

DOI: 10.11686/cyxb2025028

http://cyxb.magtech.com.cn

胡泽龙, 梁国玲, 刘文辉, 等. 两种粒色燕麦籽粒色素与光合特性动态变化. 草业学报, 2025, 34(12): 145—156.

HU Ze-long, LIANG Guo-ling, LIU Wen-hui, *et al.* Dynamic changes in pigment contents and photosynthetic characteristics of grains of black-grained and yellow-grained oat (*Avena sativa*). Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(12): 145—156.

## 两种粒色燕麦籽粒色素与光合特性动态变化

胡泽龙<sup>1,2</sup>, 梁国玲<sup>1,2\*</sup>, 刘文辉<sup>1,2</sup>, 王文虎<sup>1,2</sup>

(1. 青海大学畜牧兽医科学院, 青海 西宁 810016; 2. 青海省青藏高原优良牧草种质资源利用重点实验室, 青海 西宁 810016)

**摘要:**为明确两种粒色燕麦光合特性与色素含量变化在籽粒发育过程中的差异,本研究对黑色和黄色籽粒燕麦抽穗至成熟阶段的光合特性、光合色素、花色苷、黑色素及花色苷合成相关酶的动态变化进行研究和分析。结果表明,两种粒色燕麦籽粒颜色显著分化,抽穗后20 d起,黄色籽粒燕麦籽粒逐渐转为黄色,而黑色籽粒燕麦籽粒则转为黑色,其表型变化与花色苷和黑色素积累规律高度吻合;黄色籽粒燕麦在发育中期(抽穗后20~30 d),光合色素含量及净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )均极显著高于黑色籽粒( $P<0.01$ ),但开花期和乳熟期 $P_n$ 日变化呈双峰型,存在明显“光合午休”现象;而黑色籽粒燕麦自抽穗后15 d起花色苷与黑色素含量持续积累,至成熟期分别较黄色籽粒燕麦高83.96%和39.8倍,且其 $P_n$ 日变化呈单峰型,无光抑制现象。结构方程模型显示,籽粒颜色对净光合速率综合影响最大,光合色素正向影响光合速率,花色苷和黑色素负向影响光合速率。本研究可为培育适应性强、光合效率高的燕麦新品种提供科学依据。

**关键词:**燕麦;籽粒;光合特性;色素;光抑制;光保护

## Dynamic changes in pigment contents and photosynthetic characteristics of grains of black-grained and yellow-grained oat (*Avena sativa*)

HU Ze-long<sup>1,2</sup>, LIANG Guo-ling<sup>1,2\*</sup>, LIU Wen-hui<sup>1,2</sup>, WANG Wen-hu<sup>1,2</sup>

1. College of Animal Husbandry and Veterinary Medicine, Qinghai University, Xining 810016, China; 2. Key Laboratory of Superior Forage Germplasm in the Qinghai-Tibetan Plateau, Xining 810016, China

**Abstract:** The aim of this work was to analyze and compare the changes in photosynthetic characteristics and pigment contents in grains between black-grained and yellow-grained oat (*Avena sativa*) during grain development. We monitored the dynamic changes in photosynthetic traits and the contents of photosynthetic pigments, anthocyanins, and melanin, as well as the activities of anthocyanin-synthesizing enzymes, in grains of black-grained and yellow-grained oat from heading to maturity. The results show that the lemma colors of the two oat types significantly diverged during development. Starting from 20 days after heading, the lemma of yellow-grained oats gradually turned yellow, while that of black-grained oats turned black. These patterns of color development were highly consistent with the accumulation patterns of anthocyanins and melanin. During the mid-development stage (20—30 days after heading), compared with black-grained oats, the yellow-grained oats had significantly higher ( $P<0.01$ ) contents of photosynthetic pigments and higher net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance, and transpiration rate. However, at the flowering and milky ripening stages, the daily  $P_n$  of yellow-grained oats showed a bimodal

收稿日期:2025-01-21;改回日期:2025-03-27

基金项目:青燕2号燕麦新品种繁育与示范(2023-NK=155)和国家牧草产业技术体系海北综合试验站(CARS-34)资助。

作者简介:胡泽龙(1998—),男,江西新余人,硕士。E-mail: 2452234055@qq.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: qhliangguoling@163.com

pattern with a distinct “midday depression” phenomenon. In contrast, black-grained oat grains began to accumulate anthocyanins and melanin continuously from 15 days after heading. By maturity, the anthocyanin and melanin contents of black-grained oats were 83.96% higher and 39.8-times higher, respectively, than those of yellow-grained oats. In black-grained oats, the daily pattern of  $P_n$  was unimodal without photoinhibition. Structural equation modeling indicated that grain color had the greatest comprehensive impact on  $P_n$ , with photosynthetic pigments positively affecting the photosynthetic rate and anthocyanins and melanin negatively affecting it. The results of this study provide a scientific basis for breeding new oat varieties with strong adaptability and high photosynthetic efficiency.

**Key words:** oat; palea; photosynthetic characteristics; pigment; photoinhibition; photoprotection

燕麦(*Avena sativa*)为一年生禾本科作物,依据稃片的有无分为皮燕麦和裸燕麦(*Avena nuda*)两大类<sup>[1]</sup>。稃片是禾本科植物花和种子器官的外部保护结构,由外稃和内稃组成,是禾本科植物中一种独特的花器官,大部分稃片含有光合色素,属光合组织<sup>[2]</sup>。禾谷类作物的研究显示,穗部的稃片、颖片和芒等非叶绿色器官光合作用对籽粒重量的相对贡献为10%~76%<sup>[3-4]</sup>;李秀菊等<sup>[5]</sup>研究显示,稃片光合对籽粒发育具有重要影响。燕麦的稃片不仅在籽粒发育过程中起到保护作用,作为最接近籽粒的非叶绿色器官还参与了光合作用和营养物质的积累<sup>[6]</sup>,特别是在籽粒发育的关键时期,稃片的光合功能尤为重要<sup>[7]</sup>。Wojtacki等<sup>[8]</sup>研究表明在相同处理下,无稃片的燕麦较有稃片的种子产量低28.7%。

籽粒颜色是人类和自然选择的重要农艺性状之一,在农业生产中具有显著意义。研究表明,籽粒颜色与籽粒品质、产量及环境适应性等特性密切相关<sup>[9-10]</sup>。栽培皮燕麦的籽粒颜色因品种和种植区域的影响,差异很大,呈多样性,但以黄色和黑色为主<sup>[11]</sup>。植物表型颜色的时空差异本质上是色素代谢动态调控的结果<sup>[12]</sup>。稃片的颜色变化不仅影响着籽粒的外观,还与光合色素(叶绿素、类胡萝卜素)的消长相关,并涉及保护性色素(花色苷、黑色素)的代谢调控,这些色素的含量和分布对籽粒的光合作用有着重要影响<sup>[13]</sup>。研究表明,在一定范围内,叶绿素含量和光合效率成正比<sup>[14]</sup>。花色苷和黑色素等植物色素不仅赋予植物多样的颜色,还具有保护光合作用免受强光伤害的功能,它们能够吸收过量的光能,减少光合作用中的光抑制现象,从而保护植物免受光伤害,进而影响其光合效率<sup>[15]</sup>。在燕麦籽粒的发育过程中,稃片中的色素和相关合成酶的动态变化对籽粒的光合作用具有重要影响<sup>[16]</sup>。研究不同粒色燕麦稃片的色素含量和光合效率对提高籽粒产量和提供新的品质性状的影响具有重要意义。而以往对稃片发育的研究多集中在形态和结构变化上,很少有研究关注稃片的颜色变化<sup>[17-18]</sup>。然而,现有研究多聚焦于叶片光合特性,对禾本科作物非叶绿色器官(如稃片)的色素代谢与光合功能协同机制仍缺乏系统解析,尤其不同粒色燕麦在发育过程中稃片光合特性日变化规律及光保护策略的差异性尚未明晰。

基于此,本研究以黄色和黑色籽粒燕麦为对象,通过分析籽粒发育过程中稃片光合特性、色素含量及相关合成酶的动态变化,解析粒色差异对光合功能及光保护策略的影响机制,旨在为高光效燕麦品种选育提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

以青海省目前推广应用的4个燕麦品种为供试材料,其中林纳(LENA, LN)、青引2号(Qingyin No. 2, qy2)2个品种为黄色籽粒,青海444(Qinghai 444, 444)、青燕2号(Qingyan No. 2, QY2)2个品种为黑色籽粒。上述材料均由青海大学畜牧兽医科学院提供。

### 1.2 试验设计

试验地点位于青海省畜牧兽医科学院温室外(36°41'44" N, 101°45'28" E),海拔2295 m。采用盆栽试验,盆高30 cm,内径28 cm,每盆定苗10株,9个重复,共36盆,使用营养土种植,2024年5月12日播种。抽穗期每个品种选择长势均匀、抽穗长度基本一致的60个主穗进行标记。自抽穗后每隔5 d取样一次,直至完熟,测定燕麦穗中部第3轮层籽粒光合特性、色素及其相关合成酶动态变化;在燕麦抽穗期、开花期和乳熟期测定光合特性日

变化。

### 1.3 试验方法

参照童长春等<sup>[19]</sup>的方法,用 95% 乙醇进行浸提,用紫外可见分光光度计(UV-2700,日本)分别测定 663、646、633 和 470 nm 波长下的吸光度(optical density, OD)。叶绿素 a(chlorophyll a, chl a)、叶绿素 b(chlorophyll b, chl b)、总叶绿素(total chlorophyll, TC)和类胡萝卜素(carotenoid, Car)含量( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  FW)使用以下公式计算。

$$\text{chl a} = 12.21 \times \text{OD}_{633} - 2.81 \times \text{OD}_{646}$$

$$\text{chl b} = 20.13 \times \text{OD}_{646} - 5.03 \times \text{OD}_{663}$$

$$\text{TC} = \text{chl a} + \text{chl b}$$

$$\text{Car} = (1000 \times \text{OD}_{470} - 3.27 \times \text{chl a} - 104 \times \text{chl b}) / 229$$

使用苏州梦犀生物医药科技有限公司试剂盒测定花色苷含量;使用凡科维 ELISA 试剂盒测定苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)、类黄酮 3-羟化酶(flavanone 3-hydroxylase, F3'H)、花青素合成酶(anthocyanidin synthase, ANS)和类黄酮糖基转移酶(UDP-glycosyltransferase, UFGT)活性。

参照碱溶酸沉法<sup>[20]</sup>,将测定过花色苷含量的稃片残渣 0.5 g 加入 5 mL 2% NaOH 中,水浴 100 °C 加热 1 h,直至材料完全变白,15 min 旋转 1 次,10000  $\text{r}\cdot\text{min}^{-1}$  下离心 10 min,吸取上清液 0.3 mL 后定容至 5 mL,离心后使用分光光度计(UV-1200,中国)测量吸光度,设置波长为 290 nm,测定提取液的吸光度(OD),以  $\text{OD}_{290}$  为 1 个单位表示黑色素值。

在晴朗天气条件下,于上午 9:00—11:00 使用 Li-6800 光合仪(Li-Cor,美国)测定籽粒的净光合速率(net photosynthetic rate,  $P_n$ )、气孔导度(stomatal conductance,  $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度(intercellular carbondioxide concentration,  $C_i$ )和蒸腾速率(transpiration rate,  $T_r$ );日光合特性测定时间分别为 7:00、10:00、13:00、16:00 和 19:00。

### 1.4 数据统计分析

利用 Excel 2019 进行数据初步整理。采用 SPSS 26.0 对不同粒色燕麦品种籽粒颜色值和功能营养成分的数据进行正态性检验(Kolmogorov-Smirnov test)和方差齐性检验(Levene's test),对同一指标不同粒色组间在 0.05 水平上进行方差分析。采用 R 4.4.2“Random Forest”数据包构建随机森林模型(random forest classification model),分别用“rfUtilities”和“rfPermute”数据包评估模型和各变量的显著性。基于随机森林模型结果,选取对净光合速率具有显著影响的变量构建结构方程模型(structural equation model, SEM)。采用 Origin 2022 软件绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 两种粒色燕麦稃片颜色动态变化

两种不同粒色燕麦稃片在抽穗到籽粒成熟的发育过程中,颜色变化表现出明显差异(图 1)。结果表明,两种粒色燕麦的稃片在抽穗后的 0~20 d 内均呈浅绿色或绿色;在抽穗后约 20 d,稃片颜色开始发生明显分化,黄色籽粒燕麦的稃片在籽粒成熟过程中,从中部向边缘逐渐转变为黄色;而黑色籽粒燕麦的稃片则从中部向边缘逐渐转变为黑色。

### 2.2 两种粒色燕麦稃片色素含量及其相关合成酶动态变化

#### 2.2.1 光合色素含量动态变化

两种粒色燕麦籽粒总叶绿素、叶绿素 a、叶绿素 b 及类胡萝卜素含量均随生育期推进呈先升后降的趋势(图 2),且均在抽穗后 20 d 达到峰值;黑色与黄色籽粒燕麦间光合色素含量存在一定差异,整体而言,籽粒发育中期(抽穗后 20~30 d),黄色籽粒燕麦(LN 与 qy2)光合色素含量极显著( $P < 0.01$ )高于黑色籽粒燕麦(444 与 QY2);品种间光合色素含量由高到低依次为  $\text{LN} > \text{qy2} > \text{QY2} > 444$ 。

黄色籽粒燕麦总叶绿素含量在抽穗后 20~35 d 较黑色籽粒燕麦高 3.74%~29.95% ( $P < 0.05$  或  $P < 0.01$ );在抽穗后 15~20 d 黄色籽粒燕麦总叶绿素含量增加 36.95%,而黑色籽粒燕麦增加 4.85%。黄色籽粒燕麦叶绿素 a 含量在抽穗后 20~35 d 均较黑色籽粒燕麦高 7.10%~29.53% ( $P < 0.01$ );黑色籽粒燕麦在抽穗后 15 d 较黄色籽粒燕麦高 3.03% ( $P < 0.01$ );黄色籽粒燕麦在抽穗后 15~20 d 增加 37.32%,而黑色籽粒燕麦增加 2.89%。

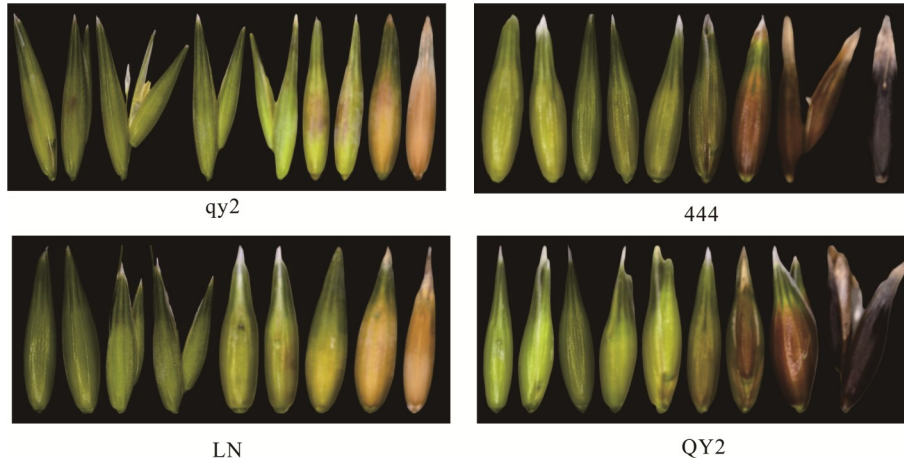


图1 不同粒色燕麦籽粒发育过程中稃片的颜色动态变化

Fig. 1 Dynamic changes in lemma color during the development of different colored oat kernels

图中依次为4个品种从抽穗期到完熟期籽粒颜色动态变化,每隔5d取样拍摄 The Figure shows the dynamic changes in grain color of four varieties from the heading stage to the fully ripe stage, with samples taken and photographed every five days.

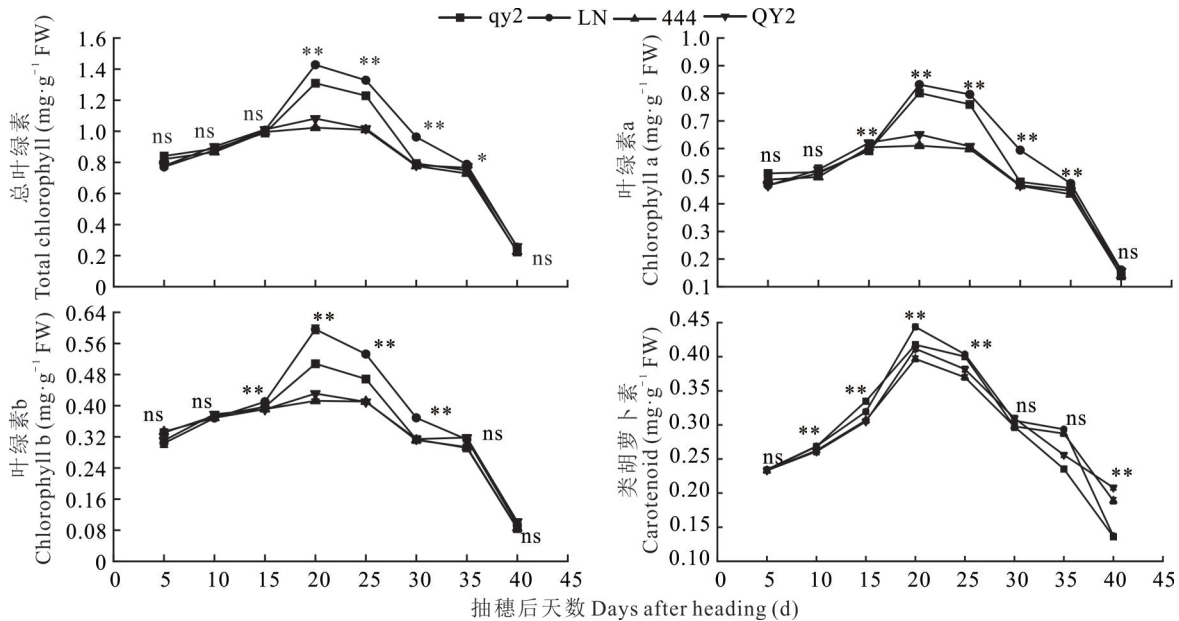


图2 不同粒色燕麦籽粒发育过程中稃片光合色素变化

Fig. 2 Photosynthetic pigment changes in lemma during the development of different colored oat kernels

ns: 两种粒色间不存在显著差异 ( $P>0.05$ ) No significant difference between the two grain colors ( $P>0.05$ ); \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; 下同 The same below.

黄色籽粒燕麦叶绿素 b 含量在抽穗后 15~30 d 较黑色籽粒燕麦高 0.14%~30.43% ( $P<0.01$ ); 黄色籽粒燕麦抽穗后 15~20 d 增加 36.25%, 而黑色籽粒燕麦增加 7.92%。

黄色籽粒燕麦类胡萝卜素含量在抽穗后 10~25 d 较黑色籽粒燕麦高 2.51%~7.03% ( $P<0.01$ ); 黄色籽粒燕麦在抽穗后 20 d 较黑色籽粒燕麦高 6.52%; 黄色籽粒燕麦抽穗后 20 d 比 15 d 增加 31.65%, 而黑色籽粒燕麦增加 32.21%; 另外, 黑色籽粒燕麦在抽穗后 40 d 类胡萝卜素平均含量 ( $0.198 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1} \text{ FW}$ ) 较黄色籽粒燕麦 ( $0.137 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1} \text{ FW}$ ) 高 45.06% ( $P<0.01$ )。

2.2.2 花色苷和黑色素含量动态变化 两种粒色燕麦籽粒发育过程中稃片的花色苷与黑色素含量有显著差异(图3), 除在籽粒发育初期即抽穗后 5~10 d 差异不显著 ( $P>0.05$ ) 外, 其余时间段黑色籽粒燕麦的花色苷和黑

色素含量积累均高于黄色籽粒燕麦,与籽粒表型颜色变化规律相一致,表明粒色差异与花色苷和黑色素含量差异密切相关。

黑色籽粒燕麦花色苷含量随生育期推进先升高后降低,黄色籽粒燕麦在抽穗后 10~25 d 呈上升趋势,在 25~35 d 达到峰值,后逐渐下降,下降趋势较为平缓(图 3);黑色籽粒燕麦花色苷含量在 15~40 d 比黄色高 22.96%~83.96% ( $P < 0.01$ ),在抽穗后 30 d 达峰值( $153.460 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ),而同期黄色籽粒燕麦为  $83.420 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ ;不同品种间花色苷含量表现为黑色籽粒 444 > QY2,黄色籽粒 LN > qy2。

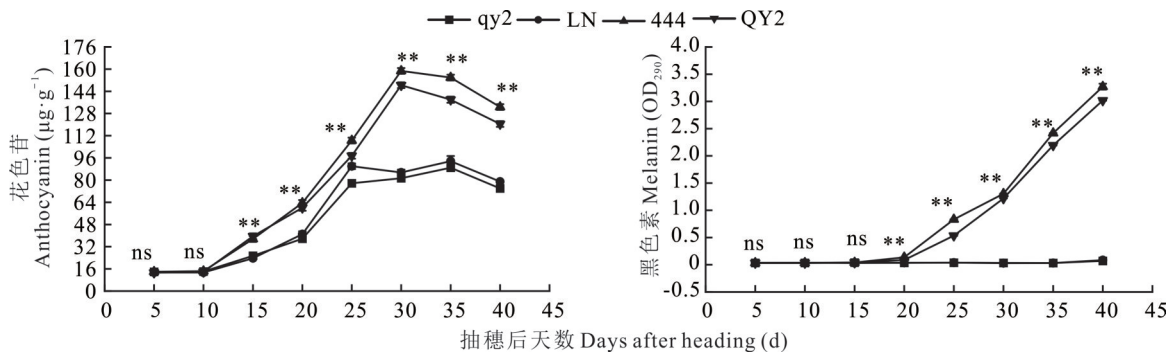


图 3 不同粒色燕麦籽粒发育过程中稃片花色苷和黑色素含量变化

Fig. 3 Change in the content of anthocyanin and melanin in the lemma during the development of different colored oat kernels

黑色籽粒燕麦黑色素含量自抽穗后 15 d 起持续上升(图 3),与其籽粒黑色表型颜色变化规律相似;黄色籽粒燕麦黑色素含量在整个发育阶段均维持较低水平( $0.032\sim 0.077$ ),且无明显波动,表明黄色籽粒燕麦的稃片无法进行有效的黑色素合成;黑色籽粒燕麦在抽穗后 20~40 d 均极显著 ( $P < 0.01$ ) 高于黄色,其中,黑色籽粒燕麦在抽穗后 40 d 达峰值( $3.142$ ),比黄色( $0.077$ )高 39.8 倍 ( $P < 0.01$ );黑色 444 抽穗后 40 d 最高( $3.272$ ),较同期 QY2 ( $3.018$ )高 8.40%。

**2.2.3 花色苷合成相关酶动态变化** 花色苷的合成受苯丙氨酸解氨酶(PAL)、类黄酮 3-羟化酶(F3'H)、花青素合成酶(ANS)和类黄酮糖基转移酶(UFGT)等关键酶的调控。两种粒色燕麦籽粒 PAL、F3'H、ANS 和 UFGT 活性均随籽粒发育时间的推进呈先升后降趋势(图 4),与花色苷积累趋势较一致;酶活性峰值出现时间均为抽穗后 25~35 d。

黑色籽粒燕麦酶活性在抽穗后 20~40 d 均极显著 ( $P < 0.01$ ) 高于黄色籽粒燕麦(图 4),其中黑色籽粒燕麦 PAL 活性在抽穗后 25 d 达到峰值( $43.577 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ ),较黄色籽粒燕麦( $34.468 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ )高 26.43%;黑色籽粒燕麦稃片 F3'H 活性在抽穗后 20~40 d 高于黄色 13.93%~78.40%,在抽穗后 25 d 达峰值( $33.736 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ ),较黄色( $24.485 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ )高 37.78%;黑色籽粒燕麦稃片 ANS 活性在抽穗后 15~40 d 高于黄色 34.11%~314.78%,在抽穗后 30 d 达到峰值( $34.012 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ ),而黄色籽粒燕麦在抽穗后 25 d 达到峰值( $14.430 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ );黑色籽粒燕麦峰值较黄色高 135.94%;黑色籽粒燕麦稃片 UFGT 活性在抽穗后 15~40 d 高于黄色 15.30%~140.67%,444 和 QY2 分别在抽穗后 30 d ( $34.193 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ )和 35 d ( $34.586 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ )达到峰值,较黄色 30 d ( $16.093 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ )和 35 d ( $12.849 \text{ U}\cdot\text{g}^{-1}$ )分别高 112.66% 和 169.42%,黄色籽粒燕麦在抽穗后 5~30 d 变化较为平缓,在抽穗 30 d 后迅速下降。

## 2.3 两种粒色燕麦稃片光合特性动态变化及日变化规律

**2.3.1 光合特性动态变化** 两种粒色燕麦稃片的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )及胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ) 在籽粒发育过程中均呈先升后降的变化趋势,峰值出现在抽穗后 20 d 左右(图 5);黄色籽粒燕麦在籽粒发育中期(抽穗后 20~30 d)表现出显著的光合优势;品种间光合速率由高到低依次为 LN > qy2 > QY2 > 444,与光合色素含量变化规律相似。

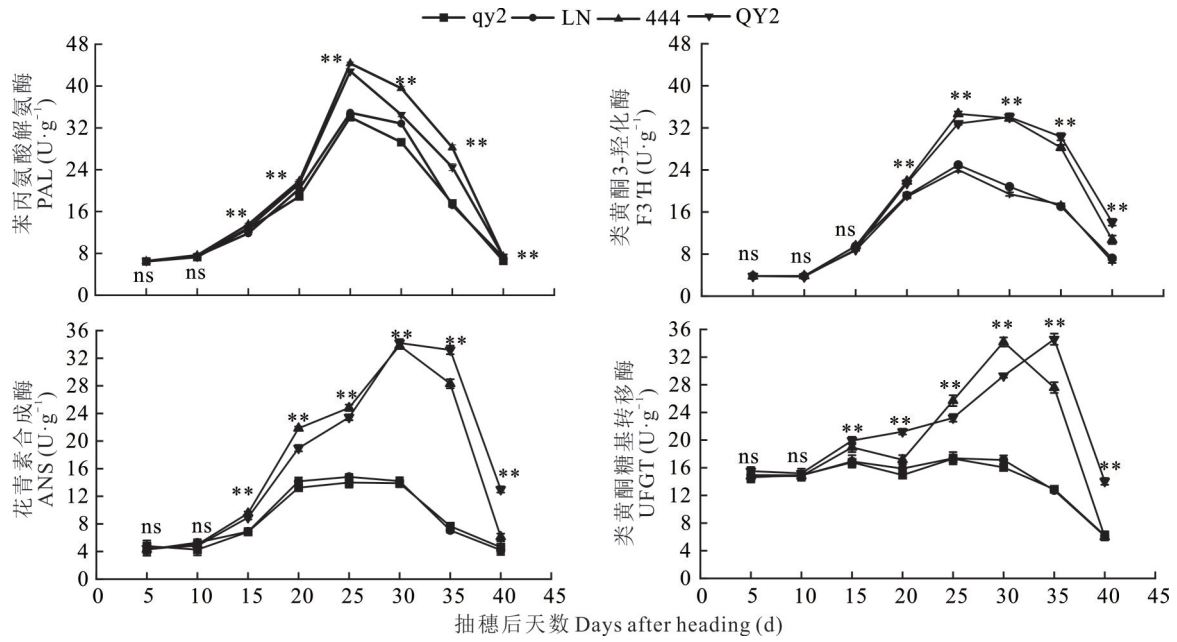


图4 不同粒色燕麦籽粒发育过程中稃片花色苷合成相关酶活性变化

Fig. 4 Changes in the activity of enzymes related to the synthesis of anthocyanin in the lemma during the development of different colored oat kernels

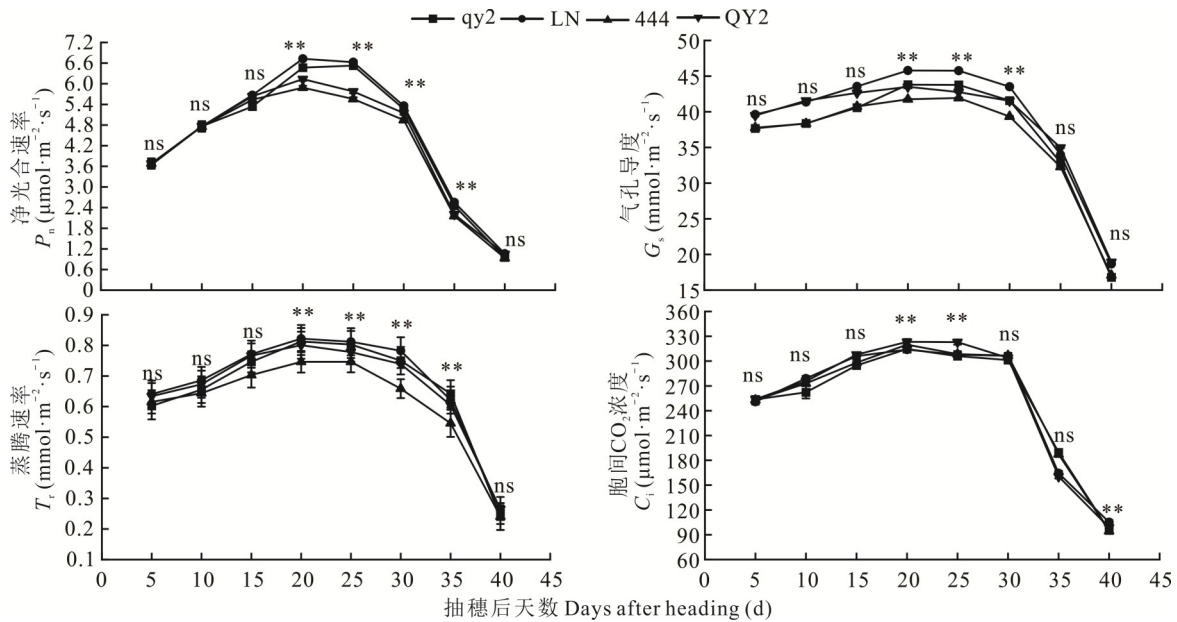


图5 不同粒色燕麦籽粒发育过程中稃片光合特性动态变化

Fig. 5 Dynamic changes in photosynthetic parameters in the lemma during the development of different colored oat kernels

黄色籽粒燕麦在抽穗后20~35 d,  $P_n$ 与  $T_r$ 分别高于黑色9.70%~16.00%和5.73%~9.99% ( $P < 0.01$ );  $P_n$ 在抽穗后30~35 d降幅最大, 黄色下降109.11%, 黑色下降129.81%;  $T_r$ 在抽穗后35~40 d降幅最大, 黄色下降152.29%, 黑色下降127.53%。

在抽穗后20~30 d, 黄色籽粒燕麦  $G_s$ 高于黑色 ( $P < 0.01$ ); 黄色  $G_s$ 在抽穗后20 d达到峰值, 较黑色高5.07%。抽穗后20与25 d, 黑色籽粒燕麦的  $C_i$ 分别比黄色高1.14%和0.48% ( $P < 0.01$ ), 表明其  $P_n$ 降低主要由非气孔限制导致; 至抽穗后40 d, 黄色高于黑色3.70% ( $P < 0.01$ )。

**2.3.2 不同时期光合特性日变化** 抽穗期  $P_n$ 、 $G_s$  及  $T_r$  日变化均呈双峰曲线(图 6), 峰值分别出现在 10:00 与 16:00, 表现出典型的“光合午休”现象; 两种粒色燕麦间无显著差异( $P>0.05$ ); 7:00 黑色籽粒燕麦  $C_i$  显著( $P<0.05$ ) 高于黄色, 其余时期无显著差异( $P>0.05$ )。两种粒色燕麦抽穗期光合特性日变化表明, 抽穗期稈片光合特性受发育阶段主导, 粒色差异尚未显著影响光合调控。

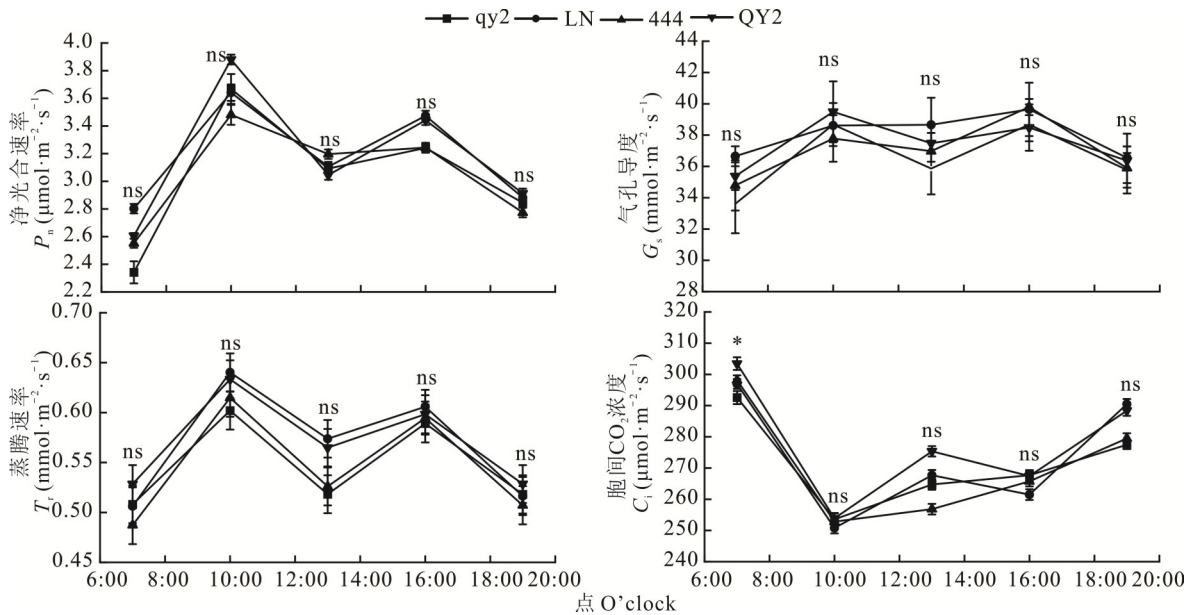


图 6 不同粒色燕麦籽粒抽穗期稈片光合特性日变化

Fig. 6 Daily variation in photosynthetic parameters in the lemma of different colored oat kernels during heading stage

黄色籽粒燕麦的  $P_n$  日变化为双峰型, 开花期和乳熟期峰值分别出现在 10:00 与 16:00(图 7 和图 8), 开花期黄色籽粒燕麦 13:00 的  $P_n$  较 10:00 与 16:00 分别下降 18.16% 和 16.18%, 乳熟期分别下降 19.67% 和 10.36%, 表明存在“光合午休”现象; 黑色籽粒燕麦开花期和乳熟期的  $P_n$  日变化呈单峰型, 峰值出现在 10:00, 13:00 无明显下降, 表明不存在“光合午休”现象; 黑色籽粒燕麦在开花期和乳熟期 13:00 的  $P_n$  分别较黄色高 19.77% 和 6.72% ( $P<0.01$ ); 黄色籽粒燕麦开花期 16:00 的  $P_n$  较黑色高 5.48% ( $P<0.01$ ), 乳熟期 10:00 和 16:00 分别较黑色高 16.08% 和 6.53% ( $P<0.01$ )。

黄色籽粒燕麦开花期与乳熟期的  $G_s$  与  $T_r$  日变化与  $P_n$  日变化同步, 呈双峰型, 而黑色则为单峰型, 且峰值极显著( $P<0.01$ ) 低于黄色籽粒燕麦; 黄色籽粒燕麦的  $G_s$  在开花期 10:00 与 16:00 分别较黑色高 5.07% 和 6.41% ( $P<0.01$ ), 乳熟期 10:00 与 16:00 则较黑色分别高 3.25% 和 3.29% ( $P<0.01$ ); 黄色籽粒燕麦的  $T_r$  在开花期 10:00 与 16:00 分别较黑色高 3.68% 和 3.97% ( $P<0.01$ ), 乳熟期 10:00 与 16:00 则较黑色分别高 5.11% 和 4.18% ( $P<0.01$ ); 黑色籽粒燕麦的  $G_s$  在开花期和乳熟期 13:00 较黄色分别高 7.55% 和 2.68% ( $P<0.01$ ); 黑色籽粒燕麦的  $T_r$  在开花期和乳熟期 13:00 较黄色分别高 14.10% 和 4.90% ( $P<0.01$ )。黄色籽粒燕麦在“光合午休”时段(13:00)的  $C_i$  显著升高, 乳熟期 13:00 较同期黑色高 1.80% ( $P<0.01$ ), 表明黄色籽粒燕麦的  $P_n$  下降主要由非气孔限制引起。整体而言, 两种粒色燕麦的光合特性日变化规律受稈片色素组成与光保护能力的共同调控; 黑色籽粒燕麦通过强化保护性色素代谢, 适应高光强环境, 而黄色籽粒燕麦则依赖高光合色素含量实现光能高效捕获, 但易受午间强光抑制。

#### 2.4 燕麦稈片色素含量与光合特性的关系

为解析燕麦稈片色素含量与光合特性的内在联系, 本研究结合随机森林模型与结构方程模型(SEM), 系统量化了籽粒颜色、光合色素、花色苷、黑色素及其交互作用对  $P_n$  的直接与间接效应(图 9)。随机森林模型分析发

现(图9a),光合色素(总叶绿素、叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素)对 $P_n$ 的贡献度较高,重要性评分 $>13.35\%$ ,表明光能捕获能力是驱动稃片光合效率的核心因素( $P<0.01$ );花色苷与黑色素对 $P_n$ 的贡献度次之,重要性评分分别为 $12.81\%$ 与 $11.87\%$ 。基于随机森林模型结果,采用分段式结构方程模型进一步探讨籽粒颜色和品种及其交互作用与稃片色素含量如何影响燕麦稃片的净光合速率(图9b),结果表明,模型拟合良好( $R^2=0.956$ , Fisher's  $C=0.089$ ),籽粒颜色、叶绿素a、类胡萝卜素、花色苷和黑色素含量对 $P_n$ 有直接极显著效应( $P<0.01$ ),其中类胡萝卜素含量的路径系数最大,为 $0.486$ ;品种、籽粒颜色与品种交互作用及叶绿素b还通过影响籽粒颜色、叶绿素a、类胡萝卜素、花色苷和黑色素含量来间接影响 $P_n$ 。将间接效应和直接效应求和计算总效应后结果表明,籽粒颜色对 $P_n$ 的效应最高,为 $0.715$ (图9c)。

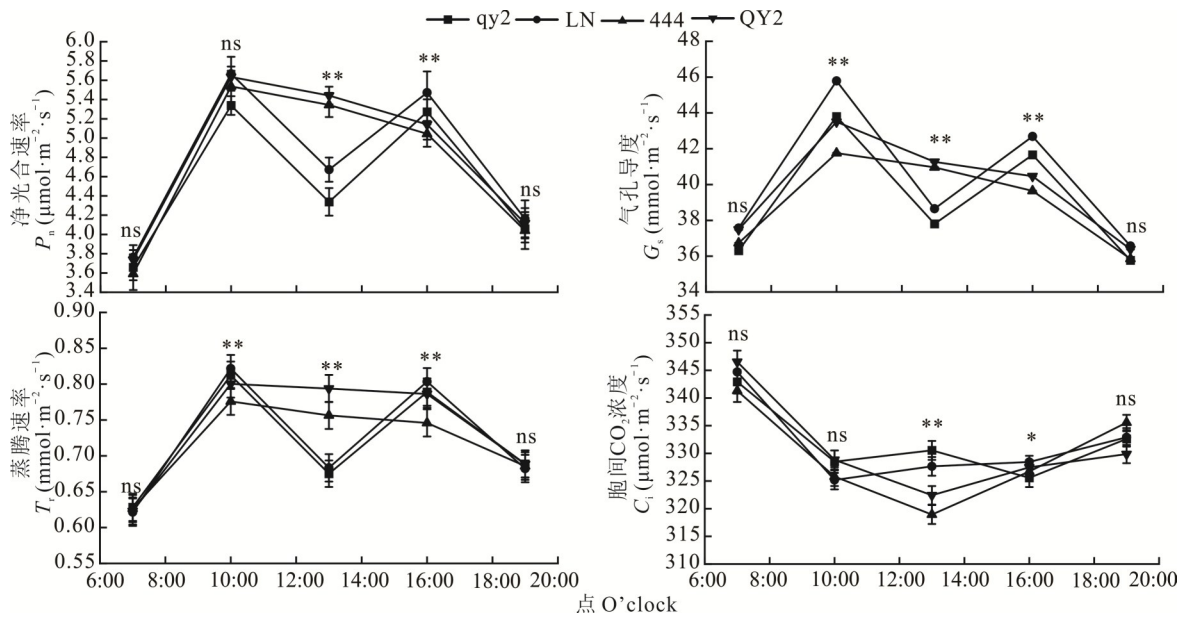


图7 不同粒色燕麦籽粒开花期稃片光合特性日变化

Fig. 7 Daily variation in photosynthetic parameters in the lemma of different colored oat kernels during flowering stage

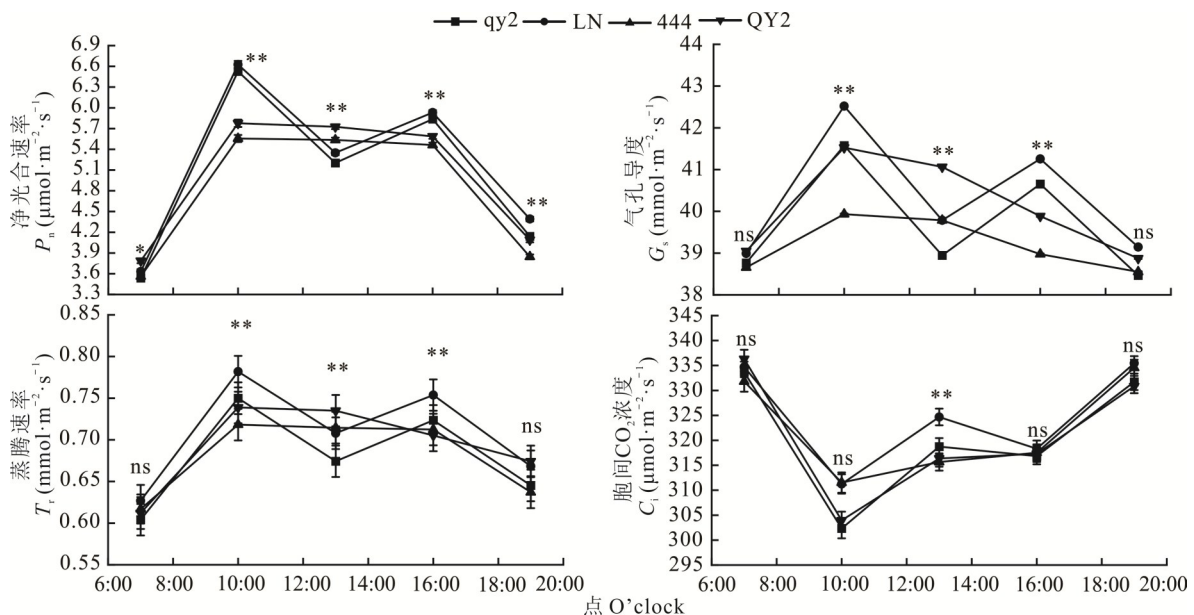


图8 不同粒色燕麦籽粒乳熟期稃片光合特性日变化

Fig. 8 Daily variation in photosynthetic parameters in the lemma of different colored oat kernels during milk stage

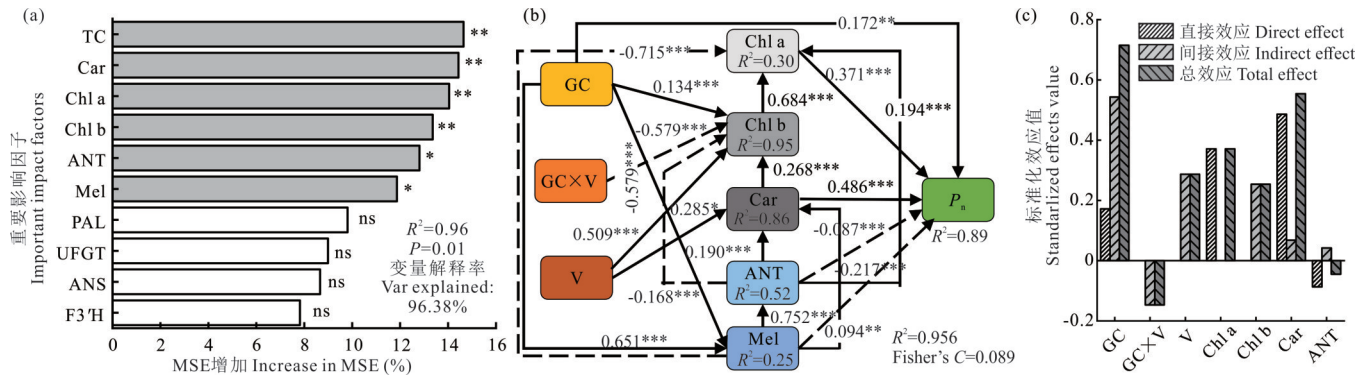


图 9 燕麦稃片净光合速率影响因素分析

Fig. 9 Analysis of factors affecting net photosynthetic rate in oat lemma

a: 燕麦稃片净光合速率主要影响因素排序 The sequence of main factors affecting the net photosynthetic rate of oat glume; b: 分段式结构模型分析燕麦稃片色素对净光合速率的影响过程及其路径 The process and path the segmented structure model analysis of the effect of oat glume pigment on the net photosynthetic rate; c: 各影响因素的标准化效应值 The standardized effect value of each influencing; TC: 总叶绿素 Total chlorophyll; Car: 类胡萝卜素 Carotenoid; Chl a: 叶绿素 a Chlorophyll a; Chl b: 叶绿素 b Chlorophyll b; ANT: 花色苷 Anthocyanins; Mel: 黑色素 Melanin; PAL: 苯丙氨酸解氨酶 Phenylalanine ammonia lyase; F3'H: 类黄酮 3-羟化酶 Flavonoid 3-hydroxylase; ANS: 花青素合成酶 Anthocidin synthase; UFGT: 类黄酮糖基转移酶 Flavonoid UDP-glucosyltransferase; GC: 籽粒颜色 Grain color; V: 品种 Variety; GC×V: 籽粒颜色与品种交互作用 The interaction between grain color and variety.

### 3 讨论

#### 3.1 不同粒色燕麦稃片色素及其相关合成酶动态差异

植物表型颜色的动态演变与色素物质积累密切相关<sup>[21]</sup>。本研究发现,在两种粒色燕麦籽粒发育过程中,稃片的颜色由绿色变为黄色或黑色,这种颜色转变过程不仅反映了不同粒色燕麦的生理特性,也为品种鉴定提供了重要的形态学依据<sup>[22]</sup>。黄色与黑色籽粒燕麦在稃片色素含量上呈显著差异,黄色籽粒燕麦通过光合色素的高效积累响应发育需求,而黑色籽粒燕麦则通过苯丙烷代谢途径强化保护性色素合成;其中,黄色籽粒燕麦在抽穗后 20 d 总叶绿素含量较黑色籽粒提高 29.95%,这一现象与 Liu 等<sup>[16]</sup>报道的发育阶段特异性色素积累规律一致。这种光合色素的阶段积累特征在禾本科作物中具有高度保守性,如小麦 (*Triticum aestivum*) 旗叶叶绿素含量峰值与籽粒灌浆期同步<sup>[23]</sup>,提示黄色籽粒燕麦可能通过相似的发育调控网络实现光合效率最大化。黑色籽粒燕麦通过激活苯丙烷代谢途径实现保护性色素花色苷、黑色素等<sup>[24]</sup>的特异性富集。本研究表明,黑色籽粒燕麦花色苷含量自抽穗后 15 d 持续升高,至 30 d 达到峰值,较黄色籽粒高 83.96%,黑色素含量在完熟期更是黄色籽粒的 39.8 倍;花色苷合成关键酶活性在黑色籽粒中显著增强,这可能直接促进花色苷的糖基化修饰与稳定性<sup>[25]</sup>,进而有助于黑色籽粒燕麦花色苷的合成与积累。苯丙烷代谢通过 PAL 等关键酶驱动代谢流,其调控网络表观遗传修饰<sup>[26]</sup>;黑色籽粒燕麦苯丙烷代谢途径相关酶活性的高积累特征与小麦籽粒酚类物质的发育特异性积累规律<sup>[9]</sup>及水稻 (*Oryza sativa*) 颖壳花色苷合成的酶促调控机制<sup>[18]</sup>高度吻合,证实苯丙烷代谢强化是禾本科作物次生代谢物合成的共同进化策略。此外,品种差异显著影响代谢效率,黑色籽粒燕麦 444 的花色苷含量较 QY2 高 8.4%,这种基因型特异性调控与小麦中 ANS 和 UFGT 活性积累机制存在功能一致性<sup>[27]</sup>。综上,两种粒色燕麦的色素分化主要源于色素含量的时序调控差异:黄色籽粒燕麦通过优先合成光合色素以满足发育需求,而黑色籽粒燕麦则通过花色苷合成相关酶实现保护性色素的高效合成;这种色素差异的选择性强化可能反映了不同生态型燕麦在环境适应策略上的进化分歧。

#### 3.2 燕麦稃片色素含量对光合特性的影响

光合特性动态变化与色素组成密切相关,而  $P_n$  作为光合作用的核心指标,其动态变化直接反映了稃片光合系统的功能效率<sup>[28]</sup>。本研究显示,黄色籽粒燕麦在抽穗后 20~30 d 的  $P_n$ 、 $G_s$  及  $T_r$  均极显著高于黑色籽粒燕麦 ( $P < 0.01$ ),其中,黄色籽粒  $P_n$  较黑色籽粒高 16.00%,与光合色素的积累趋势一致。这一结果与禾本科作物非叶

绿色器官光合特性规律相符, Simkin等<sup>[4]</sup>提出, 小麦穗部光合能力与叶绿素含量呈正相关, 且在籽粒灌浆期贡献显著; Zeng等<sup>[6]</sup>发现燕麦稈片光合色素的高积累可缓解干旱胁迫下的光能捕获效率下降趋势。表明光合色素光能捕获能力的增强是驱动黄色籽粒稈片高光合效率的关键因素<sup>[29]</sup>。黑色籽粒燕麦的花色苷含量在抽穗后 30 d 达到峰值; 黑色素含量自抽穗后 15 d 起持续积累, 并在完熟期达到峰值, 说明二者通过竞争性抑制光合色素的能量传递或遮蔽光合机构, 降低了光能利用效率<sup>[24]</sup>。这一结果与 Zhao等<sup>[30]</sup>的研究一致, 即保护性色素积累虽降低光能转化效率, 但可显著缓解强光胁迫下的光氧化损伤。另外, 黑色籽粒燕麦的  $C_i$  在抽穗后 20~25 d 极显著高于黄色品种, 结合其  $P_n$  与  $G_s$  相反的规律, 表明其光合限制主要源于非气孔因素, 导致光系统 II 活性受损或核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶/加氧酶(ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)效率降低, 与小麦旗叶光合抑制的非气孔机制相似<sup>[31]</sup>。结构方程模型进一步量化了色素对光合特性的调控路径, 类胡萝卜素对  $P_n$  的直接效应最大, 其可能通过拓宽光吸收光谱及清除活性氧(reactive oxygen species, ROS), 协同提升光系统稳定性<sup>[32]</sup>。花色苷和黑色素则通过负向效应抑制  $P_n$ , 可能与保护性色素对光能的竞争性吸收或代谢资源分配冲突有关<sup>[33]</sup>, 这一调控模式与 Yu等<sup>[34]</sup>的发现一致, 光保护色素的积累虽增强抗逆性, 但可能以牺牲部分光合效率为代价。此外, 籽粒颜色对  $P_n$  的总效应最高, 可能表明表型差异通过色素代谢网络的协同作用主导光合特性分异<sup>[35]</sup>; 黄色籽粒燕麦依赖光合色素的高效积累维持光能捕获优势, 而黑色籽粒通过保护性色素介导的光屏蔽和 ROS 清除机制增强光系统稳定性。

### 3.3 不同粒色燕麦稈片光合特性日变化差异的生理机制

光合特性日变化规律是植物光响应能力与光保护机制动态平衡的直接体现<sup>[36]</sup>。本研究显示, 两种粒色燕麦稈片在不同发育阶段的光合特性日变化模式呈显著差异, 其差异与稈片色素组成及光保护策略密切相关。两种粒色燕麦在抽穗期均出现明显的“光合午休”现象, 表明此阶段的“光合午休”主要由发育阶段主导, 粒色差异尚未显著影响光响应调控<sup>[37]</sup>; 此时两种粒色燕麦稈片的光合色素与保护性色素含量相近, 进一步支持了光抑制效应的普适性<sup>[38]</sup>。开花期与乳熟期, 粒色差异对光合日变化的调控作用显著增强; 黄色籽粒燕麦的  $P_n$  日变化仍为双峰型, 开花期和乳熟期 13:00 时  $P_n$  分别较峰值下降 22.18% 和 24.67%, 且伴随  $C_i$  显著升高, 表明其光合午休主要由非气孔限制驱动<sup>[31]</sup>; 与此相反, 黑色籽粒燕麦的  $P_n$  日变化呈单峰型, 午间无显著下降, 且  $C_i$  波动范围较小 ( $\pm 2.1\%$ ), 揭示其光系统稳定性更高。两种粒色稈片光合特性日变化差异可能与色素代谢特征直接相关<sup>[39]</sup>, 黑色籽粒燕麦在开花期后稈片花色苷含量显著增加, 其通过吸收 450~550 nm 波段的过量蓝紫光<sup>[40]</sup>, 减少光系统过激, 从而维持光系统 II 最大光化学效率的稳定性<sup>[41]</sup>; 此外, 黑色素含量的持续积累可能通过物理遮光效应降低到达叶绿体的光强, 进一步缓解光抑制风险<sup>[42]</sup>。相比之下, 黄色籽粒燕麦虽具有更高的光合色素含量, 但其缺乏保护性色素的协同调控, 可能导致午间强光下 ROS 积累加剧, 引发光系统损伤<sup>[43]</sup>。上述分析表明, 粒色差异通过调控稈片色素组成, 决定了光合日变化模式的环境适应性; 黄色籽粒燕麦以高光能捕获效率为优势, 但易受强光胁迫; 黑色籽粒燕麦则可能通过保护性色素介导的光屏蔽与 ROS 清除机制<sup>[33]</sup>, 在维持光合稳定性与抗逆性之间实现平衡。这一发现为解析非叶器官光合调控的多样性提供了新视角, 并为选育适应高光强环境的燕麦品种奠定了生理学基础。

## 4 结论

黄色与黑色籽粒燕麦稈片在抽穗后 20~30 d, 光合色素、花色苷、黑色素含量及相关合成酶活性呈极显著差异; 黄色籽粒燕麦的光合色素含量、 $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  均显著高于黑色籽粒燕麦, 但其在开花期和乳熟期  $P_n$  日变化呈双峰型, 出现典型的“光合午休”现象; 黑色籽粒燕麦自抽穗后 15 d 起持续积累花色苷和黑色素, 含量极显著高于黄色籽粒, 且在开花期和乳熟期  $P_n$  日变化呈单峰型, 未表现“光合午休”现象。结构方程模型表明, 籽粒颜色对净光合速率的综合影响最大, 光合色素正向影响  $P_n$ , 而花色苷与黑色素则负向调控  $P_n$ 。

## 参考文献 References:

- [1] Baum B R. Typification of Linnaean species of oats, *Avena*. Taxon, 1974, 23(4): 579—583.

- [2] Aschan G, Hardy P. Non-foliar photosynthesis—a strategy of additional carbon acquisition. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2003, 198(2): 81–97.
- [3] Yun Q W, Wen X X, Zhi M W, *et al.* Contribution of ear photosynthesis to grain yield under rainfed and irrigation conditions for winter wheat cultivars released in the past 30 years in north China plain. *Journal of Integrative Agriculture*, 2016, 15(10): 2247–2256.
- [4] Simkin A J, Faralli M, Ramamoorthy S, *et al.* Photosynthesis in non-foliar tissues: implications for yield. *The Plant Journal*, 2020, 101(4): 1001–1015.
- [5] Li X J, Zhi M X, Shi X H, *et al.* Effect of spike photosynthesis on the grains and glumes in different floret position in wheat. *Journal of Triticeae Crops*, 2006, 26(5): 146–148.  
李秀菊, 职明星, 石晓华, 等. 小麦穗光合对不同花位籽粒及颖壳的影响. *麦类作物学报*, 2006, 26(5): 146–148.
- [6] Zeng H G, Yi K, Yang S F, *et al.* Photosynthetic performance of glumes of oat spikelets is more stable for grain-filling stage under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2024, 214(1): 108890.
- [7] Tian H Q, Zhou Q P, Liu W H, *et al.* Responses of photosynthetic characteristics of oat flag leaf and spike to drought stress. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 917528.
- [8] Wojtacki M, Żuk-gołaszewska K, Gołaszewski J. Modeling the effects of agronomic factors and physiological and climatic parameters on the grain yield of hulled and hullless oat. *European Journal of Agronomy*, 2025, 162: 127425.
- [9] Alemu A, Feyissa T, Tuberosa R, *et al.* Genome-wide association mapping for grain shape and color traits in Ethiopian durum wheat (*Triticum turgidum*). *The Crop Journal*, 2020, 8(5): 757–768.
- [10] Barros J, Dixon R A. Plant phenylalanine/tyrosine ammonia-lyases. *Trends in Plant Science*, 2020, 25(1): 66–79.
- [11] Wang F Y, Liang G L, Liu W H. Genetic diversity analysis of nutritional organs phenotype in 590 oat germplasm. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(1): 158–167.  
王凤宇, 梁国玲, 刘文辉. 590份燕麦种质资源营养器官表型性状遗传多样性分析. *草地学报*, 2024, 32(1): 158–167.
- [12] Młodzińska E. Survey of plant pigments: molecular and environmental determinants of plant colors. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 2009, 51(1): 7–16.
- [13] Li M, Wang Z, Chen L Q, *et al.* The relationship between the photosynthetic pigments, carotenoids and yield of broomcorn millet (*Panicum miliaceum*; Poaceae). *Applied Ecology and Environmental Research*, 2021, 19(1): 191–203.
- [14] Zhang Y C, Liang G L, Qin Y, *et al.* Characteristics of chlorophyll and photosynthesis in leaves and their response to nutrients during aging of *Elymus sibiricus*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(1): 229–237.  
张永超, 梁国玲, 秦燕, 等. 老芒麦衰老过程中叶片叶绿素和光合作用变化特征及对养分的响应. *草业学报*, 2022, 31(1): 229–237.
- [15] Mushtaq M A, Pan Q, Chen D, *et al.* Comparative leaves transcriptome analysis emphasizing on accumulation of anthocyanins in brassica: molecular regulation and potential interaction with photosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 311.
- [16] Liu B, Zhang D, Sun M, *et al.* Psii activity was inhibited at flowering stage with developing black bracts of oat. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(10): 5258.
- [17] Zhuang H, Wang H L, Zhang T, *et al.* NONSTOP GLUMES1 encodes a C<sub>2</sub>H<sub>2</sub> zinc finger protein that regulates spikelet development in rice. *The Plant Cell*, 2020, 32(2): 392–413.
- [18] Ren D, Hu J, Xu Q K, *et al.* FZP determines grain size and sterile lemma fate in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(20): 4853–4866.
- [19] Tong C C, Liu X J, Lin F, *et al.* Yield effect of optimisation of photosynthetic characteristics of alfalfa through balanced fertilization. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(8): 70–80.  
童长春, 刘晓静, 蔺芳, 等. 基于平衡施肥的紫花苜蓿光合特性及光合因子的产量效应研究. *草业学报*, 2020, 29(8): 70–80.
- [20] Varga M, Berkesi O, Darula Z, *et al.* Structural characterization of allomelanin from black oat. *Phytochemistry*, 2016, 130: 313–320.
- [21] Rodriguez-mega E, Piñeyro-nelson A, Gutierrez C, *et al.* Role of transcriptional regulation in the evolution of plant phenotype: a dynamic systems approach. *Developmental Dynamics*, 2015, 244(9): 1074–1095.
- [22] Matus-cádiz M A, Hucl P, Perron C E, *et al.* Genotype × environment interaction for grain color in hard white spring wheat. *Crop Science*, 2003, 43(1): 219–226.
- [23] Yang W P, Wang C H, Wang Y S. Comparison of chlorophyll content and senescence physiology of flag leaves between two

gluten-type winter wheat varieties. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2011, 38(24): 9–11.

杨文平, 王春虎, 王玉帅. 两种筋型冬小麦品种旗叶叶绿素含量和衰老生理性状比较. *广东农业科学*, 2011, 38(24): 9–11.

- [24] Li G H, Guo X, Sun Y B, *et al.* Physiological and biochemical mechanisms underlying the role of anthocyanin in acquired tolerance to salt stress in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1368260.
- [25] Sharma H, Sharma P, Kumar A, *et al.* Multifaceted regulation of anthocyanin biosynthesis in plants: a comprehensive review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2024, 43(9): 3048–3062.
- [26] Dong N, Lin H. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant-environment interactions. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2021, 63(1): 180–209.
- [27] Hong M J, Ko C S, Kim D Y. Genome-wide association study to identify marker-trait associations for seed color in colored wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 2024, 25(7): 3600.
- [28] Liu X M, Meng Y, Gu W R, *et al.* Plant growth regulators application improves spring maize yield by improving net photosynthesis and grain filling rate. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2019, 22(5): 1223–1230.
- [29] Wu L Y, Zhang J G, Chang W Q, *et al.* Diurnal change in chlorophyll fluorescence parameters in three desert plants. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(9): 203–213.  
吴路遥, 张建国, 常闻谦, 等. 三种荒漠植物叶绿素荧光参数日变化特征. *草业学报*, 2021, 30(9): 203–213.
- [30] Zhao S S, Blum J A, Ma F F, *et al.* Anthocyanin accumulation provides protection against high light stress while reducing photosynthesis in apple leaves. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(20): 12616.
- [31] Zheng G S, Wang T. Nonstomatic limitations in midday depression of photosynthesis in winter wheat leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(5): 799–800.  
郑国生, 王焘. 田间冬小麦叶片光合午休过程中的非气孔限制. *应用生态学报*, 2001, 12(5): 799–800.
- [32] Nie R X, Wei X L, Jin N Q, *et al.* Response of photosynthetic pigments, gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters to light quality in *Phoebe bournei* seedlings. *Plant Growth Regulation*, 2024, 103(3): 675–687.
- [33] Dabravolski S A, Isayenkov S V. The role of anthocyanins in plant tolerance to drought and salt stresses. *Plants*, 2023, 12(13): 2558.
- [34] Yu Z C, Zheng X T, Lin W, *et al.* Different photoprotection strategies for mid-and late-successional dominant tree species in a high-light environment in summer. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 171: 103927.
- [35] Ferguson H, Cooper C S, Brown J H, *et al.* Effect of leaf color, chlorophyll concentration, and temperature on photosynthetic rates of isogenic barley lines. *Agronomy Journal*, 1972, 64(5): 671–673.
- [36] Mu Q, Dong M Q, Xu J T, *et al.* Photosynthesis of winter wheat effectively reflected multiple physiological responses under short-term drought-rewatering conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2022, 102(6): 2472–2483.
- [37] Song Q F, Van R J, Den B B, *et al.* Diurnal and seasonal variations of photosynthetic energy conversion efficiency of field grown wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 817654.
- [38] Maaï E, Nishimura K, Takisawa R, *et al.* Light stress-induced chloroplast movement and midday depression of photosynthesis in sorghum leaves. *Plant Production Science*, 2020, 23(2): 172–181.
- [39] Chen L, Wen D Q, Shi G L, *et al.* Different photoprotective strategies for white leaves between two co-occurring *Actinidia* species. *Physiologia Plantarum*, 2023, 175(2): e13880.
- [40] Ulloa-inostroza E M, Córdova C, Campos M, *et al.* Methyl jasmonate improves antioxidants, protecting photosynthetic apparatus in blueberry plants under water deficit. *Horticulturae*, 2024, 10(3): 259.
- [41] Rashidi S, Yousefi A R, Pouryousef M, *et al.* Total phenol, anthocyanin, and terpenoid content, photosynthetic rate, and nutrient uptake of *Solanum nigrum* L. and *Digitalia sanguinalis* L. as affected by arbuscular mycorrhizal fungi inoculation. *Weed Biology and Management*, 2020, 20(3): 95–108.
- [42] Glagoleva A Y, Shoeva O Y, Khlestkina E K. Melanin pigment in plants: current knowledge and future perspectives. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 770.
- [43] Sun Y L, Wei K Q, Liu X S, *et al.* Diurnal changes in photosynthesis and photosynthetic product partitioning in alfalfa in response to phosphorus application. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(12): 85–94.  
孙延亮, 魏孔钦, 刘选帅, 等. 紫花苜蓿光合日进程及光合产物分配对施磷的响应. *草业学报*, 2022, 31(12): 85–94.