

“功能性小麦新品种及其研发利用” 特约专栏文章之二

DOI: 10.16210/j.cnki.1007-7561.2021.02.002

邓志英, 李文淑, 郭迎新, 等. 不同颗粒结合型淀粉合成酶 I 亚基组合对小麦淀粉含量及面条品质的影响分析[J]. 粮油食品科技, 2021, 29(2): 9-14.

DENG Z Y, LI W S, GUO Y X, et al. Effects of different granule bound starch synthase I subunit combinations on starch content and noodle quality of wheat[J]. Science and Technology of Cereals, Oils and Foods, 2021, 29(2): 9-14.

不同颗粒结合型淀粉合成酶 I 亚基组合对小麦淀粉含量及 面条品质的影响分析

邓志英¹, 李文淑¹, 郭迎新¹, 赵云哲¹, 陈广凤², 王德华¹, 王冠颖¹, 田纪春¹✉(1. 山东农业大学 农学院, 作物生物学国家重点实验室, 小麦品质育种研究室, 山东 泰安 271018;
2. 德州学院 生态与资源环境学院, 山东 德州 253000)

摘要: 控制颗粒结合型淀粉合成酶 I (Wx 蛋白) 形成的基因是直链淀粉合成的关键基因, 该基因的表达影响直链淀粉含量, 进而影响最终加工品质。以含有不同 Wx 蛋白亚基组合类型的重组自交系 (RIL) 群体为材料, 研究不同组合类型对直支链淀粉含量及面条品质质构的影响。结果表明, 群体中共含有 8 种组合类型, 不同 Wx 蛋白亚基位点缺失对小麦直、支链淀粉含量影响的程度不同。双缺失类型之间直支链淀粉含量都没有显著差异; 突变型和其他组合相比达显著差异。Wx 蛋白亚基的缺失主要影响干面条断裂强度。在双缺失类型下, 组合中存在 Wx-B1 缺失位点时对面条干面条断裂强度影响较大, 不易断裂。单缺失类型下, 影响煮熟面条拉伸参数严重程度为 Wx-A1 ≥ Wx-B1 > Wx-D1; 双缺失类型下, Wx-B1 和 Wx-D1 同时缺失时为最优; 全缺失时, 主要影响煮熟面条的拉伸距离, 其次是曲线面积和拉伸力。研究结果为优质专用小麦新品种的培育提供参考。

关键词: 小麦; 直支链淀粉; 面条品质; 颗粒结合型淀粉合成酶 I

中图分类号: TS202.1 文献标识码: A 文章编号: 1007-7561(2021)02-0009-06

网络首发时间: 2021-02-08 14:43:10

网络首发地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3863.TS.20210208.1137.002.html>

Effects of Different Granule Bound Starch Synthase I Subunit Combinations on Starch Content and Noodle Quality of Wheat

DENG Zhi-ying¹, LI Wen-shu¹, GUO Ying-xin¹, ZHAO Yun-zhe¹,

收稿日期: 2020-12-31

基金项目: 山东省高等学校科技计划项目 (J17KA148); 山东省农业良种工程 (2019LZGC017); 国家自然科学基金 (31871613); 山东省研究生教育导师能力提升计划; 山东省重点研发计划 (2017GNC10102); 山东省自然科学基金 (ZR20171702170343)

Supported by: Project of Shandong Province Higher Educational Science and Technology Program (No. J17KA148); Agriculture Liangzhong Project Foundation of Shandong Provincial, China (No. 2019LZGC017); National Natural Science Foundation of China (No. 31871613); Shandong Province Postgraduate Education Tutor Capacity Improvement Program; Key Research and Development Project of Shandong Province Plan (No. 2017GNC10102); Natural Science Foundation of Shandong (No. ZR20171702170343)

作者简介: 邓志英, 女, 1976 年出生, 博士, 教授, 研究方向为作物分子育种与品质改良。E-mail: deng868@163.com.

通讯作者: 田纪春, 男, 1954 年出生, 博士, 教授, 研究方向为作物遗传育种与品质改良。E-mail: jctiansd@126.com.

CHEN Guang-feng², WANG De-hua¹, WANG Guan-ying¹, TIAN Ji-chun¹✉

(1. Agronomy college of Shandong Agricultural University, Stage Key Laboratory of Crop Biology,
Group of Wheat Quality Breeding, Tai'an, Shandong 271018, China;

2. Dezhou University, College of Ecology, Resources and Environment, Dezhou, Shandong 253000, China)

Abstract: Granule Bound Starch Synthase I is the key gene of amylose synthesis. The expression of this gene affects amylose content and final processing quality. In this study, RIL populations with different Wx protein subunit combinations were used to study the effects of different combinations on amylose and amylopectin content and texture of dry noodles and cooked wet noodles. The results indicated that there were 8 kinds of combinations in the population. Different Wx protein subunits deletion had a certain effect on amylose and amylopectin content of wheat, and the influence degree was different. There was no significant difference in amylose content between double deletion types, but significant difference was found in mutant and total deletion types compared with other combinations. For the texture parameters of dry noodles, the deletion of Wx protein subunits mainly affected the breaking strength of dry noodles. Under the condition of double deletion type, when there was Wx-B1 deletion site in the combination, the noodle breaking strength was greatly affected, and it was not easy to break. Under the condition of single deletion type, the severity of tensile parameters of cooked noodles was Wx-A1 deletion type \geq Wx-B1 deletion type > Wx-D1 deletion type. Under the condition of double deletion, both Wx-B1 and Wx-D1 deletion showed best. When the three loci were deleted at the same time, the stretching distance of cooked noodles was mainly affected, followed by the curve area and tensile force. These results provide a reference for the cultivation of new wheat varieties with high quality and special use.

Key words: wheat, amylose and amylopectin content, noodle quality; granule bound starch synthase I (GBSS I)

小麦是世界上广泛种植的禾本科植物, 约为世界上 40% 的人口提供能量和营养。我国是小麦的生产和消费大国。小麦播种面积为 24 507.99 千公顷, 约占全国的 20.77%, 产量为 13 433.39 万吨, 约占全国粮食总产量的 20.30%。小麦是我国第二大粮食作物, 而且大部分人口都以小麦制品作为主食, 其生产水平对保障国家粮食安全具有重要意义。随着我国人民饮食生活习惯和水平的不断提高, 人们对小麦产品的营养成分和风味品质的要求也在不断提高。在保证产量的基础上, 培育优质、广适的小麦新品种, 是我国小麦品质育种的主要趋势之一^[1]。

淀粉是组成小麦干物质的主要成分, 约占小麦籽粒总重的 75%, 分为直链淀粉和支链淀粉。淀粉中直链淀粉含量是影响面条品质的重要因素, 与面条的软度、粘性、光滑性、口感和综合评分等品质参数呈负相关关系^[2]。小麦直链淀粉含量和支链淀粉支链长度分布对淀粉的糊化性有

较大影响, 对面包制作具有不可缺少的作用^[3]。淀粉分支酶(SBE)^[4]、可溶性淀粉合成酶(SSS)和淀粉去分支酶(DBE)负责支链淀粉的合成^[5]; 而颗粒结合型淀粉合成酶(GBSS)是与直链淀粉合成直接有关的酶^[6-7], 颗粒结合型淀粉合成酶有两个同工酶, 根据其发挥作用的场所划分为颗粒结合型淀粉合成酶 I 和颗粒结合型淀粉合成酶 II, 其中颗粒结合型淀粉合成酶 I (GBSS I) 也称为 Wx 蛋白。而关于根茎叶和其它非贮藏器官的直链淀粉合成是颗粒结合型淀粉合成酶 II^[8]。Wx 蛋白由 3 种亚基组成, 分别是 Wx-A1、Wx-B1、Wx-D1。Wx-A1 位于 7A 染色体上短臂上, Wx-B1 位于 4A 染色体长臂上、Wx-D1 位于 7D 染色体短臂上。Wx 蛋白与直链淀粉的合成密切相关, 其隐性突变体籽粒中直链淀粉含量下降^[9]。研究表明: 小麦直链淀粉含量与 Wx 蛋白相对含量呈高度正相关。缺失 Wx 蛋白会引起直链淀粉含量的减少。Miura^[10]的研究发现, Wx-B1 蛋白对直链淀粉含

量影响最大。降低直链淀粉含量,改善淀粉特性,可以使面粉拥有更好的面条品质参数。但是,前人对不同 Wx 蛋白亚基缺失对干面条品质质构参数及煮熟面条品质的拉伸参数研究较少。因此,本研究以含有不同 Wx 蛋白亚基缺失类型的重组自交系 (RIL) 群体为材料,检测其 Wx 蛋白重组类型,并对不同重组类型的直、支链淀粉的含量进行分析;同时对干、湿面条品质进行了质构参数的分析;其研究结果对面条品质的改良具有较好的参考价值。

1 材料与方 法

1.1 实验材料

小麦 RIL 群体是以藁城 8901 (父本) 与糯麦 1 号 (母本) 杂交,通过单粒传法获得的纯合家系的 RIL 群体。糯麦 1 号是以“江苏白火麦”和“关东 107”杂交育成的全糯小麦品种;藁城 8901 是以“77546-2”和“临漳”育成的优质强筋小麦品种。两亲本在淀粉品质和蛋白质品质方面存在显著差异。2017—2018 年种植在山东农业大学试验基地,3 行区,2 次重复。收获的籽粒利用 Buhler 磨进行磨粉,出粉率在 70% 左右。

1.2 实验方法

1.2.1 Wx 蛋白亚基的鉴定

Wx 蛋白提取方法及电泳步骤参考潘志芬^[11]方法;电泳结果采用银染^[12]。

1.2.2 双波长法测定直链淀粉和支链淀粉含量

配制淀粉标准溶液:分别称取马铃薯直链淀粉纯品 (Sigma 公司) 和马铃薯支链淀粉纯品 (Sigma 公司) 0.100 0 g 至 100 mL 烧杯中,加入 0.5 mol/L KOH 10 mL,75 °C 水浴 10 min,转移至 100 mL 容量瓶中,定容至 100 mL,即为 1 mg/mL 直、支链淀粉标准溶液。

用等吸收点作图法选择直、支链淀粉的测定的波长和参比波长,得出支链淀粉测定波长为 553 nm、参比波长为 740 nm,直链淀粉测定波长为 790 nm,参比波长为 820 nm。

制作双波长支链淀粉标准曲线,用 UV-Vis Analyst 软件建立标准曲线,线性相关系数 $r = 0.996 2$,支链淀粉含量 $C(\text{mg/mL}) = -0.002 7 + 0.367 9 \cdot \Delta A$ 。制作双波长直链淀粉标准曲线,用 UV-Vis Analyst 软件建立标准曲线,线性相关系数

$r = 0.999 6$,直链淀粉含量 $C(\text{mg/mL}) = 0.000 0 + 0.220 5 \cdot \Delta A$ 。

1.2.3 面条制作

面粉用量为 100 g (14% 湿基),加水量为吸水率的 50%。采用美国 KitchenAid 和面仪一档边加水边搅拌 30 s,加水后一档搅拌 30 s,然后 4 档搅拌 2 min,最后 2 档搅拌 2 min。室温 (25 °C) 熟化 30 min,采用 JMTZ-14 型面条机压辊间距 2 mm 处轧面,再三折合片两次、两折合片各一次,然后将面片逐渐压薄至 1.0 mm (压距分别为 3.5、3.0、2.5、2、1.5、1 mm 各一次)。面片切成 2.0 mm 宽的细长面条,将切出的面条一部分挂在圆木棍上,放入恒温 (约 40 °C) 恒湿 (75%) 箱内,干燥 10 h,然后再室温干燥 10 h,另一部分置于塑料封袋口中备用。

1.2.4 干面条断裂参数测定

利用 TA.XT.plus 型质构仪进行测定,承重平台 HDP/90,附件 A/SFR: 包括上下两个支撑槽。将干面条放置在探头的上下两个支槽之间,支撑槽以 0.5 mm/s 的速度缓慢向下移动挤压样品,当达到力量感应元应受到的最小的力 (15 g) 后,开始记录数据,然后支撑槽以 2.5 mm/s 的速度继续下移,面条逐渐被压制弯曲直至断裂,面条断裂后,探头以 10.0 mm/s 的速度返回起始位置。

1.2.5 湿面条拉伸参数测定

将待测面条用蒸馏水煮至白芯刚好消失;取出煮熟至白芯刚好消失的面条置于凉水中冲洗;然后利用 TA.XT.plus 型质构仪进行测定,承重平台 HDP/90,附件 A/SPR: 上下两个相互平行的摩擦轮。测试臂以 1.0 mm/s 的速度缓慢上升,力量感应元在感受到 5 g 的力后,测试臂以 3.0 mm/s 的速度移动,同时传感器开始记录数据,当面条受到的拉力超过它能承受的极限时,面条断裂。探头以 10.0 s 的速度自动返回起始位置。

1.3 数据处理

数据分析应用 DPS v7.05 及 SPSS11.5 数据统计软件。

2 结果与分析

2.1 Wx 蛋白亚基组合类型分析

由图 1 和表 1 可知,群体中共鉴定出 8 种 Wx

蛋白亚基组成类型，且 8 种类型分布比较均匀。其中野生型即 Wx 蛋白亚基正常所占比例最多为 13.94%。Wx 蛋白亚基全缺失突变型即全糯比例最少，共 23 个，占 11.06%。三种单缺失类型共 77 个，分别占 11.54%、12.02%、13.46%。三种双缺失性与单缺失型比例相近，共 79 个，比例分别是 13.46%、12.50%、12.02%。由此可知，群体中涵盖了所有不同 Wx 蛋白亚基缺失组合类型。

表 1 Wx 蛋白亚基组合类型及比例
Table 1 Combination types and proportions of Wx protein subunits

	单缺失型			双缺失型			突变型
	缺 A	缺 B	缺 D	缺 AB	缺 AD	缺 BD	
野生型							
个数 / 个	29	24	25	28	26	25	23
比例 / %	13.94	11.54	12.02	13.46	12.50	12.02	11.06

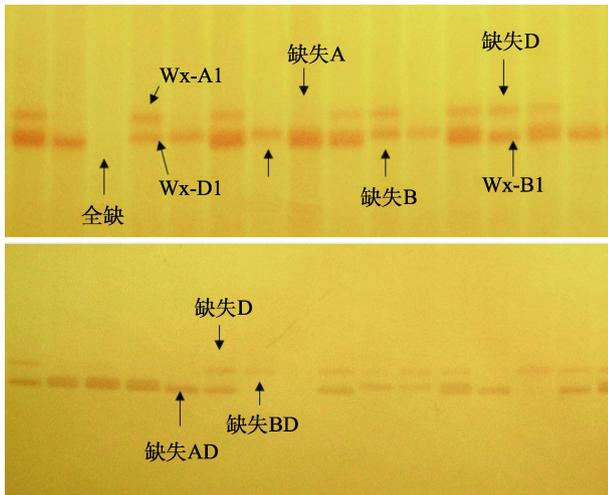


图 1 群体中不同 Wx 蛋白亚基缺失组合 SDS-PAGE 电泳图
Fig.1 SDS-PAGE electrophoretogram of different waxy protein subunits deletion combinations in RIL population

2.2 不同 Wx 蛋白亚基组合类型对小麦淀粉含量的影响

由表 2 可知，不同 Wx 蛋白亚基位点缺失对小麦直、支链淀粉含量都有一定的影响，但影响程度不同。就直链淀粉含量而言，Wx 蛋白全缺失类型和野生型、单缺失和双缺失类型相比，达 5% 显著差异；单缺失类型中，Wx-A1 蛋白缺失类型和其他两个单缺失类型相比，达 5% 显著差异；双缺失类型之间直链淀粉含量有差异，但没达显著性差异。就支链淀粉含量而言，突变型与其他组合类型相比，达 5% 显著性差异；单缺失类型之间，Wx-A1 蛋白缺失类型与其他两种组合相比达

5% 显著性差异；双缺失类型之间有差异，但未达显著水平。

表 2 不同 Wx 蛋白亚基组合类型对直、支链淀粉含量的差异分析

Table 2 Effect of different Wx protein subunits combination on amylose and amylopectin content %

类型	直链淀粉含量平均值	变异范围	支链淀粉含量平均值	变异范围
野生型	17.558 3ab	14.44~25.48	55.802 6b	39.2~71.54
缺 A	14.483 8a	10.87~20.69	45.530 6d	29.66~56.37
缺 B	13.141 2b	10~17.29	52.391 2bc	41.86~68.08
缺 D	13.385 7b	10.23~18.45	50.027 4bcd	34.96~73.92
缺 AB	12.762 9b	10.20~15.37	47.610 9cd	38.17~65.35
缺 AD	12.870 4b	10.10~15.53	46.518 5d	30.55~57.75
缺 BD	13.000 8b	10.26~16.53	50.730 8bcd	31.71~70.88
突变型	1.524 3c	0~3.30	70.068 7a	50.05~96.35

2.3 不同 Wx 蛋白亚基组合类型对干面条质构参数的影响

由表 3 可知，干面条断裂强度以突变型即全糯型材料最好，不易断裂，与野生型即正常型、Wx-D1 缺失和 Wx-A1 和 Wx-D1 共同缺失类型呈 1% 极显著性差异；单缺失类型之间，Wx-A1 缺失和 Wx-B1 缺失类型之间无显著性差异；双缺失类型之间，同时缺失 Wx-B1 和 Wx-D1 类型与同时缺失 Wx-A1 和 Wx-D1 类型之间达 5% 显著性差异，与同时缺失 Wx-A1 和 Wx-B1 类型之间无显著性差异，由此可知，在双缺失类型条件下，存在 Wx-B1 缺失位点对面条干面条断裂强度影响较大，不易断裂。就干面条弹性而言，除 Wx-D1 缺失类型和突变型之间达 5% 显著性差异外，其余组合类型之间差异都未达显著。因此，对干面条质构参数而言，Wx 蛋白亚基的缺失主要影响干

表 3 不同 Wx 蛋白亚基组合类型对干面条断裂强度和弹性的差异分析

Table 3 Effect of different Wx protein subunit combinations on the dry noodle quality

类型	断裂强度/kg	变异范围/kg	弹性/mm	变异范围/mm
野生型	33.7bcB	22.04~63.34	46.6ab	36.96~56.93
缺 A	38.0abAB	24.59~64.97	45.7ab	36.56~52.71
缺 B	35.4abcAB	24.59~52.55	46.7ab	40.73~53.7
缺 D	33.6bcB	20.42~66.55	47.6a	36.22~53.72
缺 AB	36.6abcAB	25.29~53.30	46.1ab	36.16~54.21
缺 AD	32.8cB	22.91~48.61	46.7ab	38.16~51.92
缺 BD	38.6aAB	26.51~78.36	46.1ab	36.82~54.34
突变型	39.8aA	27.96~66.42	44.6b	35.84~54.60

面条断裂强度。

2.4 不同 Wx 蛋白亚基组合类型对面条拉伸参数的影响

由表 4 可知,就煮熟面条拉伸力而言, Wx-A1 缺失类型与 Wx-D1 缺失类型、Wx-A1 和 Wx-B1 同时缺失类型、Wx-A1 和 Wx-D1 同时缺失类型及突变类型达 5% 显著性差异,与其他类型未达显著性差异。单缺失类型之间, Wx-A1 缺失类型和 Wx-B1 缺失类型间无显著性差异,都与 Wx-D1 缺失类型达 5% 显著性差异;双缺失类型之间无显著性差异。

表 4 不同 Wx 蛋白亚基组合的面条拉伸参数的比较分析
 Table 4 Effect of different Wx protein subunit combinations on the tensile parameters of cooked noodle

类型	拉伸力/g	拉伸距离/mm	曲线面积/(g*sec)
野生型	22.016 3abc	73.439 7bc	305.663 5abc
缺 A	24.173 2a	88.841 2ab	400.292 5a
缺 B	23.188 9ab	91.145 6ab	391.389 1ab
缺 D	19.734 2c	69.601 8c	273.060 8c
缺 AB	20.441 3bc	79.172 5abc	297.781 9bc
缺 AD	19.913 3bc	75.377 4abc	289.912 6bc
缺 BD	22.419 2abc	79.387 2abc	332.811 0abc
突变型	20.315 9bc	91.951 1a	318.157 2abc

就拉伸距离而言,突变型即全糯型最好,与野生型、Wx-D1 缺失类型都达 5% 显著性差异,与其他组合类型未达显著性差异;单缺失类型之间, Wx-A1 缺失类型和 Wx-B1 缺失类型间无显著性差异,都与 Wx-D1 缺失类型达 5% 显著性差异,与拉伸力在单缺失类型之间的差异一致;双缺失类型之间无显著性差异,与拉伸力在双缺失类型之间的差异一致。

就曲线面积而言,不同组合类型之间的差异与拉伸力之间的差异基本一致。即 Wx-A1 缺失类型与 Wx-D1 缺失类型、Wx-A1 和 Wx-B1 同时缺失类型、Wx-A1 和 Wx-D1 同时缺失类型及突变类型达 5% 显著性差异,与其他类型未达显著性差异。双缺失类型之间无显著性差异,单缺失类型之间,除 Wx-D1 缺失类型外,也都无显著性差异。

以上分析可知,单缺失类型条件下,影响煮熟面条拉伸参数严重程度为 Wx-A1 缺失类型 \geq Wx-B1 缺失类型 $>$ Wx-D1 缺失类型;双缺失条件下,以 Wx-B1 和 Wx-D1 同时缺失时为最优;当

三个位点同时缺失时,主要影响煮熟面条的拉伸距离,其次是曲线面积和拉伸力。

3 讨论

前人研究发现^[13-14], Wx 蛋白可以控制直链淀粉的合成,进而影响淀粉品质和最终加工品质。Wx 蛋白基因的表达会影响直、支链淀粉含量及淀粉的糊化特性和膨胀特性。本研究发现,直支链淀粉含量的差异与 Wx 蛋白亚基的组合类型密切相关。Wx 蛋白全缺失类型直链淀粉含量和野生型、单缺失和双缺失类型相比都达到了显著差异;单缺失类型中, Wx-A1 蛋白缺失类型的直链淀粉含量和其他两个单缺失类型相比达显著差异;双缺失类型之间直链淀粉含量有差异,但没达显著性差异。总体而言,直链淀粉含量的高低以野生型 $>$ 单缺失类型 $>$ 双缺失类型 $>$ 突变型(全缺失类型),与前人的研究基本一致^[15-16]。前人研究发现 Wx-B1 位点的缺失对面条品质尤其是面条的滑爽性影响较大^[17-18],而对于干面条品质质构参数及煮熟面条品质拉伸参数的研究较少。本研究发现,在双缺失类型条件下,当组合中存在 Wx-B1 缺失位点时对面条干面条断裂强度影响较大,不易断裂;而干面条弹性方面,除 Wx-D1 缺失类型和突变型之间达显著性差异外,其余组合类型之间差异都未达显著。因此,对干面条品质质构参数而言, Wx 蛋白亚基的缺失主要影响干面条断裂强度。

通过比较发现,单缺失类型条件下,影响煮熟面条拉伸参数严重程度为 Wx-A1 缺失类型 \geq Wx-B1 缺失类型 $>$ Wx-D1 缺失类型;双缺失条件下,以 Wx-B1 和 Wx-D1 同时缺失时为最优;当三个位点同时缺失时,主要影响煮熟面条的拉伸距离,其次是曲线面积和拉伸力。因此,在双缺失条件下, Wx-B1 亚基位点是否缺失是影响面条品质质构参数的重要因素。在优质专用小麦品种选育过程中,要考虑不同 Wx 亚基组合类型对淀粉品质及面条品质的影响。

4 结论

不同 Wx 蛋白亚基位点缺失对小麦直、支链淀粉含量影响的程度不同。双缺失类型之间直、支链淀粉含量都没有显著差异,突变型和其他组合相比

达显著差异。双缺失组合中存在 Wx-B1 缺失位点时对面条干面条断裂强度影响较大, 不易断裂。影响煮熟面条拉伸参数, 单缺失组合为 $Wx-A1 \geq Wx-B1 > Wx-D1$, 双缺失组合中 Wx-B1 和 Wx-D1 同时缺失时面条拉伸表现最优; 全缺失时, 主要影响煮熟面条的拉伸距离, 其次是曲线面积和拉伸力。

参考文献:

[1] 刘志勇, 王道文, 张爱民, 等. 小麦育种行业创新现状与发展趋势[J]. 植物遗传资源学报, 2018, 19(3): 430-434.
LIU Z Y, WANG D W, ZHANG A M, et al. Innovation status and development trend of wheat breeding industry[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2018, 19(3): 430-434.

[2] 秦中庆, 王美芳, 薛英杰, 等. 小麦淀粉品质的研究[J]. 粮食与饲料工业, 2001, 11(11): 6-6.
QIN Z Q, WANG M F, XUE Y J, et al. Study on the quality of wheat starch [J]. Cereal & Food Industry, 2001, 11(11): 6-6.

[3] JANE J L, CHEN Y Y, LEE L F, et al. Effects of amylopectin branch chain length and amylose content on the gelatinization and pasting properties of starch[J]. Cereal Chemistry, 1999, 76(5): 629-637.

[4] SESTILI F, JANNI M, DOHERTY A, et al. Increasing the amylose content of durum wheat through silencing of the SBEIIa genes[J]. BMC Plant Biology, 2010, 10: 144.

[5] BALL S, GUAN H, JAMES M, et al. From glycogen to amylopectin: A model for the biogenesis of the plant starch granule[J]. Cell, 1996, 86(3): 349-352.

[6] PRESS J. Biology and molecular biology of starch synthesis and its regulation[J]. Oxford Surveys of Plant Molecular and Cell biology, 1991, 7: 59-114.

[7] MASON-GAMER R J, WEIL C, KELLOGG E. Granule-bound starch synthase: structure, function, and phylogenetic utility[J]. Molecular biology and evolution, 1998, 15(12): 1658-1673.

[8] NAKAMURA T, VRINTEN P, HAYAKAWA K, et al. Characterization of a granule-bound starch synthase isoform found in the pericarp of wheat[J]. Plant Physiology, 1998, 118(2): 451-459.

[9] MURAI J, TAIRA T, OHTA D. Isolation and characterization of the three Waxy genes encoding the granule-bound starch synthase in hexaploid wheat[J]. Gene, 1999, 234(1): 71.

[10] MIURA H, TANII S, WATANABE T N. Genetic control of amylose content in wheat endosperm starch and differential effects of three Wx genes[J]. Theoretical and Applied

Genetics, 1994, 89: 276-280.

[11] 潘志芬, 邓光兵, 王涛, 等. 小麦 waxy 蛋白亚基 1D-SDS-PAGE 分离方法改良[J]. 应用与环境生物学报, 2000(5): 487-489.
PAN Z H, DENG G B, WANG T, et al. Improved separation method of wheat Waxy protein subunit 1d-sds-page[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2000(5): 487-489

[12] 王子宁, 郭北海, 李洪杰, 等. 多倍体麦类作物 Wx 蛋白检测的 SDS-PAGE 方法[J]. 遗传, 2000, 22(3): 169-171.
WANG Z N, GUO B H, LI H J, et al. Determination of Wx protein in polyploid wheat crops by SDS-PAGE [J]. Genetics, 2000, 22(3): 169-171.

[13] 王晓波, 马传喜, 司红起. 不同 Wx 蛋白重组类型对普通小麦直链淀粉含量及 RVA 参数的影响[J]. 中国粮油学报, 2008, 23(2): 16-19.
WANG X B, MA C X, SI H Q. Effects of different Wx protein recombinant types on amylose content and RVA parameters of common wheat[J]. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association, 2008, 23 (2): 16-19.

[14] 师凤华, 徐杰, 尤明山, 等. 小麦胚乳 Wx 蛋白缺失对淀粉含量和淀粉特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(5): 54-59.
SHI F H, XU J, YOU M S, et al. Effects of Wx protein deficiency on starch content and starch properties in wheat [J]. Acta tritici Sinica, 2006, 26(5): 54-59.

[15] MIURA H, SUGAWARA A. Dosage effects of the three Wx gene on amylase synthesis in wheat endosperm[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, 93(7): 1066-1070.

[16] YAMAMORI M, QUYNH N T. Differential effects of Wx-A1, -B1 and -D1 protein deficiencies on apparent amylose content and starch pasting properties in common wheat[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 100(1): 32-38.

[17] 于春花, 别同德, 王成, 等. 小麦 Wx 基因近等基因系的创制及其对直链淀粉含量、面条感官品质的影响[J]. 作物学报, 2012, 38(3): 454-461.
YU C H, BIE T D, WANG C, et al. Establishment of near isogenic line of Wx Gene in wheat and its effects on amylose content and noodle sensory quality[J]. Acta crop Sinica, 2012, 38(3): 454-461.

[18] 陈虎. 中国地方小麦 Wx 蛋白等位变异及其对淀粉含量、组成的影响[D]. 硕士论文, 四川农业大学, 2017.
CHEN H. Allelic variation of Wx protein and its effect on starch content and composition in Chinese local wheat [D]. Master's thesis, Sichuan Agricultural University, 2017. 完

备注: 本文的彩色图表可从本刊官网 (<http://lyspkj.ijournal.cn/ch/index.aspx>)、中国知网、万方、维普、超星等数据库下载获取。