

伊祖涛, 张海艳. 糯玉米胚乳发育过程中淀粉粒粒度分布的变化[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(4): 743-749.

doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2015.04.006

糯玉米胚乳发育过程中淀粉粒粒度分布的变化

伊祖涛¹, 张海艳^{1,2}

(1. 青岛农业大学农学与植物保护学院/山东省旱作农业技术重点实验室, 山东 青岛 266109; 2. 山东省小麦玉米周年高产高效生产协同创新中心, 山东 泰安 271018)

摘要: 为明确糯玉米淀粉粒粒度分布形成过程及特征, 为糯玉米淀粉品质改良及调控糯玉米淀粉粒粒度提供理论依据, 采用激光衍射粒度分析仪测定糯玉米胚乳发育过程中淀粉粒粒径以及体积、表面积和数目分布的变化。结果表明, 授粉后 10 ~ 20 d, 糯玉米胚乳淀粉粒粒径下限逐渐减小, 粒径上限和平均粒径显著增大; 授粉后 20 d 一直到成熟期, 粒径各项指标无显著变化。随着胚乳发育, 糯玉米胚乳淀粉粒体积和表面积分布均呈现“单峰-双峰-三峰”的动态变化, 数目分布始终表现为单峰曲线。以成熟期淀粉粒体积分布三峰曲线的谷值为界线, 将糯玉米淀粉粒分为小型(<3.519 μm)、中型(3.519 ~ 7.422 μm)和大型(>7.422 μm)。胚乳发育前期, 小型淀粉粒所占体积和表面积百分比呈降低趋势, 数目百分比呈增加趋势, 中型淀粉粒所占体积、表面积和数目百分比整体上呈降低趋势, 而大型淀粉粒则呈增加趋势; 淀粉粒的体积、表面积和数目分布均以小型淀粉粒所占比例最高, 其次为中型淀粉粒, 大型淀粉粒所占比例最低。胚乳发育中后期, 不同粒径淀粉粒分布情况均趋于稳定, 体积分布以大型淀粉粒为主, 而表面积和数目分布以小型淀粉粒为主。因此, 胚乳发育前期是糯玉米淀粉粒形成的关键时期, 此时期调控淀粉粒粒度分布, 可有效改良糯玉米淀粉品质。

关键词: 糯玉米; 胚乳; 淀粉; 粒径; 粒度分布

中图分类号: S513.033

文献标识码: A

文章编号: 1000-4440(2015)04-0743-07

Change of starch granule size distribution during endosperm development in waxy corn

YI Zu-tao¹, ZHANG Hai-yan^{1,2}

(1. College of Agronomy and Plant Protection, Qingdao Agricultural University/Shandong Key Laboratory of Dry Farming Technique, Qingdao 266109, China; 2. Cooperative Innovation Center of Efficient Production with High Annual Yield of Wheat and Corn, Taian 271018, China)

Abstract: In this study, the diameter, volume, surface area and number distribution of starch granule during waxy corn endosperm development were determined using laser diffraction particle size analyzer. The results showed that the minimum of starch granule decreased, the maximum and mean of starch granule increased from 10 DAP (days after pollination) to 20 DAP. The minimum, maximum and mean of starch granule didn't have a significant change afterwards. With endosperm development, starch granule volume and surface area distribution showed a similar dynamics of "single peak-double peak-three peak" curves, however, the number distribution exhibited a single peak curve all along. According to the concave point of three peak

收稿日期: 2015-01-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(31101100); 山东省科技发展计划项目(2014GNC111001); 山东省农业良种工程泰山学者种业人才团队支撑计划培养对象项目(20140701); 作物生物学国家重点实验室开放课题(2013KF05); 山东省旱地作物水分高效利用创新团队项目(2012)

作者简介: 伊祖涛(1990-), 男, 山东桓台人, 硕士, 主要从事玉米品质生理研究。(Tel) 053286080447; (E-mail) yizutao1990@126.com

通讯作者: 张海艳, (Tel) 053286080447; (E-mail) hyzhang608@126.com

curve of starch granule volume distribution at maturity, starch granules were classified into three types: small ($<3.519\ \mu\text{m}$), middle ($3.519\text{--}7.422\ \mu\text{m}$) and large ($>7.422\ \mu\text{m}$). At the earlier period of endosperm development, the volume and surface area percent of small starch granule decreased whereas the number percent increased, the volume percent, surface area percent and number percent of middle starch granule dropped, and those of large starch granule increased. Small granule starch was the most abundant and accounted for the biggest surface area and volume, followed by middle granule and large granule starch. At the middle and late period of endosperm development, large starch granule was predominant in volume distribution and small starch granule was predominant in surface area and number distribution. Therefore, the key phase of starch granule formation was the earlier period of endosperm development when starch granule size distribution could be controlled to improve starch quality of waxy corn.

Key words: waxy corn; endosperm; starch; diameter; size distribution

淀粉是一种广泛存在于自然界中的多糖类碳水化合物^[14]。它不仅是人类的主要食物成分,而且由于其具有来源广泛、价格低廉、供应稳定、可再生等众多优点,也被广泛应用于食品、造纸、纺织、精细化工、包装材料等工业生产中^[5]。淀粉的应用主要取决于它的理化特性^[6]。淀粉粒粒度分布对淀粉的理化特性有显著影响^[7-11],目前已成为评价淀粉品质的一个重要指标。

糯玉米胚乳淀粉几乎全由支链淀粉组成,其食用消化率、粘滞性和膨胀力高,适口性好,这些优良特性赋予糯玉米宝贵的价值和广泛的用途^[12]。前人对糯玉米果穗不同部位籽粒淀粉粒粒度分布的差异^[13]及生长季节^[11]和播期、品种和拔节期追氮量^[14]对糯玉米淀粉粒粒度分布的影响进行了研究。然而,关于糯玉米淀粉粒粒度分布的研究大多针对成熟期籽粒,缺乏对胚乳发育过程中淀粉粒粒度分布变化的研究。本试验以糯玉米品种为材料,研究其胚乳发育过程中淀粉粒粒径及粒度分布的变化,以明确糯玉米淀粉粒粒度分布特征,为进一步调控糯玉米淀粉粒粒度分布,在植物体内直接生成结构适宜、能满足相应需求的天然淀粉提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试糯玉米品种为紫糯 208、西星白糯 1 号、京科糯 2000、西星黄糯 6 号、西星赤糯 1 号、西星黑糯 1 号、黑糯 4 号,2012 年 6 月 20 日于青岛农业大学胶州试验田种植。开花期人工授粉,从授粉后 10 d 开始,每隔 5 d 取 10 个果穗,直至成熟期(授粉后 45 d)。

1.2 淀粉提取

参照 Peng 等^[15]和 Malouf 等^[16]的方法。取一

定量籽粒于蒸馏水中浸泡,去除果种皮与胚后在研钵中研磨,匀浆过 200 目筛布,固体部分继续研磨过滤,重复 3 次。匀浆后 4 000 g 离心 10 min,去掉上清液,加入蒸馏水,旋涡混合,匀浆再离心,重复 4 次。去上清液,分别加 2% SDS、0.2% NaOH 和蒸馏水清洗,匀浆后 4 000 g 离心 10 min,再用丙酮清洗 1 次,风干后贮存于 $-20\ ^\circ\text{C}$ 备用。

1.3 淀粉粒粒度分布的测定

采用 LS13320 激光衍射粒度分析仪,参考石德杨等^[17]的方法测定。取 50 mg 淀粉放入离心管,加 10 ml 蒸馏水悬浮,旋涡混匀后置 $4\ ^\circ\text{C}$ 下 1 h,每 10 min 振荡 1 次。吸取 2 ml 转移至激光衍射粒度分析仪的分散盒中,测量淀粉粒的分布状况。

1.4 数据分析

采用 DPS 软件进行差异显著性分析,用 Excel 软件作图。

2 结果与分析

由于胚乳发育过程中,7 个糯玉米品种淀粉粒粒径及粒度分布的变化趋势一致,文中仅以紫糯 208 的结果进行分析。

2.1 糯玉米胚乳淀粉粒粒径

由表 1 可知,授粉后 10 d,糯玉米胚乳淀粉粒的最小粒径为 $0.496\ \mu\text{m}$,最大粒径为 $12.99\ \mu\text{m}$ 。随着胚乳发育,淀粉粒的最小粒径逐渐减小,最大粒径和平均粒径逐渐增大;授粉后 20 d 一直到成熟期,粒径范围和平均粒径基本稳定,最小粒径为 $0.375\ \mu\text{m}$,最大粒径为 $20.71\sim 24.95\ \mu\text{m}$,平均粒径为 $10.07\sim 12.79\ \mu\text{m}$ 。可见,胚乳发育前期(授粉后 20 d 前)是糯玉米淀粉粒形成的关键时期。

表 1 糯玉米胚乳淀粉粒粒径的变化

Table 1 Change of starch granule diameter in waxy corn endosperm

授粉后天数 (d)	粒径下限 (μm)	粒径上限 (μm)	平均粒径 (μm)
10	0.496a	12.99c	3.77c
15	0.496a	17.18b	5.91b
20	0.375b	20.71a	10.07a
25	0.375b	22.73a	11.65a
30	0.375b	22.73a	11.79a
35	0.375b	24.95a	12.42a
40	0.375b	22.73a	12.79a
45	0.375b	24.95a	12.33a

同一列不同小写字母表示差异达显著水平($P<0.05$)。

2.2 糯玉米胚乳淀粉粒体积分布

由图 1 可知,糯玉米胚乳发育过程中,胚乳淀粉

粒的体积分布呈“单峰-双峰-三峰曲线”的变化。具体表现为,授粉后 10 d 时,淀粉粒的体积分布呈单峰曲线,其峰值粒径为 $4.656 \mu\text{m}$;授粉后 15 d 时,淀粉粒的体积分布变化为双峰曲线,第 1 个峰值出现在 $1.669 \mu\text{m}$,第 2 个峰出现在 $8.148 \mu\text{m}$,谷值出现在 $3.519 \mu\text{m}$;授粉后 20 d 一直到成熟期,淀粉粒的体积分布则始终保持为三峰曲线,峰值均出现在 $1.669 \mu\text{m}$ 、 $5.610 \mu\text{m}$ 和 $15.650 \mu\text{m}$ 附近,谷值均出现在 $3.519 \mu\text{m}$ 和 $7.422 \mu\text{m}$ 附近。

根据小麦研究中以双峰曲线凹处为分界线将淀粉粒分级的方法,本研究以成熟期淀粉粒体积分布三峰曲线的谷值 3.519 和 $7.422 \mu\text{m}$ 为界线,将糯玉米淀粉粒分为小型淀粉粒($<3.519 \mu\text{m}$)、中型淀粉粒($3.519 \sim 7.422 \mu\text{m}$)和大型淀粉粒($>7.422 \mu\text{m}$)。

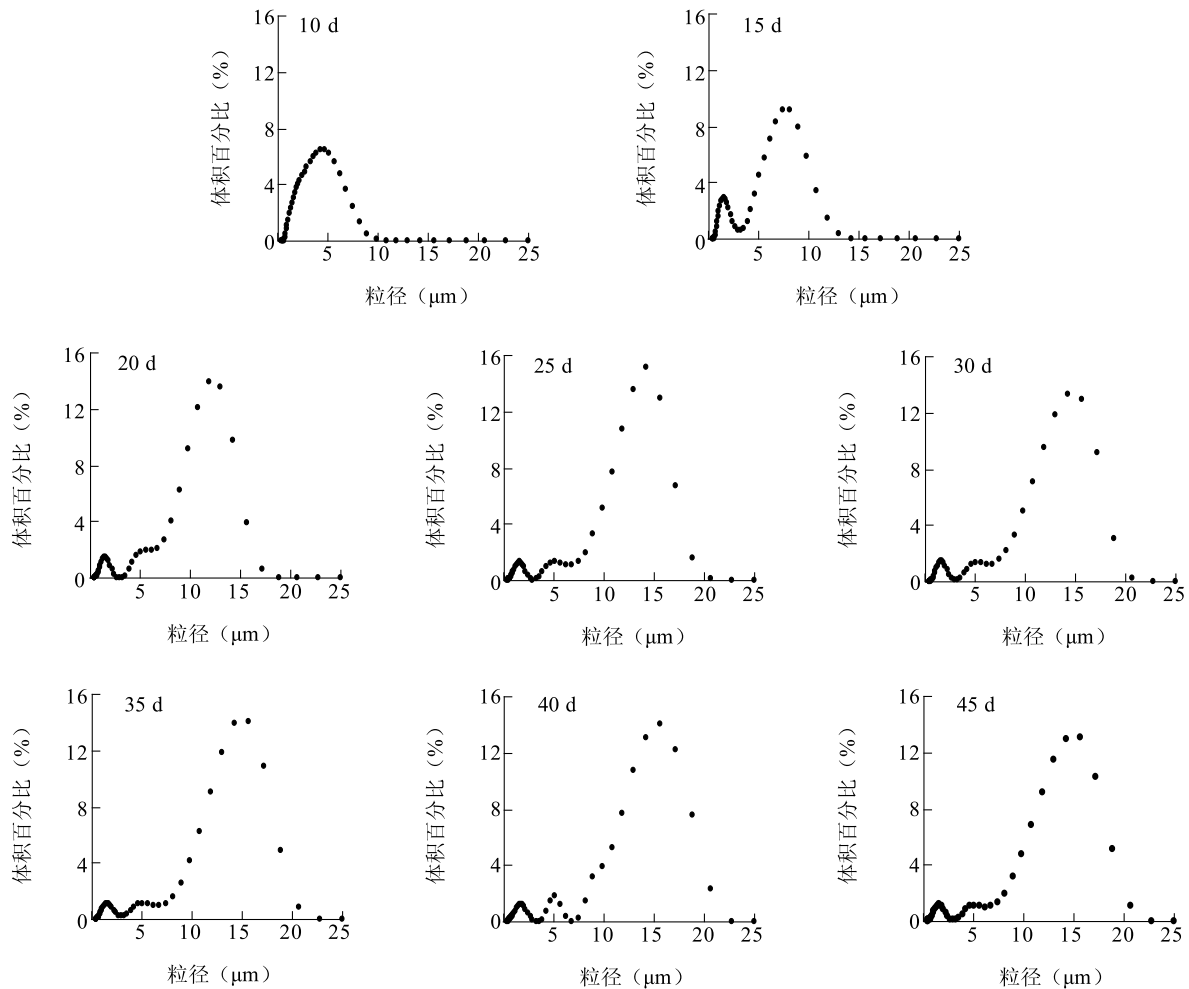


图 1 糯玉米胚乳淀粉粒体积分布的变化

Fig. 1 Change of starch granule volume distribution in waxy maize endosperm

从表 2 可以看出,胚乳发育前期,小型和中型淀粉粒所占体积百分比呈降低的趋势,大型淀粉粒所占体积百分比呈显著增加的趋势;授粉后 20 d 一直到成熟期,各类型淀粉粒所占体积百分比趋于稳定。授粉后 10 d,不同类型淀粉粒所占体积百分比表现为小型淀粉粒>中型淀粉粒>大型淀粉粒;授粉后 15 d 一直到成熟期,各类型淀粉粒所占体积百分比表现为大型淀粉粒>小型淀粉粒>中型淀粉粒。

2.3 糯玉米胚乳淀粉粒表面积分布

糯玉米胚乳发育过程中,胚乳淀粉粒的表面积分布呈“单峰-双峰-三峰曲线”变化(图 2)。具体表现为,授粉后 10 d 时,淀粉粒的表面积为单峰分布,峰值出现在粒径 $1.832\ \mu\text{m}$ 处;授粉后 15 d 时,淀粉粒的表面积分布变化为双峰曲线,峰值出现在粒径 $1.385\ \mu\text{m}$ 和 $8.148\ \mu\text{m}$ 处,谷值出现在粒径 $3.519\ \mu\text{m}$ 处;而授粉后 20 d 一直到成熟期,淀粉粒的表面

积分布始终表现为三峰曲线,峰值均出现在粒径 $1.520\ \mu\text{m}$ 、 $5.111\ \mu\text{m}$ 和 $15.650\ \mu\text{m}$ 处,谷值均出现在粒径 $3.519\ \mu\text{m}$ 和 $7.422\ \mu\text{m}$ 处。

表 2 糯玉米不同类型淀粉粒体积百分比的变化

Table 2 Change of volume percent of small, middle and large starch granules in waxy corn

授粉后天数 (d)	淀粉粒体积百分比(%)		
	小型淀粉粒	中型淀粉粒	大型淀粉粒
10	60.22a	35.35a	4.43c
15	35.73b	26.88b	37.39b
20	12.65c	11.27c	76.08a
25	12.28c	7.91c	79.81a
30	12.79c	8.03c	79.19a
35	11.62c	7.11c	81.27a
40	12.66c	5.82c	81.52a
45	11.51c	6.98c	81.51a

同一列不同小写字母表示差异达显著水平($P<0.05$)。

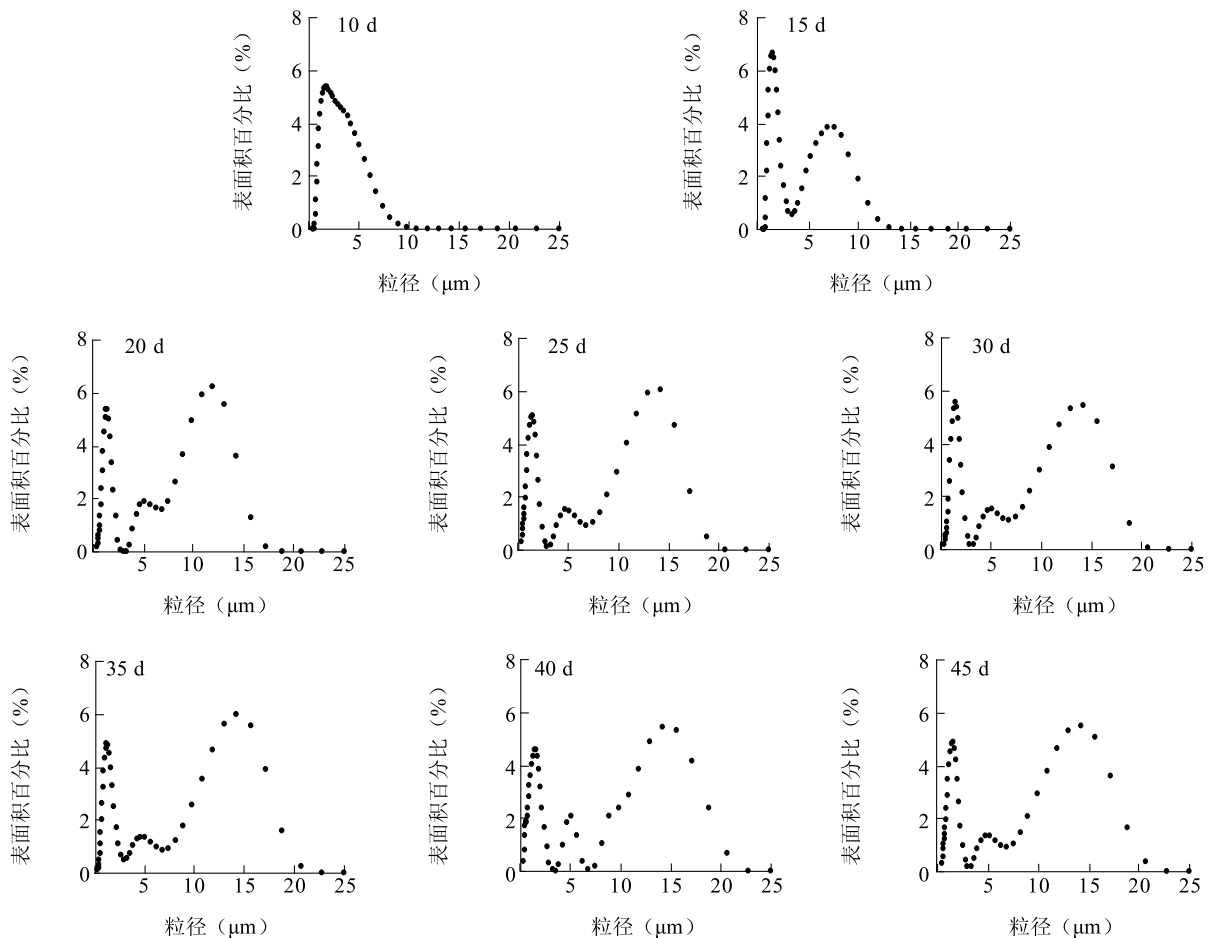


图 2 糯玉米胚乳淀粉粒表面积分布的变化

Fig. 2 Change of starch granule surface area distribution in waxy maize endosperm

从表3可以看出,授粉后10~20 d,小型淀粉粒所占表面积百分比显著降低,大型淀粉粒所占表面积百分比显著增多,中型淀粉粒所占表面积百分比开始无显著变化后显著降低;授粉后20 d一直到成熟期,各类型淀粉粒所占表面积百分比均维持在一个稳定的水平。整个胚乳发育时期,小型淀粉粒所占表面积百分比始终最多,为52.86%~72.85%;授粉后10 d和15 d,中型淀粉粒所占表面积百分比(分别为18.66%、18.85%)大于大型淀粉粒(分别为8.48%、13.58%);授粉后20 d到成熟期,中型淀粉粒所占表面积百分比(6.90%~11.30%)小于大型淀粉粒(35.12%~37.57%)。可见,胚乳发育过程中,糯玉米胚乳淀粉粒表面积构成始终以小型淀粉粒为主;胚乳发育前期中型淀粉粒所占表面积百分比大于大型淀粉粒,而胚乳发育中后期大型淀粉粒所占表面积百分比大于中型淀粉粒。

2.4 糯玉米胚乳淀粉粒数目分布

由图3可知,糯玉米胚乳发育过程中,胚乳淀粉粒的数目分布一直为单峰曲线。随着籽粒发育,峰值对应的粒径呈减小趋势。

表3 糯玉米不同类型淀粉粒表面积百分比的变化

Table 3 Change of surface area percent of small, middle and large starch granules in waxy corn

授粉后天数 (d)	淀粉粒表面积百分比(%)		
	小型淀粉粒	中型淀粉粒	大型淀粉粒
10	72.85b	18.66a	8.48c
15	67.57c	18.85a	13.58b
20	52.86d	11.30b	35.86a
25	55.10d	8.92b	35.99a
30	54.77d	9.10b	36.13a
35	53.69d	8.75b	37.57a
40	57.98d	6.90b	35.12a
45	54.28d	8.26b	37.46a

同一列不同小写字母表示差异达显著水平($P<0.05$)。

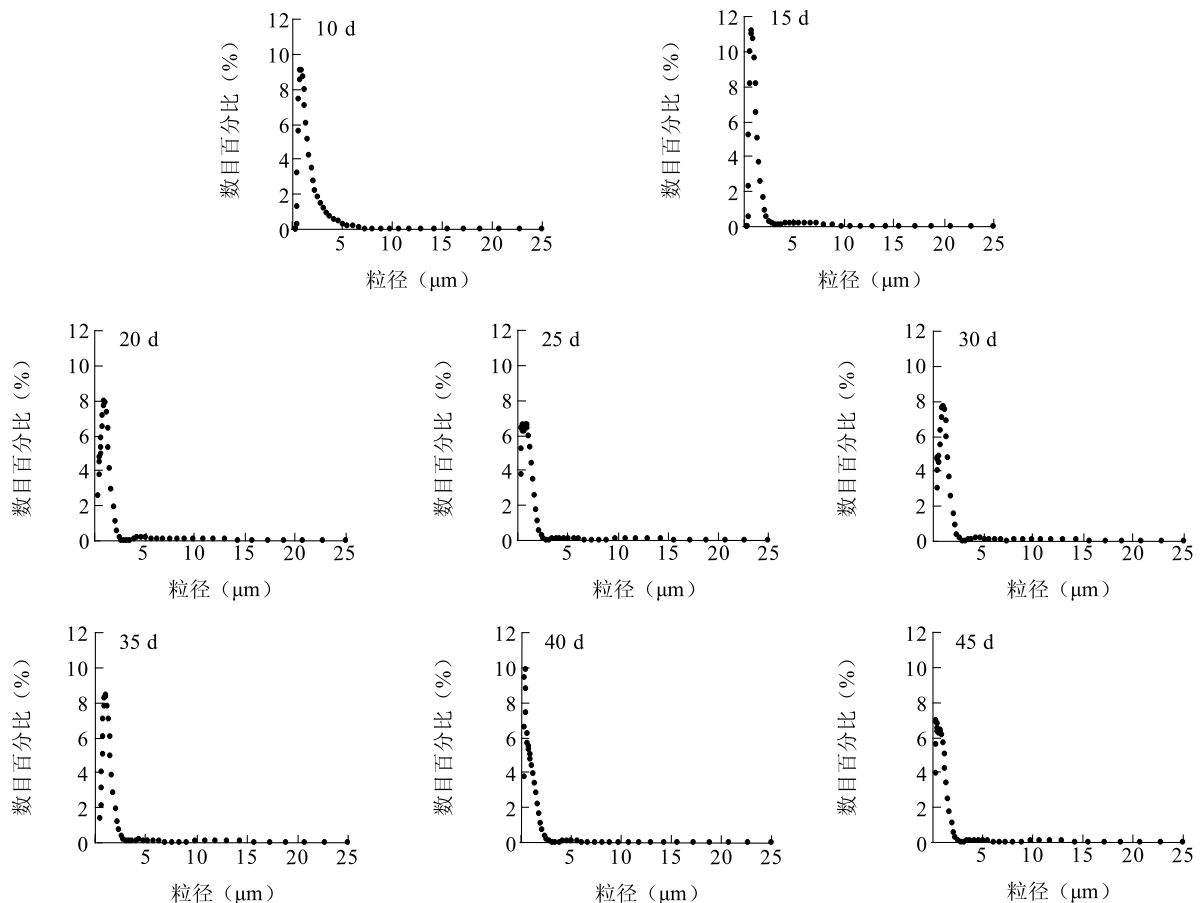


图3 糯玉米胚乳淀粉粒数目分布的变化

Fig.3 Change of starch granule number distribution in waxy maize endosperm

与授粉后 10 d 相比,授粉后 15 d 时小型和大型淀粉粒所占数目百分比显著增多,中型淀粉粒所占数目百分比显著减少;之后各类型淀粉粒所占数目百分比基本维持不变(表 4)。不同类型淀粉粒间比较,数目百分比表现为小型淀粉粒>中型淀粉粒>大型淀粉粒。可见,整个胚乳发育期间,糯玉米淀粉粒始终以小型淀粉粒为主,其次为中型淀粉粒,大型淀粉粒数目最少。

表 4 糯玉米不同类型淀粉粒数目百分比的变化

Table 4 Change of number percent of small, middle and large starch granules in waxy corn

授粉后天数 (d)	淀粉粒数目百分比(%)		
	小型淀粉粒	中型淀粉粒	大型淀粉粒
10	96.43b	3.50a	0.06b
15	98.28a	1.35b	0.37a
20	98.53a	0.85b	0.61a
25	98.92a	0.68b	0.44a
30	98.68a	0.78b	0.54a
35	98.72a	0.78b	0.50a
40	99.27a	0.42b	0.32a
45	98.97a	0.59b	0.44a

同一列不同小写字母表示差异达显著水平($P<0.05$)。

2.5 淀粉粒平均粒径与粒度分布的相关性

淀粉粒平均粒径与不同类型淀粉粒的体积、表面积和数目之间存在密切关系。具体表现为,平均粒径与大型淀粉粒的体积百分比($r=0.97^{**}$)、表面积百分比($r=0.97^{**}$)和数目百分比($r=0.67^{*}$)以及小型淀粉粒的数目百分比($r=0.89^{**}$)呈显著或极显著正相关关系,与小型淀粉粒体积百分比($r=-0.95^{**}$)和表面积百分比($r=-0.92^{**}$)以及中型淀粉粒的体积百分比($r=-0.99^{**}$)、表面积百分比($r=-0.98^{**}$)和数目百分比($r=-0.89^{**}$)则呈极显著负相关关系。

3 讨论

小麦淀粉粒可分为 A 型和 B 型 2 种^[9]。A 型淀粉粒呈盘状或透镜状,直径 10~35 μm ;B 型淀粉粒一般呈球形或多边形,直径 1~10 μm ^[18]。而关于玉米淀粉粒大小的分级尚没有明确的划分界限。张丽等^[19]以 2 μm 和 15 μm 为界限,将玉米淀粉粒划分成小型、中型和大型 3 类。Rubí 等^[20]将 ≥ 10

μm 的淀粉粒定为大淀粉粒,<10 μm 为小淀粉粒。Ji 等^[21]将玉米淀粉粒分为 5 组:<5 μm 、 $\geq 5 \mu\text{m}$ 且 <9 μm 、 $\geq 9 \mu\text{m}$ 且 <13 μm 、 $\geq 13 \mu\text{m}$ 且 <17 μm 、 $\geq 17 \mu\text{m}$ 。本试验中,采用激光衍射粒度分析仪测得的糯玉米成熟期淀粉粒体积分布为三峰曲线,参照 Park 等^[22]、Stoddard^[23]、Chojceki 等^[24]在小麦研究中以双峰曲线凹处为分界线划分淀粉粒的方法,将糯玉米淀粉粒分为小型(<3.519 μm)、中型(3.519~7.422 μm)和大型(>7.422 μm)。这与上述结果不同,可能与淀粉样品制备、粒径测量技术、软件计算方法、划分依据等不同有关^[20],但与本课题组在普通玉米上的研究结果^[17]一致。

玉米在授粉后 6 d 胚乳细胞开始分化,胚乳细胞出现淀粉体^[25];授粉后 9 d 才能在籽粒顶部的胚乳细胞中见到淀粉体^[26]。本试验从授粉后 10 d 开始研究淀粉粒的分布状况。荆彦平等^[25]拍摄的糯玉米胚乳显微结构图显示,授粉后 12 d 时淀粉体较小,18 d 时淀粉体的数量明显增多、体积明显增大。这与本试验结果一致,本试验结果表明授粉后 20 d 之前是糯玉米淀粉粒形成的关键时期。籽粒淀粉的生物合成是由腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AG-Pase)、淀粉合成酶(SS)、淀粉分支酶(SBE)和淀粉去分支酶(DBE)等多种酶协同作用,通过复杂的途径完成的^[5]。Zhang 等^[27]发现小麦淀粉粒粒度分布与淀粉合成酶活性变化及其基因表达有着密切关系。Peng 等^[28]研究发现,淀粉分支酶容易与小麦 A 型淀粉粒结合,不易与 B 型淀粉粒结合。Tynnelä 等^[29]发现大麦 *shx* 位点突变体中,淀粉合成酶 I 活性降低,A 型淀粉粒粒径减小,认为淀粉合成酶 I 影响大麦淀粉粒粒径大小。本试验中,糯玉米胚乳发育前期,小型和中型淀粉粒体积比显著降低,大型淀粉粒所占体积百分比显著增加;胚乳发育后期,粒径及各类型淀粉粒所占体积百分比变化不显著。前人研究发现,糯玉米籽粒可溶性淀粉合成酶(SSS)和 SBE 活性在授粉后 12 d^[30]或 20 d^[31]活性最高。可见,胚乳发育前期是糯玉米淀粉粒及粒度分布形成的关键时期,推测 SSS 和 SBE 与大淀粉粒形成有关,SSS 和 SBE 活性越高,大淀粉粒所占体积百分比越大,这与麦类作物上的研究结果^[28-29]一致。因此,可通过分子生物学手段或合理的栽培措施调整淀粉合成相关酶活性,以调控淀粉粒粒度分布,从而改良糯玉米淀粉的理化特性和应用品质。

参考文献:

- [1] 徐惠娟,陈彦云. 马铃薯原种萌发前后淀粉、还原糖含量及淀粉磷酸化酶活性的分析[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(9): 95-97.
- [2] 刘新红,党 斌,吴昆仑,等. 淀粉和蛋白质组成对裸大麦面条食用品质的影响[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(5): 205-209.
- [3] 刘得明,曹健生,解道斌,等. 7个淀粉型甘薯品种的主要经济特性[J]. 江苏农业科学, 2013, 41(8): 93-94.
- [4] 唐忠厚,李洪民,李 强,等. 基于近红外光谱技术预测甘薯块根淀粉与糖类物质含量[J]. 江苏农业学报, 2013, 29(6): 1260-1265.
- [5] TETLOW I J. Starch biosynthesis in developing seeds[J]. Seed Science Research, 2011, 21: 5-32.
- [6] GAGAN D S, AMRINDER S B, SUKHCHARN S, et al. Physicochemical, pasting, thermal and morphological characteristics of Indian water chestnut (*Trapa natans*) starch[J]. Starch, 2009, 61(1): 35-42.
- [7] WEI C, ZHANG J, CHEN Y, et al. Physicochemical properties and development of wheat large and small starch granules during endosperm development[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2010, 32(5): 905-916.
- [8] 银永安,齐军仓,李卫华,等. 小麦胚乳A、B型淀粉理化特性研究[J]. 中国农业科学, 2010, 43(11): 2372-2379.
- [9] AO Z H, JANE J L. Characterization and modeling of the A- and B-granule starches of wheat, triticale, and barley[J]. Carbohydrate Polymers, 2007, 67(1): 46-55.
- [10] GEERA B P, NELSON J E, SOUZA E, et al. Composition and properties of A- and B-type starch granules of wild-type, partial waxy, and waxy soft wheat[J]. Cereal Chemistry, 2006, 83(5): 551-557.
- [11] 陆大雷,郭换粉,董 策,等. 生长季节对糯玉米淀粉粒分布和热力学特性的影响[J]. 作物学报, 2010, 36(11): 1998-2003.
- [12] 印志同,薛 林,陈国清,等. 糯玉米育种概况及育种方法探讨[J]. 玉米科学, 2006, 14(2): 33-34, 39.
- [13] 陆大雷,郭换粉,董 策,等. 普通、甜、糯玉米果穗不同部位籽粒淀粉理化特性和颗粒分布差异[J]. 作物学报, 2011, 37(2): 331-338.
- [14] 陆大雷,郭换粉,陆卫平. 播期、品种和拔节期追氮量对糯玉米淀粉粒分布的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(2): 263-270.
- [15] PENG M, GAO M, ABDEL-AAL E S M, et al. Separation and characterization of A- and B-type starch granules in wheat endosperm[J]. Cereal Chemistry, 1999, 76(3): 375-379.
- [16] MALOUF R B, HOSENEY R C. Wheat hardness: I. A method to measure endosperm tensile strength using tablets made from wheat flour[J]. Cereal Chemistry, 1992, 69(2): 164-168.
- [17] 石德杨,张海艳,董树亭. 补充灌溉和施氮对玉米籽粒淀粉粒粒度分布的影响[J]. 中国农业科学, 2014, 47(4): 633-643.
- [18] EVERS A D, LINDLEY J. The particle-size distribution in wheat endosperm starch[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 1977, 28(1): 98-102.
- [19] 张 丽,张吉旺,刘 鹏,等. 不同淀粉含量玉米籽粒淀粉粒度分布特性[J]. 中国农业科学, 2011, 44(8): 1596-1602.
- [20] RUBÍ G U, EDITH A, ANA P B R, et al. Physicochemical and enzyme characterization of small and large starch granules isolated from two maize cultivars[J]. Cereal Chemistry, 2010, 87(1): 50-56.
- [21] JI Y, SEETHARAMAN K, WONG K L, et al. Thermal and structural properties of unusual starches from developmental corn lines[J]. Carbohydrate Polymers, 2003, 51(4): 439-450.
- [22] PARK S, WILSON J D, SEABOURN B W. Starch granule size distribution of hard red winter and hard red spring wheat: Its effects on mixing and breadmaking quality[J]. Journal of Cereal Science, 2009, 49(1): 98-105.
- [23] STODDARD F L. Survey of starch particle-size distribution in wheat and related species[J]. Cereal Chemistry, 1999, 76(1): 145-149.
- [24] CHOJECKI A J S, GALE M D, BAYLISS M W. The number and sizes of starch granules in the wheat endosperm, and their association with grain weight[J]. Annals of Botany, 1986, 58(6): 819-831.
- [25] 荆彦平,李栋梁,刘大同,等. 两个玉米品种胚乳发育的比较[J]. 玉米科学, 2014, 22(1): 79-85.
- [26] WANG Z, GU Y J, HIRASAWA T, et al. Comparison of caryopsis development between two rice varieties with remarkable difference in grain weights[J]. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(6): 698-710.
- [27] ZHANG C H, JIANG D, LIU F L, et al. Starch granules size distribution in superior and inferior grains of wheat is related to enzyme activities and their gene expressions during grain filling[J]. Journal of Cereal Science, 2010, 51(2): 226-233.
- [28] PENG M, GAO M, BÅGA M, et al. Starch-branching enzymes preferentially associated with A-type starch granules in wheat endosperm[J]. Plant Physiology, 2000, 124(1): 265-272.
- [29] TYYNELÄ J, STITT M, LÖNNEBORG A, et al. Metabolism of starch synthesis in developing grains of the *shx* shrunken mutant of barley (*Hordeum vulgare*) [J]. Plant Physiology, 1995, 93(1): 77-84.
- [30] 陈 江,王 燕,黄斌全,等. 不同类型玉米籽粒淀粉积累、相关酶活及基因表达差异分析[J]. 核农学报, 2012, 26(2): 217-230.
- [31] ZHANG H Y, DONG S T, GAO R Q, et al. Comparison of starch synthesis and related enzyme activities in developing grains among different types of maize[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2007, 33(1): 25-32.

(责任编辑:张震林)