

DOI:CNKI:61-1390/S.20120223.1728.031

网络出版时间:2012-02-23 17:28

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20120223.1728.031.html>

# 不同株型玉米籽粒淀粉积累及相关酶活性的研究

胡文河<sup>1a,b</sup>, 谷 岩<sup>1a</sup>, 岳 杨<sup>2</sup>, 常 莹<sup>1b</sup>, 吴春胜<sup>1a</sup>

(1 吉林农业大学 a 作物研究中心, b 农学院, 吉林 长春 130118; 2 吉林省通化市农科院, 吉林 梅河口 135007)

**【摘 要】 【目的】**研究不同株型玉米籽粒和穗位叶代谢底物、淀粉积累及相关酶活性的变化动态,同时探讨各种酶活性与淀粉含量的关系。**【方法】**以“先玉 335”(紧凑型玉米品种)和“农大 518”(平展型玉米品种)为试验材料,于授粉后 10 d 每隔 5 d 取植株的穗位叶及相应果穗中部籽粒,分别测定穗位叶蔗糖含量、磷酸蔗糖合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)活性,以及籽粒 2 种焦磷酸化酶(ADPGPPase、UDPGPPase)、可溶性淀粉合成酶(SSS)和束缚态淀粉合成酶(GBSS)活性及直链和支链淀粉含量。**【结果】**2 个玉米品种的穗位叶 SS 活性在整个灌浆期呈现单峰曲线变化趋势,授粉后 35~40 d,“先玉 335”的 SS 活性显著高于“农大 518”;“先玉 335”的 SPS 活性则在授粉后 25~35 d 显著高于“农大 518”。在整个灌浆期,2 个玉米品种籽粒 ADPGPPase、UDPGPPase、SSS 和 GBSS 活性的变化均呈单峰曲线,其中“先玉 335”籽粒 ADPGPPase 和 UDPGPPase 活性峰值出现的时间均比“农大 518”晚 5 d 左右;在整个灌浆期,2 个玉米品种籽粒 SSS 活性和直链淀粉含量无显著差异;在授粉后 35~40 d,“先玉 335”籽粒 ADPGPPase、UDPGPPase、GBSS 活性和支链淀粉含量显著高于“农大 518”。相关分析表明,玉米穗位叶 SS 活性与籽粒 ADPGPPase、UDPGPPase 活性呈显著正相关;穗位叶 SPS 活性与籽粒 SSS 活性、直链淀粉含量呈显著正相关;籽粒 GBSS 活性与 SSS 和 UDPGPPase 活性、直链淀粉含量及穗位叶 SS、SPS 活性均呈显著正相关。**【结论】**“先玉 335”源的光合产物比“农大 518”能够更有效地向库端运输和分配;籽粒淀粉含量是各种酶综合作用的结果。

**【关键词】** 玉米;籽粒;淀粉合成酶

**【中图分类号】** S513.01

**【文献标识码】** A

**【文章编号】** 1671-9387(2012)03-0104-07

## Analysis of starch accumulation and key enzymes activities for starch synthesis in different genotype maizes

HU Wen-he<sup>1a,b</sup>, GU Yan<sup>1a</sup>, YUE Yang<sup>2</sup>, CHANG Ying<sup>1b</sup>, WU Chun-sheng<sup>1a</sup>

(1 a The Research Center of Crop, b College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China; 2 Tonghua Academy of Agricultural Sciences, Meihekou, Jilin 135007, China)

**Abstract: 【Objective】** The objectives of this study were to elucidate the relationship between starch accumulation and grain starch, and to characterize the variance between the compact and loose-leaf cultivars in starch accumulation. **【Method】** “Xianyu 335” (the compact maize variety) and “Nongda 518” (the common maize variety) were chosen as the experiment material. Central kernels and ear leaf were collected after the pollination stage, and sugar content, SPS, SS, adenosine diphosphate glucose pyrophosphorylase (ADPGPPase), uridine diphosphate glucose (UDPGPPase), soluble starch synthase (SSS) and granule-bound starch synthase (GBSS) and starch content were determined, and the relationship was analyzed. **【Result】** SS activi-

\* [收稿日期] 2011-10-08

[基金项目] 国家粮食丰产工程项目(2011BAD16B10);吉林省科技厅科技支撑计划项目(20100210, 20110214);吉林省科技厅科技发展计划项目(20116030);科技部农业科技成果转化资金项目(2011GB2B100006);吉林省自然科学基金项目(201115196);吉林省财政厅农业综合开发科技示范项目(20110530)

[作者简介] 胡文河(1965—),男,吉林长春人,副教授,主要从事玉米栽培生理学研究。E-mail: hwh12316@163.com

[通信作者] 吴春胜(1956—),男,吉林长春人,教授,博士生导师,主要从事作物生理生态学研究。

E-mail: wcs8131587@yahoo.com.cn

ties assumed the unimodal curve change during the whole filling, of which “Xianyu 335” in the leaf located near the ear were significantly higher than that of “Nongda 518” after the pollination 35—40 days. SPS activities of “Xianyu 335” were significantly higher than that of “Nongda 518” after the pollination 25—35 days. There was no significant difference in SSS activity and amylose content between “Xianyu 335” and “Nongda 518”. And the activity of ADPGPPase, UDPGPPase, GBSS and amylopectin content were higher significantly than that of “Nongda 518” after the pollination 35—40 days. Correlation analysis indicated that SS activity was highly correlated with ADPGPPase and UDPGPPase, SPS activity was significantly correlated with SSS and amylose content. And there was close correlation between GBSS and SSS, UDPGPase, amylose content, SS, SPS. 【Conclusion】 The transportation and distribution of “Xianyu 335” was overmatched compared with “Nongda 518”. And the starch content of kernels was the results of the actions of all enzymes.

**Key words:** *Zea mays* L.; kernels; enzymes for starch synthesis

玉米茎、叶等源器官制造的光合产物以蔗糖形式通过韧皮部长距离运输到籽粒,再经过一系列酶的催化作用后转化为淀粉<sup>[1]</sup>。淀粉是玉米籽粒的主要组成成分,占籽粒干质量的60%~80%,故玉米籽粒的灌浆过程主要是淀粉的合成和积累过程<sup>[2-3]</sup>。叶片中的磷酸蔗糖合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)是蔗糖代谢的主要酶,负责蔗糖的合成与降解,其活性直接关系到叶片为籽粒提供淀粉合成底物的数量<sup>[4-5]</sup>。此外,在玉米籽粒胚乳发育过程中,腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(ADPGPPase)<sup>[6]</sup>、尿苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(UDPGPPase)<sup>[7]</sup>、可溶性淀粉合成酶(SSS)和束缚态淀粉合成酶(GBSS)被认为是具有关键性作用的酶<sup>[8-9]</sup>。目前,关于水稻、小麦、玉米等籽粒淀粉积累与基因型及环境因素的关系已有较深入的研究,如赵辉等<sup>[10]</sup>、李建敏等<sup>[11]</sup>、刘霞等<sup>[12]</sup>针对不同类型小麦品种籽粒淀粉合成关键酶的活性进行了详细研究,王维等<sup>[13]</sup>报道了水分胁迫下水稻籽粒淀粉合成关键酶活性的变化,张海燕等<sup>[14]</sup>和高珍妮等<sup>[15]</sup>研究了不同玉米品种籽粒淀粉积累及关键酶活性的变化,赵宏伟<sup>[16]</sup>和张吉旺等<sup>[17]</sup>分别就不同环境条件(氮肥和遮阴)对春玉米和夏玉米穗位叶蔗糖合成及籽粒淀粉合成酶的影响进行了系统研究。但目前针对吉林省不同株型玉米籽粒淀粉积累及酶活性的研究却鲜见报道。为此,本研究以紧凑型玉米品种“先玉335”和平展型玉米品种“农大518”为试验材料,对其籽粒形成期蔗糖转化、淀粉积累及相关酶活性的动态变化进行了研究,深入、系统地分析了玉米籽粒淀粉合成相关酶活性与产量的相关性,以期进一步明确不同株型玉米籽粒淀粉积累产生差异的原因及其酶学机理,为超高产玉米的生理生化特性研究提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验于2008—2009年在吉林农业大学作物研究中心试验站进行。前茬均为大豆,秸秆直接还田。土壤为典型黑土,能充分满足玉米生长的需要。供试玉米品种为“先玉335”(紧凑型品种)和“农大518”(平展型品种)。试验采用随机区组设计,3次重复。每小区种植10行,行长10 m,行距0.65 m,小区面积为65 m<sup>2</sup>。区组两边各设2行保护行。播种前精细整地,造墒。整地时施入有机肥60 m<sup>3</sup>/hm<sup>2</sup>,纯氮140 kg/hm<sup>2</sup>、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>150 kg/hm<sup>2</sup>、K<sub>2</sub>O150 kg/hm<sup>2</sup>;04-28播种,种植密度均为最佳密度水平。播种时施入底肥纯氮30 kg/hm<sup>2</sup>、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>30 kg/hm<sup>2</sup>、K<sub>2</sub>O30 kg/hm<sup>2</sup>;拔节期和孕穗期追肥纯氮160 kg/hm<sup>2</sup>。整个生育期内田间管理措施一致,及时除草和防治病虫害。于玉米吐丝期选取生长一致的植株进行套袋人工授粉,授粉后每隔5 d挑选6株,取植株的穗位叶及相应果穗中部籽粒,一部分置液氮中固定30 min后,在-40℃冰箱内保存用于测定相关酶活性;另一部分籽粒于烘箱中105℃杀青30 min后,再80℃烘干至恒质量,用于测定淀粉含量。

### 1.2 测定项目及其方法

穗位叶蔗糖含量测定采用蒽酮比色法<sup>[18]</sup>;总淀粉含量测定采用双波长比色法<sup>[18]</sup>;穗位叶磷酸蔗糖合成酶(SPS)和蔗糖合成酶(SS)酶液提取参考Douglus等<sup>[1]</sup>的方法,活性测定分别参照於建新<sup>[19]</sup>和苏丽英等<sup>[20]</sup>的方法;籽粒焦磷酸化酶(ADPGPPase、UDPGPPase)、可溶性淀粉合成酶(SSS)和束缚态淀粉合成酶(GBSS)酶液的提取均参照Douglus等<sup>[1]</sup>的方法,ADPGPPase、UDPGPPase活

性测定参照 Nakamura 等<sup>[21]</sup>和张振清等<sup>[22]</sup>的方法,SSS 和 GBSS 活性测定参照梁建生等<sup>[23]</sup>和李太贵等<sup>[24]</sup>的方法。

### 1.3 数据分析

试验数据采用 Excel 2003 软件进行处理,运用 SPSS 13.0 软件进行方差分析和相关分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 灌浆期玉米穗位叶 SS 和 SPS 活性的变化

SS 是蔗糖向淀粉转化过程中的第 1 个限速酶,其活性高低和持续期长短决定着籽粒的灌浆速率和灌浆时间。SPS 是一种糖基转移酶,存在于细胞质

中,是蔗糖合成调节中的关键酶,它调解着叶片光合产物在淀粉和蔗糖之间的分配,也调控着源叶中的可溶性糖含量及其对库端的供应能力<sup>[5]</sup>。图 1 显示,在整个灌浆期,“先玉 335”和“农大 518”2 个玉米品种穗位叶 SS 活性呈单峰曲线变化,峰值均出现在授粉后 30 d;尤其在授粉后 40 d,“先玉 335”穗位叶 SS 活性显著高于“农大 518”,平均增加 52.1%,表明“先玉 335”穗位叶具有更快的蔗糖分解率。“先玉 335”和“农大 518”的 SPS 活性在整个灌浆期的变化不同,“先玉 335”呈现降低-升高-降低的变化趋势,在授粉后 25 d 达到最高值,“农大 518”则是先升高后降低,峰值出现在授粉后 20 d。

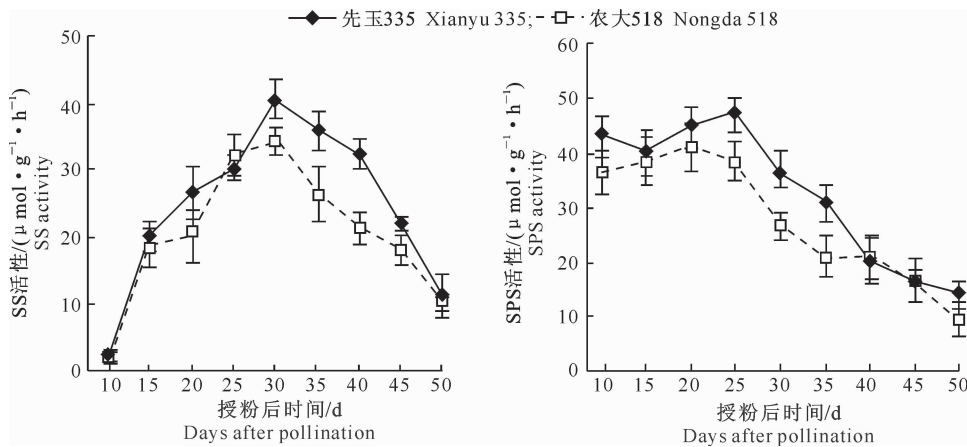


图 1 不同玉米品种灌浆期穗位叶 SS 和 SPS 活性的变化

Fig.1 SPS and SS activity of ear leaves in different maize varieties

### 2.2 灌浆期玉米穗位叶蔗糖含量的变化

蔗糖是高等植物光合作用的主要产物,是碳水化合物贮藏和积累的主要形式,并且也是植物体内碳水化合物运输的主要形式<sup>[16]</sup>。从图 2 可以看出,不同玉米品种穗位叶蔗糖含量均随授粉后时间的延长而降低,在整个灌浆期,2 个玉米品种穗位叶蔗糖含量没有显著差异。

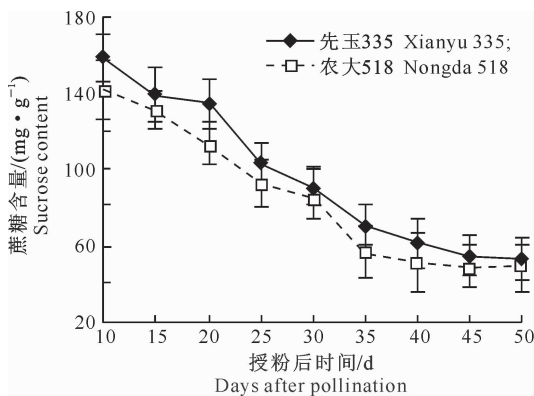


图 2 不同玉米品种灌浆期穗位叶蔗糖含量的变化

Fig.2 Sugar content of ear leaves in different maize varieties

### 2.3 灌浆期玉米籽粒淀粉合成关键酶活性的变化

ADPGPPase 是淀粉体中催化淀粉合成的第 1 步骤的酶,它催化 1-磷酸葡萄糖形成腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG),作为合成淀粉的直接产物,是淀粉生物合成的重要调节位点和枢纽,在籽粒淀粉积累过程中起着关键作用,显著影响淀粉含量。UDPGP-Pase 主要催化尿苷二磷酸葡萄糖(UDPG)与无机焦磷酸反应生成 1-磷酸葡萄糖和 UDPG,是催化淀粉合成的第 2 步骤的酶<sup>[4]</sup>。

由图 3 可以看出,玉米籽粒 ADPGPPase 活性随着灌浆时间的推移和籽粒发育先增加后下降,不同玉米品种峰值出现时间不同,其中“先玉 335”峰值出现在授粉后 40 d,而“农大 518”峰值出现在授粉后 35 d。在授粉后 40 d,“先玉 335”籽粒 ADPGPPase 活性显著高于“农大 518”,说明在籽粒发育后期,“先玉 335”比“农大 518”具有更强的 ADPG 供应能力。与 ADPGPPase 活性的变化趋势类似,“先玉 335”UDPGPPase 活性峰值出现的时间比“农大 518”要晚 5 d;授粉后 35 d,“先玉 335”UDPGPPase

活性显著高于“农大 518”。

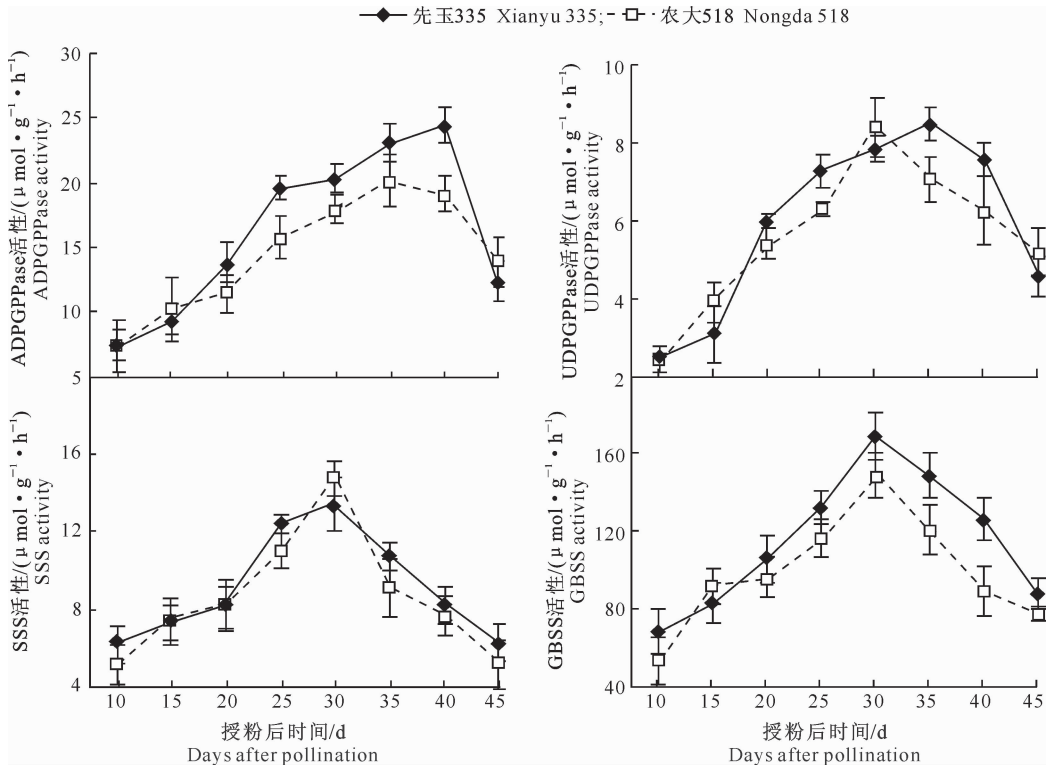


图 3 不同玉米品种籽粒淀粉合成关键酶活性的变化

Fig. 3 Key enzymes activities for starch synthesis in different maize varieties

籽粒淀粉合成酶按其形态分为 SSS 和 GBSS。在淀粉合成过程中,SSS 主要催化支链淀粉的合成,GBSS 催化直链淀粉的合成<sup>[25]</sup>。由图 3 可以看出,“先玉 335”和“农大 518”玉米籽粒 SSS 和 GBSS 活性的变化均呈单峰曲线,峰值均出现在授粉后 30 d。在整个灌浆期,2 个玉米品种 SSS 活性均无显著差异;在授粉后 40 d,“先玉 335”籽粒 GBSS 活性显著高于“农大 518”,说明在催化淀粉合成的反应中,

“先玉 335”在灌浆中后期有较强的直链淀粉合成能力。

2.4 灌浆期玉米籽粒淀粉含量的变化

从图 4 可以看出,玉米籽粒直链淀粉和支链淀粉含量均随灌浆时间的延长而升高,其中直链淀粉含量在授粉后 20~35 d 增加迅速,品种间无显著差异;授粉后 40 d,“先玉 335”籽粒支链淀粉含量显著高于“农大 518”。

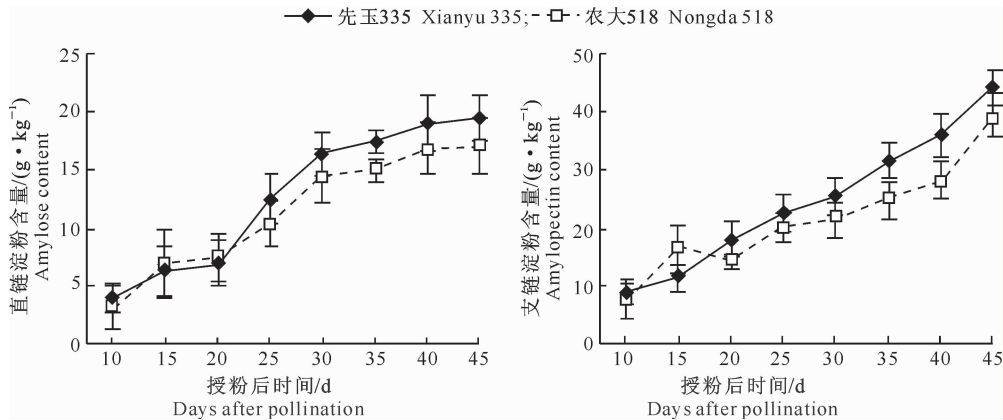


图 4 不同玉米品种籽粒直链和支链淀粉含量的变化

Fig. 4 Amylose and amylopection content of grains in different maize varieties

### 2.5 灌浆期玉米籽粒淀粉合成关键酶活性与淀粉含量的相关分析

由表 1 可见,玉米穗位叶 SS 活性与籽粒 ADPGPPase、UDPGPPase 活性呈显著正相关;穗位叶

SPS 活性与籽粒 SSS 活性、直链淀粉含量呈显著正相关;籽粒 GBSS 活性与 SSS 活性、UDPGPPase 活性、直链淀粉含量及穗位叶 SS、SPS 活性均呈显著正相关。

表 1 玉米灌浆期叶片蔗糖及籽粒淀粉合成关键酶活性与淀粉含量的相关分析

Table 1 Correlation of key enzymes for starch synthesis and sucrose and starch content and yield during the filling stage in maize

| 指标<br>Index      | SS    | SPS   | ADPGPPase | UDPGPPase | SSS     | GBSS    | 直链淀粉<br>Amylose | 支链淀粉<br>Amylopectin |
|------------------|-------|-------|-----------|-----------|---------|---------|-----------------|---------------------|
| SS               | 1.000 | 0.421 | 0.726 *   | 0.812 *   | 0.397   | 0.792 * | 0.598           | 0.646               |
| SPS              |       | 1.000 | 0.407     | 0.305     | 0.702 * | 0.817 * | 0.701 *         | 0.593               |
| ADPGPPase        |       |       | 1.000     | 0.566     | 0.601   | 0.626   | 0.396           | 0.305               |
| UDPGPPase        |       |       |           | 1.000     | 0.502   | 0.867 * | 0.287           | 0.494               |
| SSS              |       |       |           |           | 1.000   | 0.796 * | -0.243          | 0.465               |
| GBSS             |       |       |           |           |         | 1.000   | 0.838 *         | 0.368               |
| 直链淀粉 Amylose     |       |       |           |           |         |         | 1.000           | 0.625               |
| 支链淀粉 Amylopectin |       |       |           |           |         |         |                 | 1.000               |

注: \* 表示在  $P=0.01$  水平上差异显著。  
Note: \* means significant difference at  $P=0.01$  level.

## 3 讨 论

淀粉是玉米籽粒的贮藏物质,其数量多少直接影响玉米的产量和品质。玉米籽粒淀粉的合成与积累,主要取决于同化器官向籽粒供应同化物的能力,以及籽粒中同化物向淀粉转化能力之间的平衡<sup>[26]</sup>。穗位叶光合产物主要以蔗糖形式,通过韧皮部输导系统运至库器官,运输到籽粒中的蔗糖降解为 UDPG 和果糖后,才能被用来合成淀粉等碳水化合物<sup>[27]</sup>。SPS、SS 是蔗糖代谢的主要酶<sup>[28]</sup>。SPS 主要控制源叶蔗糖合成,SS 则主要起蔗糖分解作用,与淀粉积累密切相关<sup>[17]</sup>。本研究结果表明,在玉米籽粒灌浆中后期,“先玉 335”穗位叶 SS 和 SPS 活性均高于“农大 518”,说明“先玉 335”叶片在灌浆中期可以制造更多的蔗糖源源不断地向籽粒运输。此外,穗位叶 SS 活性与 ADPGPPase、UDPGPPase 和 GBSS 活性均呈显著正相关,也说明源叶中蔗糖分解速率与库端淀粉的供应能力紧密相关。

在本研究中,“先玉 335”籽粒 ADPGPPase、UDPGPPase 活性在整个籽粒发育过程中有较长的高值持续期,这些都为淀粉的合成奠定了良好的基础。有研究认为,籽粒 ADPGPPase 是淀粉合成的限速酶<sup>[8]</sup>,SSS、GBSS 活性降低会阻碍淀粉的合成<sup>[14]</sup>。在本试验中,玉米籽粒 ADPGPPase 活性与直链、支链淀粉含量相关不显著,说明 ADPGPPase 对籽粒淀粉合成并无限制作用,这与张海艳等<sup>[14]</sup>和左振鹏等<sup>[29]</sup>的研究结果一致。而张海艳等<sup>[14]</sup>和左振鹏等<sup>[29]</sup>在对不同品质类型玉米的研究中发现,籽

粒 ADPGPPase 活性与淀粉积累速率的变化在时间上并不一致,也说明 ADPGPPase 虽然为淀粉合成提供直接前体 ADPG,但可能足够的 ADPG 并不能对淀粉合成起限速作用。在整个籽粒期,“先玉 335”与“农大 518”籽粒的 SSS 活性均无显著差异,但 2 个品种支链淀粉的含量在授粉中后期呈现显著差异。籽粒 SSS 活性与支链淀粉含量间的相关系数仅为 0.465,无显著正相关,故推测支链淀粉与 SSS 之间并不是简单的反馈关系,有可能是各种酶综合作用的结果,后期试验中也充分证明了此点。

作物的高产不仅要求源的光合产物能够有效地向库端运输和分配<sup>[30]</sup>,同时,籽粒的贮存容量和物质转化能力及酶活性也至关重要<sup>[31]</sup>。品种的群体库源特征能反映品种产量潜力的固有特性<sup>[32]</sup>,供试的紧凑型玉米品种“先玉 335”群体库容量大且源供应能力强,有很好的高产潜力,但在籽粒发育过程中,环境因素和栽培条件也会影响籽粒蔗糖代谢和淀粉的积累,最终影响产量<sup>[2,4,17]</sup>。张吉旺等<sup>[17]</sup>研究认为,在大田花粒期遮阴后,玉米淀粉合成关键酶活性降低,影响光合产物向籽粒的运转和分配,进而降低产量;张智猛等<sup>[2,4]</sup>研究认为,氮素和灌浆期水分供应不足均会抑制玉米籽粒淀粉的积累,使淀粉产量及籽粒生物产量严重下降。故在生产上应依靠科学的栽培管理技术和生态条件,保证光合产物快速充分地运送到籽粒中,使籽粒淀粉积累达到最佳状态,使其高产潜力得到充分发挥。本研究选取了紧凑型和平展型 2 个玉米代表品种进行试验,初步探讨了吉林省春玉米籽粒淀粉积累的酶学机理,但

能否代表其群体特征,尚需进一步研究。

## [参考文献]

- [1] Douglus C D, Tsung M K, Frederick C F. Enzymes of sucrose and hexose metabolism in developing kernels of two inbreds of maize [J]. *Plant Physiology*, 1988, 86:1013-1019.
- [2] 张智猛,戴良香,胡昌浩,等. 玉米灌浆期水分差异供应对籽粒淀粉积累及其酶活性的影响 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(4): 636-643.
- Zhang Z M, Dai L X, Hu C H, et al. Effects of different water treatments on starch accumulation and related enzyme activity on grain of maize during grain-filling period [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(4): 636-643. (in Chinese)
- [3] 秦大鹏, 刘 鹏, 王空军, 等. 高淀粉玉米籽粒胚乳细胞增殖与淀粉积累的关系 [J]. *山东农业科学*, 2008(8): 35-39.
- Qin D P, Liu P, Wang K J, et al. Relationship between endosperm cell proliferation and starch accumulation in high-starch maize grain [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2008(8): 35-39. (in Chinese)
- [4] 张智猛,戴良香,胡昌浩,等. 氮素对玉米淀粉累积及相关酶活性的影响 [J]. *作物学报*, 2005, 31(7): 956-962.
- Zhang Z M, Dai L X, Hu C H, et al. Effect of nitrogen on starch accumulation and related enzyme activities maize (*Zea mays*) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(7): 956-962. (in Chinese)
- [5] Emes M J, Bowsheer C G, Hedley C, et al. Starch synthesis and carbon partitioning in developing endosperm [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54: 569-575.
- [6] Morell M K, Rahman S, Abrahams S L. The biochemistry and molecular biology of starch synthesis in cereal [J]. *Australian Plant Physiology*, 1995, 22: 647-660.
- [7] Christine H. Drought-induced effects on nitrate activity and mRNA and on the coordination of nitrogen and carbon metabolism in maize leaves [J]. *Plant Physiology*, 1998, 117: 283-292.
- [8] Singletary G W, Banisadr T, Keeling P L. Influence of gene dosage on carbohydrate synthesis and enzymatic activities in endosperm of starch-deficient mutants of maize [J]. *Plant Physiology*, 1997, 113: 293-304.
- [9] Doehlert D C. Distribution of enzyme activities within the developing maize (*Zea mays* L.) kernel in relation to starch, oil and protein accumulation [J]. *Physiologia Plantarum*, 1990, 78: 560-567.
- [10] 赵 辉,戴廷波,荆 奇,等. 灌浆期高温对两种类型小麦品种籽粒淀粉合成关键酶活性的影响 [J]. *作物学报*, 2006, 32(3): 423-429.
- Zhao H, Dai T B, Jing Q, et al. Effects of high temperature during grain filling on key enzymes involved in starch synthesis in two wheat cultivars with different quality types [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(3): 423-429. (in Chinese)
- [11] 李建敏,王振林,高荣岐,等. 强、弱筋小麦籽粒形成期蔗糖、淀粉合成相关酶活性及其氮代谢的关系 [J]. *作物学报*, 2008, 34(6): 1019-1026.
- Li J M, Wang Z L, Gao R Q, et al. Activities of enzymes involved in sucrose and starch synthesis during grain filling and the relation to nitrogen metabolism in strong and weak-gluten wheat cultivars [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(6): 1019-1026. (in Chinese)
- [12] 刘 霞,尹燕桦,贺明荣,等. 播期对小麦品种藁城 8901 籽粒淀粉合成相关酶活性及淀粉组分积累的影响 [J]. *作物学报*, 2006, 32(7): 1063-1070.
- Liu X, Yin Y P, He M R, et al. Effects of sowing date on activities of enzymes involved in grain starch synthesis and starch component accumulation in wheat cultivar Gaocheng 8901 [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(7): 1063-1070. (in Chinese)
- [13] 王 维,蔡一霞,蔡昆争,等. 水分胁迫对贪青水稻籽粒充实及淀粉合成关键酶活性的影响 [J]. *作物学报*, 2006, 32(7): 972-979.
- Wang W, Cai Y X, Cai K Z, et al. Effect of controlled soil drying on grain filling and activities of key enzymes for starch synthesis in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(7): 972-979. (in Chinese)
- [14] 张海艳,董树亭,高荣岐,等. 玉米籽粒淀粉积累及相关酶活性分析 [J]. *中国农业科学*, 2008, 41(7): 2174-2181.
- Zhang H Y, Dong S T, Gao R Q, et al. Starch accumulation and enzymes activities associated with starch synthesis in maize kernels [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, 41(7): 2174-2181. (in Chinese)
- [15] 高珍妮,王汉宁. 高直链淀粉玉米和普通玉米籽粒发育过程中与淀粉合成相关酶活性的比较 [J]. *玉米科学*, 2007, 15(4): 86-88, 92.
- Gao Z N, Wang H N. Comparison of enzymes activity associated with starch synthesis in the developing grains between high amylase corn and normal corn [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2007, 15(4): 86-88, 92. (in Chinese)
- [16] 赵宏伟,邹德堂,马凤鸣. 施氮量对不同品种春玉米穗位叶蔗糖合成的影响 [J]. *中国农学通讯*, 2005, 21(10): 196-199.
- Zhao H W, Zou D T, Ma F M. Effect of different nitrogen utilization on sucrose synthesizing in spike leaf of different spring maize [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(10): 196-199. (in Chinese)
- [17] 张吉旺,董树亭,王空军,等. 大田遮阴对夏玉米淀粉合成关键酶活性的影响 [J]. *作物学报*, 2008, 34(8): 1470-1474.
- Zhang J W, Dong S T, Wang K J, et al. Effects of shading in field on key enzymes involved in starch synthesis of summer maize [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(8): 1470-1474. (in Chinese)
- [18] 何照范. 粮油籽粒品质及其分析技术 [M]. 北京: 农业出版社, 1985: 274-294.
- He Z F. Grain quality and its analysis technology [M]. Beijing: Agricultural Press, 1985: 274-294. (in Chinese)
- [19] 於建新. 植物生理学实验手册 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1985: 148-149.
- Yu J X. Manual of plant physiology [M]. Shanghai: Shanghai

Science and Technology Press,1985:148-149. (in Chinese)

[20] 苏丽英,吴 勇,於建新,等. 水稻叶片蔗糖磷酸合成酶的一些特性 [J]. 植物生理学报,1989,15(2):117-123.  
Su L Y,Wu Y,Yu J X,et al. Some properties of rice leaf sucrose phosphatesynthetase [J]. Acta Plant Physiologia Sinica, 1989,15(2):117-123. (in Chinese)

[21] Nakamura Y,Yuki K,Park S-Y,et al. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains [J]. Plant Cell Physiology,1989,30(6):833-839.

[22] 张振清,夏淑芳. 无机磷对叶片蔗糖和淀粉积累的影响 [J]. 植物生理学报,1982(8):385-391.  
Zhang Z Q,Xia S F. The influence of inorganic phosphor to the accumulation of starch and sucrose in leaf [J]. Acta Phytobiologia Sinica,1982(8):385-391. (in Chinese)

[23] 梁建生,曹显祖,徐 生. 水稻籽粒库强与其淀粉积累之间关系的研究 [J]. 作物学报,1994,20(6):689-691.  
Liang J S,Cao X Z,Xu S. Studies on the relationship between the train sink strength and it's starch accumulation in rice [J]. Acta Agronomica Sinica,1994,20(6):689-691. (in Chinese)

[24] 李太贵,沈 波,陈 能,等. Q 酶在水稻籽粒垩白形成中作用的研究 [J]. 作物学报,1997,23(3):338-344.  
Li T G,Shen B,Chen N,et al. Effect of Q-enzyme on the chalkiness formation of rice grain [J]. Acta Agronomica Sinica,1997,23(3):338-344. (in Chinese)

[25] 胡育峰,张军杰,黄玉碧. 玉米淀粉合成酶 I 研究进展 [J]. 玉米科学,2007,15(2):149-152.  
Hu Y F,Zhang J J,Huang Y B. Study progress of *Zea mays* starch synthase I [J]. Journal of Maize Sciences,2007,15(2):149-152. (in Chinese)

[26] Martin C. Starch biosynthesis [J]. The Plant Cell,1995,7:971-985.

[27] Boyer J S. Differing sensitivity of photosynthesis to low water potential in corn and soybean [J]. Plant Physiology,1970,46:236-239.

[28] MacDonald F D,Preiss J. Solubilization of the starch-granule-bound starch synthase of normal maize kernels [J]. Plant Physiology,1983,73:175-178.

[29] 左振鹏,王 婧,董鲁浩,等. 不同品质类型玉米籽粒充实期的胚乳细胞增殖与生理活性比较 [J]. 作物学报,2010,36(5):845-855.  
Zuo Z P,Wang J,Dong L H,et al. Comparison of multiplication of endosperm cell and physiological activity in developing kernels among normal corn,glutinous corn,and pop corn [J]. Acta Agronomica Sinica,2010,36(5):845-855. (in Chinese)

[30] 王文静. 不同穗型冬小麦籽粒灌浆期源库强度及其与淀粉积累的关系 [J]. 作物学报,2004,30(9):916-921.  
Wang W J. The relationship between source-sink intensity and starch accumulation during grain filling period in two winter wheat cultivars with different spike types [J]. Acta Agronomica Sinica,2004,30(9):916-921. (in Chinese)

[31] 刘仲齐,吴兆苏,俞世蓉. 吡啶乙酸和脱落酸对小麦籽粒淀粉积累的影响 [J]. 南京农业大学学报,1992,15(1):7-12.  
Liu Z Q,Wu Z S,Yu S R. Effects of IAA and ABA on starch accumulation in wheat grain [J]. Journal of Nanjing Agricultural University,1992,15(1):7-12. (in Chinese)

[32] 鲍巨松,薛吉全,杨成书,等. 不同株型玉米品种高产潜力及特征的研究 [J]. 玉米科学,1994,2(2):48-51.  
Bao J S,Xue J Q,Yang C S,et al. Studies on the properties and high yield potential of maize variety of different type [J]. Journal of Maize Sciences,1994,2(2):48-51. (in Chinese)

(上接第 103 页)

[18] 李向东,王晓云,张高英,等. 花生叶片衰老与活性氧代谢 [J]. 中国油料作物学报,2001,23(2):31-34.  
Li X D,Wang X Y,Zhang G Y,et al. Leaf senescence and the metabolism of active oxygen in peanut [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2001,23(2):31-34. (in Chinese)

[19] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害 [J]. 植物生理学通讯,1991,27(2):84-90.  
Chen S Y. Injury of membrane lipid peroxidation to plant cell [J]. Plant Physiology Communications,1991,27(2):84-90. (in Chinese)

[20] 张治安. 镉对镉胁迫下大豆幼苗光合作用和活性氧代谢的影响 [J]. 中国油料作物学报,2006,28(2):166-171.  
Zhang Z A. Effect of La on photosynthesis and active oxygen metabolism of soybean seedlings under Cd stress [J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2006,28(2):166-171. (in Chinese)