



引用格式: 陶小所, 姚晓华, 姚有华. 大小粒型藜麦籽粒表型、灌浆特性及淀粉合成酶活性的差异分析[J]. 西北植物学报, 2024, 44(3): 0362-0369. [TAO X S, YAO X H, YAO Y H. Analysis of grain phenotype, filling characteristics, and starch synthase activity in *Chenopodium quinoa* with different grain sizes [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(3): 0362-0369.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230134

大小粒型藜麦籽粒表型、灌浆特性及淀粉合成酶活性的差异分析

陶小所¹, 姚晓华^{1,2}, 姚有华^{1,2*}

(1 青海大学 农林科学院, 西宁 810016; 2 青藏高原种质资源研究与利用实验室, 西宁 810016)

摘要 【目的】籽粒大小是影响藜麦产量、商品性和加工特性的重要因素, 考察灌浆期大小粒型藜麦籽粒表型、灌浆特性和淀粉合成酶活性的差异, 可为大粒型藜麦品种的选育提供理论指导。【方法】选择千粒重大于 5.0 g 和小于 3.0 g 的藜麦材料各 2 份, 在青海省农林科学院种质资源创新试验基地进行田间试验, 比较自灌浆期始 7 d、14 d、21 d 和 28 d 籽粒表型、灌浆特性和淀粉合成酶活性等在大小粒型藜麦间的差异。【结果】(1) 大小粒型藜麦籽粒面积、周长、直径、粒长、粒宽表型性状随着生育时期均极显著增大, 且粒型间存在显著差异, 并以籽粒面积和周长差异最大, 大粒型藜麦分别显著高于小粒型藜麦 9.12%~11.54% 和 21.49~23.92%。(2) 灌浆期间大粒型藜麦百粒干质量始终显著高于同期小粒型藜麦, 平均增幅在 21.23%~31.04%; 大小粒型藜麦灌浆速率随生育期均先上升后下降, 均符合“慢—快—慢”的变化规律, 但达到峰值时间和峰高明显不同, 大粒型峰值出现早而高, 小粒型则低而迟。(3) 淀粉分支酶(SBE)、蔗糖合成酶(SS)、可溶性淀粉合成酶(SSS)和 ADPG 焦磷酸化酶(AGP)在大小粒型藜麦籽粒灌浆期呈现不同的变化趋势, SBE 和 SS 活性表现为小粒型藜麦强于大粒型藜麦, 而 SSS 和 AGP 活性则表现为大粒型藜麦强于小粒型藜麦。【结论】藜麦籽粒灌浆期间 4 种淀粉合成酶活性的差异, 致使淀粉合成积累量和灌浆速率峰值的不同, 进而形成籽粒表型性状的差异, 而 SSS 和 AGPase 是影响藜麦籽粒大小形成的关键酶。

关键词 藜麦; 籽粒大小; 籽粒表型; 灌浆特性; 淀粉合成酶活性

中图分类号 Q945.11; S519

文献标志码 A

Analysis of grain phenotype, filling characteristics, and starch synthase activity in *Chenopodium quinoa* with different grain sizes

TAO Xiaosuo¹, YAO Xiaohua^{1,2}, YAO Youhua^{1,2*}

(1 Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Qinghai University, Xining 810016, China; 2 Qinghai-Tibet Plateau Germplasm Resources Research and Utilization Laboratory, Xining 810016, China)

Abstract [Objective] Grain size significantly influences the yield, marketability, and processing characteristics of quinoa (*Chenopodium quinoa*). Understanding the grain phenotypes, filling characteristics, and starch synthase activity of large- and small-grained quinoa during the filling period can provide guidance for

收稿日期: 2023-03-07; 修改稿收到日期: 2023-12-21

基金项目: 青海省科技成果转化专项项目(2022-NK-112); 青海省科技特派员专项(2023-NK-P09)

作者简介: 陶小所(1997—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事麦类作物遗传育种研究。E-mail: 1245280378@qq.com

* 通信作者: 姚有华, 博士, 副研究员, 主要从事麦类作物育种与栽培研究。E-mail: youhua8888@126.com

the selection and breeding of large grain quinoa varieties. [Methods] Two quinoa samples, one with a thousand grain weight exceeding 5.0 g and the other is below 3.0 g, were selected for a field experiment at the Innovative Experimental Base of Germplasm Resources of Qinghai Academy of Agricultural and Forestry Sciences. The study compared the difference of grain phenotypes, filling characteristics, and starch synthase activity between large- and small-grained quinoa at 7, 14, 21, and 28 days of the filling stage. [Results] (1) The phenotypic traits of large- and small-grained quinoa, including grain area, circumference, diameter, kernel length, and kernel width, were significantly increased during reproductive period. There were significant differences between grain types, where the largest differences were in grain area and circumference, with the large-grained quinoa was significantly higher than small-grained quinoa by 9.12% to 11.54% and 21.49 to 23.92%, respectively. (2) Throughout the filling period, the dry mass of 100 grains of large-grained quinoa exceeded that of small-grained quinoa, with an average increase of 21.23% to 31.04%; the filling rate of large and small-grained quinoa rose first and declined subsequently during the reproductive period, which was in the pattern of “slow-fast-slow”. However, the time to reach the peak and the peak height were different, with large-grained quinoa was early and high, while small-grained quinoa was low and late. (3) The starch branching enzyme (SBE), sucrose synthase (SS), soluble starch synthase (SSS), and ADPG pyrophosphorylase (AGP) varied for both grain sizes, with SBE and SS activities being stronger in small-grained quinoa than in large-grained quinoa, while SSS and AGP activities were stronger in large-grained quinoa than in small-grained quinoa. [Conclusion] Variations in the activities of four starch synthases during grain filling contribute to differences in starch accumulation and peak filling rate, which in turn leads to differences in grain phenotypic traits, whereas SSS and AGPase are the key enzymes affecting quinoa grain size.

Key words quinoa; grain size; grain phenotype; filling characteristics; starch synthase activity

藜麦 (*Chenopodium quinoa* Willd.) 属苋科 (Amaranthaceae) 藜属 (*Chenopodium*) 1 年生双子叶草本植物^[1]。作为一种营养价值极高的“假谷类”粮食作物,起源于南美洲安第斯山区,是当地土著居民的主要粮食之一,距今已有 7 000 多年的栽培历史^[2]。藜麦适于高原、沿海、干旱等地区种植,具有广泛的遗传多样性,已被广泛引种到美国以及亚洲、欧洲等多个国家和地区,并开展一系列研究^[3-4]。籽粒大小是小麦^[5]、水稻^[6]、绿豆^[7]等粮食作物产量的稳定组成部分。藜麦产量由有效穗数、穗粒数和千粒重决定。藜麦籽粒呈圆形药片状,直径 1~2.6 mm,其大小是制约藜麦产量重要因素,且在藜麦资源间差异较大^[8-9]。灌浆是农作物籽粒形成的重要生理过程,直接影响最终的产量。禾谷类作物籽粒灌浆呈“慢—快—慢”的动态变化过程,可分为缓增期、快增期、减缓期,不同的灌浆时期表现的特征不一致^[10]。缓增期是籽粒库容形态建成的关键时期,有少量干物质的积累;快增期的灌浆速率和灌浆持续时间直接决定籽粒的最终重量;减缓期则灌浆速率持续减小,最终达到生理成熟^[11-12]。同样,灌浆期也是藜麦产量形成的关键时期,灌浆期起始特征为穗型由松散变为紧凑,顶穗、侧枝相继灌浆,果穗开始充实、变沉等^[9]。藜麦籽粒中淀粉含量为 53.5%

~69.2%^[13],由直链淀粉和支链淀粉组成,其中直链淀粉含量为 3%~20%^[14],支链淀粉含量比较高,淀粉合成的过程即为籽粒充实的过程。已有研究表明,玉米、水稻等作物的籽粒灌浆特性以及籽粒中淀粉合成相关酶活性决定着粒重和产量^[15-16],参与这些作物籽粒淀粉合成并调控籽粒形成的酶有多种,主要有 ADPG 焦磷酸化酶 (ADP-glucose pyrophosphorylase, AGP)、蔗糖合成酶 (sucrose synthase, SS)、蔗糖磷酸合成酶 (sucrose phosphate synthase, SPS)、淀粉分支酶 (starch branching enzyme, SBE)、可溶性淀粉合酶 (soluble starch synthase, SSS)、结合态淀粉合酶 (granule binding starch synthase, GB-SS) 等^[17-18]。研究发现,大粒型水稻中淀粉合成相关酶 AGP、SPS、SSS、SBE 活性峰值出现早于小粒型水稻,强势粒的 SS 和 SPS 活性在灌浆前期高于弱势粒^[18];大粒型小麦的 SS 和 SPS 活性均高于小粒型小麦^[19],较高的 SSS 和 SBE 活性有利于小麦淀粉的合成和积累,进而提高产量^[20-22]。

籽粒性状及其灌浆特性是影响藜麦产量、商品性和加工特性的重要因素,但迄今在不同籽粒大小藜麦籽粒表型、灌浆特性及淀粉合成酶活性差异方面的系统研究鲜见报道。鉴于此,本研究选择千粒重大于 5.0 g 和小于 3.0 g 的藜麦材料各 2 份,通过

田间试验,考察自灌浆期始 7 d、14 d、21 d 和 28 d 4 个时期大、小粒型藜麦在籽粒表型、灌浆特性和淀粉合成酶活性等指标间存在的差异,以期为大粒型藜麦品种的选育提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 试验材料

参试藜麦包括 2 份千粒质量大于 5.0 g(HGW-A、HGW-B)的大粒型材料,2 份千粒质量小于 3.0 g(LGW-A、LGW-B)的小粒型材料。其中,大粒型藜麦 HGW-A、HGW-B 为青海省农林科学院作物育种栽培研究所自主选育的品种,小粒型藜麦 LGW-A、LGW-B 为自中国农科院作物所引进的藜麦资源。

1.2 试验地概况

试验于 2022 年 3—9 月在青海省农林科学院物质资源创新试验基地进行,属青海省东部湟水河流域灌区,位于 36°62'N,101°77'E,海拔 2 309.00 m。土壤类型为栗钙土,容重 1.50 g/cm³,田间持水率 15.20%,土壤 pH 7.98,全氮含量 1.15 g/kg,速效磷含量 77.48 mg/kg,耕作层有机质含量 22.11 g/kg。

1.3 试验设计

采用完全随机区组设计,4 份材料每行种植 3.0 g,每小区 5 行,行距 60 cm,行长 6 m,小区面积 18 m²,设 3 个重复,共 12 个小区,采用人工开沟点播方式播种,田间管理采用常规大田管理方式。于开花期,每份材料选取株型、长势一致的主穗挂牌标记,每小区标记 10 株,每份材料共标记 30 株,自灌浆期始 7 d、14 d、21 d、28 d 各随机抽取标记植株 3 株,剪取主穗中部的小穗,带回实验室后剥出籽粒,一部分籽粒用于测定表型和灌浆特性,一部分籽粒经液氮速冻后置于-80℃冰箱,用于测定淀粉合成相关酶活性。

1.4 测定项目与方法

1.4.1 籽粒表型测定和灌浆特性

取自灌浆期始 7 d、14 d、21 d 和 28 d 的籽粒,迅速测定其鲜重,后置于 105℃电热鼓风干燥箱杀青 15 min 后 80℃烘干至恒重,选取 30 粒大小一致的籽粒,采用杭州万深科技 SC-G 自动考种分析及千粒重仪系统测定籽粒表面积、周长、直径、粒长、粒宽、长宽比 6 个表型性状,后随机取 100 粒测干物质

质量,取 3 次测定值均值,并计算灌浆速率(每次测定籽粒干物质增加质量/测定间隔的天数)。

1.4.2 籽粒淀粉合成相关酶活性

取自灌浆期始 7 d、14 d、21 d 和 28 d 的籽粒,加液氮研磨后,采用苏州科铭生物技术有限公司试剂盒测定 SBE 活性(试剂盒编号为 SBE-2-Y)、SS 活性(试剂盒编号为 SSI-2-Y)、SSS 活性(试剂盒编号为 SSS-2A-Y)和 AGP 活性(试剂盒编号为 AGP-2B-Y),每个指标均测定 3 次,取 3 次测定值均值。

1.4.3 数据处理与分析

采用 Excel 2016、SPSS 16.0 进行数据统计与分析。

2 结果与分析

2.1 藜麦灌浆期籽粒表型性状比较

藜麦灌浆 7 d、14 d、21 d 和 28 d 籽粒表型性状在参试品种间、粒型间均存在极显著差异(表 1、表 2)。其中,HGW-B 在灌浆 4 个时期籽粒面积、周长、直径、粒长和粒宽均显著高于其他 3 个材料,HGW-A 在灌浆 7 d、21 d 和 28 d 的籽粒面积、周长、直径、粒长和粒宽均显著高于 LGW-A 和 LGW-B 2 个小粒型材料,LGW-A 在灌浆 14 d 的籽粒面积、周长和粒宽显著高于 HGW-A,在灌浆 14 d、21 d 和 28 d 的籽粒面积、周长、直径、粒长和粒宽均显著高于 LGW-B(表 1)。说明 4 个参试藜麦材料籽粒表型性状存在一定差异。同时,表 2 显示,在灌浆 7 d 时,大粒型藜麦平均籽粒表面积、周长、直径、粒长均极显著高于相应的小粒型藜麦,并以平均籽粒面积和籽粒周长表现最突出,分别比小粒型藜麦极显著增加 21.49%和 10.16%($P<0.01$),而粒宽在材料间差异不显著。在灌浆 14 d 时,大粒型藜麦仅平均粒长显著高于小粒型藜麦,其他表型性状差异不显著。

在灌浆 21 d 和 28 d 时,大粒型藜麦平均籽粒面积、周长、直径、粒长、粒宽均极显著高于相应小粒型藜麦,其中籽粒面积和周长在 21 d 时增幅分别为 23.92%和 11.54%,在 28 d 时增幅分别为 21.83%和 9.12%。而灌浆 4 个时期的籽粒长宽比在大小粒型藜麦间均差异不显著。以上结果表明,随着生育时期推进,大粒型藜麦灌浆 3 个时期(除灌浆 14 d)籽粒面积、周长、直径、粒长、粒宽均显著高于小粒型藜麦,并以籽粒面积和周长表现更突出。

表 1 参试材料灌浆期籽粒表型性状

Table 1 Phenotypic traits of grains of the experiment materials during filling period

籽粒性状 Kernel trait	材料 Materials	灌浆持续时间 Duration of filling/d			
		7	14	21	28
面积 Grain area /mm ²	HGW-A	2.65±0.73b	3.13±0.08c	4.53±0.24b	4.81±0.21a
	HGW-B	2.89±0.54a	4.27±0.70a	4.68±0.57a	4.80±0.52a
	LGW-A	2.28±0.42c	3.32±0.38b	3.95±0.50c	4.15±0.33b
	LGW-B	2.27±0.49c	2.98±0.40c	3.48±0.25d	3.72±0.19c
周长 Grain perimeter /mm	HGW-A	5.95±0.83b	6.48±0.27c	7.70±0.24b	7.94±0.21a
	HGW-B	6.20±0.62a	7.55±0.65a	7.95±0.56a	8.07±0.72a
	LGW-A	5.50±0.56c	6.64±0.45b	7.27±0.50c	7.47±0.34b
	LGW-B	5.51±0.60c	6.24±0.43d	6.75±0.28d	7.22±0.91c
直径 Grain diameter /mm	HGW-A	1.82±0.26b	2.00±0.03b	2.34±0.06b	2.48±0.53a
	HGW-B	1.91±0.18a	2.32±0.19a	2.43±0.15a	2.46±0.13a
	LGW-A	1.70±0.16c	2.05±0.12b	2.26±0.14b	2.30±0.09b
	LGW-B	1.70±0.19c	1.94±0.14d	2.11±0.09c	2.18±0.06c
粒长 Grain length /mm	HGW-A	1.99±0.32a	2.12±0.16b	2.44±0.10b	2.50±0.10b
	HGW-B	2.05±0.20a	2.46±0.22a	2.56±0.21a	2.62±0.27a
	LGW-A	1.83±0.20b	2.15±0.18b	2.35±0.18c	2.41±0.15b
	LGW-B	1.80±0.20b	2.04±0.16c	2.00±0.11d	2.00±0.28d
粒宽 Grain width /mm	HGW-A	1.71±0.26a	1.82±0.13c	2.34±0.10a	2.38±0.10a
	HGW-B	1.80±0.20a	2.13±0.24a	2.25±0.19b	2.30±0.16b
	LGW-A	1.52±0.24b	1.91±0.15b	2.08±0.17c	2.15±0.16c
	LGW-B	1.52±0.28b	1.80±0.20c	2.00±0.11d	2.00±0.28d
长宽比 Grain ratio of length to width	HGW-A	1.29±0.37a	1.17±0.11a	1.04±0.01c	1.06±0.02b
	HGW-B	1.18±0.09b	1.16±0.10a	1.14±0.07a	1.14±0.11b
	LGW-A	1.20±0.17ab	1.13±0.07a	1.12±0.06b	1.12±0.07b
	LGW-B	1.24±0.23ab	1.14±0.14a	1.10±0.07b	1.33±0.88a

注:HGW 和 LGW 分别为大粒型(千粒质量大于 5.0 g)和小粒型(千粒质量小于 3.0 g)藜麦材料;同列内不同小写字母表示材料间在 0.05 水平存在显著差异。

Note: HGW and LGW stand for large-grain (1 000 grains mass more than 5.0 g) and small-grain (1 000 grains mass less than 3.0 g) quinoa, respectively. Different lowercase letters after the data in the same column indicate the differences among quinoa materials at 0.05 level.

表 2 大粒型和小粒型藜麦籽粒表型性状差异

Table 2 Differences in grain traits between large- and small-grain quinoa

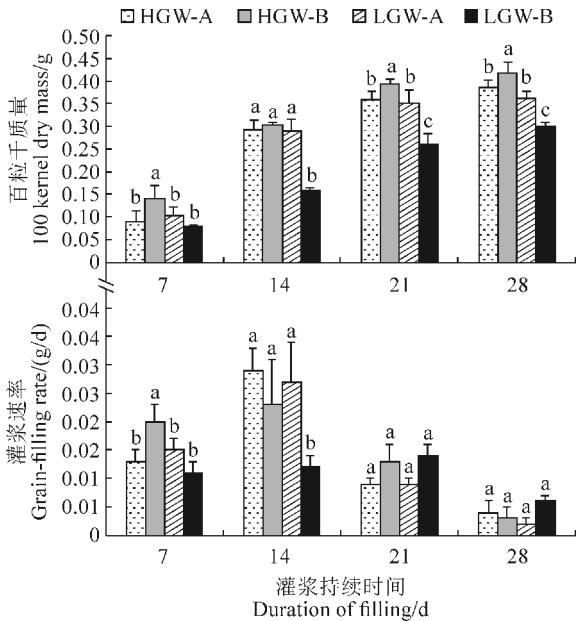
籽粒性状 Kernel trait	粒型 Seed size	灌浆持续时间 Duration of filling/d			
		7	14	21	28
面积 Grain area/mm ²	大粒型 Large grain	2.77Aa	3.70a	4.61Aa	4.80Aa
	小粒型 Small grain	2.28Bb	3.15a	3.72Bb	3.94Bb
周长 Grain perimeter/mm	大粒型 Large grain	6.07Aa	7.01a	7.83Aa	8.02Aa
	小粒型 Small grain	5.51Bb	6.45a	7.02Bb	7.35Bb
直径 Grain diameter/mm	大粒型 Large grain	1.87Aa	2.16a	2.39Aa	2.47Aa
	小粒型 Small grain	1.69Bb	2.00a	2.17Bb	2.24Bb
粒长 Grain length/mm	大粒型 Large grain	2.02Aa	2.29a	2.49Aa	2.57Aa
	小粒型 Small grain	1.82Bb	2.10b	2.27Bb	2.41Bb
粒宽 Grain width/mm	大粒型 Large grain	1.68a	1.98a	2.30Aa	2.34Aa
	小粒型 Small grain	1.52a	1.86a	2.04Bb	2.05Bb
长宽比 Grain ratio of length to width	大粒型 Large grain	1.24a	1.17a	1.09a	1.10a
	小粒型 Small grain	1.31a	1.14a	1.12a	1.23a

注:同列不同大写和小写字母分别表示材料间在 0.01 和 0.05 水平存在显著差异。

Note: Different capital and normal letters after the data in the same column indicate significant differences among quinoa materials at the 0.01 and 0.05 level, respectively.

2.2 藜麦籽粒灌浆动态及灌浆速率比较

大小粒型藜麦籽粒干物质积累量随着生育期均呈逐渐递增趋势,且各粒型藜麦间差异显著(图 1)。其中,在灌浆 7 d 时,大粒型藜麦 HGW-B 百粒质量显著高于其余材料,而其余材料间无显著差异,大粒型百粒质量平均值比小粒型增加 26.78%;在灌浆 14 d 时,HGW-A、HGW-B 和 LGW-A 百粒质量均显著高于 LGW-B,大粒型百粒质量平均值比小粒型藜麦增加 31.04%;在灌浆 21 d 和 28 d 时,HGW-B 百粒质量均显著高于 HGW-A 和 LGW-A,后两者又均显著高于 LGW-B,大粒型百粒质量均值分别比小粒型藜麦增加 23.20%和 21.23%。可见,大粒型藜麦 4 个时期的籽粒干物质积累量均显著高于小粒型藜麦;大小粒型藜麦百粒质量均在灌浆 7~21 d 增幅较大,但在接近成熟期(21~28 d)增幅减小。



同期不同小写字母表示材料间在 0.05 水平存在显著性差异。下同。

图 1 不同藜麦籽粒灌浆期干物质积累和灌浆速率动态变化特征

The different normal letters within same stage indicate significant difference among materials at 0.05 level.
The same as below.

Fig. 1 Dynamics of dry matter accumulation and filling rate of different quinoa grains during filling period

同时,大小粒型藜麦籽粒灌浆速率在灌浆 7~28 d 间均呈先上升后下降的趋势,HGW-A、HGW-B 和 LGW-A 均在灌浆 14 d 时达到峰值,而 LGW-B 则在灌浆 21 d 时达到峰值,且在 7~14 d 内差异显著(图 1)。其中,在灌浆 7 d 时,藜麦籽粒灌浆速率表现为

HGW-B 显著高于其余材料 25.00%~45.00%,而其余材料间无显著差异;在灌浆 14 d 时,HGW-A、HGW-B 和 LGW-A 籽粒灌浆速率均显著高于 LGW-B,前两者增幅分别达到 58.62%和 47.83%;在灌浆 21 d 和 28 d 时,籽粒灌浆速率在各材料间均无显著性差异。可见,4 份藜麦籽粒灌浆速率符合“慢—快—慢”的变化规律,但达到峰值时间和峰高明显不同,HGW-A、HGW-B 和 LGW-A 峰值出现早且较高,并以 HGW-A 表现更突出,而 LGW-B 峰值出现迟且明显低于其余三者。

2.3 藜麦籽粒灌浆过程中淀粉合成相关酶活性比较

2.3.1 淀粉分支酶活性

随着生育期推进,大粒型藜麦籽粒 SBE 活性均呈先下降后上升趋势,小粒型藜麦 SBE 活性均呈先上升后下降的趋势(图 2)。其中,在灌浆 7 d 时,大、小粒型藜麦的 SBE 活性差异不显著,处于 227~281 U/g 之间;在灌浆 14 d 时,小粒型藜麦 SBE 活性显著高于大粒型藜麦,其平均值比大粒型藜麦显著提高 55.63%,且小粒型 SBE 活性达到整个灌浆期的最大值;在灌浆 21 d 时,小粒型藜麦 SBE 活性仍均显著高于大粒型藜麦,其平均值比大粒型藜麦显著提高 83.60%;在灌浆 28 d 时,HGW-B 和 LGW-A 藜麦的 SBE 活性显著高于其余 2 个材料,但前两者间和后两者间均差异不显著,大粒型藜麦 SBE 活性平均值比小粒型藜麦高。总体来看,藜麦灌浆期间小粒型材料籽粒 SBE 活性强于大粒型材料。

2.3.2 蔗糖合成酶活性

由图 2 可见,随着生育期推进,大粒型藜麦和小粒型藜麦 LGWA 籽粒 SS 活性均呈先上升后下降的变化趋势,而 LGW-B 的 SS 活性则先下降后上升再下降,且小粒型材料 SS 活性始终高于同期大粒型材料。其中,在灌浆 7 d 和 21 d 时,小粒型藜麦 LGW-B 的 SS 活性显著高于同期其余材料;在灌浆 14 d 和 28 d 时,各大、小粒型藜麦材料间的 SS 活性均差异不显著。以上结果表明,小粒型藜麦 SS 活性在灌浆 4 个时期均强于同期大粒型藜麦,对蔗糖的降解能力大于大粒型藜麦。

2.3.3 可溶性淀粉合成酶活性

可溶性淀粉合成酶(SSS)通常以游离态存在于质体基质中,催化 ADPG 与淀粉引物反应,使淀粉链延长,主要负责支链淀粉合成。籽粒灌浆过程 SSS 活性越强,合成淀粉的能力越强。大粒型藜麦 SSS 活性随着生育期推进均呈先上升后下降的趋势,小粒型藜麦 SSS 活性均呈逐渐下降趋势(图 2)。

其中,在灌浆 7 d 时,小粒型藜麦 SSS 活性显著高于大粒型藜麦,其平均值比大粒型藜麦显著提高 37.53%;在灌浆 14 d,大小粒型藜麦 SSS 活性平均值差异不显著,处于 144~234 nmol/(min·g)之间;在灌浆 21 d 和 28 d,大粒型藜麦 SSS 活性显著高于小粒型藜麦,其平均值比同期小粒型藜麦分别显著提高 47.68%和 41.05%。以上结果表明,籽粒灌浆过程中大粒型藜麦 SSS 活性强于小粒型藜麦。

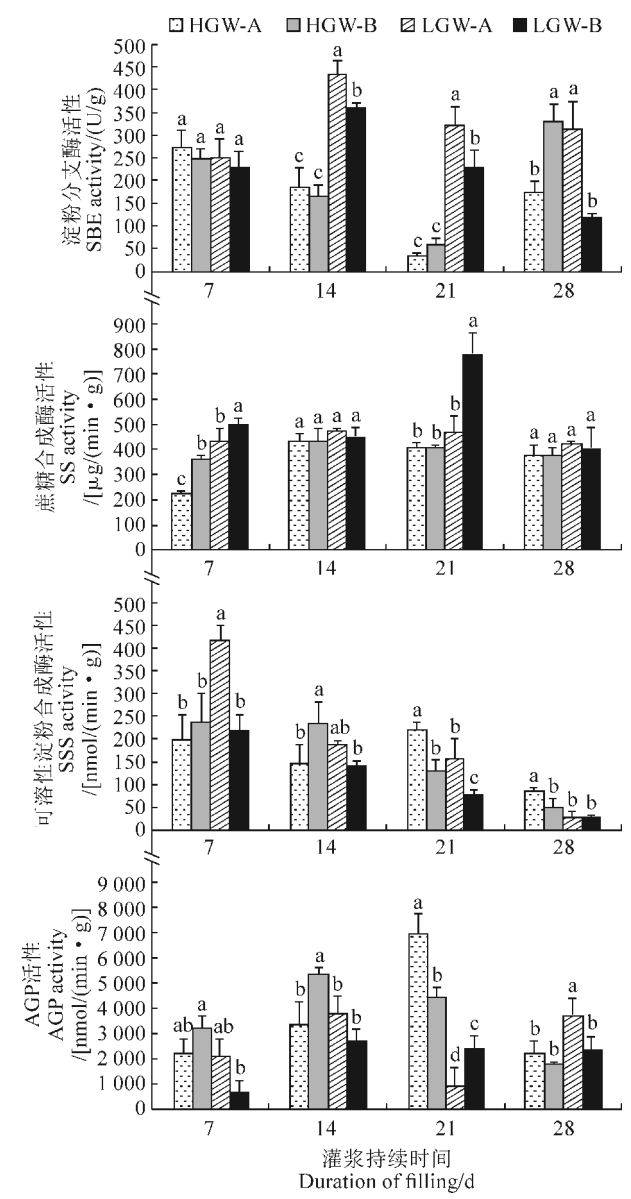


图2 藜麦籽粒灌浆期不同淀粉合成酶活性的差异
Fig. 2 Differences in the activity of the starch synthases in quinoa grains during the filling period

2.3.4 ADPG 焦磷酸化酶(AGP)活性

由图2可见,大粒型藜麦籽粒中AGP活性随着生育期推进均呈先上升后下降的趋势,小粒型藜麦AGP活性则呈先升后降再升或先上升后下降的趋

势。在灌浆 7 d、14 d 和 21 d,大粒型藜麦的 AGP 活性均显著高于小粒型藜麦,其平均值比同期小粒型藜麦分别显著提高 96.31%、33.74%和 237.44%;在灌浆 28 d,大粒型藜麦的 AGP 活性显著低于小粒藜麦,其平均值比小粒型藜麦显著降低 44.43%。以上结果表明,籽粒灌浆过程中大粒型藜麦的 AGP 活性强于小粒型藜麦;AGP 活性强弱是大、小粒型藜麦差异的一个关键酶。

3 讨论

3.1 大小粒型藜麦籽粒表型性状差异

自 20 世纪 80 年代引入藜麦种质资源以来,中国对藜麦的基础研究仍很薄弱。作为新兴作物,藜麦籽粒表型研究是作物育种工作的重要基础。以往对藜麦的研究主要集中在表型性状如株高、茎秆长、叶片长、单株产量、千粒重等方面^[23-24],而针对藜麦籽粒的研究较少。藜麦籽粒表型性状(包括粒径、粒长等)是影响产量的主要因素之一。商志伟等^[25]认为,籽粒大小在育种中兼顾了大粒及高产的育种目标。本研究结果表明,随着藜麦生育时期推进,大小粒型藜麦平均籽粒面积、周长、直径、粒长、粒宽 5 个表型性状在灌浆 3 个时期(除灌浆 14 d)均存在极显著差异,尤其是大粒型藜麦的籽粒面积和周长显著高于小粒型藜麦 9.12%~23.92%。本试验虽然得出大小粒型藜麦间籽粒表型性状存在显著差异,但选用大小粒型藜麦材料较少,且是 1 年的结果,还需要更多材料的多年多点试验结果的验证。

3.2 大小粒型藜麦籽粒灌浆特性差异

籽粒干物质积累是作物高产的基础,而籽粒灌浆速率则直接影响藜麦籽粒干物质积累,对产量起决定作用。张海艳等^[26]认为影响玉米粒重的原因是灌浆速率,灌浆速率大则籽粒粒重大,相反粒重低。不同藜麦品种籽粒在灌浆过程中干物质积累和灌浆速率存在差异的原因目前尚不清楚。关于籽粒干物质的积累在禾本科作物中已有研究,不同品种(系)大豆^[27]、水稻^[28]、玉米^[29]等干物质的积累呈 S 形增长,本研究与其结果相一致,且本研究主要是对千粒重有差异的藜麦进行比较,能较明确地观察到大小粒型间的差异,但取样时间、时期以及选材均偏少,还不能充分证明大小粒型藜麦籽粒干物质积累的差异。同时,随着灌浆时期的推移,本研究中大小粒型藜麦籽粒灌浆速率均呈先上升后下降的趋势,符合“慢—快—慢”的规律变化,可初步划分灌浆 7 d 为缓增期,灌浆 7~21 d 为快增期,灌浆 21 d 之后为减缓期。这一结论与玉米灌浆速率相关研究^[26,30-31]基本一致。目前,大

小粒型藜麦籽粒灌浆特性的差异研究相关报道较少，今后还需要更多试验进行探讨、验证。

3.3 大小粒型藜麦籽粒灌浆期淀粉合成相关酶活性差异

淀粉的合成是由 SBE、SS、SSS、AGP 等一系列酶催化完成，这些酶由环境和内在遗传因素共同控制。藜麦籽粒中淀粉含量占 53.5%~69.2%，藜麦淀粉合成关键酶活性强弱影响淀粉积累的研究鲜见报道。本研究结果表明，大小粒型藜麦的 SBE、SS、SSS 和 AGP 活性在灌浆 4 个时期变化趋势不一致，各藜麦材料间差异显著，规律性不明显。本研究中小粒型藜麦在灌浆 4 个时期的 SS 活性均高于大粒型藜麦，这可能是大粒型藜麦源器官制造的蔗糖分配到输入器官的量较少，导致大粒型藜麦降解蔗糖的 SS 活性较低，这与邱献琨等^[19]、唐媛^[32]的研究结论基本一致。但是，本研究中大小粒型藜麦灌浆过程中籽粒 SBE 和 SSS 活性的变化规律与唐媛^[32]的研究结果不尽一致，且前人在水稻^[19]、小麦^[33]、绿豆^[34]、马铃薯^[35]上的相关研究结论也不一致。这可能是由于支链淀粉活性在不同的试验材料中表达存在差异，导致合成淀粉的 SBE 和 SSS 活性不一

致，具体差异需要在后期的试验中进一步深入研究。AGP 是植物淀粉合成的关键限速酶^[36]，并在小麦^[37]、青稞^[38]等作物中已得到验证。本研究结果显示大粒型藜麦的 AGP 活性强于小粒型藜麦，这与水稻^[19]、小麦^[33]、绿豆^[34]上的研究结论一致，这说明 AGP 也是藜麦籽粒淀粉合成的关键酶。AGP 活性越强则淀粉合成能力就越强，进而提高作物产量，因此，可以将 AGP 活性作为大粒型藜麦新品种选育的一个重要指标。目前，藜麦籽粒中淀粉合成关键酶对籽粒大小影响的研究鲜见报道，今后可以深入探讨大小粒型藜麦淀粉合成关键酶相关基因表达的差异，进一步阐明大小粒差异形成的机制。

4 结 论

大小粒型藜麦的籽粒表型性状存在显著差异，并以籽粒面积和籽粒周长差异最大；参试材料的籽粒灌浆速率呈“慢—快—慢”的规律变化；灌浆过程中大粒型藜麦籽粒的淀粉分支酶和蔗糖合成酶活性显著低于小粒型藜麦材料，而其可溶性淀粉合成酶和 ADPG 焦磷酸化酶活性则显著强于小粒型。淀粉合成酶活性强弱差异是影响藜麦籽粒大小的主要因素。

参考文献：

[1] 梁旺军. 藜麦的生物学特性及栽培技术[J]. 江西农业, 2020 (6): 16-17.
LIANG W J. Biological characteristics and cultivation techniques of quinoa[J]. *Jiangxi Agriculture*, 2020(6): 16-17.

[2] MATIACEVICH S B, CASTELLÓN M L, MALDONADO S B, et al. Water-dependent thermal transitions in quinoa embryos[J]. *Thermochimica Acta*, 2006, 448(2): 117-122.

[3] BHARGAVA A, SHUKLA S, OHRI D. Genetic variability and interrelationship among various morphological and quality traits in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. *Field Crops Research*, 2007, 101(1): 104-116.

[4] PULVENTO C, RICCARDI M, LAVINI A, et al. Field trial evaluation of two *Chenopodium quinoa* genotypes grown under rain-fed conditions in a typical Mediterranean environment in South Italy[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2010, 196(6): 407-411.

[5] GIURA A, SAULESCU N N. Chromosomal location of genes controlling grain size in a large grained selection of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Euphytica*, 1996, 89(1): 77-80.

[6] 蒋丹, 文欢, 潘珊珊, 等. 1 份水稻大粒材料的粒型及生理特性分析[J]. 华北农学报, 2020, 35(增刊 1): 126-132.
JIANG D, WEN H, PAN S S, et al. Analysis of grain type and physiological characteristics for a large grain rice[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2020, 35(Suppl. 1): 126-132.

[7] LUCAS M R, HUYNH B L, DA SILVA VINHOLES P, et al. Association studies and legume synteny reveal haplotypes

determining seed size in *Vigna unguiculata* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 95.

[8] 孙梦涵. 基于 SSR 标记的藜麦种质资源遗传多样性分析和性状关联分析[D]. 成都: 成都大学, 2021.

[9] 任永峰. 内蒙古阴山北麓藜麦生长发育、水肥利用和产量形成特性研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2018.

[10] BORRÁS L, WESTGATE M E. Predicting maize kernel sink capacity early in development [J]. *Field Crops Research*, 2006, 95(2/3): 223-233.

[11] JOHNSON D R, TANNER J W. Calculation of the rate and duration of grain filling in corn (*Zea mays* L.) [J]. *Crop Science*, 1972, 12(4): 485-486.

[12] ZHANG Z H, LIU Z G, CUI Z T, et al. Genetic analysis of grain filling rate using conditional QTL mapping in maize[J]. *PLoS One*, 2013, 8(2): e56344.

[13] ZHOU Y, CUI L, YOU X, et al. Effects of repeated and continuous dry heat treatments on the physicochemical and structural properties of quinoa starch[J]. *Food Hydrocolloids*, 2021, 113: 106532.

[14] LINDEBOOM N, CHANG P R, FALK K C, et al. Characteristics of starch from eight quinoa lines[J]. *Cereal Chemistry*, 2005, 82(2): 216-222.

[15] TANG H J, WATANABE K, MITSUNAGA T. Characterization of storage starches from quinoa, barley and adzuki seeds[J]. *Carbohydrate Polymers*, 2002, 49(1): 13-22.

[16] 彭丹丹, 吴超, 徐开未, 等. 不同播期玉米籽粒灌浆特性及其与气象因子的关系[J]. 中国生态农业学报, 2022, 30(7): 1134-1142.

- PENG D D, WU C, XU K W, *et al.* Relationship between grain filling characteristics of maize and meteorological factors under different sowing dates[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2022, 30(7): 1134-1142.
- [17] 程旺大, 张国平, 姚海根, 等. 密穗型水稻品种的籽粒灌浆特性研究[J]. 作物学报, 2003, 29(6): 841-846.
- CHENG W D, ZHANG G P, YAO H G, *et al.* Studies on the grain-filling properties of compact panicle type of rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(6): 841-846.
- [18] 刘大同, 蒋正宇, 张晓, 等. 小麦不同灌浆速率品种籽粒淀粉合成与积累研究[J]. 植物生理学报, 2021, 57(3): 703-712.
- LIU D T, JIANG Z N, ZHANG X, *et al.* Studies on starch biosynthesis and accumulation in wheat varieties with different grain-filling rates[J]. *Plant Physiology Journal*, 2021, 57(3): 703-712.
- [19] 邱献镔. 水稻大粒种质特性研究[D]. 延吉: 延边大学, 2010.
- [20] WANG W Q, LI Q X, TIAN F X, *et al.* Wheat NILs contrasting in grain size show different expansin expression, carbohydrate and nitrogen metabolism that are correlated with grain yield[J]. *Field Crops Research*, 2019, 241: 107564.
- [21] 左振朋, 田凤龙, 姜朋, 等. 6个不同产量玉米品种籽粒淀粉积累及相关酶活性的比较[J]. 作物学报, 2011, 37(3): 529-536.
- ZUO Z P, TIAN F L, JIANG P, *et al.* Comparison of kernel starch accumulation and related enzyme activities among six maize cultivars of different yield types[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2011, 37(3): 529-536.
- [22] 徐晨. 淀粉分支酶的突变对小麦淀粉结构及功能特性的影响[D]. 扬州: 扬州大学, 2022.
- [23] 王艳青, 李春花, 卢文洁, 等. 135份国外藜麦种质主要农艺性状的遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(5): 887-894.
- WANG Y Q, LI C H, LU W J, *et al.* Genetic diversity analysis of major agronomic traits in 135 foreign quinoa germplasm accessions[J]. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2018, 19(5): 887-894.
- [24] 王思宇, 左文博, 朱凯莉, 等. 71份藜麦品种资源的农艺性状及营养品质分析与评价[J]. 作物杂志, 2022(3): 63-72.
- WANG S Y, ZUO W B, ZHU K L, *et al.* Analysis and evaluation of agronomic characteristics and nutritional qualities of 71 quinoa accessions[J]. *Crops*, 2022(3): 63-72.
- [25] 商志伟, 杨仕梅, 张天缘, 等. 中国紫苏籽粒性状及对品质产量的影响分析[J]. 种子, 2021, 40(12): 61-67.
- SHANG Z W, YANG S M, ZHANG T Y, *et al.* Analysis of grain characteristics and their effects on quality and yield of *Perilla frutescens*[J]. *Seed*, 2021, 40(12): 61-67.
- [26] 张海艳, 董树亭, 高荣岐. 不同类型玉米籽粒灌浆特性分析[J]. 玉米科学, 2007, 15(3): 67-70.
- ZHANG H Y, DONG S T, GAO R Q, *et al.* Analysis on kernel filling characteristics for different maize types[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(3): 67-70.
- [27] 韩英鹏, 滕卫丽, 杜玉萍, 等. 不同发育时期大豆籽粒干物质积累的QTL动态分析[J]. 中国农业科学, 2010, 43(7): 1328-1338.
- HAN Y P, TENG W L, DU Y P, *et al.* Dynamic QTL analysis of dry matter accumulation in soybean seed at different developmental stages[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(7): 1328-1338.
- [28] 叶廷红, 李鹏飞, 侯文峰, 等. 早稻、晚稻和中稻干物质积累及氮素吸收利用的差异[J]. 植物营养与肥料学报, 2020, 26(2): 212-222.
- YE T H, LI P F, HOU W F, *et al.* Differences in dry matter accumulation and nitrogen absorption and utilization among early, late and middle rice[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2020, 26(2): 212-222.
- [29] 钱春荣, 王荣焕, 赵久然, 等. 玉米果穗不同位势籽粒灌浆特性分析[J]. 玉米科学, 2017, 25(3): 80-86.
- QIANG C R, WANG R H, ZHAO J R, *et al.* Analysis on characteristics of grain-filling at different positions on a maize ear[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2017, 25(3): 80-86.
- [30] 陈江, 王燕, 黄斌全, 等. 不同类型玉米籽粒淀粉积累、相关酶活及基因表达差异分析[J]. 核农学报, 2012, 26(2): 217-230.
- CHEN J, WANG Y, HUANG B Q, *et al.* Analysis of starch accumulation, corresponding enzyme activity and gene expression among different types of corns[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2012, 26(2): 217-230.
- [31] 徐田军, 吕天放, 赵久然, 等. 不同播期条件下黄淮海区主推夏播玉米品种籽粒灌浆特性[J]. 作物学报, 2021, 47(3): 566-574.
- XU T J, LYU T F, ZHAO J R, *et al.* Grain filling characteristics of summer maize varieties under different sowing dates in the Huanghuaihai Region[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2021, 47(3): 566-574.
- [32] 唐媛. Ca^{2+} 对灌浆期藜麦籽粒淀粉合成的影响[D]. 成都: 成都大学, 2020.
- [33] 盛婧, 郭文善, 胡宏, 等. 小麦淀粉合成关键酶活性及其与淀粉积累的关系[J]. 扬州大学学报, 2003, 24(4): 49-53.
- SHENG J, GUO W S, HU H, *et al.* Relationship between activities of key enzymes involving in starch synthesis and starch accumulation in wheat[J]. *Journal of Yangzhou University*, 2003, 24(4): 49-53.
- [34] 杨思敏, 刘蓓蓓, 王可心, 等. 不同绿豆品种籽粒形成过程中淀粉积累特性[J]. 中国农业大学学报, 2022, 27(6): 110-119.
- YANG S M, LIU B B, WANG K X, *et al.* Starch accumulation characteristics of different mung bean varieties during grain formation[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2022, 27(6): 110-119.
- [35] 唐宏亮, 石琰, 田洵, 等. 马铃薯淀粉合成关键酶与块茎淀粉积累的关系[J]. 中国农学通报, 2015, 31(27): 88-93.
- TANG H L, SHI Y, TIAN X, *et al.* Relationship between key enzymes of starch synthesis and tuber starch accumulation[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(27): 88-93.
- [36] START D M, TIMMERMAN K P, BARRY GF *et al.* Regulation of the amount of starch in plant tissues by ADP glucose pyrophosphorylase[J]. *Science*, 1992, 258(5080): 287-292.
- [37] RIJVEN A. Heat inactivation of starch synthase in wheat endosperm tissue[J]. *Plant Physiology*, 1986, 81(2): 448-453.
- [38] 郑许光, 齐军仓, 王凤, 等. 青裸籽粒灌浆期淀粉代谢酶活性与淀粉积累特征的关系研究[J]. 种子, 2018, 37(2): 19-23, 28.
- ZHENG X G, QI J C, WANG F, *et al.* Study on the relationship between amylase activity and starch accumulation characteristics in hullless barley at filling stage[J]. *Seed*, 2018, 37(2): 19-23, 28.