

不同绿豆品种籽粒形成过程中淀粉积累特性

杨思敏 刘蓓蓓 王可心 高玉萌 李鑫 林瑞嫦 高小丽*

(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)

摘要 为探究绿豆籽粒灌浆过程中淀粉积累的特性,选用‘绿丰2号’、‘安绿7号’、‘冀0816毛-3’和‘安康绿豆’4个绿豆品种为材料,对开花后绿豆籽粒形成过程中淀粉代谢相关酶活性及直链淀粉、支链淀粉和总淀粉的积累变化进行测定,用 Logistic 方程拟合淀粉积累过程,并进行相关分析。结果表明,绿豆籽粒形成过程中,直链淀粉、支链淀粉及总淀粉积累量均不断增加。随着籽粒灌浆,4个绿豆品种的淀粉合成相关酶腺苷二磷酸葡萄糖蔗糖磷酸化酶(AGPase)、颗粒结合淀粉酶(GBSS)、可溶性淀粉合成酶(SSS)和淀粉分支酶(SBE)均呈先上升后下降趋势。籽粒淀粉积累符合 Logistic 方程。曲线拟合分析显示,大粒型绿豆‘安绿7号’和‘冀0816毛-3’最大淀粉积累速率均出现在花后8~11 d,小粒型绿豆‘绿丰2号’和‘安康绿豆’最大灌浆速率均出现在花后15~18 d。相关分析表明,绿豆籽粒中 AGPase 酶活性与淀粉积累速率呈极显著正相关。AGPase 是绿豆淀粉合成的关键酶,绿豆淀粉的合成与积累主要由 AGPase 控制。

关键词 绿豆; 淀粉合成; 淀粉合成相关酶; 直链淀粉; 支链淀粉

中图分类号 S522

文章编号 1007-4333(2022)06-0110-10

文献标志码 A

Starch accumulation characteristics of different mung bean varieties during grain formation

YANG Simin, LIU Beibei, WANG Kexin, GAO Yumeng, LI Xin, LIN Ruichang, GAO Xiaoli*

(College of Agronomy/Arid State Key Laboratory of Crop Stress Biology, Northwest Agricultural and Forest University, Yangling 712100, China)

Abstract To uncover the relationship between the accumulation of starch components and starch metabolism during mung bean grain filling, four mung bean cultivars, ‘Lv Feng 2’, ‘Anlv 7’, ‘An Kang’ and ‘Ji0816Mao-3’, were used in the study. The accumulation and changes of amylose, amylopectin and total starch as well as the changes of enzyme activities related to starch metabolism during the grain formation of mung bean after flowering were measured. The starch accumulation process was fitted by Logistic equation and the correlation was analyzed. The results showed that the accumulation of amylose, amylopectin and total starch increased continuously during the process of mung bean grain formation. The starch synthase AGPase, GBSS, SSS and SBE of four mung bean varieties showed a trend of increasing at first and then decreasing at the grain-filling stage. The dynamics of starch accumulation in the seeds of all cultivars can be fitted by Logistic equation. The maximum starch accumulation rate of ‘Anlv 7’ and ‘Ji0816 Mao-3’ appeared in 8-11 d after anthesis, while the maximum filling rate of ‘Lv Feng 2’ and ‘An Kang’ appeared in 15-18 d after anthesis. There was an extreme significant positive correlation between AGPase enzyme activity and starch accumulation rate. In conclusion, AGPase is the key enzyme of mung bean starch synthesis and the accumulation of total starch in mung bean is mainly regulated by AGPase.

Keywords mung bean; starch synthesis; amylosynthase; amylose; amylopectin

收稿日期: 2021-05-25

基金项目: 陕西省重点研发计划(2018TSCXL-NY-03-01); 陕西省豆类产业技术体系(SNTX-36)

第一作者: 杨思敏, 硕士研究生, E-mail: 1194017959@qq.com

通讯作者: 高小丽, 副教授, 主要从事小宗粮豆作物高产栽培生理及产业开发研究, E-mail: gao2123@nwsuaf.edu.cn

绿豆是我国传统的食用豆类作物,营养丰富、风味独特,具有医食双重用途^[1-2]。淀粉是绿豆籽粒的主要成分之一,约占干重的54%~71%^[3]。籽粒淀粉合成与积累由一系列的生化生理过程调控,受作物遗传特性及其生长环境影响。催化淀粉合成的酶主要包括腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)、淀粉合成酶(Starch synthase, SS)以及淀粉分支酶(Starch branching enzyme, SBE),其中淀粉合成酶依据其形态性质又分为可溶性淀粉合成酶(Soluble starch synthase, SSS)和颗粒结合淀粉酶(Granule-bound starch synthase, GBSS)^[4]。AGPase是植物淀粉合成的关键限速酶,主要控制合成支链淀粉和直链淀粉的骨架,ADP-葡萄糖^[5]。GBSS主要调控直链淀粉的合成^[6]。SSS与SBE共同参与支链淀粉的合成,同时SBE影响植物淀粉的精细结构^[7]。GBSS和SSS以及SBE的共同调节也有助于抗性淀粉的积累^[8]。淀粉积累和淀粉合成相关酶活性研究多集中于禾谷类作物,如水稻^[9-10]、小麦^[11]和糜子^[12]等,关于绿豆籽粒形成过程中籽粒淀粉的积累特征,淀粉合成相关酶的动态变化及二者关系的研究鲜见报道。本研究以4个绿豆品种为材料,对籽粒形成过程中淀粉积累特征和淀粉合成相关酶活性进行系统分析,旨在探索绿豆籽粒形成过程中淀粉积累特性,以期对绿豆品种选育和高产优质栽培提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以小粒型绿豆‘绿丰2号’和‘安康绿豆’、大粒型绿豆‘安绿7号’和‘冀0816毛-3’共4个绿豆品种为试验材料。试验于西北农林科技大学农作一站(34.29°N, 108.07°E)进行,2020年6月中旬播种。田间0~20 cm耕层土壤基础营养状况为:有机质19.69 mg/kg,全氮1.29 g/kg,有效磷42.00 mg/kg,速效钾226.50 mg/kg, pH 7.9。前茬作物为小麦。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

试验采用随机区组设计,4次重复,小区面积为20 m²,行距0.40 m,株距0.15 m。田间管理同当地大田生产。

1.2.2 测定项目和方法

于始花期挂牌标记,花后5~13 d荚果籽粒较小,摘取约300荚,花后17 d至取样结束,摘取约

150荚。将取回豆荚籽粒剥出,一半籽粒经液氮冷冻后置于-80℃超低温冰箱保存,用于测定酶活性,一半籽粒杀青烘干后用于测定淀粉含量。直链淀粉、支链淀粉及总淀粉含量测定采用双波长法^[13],淀粉合成相关酶活性均采用上海凡科维公司试剂盒进行测定,设3次重复。

1.3 数据分析

以Microsoft Excel 2010、SPSS 23和Origin 2019进行数据处理和作图。

使用Origin软件进行Logistic拟合,以淀粉积累量(y)与开花后天数(x)建立Logistic曲线,方程为

$$y = k/[1 + e^{(A+Bx)}]$$

式中: k 为生长期期望终值参数; A 和 B 为回归参数,与积累持续时间和积累速率有关。

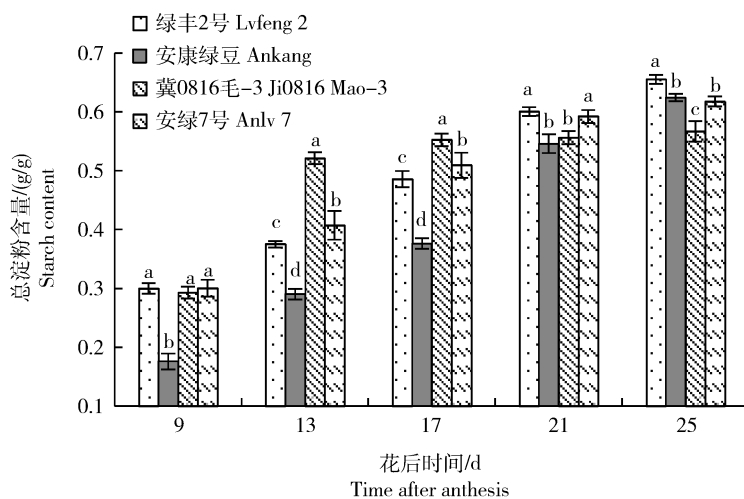
利用方程推导出淀粉积累特征参数:最大积累速率出现时间(T_{max}), d , $T_{max} = -A/B$;积累活跃生长期(约完成淀粉总积累量90%的天数, D), d , $D = [\ln(1/9) - A]/B$;最大积累速率(V_{max}), mg/d , $V_{max} = -kB/4$ ^[14-15]。

2 结果与分析

2.1 绿豆籽粒形成过程中淀粉的积累特征

由图1可知,在开花后9~17 d,‘安康绿豆’籽粒中总淀粉含量显著低于其他品种,花后21 d,‘安康绿豆’籽粒中总淀粉持续积累,其含量与‘冀0816毛-3’籽粒中总淀粉含量差异不显著,花后25 d,‘安康绿豆’籽粒中总淀粉含量与‘安绿7号’差异不显著,但显著低于‘绿丰2号’籽粒中总淀粉含量,显著高于‘冀0816毛-3’籽粒中总含量。花后9~13 d,‘冀0816毛-3’籽粒中总淀粉含量由0.29 g/g增长到0.52 g/g,花后13~25 d,‘冀0816毛-3’籽粒中总淀粉含量由0.52 g/g增长到0.57 g/g。绿豆籽粒成熟采收后测得各品种总淀粉含量由高到低为‘绿丰2号’(0.66 g/g) > ‘安康绿豆’(0.63 g/g) > ‘安绿7号’(0.60 g/g) > ‘冀0816毛-3’(0.57 g/g)。

由图2可知,开花后9 d,‘安康绿豆’籽粒中直链淀粉含量显著低于其他品种,‘绿丰2号’、‘安绿7号’和‘冀0816毛-3’籽粒中直链淀粉含量差异不显著。花后13~17 d,‘安康绿豆’籽粒中直链淀粉含量增加,但仍显著低于同期其他品种直链淀粉含量。花后21 d,‘安康绿豆’籽粒中直链淀粉含量与‘冀0816毛-3’和‘安绿7号’籽粒中直链淀粉含量



同组不同小写字母表示不同品种差异达显著水平, $P < 0.05$ 。下同。

Different lowercase letters in the same group indicate the significance level of different varieties, $P < 0.05$. The same below.

图1 不同绿豆品种籽粒发育过程中总淀粉含量变化

Fig. 1 Change of starch content during grain development of different mung bean variety

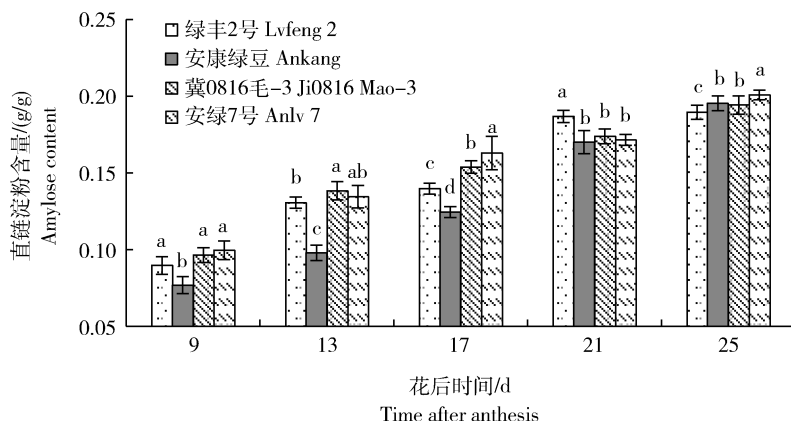


图2 不同绿豆品种籽粒发育过程中直链淀粉含量变化

Fig. 2 Change of amylose content during grain development of different mung bean variety

差异不显著,但3个品种籽粒中直链淀粉含量均显著低于‘绿丰2号’。花后25 d,4个品种绿豆籽粒直链淀粉含量均有增加,‘安康绿豆’和‘冀0816毛-3’籽粒中直链淀粉含量差异不显著,2个品种籽粒中直链淀粉含量均显著低于‘安绿7号’且显著高于‘绿丰2号’。

由图3可知,花后9~25 d,‘绿丰2号’籽粒中支链淀粉含量由0.21 g/g增长至0.47 g/g,在花后25 d‘绿丰2号’籽粒中支链淀粉含量显著高于其他品种。花后9~17 d,‘安康绿豆’籽粒中支链淀粉含量显著低于其他品种;花后21 d,‘安康绿豆’与‘冀0816毛-3’籽粒中支链淀粉含量差异不显著;花后

25 d,‘安康绿豆’籽粒中支链淀粉含量显著高于‘冀0816毛-3’,与‘安绿7号’籽粒中支链淀粉含量差异不显著,但显著低于‘绿丰2号’籽粒中支链淀粉含量。花后9~13 d,‘冀0816毛-3’支链淀粉含量由0.20 g/g增长到0.38 g/g;花后13~17 d,‘冀0816毛-3’籽粒中支链淀粉积累速率变缓,支链淀粉含量由0.38 g/g增长到0.40 g/g;花后17~25 d,‘冀0816毛-3’籽粒中支链淀粉含量由0.40 g/g下降至0.37 g/g;花后25 d,‘冀0816毛-3’籽粒中支链淀粉含量显著低于其他品种。花后9~21 d,‘安绿7号’籽粒中支链淀粉含量由0.20 g/g增长至0.42 g/g;花后25 d,其支链淀粉含量下降了

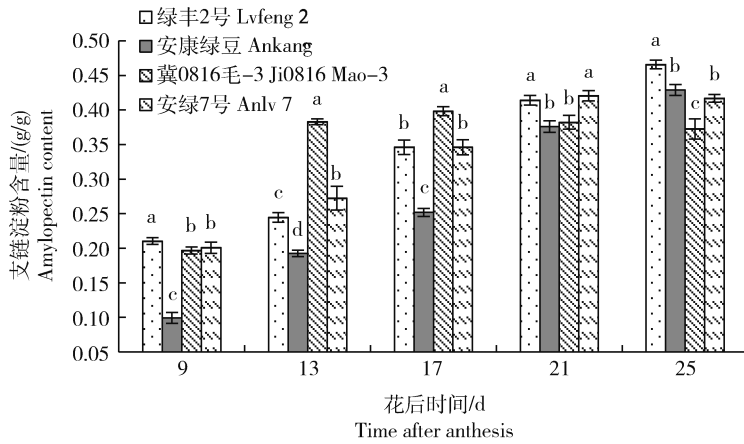


图 3 不同绿豆品种籽粒发育过程中支链淀粉含量变化

Fig. 3 Change of amylopectin content during grain development of different mung bean variety

0.003 g/g。

2.2 淀粉积累 Logistic 曲线拟合

由表 1 可知，绿豆籽粒淀粉积累过程符合 Logistic 方程 $y=k/[1+e^{-(A+Bx)}]$ 。‘绿丰 2 号’积累活跃生长期(D)最大，最大积累速率(V_{max})最小，说明在整个淀粉积累过程中‘绿丰 2 号’淀粉积累速率较慢且完成淀粉积累需要的时间较长，约为 35.26 d。‘安康绿豆’最大积累速率出现时间(T_{max})最大，其淀粉积累关键期比其他品种晚出现 2.58~8.96 d。‘冀 0816 毛-3’的 V_{max} 最大， T_{max} 及 D 最小，说明‘冀

0816 毛-3’籽粒淀粉积累速率最快，淀粉积累关键期比其他品种早 1.31~8.96 d 出现，完成淀粉积累需要的时间约为 12.27 d，比其他品种少 9.92~22.99 d。‘安绿 7 号’ T_{max} 及 D 小于‘绿丰 2 号’和‘安康绿豆’的 T_{max} 及 D，且大于‘冀 0816 毛-3’的 T_{max} 及 D，说明‘安绿 7 号’比‘绿丰 2 号’和‘安康绿豆’进入淀粉积累关键期早 5.07~7.65 d，比‘冀 0816 毛-3’晚 1.31 d，完成籽粒淀粉积累需要的时间比‘绿丰 2 号’和‘安康绿豆’少 10.28~13.07 d，比‘冀 0816 毛-3’多 9.92 d。

表 1 绿豆淀粉积累 Logistic 曲线拟合

Table 1 Logistic fitting of mung bean starch accumulation

品种 Variety	Logistic 方程 Logistic equation	R^2	T_{max}/d	D/d	$V_{max}/(mg/d)$
绿丰 2 号 Lv Feng 2	$Y=88.93/[1+e^{-(1.67-0.11x)}]$	0.99	15.22	35.26	2.44
安康绿豆 Ankang	$Y=84.23/[1+e^{-(2.67-0.15x)}]$	0.99	17.80	32.47	3.15
冀 0816 毛-3 Ji0816 Mao-3	$Y=55.76/[1+e^{-(5.67-0.64x)}]$	0.99	8.84	12.27	8.94
安绿 7 号 Anlv 7	$Y=66.32/[1+e^{-(1.85-0.18x)}]$	0.99	10.15	22.19	3.02

2.3 绿豆籽粒形成过程中淀粉合成酶活性

由图 4 可知，4 个绿豆品种籽粒的 AGPase 活性表现不同。‘冀 0816 毛-3’、‘安绿 7 号’和‘绿丰 2 号’籽粒中 AGPase 活性变化趋势呈单峰状；花后 5~9 d，‘冀 0816 毛-3’及‘安绿 7 号’籽粒中

AGPase 活性呈增长趋势，均于花后 9 d 到达测量峰值，‘冀 0816 毛-3’籽粒中 AGPase 活性测量峰值为 1.33 U/g，‘安绿 7 号’籽粒中 AGPase 活性测量峰值为 1.12 U/g；花后 9~25 d，‘冀 0816 毛-3’籽粒中 AGPase 活性由 1.33 U/g 下降至 0.67 U/g，‘安

绿7号’籽粒中 AGPase 活性由 1.12 U/g 下降至 0.70 U/g。花后 5~17 d, ‘绿丰2号’籽粒中 AGPase 活性由 0.61 U/g 增强至 1.26 U/g, 于花后 17 d 达测量峰值; 花后 17~25 d, ‘绿丰2号’籽粒中 AGPase 活性由 1.26 U/g 下降至 0.70 U/g。‘安康绿豆’籽粒中 AGPase 活性变化趋势呈双峰状; 花后 5~9 d, ‘安康绿豆’籽粒中 AGPase 活性由 0.61 U/g 增强至 0.82 U/g, 达到第一个测量峰值; 花后 9~13 d, ‘安康绿豆’籽粒中 AGPase 活性由 0.82 U/g 下降至 0.75 U/g; 花后 13~21 d, ‘安康

绿豆’籽粒中 AGPase 活性上升到 1.11 U/g, 达到最大测量值; 花后 21~25 d, ‘安康绿豆’籽粒中 AGPase 活性下降至 0.72 U/g。在 4 个绿豆品种籽粒充实过程中, ‘冀 0816 毛-3’及‘安绿7号’在花后 9 d 出现 AGPase 活性最大测量值, ‘绿丰2号’于花后 17 d 出现 AGPase 活性最大测量值, ‘安康绿豆’于花后 21 d 出现 AGPase 活性最大测量值, 4 个绿豆品种 AGPase 活性最大测量值由高到低表现为‘冀 0816 毛-3’(1.33 U/g) > ‘绿丰2号’(1.26 U/g) > ‘安绿7号’(1.12 U/g) > ‘安康绿豆’(1.11 U/g)。

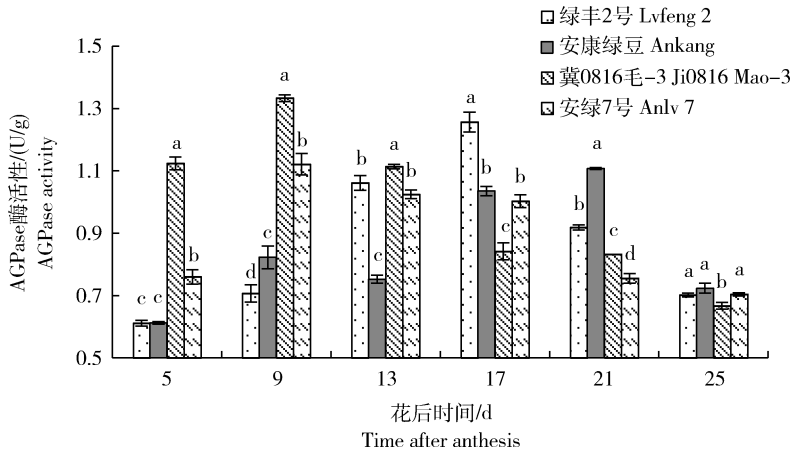


图4 籽粒发育过程中 AGPase 酶活性变化

Fig. 4 Enzyme activities of AGPase during grain development

由图 5 可知, 4 个品种绿豆籽粒形成过程中的 GBSS 活性变化趋势均呈单峰状。‘绿丰2号’籽粒中 GBSS 活性在花后 21 d 达测量峰值 1.61 U/g。‘安康绿豆’和‘安绿7号’籽粒中 GBSS 活性在花后

17 d 达测量峰值, ‘安康绿豆’籽粒中 GBSS 活性测量峰值为 1.89 U/g, ‘安绿7号’籽粒中 GBSS 活性测量峰值为 1.92 U/g。‘冀 0816 毛-3’籽粒中 GBSS 活性在花后 13 d 达测量峰值, 1.66 U/g。

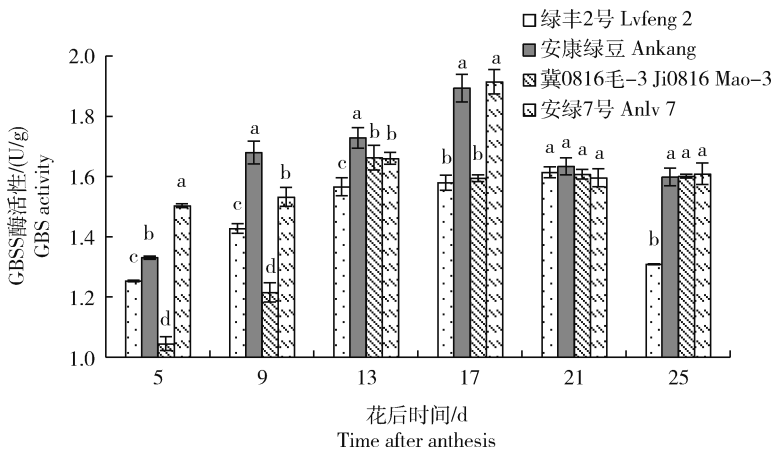


图5 籽粒发育过程中 GBSS 酶活性变化

Fig. 5 Enzyme activities of GBSS during grain development

由图 6 可知,4 个绿豆品种籽粒的 SSS 活性变化趋势均呈“N”形波动。其中‘安康绿豆’籽粒中 SSS 活性于花后 5~13 d 由 0.39 U/g 增强至 0.54 U/g,并在花后 13 d 达最大测量值;花后 13~21 d SSS 活性由 0.54 U/g 下降至 0.45 U/g,花后 21~25 d 又上升至 0.50 U/g。‘绿丰 2 号’、‘冀 0816 毛-3’和‘安绿 7 号’籽粒中 SSS 活性在花后 5~17 d 持续增加,均于花后 17 d 达最大测量值,‘绿丰 2 号’籽粒中 SSS 活性最大测量值为 0.58 U/g,‘冀 0816 毛-3’籽粒中 SSS 活性最大测量值为 0.60 U/g,‘安绿 7 号’籽粒中 SSS 活性最大测量值为 0.59 U/g;3 个品种籽粒中 SSS 活性于花后 17~21 d 下降,‘绿丰 2 号’籽粒中 SSS 活性下降至 0.37 U/g,‘冀 0816 毛-3’籽粒中 SSS 活性下降至

0.47 U/g,‘安绿 7 号’籽粒中 SSS 活性下降至 0.41 U/g;3 个品种籽粒中 SSS 活性于花后 21~25 d 又上升,‘绿丰 2 号’籽粒中 SSS 活性上升至 0.44 U/g,‘冀 0816 毛-3’籽粒中 SSS 活性上升至 0.49 U/g,‘安绿 7 号’籽粒中 SSS 活性上升至 0.42 U/g。

由图 7 可知,4 个绿豆品种籽粒的 SBE 活性变化趋势均呈单峰状。‘绿丰 2 号’和‘安绿 7 号’籽粒中 SBE 活性在花后 21 d 达测量峰值,‘绿丰 2 号’籽粒中 SBE 活性最大测量值为 1.09 U/g,‘安绿 7 号’籽粒中 SBE 活性最大测量值为 1.06 U/g;‘安康绿豆’和‘冀 0816 毛-3’籽粒中 SBE 活性均在花后 17 d 达测量峰值,‘安康绿豆’籽粒中 SBE 活性最大测量值为 0.99 U/g,‘冀 0816 毛-3’籽粒中 SBE 活性最大测量值为 1.10 U/g。

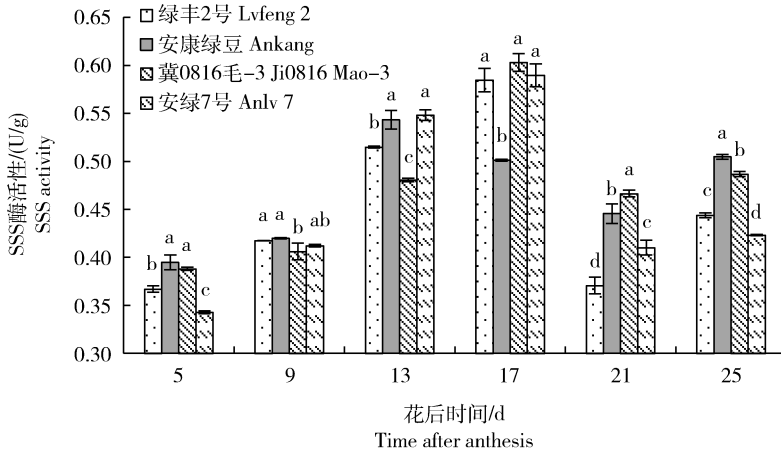


图 6 籽粒发育过程中 SSS 酶活性变化

Fig. 6 Enzyme activities of SSS during grain development

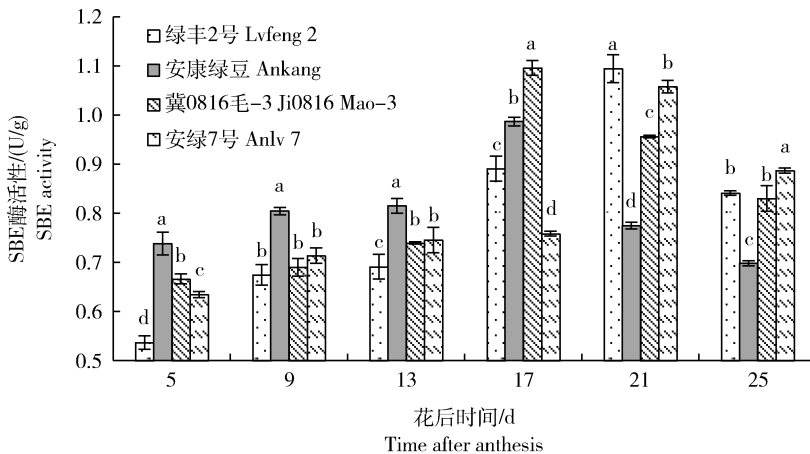


图 7 籽粒发育过程中 SBE 酶活性变化

Fig. 7 Enzyme activities of SBE during grain development

2.4 淀粉合成酶活性与淀粉积累速率的相关性分析

性与总淀粉积累速率均呈极显著正相关,与支链淀粉

由表2可知,4个绿豆品种籽粒中AGPase活

粉积累速率呈显著或极显著正相关。‘安康绿豆’和

表2 淀粉合成酶活性与淀粉积累速率的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between starch synthase activity and starch accumulation rate

酶 Enzyme	品种 Varieties	总淀粉积累速率 Starch accumulation rate	直链淀粉积累速率 Amylose accumulation rate	支链淀粉积累速率 Amylopectin accumulation rate
AGPase	绿丰2号 Lvfeng 2	0.94**	0.19	0.94**
	安康绿豆 Ankang	0.89**	0.83**	0.67*
	冀0816毛-3 Ji0816 Mao-3	0.97**	0.96**	0.97**
	安绿7号 Anlv 7	0.97**	0.41	0.92**
	绿丰2号 Lvfeng 2	0.84**	0.47	0.61*
GBSS	安康绿豆 Ankang	0.55*	0.26	0.52*
	冀0816毛-3 Ji0816 Mao-3	-0.77**	-0.82**	-0.76**
	安绿7号 Anlv 7	0.22	-0.53*	0.34
	绿丰2号 Lvfeng 2	0.67*	0.02	0.75**
SSS	安康绿豆 Ankang	-0.46	0.00	-0.53*
	冀0816毛-3 Ji0816 Mao-3	-0.64*	-0.69*	-0.63*
	安绿7号 Anlv 7	0.50*	-0.29	0.58*
	绿丰2号 Lvfeng 2	0.13	-0.27	0.34
SBE	安康绿豆 Ankang	0.70**	0.33	0.66*
	冀0816毛-3 Ji0816 Mao-3	-0.78**	-0.77**	-0.78**
	安绿7号 Anlv 7	-0.73**	-0.49	-0.65*
	绿丰2号 Lvfeng 2	0.13	-0.27	0.34

注: * 在 0.05 级别(双尾),相关性显著, ** 在 0.01 级别(双尾),相关性显著。

Notes: * and ** Indicate a significant correlation at 0.05 and 0.01 levels (bilateral), respectively.

‘冀0816毛-3’的AGPase活性与直链淀粉积累速率呈极显著正相关,其他品种的AGPase活性与直链淀粉积累速率相关性不显著。‘冀0816毛-3’和‘安绿7号’的GBSS活性与直链淀粉积累速率均呈显著或极显著负相关,‘绿丰2号’和‘安康绿豆’的GBSS活性与直链淀粉积累速率无显著相关性。‘绿丰2号’和‘安绿7号’的SSS活性与支链淀粉积累速率呈显著或极显著正相关,‘安康绿豆’和‘冀0816毛-3’的SSS活性与支链淀粉积累速率呈显著负相关。‘冀0816毛-3’和‘安绿7号’的SBE活性与支链淀粉积累速率均呈显著或极显著负相关,‘绿丰2号’的SBE活性与支链淀粉积累速率相关性不显著,‘安康绿豆’的SBE活性与支链淀粉积累速率呈显著正相关。

3 讨论

籽粒淀粉合成主要受AGPase、GBSS、SSS和SBE等淀粉合成相关酶的调控,在水稻^[16]、小麦^[17-18]和玉米^[19-20]等禾本科作物上的研究结果基本一致。不同环境因素(温度^[20]、水分^[17]和CO₂浓度^[16]等)、不同栽培方式(覆盖方式^[21]和肥料施用^[19])及不同品种的籽粒中淀粉合成相关酶的活性及淀粉积累均有所差别。AGPase在淀粉积累过程中起主要调节作用,直链淀粉和支链淀粉的合成底物都是AGPase催化的产物ADP-葡萄糖^[22]。相关分析表明,绿豆籽粒形成过程中总淀粉积累速率与AGPase活性呈极显著正相关,且绿豆籽粒淀粉最大积累速率与AGPase活性测量峰值出现时间较吻合。这与小麦^[23]、高粱^[24]和青稞^[15]等作物上的研究结果相一致,也验证了AGPase是植物淀粉合成的关键限速酶^[5]这一观点。通过增强AGPase的活性可以提高作物的淀粉合成能力进而提高作物产量^[25],在今后的绿豆品种选育和优质栽培研究中,可以将AGPase作为辅助参考指标。

GBSS主要影响直链淀粉合成^[26],SSS和SBE主要影响支链淀粉合成,其中SSS调控支链淀粉链的延长,SBE调控分支形成支链^[27]。有研究表明温度升高会导致SSS活性降低^[28],SSS活性的“N”形波动可能与栽培过程后期的温度变化有关。本研究4个绿豆品种的GBSS、SSS和SBE活性相关分析的结果与在水稻^[9-10]、小麦^[11,23]、玉米^[19-20]、高粱^[24]、青稞^[15]和糜子^[12]上的研究结论不尽一致。这可能是因为在淀粉合成是在酶调控和环境影响共同

作用下完成的复杂过程。在淀粉合成过程中,虽然各种酶的功能已较明确,但不同作物不同基因型和不同环境条件会影响酶的含量及活性^[29],导致其产物含量的变化,进而影响淀粉的累积。绿豆淀粉合成相关酶对淀粉积累的调控过程尚待进一步深入研究。

4个绿豆品种依据籽粒大小和淀粉积累速率可分为2种类型。小粒型绿豆‘绿丰2号’和‘安康绿豆’淀粉快速积累期启动晚,积累速率稳定且淀粉积累持续时间长。小粒型绿豆‘绿丰2号’和‘安康绿豆’较大粒型绿豆‘安绿7号’和‘冀0816毛-3’成熟期的总淀粉含量高,这可能是因为小粒型绿豆淀粉积累持续期较长。大粒型绿豆‘冀0816毛-3’和‘安绿7号’淀粉快速积累期在绿豆开花后较早出现,其淀粉积累速率较快且淀粉积累持续时间较短,完成淀粉积累后籽粒中淀粉含量保持动态平衡,有利于避免绿豆籽粒发育后期遇高温阴雨等不利环境因素的影响。面对气候变化和异常天气的影响,绿豆籽粒快速发育完成淀粉积累有利于充分利用适宜的环境条件形成产量;在气候环境适宜的条件下,通过栽培手段提高绿豆籽粒淀粉积累速率,延长淀粉积累期有利于实现高产。

4 结论

本研究结果表明,绿豆籽粒中淀粉的合成与积累主要由AGPase控制,AGPase影响绿豆籽粒淀粉积累速率,是绿豆淀粉合成的限速酶。不同粒型绿豆品种淀粉积累特征存在差异,大粒型绿豆的淀粉积累关键期在花后9d左右,小粒型绿豆的淀粉积累关键期在花后17d左右,小粒型绿豆‘绿丰2号’和‘安康绿豆’较大粒型绿豆‘安绿7号’和‘冀0816毛-3’成熟期的总淀粉含量高0.03~0.09g/g。

参考文献 References

- [1] 王丽侠,程须珍,王素华. 绿豆种质资源、育种及遗传研究进展[J]. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1519-1527
Wang L X, Cheng X Z, Wang S H. Advances in research on genetic resources, breeding and genetics of Mungbean (*Vigna radiata* L.) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(5): 1519-1527 (in Chinese)
- [2] 柴岩,冯佰利. 中国小杂粮产业发展现状及对策[J]. 干旱地区农业研究, 2003, 21(3): 145-151
Chai Y, Feng B L. Present situation and developing strategies

- of minor grain crops in China[J]. *Agricultural Research in Arid Areas*, 2003, 21(3): 145-151 (in Chinese)
- [3] 黄梦迪, 吴会琴, 王娜, 杨璞, 高金锋, 高小丽. 不同品种绿豆理化特性和抗氧化性研究[J]. *食品研究与开发*, 2020, 41(6): 32-37
Huang M D, Wu H Q, Wang N, Yang P, Gao J F, Gao X L. Study on physicochemical properties and antioxidant activity of different varieties of mung bean[J]. *Food Research and Development*, 2020, 41(6): 32-37 (in Chinese)
- [4] 张海艳, 董树亭, 高荣岐. 植物淀粉研究进展[J]. *中国粮油学报*, 2006, 21(1): 41-46
Zhang H Y, Dong S T, Gao R Q. The study progress in plant starch[J]. *Journal of the Chinese Cereals and Oils Association*, 2006, 21(1): 41-46 (in Chinese)
- [5] Stark D M, Timmerman K P, Barry G F, Preiss J, Kishore G M. Regulation of the amount of starch in plant tissues by ADP glucose pyrophosphorylase[J]. *Science*, 1992, 258(5080): 287-292
- [6] Maddelein M L, Libessart N, Bellanger F, Delrue B, D'Hulst C, den Koornhuysen N V, Fontaine T, Wieruszkeski J M, Decq A, Ball S. Toward an understanding of the biogenesis of the starch granule. Determination of granule-bound and soluble starch synthase functions in amylopectin synthesis[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1994, 269(40): 25150-25157
- [7] Satoh H, Nishi A, Yamashita K, Takemoto Y, Tanaka Y, Hosaka Y, Sakurai A, Fujita N, Nakamura Y. Starch-branching enzyme I-Deficient mutation specifically affects the structure and properties of starch in rice endosperm[J]. *Plant Physiology*, 2003, 133(3): 1111-1121
- [8] 刘素君, 冯健超, 江薛丽, 姚永伟, 高宏欢, 马冬云. 小麦籽粒抗性淀粉积累特性及淀粉合成相关酶基因表达分析[J]. *植物生理学报*, 2021, 57(1): 112-120
Liu S J, Feng J C, Jiang X L, Yao Y W, Gao H H, Ma D Y. Resistant starch accumulation characteristics and expression analysis of genes encoding starch synthesis-related enzymes in wheat grain[J]. *Plant Physiology Journal*, 2021, 57(1): 112-120 (in Chinese)
- [9] 赵步洪, 张文杰, 常二华, 王志琴, 杨建昌. 水稻灌浆期籽粒中淀粉合成关键酶的活性变化及其与灌浆速率和蒸煮品质的关系[J]. *中国农业科学*, 2004, 37(8): 1123-1129
Zhao B H, Zhang W J, Chang E H, Wang Z Q, Yang J C. Changes in activities of the key enzymes related to starch synthesis in rice grains during grain filling and their relationships with the filling rate and cooking quality[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(8): 1123-1129 (in Chinese)
- [10] 金正勋, 杨静, 钱春荣, 刘海英, 金学泳, 秋太权. 灌浆成熟期温度对水稻籽粒淀粉合成关键酶活性及品质的影响[J]. *中国水稻科学*, 2005, 19(4): 377-380
Jin Z X, Yang J, Qian C R, Liu H Y, Jin X Y, Qiu T Q. Effects of temperature during grain filling period on activities of key enzymes for starch synthesis and rice grain quality[J]. *Chinese Journal of Rice Science*, 2005, 19(4): 377-380 (in Chinese)
- [11] 王晨阳, 何英, 方保停, 王书丽, 付雪丽, 郭天财. 小麦籽粒淀粉合成、淀粉特性及其调控研究进展[J]. *麦类作物学报*, 2005, 25(1): 109-114
Wang C Y, He Y, Fang B T, Wang S L, Fu X L, Guo T C. Advances in starch synthesis, starch properties in wheat grain and their agronomic regulation[J]. *Acta Tritical Crops*, 2005, 25(1): 109-114 (in Chinese)
- [12] 陈光华, 韩浩坤, 马洪驰, 党科, 王孟, 杨璞, 冯佰利. 糜子籽粒形成过程中蛋白质、淀粉积累与相关合成酶特性[J]. *中国农业大学学报*, 2019, 24(7): 28-36
Chen G H, Han H K, Ma H C, Dang K, Wang M, Yang P, Feng B L. Characteristics of protein and starch accumulation and the dynamic changes of key enzymes during grain filling of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2019, 24(7): 28-36 (in Chinese)
- [13] 黄建蓉, 王志江, 李丽嫦, 区丽, 徐金瑞. 双波长法测定绿豆中的直链和支链淀粉[J]. *食品与机械*, 2015, 31(3): 48-51
Huang J R, Wang Z J, Li L C, Ou L, Xu J R. Determination of amylose and amylopectin in mung bean by dual-wavelength spectrophotometry[J]. *Food & Machinery*, 2015, 31(3): 48-51 (in Chinese)
- [14] 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): 2030-2038
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): 2030-2038 (in Chinese)
- [15] 郑许光, 齐军仓, 王凤, 李剑, 靖建国, 林照杨. 青稞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, Li J, Jing J G, Lin Z Y. Study on the relationship between amylase activity and starch accumulation characteristics in hulless barley at filling stage[J]. *Seed*, 2018, 37(2): 19-23, 28 (in Chinese)
- [16] 王惠贞, 武荣盛, 蔺汝罡, 韩雪. CO₂浓度增高对水稻籽粒淀粉代谢相关酶活性的影响[J]. *中国农业气象*, 2019, 40(4): 230-239
Wang H Z, Wu R S, Lin R G, Han X. Effect of elevated CO₂ to starch metabolizing enzyme activities in grains of rice[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2019, 40(4): 230-239 (in Chinese)
- [17] 汪敏, 王邵宇, 吴佳佳, 许开放, 汪涛, 何启方, 邢肖丽, 姚文政, 张文静. 花后阴雨对小麦籽粒淀粉合成和干物质积累的影响[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2020, 28(1): 76-85
Wang M, Wang S Y, Wu J J, Xu K F, Wang T, He Q F, Xing X L, Yao W Z, Zhang W J. Effects of shading and waterlogging following anthesis on starch synthesis and dry

- matter accumulation in wheat grain[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2020, 28(1): 76-85 (in Chinese)
- [18] 李双, 司转运, 申孝军, 高阳, 段爱旺. 水氮供应对灌浆期冬小麦籽粒淀粉合成相关酶活性及产量的影响[J]. *麦类作物学报*, 2018, 38(4): 460-468
- Li S, Si Z Y, Shen X J, Gao Y, Duan A W. Effect of different water and nitrogen levels on starch synthesis enzyme activity in wheat grains during grain filling stage and wheat yield[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(4): 460-468 (in Chinese)
- [19] 孟瑶, 刘赵月, 李晶, 顾万荣, 魏湜. 施氮量对高密春玉米籽粒关键酶及产量品质的影响[J]. *西南农业学报*, 2020, 33(6): 1146-1152
- Meng Y, Liu Z Y, Li J, Gu W R, Wei S. Effects of nitrogen rate on grain yield and quality and key enzyme metabolism of spring maize under high density[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2020, 33(6): 1146-1152 (in Chinese)
- [20] 张萍, 陈冠英, 耿鹏, 高雅, 郑雷, 张沙沙, 王璞. 籽粒灌浆期高温对不同耐热型玉米品种强弱势粒发育的影响[J]. *中国农业科学*, 2017, 50(11): 2061-2070
- Zhang P, Chen G Y, Geng P, Gao Y, Zheng L, Zhang S S, Wang P. Effects of high temperature during grain filling period on superior and inferior kernels' development of different heat sensitive maize varieties [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(11): 2061-2070 (in Chinese)
- [21] 苏旺, 胡禄华, 王舰. 垄沟集雨覆盖对旱作马铃薯块茎淀粉合成关键酶活性、基因表达及淀粉累积的影响[J]. *核农学报*, 2021, 35(3): 737-744
- Su W, Hu L H, Wang J. Effects of mulching on ridge-furrow for harvesting rainwater on activity and gene expression of starch synthesis key enzyme and starch accumulation of rain-fed potato tuber [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2021, 35(3): 737-744 (in Chinese)
- [22] 刘德瑞, 蔡秀玲. 胚乳中淀粉的合成[J]. *植物生理学报*, 2011, 47(11): 1053-1063
- Liu D R, Cai X L. Starch synthesis in endosperm[J]. *Plant Physiology Journal*, 2011, 47(11): 1053-1063 (in Chinese)
- [23] 刘霞, 姜春明, 郑泽荣, 周筑南, 贺明荣, 王振林. 藁城 8901 和山农 1391 淀粉合成酶活性和淀粉组分积累特征的比较[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(5): 897-903
- Liu X, Jiang C M, Zheng Z R, Zhou Z N, He M R, Wang Z L. Activities of the enzymes involved in starch synthesis and starch accumulation in grains of wheat cultivars GC8901 and SN1391[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(5): 897-903 (in Chinese)
- [24] 柯福来, 朱凯, 李志华, 石永顺, 邹剑秋, 王艳秋. 不同糯性高粱胚乳淀粉形成与积累过程的酶学调控机制及显微结构变化[J]. *中国农业科学*, 2020, 53(14): 2774-2785
- Ke F L, Zhu K, Li Z H, Shi Y S, Zou J Q, Wang Y Q. Formation regulating and micro-structure of sorghum starch with different types of endosperm [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(14): 2774-2785 (in Chinese)
- [25] Hou J, Li T, Wang Y M, Hao C Y, Liu H X, Zhang X Y. ADP-glucose pyrophosphorylase genes, associated with kernel weight, underwent selection during wheat domestication and breeding[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2017, 15(12): 1533-1543
- [26] Dobo M, Ayres N, Walker G, Park W D. Polymorphism in the GBSS gene affects amylose content in US and European rice germplasm[J]. *Journal of Cereal Science*, 2010, 52(3): 450-456
- [27] Abe N, Asai H, Yago H, Oitome N F, Itoh R, Crofts N, Nakamura Y, Fujita N. Relationships between starch synthase I and branching enzyme isozymes determined using double mutant rice lines[J]. *BMC plant biology*, 2014, 14(1): 80
- [28] Rijven A. Heat inactivation of starch synthase in wheat endosperm tissue[J]. *Plant physiology*, 1986, 81(2): 448-453
- [29] 舒小丽, 舒庆尧. 作物淀粉生物合成与转基因修饰研究进展[J]. *生物技术通报*, 2004, 15(4): 19-26
- Shu X L, Shu Q Y. Advance in starch biosynthesis and transgenic modification in crops[J]. *Biotechnology Information*, 2004, 15(4): 19-26

责任编辑: 吕晓梅