

水稻籽粒中的淀粉合成关键酶及其与籽粒灌浆和稻米品质的关系

刘奇华* 蔡建 李天**

四川农业大学农学院, 四川雅安 625014

Key Starch Synthase in Rice Grain and Its Relation to Grain Filling and Rice Quality

LIU Qi-Hua*, CAI Jian, LI Tian**

College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Yaan, Sichuan 625014, China

提要 文章介绍水稻籽粒中淀粉合成关键酶及其在籽粒灌浆和制约稻米品质中的作用, 以及影响它们的外界环境因素的研究进展。

关键词 水稻; 淀粉; 酶; 籽粒灌浆; 稻米品质

水稻籽粒中的淀粉约占糙米重的 90%, 水稻籽粒的灌浆过程实际上是淀粉的生物合成和积累过程, 这一重要生理过程不仅关系到水稻最终的产量而且决定其品质。因此, 水稻籽粒淀粉的合成一直是国内外许多水稻研究的焦点之一。众多研究表明, 光合产物以蔗糖的形式从源器官叶输送到籽粒, 并经过一系列的酶促反应形成淀粉(Doehlert等1988; Kato 1995; Martin和Smith 1995; Yang等 2003)。水稻籽粒中的蔗糖先被蔗糖转化酶和蔗糖合成酶(sucrose synthetase, SuS)降解为葡萄糖、果糖和尿苷二磷酸葡萄糖(uridine diphosphate glucose, UDPG), 继而在己糖激酶、果糖激酶、磷酸葡萄糖变位酶的作用下, 转变成1-磷酸葡萄糖(glucose-1-phosphate)进入淀粉体, 然后在腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(adenosine diphosphate glucose pyrophosphorylase, ADPG-PPase)等酶的催化下形成腺苷二磷酸葡萄糖(adenosine diphosphate glucose, ADPG)供体, 最后在淀粉合成酶(starch synthetase, StS)、淀粉分支酶(starch branching enzyme, SBE)、淀粉去分支酶等酶的作用下合成直链淀粉和支链淀粉(徐军望等 2000; Ball等 1998)。Nakamura等(1989)研究指出, 水稻籽粒中参与淀粉合成的酶约有 33 种。在这些酶中, SuS、ADPG-PPase、StS 和 SBE 是淀粉合成的关键酶, 在水稻籽粒淀粉合成中占有至关重要的地位(程方民等 2001; 潘晓华等 1999; 王志琴等

2004; Nakamura和Yuki 1992; Perez等 1975)。本文重点阐述这4种酶在不同条件下的活性变化以及它们对籽粒灌浆和稻米品质的生理调控。

1 水稻籽粒中淀粉合成关键酶的特性

SuS、ADPG-PPase、StS 和 SBE 在水稻籽粒淀粉的合成中发挥各自独立、不可代替的生理功能。SuS 催化分解蔗糖生成 UDPG 和果糖(Kato 1995; Okita 1992)。ADPG-PPase 催化 1-磷酸葡萄糖转化为腺苷二磷酸葡萄糖(Stark等1992)。StS 催化 ADPG 中的葡萄糖分子转移到 α -1, 4-葡萄糖引物的非还原性末端, 形成直链淀粉(Keeling等 1993)。StS 在水稻籽粒中有 2 种形式: 一种位于淀粉体中是可溶的, 称可溶性淀粉合成酶(SSS), 另一种和淀粉粒结合, 称结合态淀粉合成酶(GBSS)。SSS 与 GBSS 的催化作用相同, 但 GBSS 必须在淀粉粒中才能发挥催化作用。研究表明, GBSS 也是籽粒淀粉合成代谢过程中的一个关键酶(Umemoto等 1995), 其活性大于 SSS, 因此 GBSS 对淀粉合成所起的作用超过 SSS (李天等 2005)。SBE 又称 Q 酶, 在淀粉合成中通过形成 α -1, 6 糖苷键, 从而形成分支的糖链(Mizuno等 1992)。

收稿 2006-08-01 修定 2006-11-23

资助 四川省教育厅重点研究项目(2004A023)。

*E-mail: lqhcj79@163.com

** 通讯作者 (E-mail: lghhlt@hotmail.com, Tel: 0835-2882080)。

SBE在水稻籽粒中以可溶性和淀粉颗粒结合型2种形态存在。2种形态的酶催化作用相同,但活性却明显不同。水稻籽粒中可溶性淀粉分支酶(SSBE)活性高于颗粒结合型淀粉分支酶(GBSBE),两者活性相差20~30倍(李天等2005)。但也有结果表明,在灌浆初期,籽粒中SSBE活性高于GBSBE;但开花后10~15 d直至成熟,GBSBE活性则高于SSBE(钟连进和程方民2003)。

在水稻籽粒中, SuS、ADPGPPase、StS和SBE的活性动态变化一致,即在开始灌浆时活性较低,随着灌浆的进行,活性提高,达到峰值后迅速下降(金正勋等2005;王志琴等2004;杨建昌等2001;钟连进和程方民2003)。但活性的高低和峰值出现的时间却因品种、粒位及酶的不同而异。一般灌浆速率高和籽粒充实好的品种,灌浆前期(花后3~12 d)弱势粒中的ADPG-PPase、SSS和SSBE活性高,峰值也高,达到最大灌浆速率时间早的品种,活性峰值出现的时间也早(杨建昌等2001)。在同一水稻品种中,灌浆前期强势粒中SuS、ADPG-PPase、SSS和SSBE的活性高于弱势粒,活性峰值出现的时间早于弱势粒,但在灌浆后期,弱势粒中上述酶的活性高于强势粒(黄锦文等2003;赵步洪等2006)。这些酶中,SuS活性峰出现的时间最早,其次为ADPG-PPase和SSS,SSBE最晚(赵步洪等2004)。

2 影响水稻籽粒淀粉合成关键酶活性的环境因子

2.1 温度

李天等(2006b)研究灌浆期高温影响籽粒中蔗糖降解酶活性的结果表明,高温(日均温度比自然温度高1.15℃)下SuS活性明显下降。程方民等(2001, 2003)分别测定20、25、30、35和40℃条件下的ADPG-PPase、SSS和SSBE活性变化的结果表明,SSBE活性对温度的反应比ADPG-PPase和SSS敏感。灌浆初期,高温(日均温度32℃)下籽粒中的SuS、ADPG-PPase、SSS和SSBE活性均不同程度地高于适温(日均温度22℃)下的,且活性峰出现的时间也提前;在灌浆中后期,高温下的籽粒中SuS、ADPG-PPase、SSS和SSBE活性则低于适温下的,而籽粒中GBSS活性几乎在整个灌浆期都明显低于适温下的。金正勋等(2005)也发现,ADPG-PPase和SSS的活性对温度影响的反映较SSBE迟钝,灌浆成熟期高温(24.5℃)

条件下的ADPG-PPase和SSS活性始终高于常温(21.3℃)条件下的活性,而SSBE活性则因灌浆时期不同对温度的反映也不同。陶龙兴等(2006)的研究表明,水稻灌浆期间持续高温(早播稻)比正常温度(晚播稻)条件下籽粒中SSBE活性峰值高,活性变化大,活性峰出现推迟。

2.2 光

弱光对水稻籽粒淀粉合成相关酶活性影响的研究还很少。据报道,水稻灌浆期处于弱光条件下(透光率为50%),籽粒中的SuS、SSS和GBSS活性下降,而籽粒中的SSBE和GBSBE活性升高(李天等2005, 2006a; Li等2006)。

2.3 激素

水稻开花后7~10 d,喷施低浓度($25 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$)脱落酸(abscisic acid, ABA),籽粒中SuS活性显著增加,而且弱势粒增加的幅度大于强势粒;喷施较高浓度($50 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$) ABA的籽粒中SuS活性降低,表明水稻灌浆期适当增加籽粒中ABA含量或ABA与赤霉素($\text{GA}_1 + \text{GA}_4$)的比值(< 0.9),有利于SuS活性的提高(王志琴等2004)。赵步洪等(2004)在水稻开花后7~10 d分别喷施浓度为 $10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的玉米素(zentin, Z)和ABA后,发现喷施Z,灌浆前中期(开花后12~24 d)的籽粒中ADPG-PPase、SSS和SSBE活性无明显变化,但在灌浆后期(开花后27~39 d)活性显著增加;喷施ABA后,灌浆前中期活性显著增加,灌浆后期显著降低。在水稻抽穗后9~13 d,对稻穗连续喷施 $20 \times 10^{-6} \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的ABA,水稻籽粒中ADPG-PPase、StS和SSBE活性明显升高;连续喷施氟草酮(ABA合成抑制剂)的籽粒中酶活性明显降低(陈新红等2005)。说明ABA在水稻籽粒ADPG-PPase、StS和SBE的活性调节中扮演重要角色。

2.4 栽培措施

水稻源库比的调节、土壤水分含量、施氮时期以及灌溉方式等栽培因素对水稻籽粒中SuS、ADPG-PPase、StS和SBE活性有不同方向和不同程度的影响。研究表明,水稻齐穗期间,将各叶片的长度去掉1/2,籽粒中SuS、ADPG-PPase、SSS和SSBE活性下降;在每穗各枝梗上间隔摘掉1个颖花,籽粒中各酶的活性则增加(王志琴等2004;杨建昌等2001)。陶龙兴等(2006)进一步研究表明,在水稻齐穗前10 d、齐穗期及齐穗后10 d,各剪掉剑叶、倒二叶、倒三叶长度的1/2,籽粒中SSBE活性降低,其中影响最大的

是抽穗后 10 d 的剪叶限源处理, 其次是抽穗期的剪叶处理, 抽穗前 10 d 的剪叶对籽粒 SSBE 活性的影响相对较小。水稻灌浆期, 将土壤水势控制在 -0.015 MPa 时, 籽粒中 SuS 活性显著增加; 当土壤水势保持在 -0.03 MPa 时, 籽粒中 SuS 活性则下降(王志琴等2004)。结实初期(花后5~10 d)的土壤水分亏缺(-60 kPa)有利于籽粒中 ADPG-PPase 和 GBSS 活性的提高, 但随着水分亏缺时间的延长, 酶的活性下降。结实期水分亏缺使 SSS 的活性峰明显降低, SSBE 的活性显著受到抑制(蔡一霞等2006)。王维等(2006)的研究则表明, 水稻结实期的水分胁迫(-40 ~ -30 kPa)可明显增加籽粒中 SuS 的活性, 诱导灌浆前期(花后10~25 d)籽粒中 ADPG-PPase、SSS 和 SBE 活性的上升, 使灌浆中后期(花后25~37 d)籽粒中这3种酶的活性下降幅度增大。杨建昌等(2001)研究表明, 水稻抽穗期施用氮素可提高籽粒中 ADPG-PPase、SSS 和 SSBE 活性。马均等(2005)的研究指出, 水稻分蘖期增施氮肥(按照 61.3 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ 施肥)有利于提高籽粒 SSS 的活性; 水稻生长后期施氮肥作为穗、粒肥(各按 30.7 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ 施肥)则可提高 ADPG-PPase 和 SSBE 的活性。但后期施氮过量(按 20 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ 施肥)反而会降低 ADPG-PPase、SSS 和 SSBE 的活性(王维等 2006)。水稻灌浆结实期进行轻干-湿交替灌溉(土壤干至土壤水势为 -25 kPa 时复水), 可增加籽粒 SuS、ADPG-PPase、SSS 和 SSBE 活性; 而重干-湿交替灌溉(土壤干至土壤水势为 -50 kPa 时复水)对籽粒中各酶活性的影响则相反(杨建昌等 2005)。

3 淀粉合成关键酶与籽粒灌浆及稻米品质的关系

3.1 对籽粒灌浆的调控 SuS对籽粒灌浆起着重要调节作用, 其活性是水稻库强的指标之一(Liang 等 2001; Wang 等 1993)。程方民等(2003)指出, 不同温度下籽粒中 SuS 活性差异与籽粒中淀粉含量间的关系较为密切, SuS 是水稻灌浆结实期温度对籽粒淀粉合成积累调控的重要位点之一。王志琴等(2004)的研究表明, SuS活性与水稻籽粒灌浆速率、谷粒充实率和粒重呈极显著正相关。李天等(2006a)通过遮荫试验发现, 在弱光条件下, 水稻籽粒淀粉积累速率与 SuS 活性呈显著正相关。杨建昌等(2005)的研究指出, 籽粒中 SuS 活性与

粒重呈显著正相关。

ADPG-PPase 是控制籽粒淀粉积累速率的关键酶(彭佶松等 1997)。水稻籽粒中 ADPG-PPase 活性与淀粉积累速率显著相关(李天等 2005; Nakamura 和 Yuki 1992; Umemoto 等 1994)。Preiss 等(1991)认为, ADPG-PPase 活性的大小不仅关系到淀粉合成速率, 而且决定最终淀粉合成量的多寡。杨建昌等(2001)和赵步洪等(2004)的研究显示, 水稻灌浆前期(花后3~12 d)籽粒中 ADPG-PPase 活性与籽粒灌浆速率、粒重、谷粒充实度、淀粉含量呈显著或极显著正相关; 灌浆中后期(花后15~39 d)的 ADPG-PPase 活性与籽粒灌浆速率呈显著或极显著负相关。王光明等(2004)报道, 籽粒充实率好的水稻群体, 其强、弱勢粒中的 ADPG-PPase 活性高于籽粒充实率低的水稻群体。马均等(2005)指出, 水稻灌浆中后期(开花15 d 以后)的 ADPG-PPase 活性与籽粒灌浆速率呈显著正相关。程方民等(2003)则指出, 不同温度下籽粒中 ADPG-PPase 的活性差异与淀粉积累速率变化间的联系并不密切。

Schaffer 和 Petreikov (1997)的研究指出, SSS 活性的大小与淀粉积累量相一致。近年来的研究表明, 水稻灌浆期籽粒中 SSS 的最高活性和平均活性与灌浆速率、粒重及谷粒充实率呈显著或极显著正相关(杨建昌等 2001; 赵步洪等 2006)。还有研究指出, 籽粒中 GBSS 活性与淀粉积累速率相关不显著, 而 SSS 活性与淀粉积累速率的相关性因水稻品种而异, 有的品种表现为显著正相关, 有的品种则无相关性表现(李天等 2005)。

SBE 不仅参与合成支链淀粉, 而且通过产生新的非还原末端产物作为 α -葡萄糖受体, 有利于 ADPG-PPase 和 StS 的催化反应, 提高淀粉的生物合成速率(Nakamura 和 Kawaguchi 1992; Yamanouchi 和 Nakamura 1992)。研究表明, 水稻籽粒中 SSBE 活性与淀粉积累速率显著相关(王维等 2006; Nakamura 和 Yuki 1992; Umemoto 等 1994), 而 GBSE 活性与淀粉积累速率相关不显著(李天等 2005)。水稻灌浆期, 籽粒 SSBE 的平均活性、最大活性与籽粒平均灌浆速率、最大灌浆速率、淀粉含量、粒重和充实率呈显著或极显著正相关, 而且与 ADPG-PPase 和 SSS 相比,

SSBE 与灌浆速率、粒重和谷粒充实率的相关值最大(杨建昌等 2001; 赵步洪等 2006)。由此说明, SSBE 可能是促进籽粒灌浆的主要贡献者之一。

3.2 对稻米品质的调控 胶稠度、碱化值、直链淀粉含量和味度值均是评价稻米蒸煮食味品质的理化指标。垩白率是衡量稻米外观品质的尺度之一。糙米率、精米率和整精米率均是衡量稻米加工品质的指标。杨建昌等(2005)的研究显示, 水稻籽粒中的 SuS、ADPG-PPase、SSS 活性与稻米垩白度呈极显著负相关; SSBE 活性与糙米率、精米率、整精米率呈极显著正相关, 与直链淀粉含量呈显著负相关。由此可见, 水稻籽粒中的 SuS、ADPG-PPase、StS、SBE 对稻米的蒸煮食味品质、外观品质及加工品质均有影响。

马均等(2005)的研究表明, 水稻籽粒灌浆中后期(开花 15 d 以后), ADPG-PPase 活性与直链淀粉、支链淀粉积累速率呈显著或极显著正相关。沈鹏等(2006)报道, 在籽粒灌浆过程中 ADPG-PPase 对稻米食味品质的形成起调控作用, 灌浆中、后期其活性高, 有利于形成蒸煮食味品质优良的稻米。ADPG-PPase 活性与稻米味度值的相关性达显著水平。

陈刚等(2006)和 Smith 等(1995)认为, GBSS 与直链淀粉的合成关系密切。Wang 等(1995)的研究显示, 水稻籽粒中的表观直链淀粉含量随 GBSS 基因的拷贝数增加而线性增加。程方民等(2003)的研究表明, 不同温度下水稻籽粒中的直链淀粉占总淀粉比率间的差异与 GBSS 活性变化间的关系非常密切, GBSS 是控制温度影响水稻籽粒中直链淀粉占总淀粉比率的关键酶。钟连进和程方民(2003)观察到, 籽粒中较高的 GBSS 活性有利于直链淀粉的形成与积累。蔡一霞等(2006)研究表明, 籽粒中 GBSS 的最大活性与直链淀粉含量呈极显著正相关。Fontaine 等(1993)报道, SSS 对籽粒中直链淀粉与支链淀粉的比率也有一定的影响。赵步洪等(2004)的研究进一步表明, 水稻灌浆前期(花后 3~12 d), SSS 活性与胶稠度和碱化值呈显著负相关, 与直链淀粉含量呈显著正相关; 灌浆中后期(花后 15~39 d)的 SSS 活性与胶稠度和碱化值呈显著正相关, 与直链淀粉含量呈显著负相关。沈鹏等(2006)的研究表明, 水稻抽穗

18~30 d 的籽粒 SSS 活性与直链淀粉、支链淀粉含量呈极显著负相关和显著正相关。马均等(2005)研究不同施氮时期对水稻籽粒淀粉积累及相关酶活性影响的结果表明, 灌浆期籽粒中 SSS 平均活性与直链淀粉、支链淀粉的积累速率呈极显著正相关。总之, StS 对稻米蒸煮食味品质的调控作用是重要的。

Mizuno 等(1992)认为, SBE 是影响水稻籽粒淀粉组成与结构的关键酶。李天等(2005)认为, 水稻灌浆期遮光(透光率 50%), 籽粒中 SSBE 和 GBSBE 活性的升高是直链淀粉占淀粉总量比率减少的重要原因。程方民等(2003)则认为, 水稻籽粒中直链淀粉占总淀粉比率的变化与 SSBE 活性间无明显关系, SBE 虽然能直接催化淀粉分子中分支链的形成, 但可能主要是影响支链淀粉的精细构造, 而不是直链淀粉占总淀粉的比率。因此, 水稻籽粒中 SBE 活性变化与直链淀粉含量的关系还有待探讨。赵步洪等(2004)的研究表明, 水稻灌浆后期(花后 27~39 d)籽粒中 SSBE 活性与胶稠度和碱化值呈显著或极显著正相关。水稻灌浆中、后期(抽穗后 24~30 d)籽粒中 SSBE 活性高, 有利于稻米蒸煮食味品质的提高(沈鹏等 2006)。稻米垩白的形成主要是由包括 SSBE 在内的酶的活性降低引起的(李太贵等 1997), 水稻籽粒中 SSBE 活性与稻米的垩白度呈显著负相关(杨建昌等 2005)。这些研究充分说明, 水稻籽粒中的 SBE 对稻米蒸煮食味品质和外观品质都有影响。

4 结语

近年来, 随着对水稻籽粒淀粉合成相关酶研究的进一步深入, 人们对其中一些关键酶在不同条件下的活性变化及其主要调控功能有了初步了解, 特别是能够掌握某些关键酶对水稻籽粒灌浆及稻米品质的调控作用, 这样就可以通过育种、栽培措施或化学调控等手段来调节它们的活性, 促进籽粒灌浆、改善稻米品质, 这对于指导今后的农业生产是有现实意义的。

在水稻生产中, 水稻的生长很容易受外界环境的影响, 其籽粒中酶的活性对环境的变化更是敏感。外界因子的变化很复杂, 有时甚至难以预测, 前人的研究大都集中于单个因素对淀粉合成关键酶的影响, 因此结果有一定的局限性。目

前, 对于水稻籽粒淀粉合成相关酶的研究虽已取得可喜的进展, 但仍有很多问题还不清楚, 我们认为以下几个方面应着力加强研究: (1) 多个环境因子对水稻籽粒淀粉合成关键酶活性的综合影响; (2) 水稻籽粒中, 哪些酶对淀粉的精细构造最有影响作用? ADPG-PPase 是否影响直链淀粉的精细构造(沈鹏等2006)? (3) 某些环境因素对淀粉合成关键酶活性的影响已较清楚, 但其影响机制尚不清楚。这些都需要深入探讨。

参考文献

- 蔡一霞, 王维, 张祖建, 朱庆森, 杨建昌(2006). 结实期水分亏缺对反义 *Rx* 基因转化系水稻籽粒淀粉合成关键酶活性及淀粉累积的影响. 作物学报, 32 (3): 330~338
- 陈刚, 王忠, 刘巧泉, 熊飞, 顾蕴洁, 顾国俊(2006). 转反义 *Rx* 基因水稻颖果中与淀粉合成和积累相关酶活性的变化. 植物生理与分子生物学学报, 32 (2): 209~216
- 陈新红, 刘凯, 奚岭林, 王志琴, 杨建昌(2005). 土壤水分与氮素对水稻地上部器官脱落酸和细胞分裂素含量的影响. 作物学报, 31 (11): 1406~1414
- 程方民, 蒋德安, 吴平, 石春海(2001). 早籼稻籽粒灌浆过程中淀粉合成酶的变化及温度效应特征. 作物学报, 27 (2): 201~206
- 程方民, 钟连进, 孙宗修(2003). 灌浆结实期温度对早籼水稻籽粒淀粉合成代谢的影响. 中国农业科学, 36 (5): 492~501
- 黄锦文, 梁义元, 梁康迳, 林文雄(2003). 不同类型水稻籽粒灌浆的生理生化特性研究. 中国生态农业学报, 11 (1): 10~13
- 金正勋, 杨静, 钱春荣, 刘海英, 金学泳, 秋太权(2005). 灌浆成熟期温度对水稻籽粒淀粉合成关键酶活性及品质的影响. 中国水稻科学, 19 (4): 377~380
- 李太贵, 沈波, 陈能, 罗玉坤(1997). Q酶在水稻籽粒蛋白形成中作用的研究. 作物学报, 23 (3): 338~344
- 李天, 大杉立, 山岸徹, 佐佐木治人(2005a). 灌浆结实期弱光对水稻籽粒淀粉积累及相关酶活性的影响. 中国水稻科学, 19 (6): 545~550
- 李天, 大杉立, 山岸徹, 佐佐木治人(2006a). 灌浆结实期弱光对水稻籽粒蔗糖及其降解酶活性的影响. 作物学报, 32 (6): 943~945
- 李天, 刘奇华, 大杉立, 山岸徹, 佐佐木治人(2006b). 灌浆结实期高温对水稻籽粒蔗糖及降解酶活性的影响. 中国水稻科学, 20 (6): 626~630
- 马均, 明东风, 马文波, 许凤英(2005). 不同施氮时期对水稻淀粉积累及淀粉合成相关酶类活性变化的研究. 中国农业科学, 38 (2): 290~296
- 潘晓华, 李木英, 曹黎明, 刘水英(1999). 水稻发育胚乳中淀粉的积累及淀粉合成的酶活性变化. 江西农业大学学报, 21 (4): 456~462
- 彭估松, 郑志仁, 刘涤, 胡之璧(1997). 淀粉的生物合成及其关键酶. 植物生理学通讯, 33 (4): 297~303
- 沈鹏, 金正勋, 罗秋香, 金学泳, 孙艳丽(2006). 水稻灌浆过程中籽粒淀粉合成关键酶活性与蒸煮食味品质的关系. 中国水稻科学, 20 (1): 58~64
- 陶龙兴, 王熹, 廖西元, 沈波, 谈惠娟, 黄世文(2006). 灌浆期气温与源库强度对稻米品质的影响及其生理分析. 应用生态学报, 17 (4): 647~652
- 王光明, 曾雪嘉, 徐海波(2004). 水稻灌浆初期籽粒生理活性对结实率的影响. 西南农业大学学报, 26 (4): 393~396
- 王维, 蔡一霞, 蔡昆争, 张建华, 杨建昌, 朱庆森(2006). 水分胁迫对贪青水稻籽粒充实及其淀粉合成关键酶活性的影响. 作物学报, 32 (7): 972~979
- 王志琴, 叶玉秀, 杨建昌, 袁莉民, 王学明, 朱庆森(2004). 水稻灌浆期籽粒中蔗糖合成酶活性的变化与调节. 作物学报, 30 (7): 634~643
- 徐军望, 李旭刚, 朱祯(2000). 基因工程改良稻米品质. 生物技术通报, 1: 11~19
- 杨建昌, 彭少兵, 顾世梁, Visperas RM, 朱庆森(2001). 水稻灌浆期籽粒中3个与淀粉合成有关的酶活性变化. 作物学报, 27 (2): 157~164
- 杨建昌, 袁莉民, 唐成, 王志琴, 刘立军, 朱庆森(2005). 结实期干湿交替灌溉对稻米品质及籽粒中一些酶活性的影响. 作物学报, 31 (8): 1052~1057
- 赵步洪, 王朋, 张洪熙, 朱庆森, 杨建昌(2006). 两系杂交稻扬两优6号源库特征与结实特性的分析. 中国水稻科学, 20 (1): 65~72
- 赵步洪, 张文杰, 常二华, 王志琴, 杨建昌(2004). 水稻灌浆期籽粒中淀粉合成关键酶的活性变化及其与灌浆速率和蒸煮品质的关系. 中国农业科学, 37 (8): 1123~1129
- 钟连进, 程方民(2003). 水稻籽粒灌浆过程直链淀粉的积累及其相关酶的品种类型间差异. 作物学报, 29 (3): 452~456
- Ball SG, van de Wal MHB, Visser RGF (1998). Progress in understanding the biosynthesis of amylose. Trends Plant Sci, 3 (12): 462~467
- Doehlert DC, Kuo TM, Felker FC (1988). Enzymes of sucrose and hexose metabolism in developing kernels of two inbreds of maize. Plant Physiol, 86: 1013~1019
- Fontaine T, D'Hulst C, Maddelein ML, Routier F, Pépin TM, Decq A, Wieruszkeski JM, Delrue B, Van den Koornhuysse N, Bossu JP et al (1993). Toward an understanding of the biogenesis of the starch granule: evidence that chlamydomonas soluble starch synthase II controls the synthesis of intermediate size glucans of amylopectin. J Biol Chem, 268 (22): 16223~16230
- Kato T (1995). Change of sucrose synthase activity in developing endosperm of rice cultivars. Crop Sci, 35: 827~831
- Keeling PL, Bacon PJ, Holt DC (1993). Elevated temperature reduces starch deposition in wheat endosperm by reducing the activity of soluble starch synthase. Planta, 191: 342~348
- Li T, Ohsugi R, Yamagishi T, Sasaki H (2006). Effects of weak light on starch accumulation and starch synthesis enzymes in rice at the grain filling stage. Rice Sci, 13 (1): 51~58
- Liang JS, Zhang JH, Cao XZ (2001). Grain sink strength may be related to the poor grain filling of indica-japonica (*Oryza sativa*) hybrids. Physiol Plant, 112: 470~477
- Martin C, Smith AM (1995). Starch biosynthesis. Plant Cell, 7: 971~985

- Mizuno K, Kimura K, Arai Y, Kawasaki T, Shimada H, Baba T (1992). Starch branching enzymes from immature rice seeds. *J Biochem*, 112: 643~651
- Nakamura Y, Kawaguchi K (1992). Multiple forms of ADP-glucose pyrophosphorylase of rice endosperm. *Physiol Plant*, 84: 336~342
- Nakamura Y, Yuki K (1992). Changes in enzyme activities associated with carbohydrate metabolism during development of rice endosperm. *Plant Sci*, 82: 15~20
- Nakamura Y, Yuki K, Park SY, Ohya T (1989). Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains. *Plant Cell Physiol*, 30: 833~839
- Okita TW (1992). Is there an alternative pathway for starch synthesis? *Plant Physiol*, 100: 560~564
- Perez CM, Perdon AA, Resurreccion AP, Villareal RM, Juliano BO (1975). Enzymes of carbohydrate metabolism in the developing rice grain. *Plant Physiol*, 56: 579~583
- Preiss J, Ball K, Smith-White B, Iglesias A, Kakefuda G, Li L (1991). Starch biosynthesis and its regulation. *Biochem Soc Trans*, 19: 539~547
- Schaffer AA, Petreikov M (1997). Sucrose-to-starch metabolism in tomato fruit undergoing transient starch accumulation. *Plant Physiol*, 113: 739~746
- Smith AM, Denyer K, Martin CR (1995). What controls the amount and structure of starch in storage organs? *Plant Physiol*, 107: 673~677
- Stark DM, Timmerman KP, Barry GF, Preiss J, Kishpre GM (1992). Regulation of the amount of starch in plant tissues by ADP glucose pyrophosphorylase. *Science*, 258: 287~292
- Umemoto T, Nakamura Y, Ishikura N (1994). Effect of grain location on the panicle on activities involved in starch synthesis in rice endosperm. *Phytochemistry*, 36: 843~847
- Umemoto T, Nakamura Y, Ishikura N (1995). Activity of starch synthase and the amylose content in rice endosperm. *Phytochemistry*, 40 (6): 1613~1616
- Wang F, Sanz A, Brenner ML, Smith A (1993). Sucrose synthase, starch accumulation, and tomato fruit sink strength. *Plant Physiol*, 101: 321~327
- Wang ZY, Zheng FQ, Shen GZ, Gao JP, Snustad DP, Li MG, Zhang JL, Hong MM (1995). The amylose content in rice endosperm is related to the post-transcriptional regulation of the waxy gene. *Plant J*, 7 (4): 613~622
- Yamanouchi H, Nakamura Y (1992). Organ specificity of isoforms of starch branching enzyme (Q-enzyme) in rice. *Plant Cell Physiol*, 33: 985~991
- Yang JC, Zhang JH, Wang ZQ, Zhu QS, Liu LJ (2003). Activities of enzymes involved in sucrose-to-starch metabolism in rice grains subjected to water stress during filling. *Field Crops Res*, 81: 69~81