

青稞籽粒 β -葡聚糖含量影响因素研究进展

牛小霞, 陈娟, 边金霞, 赵锋, 徐银萍, 包奇军, 柳小宁, 张华瑜
(甘肃省农业科学院经济作物与啤酒原料研究所, 甘肃兰州 730070)

摘要: β -葡聚糖是青稞籽粒的重要品质性状之一, 为青稞水溶性膳食纤维的重要组成部分, 较高含量的 β -葡聚糖具有改善肠道健康、降血糖和血脂、预防肿瘤、提高免疫力等功能特点。为了给青稞籽粒 β -葡聚糖的深入研究及应用提供参考, 通过查阅近年相关文献, 在对青稞籽粒 β -葡聚糖的含量、功能特点、合成机制进行了总结和归纳的基础上, 综述了影响青稞籽粒 β -葡聚糖含量的因素、 β -葡聚糖与糖代谢的关系及其相关酶和基因, 并对今后的研究进行了展望。

关键词: 青稞; β -葡聚糖含量; 遗传机理

中图分类号: TS261.2

文献标志码: A

文章编号: 2097-2172(2023)03-0203-06

[doi:10.3969/j.issn.2097-2172.2023.03.002](https://doi.org/10.3969/j.issn.2097-2172.2023.03.002)

Research Progress on Factors Affecting β -glucan Content in Hulless Barley

NIU Xiaoxia, CHEN Juan, BIAN Jinxia, ZHAO Feng, XU Yingping, BAO Qijun, LIU Xiaoning, ZHANG Huayu
(Institute of Industrial Crops and Malting Barley, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: β -glucan is an important quality trait in hulless barley, it is an important component of water-soluble dietary fiber in hulless barley. High content of β -glucan has the functions of improving intestinal health, lowering blood sugar and lipid, preventing tumor, improving immunity etc. In this paper, based on the summary of β -glucan content, functional characteristics, synthesis mechanism, factors affecting the content of β -glucan in hulless barley grains, relationship between β -glucan and glucose metabolism and related enzymes and genes were reviewed in order to provide scientific reference for research and application of β -glucan in hulless barley grains, and research prospect in this field was made as well.

Key words: Hulless barley; β -glucan content; Genetic mechanism; Cultivation measure

青稞(*Hordeum vulgare* L. var. *nudum* Hook. f.)是我国青藏高原地区对多棱裸粒大麦的统称, 其中六棱裸大麦是我国栽培最早的大麦。青稞适应性广、抗逆性强, 适合高寒冷凉地区种植, 主要种植在我国青藏高原裸大麦区。青稞具有丰富的营养价值和特殊功效^[1-2], 是具有“三高两低”(高蛋白、高纤维、高维生素和低脂肪、低糖)结构的谷物, 是世界上 β -葡聚糖含量最高的麦类作物^[3]。 β -葡聚糖是细菌、真菌、谷物细胞壁中的一种可溶性多糖, 化学全名为(1-3), (1-4)- β -D-葡聚糖。谷物中的 β -葡聚糖是D-葡萄糖残基通过 β -1, 3和 β -1, 4糖苷键连接, 由1 200个以上的 β -D-葡萄糖残基以一定的比例互相连接起来的线

形大分子。大麦中的 β -葡聚糖分子结构为1条无分枝的长链, 大约由250 000个葡萄糖残基构成1个长圆柱状结构, 是一种重要的水溶性膳食纤维。生物学界普遍认可 β -葡聚糖具有清肠、调控血糖、降低胆固醇、提高免疫力等四大功能, 因而成为目前研究的热点^[4-5]。随着人们消费需求的变化, 优质青稞的需求也在不断地增加, 在保证青稞产量的同时, 对品质的要求也越来越高^[6-7]。我们在介绍青稞籽粒中 β -葡聚糖的含量、功能特点、合成机制基础上, 综述了 β -葡聚糖含量的影响因素、 β -葡聚糖与糖代谢的关系及其相关酶和基因, 以期促进青稞籽粒 β -葡聚糖的深入研究和全面应用, 为青稞产业可持续发展提供参考。

收稿日期: 2022-10-26; 修订日期: 2022-12-23

基金项目: 国家自然科学基金(32260535); 甘肃省青年科技基金(20JR5RA101); 甘肃省农业科学院中青年基金项目(2020GAAS37, 2021GAAS38)。

作者简介: 牛小霞(1986—), 女, 甘肃会宁人, 副研究员, 硕士, 研究方向为大麦育种及栽培。Email: 519077253@qq.com。

1 青稞籽粒中 β -葡聚糖的含量、功能及合成机制

1.1 β -葡聚糖含量

β -葡聚糖是谷物细胞壁中的一种可溶性多糖,其分子结构为 1 条无分枝的长链,大约由 250 000 个葡萄糖残基构成一个长圆柱状结构,分子构造为(1-3), (1-4)- β -D-葡聚糖^[8]。青稞籽粒胚乳和糊粉层细胞壁的主要成分是 β -葡聚糖,约占细胞壁干重的 75%左右,所以青稞也经常用于提供膳食纤维。我国栽培的青稞 β -葡聚糖含量为 2%~9%,平均 4.58%,远高于水稻、玉米、小麦。不同青稞品种的 β -葡聚糖含量也有较大差异。在蜡质青稞中,由于存在控制蜡质性状的基因,影响了食用纤维的合成,使之合成了较多的 β -葡聚糖。另外,青稞中的 β -葡聚糖含量也受基因的补偿调控,青稞高赖氨酸突变体在 *Iys5* 等位基因作用下,通过较高的 β -葡聚糖含量(高至 20%)补偿较低的淀粉含量(低至 30%),从而使总纤维素和多糖的含量稳定在 50%~55%^[9]。通常情况下裸大麦籽粒 β -葡聚糖含量高于皮大麦,其中藏青 25 是目前我国 β -葡聚糖含量(8.62%)最高的青稞生产品种^[10],而澳大利亚野生大麦 *H.spontaneum* 是目前所有报道中 β -葡聚糖含量最高的大麦种质, β -葡聚糖含量高达 13.2%^[11]。

1.2 β -葡聚糖的功能特点

β -葡聚糖是青稞胚乳细胞细胞壁的主要成分,对人体健康具有促进作用,主要集中在降血糖、降血脂、改善肠道健康以及预防肿瘤和免疫调节等方面^[12-14]。 β -葡聚糖分子之间相互交联成网状结构,阻碍食物和消化酶的接触,增加上消化道内容物黏度,在胃肠道中形成黏液,延长胃的排空时间,降低淀粉的消化率,促进胰岛素分泌,从而降低葡萄糖的吸收率,减少患 II 型糖尿病的风险。胆固醇在人体内积聚所导致的心血管疾病是引起人类死亡的主要原因之一, β -葡聚糖可以降低高血压患者总胆固醇和低密度脂蛋白胆固醇的含量。 β -葡聚糖具有耐受人类消化性酶的作用,可作为功能性膳食纤维,减少食物在肠道中的蠕动时间,预防便秘,降低结肠癌、直肠癌的风险;还能被用来制造短链脂肪酸,从而促进肠道微生物群的生长。 β -葡聚糖不仅可以降低高

血糖、减少胰岛素分泌,还能减少退行性疾病的潜在危险,如过度肥胖、高脂血、高血压等心血管疾病和癌症等。 β -葡聚糖的抗肿瘤及增强免疫功能基于其通过刺激白细胞吞噬活性和产生炎性细胞因子来激活白细胞的能力,从而达到预防肿瘤和免疫调节的作用。同时, β -葡聚糖可以作为免疫能力的增强因子,在临床上用于症状地减缓、术后感染的恢复、伤口愈合能力的增强以及失血输血后的恢复等等。总之,高含量的 β -葡聚糖可以产生独特的医用和保健作用,从而有助于改善人类健康。

1.3 β -葡聚糖的合成机制

高等植物细胞壁上的纤维素类物质的合成是个非常复杂的过程,首个发现与大麦 β -葡聚糖合成相关的基因是纤维素合成酶类基因(*cellulose synthase, CesA*)。在禾本科植物中,纤维素合成酶类(*cellulose synthase-like, Csl*)基因家族参与了细胞壁的合成过程,已发现的有 10 个 *Csl* 基因亚族^[8],其中被证实和 β -葡聚糖合成相关的是 *CslF* 基因家族和 *CslH* 基因家族^[15-17]。*CslF* 基因家族是纤维素合成酶基因超家族的一部分,由位于大麦基因组 1H、2H、5H 和 7H 染色体上的 10 个成员组成。Burton 等^[15]首次发现并克隆了能介导 β -葡聚糖合成的基因,并发现转基因的拟南芥细胞壁中出现了 β -葡聚糖。Burton 等^[16]通过与水稻基因家族序列的比较,发现并克隆得到了大麦基因家族的 7 个成员(*HvCslF3*、*HvCslF4*、*HvCslF6*、*HvCslF7*、*HvCslF8*、*HvCslF9* 和 *HvCslF10*),并确定了其 mRNA 的转录特性^[18]。籽粒萌发之后胚芽鞘的 *HvCslF6* mRNA 水平明显高于其他基因,同时对 β -葡聚糖含量高和低的品种的 *HvCslF* 基因转录水平进行对比,发现 *HvCslF9* 的转录差异最大,因此, *HvCslF9* 很有可能是影响大麦 β -葡聚糖含量的重要基因。Doblin 等^[17]发现,大麦的一个纤维素合成类单拷贝基因 *HvCslH* 也能在拟南芥中介导 β -葡聚糖的合成,这意味着参与合成目标产物的基因家族可能不止 *CslF*,也说明不同的 *Csl* 家族基因之间存在互作效应^[19]。Tonooka 等^[20]鉴定发现了大麦寡(1, 3; 1, 4) β -D-葡聚糖突变体 *bg1*,遗传分析结果表明, *bg1* 位点位于 7H 上的 *HvCslF6* 附近,暗示在大麦中 *HvCslF6* 可能是一个控

制(1, 3; 1; 4) β -D-葡聚糖的关键基因。王晓雨^[21]利用全基因组关联分析方法筛选与 β -葡聚糖含量显著关联的 SNPs 位点及候选基因, 共鉴定到了 31 个大麦 β -葡聚糖合成相关基因, 7 个纤维素合成酶基因(CesA)和 24 个类纤维素合成酶基因(Csl)。耿腊等^[22]对 119 份大麦材料不同环境的籽粒 β -葡聚糖含量进行关联分析, 共得到 44 个显著位点, 其中 *HORVU5Hr1G022710* 基因在 2 个模型、2 个地点均被鉴定到, 故被认为是与 β -葡聚糖含量显著相关的候选基因。Burton 等^[15]采用基因特异引物对大麦不同组织和时期的 16 个 mRNA 样品进行了实时定量分析, 结果发现 *HvCslF6* 基因在大多数样品里面的表达量都维持在一个比较高的水平, 且在第 1 片叶中表达量最高, 说明 *CslF6* 基因在决定 β -葡聚糖含量中发挥着重要作用, 大麦过表达由胚乳特异性启动子控制的 *CslF6* 基因可显著增加籽粒 β -葡聚糖含量^[16]。尽管 *HvCslF6* 基因在 β -葡聚糖合成过程中可能起到关键作用, 但对于其代谢基因相关调控网络 and 不同基因家族成员在整个通路中的作用还有待于进一步研究。

2 青稞籽粒 β -葡聚糖含量的影响因素

β -葡聚糖含量是青稞一个重要的品质性状, 受多基因控制, 是一个复杂的数量性状。栽培大麦的 β -葡聚糖含量不仅明显受其本身遗传因素的影响, 还与栽培条件及产地的环境条件密切相关。王建林等^[23]研究了影响青藏高原栽培大麦 β -葡聚糖含量的因素, 结果表明, 主要因素为基因型, 其次是气候因素和土壤因素。

2.1 遗传因子

大麦籽粒 β -葡聚糖含量因品种不同而差异很大, 一般情况下裸大麦的 β -葡聚糖含量高于皮大麦。Newman^[24]的研究表明, 美国蒙大拿州不同品种皮大麦的 β -葡聚糖含量为 3.0%~6.9%, 而相同地区裸大麦的 β -葡聚糖的含量高达 16%。加拿大和日本裸大麦中的 β -葡聚糖含量为 4%~8%^[25]。芬兰大麦的 β -葡聚糖含量因品种、麦穗类型和生长期的条件不同而有差异^[26], 二棱品种略高于六棱品种^[27]。Henry^[28]认为, 加拿大栽培大麦 β -葡聚糖含量主要由品种本身决定。孟晶岩等^[29]在西藏、甘肃、山西 3 省(区)进行对比种植的结果表

明, 青稞籽粒中的 β -葡聚糖含量在不同品种间差异显著。我国青稞品种的 β -葡聚糖含量分布在 3%~8%, 品种和环境对 β -葡聚糖含量均有极显著的效应^[30]。但不同的环境因子是如何调控栽培大麦 β -葡聚糖的积累, 其调控机理目前尚存在很大争议。有研究发现, 基因型还影响水溶性 β -葡聚糖与非水溶性 β -葡聚糖含量的比值^[31]。青稞具有降血脂、降胆固醇等生理功效的主要功能因子是水溶性 β -葡聚糖。因此, 研究不同来源和育成品种的水溶与非水溶性 β -葡聚糖比, 探明其生理及遗传机理, 对进一步培育高水溶性 β -葡聚糖含量大麦品种具有重要的理论和实践意义。

2.2 自然环境因子

青稞籽粒的 β -葡聚糖含量虽然主要受品种特性影响, 但环境因素对其也有明显影响。青稞品种在不同地区品质特性表现不一, 显然是气候条件差异所致。在气候暖和、降水量多的地区, 青稞籽粒 β -葡聚糖含量较低, 如西班牙青稞品种的 β -葡聚糖含量明显低于欧洲其他国家以及澳大利亚、加拿大等, 除品种因素外, 也与西班牙青稞成熟期间降水充足、籽粒成熟度高有关^[32]。加拿大东部地区 75 个青稞品种的 β -葡聚糖含量显著高于西部地区, 主要原因是青稞成熟期东部地区的气温高于西部^[33], 表明较高的温度有利于青稞 β -葡聚糖的积累^[34], 但 Ulla 等^[35]认为, 较高的温度不利于青稞 β -葡聚糖积累。此外, 青稞籽粒发育期间土壤水分缺乏会降低 β -葡聚糖含量^[36]。Fastnaught 等^[37]的研究表明, 同一基因型在年度间存在较大差异, 籽粒发育期气温偏高、降水量低会导致 β -葡聚糖含量的提高。开花灌浆期遇低温、高湿时 β -葡聚糖平均含量为 4.98%, 而开花灌浆期高温、干燥时 β -葡聚糖平均含量升至 5.98%, 说明干旱天气有利于青稞 β -葡聚糖含量的增加^[38]。可见, 青稞籽粒发育期的环境条件对 β -葡聚糖含量有显著影响, 温度高、水分适度亏缺有利于籽粒形成充分发育的胚乳及较厚的细胞壁, 从而促进 β -葡聚糖的积累, 提高其在籽粒中的含量^[39]。

2.3 栽培措施

研究表明, 除品种的遗传特性外, 农田施肥、土壤水分条件及播期都是影响青稞 β -葡聚糖含量

的因素^[40], 施氮有利于大麦籽粒 β -葡聚糖的积累, 开花期和灌浆期较高的气温和控制灌水量利于大麦 β -葡聚糖含量增加^[41]。一般来说, 青稞产量、籽粒中的蛋白质和葡聚糖含量及淀粉酶活性会随着氮肥施用量的增加而增加, 氮肥后移会促进青稞籽粒 β -葡聚糖的积累^[32, 42]。施肥水平与播量也会影响青稞生长及 β -葡聚糖含量的积累^[43]。灌溉可以降低青稞籽粒蛋白质和葡聚糖含量^[44], 尤其是在灌浆期提高灌溉量, 会明显降低青稞籽粒葡聚糖含量^[45]。Macnicol 等^[46]利用人工气候室研究热胁迫处理和水分胁迫处理对青稞籽粒 β -葡聚糖含量和麦芽品质影响的结果表明, 籽粒发育早期受水分胁迫影响后 β -葡聚糖含量明显减少, 而发育后期水分胁迫处理的影响不明显。杨美英等^[47]研究了不同施氮措施下, 青稞籽粒产量及 β -葡聚糖含量, 表明 3 种氮肥运筹方式对籽粒产量无显著影响, 但对籽粒 β -葡聚糖含量影响显著。播期对不同品种青稞 β -葡聚糖含量也有一定的影响^[48]。孙军利等^[43]认为, 适当推迟播种时期, 青稞籽粒的 β -葡聚糖含量增加。可见, 适期播种以及合理的水肥管理措施可以有效提高青稞籽粒 β -葡聚糖含量, 从而改善籽粒品质。因此, 通过一定的农艺措施改变青稞生长条件, 特别是籽粒灌浆成熟期的条件, 可起到调控 β -葡聚糖含量的作用。

3 青稞籽粒 β -葡聚糖与糖代谢的关系及其相关酶和基因

费明亮^[49]研究表明, 在大麦籽粒发育过程中, 果聚糖与 β -葡聚糖的累积高度相关, 即果聚糖含量高的籽粒部位 β -葡聚糖含量也高, 果聚糖和 β -葡聚糖积累增多的部位主要在籽粒胚乳中。倪盛品^[50]的研究表明, 穗后高温处理可显著增加大麦籽粒 β -葡聚糖含量, 并显著上调了 *HvCslF6*、*HvCslF9*、*HvBmy1* 和 *LD gene* 基因的相对表达量, 说明穗后高温引起的相关基因表达上调是 β -葡聚糖含量、 β -淀粉酶和 LD 活性增加的重要原因。耿腊等^[22]对 119 份大麦材料在不同环境下的籽粒 β -葡聚糖含量进行关联分析, 共鉴定到 10 个与糖合成、转运及分解相关的酶类基因, 这些基因可能与籽粒中 β -葡聚糖的合成、积累和分解紧密相关。水解酶和转运酶在决定最终 β -葡聚糖含量具

有重要作用^[51-53]。在 β -葡聚糖合成过程中, 转运酶负责催化糖基化反应^[52-54], 但水解酶的具体作用尚不清楚。也有报道显示, 除纤维素合成酶类基因, 一些参与 β -葡聚糖组装的酶类基因也可能对 β -葡聚糖最终含量具有显著影响^[55]。这些与糖转运、降解相关的基因, 与前人关注纤维素合成酶类基因的研究不同, 为进一步研究 β -葡聚糖的遗传调控提供了新的途径。

4 展望

本文综述了 β -葡聚糖含量、功能及合成机制及青稞籽粒 β -葡聚糖含量的影响因素以及 β -葡聚糖与糖代谢的关系及其相关的酶和基因。由于对 β -葡聚糖合成的调控网络, 以及物种间 β -葡聚糖含量差异的遗传因素研究不深入, β -葡聚糖育种还停留在传统育种阶段^[54]。青稞作为青藏高原一年一熟的重要粮食作物, 具有早熟、耐寒、耐瘠薄、稳产和适应性广等特点。目前, 青稞的主要用途是饲料和啤酒工业原料, 也有小部分用于人类口粮食用, 开发的产品有青稞酒、青稞麦片、糟粬与青稞麦芽等。随着国民经济的发展和人民生活水平的提高, 需要研究和开发高 β -葡聚糖含量的青稞保健品和功能产品, 以满足人们对青稞营养价值和保健功效的需求。因此, 对青稞 β -葡聚糖的研究还需进一步深入, 如对青稞籽粒 β -葡聚糖积累特性机理及栽培调控效应方面的研究, 可以明确青稞生产中栽培措施调控 β -葡聚糖含量的途径, 达到青稞高产优质生产的目的。同时, 在前人研究的基础上, 进一步探讨 β -葡聚糖合成机理, 鉴定筛选 β -葡聚糖合成相关基因和位点, 解析其遗传调控机制, 可为青稞品质育种提供分子基础。

参考文献:

- [1] 孟晶岩, 刘森, 栗红瑜, 等. 青稞全麦片生产工艺研究[J]. 农产品加工, 2014(12): 33-35.
- [2] 吴昆仑. 青稞功能元素与食品加工利用简述[J]. 作物杂志, 2008(2): 15-17.
- [3] 吴宏亚, 陈树林, 胡俊, 等. 青稞 β -葡聚糖分子生物学相关研究进展[J]. 核农学报, 2014, 28(3): 398-403.
- [4] 张田, 于寒松. 燕麦和大麦 β 麦葡聚糖的生理功能研究进展[J]. 粮食与油脂, 2022, 35(3): 22-24; 29.
- [5] 冯格格, 余永新, 洪思慧, 等. 青稞中主要功效成分

- 最新研究进展[J]. 农产品质量与安全, 2020(2): 82-89.
- [6] 徐冬丽, 周喜荣, 王国平, 等. 施肥水平与播量对青稞生长及产量的影响[J]. 甘肃农业科技, 2022, 53(9): 60-63.
- [7] 赵 锋, 潘永东, 包奇军, 等. 甘肃省大麦产业发展现状及发展对策[J]. 甘肃农业科技, 2020(11): 78-84.
- [8] FINCHER G B. Exploring the evolution of (1, 3; 1, 4)- β -d-glucans in plant cell walls: comparative genomics can help[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2009, 12(2): 140-147.
- [9] 那成龙, 陈建澍, 张玉红, 等. 大麦 β -葡聚糖的提取及功能研究进展[J]. 麦类作物学报, 2012, 32(3): 579-584.
- [10] 强小林, 珠次仁, 文 会. 青稞 β -聚糖生理功效、提取技术及其新产品研发[J]. 西藏科技, 2010(2): 6-10.
- [11] HENRY R J, BROWN A H. Variation in the carbohydrate composition of wide barley grain[J]. Plant Breeding, 1987, 98: 97-103.
- [12] 胡 辉, 刘 鹏, 程佩佩, 等. 小分子青稞 β -葡聚糖辅助降血糖功能研究[J]. 食品研究与开发, 2018, 39(21): 33-37; 99.
- [13] 戎银秀. 青稞 β -葡聚糖的制备、结构解析及其降血脂活性的研究[D]. 苏州: 苏州大学, 2018.
- [14] 仝海英, 王玉芬, 魏胜芳, 等. 高 β 葡聚糖食品(青稞)对 2 型糖尿病糖代谢影响的研究[J]. 临床医药文献电子杂志, 2016, 3(57): 11288-11289.
- [15] BURTON R A, JOBLING S A, HARVEY A J, et al. The genetics and transcriptional profiles of the cellulose synthase-like *HvCslF* gene family in barley[J]. Plant Physiology, 2008, 46(4): 1821-1833.
- [16] BURTON R A, COLLINS H M, KIBBLE N A J, et al. Over-expression of specific *HvCslF* cellulose synthase-like genes in transgenic barley increases the level of cell wall (1, 3; 1, 4)- β -D-Glucans and alters their fine structure[J]. Plant Biotechnol J, 2011, 9: 117-135.
- [17] DOBLIN M S, PETTOLINO F A, WILSON S M, et al. A barley cellulose synthase-like CSLH gene mediates (1, 3; 1, 4)- β -D-glucan synthesis in transgenic Arabidopsis [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2009, 106(14): 5996-6001.
- [18] BURTON R A, WILSON S M, HRMOVAM, et al. Cellulose synthase-like *CslF* genes mediate the synthesis of cell wall (1, 3; 1, 4)-, ase-like g[J]. Science, 2006, 311(5769): 1940-1942.
- [19] TAKETA S, YOU T, TONOOKAT, et al. Functional characterization of barley betaglucoless mutants demonstrates a unique role for *CslF6* in (1, 3; 1, 4)-aracterization of barl[J]. Journal of experimental botany, 2012, 63(1): 381-392.
- [20] TONOOKAT, AOKIE, YOSHIOKA T. A novel mutant gene for (1-3, 1-4)-beta-D-glucanless grain on barley (*Hordeum vulgare* L.) chromosome 7H [J]. Breeding Science, 2009, 59 (1) : 47-54.
- [21] 王晓雨. 大麦 β -葡聚糖、微量元素含量的全基因组关联分析及纤维素合成酶类基因家族的鉴定[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [22] 耿 腊, 黄业昌, 李梦迪, 等. 大麦籽粒 β -葡聚糖含量的全基因组关联分析[J]. 作物学报, 2020(12): 31-34.
- [23] 王建林, 钟志明, 冯西博, 等. 青藏高原栽培大麦 β -葡聚糖含量空间分布特征及其影响因子[J]. 应用生态学报, 2017, 28(5): 1557-1562.
- [24] NEWMAN R K, GRAHAMHADDEN. The hypocholesterolemic function of barley β -glucans[J]. Cereal Foods World, 1989, 34(4): 883-886.
- [25] BHATTY R S, ROSSNAGEL B G. Comparison of pearled and unpearled Canadian and Japanese barleys[J]. Cereal Chemistry, 1998, 75(1): 15-21.
- [26] GLEN F, GABRIELA B, PETER F, et al. Genetic and environmental analysis of NIR feed quality predictions on genotypes of barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. Field Crops Research, 2011, 120: 380-386.
- [27] LEHTONEN M. β -glucan in two- and six-rowed barley [J]. Cereal Chemistry, 1987, 64: 191-193.
- [28] HENRY R J. Genetic and environmental variation in the pentosan and β -glucan contents of barley, and their relation to malting quality[J]. Journal of Cereal Science, 1986, 4: 269-277.
- [29] 孟晶岩, 栗红瑜, 张倩芳, 等. 不同生长条件青稞的产量·品质分析[J]. 安徽农业科学, 2017, 45(28): 30-31.
- [30] 张国平, 陈锦新, 汪军妹, 等. 中国大麦葡聚糖含量的品种和环境变异研究[J]. 中国农业科学, 2002, 35(1): 53-58.
- [31] BECKER M, VINCENT C, REID J S. Biosynthesis of (1, 3)(1, 4)- β -glucan and (1, 3)- β -glucan in barley (*Hordeum vulgare* L.) Properties of the membrane -

- bound glucan synthases[J]. *Planta*, 1995, 195: 331–338.
- [32] PEREZ V A M, BRUFAU J, MOLINAC, et al. Effects of cultivar and environment on β -(1–3), (1–4)-D-glucan content and acid extract viscosity of Spanish barleys[J]. *Journal of Cereal Science*, 1996, 23: 285–292.
- [33] NARASIMHALU P, KONG D, CHOO T M, et al. Effects of environment and cultivar on total mixed linkage glucan content in eastern and western Canadian barleys (*Hordeum vulgare* L.)[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1994, 75: 371–376.
- [34] DINAH R, GISELA J, SYLVIA S. Temperature stress during flowering time affects yield and quality parameters of waxy barley[J]. *Applied Agriculture and Forestry Research*, 2013, 63: 79–84.
- [35] ULLA R M H, ANNIKAW, SILJA H. Day-length effects on protein localization affects water absorption in barley (*Hordeum vulgare*) grains[J]. *Food Agriculture*, 2012, 92: 2944–2951.
- [36] COLES G D, JAMIESON P D, HASLEMORE R M. Effect of moisture stress on malting quality in Triumph barley[J]. *J Cereal Sci*, 1991, 18: 61–68.
- [37] FASTNAUGHT C E, BERGLUND P T, HOIM E T. Genetic and environmental variation in beta-glucan content and quality parameters of barley for food[J]. *Crop Sci*, 1996, 36(4): 941–946.
- [38] EHRENBERGEROVA J, BELCREDIOVA N, PRYMA J, et al. Effect of cultivar, year grown, and cropping system on the content of tocopherols and tocotrienols in grains of hulled and hullless barley[J]. *Plant Foods Human Nutr*, 2006, 61:145–150.
- [39] ZHANG G, CHEN J, WANG J, et al. Cultivar and environmental effects on (1–3, 1–4)- β -D-Glucan and protein content in malting barley[J]. *Journal of Cereal Science*, 2001, 34: 295–301.
- [40] CARL G, WYNSEB, MICHAELK, et al. Grain composition of Virginia winter barley and implications for use in feed, food, and biofuels production[J]. *Journal of Cereal Science*, 2010, 51: 41–49.
- [41] EHRENBERGEROVA J, BREZINOVA B N, PSOTA V, et al. Changes caused by genotype and environmental conditions in beta-glucan content of spring barley for dietetically beneficial human nutrition[J]. *Plant Foods for Human Nutrition*, 2008, 63: 111–117.
- [42] 陈锦新, 张国平, 汪军妹, 等. 氮肥运筹对大麦葡聚糖酶活性和麦芽品质的影响[J]. *作物学报*, 2004, 30(1): 47–51.
- [43] 孙军利, 董贵民, 杨万勇. 环境条件对啤酒大麦品质的影响[J]. *大麦科学*, 2002(2): 29–30.
- [44] 包海柱, 张凤英, 徐寿军, 等. 啤酒大麦籽粒品质性状胚、胚乳、细胞质和母体遗传效应分析[J]. *中国粮油学报*, 2018, 33(6): 22–26.
- [45] GULER M. Barley grain-glucan content as affected by nitrogen and irrigation[J]. *Field Crops Research*, 2003, 84: 335–340.
- [46] MACNICOL P K, JACOBSEN J V, KEYS M M, et al. Effects of heat and water stress on malt quality and grain parameters of schooner barley grown in cabinets [J]. *Journal of Cereal Science*, 1993, 18: 61–68.
- [47] 杨美英, 汪波, 魏亚凤, 等. 品种与密肥措施对元麦籽粒产量及其 β -葡聚糖含量的影响[J]. *江西农业学报*, 2017, 29(4): 6–9.
- [48] 藏慧, 张英虎, 陈健, 等. 大麦籽粒 β -葡聚糖含量的积累规律[J]. *中国农学通报*, 2014, 30(24): 255–258.
- [49] 费明亮. 杂交大麦籽粒中果聚糖积累与碳分配分子机制研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2019.
- [50] 倪盛晶. 穗后高温对啤酒大麦品质性状的影响及其原因分析[D]. 杭州: 浙江大学, 2020.
- [51] HRMOVA M, FARKAS V, LAHNSTEIN J, et al. A barley xyloglucan xyloglucosyl transferase covalently links xyloglucan, cellulosic substrates, and (1, 3;1, 4)- β -D-glucans[J]. *J BiolChem*, 2007, 282: 12951–12962.
- [52] HRMOVA M, BANIK M, HARVEY A J, et al. Polysaccharide hydrolases in germinated barley and their role in the depolymerization of plant and fungal cell walls[J]. *Int J Biol Macromol*, 1997, 21: 67–72.
- [53] CHEN S C, LUCHSINGER W W. The mechanism of action of malt β -glucanases. VI. Hydrolysis of barley β -d-glucan by endo- β -glucanases from germinated barley [J]. *Arch BiochemBiophys*, 1964, 106: 71–77.
- [54] HRMOVA M, FINCHER G B. Dissecting the catalytic mechanism of a plant β -d-glucanase through structural biology using inhibitors and substrate analogues[J]. *Carbohydr Res*, 2007, 342: 1613–1623.
- [55] 袁泓宇, 崔冬丽, JOHNSEYMOUR Heslop HARRISON, 等. 谷类作物 β -葡聚糖合成酶基因家族的研究进展[JOL]. *热带亚热带植物学报*: 1–10(2021–12–13) [2022–12–06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1374.Q.20221007.1438.002.html>.