

XIAOMAI DIANFEN FAYU
SHENGLI SHENGTAI YANJIU

李诚 李春艳◎著

小麦淀粉

发育生理生态研究



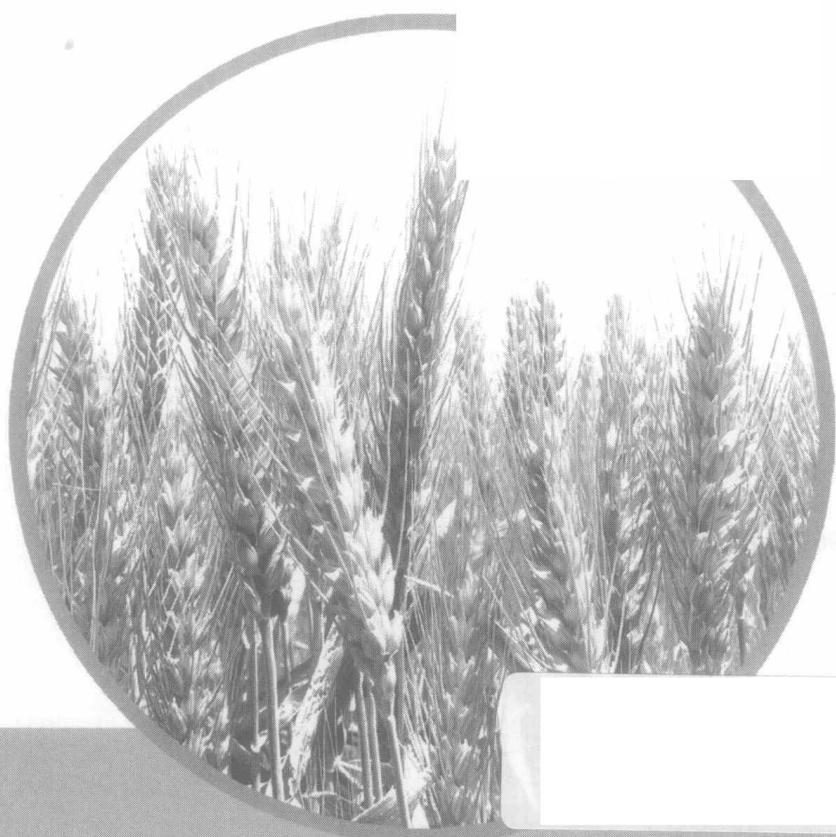
经济管理出版社
ECONOMY & MANAGEMENT PUBLISHING HOUSE

XIAOMAI DIANFEN FAYU
SHENGLI SHENGTAI YANJIU

李诚 李春艳◎著

小麦淀粉

发育生理生态研究



经济管理出版社
ECONOMY & MANAGEMENT PUBLISHING HOUSE

图书在版编目 (CIP) 数据

小麦淀粉发育生理生态研究/李诚, 李春艳著. —北京: 经济管理出版社, 2018. 12
ISBN 978 - 7 - 5096 - 5848 - 2

I. ①小… II. ①李… ②李… III. ①小麦—谷类淀粉—研究 IV. ①TS235.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018)第 141053 号

组稿编辑: 曹 靖
责任编辑: 杜 菲
责任印制: 黄章平
责任校对: 王淑卿

出版发行: 经济管理出版社

(北京市海淀区北蜂窝 8 号中雅大厦 A 座 11 层 100038)

网 址: www.E-mp.com.cn

电 话: (010) 51915602

印 刷: 北京玺诚印务有限公司

经 销: 新华书店

开 本: 787mm × 1092mm/16

印 张: 13

字 数: 301 千字

版 次: 2018 年 12 月第 1 版 2018 年 12 月第 1 次印刷

书 号: ISBN 978 - 7 - 5096 - 5848 - 2

定 价: 78.00 元

· 版权所有 翻印必究 ·

凡购本社图书, 如有印装错误, 由本社读者服务部负责调换。

联系地址: 北京阜外月坛北小街 2 号

电话: (010) 68022974 邮编: 100836

作 者：李 诚 李春艳

参与人员：（按姓名拼音字母顺序排列）

鲍艺丹 常文颖 陈 森 付凯勇 郭成藏 胡引引
贾 艳 康鑫龙 李 超 李 诚 李春艳 梁 伟
刘新梅 马 龙 覃安详 史晓艳 魏 波 徐芳芳
张 宏 张润琪 钟 玲 朱永琪 祖赛超

序

小麦是世界性粮食作物，小麦生产关系国计民生，对保障国家粮食安全具有重要作用。随着人民生活水平的提高，市场对小麦产业需求日益多样化和专用化。淀粉占到小麦籽粒干重的65%~75%，淀粉的发育和理化特性对小麦面粉加工品质影响较大。然而，国内外对小麦籽粒成分中蛋白质研究较多，而对淀粉研究较少，对淀粉发育受生态条件的影响机理研究更少。因此，必须加强小麦淀粉发育受外界干旱、高温胁迫和不同施磷水平影响机理的研究，以进一步提高人们对小麦淀粉品质理论的认识水平。

石河子大学麦类作物研究所李诚博士带领的小麦科研团队，立足新疆，在开展高产、优质、多抗、专用小麦育种工作的基础上，针对小麦淀粉发育受外界干旱、高温和磷素等生态条件胁迫影响等问题，开展了大量基础理论研究工作，其研究成果一定会在推动新疆高水平小麦育种及小麦生产中发挥积极作用。

作者系统总结和提炼了近年来本团队的研究成果，在此基础上撰写了《小麦淀粉发育生理生态研究》一书。书中关于小麦淀粉粒表面微观特性的变化机理研究尚未见有文献报道，具有重要的理论创新意义。本书内容是在新疆绿洲生态农业独特的气候环境下，结合新疆小麦生产上面临的干旱、高温、低磷等复杂多样的生态条件而开展的研究，使得相关研究成果具有鲜明的区域特色和应用价值。全书内容具有较高学术水平。相信本书的面世，将丰富优质专用小麦品质理论，推动优质专用小麦产业发展。

国家级教学名师
石河子大学教授、博导
2018年8月

曹连清

前 言

小麦是世界上主要粮食作物，我国是世界上最大的小麦生产国和消费国。小麦生产对于保障国家粮食安全具有十分重要的意义。随着人民生活水平的提高，劳动力和生产资料成本增加，小麦生产面临着提升质量、降低成本和保护环境的挑战。因此，在保证产量的基础上培育适合加工馒头、面条、面包、糕点等多样化食品类型需求的优质专用，同时兼具抗逆、广适、水肥高效利用等优良特性的小麦品种，可满足市场日益多样化需求且小麦生产减肥减药降成本，还可保护生态环境。

近年来，石河子大学麦类作物研究所在开展高产、优质、多抗、专用小麦育种工作的同时，紧紧围绕新疆小麦淀粉发育受外界干旱、高温和磷素等生态条件胁迫影响等问题开展了大量基础理论研究工作，本书是在提炼总结本团队研究成果的基础上撰写的。书中内容均为冬小麦育种课题组 2010 年以来的研究成果，较为详细地研究了小麦籽粒发育关键时期应对外界干旱、高温胁迫和不同施磷水平下淀粉粒形态变化、淀粉理化特性、相关基因转录时空变化等。

本书共六章，第一章小麦籽粒淀粉概述；第二章干旱胁迫下小麦淀粉粒微观特性变化机理；第三章干旱胁迫对小麦籽粒萌发及淀粉特性影响；第四章高温胁迫下小麦淀粉粒微观结构变化机理；第五章磷素对小麦淀粉发育及结构影响机理；第六章磷素对小麦籽粒萌发特性的影响及耐低磷种质筛选。

本书的研究内容得到了国家自然科学基金项目（项目号：31160256、31360334、31360292、31560389）、教育部国家留学基金委、人社部留学回国人员科技活动项目、新疆生产建设兵团及石河子大学等科研项目资助。新疆生产建设兵团绿洲生态农业国家重点实验室培育基地为上述项目的研究提供了良好的研究平台。国家教学名师曹连莆教授审阅文稿并欣然为本书作序。本书的出版还得到了 2014 年教育部质量工程项目农学专业卓越农林人才教育培养计划改革试点项目（复合应用型）的资助，并得到了经济管理出版社的鼎力相助，在此一并表示诚挚谢意。

由于作者研究水平和能力有限，书中疏漏和不足之处敬请同行专家及广大读者批评指正。

李 诚

2018 年 7 月

目 录

第一章 小麦籽粒淀粉概述.....	1
第一节 小麦籽粒淀粉组成和结构.....	2
第二节 小麦籽粒淀粉形成和发育.....	6
第三节 小麦籽粒淀粉理化特性	12
第二章 干旱胁迫下小麦淀粉粒微观特性变化机理	15
第一节 小麦籽粒淀粉粒表面微观结构研究进展	16
第二节 干旱胁迫下小麦籽粒淀粉粒微观结构变化	22
第三节 干旱胁迫下小麦淀粉粒结构及相关特性变化	36
第四节 干旱胁迫下小麦籽粒灌浆中后期转录组研究	47
第五节 干旱胁迫下小麦淀粉合成酶与分解酶基因表达时空定位研究	57
第六节 干旱胁迫下小麦淀粉粒微观特性变化机理模型	81
第三章 干旱胁迫对小麦籽粒萌发及淀粉特性影响	83
第一节 小麦花后干旱对籽粒萌发特性的影响	83
第二节 小麦花后干旱下喷施 $\text{Co}(\text{NO}_3)_2$ 对萌发特性影响研究	89
第四章 高温胁迫下小麦淀粉粒微观结构变化机理	98
第一节 高温胁迫下小麦籽粒形态发育变化.....	100
第二节 高温胁迫下小麦胚乳淀粉粒发育及酶解特性变化.....	101
第三节 高温胁迫下淀粉合成关键酶活性变化.....	104
第四节 高温胁迫下淀粉降解酶活性变化.....	107
第五节 高温胁迫下淀粉合成和降解关键酶基因相对表达量变化.....	109
第六节 高温胁迫下淀粉降解关键酶基因表达时空定位研究.....	113
第五章 磷素对小麦淀粉发育及结构影响机理.....	115
第一节 磷素对小麦籽粒淀粉发育及品质研究进展.....	116
第二节 磷素对小麦籽粒及淀粉粒发育的影响.....	118

第三节	磷素对小麦淀粉结构及特性的影响.....	132
第四节	磷素对小麦淀粉合成和分解酶基因表达及时空定位研究.....	138
第五节	磷素对小麦淀粉发育及结构影响机制.....	154
第六章	磷素对小麦籽粒萌发特性的影响及耐低磷种质筛选.....	162
第一节	磷素对小麦籽粒萌发特性的影响.....	162
第二节	小麦耐低磷种质资源筛选.....	167
参考文献		172

第一章 小麦籽粒淀粉概述

小麦 (*Triticum Aestivum* L.) 是世界主要粮食作物之一, 全世界超过 30% 的人口以小麦为主食, 小麦面粉及其加工制品为人类日常生活提供能量和碳水化合物。小麦在世界上分布广泛, 地球上从北纬 67° (挪威和芬兰) 至南纬 45° (阿根廷) 之间的广袤区域均有种植, 表明小麦对环境适应性较强。在世界范围内, 小麦主产区主要分布在亚欧大陆和北美洲, 其种植面积超过世界小麦总面积的 90%; 在世界栽培小麦中, 冬春麦种植面积比例约为 4:1, 小麦种植面积以冬小麦为主, 种植国家分布广泛, 春小麦则主要集中在俄罗斯、美国和加拿大, 其春小麦播种面积占世界春小麦面积的 90%。小麦在地球上广泛种植和分布与小麦自身具有的特性有关。小麦属喜冷凉作物, 对于冷凉和湿润气候适应性较强。小麦具有较广泛遗传基础, 丰富多样的栽培类型, 对外界温、光、土、水、气等条件要求较为宽泛, 具有耐寒、旱、盐、碱、高温等特性, 从而为稳产、高产提供基础。小麦属群体作物, 具有分蘖特性, 生长周期长 (尤其是冬小麦), 群体补偿调节能力强, 各项栽培措施回旋余地大, 也利于稳产、高产。小麦栽培种植、收获加工易于实现全程机械化, 劳动生产率高, 冬小麦利用秋冬季节生长, 有利于实现与夏播作物复种, 与春、夏、秋作物实现间作和套种, 可大幅提高土地复种指数, 增加粮食产量。

小麦营养价值在禾谷类作物中表现较高, 小麦籽粒中蛋白质含量一般为 11% ~ 15%, 而且籽粒中富含多种人体必需的氨基酸和微量元素, 其中小麦籽粒中独特的面筋蛋白和丰富的营养成分可使其加工成各种面食, 由于这些面食制品具有良好的黏弹性、胀发性和延展性, 因而小麦籽粒加工而成的面食制品种类多样, 适口性好, 营养丰富, 深受人民群众的喜爱。此外, 小麦秸秆也是重要的编织、造纸以及畜牧养殖的原料和饲料, 同时小麦籽粒磨粉的副产品麦麸是动物养殖精饲料的主要来源。

根据联合国 FAO 已公布的年度统计数据^①, 2013 年、2014 年、2015 年和 2016 年小麦总产量分别为 7.11 亿吨、7.34 亿吨、7.37 亿吨和 7.49 亿吨, 分别占同时期全世界谷物总产量的 25.68%、25.98%、26.36% 和 26.31%。统计数据表明, 在世界范围内小麦作为主要粮食作物, 其近年来总产量呈现稳中略增的趋势, 总产量占据世界谷物总产量 1/4 略多, 并在谷物产量中保持基本稳定。小麦是中国主要口粮作物之一, 是第二大粮食作物。根据中国国家统计局已公布的年度统计数据 (<http://www.stats.gov.cn/tjsj/nd-sj/>), 2013 年、2014 年、2015 年和 2016 年全国小麦种植面积分别为 3.62 亿亩、3.61 亿

^① <http://www.fao.org/faostat/zh/#data/QC>.

亩、3.62 亿亩和 3.63 亿亩，总产量分别为 1.22 亿吨、1.26 亿吨、1.30 亿吨和 1.29 亿吨。统计数据表明，我国小麦种植面积近年来稳定保持在 3.6 亿亩以上，其总产量变化趋势与世界小麦总产量变化趋势基本一致。

我国粮食产量连续多年增产，在此背景下国人应清醒地认识到，我国粮食安全也面临诸多挑战。主要表现在可供利用的农业自然资源量逐年递减，如随着我国工业化、城镇化的全面快速推进，可供农业利用水资源的空间受经济社会发展的影响而遭受不断挤压；可供利用的耕地面积逐年减小，而我国人口数量和粮食消费的刚性需求却还在不断增加。在这些挑战面前“确保谷物基本自给，口粮绝对安全”是国家粮食安全战略的底线（韩长赋，2014）。小麦作为我国主要口粮作物对保持国家粮食安全意义重大。在我国快速工业化和城镇化背景下，守住国家粮食绝对安全这条底线，就需要稳定我国粮食生产种植面积，确保小麦常年播种面积基本稳定在 3.4 亿亩以上，并在此基础上努力提高单位面积小麦产量，同时减少单位面积水、化肥、农药、机械等成本的投入量，实现节本增效可持续发展。因此，在保持小麦种植面积基本稳定的前提下，“节本增效提高单产”是实现我国小麦生产可持续发展，确保国家粮食安全的现实选择和必由之路。

淀粉是小麦籽粒中最主要的贮藏物质，一般占籽粒重量的 65% ~ 75%。就小麦籽粒淀粉角度而言，籽粒淀粉含量在一定程度上决定了籽粒重量，进而影响小麦籽粒产量。此外，小麦籽粒中淀粉含量、组分以及淀粉粒形成发育状况影响面粉及其加工制品的品质。小麦籽粒灌浆期是淀粉形成和发育的关键时期，籽粒淀粉的形成、发育和积累贮藏除与自身基因型关系密切外还受到外界环境条件如气候、土壤和栽培措施及其互作的影响。因此，研究小麦籽粒灌浆期外界环境对淀粉形成发育积累贮藏的调控机理，将有助于通过栽培措施改善外界环境条件，营造有利于小麦淀粉形成、发育、积累和贮藏的有利环境，提高小麦产量和品质。

第一节 小麦籽粒淀粉组成和结构

一、小麦胚乳淀粉粒组成

小麦胚乳淀粉粒一般分成 A 型和 B 型，小麦胚乳中 A 型淀粉粒数量虽少但重量占比大，一般情况下 A 型淀粉粒数量占胚乳淀粉粒总数的 5% 左右，重量占成熟小麦胚乳总淀粉重量的 70% 以上；B 型淀粉粒数量多而重量占比小，B 型淀粉粒数量占胚乳淀粉粒总数的 95% 左右，重量却只占胚乳总重的 25% ~ 30%（Stoddard, 1999）。以淀粉重量百分比与淀粉粒直径作淀粉粒径分布图（见图 1.1A），第一个峰由 B 型淀粉粒形成，第二个峰由 A 型淀粉粒形成，小麦胚乳淀粉粒具有典型双向淀粉粒径分布特征（Evers, 1973）。小麦胚乳中 A 型、B 型淀粉粒最终数量受外界环境和基因型的影响。小麦淀粉粒径分布是反映淀粉特性的重要参数，它能够影响面粉制品的品质。小麦胚乳淀粉粒的形态、大小、体积以及淀粉粒组成类型在小麦籽粒灌浆不同阶段均不同。小麦常规大田栽培条件下胚乳中

A 型淀粉粒在籽粒灌浆期主要出现在花后 4 ~ 14 天，胚乳中 B 型淀粉粒在籽粒灌浆期主要出现在花后 14 天至籽粒发育成熟。研究表明 B 型淀粉粒重量占六倍体小麦籽粒淀粉的 17% ~ 50%，可以利用遗传改良方法改变六倍体小麦籽粒淀粉中 A 型、B 型淀粉粒比例 (Stoddard, 1999)。

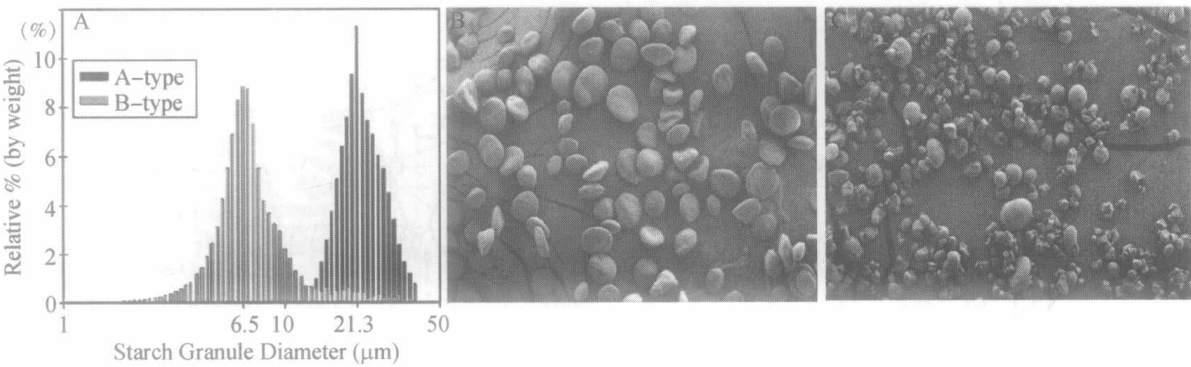


图 1.1 淀粉粒径分布 (图 A 引自 Evers, 1973) 和小麦 A 型淀粉粒 (图 B 引自 Kim and Huber, 2008)、B 型淀粉粒 (图 C 引自 Kim and Huber, 2008) 扫描电镜照片

二、小麦籽粒淀粉粒晶体结构

(一) 小麦籽粒淀粉粒晶体结构

小麦淀粉主要以颗粒形式存在于籽粒胚乳中，淀粉粒内部由结晶层和非结晶层交替排列，结晶度约为 30%。如图 1.2 所示，小麦淀粉粒在扫描电子显微镜和偏振光显微镜下呈现不同的图像特征，小麦淀粉粒中的葡萄糖链是以脐点为中心向淀粉粒表面呈放射状排列。

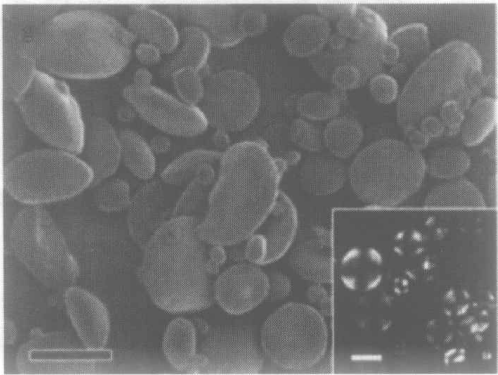


图 1.2 小麦 A 型、B 型淀粉粒形态及偏振光显微镜下双折射十字条纹 (引自 Serge, 2010)

淀粉粒晶体结构一般分为五级结构。淀粉粒晶体一级结构主要由支链淀粉构成。支链淀粉分子 (见图 1.3B) 是高度分支的葡萄糖聚合物，它由 $\alpha-1, 6$ 和 $\alpha-1, 4$ 糖苷键相

连接而成。淀粉粒晶体的二级结构由支链淀粉分支链构成。支链淀粉中分支链有三种类型，在0.1~1.0纳米水平上或单链水平上分别为A链、B链、C链（见图1.3A）。A链是外链，经由 $\alpha-1, 6$ 糖苷键与B链连接，B链又经由 $\alpha-1, 6$ 糖苷键与C链连接。C链是主链，每个支链淀粉只有1个C链，C链的一端为非还原尾端基，另一端为还原尾端基。A链和B链都只有非还原尾端基，因此支链淀粉的还原性较微弱。

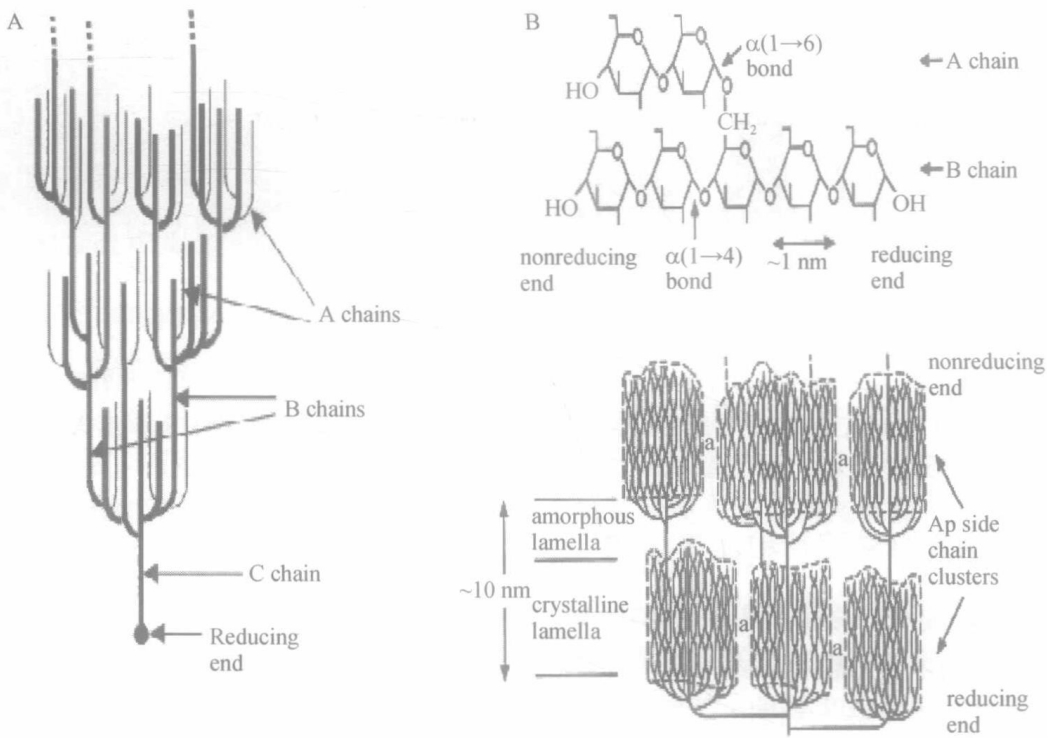


图 1.3 支链淀粉结构模型图（引自 Myers et al. , 2000）

支链淀粉结构层次性很强，由晶体片层和无定型片层构成（见图1.4）。晶体片层主要由支链淀粉的侧链排列而成，不易被酸水解，由A链和B链以双螺旋结构形成。晶体片层可以进一步分为不连续支链淀粉侧链“簇”（cluster）（Gallant et al. , 1997）。支链淀粉频繁产生分支的侧链部分构成无定型片层，因其分支点众多结构松散不抗酸解。无定型片层和晶体片层交互排列构成淀粉粒晶体三级结构，它是支链淀粉结构基本的重复单位，在植物中该结构厚度非常保守，均为9~10纳米（Jenkins et al. , 1993）。

淀粉粒晶体四级结构是淀粉粒小体（见图1.4），它由多个三级结构组成，三级结构间由非晶体区间隔形成离散的延伸结构，其最小单位在100纳米左右。淀粉粒小体一般呈扁球状，直径为20~500纳米。生长环（growth rings）结构是淀粉粒晶体五级结构，厚度为120~500纳米，它由半晶体壳（semi crystalline shells）和晶体壳（crystalline shells）构成。一般2~3层小体就可以组成一个壳，小体以不同的排列方式构成了不同类型的晶体壳。

Tang 等（2006）提出淀粉粒结构中半晶体小体有正常小体和缺陷小体两种类型。它

们是构成淀粉粒的基本单元。正常小体构成晶体状的硬壳，缺陷小体构成半晶体的软壳（见图 1.5）。缺陷小体聚集易碎，且缺陷小体区很容易剥落形成淀粉粒表面的微孔和微通道，并对酶具有较弱的抗性。缺陷小体的观点从构成淀粉粒结构单元的角度解释了淀粉粒表面微观结构微孔和微通道形成的原因，但对于缺陷小体如何形成以及它与正常小体的差异还有待进一步研究证实。

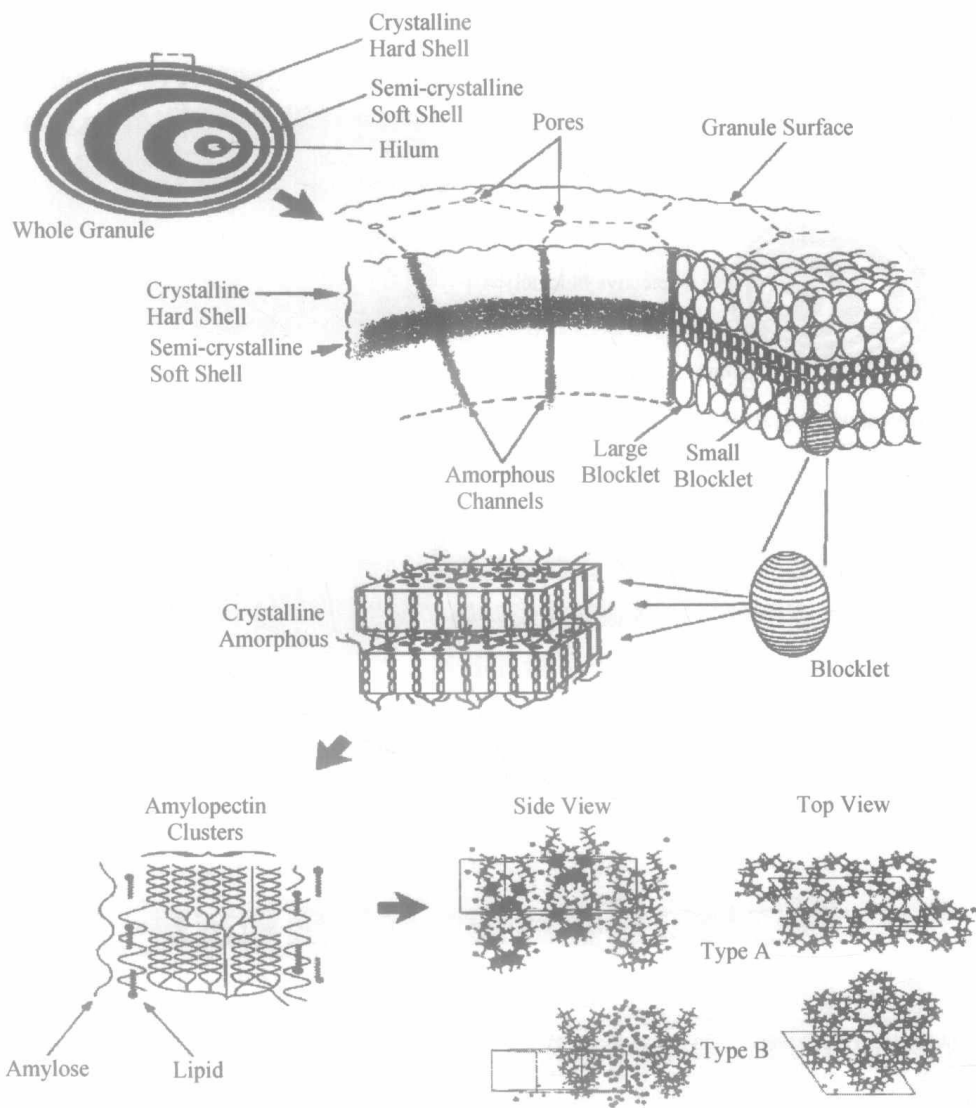


图 1.4 淀粉粒不同层次结构（引自 Gallant et al. , 1997）

（二）小麦淀粉粒晶体结构类型

淀粉是一种天然高聚物，在淀粉颗粒结构中包括晶体相和非晶体相两大部分，20 世纪 20 年代 Scherrer 就已证明天然淀粉具有结晶性（梁勇等，2002）。淀粉颗粒的晶体结构是影响其功能的重要因素（Singh et al. , 2003；Tester et al. , 2004）。X 射线衍射技术被广泛应用于研究淀粉粒晶体特性（Hoover, 2001）。天然淀粉颗粒主要产生三类（A 型、B 型和 C 型）各具特点的 X 射线粉末衍射图，第一类如禾谷类作物小麦、玉米、水稻，

淀粉粒晶体结构类型为 A 型，其衍射图特征表现出在 15° 、 17° 、 18° 和 23° 处有强峰；第二类是在植物块茎、果实和茎中，淀粉粒晶体结构类型为 B 型，如马铃薯和香蕉淀粉，其衍射图特征表现出在 5.6° 、 17° 、 22° 和 24° 处有较强衍射峰；第三类是在植物根和种子中，淀粉粒晶体结构类型属于 C 型，其衍射图特征基本与 A 型相同，不同之处只是在 5.6° 处有一个中强峰，而且 5.6° 中强峰的出现与水分密切相关，在干燥或部分干燥样品中此峰可能消失（梁勇等，2002；杨景峰等，2007）。

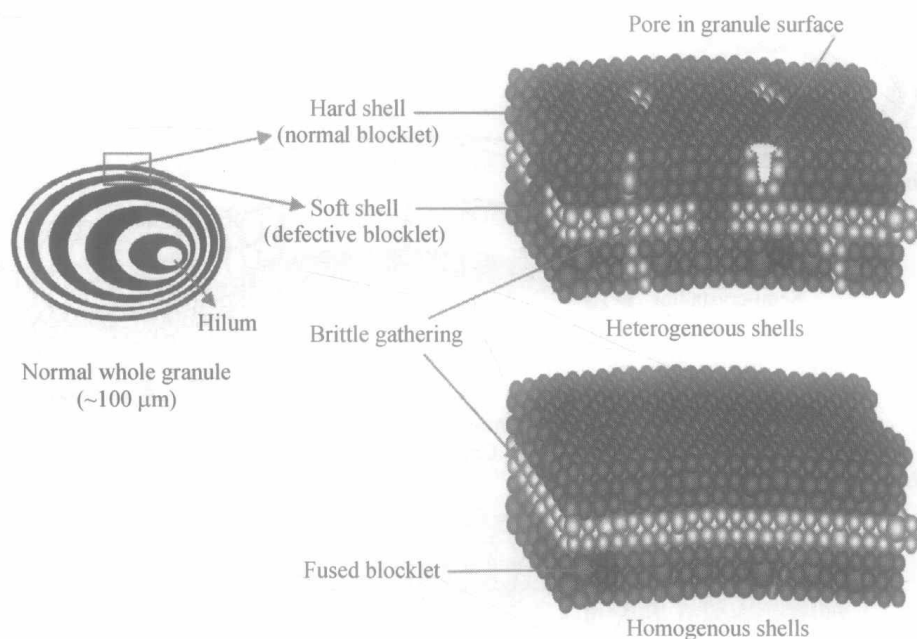


图 1.5 淀粉粒中小体结构（引自 Tang et al., 2006）

第二节 小麦籽粒淀粉形成和发育

高等植物体内的淀粉一般分为临时淀粉和贮藏淀粉两种类型，其形成和发育都与淀粉质体密切相关，小麦胚乳淀粉属于贮藏淀粉。本节主要涉及淀粉质体来源，分类和增殖方式，A 型、B 型淀粉粒形成来源以及小麦籽粒淀粉生物合成三个方面的相关研究。

一、淀粉质体来源、分类和增殖方式

植物细胞中质体都是从原质体发育而成的，质体之间在一定条件下可相互转化。在淀粉质体发育的初期存在原质体、淀粉质体和变形质体之间相互转化的现象，以及淀粉合成与降解的过程（Whatley, 1978）。在各类植物细胞中都可以找到不同分化形式的质体（Thomson and Whatley, 1980）。质体中所含色素种类一般分为白色体、有色体和叶绿体（高信曾，1978）。淀粉质体属于质体中白色体，广泛存在于植物细胞中，在子叶、块茎、

块根和胚乳等植物贮藏组织中有较多分布，主要功能是进行淀粉合成和贮藏。根据不同作物淀粉质体中储存淀粉粒数目可将其分为单一型和复粒型淀粉质体。小麦、玉米、大麦胚乳淀粉质体一般为单一型，水稻胚乳淀粉质体则为复粒型（韦存虚，2002）。

（一）淀粉质体来源和分类

已有相关研究推测，淀粉质体可能由原质体或叶绿体发育而来。在原质体发育成淀粉质体过程中可观察到内质网与淀粉体的复合体（Whatley, 1977; Thomson and Whatley, 1980; 罗玉英, 1995）。原质体内部先积累淀粉，当淀粉积累满后原质体转变成淀粉质体（张海艳, 2009）。在叶绿体发育成淀粉质体的过程中，叶绿体失去其内部片层结构，从而转变成可以产生大量贮藏性淀粉的淀粉质体（Badenhuizen, 1969）。叶绿体和淀粉质体虽然功能不同，但在发育上密切联系，淀粉质体在光照条件下可产生叶绿素，但不能形成有功能的叶绿体（Macherel, 1985）。淀粉质体是核外遗传重要的组成部分，对叶绿体相关遗传研究并不能完全阐明淀粉质体的全部遗传现象（陈建敏和孙德兰, 2008）。关于小麦淀粉质体来源，目前国内外学者对此问题研究结论还存在一定争议，对于这一问题具体相关研究结果将在 A 型、B 型淀粉粒形成来源部分总结。

（二）淀粉质体增殖方式

关于胚乳细胞淀粉质体增殖方式研究，罗玉英（1995）认为淀粉质体本身可以通过出芽、缢缩分裂和形成中间隔板的方式产生新淀粉质体。韦存虚（2002）认为除了上述常见三种淀粉质体增殖方式外，还发现了两种新的增殖方式：一是淀粉质体内被膜向内出泡或内陷从而形成新的淀粉质体；二是淀粉质体被膜形成双层膜小泡并在小泡中积累淀粉形成新淀粉质体。张海艳（2009）对玉米胚乳细胞增殖方式的研究表明，淀粉质体增殖方式有出芽增殖、缢缩增殖、形成中间隔板和被膜向内出泡等。由于淀粉质体是一种双层膜结构的细胞器，淀粉质体增殖方式研究表明，淀粉质体内、外层被膜活动状况决定了淀粉质体的增殖方式（见图 1.6）。

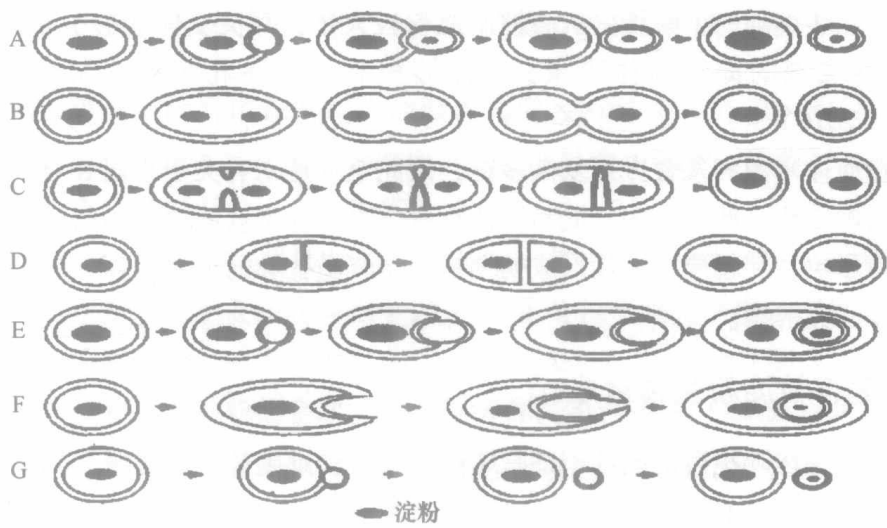


图 1.6 淀粉质体增殖的几种不同方式（引自韦存虚，2002）

二、小麦 A 型和 B 型淀粉粒形成来源

有关 A 型、B 型淀粉粒形成来源问题很早就受到国内外研究者的关注。Buttrose (1960) 研究认为小麦中 A 型和 B 型淀粉粒来源不同, A 型淀粉粒由原质体发育而成, B 型淀粉粒由线粒体转化形成。国内学者胡适宜 (1964) 根据 Whaley 等 (1960) 研究得出玉米根冠细胞中所显示出的淀粉粒仅 0.55 ~ 1 微米大小, 并且可以清楚看到这种小淀粉粒埋于比线粒体稍大的淀粉质体中, 由于淀粉质体与线粒体的亚显微结构完全不同, 因此胡适宜对线粒体能转变成淀粉质体的观点提出了质疑。但是后来还有一些学者研究证实了线粒体能够转变成淀粉质体。在水稻胚乳细胞发育过程中, 淀粉合成酶系进驻处于解体过程中的线粒体, 在其内部合成淀粉并将其转变成淀粉质体 (Yamamori et al., 1994; 蓝盛银等, 1997)。李睿 (2003) 通过对线粒体标志酶——琥珀酸脱氢酶用超微细胞化学定位的方法研究证实, 线粒体的中脊发生膨大, 在脊腔中合成并积累淀粉, 最终线粒体转变为淀粉质体。小麦前质体发育成 A 型淀粉粒, B 型淀粉粒是由 A 型淀粉粒生长出的小淀粉粒发育而成 (Parker et al., 1985)。Bechtel 等 (2003) 通过透射电子显微镜观察到小麦中小淀粉粒 (B 型) 是通过出芽方式从大淀粉粒 (A 型) 的淀粉质体中发育形成。国内外研究者对于 A 型和 B 型淀粉粒的形成来源问题研究存在争议, 还有待进一步深入研究以形成共识。

随着能够改变淀粉粒大小的突变体被创制出来, 在淀粉质体被膜蛋白方面, 人们对 A 型、B 型淀粉粒的来源有了新的认识。Buttrose (1960) 认为在淀粉质体被膜结构上附着淀粉发生中心, 淀粉合成的相关酶类也结合在该膜结构上, 淀粉质体在合成淀粉过程中, 其内层被膜常发生内陷。淀粉粒形成发育过程中淀粉质体被膜具有重要作用, 其外层和内层被膜分别是物质运输和代谢活动的障碍 (Neuhaus et al., 2000)。水稻中已鉴定出能够改变淀粉粒形态和大小的 *ae* (Amylose - Extender Mutant) 突变体, 如 *ssg1*、*ssg2* 和 *ssg3*, 这些突变体中籽粒胚乳小淀粉粒数目增加并且胚乳外观呈现粉质特征 (Matsushima et al., 2010)。SSG4 能够编码一个新蛋白从而控制淀粉粒大小, 其突变体能够引起淀粉粒增大, SSG6 是一个新发现的淀粉质体膜蛋白, 能够控制水稻胚乳淀粉粒大小 (Matsushima et al., 2014, 2016)。

由于淀粉质体来源和发育方式复杂多样, 因此至今还未有关于小麦 A 型、B 型淀粉粒形成来源的明确结论。此外, 关于淀粉质体形成发育过程中对淀粉粒表面微孔和微通道的形成发育有何影响, 淀粉质体被膜形成初期是否会有微孔和通道结构存在等一系列问题都还有待进一步研究解答。

三、小麦籽粒淀粉生物合成

小麦胚乳细胞在开花后初期处于细胞核快速分裂和细胞体积迅速增大的重要时期, 在开花后 5 天内胚乳细胞就已开始积累淀粉。此时处于凝胶状态的淀粉颗粒在蛋白的参与下突然转变成淀粉颗粒的核, 1, 4 - 糖苷键以共价键链接于该蛋白的丝氨酸残基上, 并利用 UDP - 葡萄糖作为供体延伸糖苷链 (师风华, 2007)。小麦叶片经光合作用制造的光合同

化产物以蔗糖形式运输到籽粒胚乳细胞质中，由核基因编码的酶通过一系列酶促反应（见图 1.7）最终实现了将光合同化物蔗糖转化成为淀粉，以淀粉粒的形式贮藏在籽粒胚乳细胞中。

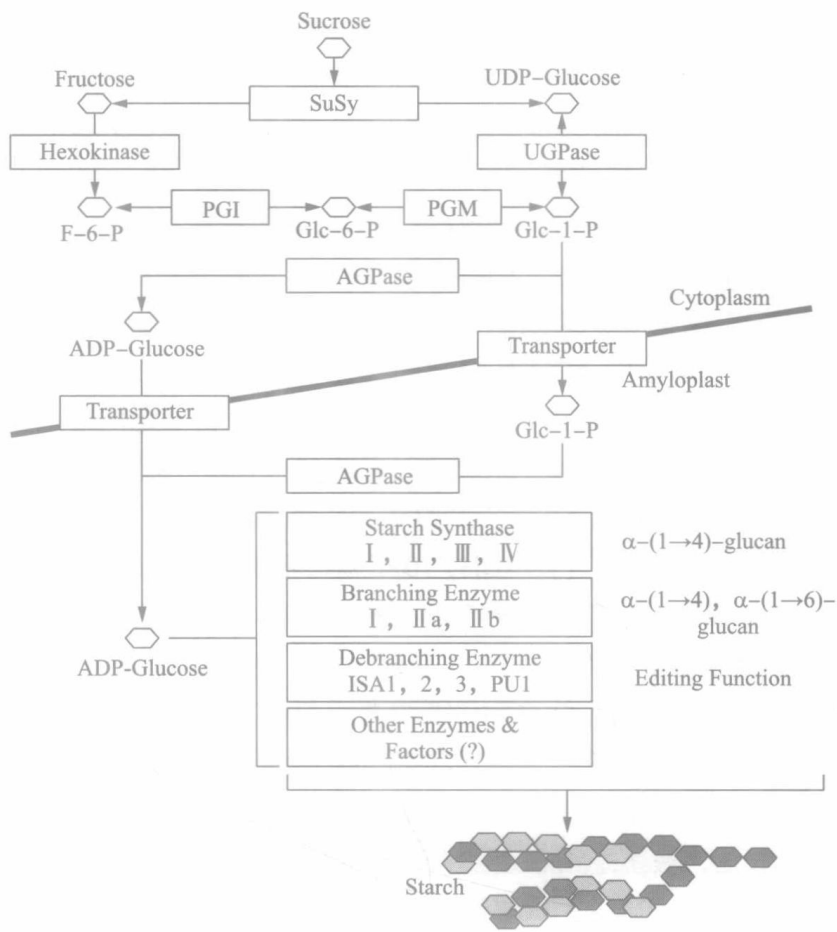


图 1.7 淀粉合成路径（引自 Keeling and Myers, 2010）

淀粉生物合成的不同阶段都有相应的酶参与并发挥作用（Tomlinson et al. , 2003）。在细胞质中光合同化产物蔗糖在蔗糖酶作用下分解为果糖和 UDP - 葡萄糖，UDP - 葡萄糖在己糖激酶的作用下进而形成 6 - 磷酸葡萄糖（G - 6 - P）和 1 - 磷酸葡萄糖（G - 1 - P）。G - 1 - P 在 ADP - 葡糖焦磷酸化酶（AGPase）作用下转化为 ADP - 葡糖，这是淀粉合成中最关键的一步。在小麦胚乳细胞中 AGPase 主要位于细胞质中，产生的 ADP - 葡糖直接运输进入淀粉质体内。由可溶性淀粉合成酶（SSS）、淀粉分支酶（SBE）和淀粉去分支酶（DBE）负责支链淀粉的合成，而颗粒结合淀粉合成酶（GBSS）是与直链淀粉合成直接相关的酶。参与淀粉合成相关酶又分别有不同的同功型，这些同功酶在淀粉合成中起不同作用。

（一）淀粉合成酶对淀粉形成的影响

淀粉合成酶家族主要由 AGPase、SS 和 SBE 等组成，这些酶分别在淀粉合成的不同阶