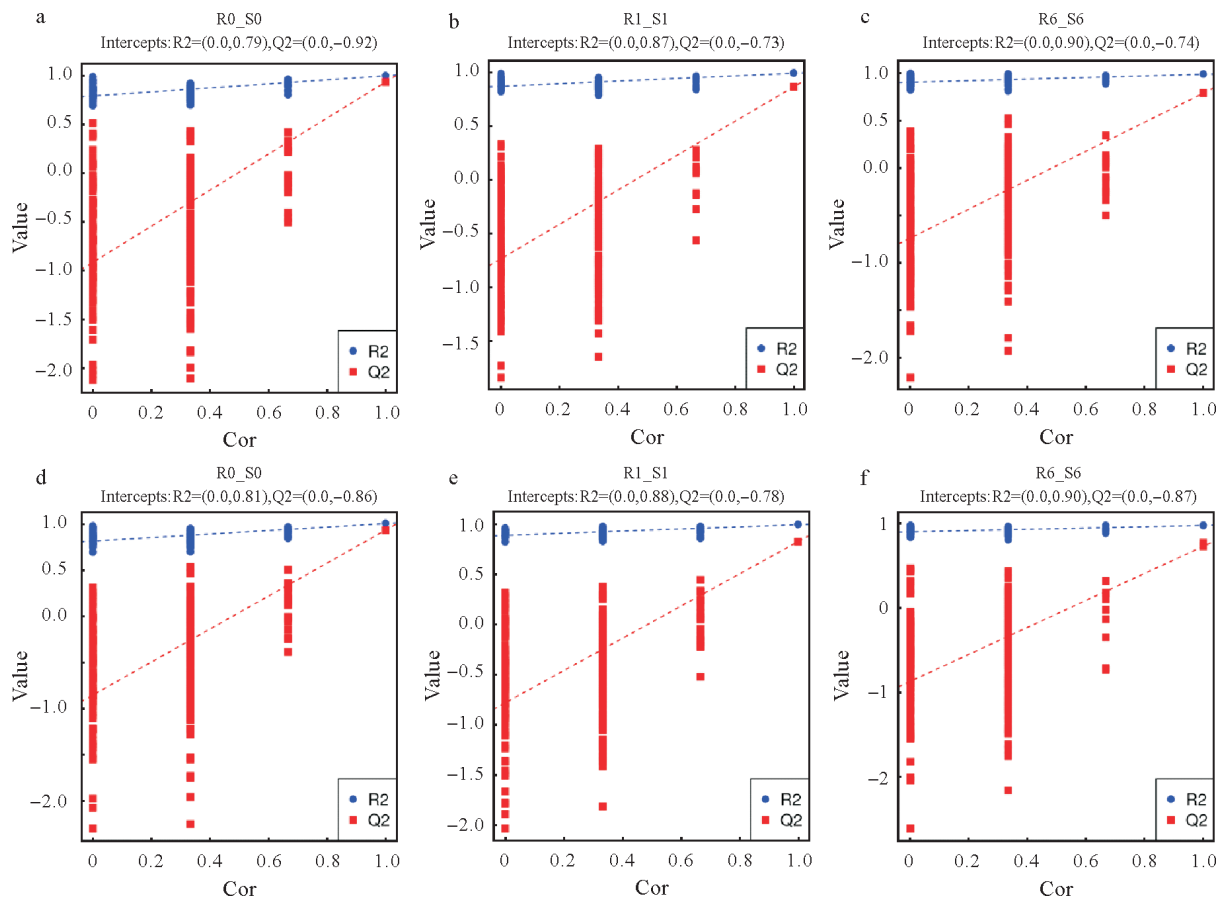


图4 PLS-DA 排序检验

Fig.4 PLS-DA sorting test

2.3 差异代谢物筛选

利用 PLS-DA 分析, 设定阈值为 $VIP>1.0$, $FC>1.5$ 或 $FC<0.667$ 且 $P<0.05$, 筛选出了 598 个差异代谢物。由表 2 可以看出, 在正离子模式下, 在施药 0, 1, 6 d 耐药青稞与敏感青稞相比, 上调的差异代谢物分别为 201、17 和 83 种; 在负离子模式下, 施药 0, 1, 6 d 时, 耐药青稞与敏感青稞相比, 上调的差异代谢物分别为 49、38 和 33 种。

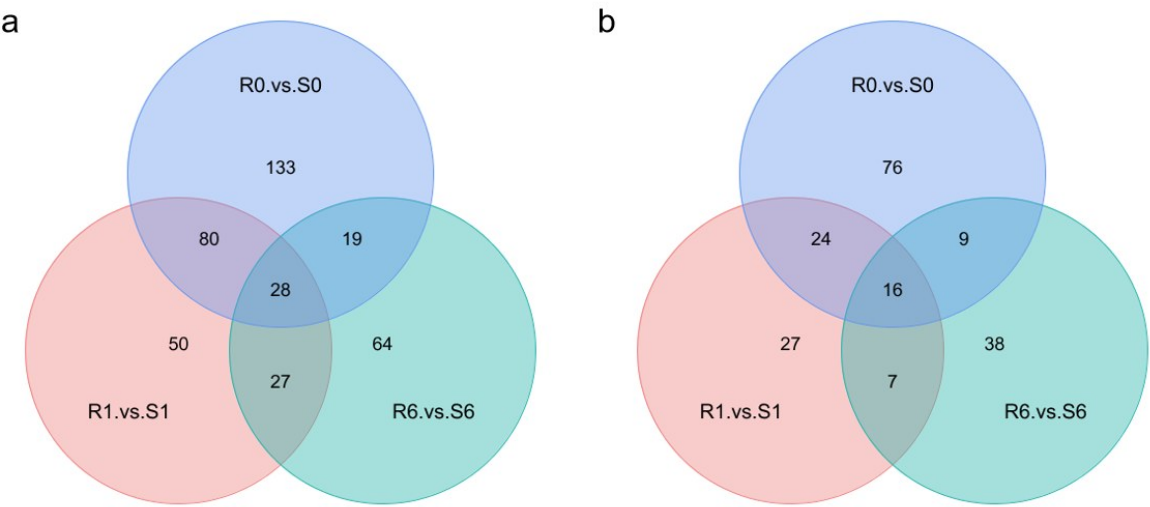
表 2 差异代谢物筛选

Tab.2 Screening of differential metabolites

比较样品对 Compared Samples		总代谢物数量 No. of total ident.	差异代谢物数量 No. of total sig.	上调代谢物数量 No. of sig. up	下调代谢物数量 No. of sig. down
正离子模式 Positive ion mode	R0.vs.S0_	837	260	201	59
	R1.vs.S1_	837	185	117	68
	R6.vs.S6_	837	138	83	55
负离子模式 Negative ion mode	R0.vs.S0_	386	125	49	76
	R1.vs.S1_	386	74	38	36
	R6.vs.S6_	386	70	33	37

Venn 分析(图 5)显示, 在正负离子模式下, 3 个时期共有的显著差异代谢物有 44 种。共有差异代谢物主要是脂质、黄酮类代谢物, 在各个组别间呈现出一致的上调或下调趋势。3 个时期有 10 种代谢物差异均达到极显著水平 ($P<0.01$), 由表 3 可以看出, 有 6 种差异代谢物在 3 个时期显著下调, 4 种代谢物上

调,其中能够在 KEGG 数据库中进行功能和分类注释的有 3 种,分别是 ecgonine methyl ester(芽子碱甲酯),4-pyridoxic acid(4-吡哆酸)和 gibberellin A7(赤霉素 A7)。



a: 正离子模式;b:负离子模式。
a: Positive ion mode in panel;b: Negative ion mode in panel.

图5 各组差异代谢 Venn 分析

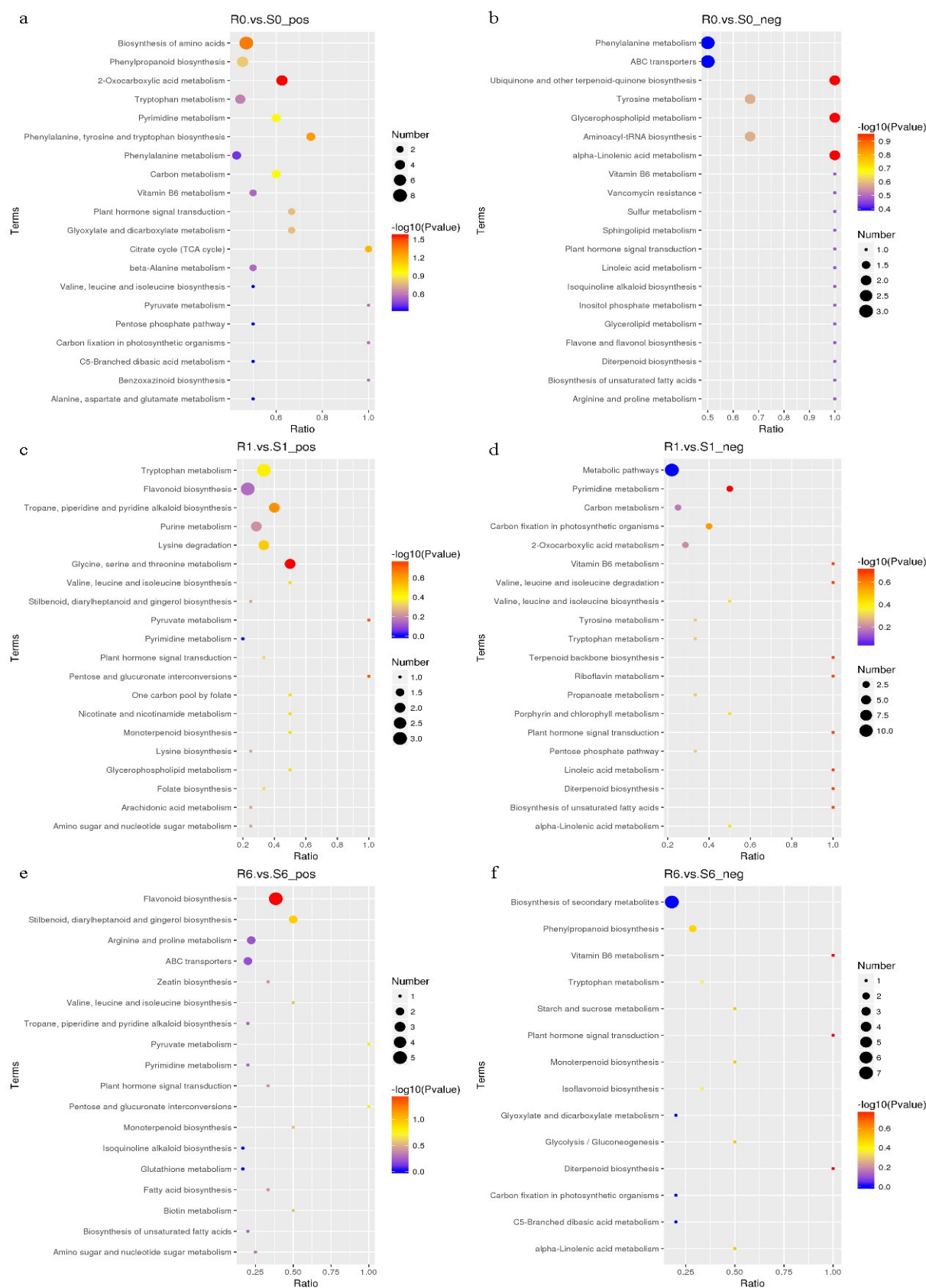
Fig.5 Differential metabolism Venn diagrams for each group

表3 R0vsS0 R1vsS1 R6vsS6 极显著水平(P<0.01)差异代谢物
Tab.3 R0vsS0 R1vsS1 R6vsS6 extremely significant level(P<0.01)differential metabolites

序号 Serial number	代谢物 Metabolite	指标 Norm	时期/d Phase		
			0	1	6
1	5,8-二羟基-10-甲基-5,8,9,10-四氢-2H-氧杂环己烷-2-酮	log2FC	-2.36	-2.35	-3.18
2	丙酰基肉毒碱	log2FC	-4.10	-3.70	-4.17
3	芽子碱甲酯	log2FC	-2.67	-2.94	-3.63
4	(2E)-3-(2-甲氧基-5-((2E)-3-苯基丙-2-烯酰)苯基)丙-2-烯酸	log2FC	1.06	1.31	1.60
5	4-癸基-3-羟基-5-氧代戊烯-2,3-二羧酸	log2FC	2.44	2.44	1.37
6	雌三醇	log2FC	1.23	1.43	1.29
7	斑螫素	log2FC	-0.59	-0.70	-0.62
8	异菝葜亭	log2FC	1.57	1.37	1.14
9	4-吡哆酸	log2FC	-1.61	-1.30	-1.03
10	赤霉素	log2FC	-4.67	-2.28	-1.73

2.4 KEGG 通路注释

利用 KEGG 数据库对筛选出的差异代谢物进行通路富集分析。结果表明,在 R0 vs S0 时期,差异代谢物富集代谢途径主要为 2-氧代羧酸代谢、碳代谢、嘧啶代谢、ABC 转运蛋白、氨基酸代谢、苯丙烷生物合成、苯丙氨酸生物合成、维生素 B6 代谢、泛醌和其他萜类醌生物合成、甘油磷脂代谢、氨酰基 tRNA 生物合成、α-亚麻酸代谢;在 R1 vs S1 时期,差异代谢物富集代谢途径主要为氨基酸代谢相关途径(色氨酸、赖氨酸、甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸)、类黄酮生物合成、托烷、哌啶和吡啶生物碱的生物合成、嘌呤代谢;在 R6 vs S6 时期,差异代谢物富集代谢途径主要为类黄酮生物合成、二苯乙烯类、二芳基庚烷类和银杏醇生物合成、精氨酸和脯氨酸代谢、ABC 转运蛋白,次级代谢物合成途径。3 组都有差异代谢物富集到了维生素 B6 代谢和氨基酸代谢相关途径,施用啶磺草胺的 R1 vs S1 和 R6 vs S6 组都富集到了类黄酮生物合成途径。



3个对照组(R0 vs S0, R1 vs S1, R6 vs S6)差异代谢物的KEGG富集图。R0与S0组(a、b)、R1与S1组(c、d)、R6与S6组(e、f)的KEGG途径。

KEGG enrichment plots of three control differential metabolites. KEGG pathways in R0 vs S0 groups(a, b), R1 vs S1 groups(c, d), and R6 vs S6 groups(e, f).

图6 KEGG富集分析

Fig.6 Analysis of KEGG enrichment bubble diagram

表 4 R0 vs S0 差异代谢物通路富集
Tab.4 Enrichment of R0 vs S0 differential metabolite pathway

正离子模式 Positive ionisation mode			负离子模式 Negative ion mode		
富集编号 Map ID	通路名称 Map title	显著性 <i>P</i> -value	富集编号 Map ID	通路名称 Map title	显著性 <i>P</i> -value
map01210	2-氧代羧酸代谢	0.02	map00360	苯基丙氨酸代谢	0.39
map01230	氨基酸的生物合成	0.04	map02010	ABC 转运体	0.39
map00400	苯丙氨酸、酪氨酸和色氨酸的生物合成	0.05	map00561	甘油脂代谢	0.33
map00240	嘧啶代谢	0.10	map00130	泛醌和其他萜类-醌的生物合成	0.11
map01200	碳代谢	0.10	map00564	甘油磷脂代谢	0.11
map00940	苯丙酮的生物合成	0.15	map00592	α-亚麻酸代谢	0.11
map04075	植物激素信号转导	0.16	map00350	酪氨酸代谢	0.26
map00380	色氨酸代谢	0.23	map00970	氨基酰-tRNA 的生物合成	0.26
map00750	维生素 B6 的代谢	0.27	map00330	精氨酸和脯氨酸代谢	0.33
map00360	苯丙氨酸代谢	0.37	map00562	肌醇磷酸盐代谢	0.33

表 5 R1 vs S1 差异代谢物通路富集
Tab.5 Enrichment of R1 vs S1 differential metabolite pathway

正离子模式 Positive ionisation mode			负离子模式 Negative ion mode		
富集编号 Map ID	通路名称 Map title	显著性 <i>P</i> -value	富集编号 Map ID	通路名称 Map title	显著性 <i>P</i> -value
map00941	类黄酮生物合成	0.71	map01100	代谢途径	0.95
map00380	色氨酸代谢	0.37	map01200	碳代谢	0.67
map00230	嘌呤代谢	0.61	map01210	2-氧代羧酸代谢	0.63
map00310	赖氨酸降解	0.31	map00710	光合生物的碳固定	0.28
map00960	丙烷、哌啶和吡啶生物碱的生物合成	0.23	map00240	嘧啶代谢	0.19
map00260	甘氨酸、丝氨酸和苏氨酸代谢	0.15	map00030	磷酸戊糖途径	0.51
map00300	赖氨酸的生物合成	0.56	map00350	酪氨酸代谢	0.51
map00520	氨基酸和核苷酸糖代谢	0.56	map00380	色氨酸代谢	0.51
map00590	花生四烯酸代谢	0.56	map00640	丙酸代谢	0.51
map00945	芪类、二芳基庚烷类和姜酚的生物合成	0.56	map00290	缬氨酸、亮氨酸和异亮氨酸的生物合成	0.37

表 6 R6 vs S6 差异代谢物通路富集
Tab.6 Enrichment of R6 vs S6 differential metabolite pathway

正离子模式 Positive ionisation mode			负离子模式 Negative ion mode		
富集编号 Map ID	通路名称 Map title	显著性 <i>P</i> -value	富集编号 Map ID	通路名称 Map title	显著性 <i>P</i> -value
map00941	类黄酮类化合物的生物合成	0.03	map01110	次级代谢物的生物合成	1.00
map02010	ABC 转运体	0.65	map00940	苯丙氨酸酯的生物合成	0.34
map00330	精氨酸和脯氨酸代谢	0.63	map00630	乙醛酸和二羧酸代谢	1.00
map00950	异喹啉生物碱的生物合成	1.00	map00660	C5-支链二元酸代谢	1.00
map00480	谷胱甘肽代谢	1.00	map00710	光合生物的碳固定	1.00
map01040	不饱和脂肪酸的生物合成	0.57	map00380	色氨酸代谢	0.43
map00960	丙烷、哌啶和吡啶生物碱的生物合成	0.57	map00943	异黄酮类生物合成	0.43
map00240	嘧啶代谢	0.57	map00010	糖酵解/糖元生成	0.31
map00945	二苯乙烯类、二芳基庚烷类和姜酚的生物合成	0.11	map00500	淀粉和蔗糖代谢	0.31
map00520	氨基酸和核苷酸糖代谢	0.49	map00592	α-亚麻酸代谢	0.31

3 讨论与结论

植物在受到逆境胁迫时,会通过调节代谢网络刺激产生特殊代谢物,因此研究作物逆境下的代谢物表达水平是了解作物抗逆机制的良好途径^[16]。

在啶磺草胺胁迫下,植物试图通过产生大量与应激相关的内源代谢物来维持细胞稳态,这些代谢物有助于减轻应激胁迫。不同青稞品种在啶磺草胺胁迫后的不同发病阶段产生了1 223个显著差异代谢物,包括氨基酸及其衍生物、黄酮、脂质、萜类^[17]等代谢物,其中所有阶段共有44种显著差异代谢物,分析发现这些代谢物在青稞响应啶磺草胺胁迫中有重要作用,其中有28种代谢物上调,15种代谢物下调,分析原因可能是大量抗胁迫相关代谢物含量发生变化,有助于青稞抵抗啶磺草胺胁迫。

在3个时期中,达到极显著水平的代谢物可以作为代谢标志物。据报道,异莰萜亭具有良好的抗氧化、抗炎、抗癌和抗病毒等活性^[18-21]。本研究发现,在R1 vs S1时期,异莰萜亭的变化倍数为1.37,在R6 vs S6时期,变化倍数为1.14,说明在啶磺草胺胁迫后,耐药青稞品种通过催化代谢异莰萜亭以增强其抗性。gibberellin A7(赤霉素A7)负责促进植物的生长和发育,其作为植物代谢物、细菌代谢物和小鼠代谢物发挥作用。颜方贵等^[22]研究表明,GA7可促进茎的生长,诱导种子休眠而不影响胚轴,这样就不会影响植物的抗倒伏性,同时表明GA7可强烈抑制花芽的形成。4-pyridoxic acid(4-吡哆酸)是维生素B6的最终代谢产物^[23]。B族维生素具有调节体内糖、蛋白质代谢、脂肪的作用^[24],人体内缺少维生素B6会导致神经和心理障碍^[25],同时B族维生素能够帮助消化吸收和肝脏解毒,还能消除疲劳缓解压力^[26]。本研究发现,在R1 vs S1时期,gibberellin A7(赤霉素A7)、4-pyridoxic acid(4-吡哆酸)的变化倍数分别为-2.94和-1.30,在R6 vs S6时期,变化倍数为-3.63和-1.03,说明在啶磺草胺胁迫后,耐药青稞品种通过抑制赤霉素A7的合成及维生素B6的代谢以增强其抗性。

本试验通过对比代谢通路发现,喷施了啶磺草胺的青稞叶片,氨基酸的生物合成在R0与S0阶段显著富集。氨基酸是生物体内所有蛋白质的组成部分,在化合物生物合成、信号传递、应激反应以及植物胁迫响应中发挥作用^[27]。本研究结果表明,2个品种差异代谢物中共检测到了L-苯丙氨酸等8种氨基酸。氨基酸的正常代谢保障了植物完成其生命活动^[28],氨基酸作为蛋白质的结构成分,参与植物激素前体的合成,在调节植物应对生物胁迫中也可能具有重要作用^[29],除了作为蛋白质组分的作用外,氨基酸还参与多种细胞反应,因此它们影响许多生理过程,如植物生长发育、代谢能量或氧化还原能力的产生,以及对非生物和生物胁迫的抵抗力。此外,幼苗的能量需求必须由氨基酸氧化和其他存储化合物(如脂肪酸和淀粉)的降解来满足,直到光合系统完全发挥作用^[30]。类黄酮生物合成在R1与S1阶段,R6与S6阶段均显著,表明黄酮类化合物有着非常重要的作用,类黄酮是植物抵御生物与非生物胁迫的特有次生代谢物质,类黄酮通路合成基因在植物应对胁迫中发挥重要作用^[31]。黄酮类化合物同时具有抗氧化和清除自由基作用^[32],以及抗癌、抗菌等功效,在医药食品等领域都有着利用价值^[33],其在抗肺癌、肝癌等方面的作用均得到了证实^[34]。本研究结果表明,2个品种的差异代谢物中共检测到了高良姜素、柚皮苷查尔酮、橙皮素等7种黄酮类物质,其中高良姜素具有抗炎、神经保护、降血糖和抗高血压等作用;橙皮素是柑桔属植物中普遍存在的一种类黄酮物质,有研究^[35]发现橙皮素具有抗氧化、抗癌、抗肿瘤、保护神经系统以及调节机体免疫等多种作用。

耐药品种青0306在短期和长期观察中均展现了较强的啶磺草胺耐受性,通过代谢组学分析,鉴定出了多个与啶磺草胺耐药性密切相关的差异代谢物,筛选出了598个差异代谢物,其中氨基酸代谢、2-氧代羧酸代谢、苯丙烷生物合成、类黄酮生物合成、维生素B6代谢等重要代谢通路。其中,类黄酮生物合成途径在啶磺草胺处理后的多个时间段均被显著富集,提示该途径在青稞对啶磺草胺耐药性形成过程中可能起着关键作用。

参考文献 References:

[1] 马紫朝.青稞秸秆基活性炭的制备及其对水中Cu²⁺吸附特性的研究[J].甘肃科学学报,2024,36(1):58-62.

MA Z Z.Preparation of barley straw-based activated carbon and its adsorption characteristics on Cu²⁺ in water[J].Gansu journal of science,2024,36(1):58-62.

- [2] 康胜华,赵珂,侯璐.青稞条纹病原菌遗传多样性及其致病性差异分析[J].分子植物育种,2024,22(17):5725-5735.
KANG S H,ZHAO K,HOU L.Genetic diversity of barley stripe pathogens and analysis of differences in their pathogenicity [J].Molecular plant breeding,2024,22(17):5725-5735.
- [3] 吕银花.高海拔地区青稞田间主要杂草及其防除[J].中国农业信息,2014(24):99-100.
LYU Y H.Main weeds in high altitude barley fields and their prevention and control[J].China agricultural informatics,2014 (24):99-100.
- [4] 闫栋,罗振华,胡有良,等.不同除草剂对青稞田野燕麦的防除及对青稞生长的影响[J].生物技术通报,2017,33(9):166-171.
YAN D,LUO Z H,HU Y L,et al.Prevention and control of wild oats in barley fields by different herbicides and effects on barley growth[J].Biotechnology bulletin,2017,33(9):166-171.
- [5] 周兰兰,朱君,桑安平,等.高海拔区青稞田除草剂组合筛选试验[J].甘肃农业科技,2022,53(8):88-92.
ZHOU L L,ZHU J,SANG A P,et al.Screening test of herbicide combinations in high altitude barley fields[J].Gansu agricultural science and technology,2022,53(8):88-92.
- [6] 贾娟琪,李先德.青海省青稞产业发展现状、问题和政策建议[J].中国食物与营养,2016,22(11):21-24.
JIA J Q,LI X D.Status quo,problems and policy suggestions for the development of barley industry in Qinghai Province[J]. Food and nutrition in China,2016,22(11):21-24.
- [7] 李亚东,贺双,田笑明,等.啶磺草胺对不同品种小麦生长发育的影响[J].新疆农业科学,2017,54(4):682-693.
LI Y D,HE S,TIAN X M,et al.Effects of amisulpride on the growth and development of different varieties of wheat[J].Xinjiang agricultural science,2017,54(4):682-693.
- [8] 罗思荃,曹轩,刘乐,等.啶磺草胺与双氟磺草胺协同防除冬小麦田杂草效果及对小麦产量的影响[J].杂草学报,2022,40(1):69-76.
LUO S Q,CAO X,LIU L,et al.Effect of amidosulfuron and diflufenzuron in synergistic control of weeds in winter wheat fields and its effect on wheat yield[J].Weed journal,2022,40(1):69-76.
- [9] 冯雨娟.日本看麦娘(*Alopecurus japonicus*)对啶磺草胺的抗性研究[D].南京:南京农业大学,2016.
FENG Y J.Resistance study of Japanese look-alike(*Alopecurus japonicus*)to amidosulfanilamide [D].Nanjing:Nanjing Agricultural University,2016.
- [10] 袁立兵,浑之英,耿亚玲,等.啶磺草胺对河北省不同品种小麦的安全性[J].中国植保导刊,2018,38(7):65-67.
YUAN L B,HUN Z Y,GENG Y L,et al.Safety of aminosulfuron on different varieties of wheat in Hebei Province[J].China plant protection,2018,38(7):65-67.
- [11] 董雪.不同小麦品种对除草剂啶磺草胺耐药性差异研究[D].石河子:石河子大学,2014.
DONG X.Study on differences in herbicide resistance to amisulpride in different wheat cultivars[D].Shihezi:Shihezi University,2014.
- [12] 张宇翔,朱亮,魏有海.不同青稞品种对7.5%啶磺草胺的耐药性分析[J].青海大学学报,2022,40(2):14-19.
ZHANG Y X,ZHU L,WEI Y H.Analysis of resistance of different barley varieties to 7.5% aminosulfuron[J].Journal of Qinghai university,2022,40(2):14-19.
- [13] 翁华.7.5%啶磺草胺水分散粒剂对小麦和青稞田杂草的防效研究[J].现代农业科技,2024(3):81-83.
WENG H.Efficacy of 7.5% aminosulfuron-methyl water-dispersible granules against weeds in wheat and barley fields[J]. Modern agricultural science and technology,2024(3):81-83.
- [14] 裴涛.日本看麦娘(*Alopecurus japonicas*)对啶磺草胺的抗性研究[D].南京:南京农业大学,2015.
PEI T.Studies on the resistance of Japanese look-alike(*Alopecurus japonicas*)to amidosulfamuron[D].Nanjing:Nanjing Agricultural University,2015.
- [15] 陈敏菊,孙喜云,袁海波,等.高粱育种田除草剂的筛选[J].中国农学通报,2021,37(18):159-164.
CHEN M J,SUN X Y,YUAN H B,et al.Screening of herbicides in sorghum breeding fields[J].Chinese agronomy bulletin, 2021,37(18):159-164.
- [16] 郭凤丹,王兴军,侯蕾,等.植物代谢组学研究进展[J].山东农业科学,2017,49(12):154-162.
GUO F D,WANG X J,HOU L,et al.Progress of plant metabolomics research[J].Shandong agricultural sciences,2017,49 (12):154-162.
- [17] 刘少华,赵希胜,杨晴,等.烟草单萜合酶基因NtTPS2的克隆及功能鉴定[J].生物技术通报,2021,37(9):132-141.
LIU S H,ZHAO X S,YANG Q,et al.Cloning and functional characterisation of tobacco monoterpene synthase gene NtTPS2 [J].Biotechnology bulletin,2021,37(9):132-141.

- [18] BAI X L, PAN R, LI M Z, et al. HPLC profile of Longan (cv. Shixia) pericarp-sourced phenolics and their antioxidant and cytotoxic effects[J]. *Molecules*, 2019, 24(3): 619.
- [19] SHIXIN D, PALU K, WEST B J, et al. Lipoxygenase inhibitory constituents of the fruits of noni (*Morinda citrifolia*) collected in Tahiti[J]. *Journal of natural products*, 2007, 70(5): 859-62.
- [20] ZHAO D D, ZHAO Q S, LIU L, et al. Compounds from *Dryopteris fragrans* (L.) Schott with cytotoxic activity[J]. *Molecules*, 2014, 19(3): 3345-3355.
- [21] LI H B, ZHOU C X, PAN Y X, et al. Evaluation of antiviral activity of compounds isolated from *Ranunculus sieboldii* and *Ranunculus sceleratus*[J]. *Planta medica*, 2005, 71(12): 1128-33.
- [22] 颜方贵, 秦杰, 何增国, 等. 赤霉素 A4、A7 的研究进展[J]. *微生物学通报*, 1994(3): 163-167.
YAN F G, QIN J, HE Z G, et al. Progress in the study of gibberellins A4 and A7[J]. *Microbiology China*, 1994(3): 163-167.
- [23] MIDTTUN O, HUSTAD S, SOLHEIM E, et al. Multianalyte quantification of vitamin B6 and B2 species in the nanomolar range in human plasma by liquid chromatography-tandem mass spectrometry[J]. *Clinical chemistry*, 2005, 51(7): 1206-16.
- [24] 魏艳. 隆子黑青稞发芽过程中营养组分的变化及其分子机理研究[D]. 成都: 成都大学, 2023.
WEI Y. Changes of nutrient components during germination of black barley in Longzi and its molecular mechanism [D]. Chengdu: Chengdu University, 2023.
- [25] 梁寒峭, 李金霞, 陈建国, 等. 黑青稞营养成分的检测与分析[J]. *食品与发酵工业*, 2016, 42(1): 180-182.
LIANG H Q, LI J X, CHEN J G, et al. Detection and analysis of nutrient composition of black barley[J]. *Food and fermentation industries*, 2016, 42(1): 180-182.
- [26] 崇禾萌, 张亚男, 马欣雨, 等. B族维生素与遗传代谢病防治[J]. *中国实用儿科杂志*, 2023, 38(10): 731-735.
CHONG H M, ZHANG Y N, MA X Y, et al. B vitamins and the prevention and treatment of genetic metabolic diseases[J]. *Chinese journal of practical pediatrics*, 2023, 38(10): 731-735.
- [27] LIMA A D, RODRIGUES I D S D, GIMILIANI C L, et al. Amino acid and carbohydrate metabolism are coordinated to maintain energetic balance during drought in sugarcane[J]. *International journal of molecular sciences*, 2020, 21(23): 9124.
- [28] 宋奇超, 曹凤秋, 巩元勇, 等. 高等植物氨基酸吸收与转运及生物学功能的研究进展[J]. *植物营养与肥料学报*, 2012, 18(6): 1507-1517.
SONG Q C, CAO F Q, GONG Y Y, et al. Progress in the study of amino acid uptake and transport and biological functions in higher plants[J]. *Journal of plant nutrition and fertilizers*, 2012, 18(6): 1507-1517.
- [29] 安启源, 程洪森, 孙会杰, 等. 基于代谢组揭示蒴腐病对芝麻蒴果成分的影响[J]. *微生物学通报*, 2025, 52(3): 1206-1218.
AN Q Y, CHENG H S, SUN H J, et al. Metabolome-based revelation of the effect of capsule rot on capsule composition in sesame[J]. *Microbiology China*, 2025, 52(3): 1206-1218.
- [30] GALILI G, AVIN-WITTENBERG T, ANGELOVICI R, et al. The role of photosynthesis and amino acid metabolism in the energy status during seed development[J]. *Frontiers in plant science*, 2014, 5: 447.
- [31] 耿越, 陈青, 梁晓, 等. 类黄酮合成通路介导的木薯对木薯绵粉蚜的防御机理[J]. *热带作物学报*, 2023, 44(12): 2449-2460.
GENG Y, CHEN Q, LIANG X, et al. Flavonoid synthesis pathway-mediated defence mechanism of cassava against cassava mealybug[J]. *Chinese journal of tropical crops*, 2023, 44(12): 2449-2460.
- [32] 杨丽霞, 姜良恩, 王志程, 等. 中草药黄酮类化合物防治糖尿病肾病的实验研究进展[J]. *中国实验方剂学杂志*, 2015, 21(5): 230-234.
YANG L X, JIANG L E, WANG Z C, et al. Progress of experimental research on herbal flavonoids against diabetic nephropathy[J]. *Chinese journal of experimental traditional medical formulae*, 2015, 21(5): 230-234.
- [33] 裴凌鹏, 惠伯棣, 金宗濂, 等. 黄酮类化合物的生理活性及其制备技术研究进展[J]. *食品科学*, 2004(2): 203-207.
PEI L P, HUI B D, JIN Z L, et al. Progress of physiological activities of flavonoids and their preparation technology[J]. *Food science*, 2004(2): 203-207.
- [34] 杨楠, 贾晓斌, 张振海, 等. 黄酮类化合物抗肿瘤活性及机制研究进展[J]. *中国中药杂志*, 2015, 40(3): 373-381.
YANG N, JIA X B, ZHANG Z H, et al. Progress of anti-tumour activity and mechanism of flavonoids[J]. *China journal of Chinese materia medica*, 2015, 40(3): 373-381.
- [35] 季阿芳, 王斯琦, 蒋瑜, 等. 橙皮素对 mRNA 疫苗的免疫增强作用及其机制研究[J]. *肿瘤预防与治疗*, 2024, 37(7): 555-562.
JI A F, WANG S Q, JIANG Y, et al. Study on the immune-enhancing effect of hesperidin on mRNA vaccines and its mechanism[J]. *Journal of cancer control and treatment*, 2024, 37(7): 555-562.