中国农业大学学报 1999,4(增刊):8~15
Journal of China Agricultural University

·综述·

禾谷类作物胚乳淀粉的生物合成

黄 琴① 王志敏
(中国农业大学资源与环境学院) (中国农业大学植物科技学院)

摘 要 综述了禾谷类作物胚乳淀粉合成生化过程的近期研究进展,对淀粉合成关键酶的生理和分子生物学研究现状做了重点介绍。

关键词 淀粉合成;胚乳;淀粉粒
分类号 S311;Q946

Starch Biosynthesis in Developing Cereal Endosperms

Huang Qin Wang Zhimin
(College of Resources & Environment Sciences, CAU) (College of Plant Scrences & Technology, CAU)

Abstract A review about current progress in understanding biochemical processes of starch synthesis in developing cereal endosperms, with an emphasis on the molecular biology aspect of key enzymes involved in the processes.

Key words starch biosynthesis; cereal endosperms; starch granule

淀粉是禾谷类作物种子的主要贮藏物质,占成熟种子干重的65%~70%。胚乳淀粉的生物合成与籽粒产量和品质的形成有直接的关系。近年来,关于胚乳淀粉生物合成的研究进展很快,特别是对淀粉合成关键酶的研究更加深入,已进入分子水平。根据目前的大量研究报道,胚乳细胞内从蔗糖到淀粉的代谢转化过程包括细胞质和淀粉体2个分室,具体的代谢过程如图1所示[1]。本文依此介绍淀粉合成关键过程的近期研究概况。

1 淀粉粒的发育

禾谷类作物开花后几天,正在发育的胚乳开始积累淀粉。胚乳细胞壁开始形成的24 h内,在胚乳细胞中就能观察到淀粉的存在[1]。在胚乳生长过程中,淀粉粒持续不断地分化发育。在春大麦大量品种的比较中,已发现胚乳细胞数目与千粒重有正相关性。但在小麦上有证据表明,籽粒淀粉积累能力与淀粉体数目的相关性比与胚乳细胞数目的相关性更为密切[1]。

关于淀粉粒分化的物理和分子过程仍未完全了解。Badenhuizen[2]曾描述过玉米一种分离相的形成。其中含有非结晶的胶状淀粉微粒,这些胶粒骤然结晶成为一个核,环绕此核发育成淀粉粒。在哺乳动物中,已确认糖原的生物合成前体是一种名为glycogenin的蛋白质,这是一种自我糖基化的蛋白质,利用UDPG作为葡萄糖供体延长α-1,4-葡聚糖链,该链通过单一酪氨酸残基与多肽共价连结。Moreno等[3]已证明,在马铃薯上也存在这样的过程,即不断把葡萄

收稿日期:1998-09-21
①黄琴,北京圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

糖基从 UDPG 转移到受体蛋白上，通过丝氨酸或羟丁氨酸残基与受体蛋白相连，并使用 UDPG、ADPG 或 1-磷酸葡萄糖作为葡萄糖基供体不断延长多糖链。高等植物中启动淀粉合成或淀粉粒形成的这种酶系统尚未阐明。

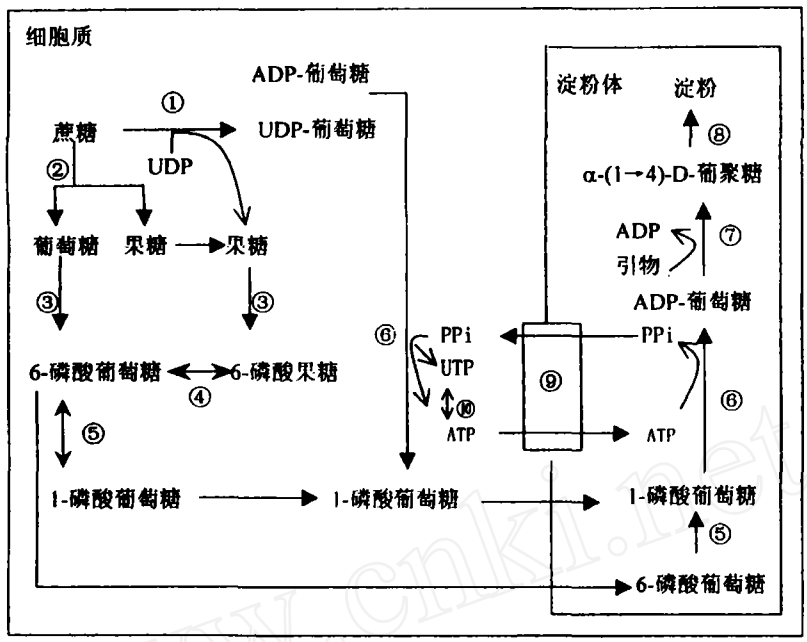

图 1　禾谷类作物胚乳细胞蔗糖向淀粉的转化途径（依 Duffus，1992）

①蔗糖合成酶　②转化酶　③己糖激酶　④磷酸己糖异构酶　⑤磷酸葡萄糖变位酶
⑥ADPG 和 UDPG 焦磷酸化酶　⑦淀粉合成酶　⑧分支酶
⑨焦磷酸/腺嘌呤核苷酸交换子　⑩二磷酸核苷酸激酶

在多种作物上已考察了淀粉粒的形态和体积分布。玉米和水稻的淀粉粒形态单一，其体积范围分别为 10～50 μm 和 1～10 μm[4]。相反，小麦、大麦和黑麦的淀粉粒则有 2 种形态类型，即“A”型淀粉粒直径 20～45 μm，扁豆状；“B”型淀粉粒直径小于 10 μm，球形。在小麦和大麦，A 型淀粉粒的淀粉量占胚乳淀粉总量的 70%～80%，而 B 型淀粉粒数目却占胚乳中淀粉粒总数的 95%以上[5]。电镜观察表明，B 型淀粉粒是在已含有 A 型淀粉粒的淀粉体内形成，并常常出现在淀粉质体的膜突起内[6]。较早分化的 A 型淀粉粒数目从开花后 13 d 直到成熟是相对稳定的，而 B 型淀粉粒在开花后约 15 d 分化，直到成熟一直维持一定的分化速率[4]。

2　蔗糖在淀粉体外的代谢

通常认为禾谷类作物淀粉合成的主要碳源是蔗糖而且在籽粒的整个发育期蔗糖水平是相对稳定的。有许多证据表明，蔗糖供给并不限制淀粉贮积[1]。例如，离体大麦穗在液体培养下供给 U-^{14}C 蔗糖，标记物能持续进入籽粒胚乳中，在籽粒灌浆停止以后仍可向籽粒流动[7]。在淀粉积累明显受到限制时，蔗糖供给可能也不是其限制因子。例如在高温下生长的大麦胚乳淀粉积累降低，但蔗糖含量并不降低，甚至还增加[8]。

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

大麦 Betzes 的放射标记试验表明，蔗糖在从韧皮部向发育胚乳运转期间并不发生水解[9]。在液体培养下用^{14}C-蔗糖供给离体小麦穗也看到，进入小麦籽粒的碳水化合物主要是蔗糖，在运输中蔗糖形态没有变化[10]。但玉米蔗糖向胚乳运输中，一部分需经胎座-合点处的转化酶水解成单糖进入胚乳细胞。胚乳中的蔗糖可经 2 条途径代谢，一条途径由转化酶调节，另一条途径由蔗糖合成酶调节。一般认为，在小麦和大麦胚乳发育期，输入的蔗糖主要通过蔗糖合成酶的作用转化为 UDPG 和果糖。研究表明小麦开花后胚乳中蔗糖合成酶活性逐渐上升，至 33 d 后迅速下降[11]。转化酶不大可能参与胚乳中蔗糖的利用，因为在开花后 10～14 d，只有 50%的分析样品能在 pH5 和 pH7 条件下检测到转化酶活性，而且所测出的活性比蔗糖合成酶活性低近 30 倍[1]。蔗糖向淀粉转化的第 2 步反应应包括 UDPG 焦磷酸化酶和己糖激酶，分别产生 1-磷酸葡萄糖和 6-磷酸果糖。有报道表明，小麦胚乳中 UDPG 焦磷酸化酶很活跃[12]，从胚乳中分离的己糖激酶对果糖比对葡萄糖有更高的亲和性[13]。

正在发育的玉米籽粒中，蔗糖的初始代谢可能包括转化酶和蔗糖合成酶两者的作用。酶分布研究表明，转化酶活性在胚乳基部最高，而蔗糖合成酶主要定位于上部胚乳组织。因此在玉米胚乳中，蔗糖转化的第 2 步反应应该包括 UDPG 焦磷酸化酶、葡萄糖激酶和果糖激酶，分别产生 1-磷酸葡萄糖、6-磷酸葡萄糖和 6-磷酸果糖。已报道，这 3 种酶存在于正在发育的玉米胚乳组织中[14]。

3 碳素物质向淀粉体运转

已证明，小麦、大麦、玉米等禾谷类作物胚乳细胞中淀粉合成酶主要依赖 ADPG 作为基质合成淀粉[1,4]。因此，胚乳细胞中蔗糖的代谢产物必须转化为 ADPG 才能掺入淀粉分子。问题是：淀粉合成所需的 ADPG 是在淀粉体内原位合成的，还是在细胞质内合成后再运转到淀粉体中？如果是前者，那么碳素物质是以什么形式跨过淀粉粉体膜而进入淀粉体的？关于这点的研究很多，但莫衷一是。因为很难分离出完整、独立的、保持活性的淀粉体进行离体研究。

一种观点认为，细胞质内 ADPG 通过淀粉体膜上的载体转移到淀粉体内参与淀粉合成[15,16]。酶分析表明，ADPG 焦磷酸化酶专一性的定位于淀粉体中[17]。如果跨过淀粉体膜的运转物质是 ADPG，那么细胞质中 ADPG 的来源就需要探讨了。由于蔗糖合成酶的适宜底物是 UDP，所以蔗糖通过蔗糖合成酶的代谢不可能直接产生 ADPG。最近发现玉米和大麦胚乳细胞淀粉体外有 ADPG 焦磷酸化酶，其产生的 ADPG 可通过淀粉体膜上的 ADPG 载体转入淀粉体中[18,19]；在玉米上，这种载体是由 brittle-l 基因编码的一种蛋白质[20]。对于淀粉体外 ADPG 焦磷酸化酶的存在及其作用尚需在多种作物上进一步证实。

第二种观点认为，磷酸丙糖包括在淀粉合成途径，碳素通过淀粉体膜上的 1 种磷酸转移子(phosphate translocator)进入淀粉合成。然而，从小麦胚乳中分离的淀粉体并不吸收磷酸丙糖，而仅吸收 1-磷酸葡萄糖[21]；小麦胚乳中缺乏淀粉体果糖 1,6-二磷酸酶——该酶对于磷酸丙糖向淀粉的转化是必需的。这表明，即使淀粉体上可能存在磷酸转移子[22]，磷酸丙糖的吸收也不可能成为淀粉合成的碳源。

第三种观点认为，跨过淀粉体膜运转的物质是磷酸己糖，最可能的物质是 1-磷酸葡萄糖[23]。有的研究不制备淀粉体，而是向胚乳组织和完整植株供给标记糖，检测[1-^{13}C]或[6-^{13}C]葡萄糖(或果糖)掺入淀粉后的^{13}C 在 C-1 和 C-6 之间的再分配认为进入淀粉体的主要碳素物质是磷酸己糖而非磷酸丙糖[23]。此点已得到验证[17,21,24]和普遍接受。

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

4 淀粉合成

根据现在的理解，淀粉生物合成的关键酶有 3 个：

①ADPG 焦磷酸化酶(EC2.7.7.27)，催化淀粉合成的葡萄糖供体 ADPG 的合成：

1-磷酸葡萄糖 + ATP ↔ ADPG + PPi。

②淀粉合成酶(EC 2.4.1.21)，将 ADPG 的葡萄糖基转接到 α-1,4-葡聚糖引物的非还原端：ADPG + (葡萄糖)$_n$→ ADP +(葡萄糖)$_{n+1}$。

③分支酶(EC2.4.1.18)，形成支链淀粉中的 α-1→6 键：

α-葡聚糖的线性葡萄糖链→α-1→6 键分支点的 α-葡聚糖分支链。

4.1 ADPG 焦磷酸化酶

ADPG 焦磷酸化酶是淀粉体中催化淀粉合成的第一个步骤，对淀粉合成起着重要的枢纽作用。但对禾谷类作物胚乳 ADPG 焦磷酸化酶活性的调节观点不一，如：玉米胚乳 ADPG 焦磷酸化酶活性受 3-磷酸甘油酸(3-PAG)的促进、受无机磷的抑制[25]；玉米胚乳 ADPG 焦磷酸化酶活性变化与淀粉合成动态相一致。大麦叶片 ADPG 焦磷酸化酶敏感于 3-PGA 促进作用和无机磷的抑制作用，而胚乳中的酶对这些效应物较少敏感。小麦胚乳酶的不敏感性也有一些报道[1]。小麦胚乳 ADPG 焦磷酸化酶受 ADPG 和 PPi 两者的抑制，但在迅速的干物质积累过程中，胚乳内 APDG 的浓度远低于酶抑制所需的浓度，因此 ADPG 对胚乳 ADPG 焦磷酸化酶活性的调节无大影响。PPi 抑制胚乳 ADPG 焦磷酸化酶，暗示胚乳中应存在某种机制能把焦磷酸化酶产生的 PPi 从淀粉体中移走，这可能是通过淀粉体膜上的 PPi/ATP 交换子起作用(图 1)，也可能通过淀粉体内的碱性焦磷酸化酶而将 PPi 水解为无机磷酸[17]。

高等植物的 ADPG 焦磷酸化酶由 2 类亚基组成，即大亚基(55～60 kD)和小亚基(50～55 kD)。大小亚基表现同源性，可能是基因加倍的结果[10]，而且各自都能在缺少另一个亚基的情况下维持酶活性[4]，说明每种亚基都含有酶催化所必需的基团。而 2 种亚基的共同存在则可协调地进行催化工作。

水稻胚乳 ADPG 焦磷酸化酶小亚基 cDNA 最早被克隆[26]，此后克隆了小麦胚乳[27]、玉米胚乳[28]、大麦胚乳[29]的小亚基 cDNA，并进一步从其胚乳中获得了大亚基 cDNA[4]。现已明确，至少有 2 组基因编码 ADPG 焦磷酸化酶亚基，1 组编码叶片酶，另 1 组编码胚乳酶[4]。在 6 倍体小麦上，编码胚乳和叶片 ADPG 焦磷酸化酶的每种亚基的 cDNA 均已被克隆[4,27]。编码小亚基的基因作为单拷贝位点定位于染色体 7A、7B 和 7D 上[27]。观察到小麦开花后 5 d 胚乳中有明显的 mRNA 积累，并在开花后 20 d 到开花后 30 d 之间出现最高表达水平[27]。Anderson 等(1991)对水稻胚乳小亚基的基因克隆进行了定性，并观察到在开花后 5 d 出现最高的 mRNA转译水平，但到开花后 20 d，仅出现少于最大信使量 15%的信使水平。在玉米上，基因 shrunren 2 和 brittle 2 分别编码胚乳 ADPG 焦磷酸化酶的大、小亚基[28,30]。一些研究表明玉米籽粒重量依赖于胚乳中 ADPG 焦磷酸化酶的水平[30]。

4.2 淀粉合成酶

淀粉合成酶通过将 ADPG 的葡萄糖基转移到 α-1,4-葡萄糖链的非还原性末端，从而催化淀粉的形成。已发现淀粉合成酶有 2 种不同的类型并分别存在于淀粉质体内的 2 个位点：存在于质体基质内的可溶性淀粉合成酶和与淀粉粒结合的淀粉合成酶。通过对酶的动力学分析和突变体研究证明，ADPG 是可溶性的和结合态的淀粉合成酶 2 者原位反应的糖分核苷酸底

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

物[1,4]。2种类型淀粉合成酶的功能差异也已被提出:淀粉粒结合态淀粉合成酶负责直链淀粉的合成,而可溶性淀粉合成酶合成支链淀粉。蜡质型或无直链淀粉型玉米的形成与淀粉粒中1种60 kD蛋白质数量的降低有关[4]。MadDonald和Preiss(1983)从玉米淀粉粒中分离出2种形式的淀粉合成酶,其中之一的分子量就是60 kD。由于60 kD蛋白质含量的降低,蜡质玉米淀粉粒中淀粉合成酶活性相应降低[31]。许多作物(大麦、玉米、水稻)存在的蜡质型突变体证明与淀粉粒结合的淀粉合成酶起着合成直链淀粉的作用[1,4]。尚不清楚结合态淀粉合成酶是否在整个淀粉粒内起作用或是否随着淀粉粒的扩大而在淀粉粒周围起作用,但可以推测该酶在淀粉粒内的作用区域不易受分支酶的影响。

Preiss(1991)描述了2种型态的可溶性淀粉合成酶,即Ⅰ型和Ⅱ型,它们在无外源引物下的活性、受柠檬酸的刺激反应、对支链淀粉反应的*Km*值等方面存在差异。可溶性淀粉合成酶已经从水稻(55和57 kD)、豌豆(77和60 kD)上被分离纯化[4]。

现已从玉米[32]、小麦[27]、大麦[33]、水稻[34]上分离出淀粉结合态淀粉合成酶的cDNA。Baba等(1993)已从水稻上克隆了编码可溶性淀粉合成酶的cDNA。

许多研究[35,36]表明,在小麦和大麦上,高温通过降低可溶性淀粉合成酶活性降低淀粉合成水平,从而降低粒重。这些结果暗示,在田间条件下,麦类作物胚乳淀粉合成速率可能受可溶性淀粉合成酶控制比受ADPG焦磷酸化酶控制的程度更大。但通常情况下,胚乳淀粉停止积累并非由于淀粉合成酶活性的丧失,因为直到淀粉停止贮积以后仍可测出籽粒淀粉合成酶活性[1]。ADPG焦磷酶化酶活性的丧失与籽粒灌浆停止有更明确的关系[1]。

4.3 分支酶

分支酶的活性和特异性是淀粉结构的主要决定因素。该酶是一种葡萄糖基转移酶,它首先催化α-1,4葡萄糖苷键的水解,继而将断链(含有原来的非还原端)连接到α-1,4-葡聚糖的一个葡萄糖基单位的C-6位氢氧基团上形式一个α-1,6分支点。马铃薯分支酶能够在分子之间和分子之内转移糖链,该酶需要一个至少含有40个葡萄糖单位的α-1,4-葡聚糖底物[3]。

在大多数高等植物组织中已发现两种形式的分支酶:分支酶Ⅰ和分支酶Ⅱ。玉米胚乳分支酶Ⅰ和分支酶Ⅱ的动力学特性已有描述[37],并观察到每1种形式的分支酶在以不同的直链淀粉和支链淀粉作底物时酶活性有显著不同,分支酶Ⅰ对直链淀粉的分支速率最高,对支链淀粉的分支速率只有此的5%;而分支酶Ⅱ对直链淀粉的分支活性很低,但对支链淀粉的分支速率却有6倍的增加。这一动力学分析表明,这2种分支酶的同形体在淀粉合成中可能起不同的作用[4]。

现已获得许多编码分支酶的cDNA,并被测序。在对分支酶结构的分析中,证明玉米和水稻分支酶Ⅰ含有4个保守区段——它们在淀粉酶和细菌分支酶内也存在[3]。玉米分支酶Ⅰ在籽粒发育早期被高度表达,此后随籽粒发育信使水平下降。水稻分支酶基因克隆最近已被描述[38]。基因组DNA分析表明,单拷贝*sbel*存在于水稻基因组中,RNA显示*sbel*在胚乳中高度表达,但在叶片、茎和根中也有表达[38]。

4.4 脱分支酶

尽管一般认为淀粉合成途径包括上述三类关键酶,但有许多证据表明脱分支酶在淀粉合成中也起重要作用。Pan和Nelson(1984)已经鉴定了一个缺乏脱分支酶的玉米突变体Sugary-1,它积累高水平的、高分支度的植物糖原[39]。这些学者认为淀粉中支链淀粉成分决定于分支酶和脱分支酶活性的平衡。最近Ball等(1996)[40]提出了脱分支酶在淀粉形成中的作用模

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

式。进一步的研究尚在进行中。

5 结束语

最近10多年来的大量研究，使人们对禾谷类作物胚乳淀粉合成的生化机理有了许多新的认识，但也提出了许多新的问题和疑点需要进一步探讨。有关控制淀粉粒分化和发育的内在机制或因素了解还很少。已提出的从蔗糖到淀粉转化的可能途径(图1)，尚待继续验证或修正，其中关键酶及其同型体在胚乳中的原位作用特性和相互关系尚需确定。已发现在淀粉合成过程中的某些环节(如代谢分室)，不同的作物表现出不同的特点和方式。因此，试图建立统一的、适合于不同作物的代谢途径模式可能是不适宜的，很可能植物中存在几种适应性途径以完成淀粉合成过程。随着分子生物学方法的有效应用和新技术的突破，将可能使我们对淀粉生物合成过程有更全面、更准确的了解。对淀粉合成所包括的关键基因的鉴定与克隆，也使得通过基因调节技术定向改变淀粉合成过程以提高作物产量和品质成为可能。在此方向，目前已开展了大量工作，未来将有更快的发展。

参 考 文 献

1 Duffus C M. Control of starch biosynthesis in developing cereal grain. Biochem Society Transacations, 1992, 20:13～18

2 Badenhuizen N P. The Biogenesis of Starch Granules in Higher Plants. New-York: Appleton-Centry-Crofts, 1969

3 Moreno S, Cardini C E, Tandecarz J S. α-Glucan syntnesis on a protein primer. A reconstituted system for the formation of protein-bound α-glucan. European J Biochem, 1987, 162:609～614

4 Morell M K, Rahman S, Abrahams S L, et al. The biochemistry and molecular biology of starch synthesis in cereal, Aust J Plant Physiol, 1995, 22:647～660

5 Stark J R, Lynn A. Starch granules large and small. Biochem Society Transacations, 1992, 20:7～12

6 Parker M L. The relationship between A-type and B-type starch granules in the developing endosperm of wheat. J Cereal Sience, 1985, (3):271～278

7 Cochrane M P. Assimilate supply and water loss in maturing barley grains. J Ex Bot, 1985, 36:770～782

8 Ma Leod L C, Duffus C M. Reduced starch content and sucrose synthase activity in developing endosperms of barley plants grown at elevated temperatures. Aust J Plant Physiol, 1988, 15:367～375

9 Felker F C, Peterson D M, Nelson D E. ^{14}C sucrose uptake and labelling of starch in devdoping barley grains of normal and *seg*-1. Plant Physiol, 1984, 74:43～46

10 Ugalde T D, Jenner C F. Substrate gradients and regional patterns of dry matter deposition within devloping wheat endosperm. Aust J Plant Physiol, 1990, 17:377～394

11 Porter G A. Sugar efflux from maize pedical tissue. Plant Physiol, 1985, 77: 524～534

12 Kumer R, Singh R. Levels of free sugars, intermediate metabolites and enzymes of sucrosestarch convension in developing grains. J Agric Food Chem. 1984, 32:806～808

13 Higgins T J C, Easterby J S. Wheatgerm, hexokinase: physical and active site properties. Eur J Biochem, 1976, 45:145～160

14 Doehlert D C. Ketose reductase activity in developing naize endosperm. Plant Physiol, 1987, 84:830～

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

834

15 Pozueto-Romero J, Frehner M, Viale A M, et al. Direct transport of ADP glucose by an adenlylate translocator is linked to starch biosynthesis in amyloplasts. Proceeding of the National Academy of Sciences, 1991,88:5769～5773

16 Villand P, Kleczkowski L A. Is there an alternative pathnay for barley biosynthesis in cereal seeds? Zeitschrift fur Naturforschang. Section C Biosciences, 1994,49:215～219

17 Entwistle G, ap Rees T. Enzymic capacities of amyloplasts from wheat endosperm. Biochem J,1988, 255:391～396

18 Thorbjornsen T. Distinct isoforms of ADPG pyrophosphorylase occure inside and outside the amyloplasts in barley endosperm. Plant J, 1996,10:243～250

19 Kleczkowski L A. Back to the arawing board: redefining starch synthesis in cereal. Trends in Plant Science, 1996,(1):363～364

20 Liu T T, Shannon J C. Measurement of metabolites associated with non-aqueously isolated starch granules from immature maize endosperm. Plant Physiol, 1981,67:525～529

21 Jyson R H, ap Rees T. Starch synthesis by isolated amyloplasts from wheat endosperm. Planta, 1988, 175:33～38

22 Alban C, Joyard J, Douce R. Preparation and characterisation of envelope membranes from nongreen plastids. Plant Physiol, 1988,88:709～717

23 Keeling P L, Wood J R, Tyson R H. Starch synthesis in developing wheat grain: evidence agninst the direct involvement of triose phosphates in the matabolic pathnay. Plant Physiol,1988,87:311～319

24 Neuhaus H E,Batz O, Thom E. Purification of highly intact plastlds from various heterotrophc plant tissue: analysis of enzymic equipment and precursor dependency for starch synthesis. Biochom J, 1993, 296:395～401

25 Plaxton W C, Preiss J. Purification and properties of nonproteolytc degraded ADPG Pyrophosphorylase from maize endosperm. Plant Physiol, 1987,83:105～112

26 Anderson J M, Hnilo J, Larson R. The encoded snbunit and its homology to the bacterial enzyme. J Biological Chem,1989,264:12238～12242

27 Ainsworth C, Tarvis M, Clark J. Isolation and analysis of cDNA clone encoding the small subunit of ADPG pyrohosphorylase from wheat. Plant Molecular Biology, 1993, 23:23～33

28 Bae J M, Giroux J, Hannah L. Cloning and characterization of the brittle-2 gene of maize. Maydica, 1990,35:317～322

29 Villand P, Olsen O A, Kilian A. ADPG Pyrophos phorylase large subunit cDNA from barley endoserm. Plant Physiol, 1992,100:1617～1618

30 Hannah L C, Greene T W. Maize seed weight is dependent on the amount of endosperm ADPG pyrophosphorylase. J Plant Physiol, 1998,152:649～652

31 Mac Donald F D, Preiss J. Partial purification and characterization of granule-bound starch synthases from normal and waxy maize. Plant Physiol, 1985,88:1175～1181

32 Klosgen R F, Gierl A, Schwarz—sommer Z. Molecular analysis of the waxy locus of maize. Molecular and General Genetics, 1986,203:237～244

33 Rahde W, Becker D, Salamini F. Structural analysis of the waxy locus from *Hordeum vulgare*. Nucleic

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Aeids Research，1988，16：360～364

34 Takeda Y，Uematsu M，Nakano Y. Molecular identification and comparison of the starch synthase bound to starch granules between endosperm and leaf blades in rice plants. Biochem Genetics，1991，29：301～312

35 Keeling P L，Bacon P J，Holt D C. Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. Planta，1993，191：342～248

36 Wallwork M A B，Logue S J，Macleod L C. Effect of high temperature during grain filling on starch synthesis in the developing barley grain. Aust J Plant Physiol，1998，25：173～181

37 Guan H P，Preiss J. Differentiation of the properties of the branching isozymes from maize. Plant Physiol，1993，102：1269～1273

38 Kawasaki T，Mizuno K，Baba T，et al. Molecular analysis of the gene encoding a rice starch branching enzyme. Molecular and General Genetics，1993，237：10～16

39 Pan D，Nelson O E. A debranching enzyme deficiency in endosperm of the sugary-1 mutants of maize. Plant Physiol，1984，74：324～329

40 Ball S G，Guan H P，James M，et al. From glycogen to amylopection：a model for the biogenesis of the plant starch granule. Cell，1996，86：349～352

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net