

藜麦种质资源及抗旱和耐盐的研究进展

高琪^{1,2}, 蔡志全^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带植物资源可持续利用重点实验室, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 对藜麦在国内外研究成果进行归纳及整理, 汇总其起源分布、遗传多样性、抗逆性及营养价值等方面的研究进展, 也指出藜麦产业中存在的问题, 如藜麦种质资源匮乏、创新应用不足以及藜麦高产栽培技术有待提高等, 提出未来应加强科研及产业投入, 深入开展藜麦新品种的培育及突破性种质的创制研究。藜麦作为一种新兴的保健型粮食作物, 在食用、农用和药用等方面有着广阔的开发利用前景。

关键词 藜麦; 种质资源; 抗旱性; 耐盐性; 营养价值

中图分类号 S519 **文献标识码** A

文章编号 0517-6611(2019)13-0001-03

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.13.001



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Research Progress of Germplasm Resources, Drought Resistance and Salinity Tolerance of Quinoa

GAO Qi^{1,2}, CAI Zhi-quan¹ (1. Key Laboratory for Sustainable Utilization of Tropical Plant Resources, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Science, Mengla, Yunnan 666303; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049)

Abstract We concluded the research results of induction and collation of quinoa at home and abroad, summarized the latest research progress of origin distribution, genetic diversity, resistance and nutritional value, and also pointed out the problems existing in the industry, such as lack of quinoa germplasm resources and innovative applications, and high yield cultivation techniques for improvement. It was suggested that scientific research and industrial investment should be strengthened in the future, and the cultivation of new varieties of quinoa and the creation of breakthrough germplasms should be carried out in depth. Quinoa is a new kind of health food crop, which has a bright future in food, agriculture and medicine.

Key words Quinoa; Germplasm resources; Drought resistance; Salt tolerance; Nutritional value

藜麦(*Chenopodium quinoa* Wild)属于藜科藜属, 一年生四倍体双子叶草本植物, 也是一种兼性盐生植物^[1-3]。藜麦原产地主要分布于南美洲的玻利维亚和秘鲁, 具有耐低温、抗旱及耐盐碱的特征。藜麦喜冷凉和强光, 适合生长于3 000 m以上的山地或高原上, 是备受当地印加人推崇的主要粮食作物之一^[4-5]。藜麦具有独特的营养价值和保健作用, 含大量锰、锌、镁、钙等矿物质和优质完全蛋白质, 并且含有人体自身不能合成的8种必需氨基酸, 能广泛应用于食品、日用化工、农业和医药等行业。如今南美洲为藜麦的主要种植区, 欧洲、澳洲和北美洲均有少量种植。20世纪末, 我国西藏地区最先开始试验种植, 现在已扩大到甘肃、山西、青海、山西、云南等地。国内外学者主要在藜麦的适应性种植、营养成分、抗逆性及病虫害等方面展开了系统的研究, 一方面旨在发挥藜麦提供粮食安全和高营养价值方面的作用, 也对农业生态系统的可持续发展有着十分重要的意义; 另一方面, 开展藜麦抗旱与耐盐性方面的研究可以为筛选和培育抗旱与耐盐品种打下基础, 从而有利于藜麦在旱地与盐碱地上的推广与应用。

1 藜麦起源及其种质资源

藜麦为一年生双子叶草本植物, 株高60~300 cm, 根系发达, 网状分布。茎多为绿色、黄色、紫色或黑色, 茎叶颜色及茎长度(50~250 cm)因品种及环境的不同存在极大的差异。叶片宽阔, 互生, 大小有很大差异且呈多种形状, 植株上

部叶片呈柳叶形, 下部叶片呈菱形或三角形^[2]。藜麦花序为穗状, 分枝较多, 因基因型不同而呈现出红色、黄色与橘色等多种颜色^[6]。藜麦为自花授粉植物且没有花瓣, 有雌花和完全花。藜麦果实为瘦果, 直径1.5~2.0 mm, 千粒重为1.4~3.5 g, 有白色、乳黄色、红色、橙黄色、黑色等多种颜色^[7]。藜麦种子萌发迅速, 暴露在潮湿环境中数小时即可发芽。种子表皮富含皂苷, 味微苦, 食用前需要通过洗脱或摩擦去除。

藜麦的自然分布从哥伦比亚北部到智利南部(2°N到40°E)海平面至4 000 m的区域^[8-9]。SSR标记评价智利藜麦种质资源遗传多样性的分析结果与藜麦存在2个种质资源中心的观点相符: 安第斯山高原是第一大藜麦多样性中心, 智利南部海岸是第二大藜麦多样性中心^[10]。基于地理适应性, 藜麦被分为五大生态型: 峡谷类型(厄瓜多尔、哥伦比亚、秘鲁), 高原类型(玻利维亚和秘鲁), 盐地类型(玻利维亚、智利北部), 高温湿润气候类型(玻利维亚的亚热带森林), 海岸类型(智利中部和南部)^[11]。世界范围内, 16 422份藜麦种质资源及其野生近缘种(*C. quinoa*, *C. album*, *C. berlandieri*, *C. hircinum*, *C. petolare*, *C. murale* 和 *Chenopodium* sp)被保存于30个国家的59个基因库中, 最大的种质库在玻利维亚和秘鲁^[12]。藜麦的种质资源保存地主要集中在安第斯山区国家。另外, 美国农业部保存有300余份藜麦资源。

2 藜麦的遗传多样性及其基因组

近年来, 国外学者利用随机扩增多态性DNA(random amplified polymorphic DNA, RAPD)技术首次开发出藜麦RAPD分子标记, 表明标记多态性是普遍存在的^[13]。研究人员利用SSR引物对所搜集的41个藜麦种质的多态性及其亲缘关系进行了分析, 结果表明来源于不同地区的藜麦材料遗

基金项目 中国科学院“135”专项(2017XTBG-T02)。
作者简介 高琪(1988—), 男, 陕西汉中, 硕士研究生, 研究方向: 植物生理生态。*通信作者, 教授, 博士, 博士生导师, 从事植物资源、植物生理生态研究。
收稿日期 2019-02-26; 修回日期 2019-03-19

传距离较远,遗传基础较广泛^[14-15]。Maughan 等^[16]应用片段长度多态型扩增、DNA 随机多态性扩增及微卫星分子标记技术建立了第一张藜麦遗传图谱。随后, Maughan 等^[17]建立了第一个 SNP(单核苷酸多态性)遗传连锁图谱,该图谱由比之前报道的图谱多 2 倍的基因位点组成而且遗传距离的跨度更大。2017 年 2 月,藜麦首个高质量的全基因组信息在《Nature》以封面文章公布,大小约为 1.39 Gb^[18]。随后不久,国内研究者通过对藜麦基因组的高质量组装和盐泡细胞的转录组分析揭示了藜麦耐盐和高营养价值的分子机制,结果发现藜麦编码的 3 个主要种子贮藏蛋白家族的蛋白序列中人体必需氨基酸的比例均显著增加,部分解释了藜麦种子高营养价值的原因^[19]。

3 藜麦的抗逆性

藜麦有着很强的抗逆性与适应性,可以抵御干旱、盐碱和霜冻等一系列不利的非生物胁迫且适合生长在干旱且盐渍化的边际农业区^[3,6]。藜麦抗旱机制分为逃旱、耐旱和避旱。藜麦通过延长生长周期以应答早期营养生长阶段的干旱以及通过早熟的方式来逃避生长后期的干旱胁迫^[20]。藜麦耐旱可通过形态的改变来抵御干旱胁迫,如深密的根系,叶面积减少,叶面自动吸水和减少蒸腾的囊泡等^[21-22]。生理上主要通过组织弹性和积累有机无机渗透物实现渗透调节。藜麦耐盐在形态上主要利用盐囊实现有机渗透调节剂积累进而清除活性氧。生理上主要通过无机离子的渗透平衡,如钾保持、钠外排以及渗透调节物质的积累来实现。藜麦抗冻性在生理上主要依靠积累可溶性糖和脱水蛋白来实现。

3.1 藜麦对干旱胁迫响应的形态及生理机制 在形态学方面,藜麦主要依靠深密发达的根系增强吸水 and 叶片上的囊泡来减少蒸腾。此外,藜麦叶片具有较强的保水能力,在干旱条件下形成较低的渗透势^[23]。藜麦在遭受干旱胁迫后,子叶细胞会合成一些有机溶剂(脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖等)、无机离子(K^+ 和 Na^+) 等来维持细胞渗透平衡^[24]。干旱胁迫下藜麦积累的脯氨酸多于对照组,且在膨胀组织中迅速氧化,而在缺水条件下氧化会受到抑制^[24]。干旱条件下,藜麦叶片可以调控 ABA 的生物合成和信号转导进而减小气孔的开度,提高叶水势^[25]。藜麦在中度干旱条件下木质部 ABA 浓度会略有上升,且通过 ABA 生物合成与信号转导调节气孔导度或与其他激素交互作用从而增强抗旱性^[24]。

3.2 藜麦对盐胁迫响应的形态及生理机制 藜麦对盐胁迫最敏感的时期在芽期和苗期,盐胁迫下不同藜麦品种芽期表现出的耐盐性有较大差异^[25]。金藜麦在 2% NaCl 溶液(约 35 ds/m 或 342 mmol/L)中相对发芽率为 56.0%,在 3% NaCl 溶液(约 50 ds/m 或 513 mmol/L)中相对发芽率仍能达 3.7%^[26]。这些都源于藜麦芽期的种子结构及生理保护。

藜麦在形态学方面耐盐的重要原因就是叶脉周围密布着很多盐囊。藜麦盐囊大小约相当于 10 倍的表皮细胞,与子叶细胞相比可以隔离约 1 000 倍的 Na^+ ,其可以积累水分与各种代谢产物,如甜菜碱、苹果酸、黄酮及草酸钙等,同时也将大部分 Na^+ 、 Cl^- 储藏其中^[27]。藜麦吸收盐分后将 Na^+ 隔

离在盐囊内并有效地提升 K^+ 的保存,这是其典型的抵御干旱和盐胁迫的一个策略。藜麦盐囊对减少水分丧失和保护叶片受到紫外伤害起着重要作用^[28]。

藜麦植株可以耐受高浓度的盐胁迫(电导率 40 ds/m 或相当于 400 mmol/L NaCl)^[29],具有独特的耐盐机制,这些机制包括无机离子的渗透调节作用;渗透调节物质的有效积累(如脯氨酸、甜菜碱、多胺和脱水蛋白等);高效的子叶细胞 Na^+ 隔离,从而保持较低子叶 Na^+ ;有效的液泡和木质部 K^+ 保持;减少气孔密度及气孔导度控制;有效地利用盐囊将 Na^+ 隔离及储存代谢产物等^[30-32]。藜麦遭受盐胁迫时,会合成、积累一些渗透溶剂来保持细胞的正常代谢功能^[33]。大多数植物吸收 K^+ 而排斥 Na^+ ,保持体内高的 K^+/Na^+ 比有利于 K^+ 行使 Na^+ 无法替代的功能——保持细胞质有较低渗透势,以抵消液泡渗透势降低;缓解环境盐胁迫下细胞内 K^+ 亏缺而引发的生长抑制^[29]。盐胁迫下,液泡内 Na^+ 浓度增加,为了保持细胞膨胀,细胞质内 K^+ 和一些有机渗透调节物质(可溶性糖、脯氨酸和甜菜碱等的增加)发挥了维持细胞渗透平衡作用^[34-35]。

藜麦较强耐盐性主要源于高度的钾保持能力。研究表明藜麦在苗期阶段子叶中具有相对高浓度的 K^+ ,甚至在生长后期,藜麦在盐胁迫条件下木质部与叶汁液中的 K^+ 浓度也会逐渐增加^[35-36]。在高盐条件下,藜麦质膜 H^+ -ATPase 活性迅速提高,阻止质膜去极化,从而使 K^+ 高效保持^[37]。在藜麦的光合生理方面,藜麦在盐胁迫下通过 ABA 信号传递使气孔关闭,或通过减少气孔密度来减少水分蒸腾从而保持较高的水分利用效率^[2,38]。

4 藜麦的营养价值及应用

藜麦种子富含各种矿物质、维生素、蛋白质等营养成分,远远高于水稻、小麦等其他传统谷物。藜麦含有 16 种氨基酸,其中有 9 种是人体必需氨基酸(如赖氨酸、苏氨酸及甲硫氨酸等),比例适当且易于吸收^[39-40]。此外,藜麦中人体生长所需的赖氨酸含量是大豆的 1.4 倍,是玉米的 2.5~5.0 倍,是小麦的 20.6 倍以及牛奶的 14.0 倍,并且不含麸质^[41]。藜麦的碳水化合物以淀粉为主且含量高达 60%,其中主要是支链淀粉^[42]。藜麦种子中的可溶性糖含量为 15.8%^[10]。藜麦种子中的脂肪酸含量平均在 5%~7% 且大多为必需脂肪酸,并且富含不饱和脂肪酸,含量达 89.4%,其中多不饱和脂肪酸达 54.2%~58.3%^[43],其次为单不饱和脂肪酸和饱和脂肪酸。藜麦籽实富含 V_{B1} 、叶酸和 V_C ,是良好的维生素原料。藜麦富含 V_C (164 mg/kg) 和 V_E (54 mg/kg),并含有 β -胡萝卜素等维生素^[43]。藜麦中富含 Mn、Fe、Mg、Ca、K、Se、Cu、P、Zn 等多种矿物质,并且含量高于一般谷物,是小麦的 2 倍,水稻、玉米的 5 倍,尤其 Ca、K 和 Mg 含量较高^[44]。

如今,藜麦作为一种优质的粮食资源已被广泛地开发应用。藜麦中含有酚类和黄酮等多种化学活性成分,这些活性成分具有抗菌、消炎、抑制癌细胞生长等多种药理作用,因此可以作为抗生素、抗癌药物等开发^[7]。此外,藜麦秸秆富含多种营养物质,其粗蛋白含量达 5.42%,是优质的粗饲料。

5 藜麦在我国的发展现状及展望

截至 2017 年,我国的藜麦种植面积已经达 9 000 hm²,主要种植地区有甘肃、青海、山西、云南和内蒙古。藜麦在云南昆明、丽江和香格里拉等地形成了一定的种植规模。栽培品种以红藜和白藜为主。笔者通过实地考察与研究表明,随着海拔的升高,红藜与白藜的株高均呈下降趋势,且不同海拔地区株高差异显著。同一海拔地区红藜的株高与生物量都略高于白藜。随着海拔的升高,2 种藜麦的生物量都呈显著下降。红藜在不同海拔地区生物量表现出显著差异,白藜生物量在海拔 2 200 m 处和 2 800 m 处差异不显著。且同一海拔地区红藜的生物量都略高于白藜。同样,随海拔升高 2 种藜麦果实产量均呈现下降趋势,且同一海拔地区红藜果实产量略高于白藜,海拔 2 200 m 处种植 2 种藜麦的产量较高。红藜的株高、生物量和产量均略高于白藜,但无显著差异。总体上看,海拔的升高对以上 2 种藜麦的生长和产量都有显著的负面影响。由此,在云南高原地区种植藜麦应考虑其海拔因素,相比而言,最适宜的藜麦种植地区则在海拔约 2 200 m 处。

我国引种藜麦的时间较短,在宏观和微观的研究及其利用上尚处于起步阶段。此外,藜麦的种植、生产和研究上仍存在诸多问题,如藜麦种质资源匮乏以及创新应用不足,藜麦高产栽培技术尚未成熟,田间粗放式管理导致植株大面积倒伏、病虫害严重、产量低、品质差等问题。藜麦营养品质及优良品种选育方面的研究还不够深入等。为此,国家应加强科研及产业投入,深入开展藜麦新品种的培育及突破性种质的创制研究,解决病虫害、产量低等关键问题。在多地区开展多个区域的适应性及其区域内高产栽培技术工作,筛选出不同生产区域、不同生产条件的优质品种。藜麦作为一种新兴的保健型粮食作物,不仅营养全面而且生态适应性广泛,发展藜麦种植对于保障粮食安全有着举足轻重的意义。因此,藜麦在食用、农用和药用等方面有着广阔的开发利用前景。

参考文献

- [1] JACOBSEN S E, MUJICA A, JENSEN C R. The resistance of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to adverse abiotic factors[J]. Food reviews international, 2003, 19(1/2): 99–109.
- [2] BOSQUE-SANCHEZ H, LEMEUR R, VAN DAMME P, et al. Ecophysiological analysis of drought and salinity stress of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. Food review international, 2003, 19(1/2): 111–119.
- [3] RAZZAGHI F, AHMADI S H, JACOBSEN S E, et al. Effects of salinity and soil-drying on radiation use efficiency, water productivity and yield of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. Journal of agronomy and crop science, 2012, 198(3): 173–184.
- [4] RUIZ K B, BIONDI S, MARTINEZ E A, et al. Quinoa—a model crop for understanding salt-tolerance mechanisms in halophytes[J]. Plant biosystems, 2015, 150(2): 357–371.
- [5] RUIZ K B, BIONDI S, OSES R, et al. Quinoa biodiversity and sustainability for food security under climate change: A review[J]. Agronomy for sustainable development, 2014, 34(2): 349–359.
- [6] BHARGAVA A, SRIVASTAVA S. Quinoa: Botany, production and uses [M]. Wallingford, UK: CABI Publisher, 2013: 48–61.
- [7] 杨发荣, 黄杰, 魏玉明, 等. 藜麦生物学特性及应用[J]. 草业科学, 2017, 34(3): 607–613.
- [8] FUENTES F, BHARGAVA A. Morphological analysis of Quinoa germplasm grown under lowland desert conditions[J]. Journal of agronomy and crop

- science, 2011, 197(2): 124–134.
- [9] GONZÁLEZ J A, BRUNO M, VALOY M, et al. Genotypic variation of gas exchange parameters and leaf stable carbon and nitrogen isotopes in ten quinoa cultivars grown under drought [J]. Journal of agronomy and crop science, 2011, 197(2): 81–93.
- [10] FUENTES F, MARTINEZ E A, HINRICHSSEN P V, et al. Assessment of genetic diversity patterns in Chilean quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) germplasm using multiplex fluorescent microsatellite markers[J]. Conservation genetics, 2009, 10(2): 369–377.
- [11] FUENTES F F, BAZILE D, BHARGAVA A, et al. Implication of farmers' seed exchanges for on-farm conservation of quinoa, as revealed by its genetic diversity in Chile[J]. Journal of agricultural science, 2012, 150(6): 702–716.
- [12] MAUGHAN P J, BONIFACIO A, COLEMAN, C E, et al. Quinoa (*Chenopodium quinoa*) genome mapping and molecular breeding in plants[J]. Sugar and tuber crops, 2007, 3: 147–158.
- [13] FAIRBANKS D J, WALDRIGUES A, RUAS C F, et al. Efficient characterization of biological diversity using field DNA extraction and random amplified polymorphic DNA markers [J]. Revista brasileira de genetica, 1993, 16: 11–22.
- [14] 陈立强, 师尚礼. 42 份紫花苜蓿种质资源遗传多样性的 SSR 分析[J]. 草业科学, 2015, 32(3): 372–381.
- [15] 陆敏佳, 蒋玉蓉, 陆国权, 等. 利用 SSR 标记分析藜麦品种的遗传多样性[J]. 核农学报, 2015, 29(2): 206–269.
- [16] MAUGHAN P J, BONIFACIO A, JELLEN E N, et al. A genetic linkage map of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) based on AFLP, RAPD, and SSR markers[J]. Theoretical and applied genetics, 2004, 109(6): 1188–1195.
- [17] MAUGHAN P J, SMITH S M, ROJAS-BELTRÁN J A, et al. Single nucleotide polymorphism identification, characterization, and linkage mapping in quinoa[J]. Plant genome, 2012, 5(3): 114–125.
- [18] JARVIS D E, HO Y S, LIGHTFOOT D J, et al. The genome of *Chenopodium quinoa* [J]. Nature, 2017, 542(7641): 307–312.
- [19] ZOU C S, CHEN A J, XIAO L H, et al. A high-quality genome assembly of quinoa provides insights into the molecular basis of salt bladder-based salinity tolerance and the exceptional nutritional value[J]. Cell research, 2017, 27: 1327–1340.
- [20] JENSEN C R, JACOBSEN S E, ANDERSEN M N, et al. Leaf exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying [J]. European journal of agronomy, 2000, 13(1): 11–25.
- [21] SHABALA L, MACKAY A, TIAN Y, et al. Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa*) [J]. Physiological plantarum, 2013, 146(1): 26–38.
- [22] KIANI-POUYA A, ROESSNER U, JAYASINGHE N S, et al. Epidermal bladder cells confer salinity stress tolerance in the halophyte quinoa and Atriplex species [J]. Plant, cell and environment, 2017, 40(9): 1900–1915.
- [23] YANG A, AKHTAR S S, AMJAD M, et al. Growth and physiological responses of quinoa to drought and temperature stress[J]. Journal of agronomy and crop science, 2016, 202(6): 445–453.
- [24] GONZÁLEZ J A, GALLARDO M, HILAL M, et al. Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses: Dry matter partitioning[J]. Botanical studies, 2009, 50(1): 35–42.
- [25] ADOLF V I, JACOBSEN S E, SHABALA S. Salt tolerance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. Environmental and experimental botany, 2013, 92: 43–54.
- [26] 姜奇彦, 牛凤娟, 胡正, 等. 金藜麦耐盐性分析及营养评价[J]. 植物遗传资源学报, 2015, 16(4): 700–707.
- [27] BÖHM J, MESSERER M, MÜLLER H M, et al. Understanding the molecular basis of salt sequestration in epidermal bladder cells of *Chenopodium quinoa* [J]. Current biology, 2018, 28(19): 3075–3085.
- [28] ORSINI F, ACCORSI M, GIANQUINTO G, et al. Beyond the ionic and osmotic response to salinity in *Chenopodium quinoa*: Functional elements of successful halophytism[J]. Functional plant biology, 2011, 38(10): 818–831.
- [29] HARIADI Y, MARANDON K, TIAN Y, et al. Ionic and osmotic relations in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) plant grown at various salinity levels[J]. Journal of experimental botany, 2011, 62(1): 185–193.

[7] ANDERSON T A, FORRESTER J. Administration of oestradiol to barramundi, *Lates calcarifer*, induces protandrous sex change [C]//GOOS H I T H, RASTOGI R V, VAUDRY H, et al. Perspective in comparative endocrinology, unity and diversity. Bologna, Italy: Monduzzi Editore, 2001: 155–164.

[8] SOWER S A, DICKHOFF W W, FLAGG T A, et al. Effects of estradiol and diethylstilbestrol on sex reversal and mortality in Atlantic salmon (*Salmo salar*) [J]. *Aquaculture*, 1984, 43: 75–81.

[9] TAYAMEN M M, SHELTON W L. Inducement of sex reversal in *Sarotherodon niloticus* (Linnaeus) [J]. *Aquaculture*, 1978, 14: 349–354.

[10] PADOA E. Further observations on the differentiation of sex, normal and modified by the administration of follicular hormone, in the iridée trout (*Salmo irideus*) [J]. *Biomorphosis*, 1939, 1: 337–354.

[11] 唐永凯, 李建林, 陈文华, 等. 奥利亚罗非鱼卵巢芳香化酶基因的克隆及其表达 [J]. *中国水产科学*, 2008, 15(5): 729–737.

[12] 李广丽, 刘晓春, 林浩然. 芳香化酶抑制剂 letrozole 对赤点石斑鱼 (*Epinephelus akaara*) 性逆转的作用 [J]. *生理学报*, 2005, 57(4): 473–479.

[13] 李广丽, 邓思平, 孙晶, 等. 芳香化酶抑制剂来曲唑对胡子鲶性腺分化及相关基因表达的影响 [J]. *中国水产科学*, 2013, 20(5): 911–917.

[14] 董仕. 鱼类三倍体的诱导及其应用 [J]. *天津水产*, 1992(00): 9–12.

[15] 谢相筠. 三倍体技术在鱼类育种中的应用 [J]. *宁德师专学报 (自然科学版)*, 2006, 18(4): 361–364.

[16] 王磊, 陈松林, 谢明树, 等. 牙鲆三倍体批量化诱导及其生长和性腺发育观察 [J]. *水产学报*, 2011, 35(8): 1258–1265.

[17] 刘蔓, 张澜澜, 王琨, 等. 不同倍性雌性虹鳟 (*Oncorhynchus mykiss*) 性体指数与肝体指数的关系 [J]. *渔业经济研究*, 2008(2): 62–64.

[18] 赵云辉, 赵兴文. 鱼类的性别与性别控制 [J]. *天津水产*, 2009(4): 13–19.

[19] 邹远超, 李中, 李艳, 等. 乌鳢三倍体诱导及其生长 [J]. *动物学杂志*, 2017, 52(1): 75–84.

[20] 王炳谦, 徐连伟, 贾钟贺, 等. 热休克诱导全雌虹鳟三倍体 [J]. *水产学杂志*, 2005, 18(2): 22–27.

[21] 李雅娟, 庞义猛, 于卓, 等. 利用天然四倍体泥鳅生产全三倍体泥鳅的初步研究 [J]. *东北农业大学学报*, 2010, 41(11): 92–95.

[22] 吴融. 鱼类性别控制在水产养殖上的应用 [J]. *生物学杂志*, 1990(2): 20–23.

[23] 赵军. 人工诱导泥鳅雌核发育试验 [J]. *江西水产科技*, 2017(1): 18–21, 13.

[24] 刘海金, 侯吉伦, 刘奕. 牙鲆雌核发育研究进展 [J]. *中国水产科学*, 2017, 24(4): 902–912.

[25] 王念民, 孙大江, 曲秋芝, 等. 温度对鱼类性别分化和性别决定的影响 [J]. *水产学杂志*, 2007, 20(2): 91–93.

[26] 陈玉红, 林丹军, 尤永隆. 泥鳅的性腺分化及温度对性腺分化的影响 [J]. *中国水产科学*, 2007, 14(1): 74–82.

[27] 楼允东, 吴萍. 温度在水产动物性别控制中的作用 [J]. *上海水产大学学报*, 2008, 17(4): 481–485.

[28] 程晓春, 林丹军, 尤永隆. 温度对江黄颡鱼性分化的影响 [J]. *动物学研究*, 2007, 23(1): 73–80.

[29] 南平, 杜启彪, 燕帅国, 等. 温度对泥鳅和大鳞副泥鳅性腺分化的影响和 CYP19a 基因的克隆与时空表达 [J]. *中国水产科学*, 2005, 12(4): 407–413.

[30] DAVEY A J H, JELLYMAN D J. Sex determination in freshwater eels and management options for manipulation of sex [J]. *Reviews in fish biology and fisheries*, 2005, 15(1/2): 37–52.

[31] RUBIN D A. Effect of pH on sex ratio in cichlids and a poeciliid (*Teleostei*) [J]. *Copeia*, 1985(1): 233–235.

[32] RÖMER U, BEISENHERZ W. Environmental determination of sex in *Apistogramma* (Cichlidae) and two other freshwater fishes (Teleostei) [J]. *Fish Biol*, 1996, 48: 714–725.

[33] BAROILLER J F, D' COTTA H, SAILLANT E. Environmental effects on fish sex determination and differentiation [J]. *Sex. Dev*, 2009, 3: 118–135.

[34] HICKLING. The Malacca tilapia hybrids [J]. *J. Genet*, 1960, 57(1): 1–10.

[35] PRUGININ Y, KANYLT E S. Mono-sex culture of *Tilapia* through hybridization [C]//Symposium on fish farming. Nairobi: [s. n.], 1965: 1–3.

[36] 杨景峰, 徐桂珠. 罗非鱼全雄控制技术研究进展 [J]. *内蒙古民族大学学报 (自然科学版)*, 2003, 18(4): 318–322.

[37] 梅洁, 桂建芳. 鱼类性别异形和性别决定的遗传基础及其生物技术操控 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(12): 1198–1212.

[38] 张卓慧, 陈婕, 黎玲, 等. 动物远缘杂交研究进展 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(2): 161–174.

[39] 刘少军. 远缘杂交导致不同倍性鱼的形成 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(2): 104–114.

[40] 万松良, 雷晓中, 万珊. 罗非鱼性别三系配套技术研究进展 [J]. *水产科学*, 2009, 28(9): 547–550.

[41] 刘汉勤, 崔书勤, 侯昌春, 等. 从 XY 雌鱼雌核发育产生 YY 超雄黄颡鱼 [J]. *水生生物学学报*, 2007, 31(5): 718–725.

[42] OU M, YANG C, LUO Q, et al. An NGS-based approach for the identification of sex-specific markers in snakehead (*Channa argus*) [J]. *Oncotarget*, 2017, 8(58): 98733–98744.

(上接第3页)

[30] BONALES-ALATORRE E, POTTOSIN I, SHABALA L, et al. Differential activity of plasma and vacuolar membrane transporters contributes to genotypic differences in salinity tolerance in a halophyte species, *Chenopodium quinoa* [J]. *International journal of molecular sciences*, 2013, 14(5): 9267–9285.

[31] SHABALA S, HARIADI Y, JACOBSEN S E. Genotypic difference in salinity tolerance in quinoa is determined by differential control of xylem Na⁺ loading and stomatal density [J]. *Journal of plant physiology*, 2013, 170: 906–914.

[32] SHABALA S, BOSE J, HEDRICH R. Salt bladders: Do they matter? [J]. *Trends in plant science*, 2014, 19(11): 687–691.

[33] WILSON C, READ J J, ABO-KASSEM E. Effect of mixed-salt salinity on growth and ion relations of a quinoa and a wheat variety [J]. *Journal of plant nutrition*, 2002, 25(12): 2689–2704.

[34] JACOBSEN S E, MONTEROS C, CORCUERA L J, et al. Frost resistance mechanisms in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. *European journal of agronomy*, 2007, 26(4): 471–475.

[35] RUFFINO A M C, ROSA M, HILAL M, et al. The role of cotyledon metabolism in the establishment of quinoa (*Chenopodium quinoa*) seedlings growing under salinity [J]. *Plant and soil*, 2010, 326(1/2): 213–224.

[36] ADOLF V I, SHABALA S, ANDERSEN M N, et al. Varietal differences of quinoa's tolerance to saline conditions [J]. *Plant and soil*, 2012, 357(1/2): 117–129.

[37] BOIS J E, WINKEL T, LHOMME J P, et al. Response of some Andean cultivars of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to temperature: Effects on germination, phenology, growth and freezing [J]. *European journal of agronomy*, 2006, 25(4): 299–308.

[38] SHABALA L, MACKAY A, TIAN Y, et al. Oxidative stress protection and stomatal patterning as components of salinity tolerance mechanism in quinoa (*Chenopodium quinoa*) [J]. *Physiologia plantarum*, 2012, 146(1): 26–38.

[39] WRIGHT K H, PIKE O A, FARIBANKS D J, et al. Composition of *Atriplex hortensis*, sweet and bitter *Chenopodium quinoa* seeds [J]. *Journal of food science*, 2006, 67(4): 1383–1385.

[40] 魏爱春, 杨修仕, 么杨, 等. 藜麦营养成分及生物活性研究进展 [J]. *食品科学*, 2015, 36(15): 272–276.

[41] VEGA-GÁLVEZ A, MIRANDA M, VERGARA J, et al. Nutrition facts and functional potential of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.), an ancient Andean grain: A review [J]. *Journal of the science food and agriculture*, 2010, 90: 2541–2547.

[42] BHARGAVA A, SCHUKA S, OHRI D. *Chenopodium quinoa*: An Indian perspective [J]. *Industrial crops and products*, 2006, 23(1): 73–87.

[43] ZEVALLOS V F, ELLIS H J, SULIGOJ T, et al. Variable activation of immune response by quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) prolamins in celiac disease [J]. *American journal of clinical nutrition*, 2012, 96(2): 337–344.

[44] ABUGOCH JAMES L E. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): Composition, chemistry, nutritional, and functional properties [J]. *Advances in food and nutrition research*, 2009, 58: 1–31.