作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2024, 50(11): 2665−2673 http://zwxb.chinacrops.org/
ISSN 0496-3490; CN 11-1809/S; CODEN TSHPA9 E-mail: zwxb301@caas.cn

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2024.41020

综 述

# 小麦淀粉的理化特性及其合成的分子机制

康国章 王永华 郭天财*

河南农业大学 / 国家小麦工程技术研究中心, 河南郑州 450046

**摘 要:** 淀粉是小麦籽粒中最重要的组分, 其含量直接影响粒重和产量, 其理化特性是面条、馒头等蒸煮面食制品的主要决定因子。因此, 研究小麦淀粉理化特性及其合成的分子机制具有重要意义。直链淀粉和支链淀粉分别占小麦总淀粉含量的 17%~34%和 66%~83%, 以 A 型和 B 型 2 种颗粒形状存在, 淀粉含量、直/支比、膨胀和糊化等理化特性显著影响了面条和馒头等蒸煮面食制品的加工品质。小麦基因组中有 26 个基因编码了淀粉合成酶的亚基或同工酶, 这些基因的表达在转录、转录后和翻译后修饰等水平上受到调控。本文综述了小麦淀粉理化特性及其与面食制品品质之间的关系, 小麦淀粉合成功能基因及其在转录水平调控、转录后调控和翻译后修饰等分子机制方面的最新研究进展, 并对小麦淀粉研究的未来方向进行了展望。

**关键词:** 小麦; 淀粉; 理化特性; 分子机制

# Physicochemical properties of wheat starch and the molecular mechanisms of its synthesis

KANG Guo-Zhang, WANG Yong-Hua, and GUO Tian-Cai*

Henan Agricultural University / National Engineering Research Center for Wheat, Zhengzhou 450046, Henan, China

**Abstract:** Starch is the most important component of wheat grain, determining grain weight and significantly influencing the quality of noodles and steamed buns, the primary cooking pasta products in China. Therefore, it is crucial to deeply explore the physicochemical properties of wheat starch and the molecular mechanisms underlying its synthesis. In common wheat, amylose and amylopectin constitute 17%–34% and 66%–83% of the total starch content, respectively. These two components exist in two particle shapes: A-type ( > 9.8 μm) and B-type ( < 9.8 μm). Their physicochemical properties (content, amylose/amylopectin ratio, swelling, gelatinization, etc.) significantly affect the processing quality of cooked pasta products such as noodles and steamed buns. The wheat genome contains 26 genes that encode subunits or isoenzymes of starch synthesis enzymes, with their expression levels being heavily regulated at transcriptional, post-transcriptional, and post-translational levels. This review examines the physicochemical properties of wheat starch, the relationships between these properties and the processing quality of noodles and steamed buns, the functional genes involved in starch synthesis, and their regulatory factors at transcriptional, post-transcriptional, and translational levels. Finally, future research directions for wheat starch are discussed.

**Keywords:** *Triticum aestivum* L.; starch; physicochemical properties; molecular mechanisms

小麦是世界上两大口粮作物之一, 35%~40%人口以其为主要食物来源, 为人类提供了约 20%的能量和蛋白质, 在保障全球粮食安全中的作用远超过其他任何作物[1]。中国是全世界第一小麦生产大国, 小麦常年产量在 1.38 亿吨左右, 稳居世界第一, 人均小麦占有量近 100 千克, 约占我国人均粮食的 25%, 在保障国家“口粮绝对安全”中具有极其重要的地位。淀粉和蛋白是小麦籽粒两大主要组分, 分别占籽粒干重的 70%和 12%左右, 除直接影响粒重和产量高低外, 其理化特性还分别是面条、馒头等

本研究由国家自然科学基金项目(32171924, 31871550, U1704110, 31571575, 31171471, 30871472)资助。
This study was supported by the National Natural Science Foundation of China (32171924, 31871550, U1704110, 31571575, 31171471, 30871472).

* 通信作者(Corresponding author): 郭天财, E-mail: gtcxiaomai@163.com
第一作者联系方式: E-mail: guozhangkang@henau.edu.cn

Received (收稿日期): 2024-03-11; Accepted (接受日期): 2024-07-25; Published online (网络出版日期): 2024-07-30.
URL: https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20240729.1742.002

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

主要蒸煮面食制品和面包、饼干等主要烘焙面食制品品质的主要决定因子[2]。

面条、馒头等蒸煮面食制品在我国小麦面粉消耗中占比最高, 达 75%以上, 在“中国的小麦要满足中国人的胃”中发挥了最重要的作用[3]。虽然淀粉理化特性是影响面条、馒头等蒸煮面食制品品质的主要决定因子, 但主要由于: (1) 淀粉含量和特性测定过程复杂、耗时、昂贵、重复性较差[4]; (2) 小麦淀粉理化特性的环境影响(36.16**)远大于基因型作用(4.86*) [5], 加之小麦基因组庞大(15.8 Gb)、序列重复性高(85%以上)和异源六倍体特性($2n = 6x = 42$, AABBDD), 导致淀粉合成分子机制难以解析[6]; (3) 目前, 我国依据蛋白理化特性已经制定了强筋、中强筋和弱筋小麦品种审定标准, 而淀粉理化特性指标尚未列入国家小麦新品种审定标准中[7], 故对淀粉理化性状研究普遍不够重视。以上原因导致小麦淀粉理化特性及其合成的分子机制研究进展较为缓慢, 在一定程度上制约了面条和馒头等东方传统蒸煮面食制品专用优质小麦品种的选育。基于此, 本文基于团队前期的小麦淀粉研究基础, 主要介绍了近年来小麦淀粉理化特性、其与面食制品之间的关系及小麦淀粉合成分子机制等方面的研究进展。

## 1 小麦淀粉的理化特性

### 1.1 淀粉链长

淀粉是以脱水葡萄糖残基($C_6H_{10}O_5$)为基本单元通过分子间缩合形成的大分子多糖。组成淀粉分子的脱水葡萄糖残基数量称为聚合度(degrees of polymerization, DP)。依据淀粉分子结构, 淀粉可分为直链淀粉与支链淀粉 2 种类型。直链淀粉是由葡萄糖残基以 α-1,4 糖苷键连接形成的没有分支或含有极少分支的多糖链; 支链淀粉主链上葡萄糖残基也是通过 α-1,4 糖苷键(95%左右)相连, 但还包含 α-1,6 糖苷键(5%左右)连接的分支状分子。普通小麦品种直链淀粉含量约占总淀粉含量的 17%~34%, 其 DP 在 980~1570 之间; 支链淀粉含量约占总淀粉含量的 66%~83%, 平均链长 17.7 DP, 短链(A 链和 B1 链, DP < 36)和长链(B2 链、B3 链和 C 链, DP > 39)之间的比值为 16.2; 短 B 链(B1 链)和长 B 链(B2 和 B3 链)之间的比值为 6.8, 这些参数大多高于水稻和玉米[8-9]。

### 1.2 淀粉颗粒

作物淀粉以淀粉颗粒形式存在, 不同物种淀粉颗粒的形状差异较大。水稻、谷子和燕麦的淀粉粒均为有棱角的多角形; 大麦和黑麦的 A 型淀粉粒呈现出晶体状, B 型淀粉粒为圆球状; 玉米淀粉粒则为圆滑的多角形或圆形[10]; 小麦成熟籽粒内 A、B 型淀粉粒均呈现出椭圆形或球形。在小麦淀粉粒总数目中, < 9.8 μm (B 型)的淀粉粒数目占 99.99%以上; > 9.8 μm (A 型)的淀粉粒数目仅占 0.01%, 表明小麦籽粒中绝大多数淀粉粒为 B 型淀粉粒。但在淀粉粒总体积上, > 9.8 μm (A 型)的淀粉粒体积占 60.46%; < 9.8 μm (B 型)的淀粉粒体积占 37.29% [11-12]。在淀粉粒质量方面, A 型淀粉粒占淀粉总质量的 70%~80%; 而 B 型淀粉粒占比不足 30%。但小麦品种间 A 型和 B 型淀粉颗粒的数目比、体积比和质量比的变幅较大[13]。在淀粉粒组分方面, A 型淀粉粒结合蛋白含量、支链淀粉含量和支/直比均低于 B 型淀粉粒, 而前者总淀粉含量和直链淀粉含量却显著高于后者[14]。在链长方面, A 型淀粉粒中支链淀粉的分支链主要由较多的长链(DP > 37)组成; 而 B 型淀粉粒分支链长度多为 DP 6~25, 少数为 DP ≥ 26, 由更多短链(DP 6~12 和 DP 13~24)组成[15]。

### 1.3 膨胀特性

淀粉颗粒通常不溶于冷水, 但在热水中会吸水并膨胀。淀粉的膨胀(swelling)是指淀粉悬浮液在糊化过程中的吸水特性, 以及在一定条件下离心后的持水能力。膨胀势与膨胀体积是淀粉膨胀特性的主要评价指标。其中膨胀势是指每克干淀粉在一定体积水中和在一定温度下吸水的质量数, 在此条件下糊化并离心后, 沉淀物的体积则被称为膨胀体积[16]。梁灵等[17]测定了陕西关中小麦品种区域试验 15 个品种(系)和 8 个西澳面条小麦品种的淀粉膨胀体积, 发现 8 个西澳小麦品种膨胀体积在 21.56 mL $g^{-1}$ 和 32.71 mL $g^{-1}$之间, 变幅较大; 而 15 个关中小麦品种(系)淀粉膨胀体积变幅相对较小(在 26.02 mL $g^{-1}$和 31.90 mL $g^{-1}$之间), 其中 3 个关中小麦品种(系) (‘小偃 503’、‘小偃 137’和‘西农 383’)淀粉膨胀体积已达到西澳面条小麦品种的水平。王海萍等[18]测定了来自国内小麦主产省份 200 个小麦品种和澳大利亚 6 个优质面条小麦品种的淀粉膨胀势。结果发现, 国内 200 个小麦品种淀粉膨胀势差异较小, 变幅在 7.74 和 9.08 g $g^{-1}$之间, 且以河南和山西两省的小麦品种较高; 而澳大利亚优质面条小麦品种的淀粉膨胀势平均为 11.62 g $g^{-1}$, 大多高于国内小麦品种。由于膨胀势与膨胀体积的测定方法简单、快速、用量

少, 且能反映小麦品种间面条蒸煮品质的差异, 因此, 膨胀特性可作为面条品质评价的有效指标[19]。

### 1.4　糊化特性

淀粉一般不溶于冷水, 通过搅拌会形成悬浮液。在较低温度下, 淀粉在水中通过氢键与部分水分子结合而分散, 但淀粉结构不发生变化, 保持颗粒状态。当淀粉溶液温度逐渐升高到一定程度时, 淀粉分子吸收大量水分, 体积发生不可逆的急剧膨胀, 膨胀体积高达近百倍, 可溶性组分溶解到溶液中, 导致淀粉颗粒破裂, 淀粉结晶区受到严重破坏, 其溶液变成比较均匀的高黏度糊浆状, 淀粉双折射散失, 这种现象称为淀粉的糊化[20]。糊化是淀粉最主要的理化特性, 是反映淀粉品质的重要评价指标, 对面条和馒头等蒸煮面食制品品质具有重要影响, 是小麦蒸煮面食制品品质改良的重要选择指标, 它受生态环境、品种基因型、栽培措施等显著影响[21-22]。糊化特性多用快速黏度仪(RVA)来测定。用 RVA 测定的参数主要包括糊化温度、峰值黏度、低谷黏度、稀澥值、最终黏度和回生值等[23]。通过对普通小麦、木薯、糯小麦、糯玉米、玉米、马铃薯和甘薯等作物的淀粉糊化特性进行比较, 结果发现物种间淀粉糊化参数有一定差异。其中, 普通小麦的峰值时间(6.17 min)和峰值温度(95.00℃)最高, 而峰值黏度(2328 cP)和稀澥值(777 cP)最低; 其低谷黏度(1546 cP)和最终黏度(2904 cP)处于中间水平, 低于糯小麦、木薯和甘薯, 高于糯玉米、玉米和马铃薯; 其最终黏度(2904 cP)处于较高水平, 低于马铃薯和木薯, 但高于甘薯、糯小麦、玉米和糯玉米; 其回生值(1358 cP)仅低于马铃薯, 但高于其他 5 种作物; 糊化温度(64.88℃)处于较低水平, 仅高于糯小麦和马铃薯, 但低于玉米、糯玉米、甘薯和木薯[24]。除稀澥值外, 黏度指标均与长 B 链呈极显著正相关, 说明长 B 链显著影响黏度特性[25]。

### 1.5　淀粉理化特性之间的相关性

已有研究表明, 小麦籽粒直链淀粉含量与各项糊化特性参数和膨胀势之间呈极显著或显著负相关; 而支链淀粉含量与多数糊化特性参数之间的相关性呈显著或极显著正相关; 淀粉总含量与稀澥值、峰值时间和糊化起始温度的相关性也呈极显著正相关或负相关, 说明峰值时间和糊化温度除了受直链淀粉含量和支链淀粉含量的影响外, 淀粉总含量对其也有一定的影响。除了糊化温度外, 膨胀势与其他糊化特性参数的相关性均达到极显著水平, 而且其相关系数大于与直链淀粉含量、支链淀粉含量的相关系数, 和其与直/支链淀粉比例的相关系数接近, 说明膨胀势与糊化特性关系更密切[26]。

## 2　小麦淀粉理化特性与主要面食制品品质之间的关系

在面团形成过程中, 小麦淀粉颗粒布满在网状面筋结构中, 其中, 直链淀粉的作用是增加面团的干燥能力, 促使面团成形; 而支链淀粉的作用是在面团中构建网状结构, 在面团膨化过程中, 水蒸汽被压出, 使网状结构变成多孔组织, 从而增大面团的膨化体积, 增加面食制品的韧性和脆性, 使面食制品形成良好的口感[27-28]。由于直链淀粉含量和支链淀粉含量之间存在着竞争关系, 且其理化特性存在较大差异, 因此, 可以通过改变小麦淀粉组分比例与理化特性来提高面条和馒头等蒸煮面食制品的品质[29]。

### 2.1　淀粉理化特性与面条和馒头蒸煮品质之间的关系

小麦淀粉理化特性对面条和馒头等蒸煮类面食制品品质的影响有相似的结果[30]。在淀粉组分方面, 直链淀粉含量、直/支链淀粉比例与面条和馒头品质指标大多呈极显著负相关; 而支链淀粉含量与面条和馒头品质指标则呈显著正相关。直链淀粉含量过高, 会导致面团发黏、体积小、韧性差, 造成面条和馒头品质与口感变差, 综合评分降低; 直链淀粉含量适中或偏低、支链淀粉含量较高的小麦面粉制作的面条或馒头体积大、韧性好、黏度低, 品质与口感较好, 综合评分较高[31]。在糊化特性方面, 已有研究发现, 大多数糊化特性指标与面条和馒头品质指标呈显著或极显著正相关, 其中, 峰值黏度与面条评分各项指标均达到 0.1%的极显著水平, 其相关系数最高, 甚至超过了膨胀势和直链淀粉含量的相关系数, 反映出其对面条和馒头品质的高影响程度[32]。

在膨胀特性方面, 使用膨胀势高的小麦面粉制作的面条和馒头具有良好的食用品质, 在表观品质、硬度、弹性和光滑性等参数上评分较高。对于面条来说, 降低直链淀粉含量可增强小麦粉的膨胀能力, 减小糊化后凝胶的硬度, 使面条质地较软且富有弹性。这是由于在高温蒸煮过程中, 表面淀粉粒膨胀, 导致更多的直链淀粉进入到淀粉粒中间; 面条冷却后, 可在面筋束和淀粉粒之间形成凝胶,

从而使面条表面更光滑和富有弹性。在面条内部，淀粉膨胀能束缚较多的自由态水，使淀粉颗粒内部的凝胶更加分散，游离态的直链淀粉与面筋之间可能还有作用力使面条网络结构变强，从而提高了面条吸水率，获得更软更弹的口感[33]。

### 2.2 淀粉理化特性与面包品质之间的关系

淀粉理化特性对面包品质也产生一定影响[34]。王美芳等[35]选用黄淮麦区大面积推广种植的15个小麦品种和6个高代小麦品系为材料，研究了淀粉糊化参数与面包烘焙品质之间的关系。结果表明，峰值时间、糊化温度、峰值黏度、低谷黏度、稀澥值、最终黏度和回生值与大多数蛋白品质指标之间呈正相关或负相关，但相关性未达到显著水平。进一步研究发现，除糊化温度与面包体积和面包评分呈负相关外，其他淀粉糊化参数与面包体积和面包评分之间也存在着一定程度的正相关，但所有糊化参数与面包体积和面包评分之间相关性均未达到显著水平，表明淀粉糊化特性与面包诸多品质指标的相关性较小。淀粉理化特性对面包品质影响程度结论不尽相同[36]。

## 3 小麦淀粉合成的分子机制

高等植物细胞内的淀粉主要由腺苷葡萄糖焦磷酸化酶(ADP-glucose pyrophosphorylase, AGPase)、颗粒结合淀粉合酶(granule-bound starch synthase, GBSS)、可溶性淀粉合酶(soluble starch synthase, SS)、淀粉分支酶(starch-branching enzyme, BE)、淀粉去分支酶(starch debranching enzyme, DBE)、去磷酸歧化酶(disproportionating enzyme, DPE)和磷酸化酶(phosphorylase, PHO)等 7 类功能酶直接催化合成，每类酶在淀粉合成中的功能已有较详细说明[37]。它们均由不同亚基或同工酶组成，且多数同工酶之间以复合体形式紧密结合在一起，共同发挥催化功能，磷酸化是其复合体形成的必要条件。作物淀粉合成酶复合体最早在小麦中发现，其中 SSI、SSII、BEIIa 和 BEIIb 组成了一个酶复合体[38]，但其研究进展较缓，且尚未发现其他小麦淀粉合成酶复合体的报道；而在水稻和玉米籽粒内已经发现了更多、更大的淀粉合成酶复合体[39-40]。

### 3.1 淀粉合成的功能基因

已有研究结果表明，在水稻和玉米基因组中分别有28个和32个基因编码了上述7个大类淀粉合成酶的亚基或同工酶[41-42]。本团队在小麦基因组中发现了26个基因编码了上述7个大类小麦淀粉合成功能酶的亚基或同工酶，其中 *TaAGPS1-b*、*TaBEIII*、*TaISA2*和 *TaISA3*为本团队首次克隆[43-46]。序列比对发现，三大粮食作物之间的淀粉合成功能酶的亚基和同工酶类型有一定差异(表1)，这可能与物种间淀粉特性的差异有密切关联。本团队通过 qPCR 法测定了上述26个淀粉合成功能基因在小麦籽粒灌浆过程中的表达水平，并与籽粒淀粉合成速率进行了相关性分析。由于普通小麦淀粉合成功能酶基因均含有3个及以上拷贝，且小麦基因拷贝间 cDNA 序列同源性高达95%以上，在进行 qPCR 测定转录水平时难以对同源3个拷贝进行区分。为此，本团队根据拷贝间的同源序列设计引物，在田间自然条件下，于小麦花后5 d、10 d、15 d、20 d、25 d、30 d 和35 d 进行籽粒取样，测定编码上述淀粉合成酶的亚基或同工酶的每个基因3个拷贝的总转录水平。结果发现，*TaAGPL1*、*TaAGPS1-a*、*TaGBSSI*、*TaSSI*、*TaSSIIa*、*TaSSIIIa* 、*TaSSIV* 、*TaBEI* 、*TaBEIIa* 、*TaBEIIb* 、*TaPHOL*、*TaPUL* 和 *TaDPE1*等13个基因，在籽粒灌浆前期表达量较低，而在籽粒灌浆中期和后期表达量较高，表达模式与籽粒淀粉合成速率相似，两者之间呈显著正相关，表明它们在籽粒淀粉合成中发挥了重要作用[43]。通过转基因方法进一步验证了 *TaAGPL1*和 *TaAGPS1-a* 对小麦籽粒淀粉合成起关键作用[47]，并开发了该基因的功能标记，该功能标记可用于小麦淀粉改良的分子标记辅助选择[48]。

### 3.2 淀粉合成的分子调控

近年来，作物分子生物学的研究重点已逐渐从信号通路末端的功能基因转到中间的调控因子方面，这是因为绝大多数调控因子能控制下游多个功能基因的表达，通过操控调控因子比单一功能基因可获得更好的遗传改良效果。作物淀粉合成是一个复杂的信号途径，虽然该信号途径末端催化淀粉合成的功能基因已研究得较为清晰，但有关控制这些功能基因表达的调控因子则报道较少，且大多集中在水稻和玉米上[49-51]。有关小麦淀粉合成的分子调控虽起步较晚，但也取得一定进展，主要集中在转录水平调控、转录后调控和翻译后修饰 3 个方面。

**表 1　小麦、水稻和玉米基因组内淀粉合成功能基因数目与类型**

**Table 1　Number and types of starch synthesis functional genes in the genomes of wheat, rice, and maize**

| 淀粉合成酶 | 小麦 Wheat[38] | | | 水稻 Rice[39] | | | 玉米 Maize[40] | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Starch synthesis enzyme | 序号 No. | 基因名称 Gene name | 编号 Acc. no. | 序号 No. | 基因名称 Gene name | 编号 Acc. no. | 序号 No. | 基因名称 Gene name | 编号 Acc. no. |
| AGPase | 1 | *TaAGPS1-a* | X66080 | 1 | *OsAGPS1-a* | EF122437 | 1 | *ZmAGPS1a-1* | AF330035 |
| | | | | | | | 2 | *ZmAGPS1a-2* | DQ118038 |
| | 2 | *TaAGPS1-b** | EU582678 | 2 | *OsAGPS1-b* | AP004459 | 3 | *ZmAGPS1b* | AF334960 |
| | 3 | *TaAGPS2* | AY727927 | 3 | *OsAGPS2* | AY028315 | 4 | *ZmAGPS2* | AY032604 |
| | 4 | *TaAGPL1* | DQ839506 | 4 | *OsAGPL1* | AY028314 | 5 | *ZmAGPL1* | BT016868 |
| | 5 | *TaAGPL2* | DQ406820 | 5 | *OsAGPL2* | D50317 | 6 | *ZmAGPL2* | Z38111 |
| | | | | 6 | *OsAGPL3* | NM-001065811 | 7 | *ZmAGPL3* | EF694838 |
| | | | | 7 | *OsAGPL4* | NM-001057719 | 8 | *ZmAGPL4* | EF694839 |
| GBSS | 6 | *TaGBSSI* | AF286320 | 8 | *OsGBSSI* | AB425323 | 9 | *ZmGBSSI* | AY109531 |
| | 7 | *TaGBSSII* | AF109395 | 9 | *OsGBSSII* | AY069940 | 10 | *ZmGBSSIIa* | EF471312 |
| | | | | | | | 11 | *ZmGBSSIIb* | EF472248 |
| SS | 8 | *TaSSI* | AJ292521 | 10 | *OsSSI* | AY299404 | 12 | *ZmSSI* | AF036891 |
| | 9 | *TaSSIIa* | AJ269503 | 11 | *OsSSIIa* | AF419099 | 13 | *ZmSSIIa* | AF019296 |
| | 10 | *TaSSIIb* | EU333947 | 12 | *OsSSIIb* | AF395537 | 14 | *ZmSSIIb-2* | EF472249 |
| | | | | | | | 15 | *ZmSSIIb-1* | AF019297 |
| | 11 | *TaSSIIc* | EU307274 | 13 | *OsSSIIc* | AF383878 | 16 | *ZmSSIIc* | EU284113 |
| | 12 | *TaSSIIIa* | AF258608 | 14 | *OsSSIIIa* | AY100469 | 17 | *ZmSSIIIa* | AF023159 |
| | 13 | *TaSSIIIb* | EU333946 | 15 | *OsSSIIIb* | AF432915 | 18 | *ZmSSIIIb-1* | EF472250 |
| | | | | | | | 19 | *ZmSSIIIb-2* | EF472251 |
| | 14 | *TaSSIV* | AY044844 | 16 | *OsSSIVa* | AY373257 | 20 | *ZmSSIV* | EU599036 |
| | | | | 17 | *OsSSIVb* | AY373258 | | | |
| BE | 15 | *TaBEI* | Y12320 | 18 | *OsBEI* | EF122471 | 21 | *ZmBEI* | AY105679 |
| | 16 | *TaBEIIa* | AF286319 | 19 | *OsBEIIa* | AB023498 | 22 | *ZmBEIIa* | EF433557 |
| | 17 | *TaBEIIb* | AY740401 | 20 | *OsBEIIb* | D16201 | 23 | *ZmBEIIb* | EU333945 |
| | 18 | *TaBEIII** | JQ346193 | 21 | *OsBEIII* | AK066930 | 24 | *ZmBEIII* | ZMU18908 |
| DBE | 19 | *TaISA1* | AF548380 | 22 | *OsISA1* | AB015615 | 25 | *ZmISA1* | ZMU18908 |
| | 20 | *TaISA2** | JX473824 | 23 | *OsISA2* | NM-001061991 | 26 | *ZmISA2* | EU976060 |
| | 21 | *TaISA3** | JN412069 | 24 | *OsISA3* | NM-001069968 | 27 | *ZmISA3* | AY172634 |
| | 22 | *TaPUL* | EF137375 | 25 | *OsPUL* | D50602 | 28 | *ZmPUL* | AF080567 |
| PHO | 23 | *TaPHOL* | EU595762 | 26 | *OsPHOL* | AF327055 | 29 | *ZmPHOL* | EU857640 |
| | 24 | *TaPHOH* | AF275551 | 27 | *OsPHOH* | NM-001051358 | 30 | *ZmPHOH* | EU971442 |
| DPE | 25 | *TaDPE1* | DQ068045 | 28 | *OsDPE1* | AB626975 | 31 | *ZmDPE1* | BT061520 |
| | 26 | *TaDPE2* | BQ294920 | 29 | *OsDPE2* | AK067082 | 32 | *ZmDPE2* | BT055804 |

AGPase: 腺苷葡萄糖焦磷酸化酶; GBSS: 颗粒结合淀粉合酶; SS: 可溶性淀粉合酶; BE: 淀粉分支酶; DBE: 淀粉去分支酶; DPE: 去磷酸歧化酶; PHO: 磷酸化酶。*对应基因为作者团队所克隆。

AGPase: ADP-glucose pyrophosphorylase; GBSS: granule-bound starch synthase; SS: soluble starch synthase; BE: starch-branching enzyme; DBE: starch debranching enzyme; DPE: disproportionating enzyme; PHO: phosphorylase. Asterisk corresponding genes were cloned by the author team.

3.2.1　转录水平调控　　转录因子能与下游靶基因启动子上的特异顺式作用元件序列或位点相结合, 从而对下游靶基因的转录起到激活或抑制作用。目前, 已分离出调控小麦淀粉合成功能酶基因表达的上游转录因子主要有 TaRSR1[52]、TabHLH39[53]、TaSPA-B[54]、TaNAC019-A1[55-56]、TabZIP28[57]、TaNAC100[58]、TaB3-2A1[59]和 TaJAZ1[60]等。其中, TaRSR1、TabHLH39 和 TaJAZ1 为本团队所分离。

已发现的转录因子大多能控制多个淀粉合成基因的表达, 具有“一因多控”功能。例如, TabHLH39 能与 *TaAGPL1*、*TaAGPS1*、*TaGBSSI*、*TaBEIIb* 等 4 个淀粉合成功能基因启动子上 E-box 顺式元件相结合, 调控后者的表达[61]; 转录因子 TabHLH95 与 TaNF-YB1 互作, 调控了淀粉合成功能基因 *TaAGPL1-1D*/*-1B*、*TaAGPL2-5D* 和 *TaISA1-7D* 的表达, 参与了小麦淀粉的合成[62]。利用这些转录因子开发的功能标记进行高淀粉含量小麦分子标记辅助育种, 其改良效果显著高于上述单一的淀粉合成功能基因。

3.2.2 *转录后水平调控* 有关小麦淀粉合成转录后水平调控的研究报道甚少。本团队发现一个非保守 miRNA (miR1121)靶定在小麦淀粉合成酶基因–*TaAGPL1* 的 3′UTR 区域, 它具有 miRNA 特有的典型颈环结构。在测定的 4 个小麦品种(‘Fielder’、‘中国春’、‘武农 985’和‘豫麦 34’)籽粒内, miR1121 与 *TaAGPL1* 基因表达模式呈相反趋势, 且相关性达到极显著水平; 进一步利用瞬时表达和 LUC 等实验, 证明 miR1121 能负向调控 *TaAGPL1* 基因的表达。表明 miR1121 可能通过负向调控 *TaAGPL1* 基因表达, 参与了小麦籽粒淀粉的合成[63]。

3.2.3 *翻译后修饰* 小麦淀粉合成的翻译后修饰集中在激酶磷酸化方面。在小麦 GBSSI、SSIIa 和 SSIII 等淀粉合成酶的蛋白序列上已经鉴定出 Ser、Thr 和 Tyr 磷酸化位点[64]。最近, Kumar 等[65]发现一个蔗糖非发酵-1-型相关蛋白激酶-1 (TaSnRK1α)通过 Ser/Thr 位点能增强 AGPase 酶活性, 在翻译后修饰水平上调控了小麦淀粉的合成。本团队将淀粉合成转录因子 TaRSR1 与小麦籽粒 cDNA 文库进行酵母双杂交, 筛选出一个蔗糖非发酵-1-型相关蛋白激酶-1 (TaSnRK1.10), 并通过 BiFC 和 BiLC 等技术, 验证了二者之间存在互作结合, 发现 TaSnRK1.10 通过磷酸化转录因子 TaRSR1, 进而在翻译后修饰水平上调控了小麦籽粒淀粉的合成, 且这种调控模块也存在于水稻和玉米中。在以上研究基础上, 开发了 *TaSnRK1.10* 与小麦籽粒淀粉合成能力密切相关的功能标记[66]。

## 4 展望

随着城乡居民生活水平的不断提高, 近年来对小麦淀粉理化特性及其合成分子机制的重视程度不断增强, 但仍有许多问题亟待进一步深入研究: (1) 目前小麦淀粉理化特性指标与面条评分项目(GB/T 35875-2018: 坚实度、弹性、光滑性、食味、表面状态和色泽)和馒头评分项目(GB/T 35991-2018: 比容、宽高比、弹性、表面色泽、表面结构、内部结构、韧性、黏性和食味)之间的关系研究较少, 面条和馒头专用小麦品种的评分鉴定主要依据鉴定人员的口感等, 人为因素影响较大, 缺乏像强筋、中强筋和弱筋小麦品种蛋白品质评价的具体量化指标; (2) 近年来随着多个主栽普通小麦品种全基因组测序的完成, 小麦淀粉合成功能基因、调控因子等分子机制也逐渐被挖掘解析, 但这些功能基因或调控因子与淀粉理化特性指标之间的关系有待进一步研究, 控制小麦淀粉主要理化特性指标的关键基因有待于进一步挖掘, 急需开发能有效用于鉴选面条和馒头等专用小麦品种的分子标记; (3) 在小麦籽粒内能检测到淀粉降解酶基因表达[67], 但淀粉酶为何没有降解活性, 是否存在着转录后调控或翻译后修饰? 从而保证了籽粒内贮藏淀粉不断合成, 但不被降解, 从而被贮藏积累。

## References


[1] Gupta P K, Mir R R, Mohan A, Kumar J. Wheat genomics: present status and future prospects. *Int J Plant Genomics*, 2008, 2008: 896451.

[2] 姚大年, 李保云, 朱金宝, 梁荣奇, 刘广田. 小麦品种主要淀粉性状及面条品质预测指标的研究. 中国农业科学, 1999, 32: 84–88.
Yao D N, Li B Y, Zhu J B, Liang S Q, Liu G T. Study on main starch properties and predictive indexes of noodle quality in common wheat (*Triticum aestivum*). *Chin Agric Sci*, 1999, 32: 84–88 (in Chinese with English abstract).

[3] 许为钢. 藏粮于技, 中国的小麦要满足中国人的胃! (2023-03-11). https://www.sohu.com/a/652674518_121172850.
Xu W G. Grain yields should be stored in science and technology, and Chinese wheat quality should satisfy the stomach of the Chinese people. (2023-03-11). https://www.sohu.com/a/652674518_121172850.

[4] 何照范. 粮油籽粒品质及其分析技术. 北京: 中国农业出版社, 1985. pp 290–294.
He Z F. Grain and oil grain quality and analysis techniques. Beijing: China Agriculture Press, 1985. pp 290–294 (in Chinese).

[5] 张学林, 郭天财, 朱云集, 李志强, 王晨阳, 马冬云, 彭羽. 河南省不同纬度生态环境对三种筋型小麦淀粉糊化特性的影响. 生态学报, 2004, 24: 2050–2055.
Zhang X L, Guo T C, Zhu Y J, Li Z Q, Wang C Y, Ma D Y, Peng Y. Environmental effects of different latitudes on starch paste property of three types of gluten wheat in Henan province. *Acta Ecol Sin*, 2004, 24: 2050–2055 (in Chinese with English abstract).

[6] Brenchley R, Spannagl M, Pfeifer M, Barker G L A, D'Amore R, Allen A M, McKenzie N, Kramer M, Kerhornou A, Bolser D,

Kay S, Waite D, Trick M, Bancroft I, Gu Y, Huo N, Luo M C, Sehgal S, Gill B, Kianian S, Anderson O, Kersey P, Dvorak J, McCombie W R, Hall A, Mayer K F X, Edwards K J, Bevan M W, Hall N. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing. *Nature*, 2012, 491: 705–710.

[7] 国家农作物品种审定委员会. 主要农作物品种审定标准(国家级). 种业导刊, 2017, (11): 5–11.
National Crop Variety Approval Committee. Main crop variety approval standards (national level). *J Seed Indust Guide*, 2017, (11): 5–11 (in Chinese).

[8] Thitisaksakul M, Jiménez R C, Arias M C, Beckles D M. Effects of environmental factors on cereal starch biosynthesis and composition. *J Cereal Sci*, 2012, 56: 67–80.

[9] Bertoft E. Understanding starch structure: recent progress. *Agronomy*, 2017, 7: 56.

[10] Kiseleva V I, Tester R F, Wasserman L A, Krivandin A V, Popov A A, Yuryev V P. Influence of growth temperature on the structure and thermodynamic parameters of barley starches. *Carbohyd Polym*, 2003, 51: 407–415.

[11] 张燕, 王传仁, 李鸽子, 王鹏飞, 王永华, 郭天财, 康国章. 小麦品种鑫华麦 818 籽粒淀粉粒结构的动态变化及粒度分布. 电子显微学报, 2020, 39: 414–418.
Zhang Y, Wang C R, Li G Z, Wang P F, Wang Y H, Guo T C, Kang G Z. Dynamic changes and size distribution of starch granules in the grains of Xinhuamai 818 wheat cultivar. *J Chin Elec Micros Soc*, 2020, 39: 414–418 (in Chinese with English abstract).

[12] 戴忠民, 王振林, 张敏, 李文阳, 闫素辉, 蔡瑞国, 尹燕枰. 不同品质类型小麦籽粒淀粉粒度的分布特征. 作物学报, 2008, 34: 465–470.
Dai Z M, Wang Z L, Zhang M, Li W Y, Yan S H, Cai R G, Yin Y P. Starch granule size distribution in grains of strong and weak gluten wheat cultivars. *Acta Agron Sin*, 2008, 34: 465–470 (in Chinese with English abstract).

[13] 高欣, 郭雷, 单宝雪, 肖延军, 刘秀坤, 李豪圣, 刘建军, 赵振东, 曹新有. 淀粉颗粒类型及其比例在小麦品质特性形成与改良中的作用. 作物学报, 2023, 49: 1447–1454.
Gao X, Guo L, Shan B X, Xiao Y J, Liu X K, Li H S, Liu J J, Zhao Z D, Cao X Y. Types and ratios of starch granules in grains and their roles in the formation and improvement of wheat quality properties. *Acta Agron Sin*, 2023, 49: 1447–1454 (in Chinese with English abstract).

[14] 田益华, 张传辉, 蔡剑, 周琴, 姜东, 戴廷波, 荆奇, 曹卫星. 小麦籽粒A-型和B-型淀粉粒的理化特性. 作物学报, 2009, 35: 1755–1758.
Tian Y H, Zhang C H, Cai J, Zhou Q, Jiang D, Dai T B, Jing Q, Cao W X. Physico-chemical properties of A- and B-type starch granules in wheat. *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 1755–1758 (in Chinese with English abstract).

[15] Ao Z H, Jane J L. Characterization and modeling of the A- and B-granule starches of wheat, triticale, and barley. *Carbohyd Polym*, 2007, 67: 46–55.

[16] Fu B X, Kovace M I P, Wang C. A simple wheat flour swelling test. *Cereal Chem*, 1998, 75: 566–567.

[17] 梁灵, 魏益民, 张国权, 师俊玲, 郭波莉. 小麦膨胀体积和直链淀粉含量的研究. 麦类作物学报, 2003, 23: 34–36.
Liang L, Wei Y M, Zhang G Q, Shi J L, Guo B L. Study on the starch swelling volume and amylose content of wheat. *J Triticeae Crops*, 2003, 23: 34–36 (in Chinese with English abstract).

[18] 王海萍, 师凤华, 唐朝晖, 李保云, 刘广田. 一些小麦品种的淀粉特性分析. 麦类作物学报, 2007, 27: 479–482.
Wang H P, Shi F H, Tang Z H, Li B Y, Liu G T. Analysis on starch properties in some wheat cultivars. *J Triticeae Crops*, 2007, 27: 479–482 (in Chinese with English abstract).

[19] 姚大年, 刘广田. 小麦品种面粉黏度性状及其与面条品质的相关性研究. 中国农业大学学报, 1997, 2(3): 52–68.
Yao D N, Liu G T. Studies on the paste viscosity traits and their relationships with noodle quality in wheat flours. *J Chin Agric Univ*, 1997, 2(3): 52–68 (in Chinese with English abstract).

[20] Li C. Recent progress in understanding starch gelatinization: an important property determining food quality. *Carbohyd Polym*, 2022, 293: 119735.

[21] 王姗, 胡润雨, 于士男, 许豪, 唐建卫, 李巧云, 焦竹青, 殷贵鸿. 小麦淀粉 RVA 特性的 QTL 定位及效应分析. 核农学报, 2023, 37: 1957–1967.
Wang S, Hu R, Yu S, Xu H, Tang J, Li Q, Jiao Z, Yin G H. QTL mapping and effect analysis of RVA characteristics of wheat starch. *J Nucl Agric Sci*, 2023, 37: 1957–1967 (in Chinese with English abstract).

[22] Dai Z, Liu D, Qin S, Wu R, Li Y, Liu J, Zhu Y, Chen G. Effects of irrigation schemes on the components and physicochemical properties of starch in waxy wheat lines. *Plant Soil Environ*, 2021, 67: 524–532

[23] Yun S H, Quail K, Moss R. Physicochemical properties of Australian wheat flour for white salted noodles. *J Cereal Sci*, 1996, 23: 181–189.

[24] 张晓, 高德荣, 吕国锋, 吴宏亚, 张伯桥, 李曼. 糯小麦与其他作物淀粉特性的比较研究. 中国农业科学, 2013, 46: 2183–2190.
Zhang X, Gao D R, Lyu G F, Wu H Y, Zhang B Q, Li M. Comparison of the starch's properties of waxy wheat and other crops. *Sci Agric Sin*, 2013, 46: 2183–2190 (in Chinese with English abstract).

[25] 李春燕, 封超年, 王亚雷, 张容, 郭文善, 朱新开, 彭永欣. 不同小麦品种支链淀粉链长分配及其与淀粉理化特性的关系. 作物学报, 2007, 33: 1240–1245.
Li C Y, Feng C N, Wang Y L, Zhang R, Guo W S, Zhu X K, Peng Y X. Chain length distribution of debranched amylopectin and its relationship with physicochemical properties of starch in different wheat cultivars. *Acta Agron Sin*, 2007, 33: 1240–1245 (in Chinese with English abstract).

[26] 宋健民, 刘爱峰, 李豪圣, 戴双, 刘建军, 赵振东, 刘广田. 小麦籽粒淀粉理化特性与面条品质关系研究. 中国农业科学, 2008, 41: 272–279.
Song J M, Liu A F, Li H S, Dai S, Liu J J, Zhao Z D, Liu G T. Relationship between starch physiochemical properties of wheat grain and noodle quality. *Sci Agric Sin*, 2008, 41: 272–279 (in Chinese with English abstract).

[27] Toyoka H. Japanese noodle qualities: II. Starch components. *Cereal Chem*, 2010, 66: 387–391.

[28] 李永强, 翟红梅, 田纪春. 蛋白质和淀粉含量对小麦面团流变学特性的影响. 作物学报, 2007, 33: 937–941.

Li Y Q, Zhai H M, Tian J C. Effect of protein and starch contents on wheat dough rheological properties. *Acta Agron Sin*, 2007, 33: 937–941 (in Chinese with English abstract).

[29] Hung P V, Maeda T, Morita N. Waxy and high-amylose wheat starches and flours-characteristics, functionality and application. *Trends Food Sci Tech*, 2006, 17: 448–456.

[30] 冯文翰, 张晓科, 魏益民. 小麦粉理化特性与面条及馒头质量的关系. 粮食加工, 2023, 48(3): 1–4.
Feng W H, Zhang X K, Wei Y M. The relationship between physico-chemical characteristics of wheat flour and quality properties of noodle and steamed bread. *Grain Process*, 2023, 48(3): 1–4 (in Chinese with English abstract).

[31] 刘锐, 魏益民, 邢亚楠, 张波, 张影全. 小麦淀粉与面条质量关系的研究进展. 麦类作物学报, 2013, 33: 1058–1063.
Liu R, Wei Y M, Xing Y N, Zhang B, Zhang Y Q. Review on the relationship between starch and noodle quality in wheat. *J Triticeae Crops*, 2013, 33: 1058–1063 (in Chinese with English abstract).

[32] 刘建军, 何中虎, 赵振东, 刘爱峰, 宋建民, Pena R J. 小麦品质性状与干白面条品质参数关系的研究. 作物学报, 2002, 28: 738–742.
Liu J J, He Z H, Zhao Z D, Liu A F, Song J M, Pean R J. Investigation on relationship between wheat quality traits and quality parameters of dry white Chinese noodles. *Acta Agron Sin*, 2002, 28: 738–742 (in Chinese with English abstract).

[33] Seib P. Reduced-amylose wheats and Asian noodles. *Cereal Food World*, 2000, 45: 504–512.

[34] Maningat C C, Seib P A. Understanding the physicochemical and functional properties of wheat starch in various foods. *Cereal Chem*, 2010, 87: 305–314.

[35] 王美芳, 赵石磊, 雷振生, 吴政卿, 晁岳恩, 徐福新, 杨攀, 杨会民, 刘加平, 李巍. 小麦蛋白淀粉品质指标与面包品质关系的研究. 核农学报, 2013, 27: 792–799.
Wang M F, Zhao S L, Lei Z S, Wu Z Q, Chao Y E, Xu F X, Yang P, Yang H M, Liu J P, Li W. The relationship between protein quality and starch pasting parameters and bread baking quality in common wheat. *J Nucl Agric Sci*, 2013, 27: 792–799 (in Chinese with English abstract).

[36] 杨雪峰, 宋维富, 刘东军, 赵丽娟, 宋庆杰, 张春利, 辛文利, 肖志敏, 白光宇, 孙雪松, 仇琳, 王晓楠. 面包面条兼用型强筋小麦主要品质性状分析与评价. 麦类作物学报, 2023, 43: 738–743.
Yang X F, Song W F, Liu D J, Zhao L J, Song Q J, Zhang C L, Xin W L, Xiao Z M, Bai G Y, Sun X S, Qiu L, Wang X N. Analysis and evaluation on major quality traits of strong gluten wheat for bread and noodle making. *J Triticeae Crops*, 2023, 43: 738–743 (in Chinese with English abstract).

[37] Jeon J, Ryoo N, Hahn T, Walia, H, Nakamura Y. Starch biosynthesis in cereal endosperm. *Plant Physiol Biochem*, 2010, 48: 383–392.

[38] Tetlow I J, Beisel K G, Cameron S, Makhmoudova A, Liu F, Bresolin N S, Wait R, Morell M K, Emes M J. Analysis of protein complexes in wheat amyloplasts reveals functional interactions among starch biosynthetic enzymes. *Plant Physiol*, 2008, 146: 1878–1891.

[39] Mehrpouyan S, Menon U, Tetlow I J, Emes M J. Protein phosphorylation regulates maize endosperm starch synthase IIa activity and protein-protein interactions. *Plant J*, 2021, 105: 1098–1112.

[40] Ying Y, Xu F, Zhang Z, Tappiban P, Bao J. Dynamic change in starch biosynthetic enzymes complexes during grain-filling stages in BEIIb active and deficient rice. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 10714.

[41] Ohdan T, Francisco P B, Sawada J T, Hirose T, Terao T, Satoh H, Nakamura Y. Expression profiling of genes involved in starch synthesis in sink and source organs of rice. *J Exp Bot*, 2005, 56: 3229–3244.

[42] Yan H B, Pan X X, Jiang H W, Wu G J. Comparison of the starch synthesis genes between maize and rice: copies, chromosome location and expression divergence. *Theor Appl Genet*, 2009, 119: 815–825.

[43] Kang G Z, Xu W, Liu G Q, Peng X Q, Guo T C. Comprehensive analysis of the transcription of starch synthesis genes and the transcription factor RSR1 in wheat (*Triticum aestivum* L.) endosperm. *Genome*, 2013, 56: 115–122.

[44] Kang G Z, Zheng B B, Shen B Q, Peng H F, Guo T C. A novel *Ta.AGP.S.1b* transcript in Chinese common wheat. *CR Biol*, 2010, 333: 716–724.

[45] Kang G, Li S, Zhang M, Peng H, Wang C, Zhu Y, Guo T. Molecular cloning and expression analysis of starch branching enzyme III gene from common wheat. *Biochem Genet*, 2013, 51: 377–386.

[46] Kang G Z, Liu G Q, Xu W, Zhu Y J, Wang C Y, Ling H Q, Guo T C. Identification of the isoamylase 3 gene in common wheat and its expression profile during the grain-filling period. *Genet Mol Res*, 2013, 12: 4264–4275.

[47] Kang G, Liu G, Peng X, Wei L, Wang C, Zhu Y, Ma Y, Jiang Y, Guo T. Increasing the starch content and grain weight of common wheat by overexpression of the cytosolic AGPase large subunit gene. *Plant Physiol Biochem*, 2013, 73: 93–98.

[48] 康国章, 孟琰珺, 王鹏飞, 葛强, 郭天财, 刘国芹, 杨喜堂, 彭燕燕. 一种鉴定小麦千粒重性状的 SNP 位点、CAPS 分子标记引物对及其应用. 中国专利: ZL202210269669.5. 2022-11-18.
Kang G Z, Meng Y J, Wang P F, Ge Q, Guo T C, Liu G Q, Yang X T, Peng Y Y. A SNP locus and CAPS molecular marker primer pair for identifying wheat thousand grain weight trait and its application. Chinese Patent: ZL202210269669.5. 2022-11-18 (in Chinese).

[49] Tetlow I J, Emes M J. Starch biosynthesis in the developing endosperms of grasses and cereals. *Agronomy*, 2017, 7: 81.

[50] Huang L, Tan H, Zhang C, Li Q, Liu Q. Starch biosynthesis in cereal endosperms: an updated review over the last decade. *Plant Commun*, 2021, 2: 100237.

[51] Yan H, Zhang W, Wang Y, Jin J, Xu H, Fu Y, Shan Z, Wang X, Teng X, Li X, Wang Y, Hu X, Zhang W, Zhu C, Zhang X, Zhang Y, Wang R, Zhang J, Cai Y, You X, Chen J, Ge X, Wang L, Xu J, Jiang L, Liu S, Lei C, Zhang X, Wang H, Ren Y, Wan J. Rice LIKE EARLY STARVATION1 cooperates with FLOURY ENDOSPERM6 to modulate starch biosynthesis and endosperm development. *Plant Cell*, 2024, 36: 1892–1912.

[52] Liu G, Wu Y, Xu M, Gao T, Wang P, Wang L, Guo T, Kang G. Virus-induced gene silencing identifies an important role of the

TaRSR1 transcription factor in starch synthesis in bread wheat. *Int J Mol Sci*, 2016, 17: 1557.

[53] 董洁, 李鸽子, 韩巧霞, 谢迎新, 王永华, 冯伟, 马冬云, 王晨阳, 郭天财, 康国章. 小麦 *TaAGPL1* 基因上游转录因子 TabHLH39 的分离及其功能研究. 中国农业科技导报, 2020, 22(10): 18–26.
Dong J, Li G Z, Han Q X, Xie Y X, Wang Y H, Feng W, Ma D Y, Wang C Y, Guo T C, Kang G Z. Isolation and function of TabHLH39 transcription factor regulating expression of the *TaAGPL1* gene in bread wheat. *J Agric Sci Tech*, 2020, 22(10): 18–26 (in Chinese with English abstract).

[54] Guo D, Hou Q, Zhang R, Lou H, Li Y, Zhang Y, You M, Xie C, Liang R, Li B. Over-expression TaSPA-B reduces prolamin and starch accumulation in wheat (*Triticum aestivum* L.) grains. *Int J Mol Sci*, 2020, 21: 3257.

[55] Liu Y, Hou J, Wang X, Li T, Uzma M, Hao C, Zhang X. The NAC transcription factor NAC019-A1 is a negative regulator of starch synthesis in wheat developing endosperm. *J Exp Bot*, 2020, 71: 5794–5807.

[56] Gao Y, An K, Guo W, Chen Y, Zhang R, Zhang X, Chang S, Rossi V, Jin F, Cao X, Xin M, Peng H, Hu Z, Guo W, Du J, Ni Z, Sun Q, Yao Y. The endosperm-specific transcription factor TaNAC019 regulates glutenin and starch accumulation and its elite allele improves wheat grain quality. *Plant Cell*, 2021, 33: 603–622.

[57] Song Y, Luo G, Shen L, Yu K, Yang W, Li X, Sun J, Zhan K, Cui D, Liu D, Zhang A. *TubZIP28*, a novel bZIP family transcription factor from *Triticum urartu*, and *TabZIP28*, its homolog from *Triticum aestivum* enhance starch synthesis in wheat. *New Phytol*, 2020, 226: 1384–1398.

[58] Li J, Xie L, Tian X, Liu S, Xu D, Jin H, Song J, Dong Y, Zhao D, Li G, Li Y, Zhang Y, Zhang Y, Xia X, He Z, Cao S. TaNAC100 acts as an integrator of seed protein and starch synthesis exerting pleiotropic effects on agronomic traits in wheat. *Plant J*, 2021, 108: 829–840.

[59] Xie L, Liu S, Zhang Y, Tian W, Xu D, Li J, Luo X, Li L, Bian Y, Li F, Hao Y, He Z, Xia X, Song X, Cao S. Efficient proteome-wide identification of transcription factors targeting *Glu-1*: a case study for functional validation of TaB3-2A1 in wheat. *Plant Biotechnol J*, 2023, 21: 1952–1965.

[60] Yuan S S, Fan P, Zhang D D, Liu H T, Wang P F, Guo T C, Wang Y H, Kang G Z. *JAZ1* gene regulates starch biosynthesis and changes physicochemical properties in wheat grains. *Food Biosci*, 2023, 56: 103259.

[61] 康国章, 孟琰珺, 葛强, 郭天财, 夏国军, 程明月, 彭佩佩. 鉴定小麦单倍型和/或千粒重性状的分子标记组合、引物对、试剂盒及其应用. 中国专利: 202211253776.5, 2023-03-01.
Kang G Z, Meng Y J, Ge Q, Guo T C, Xia G J, Cheng M Y, Peng P P. Molecular marker combinations, primer pairs, reagent kits and their applications for identifying wheat haplotypes and/or thousand grain weight traits. Chinese Patent: 202211253776.5, 2023-03-01 (in Chinese).

[62] Liu Y, Xi W, Wang X, Li H, Liu H, Li T, Hou J, Liu X, Hao C, Zhang X. TabHLH95-TaNF-YB1 module promotes grain starch synthesis in bread wheat. *J Genet Genomics*, 2023, 50: 883–894.

[63] 胡墨明. 小麦淀粉合成调控因子 miR1121 的分离及标记开发. 河南农业大学硕士学位论文, 河南郑州, 2024.
Hu M M. Isolation and Molecular Marker Development of miR1121, a Regulatory Factor for Wheat Starch Synthesis. MS Thesis of Henan Agricultural University, Zhengzhou, Henan, China, 2024 (in Chinese with English abstract).

[64] Chen G X, Zhen S M, Liu Y L, Yan X, Zhang M, Yan Y M. *In vivo* phosphoproteome characterization reveals key starch granule-binding phosphoproteins involved in wheat water-deficit response. *BMC Plant Biol*, 2017, 17: 168.

[65] Kumar P, Madhawan A, Sharma A, Sharma V, Das D, Parveen A, Fandade V, Sharma D, Roy J. A sucrose non-fermenting-1-related protein kinase 1 gene from wheat, *TaSnRK1α* regulates starch biosynthesis by modulating AGPase activity. *Plant Physiol Biochem*, 2024, 207: 108407.

[66] 康国章, 付一涵, 杜长青, 汪金玺, 刘国芹, 葛强, 李鸽子, 王鹏飞, 韩巧霞, 虞波. 一种检测小麦粒重基因的分子标记及其应用. 中国专利: 2023114709101, 2023-11-07.
Kang G Z, Fu Y H, Du C Q, Wang J X, Liu G Q, Ge Q, Li G Z, Wang P F, Han Q X, Yu B. A molecular marker detecting wheat grain weight genes and its application. Chinese Patent: 2023114709101, 2023-11-07 (in Chinese).

[67] Geigenberger P. Regulation of starch biosynthesis in response to a fluctuating environment. *Plant Physiol*, 2011, 155: 1566–1577.