

糜子籽粒形成过程中蛋白质、淀粉积累与相关合成酶特性

陈光华¹ 韩浩坤¹ 马洪驰¹ 党科¹ 王孟² 杨璞¹ 冯佰利^{1*}

(1. 西北农林科技大学 农学院/旱区作物逆境生物学国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;
2. 榆林市农业科学研究院, 陕西 榆林 719000)

摘要 为探究糜子灌浆过程中籽粒蛋白质及淀粉积累规律, 选用糯性和粳性糜子品种各 2 个, 分别为‘龙黍 21 号’、‘晋黍 5 号’和‘榆糜 2 号’、‘陇糜 8 号’, 分析淀粉合成相关酶活性的动态特性。结果表明: 糜子开花后, 粳糯品种籽粒脂肪含量先增加后减少, 而粗蛋白含量不断减少, 其中谷蛋白含量最高。各氨基酸中, 谷氨酸、脯氨酸和亮氨酸含量最高。淀粉含量变化呈 S 型增加, 积累速率先增加后减小。4 种淀粉合成相关酶(ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPP)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、颗粒结合性淀粉合成酶(GBSS)以及淀粉分支酶(Q 酶))活性显示出单峰曲线变化。粳性品种中 SSS 酶主要调控直链、支链及总淀粉积累, Q 酶主要调控总淀粉和直链淀粉, AGPP 酶参与直链淀粉的积累; 而糯性品种直链、支链及总淀粉积累主要受到 SSS 和 Q 酶的调控。

关键词 糜子; 籽粒形成过程; 蛋白质; 淀粉; 淀粉合成相关酶

中图分类号 S566.1 **文章编号** 1007-4333(2019)07-0028-09 **文献标志码** A

Characteristics of protein and starch accumulation and the dynamic changes of key enzymes during grain filling of proso millet (*Panicum miliaceum* L.)

CHEN Guanghua¹, HAN Haokun¹, MA Hongchi¹, DANG Ke¹,
WANG Meng², YANG Pu¹, FENG Baili^{1*}

(1. College of Agronomy/Arid State Key Laboratory of Crop Stress Biology, Northwest A&F University, Yangling 712100, China;
2. Yulin Academy of Agriculture Sciences, Yulin 719000, China)

Abstract The dynamics of protein and starch accumulation and the activities of starch synthesis related enzymes during grain filling of proso millet were investigated in this study. Two waxy varieties (‘Longshu 21’ and ‘Jinshu 5’) and two non-waxy varieties (‘Yumi 2’ and ‘Longmi 8’) were taken as study materials. The results showed that the content of fat increased firstly and then decreased after anthesis. However, the content of crude protein continuously decreased, among which gluten content was the highest. Proso millet grain was found rich in glutamic acid, proline and leucine. And the accumulation of total starch, amylose and amylopectin showed a trend of S-type growth and their accumulation rates increased firstly and decreased later. The activity of AGPP, SSS, GBSS and Q enzyme showed a single peak curve during the process of grain filling. For non-waxy varieties, the accumulation rate of total starch was correlated with the activity of SSS and Q enzyme, its amylose was significantly affected by the AGPP, SSS and Q enzyme. SSS was pivotal in amylopectin accumulation of non-waxy varieties. While the activity of SSS and Q enzyme played key roles in the process of all accumulation of waxy varieties.

Keywords proso millet; grain formation; protein; starch; enzymes involving in starch synthesis

收稿日期: 2018-08-22

基金项目: 国家谷子高粱产业技术体系(CARS-06-A26); 国家自然科学基金项目(31371529); 国家“十二五”科技支撑计划(2014BAD07B03); 陕西省小杂粮产业技术体系项目(2009-2018)

第一作者: 陈光华, 硕士研究生, E-mail: ghchen2017@163.com

通讯作者: 冯佰利, 教授, 主要从事作物高产生态生理技术及小杂粮栽培、育种研究, E-mail: 7012766@163.com

谷物籽粒是作物最后连续渐进形成的器官,包含光合产物的形成、运输、聚积和固定,即作物光合产生的有机物通过同化作用储存在籽粒中^[1]。灌浆是决定最终谷物产量及品质的关键动态过程,也是谷物生长发育的重要生物学过程,具有极其复杂的特征^[2]。因此,作物籽粒灌浆过程中营养物质积累变化规律的研究备受关注^[3-7]。

虽然谷物作物的最终产量取决于灌浆期碳水化合物的积累,但是籽粒中脂肪、蛋白质及其他组分在这一过程中也具有显著相关的动态变化^[4,6]。其中,大豆籽粒脂肪含量的增加呈先快后慢、最后趋于缓慢的“S”型曲线变化^[4]。而油菜种子在授粉后10~17 d 油脂积累速率较慢,之后快速增长^[5]。就蛋白质积累而言不同小麦品种在不同年份和不同栽培环境下的籽粒蛋白组分变化也有所不同,清蛋白含量逐渐下降,醇溶和谷蛋白含量变化则相反,而球蛋白先升高后降低^[7]。

另外,小麦和水稻等作物籽粒淀粉积累在灌浆发育中期速率达到峰值^[8],该过程与品种的差异具有很强的相关性:高淀粉品种的淀粉含量在灌浆前期较高,直链、支链淀粉分别于灌浆中期、后期积累迅速^[9]。该过程中,AGPP、SSS、GBSS 以及 Q 酶等对其有显著影响^[10]: AGPP 是淀粉合成中的限速酶,而 GBSS 和 SSS 分别作用于直链和支链淀粉的合成,Q 酶则对支链淀粉有影响^[9-10]。

糜子(*Panicum miliaceum* L.)是生育期短的雨养谷物之一,营养价值高,抗逆性强,是我国干旱半干旱地区的主要粮食作物和饲料来源^[11-12]。目前关于糜子的研究主要在营养品质评价上^[13-14],而对其在籽粒发育过程中营养物质积累特性的研究较少。因此,本试验选取粳性及糯性糜子品种各2个,探究灌浆过程籽粒脂肪、蛋白质、氨基酸和淀粉等营养成分的积累,以及淀粉合成相关酶(AGPP、GBSS、SSS 和 Q 酶)的活性变化规律,旨在为糜子遗传育种和高效栽培工作提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验于2016年6—10月在榆林小杂粮综合试验示范基地进行,该地区属黄土高原丘陵沟壑区,年降水量395 mm左右,年蒸发量为2 088.1 mm,属典型的干旱半干旱大陆性季风气候,年气温为-29.0~38.4℃。试验地土壤为黄绵土,耕层有机

质3.2 g/kg, pH 8.6, 阳离子交换量(CEC) 0.1 mol/kg, 碱解氮16.1 mg/kg, 速效磷4.8 mg/kg, 速效钾65.8 mg/kg。

1.2 试验设计

本试验供试糜子品种由西北农林科技大学陕西榆林小杂粮试验基地提供,糯性‘龙黍21号’(‘LS21’)和‘晋黍5号’(‘JS5’)及粳性‘榆糜2号’(‘YM2’)和‘陇糜8号’(‘LM8’)糜子品种各2个。小区长5.0 m,宽3.0 m,行距33 cm,种植行数为9行,条播,3次重复。播前撒施尿素、过磷酸钙和硫酸钾(纯氮69 kg/hm²; P₂O₅ 10.8 kg/hm²; K₂O 24.75 kg/hm²)作为基肥,按试验要求进行田间管理。

花后每7 d取主穗顶部籽粒,一部分烘干磨样,用于营养指标的测定。另一部分低温冷藏,脱壳后测定淀粉相关酶活性。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 营养品质含量测定

粗脂肪采用索氏提取法^[15]测定;蛋白质组分用连续震荡法提取,凯氏定氮法测定^[16];氨基酸含量参照GB/T5009.124-2003^[17]测定。

1.3.2 淀粉及相关酶活性测定

直链、支链淀粉含量采用双波长比色法^[18]测定;AGPP、SSS 和 GBSS 酶活性参照 Nakamura 等^[19]的方法进行;Q 酶测定参考赵法茂等^[20]的方法。

1.4 数据处理

采用Excel 2013 和 SPSS 21 进行数据处理和统计分析,采用Excel 2013 和 OriginPro 2016 进行图表绘制。

2 结果与分析

2.1 糜子籽粒形成过程中营养品质变化

2.1.1 脂肪含量

灌浆过程中,4种糜子籽粒脂肪含量均先升高后降低(图1),且峰值出现在花后21~28 d。就品种而言,成熟时‘YM2’籽粒脂肪含量最高,‘LS21’次之,而‘JS5’最低。

2.1.2 粗蛋白含量变化

与脂肪含量变化不同,蛋白质含量不断减少(图2)。花后7 d品种间差异较大,表现为:‘JS5’>‘YM2’>‘LS21’>‘LM8’。除‘LM8’外,其余3个糜子品种籽粒粗蛋白含量在之后的14 d内(花后7~21 d)迅速下降4.74%~8.75%,而随后的21 d内(花后21~42 d)仅有1%左右的变化。而‘LM8’

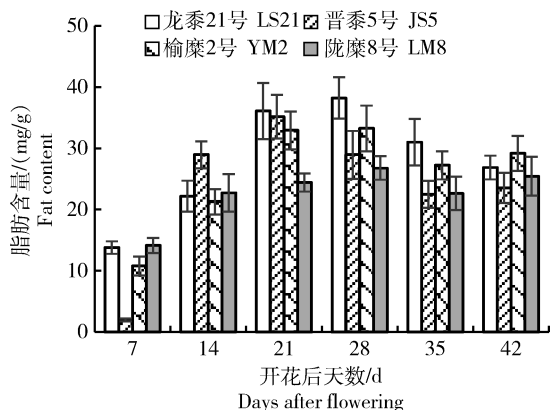


图1 糜子籽粒形成中脂肪含量变化

Fig.1 Dynamic of fat content in proso millet grain filling process

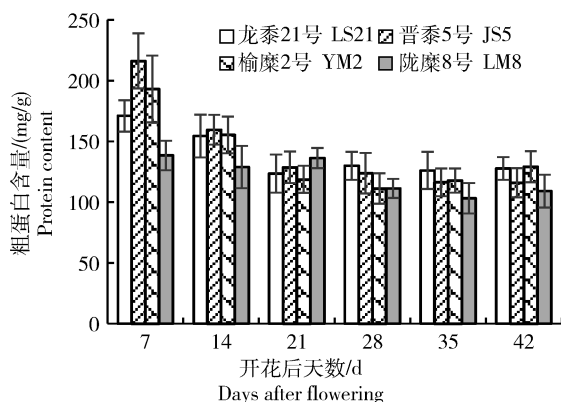


图2 糜子籽粒形成中粗蛋白含量变化

Fig.2 Dynamic of protein content in proso millet grain filling process

整体变化较平缓,整个籽粒成熟过程中(花后7~42 d)其粗蛋白含量仅下降2.93%。

2.1.3 蛋白组分含量变化

4类蛋白组分占籽粒蛋白总量的质量百分数为19.36%~25.12%,其中谷蛋白>清蛋白>球

蛋白>醇溶蛋白。不同糜子品种4类组分蛋白变化趋势无显著差异(图3),清蛋白含量变化与总蛋白变化一致。谷蛋白和球蛋白含量变化分别呈V型和W型。醇溶蛋白含量各时期均低于0.3%,成熟时表现为粳性品种>糯性品种。

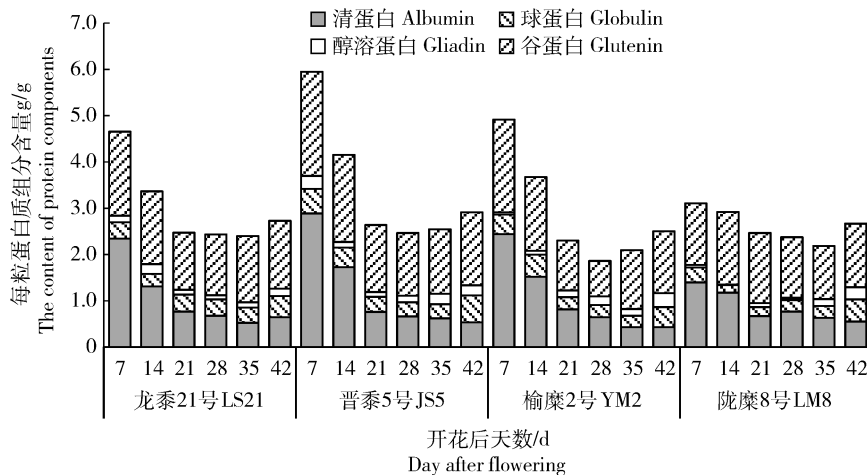


图3 糜子籽粒形成中每粒蛋白质组分含量

Fig.3 Content of protein components in proso millet grain filling process

2.1.4 氨基酸含量变化

糜子灌浆过程中籽粒17种氨基酸含量有较大变化(表1),其中谷氨酸(Glu)含量最高,脯氨酸(Pro)和亮氨酸(Leu)次之。‘LS21’的Glu和Leu在花后28 d达到最大值,而Pro在14 d达到最大值;‘JS5’中Leu、Pro和Glu分别于花后21、28和42 d达到最大;而在2个粳性品种‘YM2’和‘LM8’中,上述3种氨基酸同时分别于花后14和21 d时达到最大。另外,赖氨酸大致呈‘V’型变化,成熟时糯性品种大于粳性品种。整个过程中,E/T(必需氨基酸占总氨基酸质量百分数)为33.10%~52.93%,E/N(必需氨基酸与非必需氨基酸质量百分数)为48.53%~78.22%,表明糜子氨基酸组成丰富,比例适宜。

氨基酸占总氨基酸质量百分数)为33.10%~52.93%,E/N(必需氨基酸与非必需氨基酸质量百分数)为48.53%~78.22%,表明糜子氨基酸组成丰富,比例适宜。

2.2 糜子籽粒形成过程中淀粉含量及相关酶活性变化

2.2.1 总淀粉积累量及积累速率变化

糜子籽粒形成过程中,其总淀粉先迅速增加而后变缓(图4(a))。不同品种在开花后第7天无显著差异,在之后的14 d内(花后7~21 d),‘LS21’迅速增加5.2倍,之后保持不变;‘YM2’与‘LM8’在

表 1 开花后糜子籽粒形成中氨基酸含量变化

Table 1 Changes of amino acid for proso millet grain filling process

品种 Variety	时间/d Days	氨基酸含量/(mg/g) The content of amino acid														E/T/ %	E/N/ %			
		Asp	Glu	Ser	Gly	His	Arg	Thr	Ala	Pro	Tyr	Val	Met	Cys	Ile			Leu	Phe	Lys
龙黍 21 号 LS21	7	11.20	37.09	8.21	6.67	3.83	14.81	3.34	11.42	14.38	5.02	8.68	2.66	0.83	6.70	18.06	10.71	4.03	34.61	52.92
	14	11.29	50.00	11.66	8.61	4.18	14.23	2.10	22.23	36.82	4.58	12.40	4.25	0.56	10.00	33.70	17.37	3.47	35.35	54.68
	21	10.77	54.71	11.04	8.12	4.17	12.12	2.67	17.22	29.33	4.66	9.13	3.99	0.69	8.23	26.41	19.34	2.83	34.05	51.64
	28	8.66	56.97	10.99	6.19	4.43	13.27	2.49	20.97	32.43	6.99	11.16	4.94	0.45	9.89	35.82	18.9	1.50	36.22	56.80
	35	5.33	32.10	10.16	4.10	4.34	1.58	9.24	11.80	22.58	3.11	7.83	3.38	1.65	6.91	23.91	16.07	0.60	43.89	78.22
	42	6.13	42.36	7.33	4.35	3.07	0.81	6.30	16.78	21.60	2.79	7.91	2.82	0.80	7.10	25.19	12.38	1.44	39.14	64.30
晋糜 5 号 JS 5	7	12.04	40.39	10.47	11.71	5.19	2.65	18.23	15.66	22.98	7.89	12.90	3.52	0.70	10.40	24.58	16.21	5.53	43.69	77.59
	14	7.26	28.17	9.61	7.45	4.11	12.86	1.77	18.47	26.89	3.90	10.14	3.73	0.54	8.79	27.76	14.35	3.23	39.08	64.15
	21	7.59	44.07	12.10	5.78	5.27	17.15	2.07	15.58	27.65	5.17	10.37	3.77	1.74	8.96	30.64	19.83	1.16	37.49	59.97
	28	6.38	33.82	12.02	5.23	5.41	13.48	1.62	11.65	33.73	5.22	9.55	5.45	2.97	8.60	27.40	24.89	0.63	40.16	67.11
	35	13.46	42.25	9.42	5.41	3.93	10.77	1.70	20.31	25.66	3.31	9.49	3.13	0.74	8.24	29.45	14.29	2.16	35.53	55.12
	42	8.14	57.98	9.51	4.85	3.82	10.61	1.93	20.34	24.51	3.58	9.31	3.07	1.32	8.08	29.73	14.01	1.87	33.77	51.00
榆糜 2 号 YM 2	7	14.04	39.47	10.43	13.46	5.72	18.48	4.37	19.70	36.10	5.95	13.97	5.07	1.21	11.43	29.16	17.87	5.57	36.97	58.65
	14	10.03	53.39	12.23	7.61	5.25	15.60	2.50	20.07	37.53	5.97	12.30	6.02	1.06	10.70	35.87	21.59	2.08	37.07	58.91
	21	7.42	53.39	9.57	5.30	3.67	10.00	1.94	19.36	24.29	3.04	8.78	3.58	0.50	7.67	28.48	14.08	2.12	52.93	52.94
	28	7.39	44.16	11.90	5.05	4.97	15.29	2.04	15.62	26.89	3.93	9.59	3.04	1.21	8.32	29.88	18.70	0.95	37.09	58.95
	35	7.13	47.47	10.64	4.70	4.08	12.20	1.67	17.61	25.17	3.51	9.11	2.62	0.83	7.86	29.78	16.25	1.13	35.94	56.09
	42	9.25	48.95	10.74	5.07	4.14	11.41	1.63	20.27	28.75	3.34	9.77	2.55	0.67	8.61	32.75	16.83	1.20	35.89	55.97
陇糜 8 号 LM 8	7	7.92	45.71	8.67	7.02	3.57	11.54	2.05	17.52	22.47	3.55	9.37	2.49	0.87	0.81	25.29	13.42	3.79	32.68	48.53
	14	9.91	48.73	10.84	7.65	4.57	14.72	2.48	18.71	30.31	4.91	10.94	2.77	0.53	9.52	31.32	17.95	2.44	35.92	56.04
	21	9.81	59.03	12.46	7.28	5.06	14.93	2.07	23.01	43.10	5.78	12.64	3.48	0.64	11.31	40.23	22.64	1.57	35.99	56.23
	28	7.23	42.87	9.56	5.04	4.06	12.56	1.60	16.16	20.89	3.12	8.72	2.22	1.17	7.40	25.68	14.10	1.98	35.67	55.45
	35	7.35	51.10	8.55	4.46	3.21	9.85	1.56	17.74	17.45	2.27	7.79	1.66	0.62	6.69	24.26	11.49	2.40	33.10	49.48
	42	3.26	22.24	4.04	1.97	1.51	4.58	0.66	7.92	8.71	1.14	3.61	0.67	0.29	3.04	11.48	5.50	0.80	33.49	50.36

注: E/T 表示必需氨基酸占总氨基酸质量的比例; E/N 表示必需氨基酸与非必需氨基酸质量的比例。

Note: E/T, the proportion of essential amino acids to total amino acids; E/N, the proportion of essential amino acids to nonessential amino acids.

开花后7~28 d分别快速增加5.7和4.2倍,之后趋于平缓;而‘JS5’则增加到花后35 d才稳定。

成熟时籽粒总淀粉含量由高到低为‘YM2’>‘JS5’>‘LM8’>‘LS21’。

所有糜子总淀粉积累速率呈单峰曲线变化

(图4(b))。‘LS21’和‘LM8’于花后14 d达到峰值,而另外2个品种则在21 d达到最大。其中,‘YM2’最大积累速率最高,而‘LM8’最低。另外,‘LS21’的积累速率在花后28 d最先降至0,说明该品种为早熟品种。

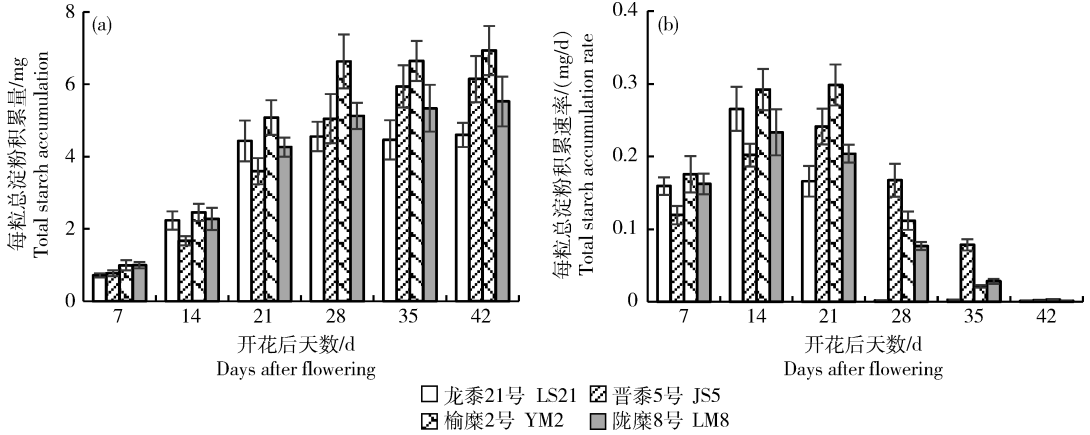


图4 糜子籽粒形成中每粒种子总淀粉积累量(a)和积累速率(b)变化

Fig. 4 Dynamic of total starch accumulation (a) and the accumulating rates (b) in proso millet grain filling process

2.2.2 直链淀粉积累量和积累速率变化

所有试验品种直链淀粉积累量呈现“S”型变化

趋势(图5(a)),且粳性大于糯性。‘JS5’直链淀粉在花后7~21 d缓慢增加,21~42 d增加迅速,其

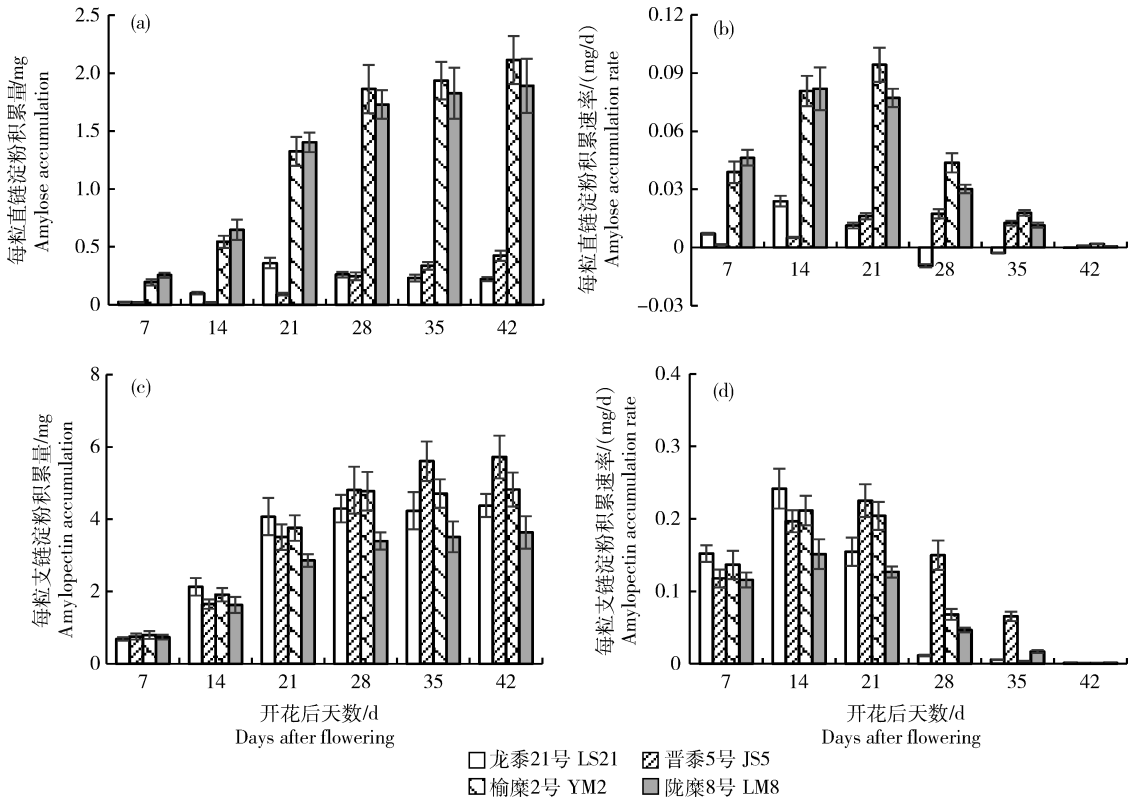


图5 糜子籽粒形成中平均每粒种子直链淀粉积累量(a)和积累速率(b)及其支链淀粉积累量(c)和积累速率(d)的变化

Fig. 5 Dynamic accumulation (a) and the accumulating rates (b) of amylose, dynamic accumulation (c) and the accumulating rates (d) of amylopectin

余 3 个品种在花后 7~14 d 之前增长缓慢, 粳性品种在花后 14~28 d 增加迅速, 之后缓慢, 而 ‘LS21’ 在花后 14~21 d 增长较快, 之后变缓(图 5)。成熟时直链淀粉含量由高到低为 ‘YM2’ > ‘LM8’ > ‘JS5’ > ‘LS21’。

与积累量不同, 直链淀粉积累速率变化呈单峰曲线(图 5(b)), 但各品种峰值时间不同。‘LS21’ 和 ‘LM8’ 于花后 14 d 达到峰值; ‘YM2’ 最大值出现在第 21 d; ‘JS5’ 峰值出现最晚(花后 28 d)。4 个品种中, ‘LS21’ 积累速率最先降为 0。在整个灌浆期, 粳性品种积累速率高于糯性。

2.2.3 支链淀粉积累量和积累速率变化

支链淀粉积累量整体变化与直链淀粉一致(图 5(c))。粳性品种支链淀粉与直链淀粉积累量变化规律类似。糯性品种在花后 7~14 d 增长较

缓, 但 ‘LS21’ 在之后的 7 d 内积累迅速, 之后趋于稳定; 而 ‘JS5’ 则在之后的 14 d 内迅速积累, 而后保持稳定。籽粒成熟时, 支链淀粉含量为 ‘JS5’ > ‘YM2’ > ‘LS21’ > ‘LM8’。

支链淀粉积累速率表现同样与直链淀粉一致(图 5(d))。不同的是, ‘LS21’、‘YM2’ 和 ‘LM8’ 积累速率的峰值均于花后 14 d, 而 ‘JS5’ 较晚(花后 21 d)。其中, ‘LS21’ 积累速率最先降至 0。

2.2.4 糜子籽粒形成过程中淀粉合成相关酶活性变化

由图 6 可知, 籽粒 4 种酶活性先增加后减少。SSS 和 Q 酶活性峰值出现在花后 14 d, 在糯性品种中该 2 种酶活性高于粳性。而其余 2 种酶活性最大值出现较晚(花后 21 d), 粳性品种活性始终高于糯性品种。

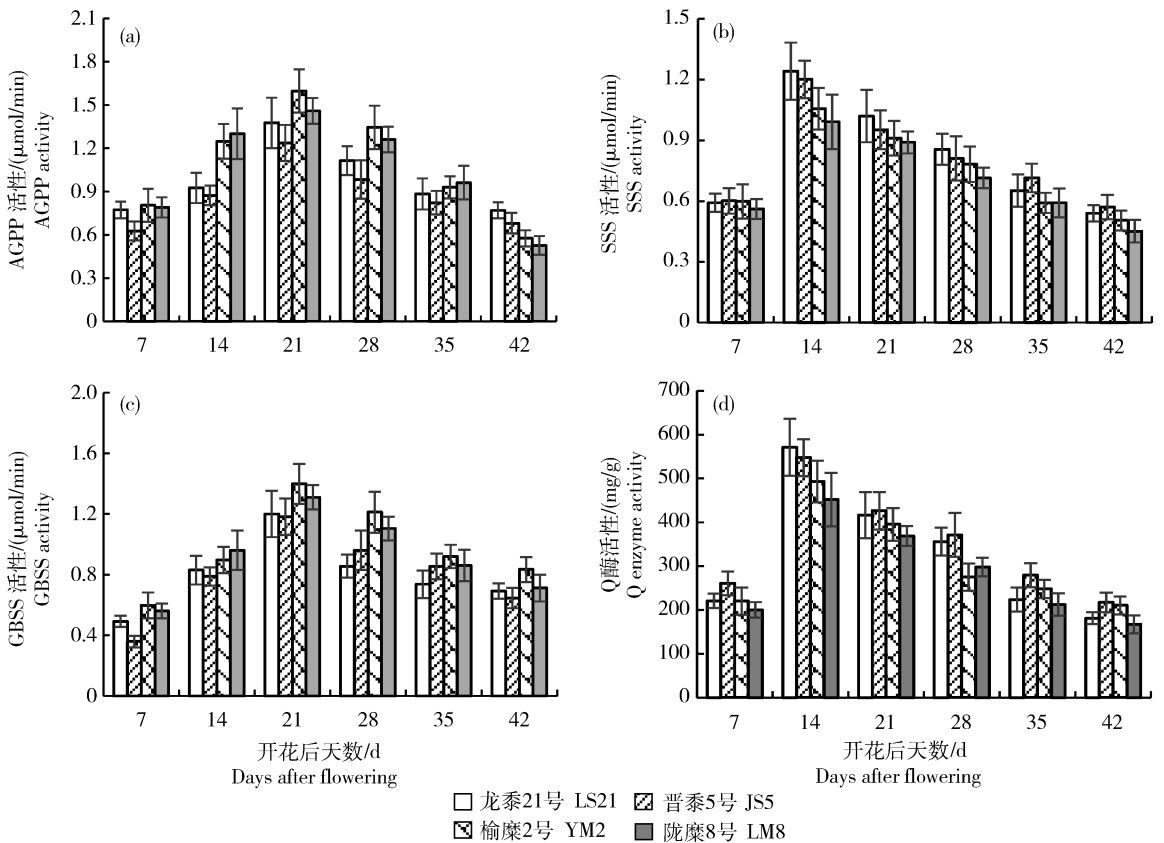


图 6 糜子籽粒形成中平均每粒种子中 AGPP(a)、SSS(b)、GBSS(c) 和 Q 酶(d) 活性变化

Fig. 6 Dynamic of AGPP (a), SSS (b), GBSS (c) and Q enzyme (d) activities in proso millet grain filling process

2.3 淀粉相关酶活性与淀粉积累关系

糯性品种中, SSS 和 Q 酶活性与 3 种淀粉积累速率有显著正相关性 ($P < 0.05$, 表 2), 而 GBSS 和 AGPP 活性与 3 种淀粉积累速率并无显著相关性。

粳性品种中, SSS 活性与 3 种淀粉积累速率呈显著正相关 ($P < 0.05$); Q 酶活性与总、直链淀粉积累速率显著正相关 ($P < 0.05$); AGPP 活性仅与直链淀粉积累速率显著正相关 ($P < 0.05$)。

表2 糜子籽粒形成中酶活性与淀粉积累速率的相关性分析
Table 2 Correlation analysis on starch accumulation rate and enzymes activities for proso millet grain filling process

类型 Type	酶 Enzyme	直链淀粉积累速率	支链淀粉积累速率	总淀粉积累速率
		Amylopectin accumulation rate	Amylose accumulation rate	Starch accumulation rate
糯性 Waxy	GBSS	0.582	0.313	0.332
	AGPP	0.625	0.465	0.478
	SSS	0.914*	0.818*	0.828*
	Q酶	0.894*	0.838*	0.846*
粳性 Non-waxy	GBSS	0.518	0.267	0.346
	AGPP	0.822*	0.643	0.703
	SSS	0.917*	0.817*	0.855*
	Q酶	0.886*	0.794	0.829*

注: * 代表在 0.05 水平上显著相关。

Note: * means significance at the 0.05 probability level.

3 讨论

脂肪是谷类作物籽粒的重要成分之一,与其他成分相比,具有更高的能量。虽然糜子的脂肪含量不高,但因含有较多优质的短链脂肪酸和不饱和脂肪酸^[21],使其具有较高营养价值的品质特性。本研究发现 4 种糜子籽粒脂肪含量均先升高后降低,与其他 3 个品种不同,‘JS5’在花后 7 d 籽粒脂肪含量最低,之后迅速增加并于花后 21 d 达到最大值。推测可能是灌浆前期籽粒自身合成脂肪速率较高,但当脂肪积累量达到一定时,合成速率受到生成物的限制^[4]。一般而言,灌浆过程中需要相当多的营养物质作为能量供给,脂肪在前期被做为供能物质而非储藏脂肪,后期则开始积累储藏脂肪^[4]。而在本研究中 4 种糜子在花后 21 d 或花后 28 d,籽粒脂肪积累开始下降,可能是被降解进而生成其他次生代谢产物^[4]。

氮从光合作用场所转运至籽粒中,经过一系列生物合成和转氨基作用形成氨基酸分子,最终合成蛋白质^[22]。糜子蛋白主要是清蛋白^[15],属于结构蛋白,是一类参与代谢活动的酶;醇溶蛋白和谷蛋白属于储藏蛋白^[23]。本研究发现糜子在灌浆前期,均表现为结构蛋白含量高于储藏蛋白,但随着成熟期的推进,储藏蛋白含量逐渐超过结构蛋白。整个灌浆过程中,4 个试验品种籽粒 Glu 含量最高,而 Pro 和

Leu 含量次之。这是因为 Glu 或谷氨酰胺是植物氮素代谢首先产生的有机含氮化合物,是绝大多数其他氨基酸的生物合成前体^[24]。另一方面,糜子籽粒粗蛋白含量不断减少,且不同品种在花后 7 d 有所不同:花后 7~21 d,除‘LM8’外,其余 3 个糜子品种籽粒蛋白质含量迅速下降,而脂肪含量剧增。因为糖和蛋白质为生物合成脂肪提供能量^[25]。另外,在灌浆前期,光合产物(主要是糖类)迅速被转运至籽粒,导致籽粒增大时淀粉含量快速增加,从而也可引起蛋白质含量的下降^[9]。

籽粒是植物的贮藏器官,其中糜子籽粒淀粉含量在 60% 以上。本研究中所有淀粉含量呈“S”型变化。直链淀粉积累速率和积累量均表现为粳性品种高于糯性品种。这与前人在水稻上的研究结果相类似:水稻成熟过程中,直链淀粉持续缓慢增长,且粳稻高于粳稻^[26],并在灌浆前期,直链淀粉含量较高的品种其积累速率高于含量较低的品种;直链淀粉含量较低的品种中期,支链淀粉积累迅速^[27-28]。

作物籽粒淀粉积累与其合成相关酶具有一定的相关性,在小麦中,不同粳糯品种籽粒淀粉合成酶活性与直链、支链淀粉积累速率相同^[29]。本研究中,各糜子品种淀粉酶活性变化趋势均为单峰曲线。就品种而言,糯性品种直链、支链及总淀粉积累速率与 SSS 和 Q 酶活性具有显著正相关性($P < 0.05$, 表 2),表明此类品种淀粉积累主要与上述 2 种酶有

关。与此不同,粳性品种中,SSS活性与3种淀粉积累速率呈显著正相关($P < 0.05$);Q酶活性与总、直链淀粉积累速率显著正相关($P < 0.05$),表明粳性品种总、直链淀粉受SSS和Q酶的调控,支链淀粉积累主要是SSS起作用,此外,AGPP活性对粳性品种直链淀粉积累也有显著影响。这与张艳平等^[30]研究结果一致。

糜子籽粒营养物质积累是一个复杂的过程,其变化趋势受基因型影响。但不同栽培管理措施对此整个过程的影响还需要进一步的探究,从而根据生产目的,结合品质动态变化规律,采取合理有效的栽培措施,改善糜子品质^[31]。

4 结论

糜子籽粒形成过程中,粳糯品种籽粒各营养品质积累量差异不明显;谷氨酸、脯氨酸和亮氨酸含量最高;粳性品种的直链淀粉积累量和积累速率高于糯性。在粳性品种中,总、直链淀粉受SSS和Q酶的影响,支链淀粉积累主要是SSS起作用,此外,AGPP活性对粳性品种直链淀粉也有显著影响;而糯性品种淀粉积累主要受SSS和Q酶调控。

参考文献 References

[1] 李世清,邵明安,李紫燕,伍维模,张兴昌. 小麦籽粒灌浆特征及影响因素的研究进展[J]. 西北植物学报, 2003, 23(11): 2031-2039
Li S Q, Shao M A, Li Z Y, Wu W M, Zhang X C. Review of characteristics of wheat grain fill and factors to influence it[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2003, 23(11): 2031-2039 (in Chinese)

[2] Wang E T, Wang J J, Zhu X D, Hao W, Wang L Y, Li Q, Zhang L X, He W, Lu B R, Lin H X, Ma H, Zhang G Q, He Z H. Control of rice grain-filling and yield by a gene with a potential signature of domestication[J]. *Nature Genetics*, 2008, 40(11), 1370-1374

[3] Takai T, Fukuta Y, Shiraiwa T, Horie T. Time-related mapping of quantitative trait loci controlling grain-filling in rice (*Oryza sativa* L)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(418): 2107-2118

[4] 于凤瑶,辛秀君,张代军,周顺启,邱红梅. 大豆籽粒干物质、脂肪和蛋白质的动态积累规律研究[J]. 农业现代化研究, 2009, 30(5): 637-640
Yu F Y, Xin X J, Zhang D J, Zhou S Q, Qiu H M. Dynamic accumulation of dry matter, oil and protein in soybean seed[J]. *Research of Agricultural Modernization*, 2009, 30(5): 637-

640 (in Chinese)

[5] 徐一兰,官春云,谭太龙,余龙喜. 油菜种子形成中含油量与其合成相关酶活性的变化及其相关性[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1854-1857
Xu Y L, Guan C Y, Tan T L, Yu L X. Changes of oil content and oil biosynthesis-related enzymes activities and their correlation during seed formation in *Brassica napus* [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(10): 1854-1857 (in Chinese)

[6] 赵勇,张树华,王杰,杨学芳,李晓云,鞠晓影,杨学举. 小麦籽粒灌浆期蛋白质组分含量变化规律的研究[J]. 河北农业大学学报, 2016, 39(5): 8-11
Zhao Y, Zhang S H, Wang J, Yang X F, Li X Y, Ju X Y, Yang X J. Investigation to the pattern for dynamic diversification of protein-fraction contents during grain development in wheat [J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2016, 39(5): 8-11 (in Chinese)

[7] 周国勤,张应香,李宇峰,李明慧,李刚. 信阳234的籽粒灌浆特性及蛋白质、淀粉积累动态研究[J]. 山东农业科学, 2008, 1(1): 51-54
Zhou G Q, Zhang Y X, Li Y F, Li M H, Li G. Study of grain filling characteristics and accumulation dynamics of protein and starch in grains of wheat cultivar Xinyang 234 [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2008, 1(1): 51-54 (in Chinese)

[8] 方先文,姜东,戴廷波,曹卫星. 小麦淀粉组分的积累规律[J]. 江苏农业学报, 2002, 18(3): 139-142
Fang X W, Jiang D, Dai Y B, Cao W X. Accumulation regularity of starch components in wheat varieties [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2002, 18(3): 139-142 (in Chinese)

[9] Ballicora M A, Iglesias A A, Preiss J. ADP-Glucose pyrophosphorylase: A regulatory enzyme for plant starch synthesis [J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 79(1): 1

[10] 王自布,黄燕芬,吴坤,任翠娟,姜金仲. 籽粒淀粉合成酶与淀粉合成关系的研究进展[J]. 生物技术进展, 2013, 1(5): 336-341
Wang Z B, Huang Y F, Wu K, Ren C J, Jiang J Z. Progress on correlation between starch synthase and starch synthesis in the grain [J]. *Current Biotechnology*, 2013(5): 336-341 (in Chinese)

[11] Qu Y, Su W, Zhang P P, Li C. Effects of different water harvesting on soil water, growth and yield of the proso millet (*Panicum miliaceum* L.) in a semiarid region of Northwest China [J]. *Journal of Agricultural Science*, 2012, 4(9): 106-113

[12] Zhang Y Y, Han H K, Zhang D Z, Li J, Gong X W, Feng B L, Xue Z H, Yang P. Effects of ridging and mulching combined practices on proso millet growth and yield in semi-arid regions of China [J]. *Field Crops Research*, 2017, 213(1): 65-74

[13] 杨清华,邱军,李海,杨天育,程炳文,赵敏,刘国庆,高小丽,冯佰利. 糜子育成品种农艺、产量及品质性状综合鉴定与评价 [J]. 中国农业科学, 2017, 50(23): 4530-4544
Yang Q H, Qiu J, Li H, Yang T Y, Cheng B W, Zhao M, Liu G

- Q, Gao X L, Feng B L. Comprehensive evaluation of agronomic, yield and quality traits of broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L) cultivars[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(23): 4530-4544 (in Chinese)
- [14] 柴岩. 糜子(黄米)的营养和生产概况[J]. *粮食加工*, 2009, 34(4): 90-91
- Chai Y. Nutrition and production overview of proso millet (yellow rice)[J]. *Grain Processing*, 2009, 34(4): 90-91 (in Chinese)
- [15] Zarnowski R, Suzuki Y. Expedient Soxhlet extraction of resorcinolic lipids from wheat grains[J]. *Journal of Food Composition & Analysis*, 2004, 17(5): 649-663
- [16] 邓妙, 魏益民. 蛋白质组分的连续累进提取分析法[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 1989, 1(1): 110-113
- Deng M, Wei Y M. Successive extraction and analysis of protein fractions[J]. *Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition*, 1989, 1(1): 110-113 (in Chinese)
- [17] GB/T5009. 124—2003. 食品中氨基酸的测定[S]. 北京: 中国标准出版社, 2003
- GB/T5009. 124—2003. Determination of amino acids in food [S]. Beijing: Standards Press of China, 2003
- [18] Yamashita S, Baba N, Moriyama H. Application of dual-wavelength spectrophotometry to determination of amylose and amylopectin contents[J]. *Nippon Shokuhin Kagaku Kogaku Kaishi*, 2011, 40(5): 365-369
- [19] Nakamura Y, Yuki K, Park S Y, Ohya T. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains[J]. *Plant & Cell Physiology*, 1989, 30(6): 833-839
- [20] 赵法茂, 齐霞, 肖军, 王宪泽. 测定淀粉分支酶活性方法的改进[J]. *植物生理学报*, 2007, 43(6): 1167-1169
- Zhao F M, Qi X, Xiao J, Wang X Z. Improved method for determining starch branching enzyme activity [J]. *Plant Physiology Journal*, 2007, 43(6): 1167-1169 (in Chinese)
- [21] 田翔, 乔治军, 田琴, 曹晓宁, 王君杰, 刘思辰. 气相色谱-质谱法定性定量测定糜子中的脂肪酸[J]. *食品科学*, 2016, 37(14): 128-131
- Tian X, Qiao Z J, Tian Q, Cao X N, Wang J J, Liu S C. Identification and quantitation of fatty acids in *Panicum miliaceum* L by gas chromatography-mass spectrometry[J]. *Food Science*, 2016, 37(14): 128-131 (in Chinese)
- [22] 许振柱, 周广胜. 植物氮代谢及其环境调节研究进展[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(3): 511-516
- Xu Z Z, Zhou G S. Research advance in nitrogen metabolism of plant and its environmental regulation[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3): 511-516 (in Chinese)
- [23] Desai R M, Bhatia C R. Nitrogen uptake and nitrogen harvest index in durum wheat cultivars varying in their grain protein concentration[J]. *Euphytica*, 1978, 27(2): 561-566
- [24] 张智猛, 戴良香, 胡昌浩, 董树亭, 王空军. 氮素对玉米淀粉累积及相关酶活性的影响[J]. *作物学报*, 2005, 31(7): 956-963
- Zhang Z M, Dai L X, Hu C H, Dong S T, Wang K J. Effect of nitrogen on starch accumulation and related enzyme activities maize (*Zea mays*) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(7): 956-963 (in Chinese)
- [25] 林红. 甜玉米籽粒营养成分动态变化研究[J]. *黑龙江农业科学*, 2011(2): 5-7
- Lin H. Study on dynamic changes of the nutritional component of sweet corn grain[J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences*, 2011(2): 5-7 (in Chinese)
- [26] Egli D B, Bruening W P. Accumulation of nitrogen and dry matter by soybean seeds with genetic differences in protein concentration[J]. *Crop Science*, 2007, 47(1): 359-366
- [27] 陈洁. 水稻籽粒淀粉和蛋白质积累模拟模型研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011
- Chen J. Study on rice grain starch and protein accumulation simulation model [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011 (in Chinese)
- [28] 揭厚胜. 不同直链淀粉含量的水稻品种籽粒淀粉和蛋白质积累特性的研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2004
- Jie H S. Study on characteristics of starch and protein accumulation in different amylose content rice varieties [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2004 (in Chinese)
- [29] 谭彩霞, 封超年, 郭文善, 朱新开, 李春燕, 彭永欣. 不同小麦品种籽粒淀粉合成酶基因的表达及其与淀粉积累的关系[J]. *麦类作物学报*, 2011, 31(6): 1063-1070
- Tan C X, Feng C N, Guo W S, Zhu X K, Li C Y, Peng Y X. Difference in expression of starch synthase gene and starch synthesis in the grains of different wheat cultivars[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2011, 31(6): 1063-1070 (in Chinese)
- [30] 张艳平, 苏旺, 高小丽, 雷锦银, 高金锋, 王鹏科, 冯佰利. 不同覆盖栽培糜子籽粒灌浆期淀粉酶活性变化[J]. *中国农业大学学报*, 2014, 19(1): 51-58
- Zhang Y P, Su W, Gao X L, Lei J Y, Gao J F, Wang P K, Feng B L. Dynamic changes of starch synthesis enzymes activities of *Panicum miliaceum* L grain during the filling stage under different mulching cultivation [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2014, 19(1): 51-58 (in Chinese)
- [31] 韩浩坤. 糜子籽粒形成过程中淀粉及蛋白质积累特性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017
- Han H K. The starch and protein accumulation characteristics during the development of proso millet [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2017 (in Chinese)