

不同直链淀粉含量水稻籽粒淀粉积累及其 相关酶的活性变化研究*

郭连安, 胡运高, 杨国涛, 鄢圣敏, 易 军
(西南科技大学 水稻研究所, 四川 绵阳 621010)

摘要:以 4 个不同直链淀粉(AC)含量水稻品种为研究材料,研究籽粒淀粉积累规律及其相关酶的活性变化,并分析了两者之间的相关性.结果表明直链淀粉积累速率、支链淀粉积累速率、颗粒结合型淀粉合成酶(GBSS)和可溶性淀粉合成酶(SSS)活性均呈单峰曲线变化.所有水稻品种直链淀粉含量在花后 5~15 d 增幅最大;支链淀粉含量在花后 5~20 d 有一个极显著增加的过程,B6 优 4761 增幅最大.Logistic 方程拟合淀粉积累过程发现,直链淀粉积累量的高低主要取决于最大积累速率的高低,而最大积累速率出现的早晚和活跃积累天数的长短决定了支链淀粉积累量的高低.高 AC 含量品种非优 188 直链淀粉积累量、积累速率及 GBSS 活性最大值显著大于其它水稻品种;糯稻品种成糯 88 在花后 15 d 的支链淀粉积累量和积累速率最大,但其籽粒 SSS 活性较低.灌浆后期,高 AC 含量品种非优 188 的籽粒千粒重明显大于其余水稻品种.相关分析表明,所有水稻品种籽粒淀粉积累速率均与 GBSS、SSS 活性呈正相关,说明籽粒淀粉积累量的高低还受到 GBSS 和 SSS 活性的影响.

关键词:水稻;直链淀粉;籽粒淀粉;颗粒结合型淀粉合成酶;可溶性淀粉合成酶

中图分类号:S 511 **文献标志码:**A **文章编号:**0258-7971(2014)06-0942-08

稻米是制作米粉的主要原料,稻米品质直接影响米粉的质量.淀粉是稻米中的主要储藏物质,淀粉约占糙米重的 90%.淀粉由直链淀粉(AC)和支链淀粉组成,其中直链淀粉含量是衡量米粉质量的一个重要指标.直链淀粉含量高的稻米制成的米粉密度大,口感较硬,食用品质差,而直链淀粉含量过低,制成的米粉黏性较强,米粉制作过程中容易并条,韧性差,易断条^[1].张兆丽等^[2]研究发现,大米直链淀粉含量及其糊化黏度与米粉的硬度及凝胶性具有显著的正相关性.而且,从稻米的直链淀粉含量来看,籼米比粳米和糯米更适合制作米粉.因此,研究水稻籽粒淀粉积累规律对于选育直链淀粉含量适合制作米粉的籼稻品种具有重要的意义.

水稻籽粒淀粉的合成是一个复杂的过程,水稻源器官制造的光合产物以蔗糖的形式运输到籽粒,在一些酶促作用下形成淀粉.淀粉合成酶(SS)是控

制不同类型淀粉合成的关键酶,它是一类葡萄糖转移酶,通过将腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG)的葡萄糖基转移到 α -1,4 葡萄糖链的非还原末端从而催化淀粉的形成.依据其在淀粉体中的存在状态,可分成颗粒结合型淀粉合成酶(GBSS)和可溶性淀粉合成酶(SSS)^[3].GBSS 受第 6 号染色体上 Wx 基因位点控制^[4-5],是水稻直链淀粉合成的关键酶^[6].SSS 是另一大类的淀粉合成酶,包括 GBSS 以外的所有的淀粉合成酶,其同工型很多,根据其氨基酸序列可将这些同工型分为 3 类:SS I、SS II 和 SS III^[7],SSS 主要参与了支链淀粉的合成^[8].

本试验用 Logistic 方程对 4 个不同直链淀粉含量水稻籽粒淀粉组分的积累过程进行了拟合,旨在探讨 4 种类型水稻籽粒淀粉组分积累及淀粉合成的酶学机理等方面的差异与联系,为选育不同淀粉含量水稻品种和研究水稻不同类型淀粉的合成积

* 收稿日期:2014-07-07

基金项目:国家科技支持计划(12zgc007);四川省科技厅项目(12zs2107).

作者简介:郭连安(1987-),男,四川人,硕士生,主要从事水稻遗传育种研究.

通信作者:胡运高(1963-),男,四川人,研究员,主要从事水稻遗传育种研究.E-mail:swust.ri@163.com.

累及合理调控提供理论依据。

1 材料与方

1.1 供试材料 试验于2012年在西南科技大学农园试验基地进行。供试水稻品种4个,分别为成糯88(糯稻品种)、B6优4761(籼稻低AC品种,直链淀粉质量分数为15.12%)、冈优725(籼稻中AC品种,直链淀粉质量分数为20.89%)和菲优188(籼稻高AC品种,直链淀粉质量分数为26.75%),均由西南科技大学水稻研究所提供。试验采用随机区组设计,小区行长10 m,5行区,3次重复。试验田前作空闲,土质沙壤,肥力中上,土壤养分质量比为全N 1.78 g/kg,速效N 90.3 mg/kg,速效P 34.3 mg/kg,速效K 86.2 mg/kg。试验材料于4月3日播种,5月8日移栽,其它田间管理同常规栽培管理。

1.2 样品采集 于水稻抽穗期选取生长整齐一致、同日抽穗的植株,挂上纸牌并标记开花日期。自开花后5 d起,每隔5 d取1次样,直到第35天止,共7次。每次于上午9:00—9:30取标记穗,采同时抽穗的稻穗10穗/材料,一部分放入10 mL的离心管中,先立即进行液氮冷冻处理,然后放入-80℃冰箱中保存,待样品全部采集完成后进行酶活性的测定;另一部分采回后立即在105℃下杀青,然后在60℃下烘干至恒重,用于淀粉含量的测定。

1.3 淀粉含量的测定 采用双波长比色法测定籽粒总淀粉含量^[9];直链淀粉(AC)含量采用比色法测定^[10];总淀粉含量与直链淀粉含量之差即为支链淀粉含量。

1.4 籽粒淀粉组分积累分析 参照朱庆森等^[11]的方法,采用Logistic方程 $W = a / (1 + be^{-kt})$ 建立籽

粒淀粉组分动态方程,其中抽穗后天数(t)是自变量,粒重(W)为因变量,方程中 a 为终值量, b 是初值参数, k 是生长速率参数。还可得出下列积累特征参数,最大积累速率 $R_{\max} = ak/4$,达到最大积累速率的天数 $T_{\max G} = \ln b/k$,活跃积累期 $D = 6/k$ 。继续对Logistic方程一阶求导,得灌浆速率方程 $V(t) = abke^{-kt} / (1 + be^{-kt})$ 。

1.5 淀粉合成酶活测定 测定方法参照 Nakamura^[12],以吸光度每1 min增加0.01为酶的1个活性单位,重复3次。

1.6 数据分析 采用Excel 2003, SPSS 17.0, DPS7.05和Origin8.5.1进行数据整理及分析。

2 结果与分析

2.1 籽粒淀粉含量的变化

2.1.1 直链淀粉含量 水稻开花后,各品种直链淀粉含量均呈增加的趋势(表1)且品种之间差异较大,高AC品种菲优188直链淀粉含量最高,糯稻品种成糯88含量最低。各水稻品种在花后5~15 d,直链淀粉含量均大幅度增加,分别达到最终含量的74.03%(成糯88)、86.36%(B6优4761)、83.37%(冈优725)、75.03%(菲优188),且每5 d的含量增长均达到极显著水平,增长幅度从高到底分别为:成糯88(1118.18%)>冈优725(406.05%)>菲优188(319.47%)>B6优4761(283.65%),其中糯稻直链淀粉增幅远大于其它类型品种。在开花15 d以后,水稻品种直链淀粉含量增幅较小,在花后30~35 d,所有品种直链淀粉增加量均没有达到极显著水平。

表1 不同类型水稻品种花后籽粒直链淀粉质量分数

Tab.1 The grain amylose content after flowering in different type rice

w/%

花后时间/d	成糯88	B6优4761	冈优725	菲优188
5	0.11±0.02Ff	3.12±0.23Ef	3.14±0.16Ee	4.78±0.05Ef
10	0.83±0.01Ee	8.29±0.09De	10.88±1.10Dd	11.93±0.81De
15	1.34±0.04Dd	11.97±0.31Cd	15.89±0.90Cc	20.07±0.91Cc
20	1.55±0.02Cc	12.72±0.45BCc	17.14±0.12Bb	23.38±0.25Bc
25	1.71±0.03Bb	13.11±0.21ABbc	18.51±0.48ABa	24.55±0.07Bb
30	1.82±0.03Aa	13.65±0.17Aab	18.87±0.43Aa	26.13±0.23Aa
35	1.81±0.07Aa	13.86±0.04Aa	19.06±0.54Aa	26.75±0.61Aa

相同列标以不同字母的数值分别在1%和5%水平差异显著,下同。

2.1.2 支链淀粉含量 由表 2 可知,与直链淀粉含量不同,参试水稻品种在花后支链淀粉含量差异较小,糯稻品种成糯 88 支链淀粉含量最高,高 AC 含量品种菲优 188 含量最低.在花后 5~20 d,各水稻品种支链淀粉含量均有一个极显著增加的过程,增幅较大,从高到底排列为 B6 优 4761 (158.36%) > 成糯 88 (158.35%) > 菲优 188 (124.47%) > 冈优 725 (118.21%).在开花 20 d 以后,所有水稻品种支链淀粉含量增幅较小,在花后 30~35 d,除成糯 88 和菲优 188 外,其余品种支链淀粉增加量均达到显著水平.

2.2 籽粒淀粉积累量变化规律

2.2.1 直链淀粉积累 参试品种籽粒直链淀粉积累量随花后天数增加的“S 型”生长曲线,可以用 Logistic 模型 $W = a / (1 + be^{-kx})$ 进行模拟(图 1).表 3 为参试品种直链淀粉积累参数,可知参试品种籽粒

直链淀粉积累的 Logistic 模拟方程的拟合度 (R^2) 均高于 0.95,表明各品种的 Logistic 方程拟合曲线对籽粒直链淀粉的积累有较好的预测性.高 AC 品种菲优 188 直链淀粉的 $T_{\max C}$ 、 R_{\max} 和 D 值都大于其它品种,表明其最大积累速率出现时间晚,最大积累速率大,活跃积累天数长,使其直链淀粉积累量较高;而糯稻品种成糯 88 虽然直链淀粉最大积累速率出现的时间晚和活跃积累期也较长,但由于其最大积累速率最低,使其直链淀粉积累量低于其它 3 个水稻品种.低 AC 品种 B6 优 4761 和中 AC 品种冈优 725 直链淀粉尽管最大积累速率出现时间早以及活跃积累天数都较短,但因其最大积累速率较大,故其直链淀粉积累量介于糯稻和高 AC 品种之间.可见,直链淀粉积累量的高低主要由最大积累速率的高低决定.

表 2 不同类型水稻品种花后籽粒支链淀粉质量分数

Tab.2 The grain amylopectin content after flowering in different type rice

花后时间/d	成糯 88	B6 优 4761	冈优 725	菲优 188
5	22.21±0.18Ff	19.43±0.52Fg	19.39±1.02Fg	20.23±0.64Ff
10	28.72±0.88Ee	27.23±0.18Ef	27.10±0.33Ef	29.57±0.67Ee
15	39.31±0.73Dd	39.53±1.42De	35.10±0.61De	40.38±0.12Dd
20	57.38±1.10Cc	50.20±1.59Cd	42.31±0.32Cd	45.41±1.15Cc
25	63.55±0.55Bb	54.99±0.15Bc	44.52±0.61Bc	46.74±0.61BCb
30	65.64±0.47Aa	57.51±0.45Ab	46.43±0.69Ab	47.77±0.90ABab
35	66.30±0.67Aa	59.46±0.64Aa	47.58±0.49Aa	48.68±0.05Aa

2.2.2 支链淀粉积累 由表 4 可以看出用 Logistic 方程可以很好地模型拟合参试品种籽粒支链淀粉积累 ($R^2 > 0.94$).4 个水稻品种在花后 15 d 以前,支链淀粉积累量没有明显差异,在花后 15 d 后,差异逐渐变大,糯稻品种成糯 88 和低 AC 品种 B6 优 4761 支链淀粉积累量明显高于中 AC 品种冈优 725 和高 AC 品种菲优 188(图 2).糯稻品种成糯 88 支链淀粉 $T_{\max C}$ 和 D 值最大,说明其最大积累速率出现的时间晚,活跃积累天数长,导致支链淀粉积累量高于非糯品种.菲优 188 尽管最大积累速率较大,但因最大积累速率出现的时间早和活跃积累天数短,使其支链淀粉积累量低于其它类型水稻品种.由此看出,最大积累速率出现的时间早晚和活跃积累天数的长短决定了支链淀粉积累量的高低.

表 3 不同类型水稻品种籽粒直链淀粉积累参数

Tab.3 The accumulation parameters of grain amylase in different type rice

积累参数	成糯 88	B6 优 4761	冈优 725	菲优 188
a	0.45	3.84	4.98	7.32
b	32.93	20.08	22.73	18.74
k	0.32	0.35	0.33	0.27
$T_{\max C}$	10.9	8.6	9.5	10.9
R_{\max}	0.036	0.336	0.411	0.494
D	18.8	17.1	18.2	22.2
R^2	0.983	0.993	0.990	0.993

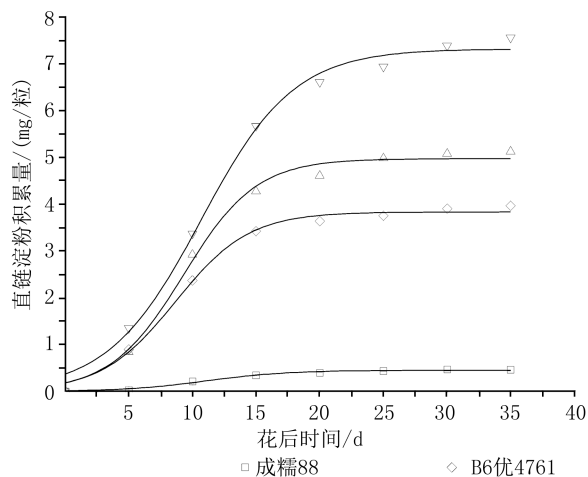


图1 不同类型水稻品种花后籽粒直链淀粉积累量拟合曲线

Fig.1 The fitted curve of grain amylose accumulation after flowering in different type rice

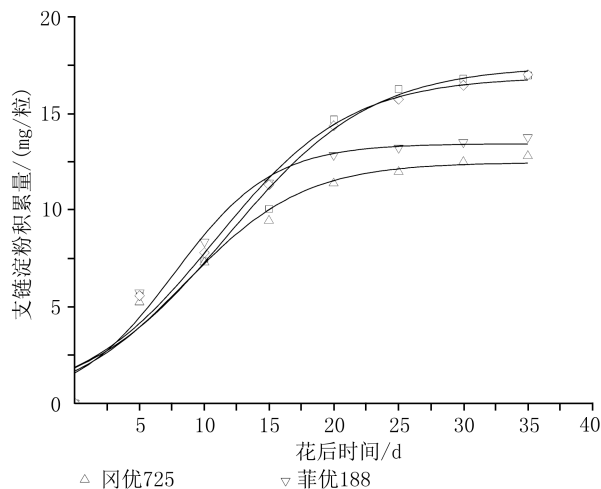


图2 不同类型水稻品种花后籽粒支链淀粉积累量拟合曲线

Fig.2 The fitted curve of amylopectin accumulation after flowering in different type rice

表4 不同类型水稻品种籽粒支链淀粉积累参数

Tab.4 The accumulation parameters of grain amylopectin in different type rice

积累参数	成糯88	B6优4761	冈优725	菲优188
a	17.47	16.89	12.47	13.44
b	8.47	8.09	6.46	7.55
k	0.18	0.19	0.22	0.26
T_{maxC}	11.9	11.0	8.5	7.8
R_{max}	0.786	0.802	0.686	0.874
D	33.3	31.6	27.3	23.1
R^2	0.959	0.969	0.95	0.963

2.3 籽粒淀粉积累速率变化

2.3.1 直链淀粉 水稻扬花授粉后,4个参试品种籽粒直链积累速率随灌浆过程推进也是呈先升高后降低的单峰曲线变化(图3).直链淀粉最大积累速率在花后10 d达到峰值,由大到小分别为:菲优188[0.949 mg/(粒·d)],冈优725[0.411 mg/(粒·d)],B6优4761[0.336 mg/(粒·d)]和成糯88[0.036 mg/(粒·d)].高AC品种菲优188的直链淀粉积累速率一直处于较高水平,糯稻成糯88则一直处于较低水平,这与直链淀粉积累量的高低一致,说明水稻籽粒直链淀粉积累量受积累速率的影响.

2.3.2 支链淀粉 参试品种支链淀粉积累速率曲线与直链淀粉积累速率曲线相似,也呈单峰的变化趋势(图4).菲优188支链淀粉最大积累速率[0.874 mg/(粒·d)]高于其它类型水稻品种,但其最大积累速率出现的时间早,后期积累速率下降快,使其活跃积累天数短,支链淀粉积累量明显低于其它水稻品种;成糯88的支链淀粉最大积累速率较低[0.786 mg/(粒·d)],但最大积累速率出现的时间较晚,后期积累速率下降慢,最终导致其支链淀粉积累量高.4个水稻品种中,冈优725支链淀粉最大积累速率最低[0.686 mg/(粒·d)].

2.4 灌浆过程中籽粒千粒重变化 不同类型水稻品种的籽粒千粒重在花后均表现为上升趋势(图5).在花后0~17 d,4个类型水稻品种的千粒重变化没有明显差异.但在花后17~35 d,糯稻品种成糯88的籽粒千粒重变化呈先剧烈上升再下降最后又缓慢上升的趋势,其千粒重明显大于其余类型水稻品种,糯稻品种成糯88和低AC品种B6优4761的籽粒千粒重差异不大.

2.5 不同类型水稻品种淀粉合成相关酶活性

2.5.1 淀粉形成过程中GBSS活性的变化 水稻籽粒灌浆过程中的GBSS活性变化呈先上升后下降的趋势(图6),但不同品种间GBSS活性变化差异较大.4个品质类型的水稻品种的GBSS活性均在花后10~12 d达到峰值,高AC品种菲优188籽粒最大GBSS活性为10.82 U/(粒·min),显著高于其余品种,但在花后12 d,其GBSS活性剧烈下

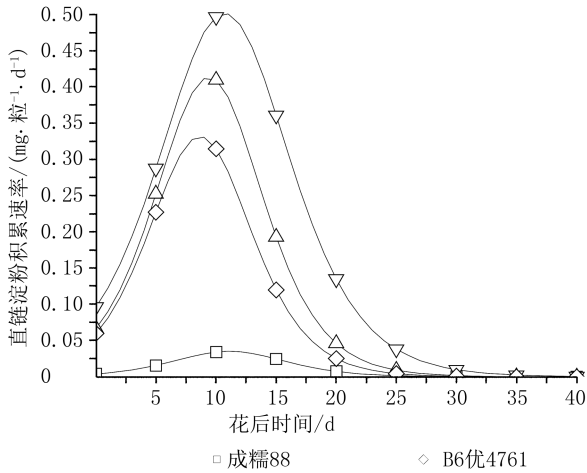


图 3 直链淀粉积累速率

Fig.3 The accumulation rate of amylose

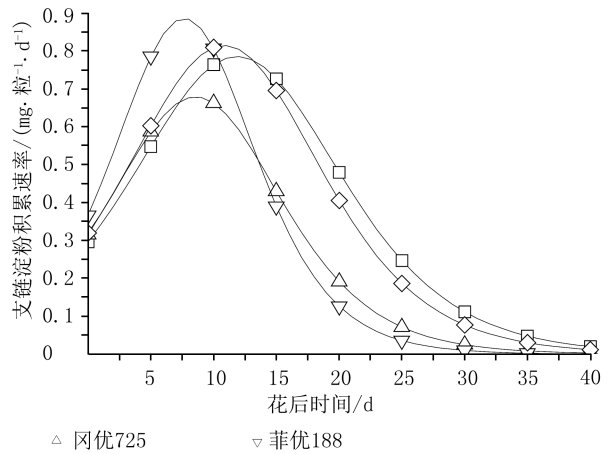


图 4 支链淀粉积累速率

Fig.4 The accumulation rate of amylopectin

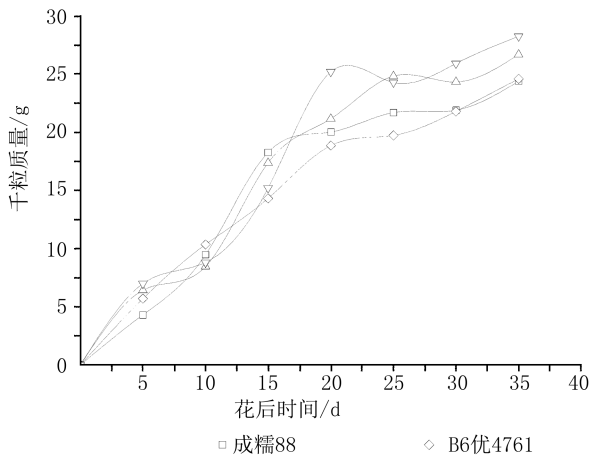


图 5 籽粒千粒重变化

Fig.5 The change of 1000-grain weight

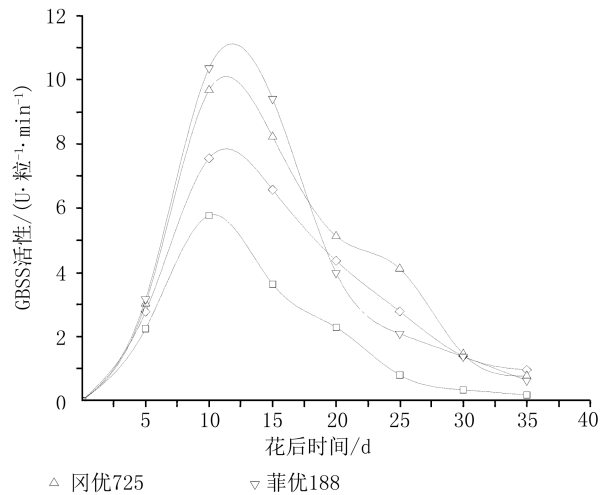


图 6 水稻籽粒淀粉形成过程中 GBSS 活性的变化

Fig.6 The change of GBSS activity in the process of grain starch formation in rice

降,导致在花后 20~30 d, GBSS 活性显著低于中 AC 品种冈优 725 和低 AC 品种 B6 优 4761.其余类型水稻品种的 GBSS 活性在整个灌浆过程中大小为冈优 725>B6 优 4761>成糯 88,其中糯稻品种成糯 88 的 GBSS 活性最低,表明其直链淀粉合成能力低于其余 3 个水稻品种.

2.5.2 淀粉形成过程中 SSS 活性的变化 由图 7 可以看出各品种籽粒中 SSS 活性变化趋势相似,呈单峰曲线,但总体变化呈 2 种类型:一类是低 AC 品种 B6 优 4761 在花后 15 d 左右 SSS 酶活性达到峰值;另一类为余下品种在花后 9~12 d 内达到峰值.参试品种最高 SSS 活性从高到低排列为菲优 188>B6 优 4761>成糯 88>冈优 725.糯稻品种成糯

88 在水稻开花后,SSS 活性一直处于较高的水平,使其直链淀粉合成能力较强.

2.6 酶活性与不同品种淀粉积累速率的相关性 对 4 个不同类型水稻品种的 GBSS 和 SSS 活性与其籽粒直链淀粉和支链淀粉积累速率进行相关性分析(表 5),结果表明所有参试品种的 SSS 活性和 GBSS 活性均与直链淀粉和支链淀粉积累速率呈正相关关系.除低 AC 品种 B6 优 4761,其余品种的 SSS 活性和 GBSS 活性均与直链淀粉积累速率呈显著或极显著水平($P<0.05$ 或 $P<0.01$);而糯稻品种成糯 88 和低 AC 品种 B6 优 4761 的 SSS 活性和 GBSS 活性与支链淀粉积累速率达到显著或极显著水平($P<0.05$ 或 $P<0.01$).

3 讨论

3.1 不同直链淀粉含量类型水稻品种淀粉积累特点 关于水稻灌浆过程中直链淀粉积累特点,何秀英等^[13]研究水稻直链淀粉的形成积累发现,花后3~12 d是直链淀粉的快速生长期,高直链淀粉含量的品种灌浆早期直链淀粉积累速率比低直链淀粉品种高.方先文等^[14]以3个小麦品种为材料研究了籽粒组分含量,结果表明花后17~27 d直链淀粉积累最快.本试验中用 Logistic 方程模拟4个不同品质类型水稻品种的淀粉积累特征表明,籽粒直链淀粉积累随生育进程均呈“S”形变化,花后5~15 d积累速率最快.高直链淀粉含量品种菲优188直链淀粉积累量比其它3个品种高的主要原因是最大积累速率出现的时间晚,最大积累速率大,活跃积累天数长.水稻千粒重的大小主要是由灌浆后期籽粒直链淀粉积累量的大小决定,高直链淀粉

含量品种菲优188在灌浆后期直链淀粉积累量和积累速率显著高于其余水稻品种,最终导致其籽粒千粒重最高.

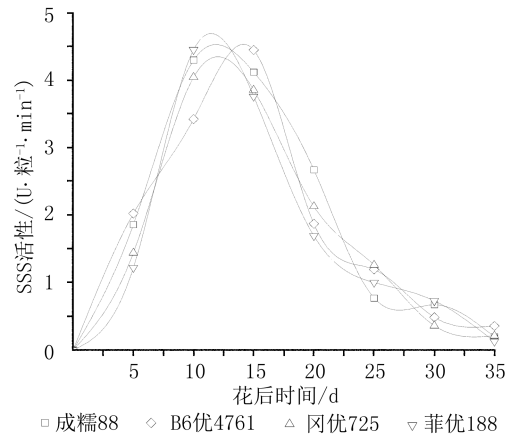


图7 水稻籽粒淀粉形成过程中 SSS 活性的变化

Fig.7 The change of SSS activity in the process of grain starch formation in rice

表5 水稻灌浆期酶活性与籽粒淀粉组分积累速率的相关分析

Tab.5 The correlation of enzyme activity and accumulation rate of grain starch components during the filling stage in rice

酶	$V_{\text{直链淀粉}}$				$V_{\text{支链淀粉}}$			
	成糯88	B6优4761	冈优725	菲优188	成糯88	B6优4761	冈优725	菲优188
SSS	0.911**	0.637	0.757*	0.895**	0.922**	0.858**	0.668	0.571
GBSS	0.964**	0.645	0.722*	0.905**	0.914**	0.820*	0.606	0.582

* 和 ** 分别表示 0.05 和 0.01 水平的显著性.

3.2 淀粉合成酶活性与不同类型淀粉积累的关系

许多研究证实,SS、蔗糖合成酶、ADP-葡萄糖焦磷酸和淀粉分支酶是调控淀粉合成和积累的重要酶,与水稻灌浆速率密切相关^[15-19].GBSS和SSS是淀粉合成中的2个关键酶,GBSS主要由Wx基因编码,是直链淀粉合成过程中的一个关键酶^[4-5];SSS通常是以游离态存在于胚乳淀粉体中,催化腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG)与淀粉引物(葡聚糖)反应,将一个葡萄糖分子转移到淀粉引物上,使淀粉链延长,水稻籽粒中SSS主要催化支链淀粉的合成,SSS活性越强,利用ADPG合成支链淀粉的能力就越强^[20].常二华等^[21]认为直链淀粉含量与灌浆前期淀粉合成酶活性呈显著正相关,与灌浆中后期的淀粉合成酶活性以及灌浆后期的淀粉分支酶活性呈显著或极显著负相关.赵步洪等^[22]研究认为,灌浆前期水稻籽粒SSS活性与直链淀粉含量呈显著正相关;灌浆中、后期的SSS活性与直链淀粉含量呈

显著负相关.张海燕等^[23]认为GBSS和SSS活性降低会阻碍淀粉的合成.刘霞等^[24]认为,GBSS和SSS等单一酶的活性高低与淀粉积累速率没有密切联系.

本研究结果表明,灌浆过程中GBSS的活性变化与不同类型水稻品种直链淀粉最大积累速率出现的早晚、积累速率的高低及活跃积累天数的长短都基本一致.说明GBSS是水稻灌浆过程中影响直链淀粉积累量的一个决定因素,主要是通过最大积累速率出现的早晚、积累速率的高低以及活跃积累天数的长短调控直链淀粉积累量高低.糯稻品种成糯88支链淀粉积累量主要是最大速率出现时间晚和活跃积累天数长导致,而最大积累速率对其影响较小,但这与SSS活性变化趋势有差异.说明SSS除了通过最大积累速率出现的早晚和活跃积累天数的长短调控支链淀粉积累量,还通过其它途径调控支链淀粉积累量.

综合 2 种淀粉合成关键酶与不同类型淀粉积累的关系发现各参试品种 SSS 和 GBSS 活性变化与淀粉组分的积累速率的变化均呈正相关关系,但个别水稻品种的淀粉积累速率与 GBSS 和 SSS 活性的相关性并没有达到显著差异.说明水稻籽粒灌浆过程中,直链淀粉和支链淀粉积累速率的高低与 GBSS 和 SSS 活性变化并不是简单的反馈关系,可能受到其它酶和环境因素的影响,淀粉的积累可能是各种因素综合作用的结果,这恰好与刘霞等^[24]的研究结果一致.

参考文献:

- [1] 王永辉,张亚辉,张名位,等.不同水稻品种大米直链淀粉含量对加工米粉品质影响[J].中国农业科学,2013,46(1):109-120.
WANG Y H,ZHANG Y H,ZHANG M W, et al.Effect of amylose content of different rice varieties on the qualities of rice vermicelli[J].Scientia Agricultura Sinica,2013,46(1):109-120.
- [2] 张兆丽,柳熊,赵月亮,等.直链淀粉与糊化特性对米粉凝胶品质影响的研究[J].青岛农业大学学报:自然科学版,2011,28(1):60-64.
ZHANG Z L,LIU X,ZHAO Y L, et al.Study on effect of amylose content and pasting properties on rice noodles gels texture[J].Journal of Qingdao Agricultural University:Natural Science,2011,28(1):60-64.
- [3] FOSTER M. Physical associated of starch biosynthetic enzymes with starch granules of maize endosperm.Granule-associated forms of starch synthase I and starch branching enzyme II [J].Plant Physiol,1996,111(3):821-829.
- [4] ANTONIO A.High-density linkage map of rice with expressed sequence tags [J].Rice Genetics,1996(3):34-561.
- [5] OKAGAKI R J,WESSLER S R.Comparison of non-mutant and mutant waxy gene in rice and maize[J].Genetics,1988,120(4):1137-1143.
- [6] GAO M,WANAT J,STINARD P S, et al.Characterization of dull I a maize gene coding for a novel starch synthase[J].Plant Cell,1998,10(3):399-412.
- [7] LI Z,MOUILLEG,KOSEHB.The structure and expression of wheat starch synthase II gene.Motif in the expressed gene define the lineage of the starch synthase gene family[J].Plant Physiology,2000,123(2):612-624.
- [8] 李伟,张玲,曹颖,等.籼稻 Wx 基因与稻米食用品质的相关性分析[J].湖北农业科学,2007,46(6):864-867.
LI W,ZHANG L,CAO Y, et al.Correlation coefficients between Wx gene and rice edible quality of indica rice [J].Hubei Agricultural Sciences,2007,46(6):864-867.
- [9] 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业出版社,2000.
ZOU Q.A Guide of plant physiological experiment[M].Beijing:China Agriculture Press,2000.
- [10] 王学奎.植物生理与生化实验原理和技术[M].2版.北京:高等教育出版社,2006.
WANG X K.Principle and technology of plant physiological and biochemical experiments [M].2nd ed.Beijing:Higher Education Press,2006.
- [11] 朱庆森,曹显祖,骆亦其.水稻籽粒灌浆的生长分析[J].作物学报,1988,14(3):182-192.
ZHU Q S,CHAO X Z,LUO Y Q.Growth analysis on the process of grain filling in rice[J].Acta Agronomica Sinica,1988,14(3):182-192.
- [12] NAKAMURA Y, YUKI K, PARK S Y. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains [J].Plant Cell Physiol,1989,30(6):833-839.
- [13] 何秀英,吴东辉,伍时照,等.水稻支链淀粉形成积累动态的研究[J].华南农业大学学报:自然科学版,2003,24(3):9-12.
HE X Y,WU D H,WU S Z, et al.Studies on the formation and accumulation of amylose content in rice [J].Journal of South China Agricultural University:Natural Science Edition,2003,24(3):9-12.
- [14] 方先文,姜东,戴延波,等.小麦淀粉组分的积累规律[J].江苏农业学报,2002,18(3):139-142.
FANG X W,JIANG D,DAI Y B, et al.Accumulation regularity of starch component in wheat varieties [J].Jiangsu J of Agr Sci,2002,18(3):139-142.
- [15] HANNAH L C, JAMES M. The complexities of starch biosynthesis in cereal endosperms [J].Current Opinion in Biotechnology,2008,19(2):160-165.
- [16] JAMES M G, DENYER K, MYERS A M. Starch synthesis in the cereal endosperm [J].Current Opinion in Plant Biology,2003,6(3):215-222.
- [17] JEON J S, RYOO N, HAHN T R, et al. Starch biosynthesis in cereal endosperm [J].Plant Physiology and Biochemistry,2010,48(6):383-392.
- [18] 董明辉,谢裕林,乔中英,等.水稻不同粒位籽粒淀粉与蛋白质累积动态差异[J].中国水稻科学,2011,25(3):297-306.
DONG M H,XIE Y L,QIAO Z Y, et al.Variation in carbohydrate and protein accumulation between spikelets at different positions within a rice panicle during grain filling[J].Chin J Rice Sci,2011,25(3):297-306.
- [19] 付景,徐云姬,陈露,等.超级稻花后强、弱勢粒淀粉合成相关酶活性和激素含量变化及其与籽粒灌浆的关系[J].中国水稻科学,2012,26(3):302-310.

- FU J, XU Y J, CHEN L et al. Post-anthesis changes in activities of enzymes related to starch synthesis and contents of hormones in superior and inferior spikelets and their relation with grain filling of super rice [J]. *Chin J Rice Sci*, 2012, 26(3): 302-310.
- [20] 沈波, 庄云杰, 樊叶杨, 等. 水稻籽粒淀粉分支酶活性的遗传分析[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(6): 631-636.
- SHEN B, ZHUANG Y J, FAN Y Y, et al. Genetic analysis of starch branching enzyme activity in rice grain [J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2005, 31(6): 631-636.
- [21] 常二华, 王朋, 唐成, 等. 水稻根和籽粒细胞分裂素和脱落酸浓度与籽粒灌浆及蒸煮品质的关系[J]. *作物学报*, 2006, 32(4): 540-547.
- CHANG E H, WANG P, TANG C, et al. Concentrations of cytokinin and abscisic acid in roots and grains and its relationship with grain filling and cooking quality of rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(4): 540-547.
- [22] 赵步洪, 张文杰, 常二华, 等. 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[J]. *中国水稻科学*, 2004, 37(8): 1123-1129.
- ZHAO B H, ZHANG W J, CHANG E H, et al. Changes in activities of the key enzymes related to starch synthesis in rice grains during grain filling and their relationships with the filling rate and cooking quality [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(8): 1123-1129.
- [23] 张海燕, 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.
- [24] 刘霞, 姜春明, 郑泽荣, 等. 藁城 8901 和山农 1391 淀粉合成酶活性和淀粉组分积累特征的比较[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(5): 897-903.
- LIU X, JIANG C M, ZHENG Z R, et al. Activities of the enzymes involved in starch synthesis and starch accumulation in grains of wheat cultivars GC8901 and SN1391 [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(5): 897-903.

The research on the accumulation of grain starch and change of related enzymes activity in rice with different amylose contents

GUO Lian-an, HU Yun-gao, YANG Guo-tao, YAN Sheng-min, YI Jun

(Rice Research Institute, Southwest University of Science and Technology, Mianyang 621010, China)

Abstract: Four rice varieties with different amylose contents were used to study the pattern of grain starch's accumulation and the activity of related enzymes, and the correlation between the pattern and activity was analyzed. The results showed that accumulation rate of amylase and amylopectin, granule bound starch synthase (GBSS) and soluble starch synthase (SSS) changed in the pattern of a single peak curve during grain filling. The growth of amylose content reached to the maximum in 5—15 days after flowering in all rice varieties, and was highest in Feiyou188, lowest in Chengnuo88. The content of amylopectin increased significantly in 5—20 days after flowering ($P < 0.01$) and was highest in B6you4761. The accumulation courses of both amylopectin and amylose were well fitted to the logistic equation. The simulation of accumulation process discover that the maximum accumulation rate appears with higher maximum accumulation amount of amylose; and the accumulation amount of amylopectin is positive correlated with the an earlier appearance of the maximum accumulation rate and a longer active accumulation days. The accumulation amount and rate of amylose, GBSS activity in Feiyou88 with a high AC content were significantly higher than other varieties. The amylopectin accumulation and accumulation rate in Chengnuo 88 reached to the highest within 15 days after anthesis, but its SSS activity in grain was low. The 1000-grain weight of Feiyou88 was higher than that of other varieties during end filling stage. Correlation analysis indicates that there is a positive correlation between accumulation rate of grain starch and the activity of GBSS and SSS in all rice varieties, which illustrates that activity of GBSS and SSS affect the accumulation of grain starch.

Key words: rice; amylose; grain starch; GBSS; SSS