

# 不同浓度 IAA 对浮萍生长及淀粉积累的影响

陈晓仪, 李 锐, 张甜甜, 张 阳, 赵 琦\*

(成都大学 药学与生物工程学院, 成都, 610106)

**摘 要:**以新型能源植物浮萍为试材, 设置 0(对照)、0.001、0.01、0.1、1 和 10  $\mu\text{mol/L}$  的 IAA 处理, 通过光照培养室营养液水培试验, 研究不同浓度 IAA 对浮萍生长及淀粉积累的影响。结果表明: (1) 低浓度(0.001、0.01 和 0.1  $\mu\text{mol/L}$ ) 的 IAA 可以有效促进浮萍叶绿素含量、净光合速率和干物质的积累, 分别比对照显著增加 14.7%、10.6% 和 28.1%, 并以 0.001  $\mu\text{mol/L}$  IAA 处理效果最佳。(2) 高浓度(1 和 10  $\mu\text{mol/L}$ ) IAA 可以调节浮萍淀粉的积累, 增强淀粉合成关键酶 ADPG 焦磷酸化酶(AGPase)的活性, 淀粉含量和 AGPase 活性在 10  $\mu\text{mol/L}$  的 IAA 处理下分别比对照显著增加 35.0% 和 14.1%。研究表明, 低浓度 IAA 处理能有效促进浮萍叶绿素的合成和光合作用的进行, 从而有利于生物量的积累; 高浓度 IAA 可以通过增强浮萍 AGPase 的活性来促进淀粉含量和淀粉总量的积累。

**关键词:** 浮萍; 吲哚乙酸(IAA); 生物量; 淀粉

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

## Effect of Different Concentrations of IAA on the Growth and Starch Accumulation of Duckweed

CHEN Xiaoyi, LI Rui, ZHANG Tiantian, ZHANG Yang, ZHAO Qi\*

(School of Pharmacy and Biological Engineering, Chengdu University, Chengdu 610106, China)

**Abstract:** New energy plant duckweed was used as material, we studied the effects of five different concentration of IAA at 0.001, 0.01, 0.1, 1 and 10  $\mu\text{mol/L}$  (0  $\mu\text{mol/L}$  as control) on the growth and starch accumulation of duckweed. The results showed that: (1) Low concentrations (0.001, 0.01 and 0.1  $\mu\text{mol/L}$ ) of IAA could effectively promote the chlorophyll content, net photosynthetic rate and biomass yield of duckweed, which significantly increased by 14.7%, 10.6%, and 28.1% compared with the control group at the concentration of 0.001  $\mu\text{mol/L}$  IAA. (2) High concentrations (1 and 10  $\mu\text{mol/L}$ ) of IAA can regulate the starch accumulation and increase the activity of AGPase (ADP-glucose pyrophosphorylase), a key enzyme in starch synthesis. As compared to the control, the starch content and AGPase activity were significantly increased by 35.0% and 14.1% at 10  $\mu\text{mol/L}$  IAA treatment, respectively. These results suggest that low concentration of IAA treatment can effectively promote the biosynthesis of chlorophyll and photosynthesis of duckweed, which is conducive to the accumulation of biomass, and high concentration of IAA can promote the starch percentage and total starch accumulation by enhancing the activity of AGPase.

**Key words:** duckweed, IAA, biomass, starch

收稿日期: 2018-05-15; 修改稿收到日期: 2018-06-17

基金项目: 国家自然科学基金(31600261); 四川省教育厅自然科学重点项目(17ZA0078)

作者简介: 陈晓仪(1990-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事药用植物天然产物及食品加工与安全研究。E-mail: xiaoyichen\_cdu@foxmail.com

\* 通信作者: 赵 琦, 博士, 副教授, 主要从事药用植物分子生物学研究。E-mail: zhaoqi@cd.edu.cn

随着化石能源的日趋枯竭,寻求环保、清洁、新型的生物能源以缓解人类面临的环境恶化和能源短缺问题已成为当今科学界研究的热点。很多代替能源被提出来,生物乙醇就是其中一个重要的组成部分。近年来浮萍作为生物燃料生产原料的开发利用已引起广泛关注,其生长速度快,在热带地区年平均增长率为  $12.4 \text{ g}/(\text{m}^2/\text{d})$ (干重),年产量可达  $55 \text{ t}/\text{hm}^2$ <sup>[1-3]</sup>。在理想的生长条件下,浮萍淀粉含量能积累到其干重的 75%<sup>[4-6]</sup>。此外,浮萍还广泛用于生活污水和工业废水等废水处理,其所产生的生物质在去除营养物的同时也适合于生物燃料的生产<sup>[7-8]</sup>。近年,关于将浮萍生物质进行转化的报告也较多,它已经被成功转化为乙醇,转化效率达到 25.8%,其浓度也达到  $30.8 \text{ g}/\text{L}$ <sup>[9]</sup>。生长素是人类最早发现的一类植物激素,它不仅有助于促进植物根系的生长,还具有促进细胞分裂与扩大,诱导植物不定根的形成等作用,因此广泛应用于农业和林业等生产上<sup>[10-12]</sup>。目前,关于生长素处理浮萍的相关文献并未有研究报道。本研究以浮萍为材料,分析不同浓度梯度的吲哚乙酸(IAA)对浮萍生长和淀粉积累的影响,以期筛选出最适浓度的 IAA,为后续的浮萍生物质能源研究提供一定的指导作用。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

本研究以采自四川成都金牛区的少根紫萍(*Landoltia punctata*)为试验材料。IAA 购于 Sigma 公司,其他试剂为进口或者国产分析纯。使用仪器包括:752 分光光度计;智能光照培养箱 PRX-250A;蒸发光检测器;高效液相仪;PhotoLab 6100 分光光度计;Li-6400xt 便携式光合仪, Varioskan Flash 自动分光光度计。

### 1.2 试验方法

将采集的浮萍用自来水清洗,再用 10% 的次氯酸钠消毒 3 min,然后在光照培养箱内扩大培养,培养液为 Hoagland 营养液。光照培养箱培养条件:温度白天  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 、夜间  $15 \text{ }^\circ\text{C}$ ,光照强度  $130 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光照周期为 16 h : 8 h。当浮萍培养 5~7 d 时,将 9 g 浮萍转移至塑料的培养皿中(长 25 cm × 宽 18 cm × 高 4.5 cm),然后向其中添加 1 000 mL 的 Hoagland 营养液,取 5 mL 不同浓度的 IAA (0.001、0.01、0.1、1 和  $10 \mu\text{mol}/\text{L}$ )溶液均匀地喷洒在每盆浮萍叶状体的表面,蒸馏水处理作为对照组,每个实验处理重复 3 次,培养周期为 7 d。

### 1.3 浮萍指标测定

**1.3.1 鲜重与干重** 浮萍鲜重的测定参照 Bergmann 的方法<sup>[13]</sup>进行操作。称取 3 g 浮萍新鲜样品于  $60 \text{ }^\circ\text{C}$  的干燥箱中烘干 2 d,对浮萍干重进行称取记录。而后用研钵将浮萍研磨成粉,贮存于干燥器中待用。

**1.3.2 淀粉含量** 浮萍样品的淀粉含量参照 Zhang 等的方法<sup>[14-15]</sup>,将浮萍干粉水解后通过 HPLC 测定总糖含量,淀粉含量 = 葡萄糖含量 × 0.9。

**1.3.3 叶绿素含量和净光合速率** 浮萍叶绿素含量利用 80% 丙酮萃取 72 h 以后,参照 Arnon 的方法<sup>[16]</sup>进行测定,净光合速率采用 Li-6400xt 便携式光合仪进行整株测量<sup>[17]</sup>。

**1.3.4 ADPG 焦磷酸化酶活性** 取 1 g 鲜浮萍放入预冷的研钵内,加少量石英砂后冰浴上匀浆,缓冲液体系为 5 mL 的 50 mmol/L HEPES-NaOH (pH = 7.6)、5 mmol/L DL-Dithiothreitol、8 mmol/L  $\text{MgCl}_2$ 、2 mmol/L EDTA、2% (w/v) polyvinylpyrrolidone-40 和 12.5% (w/v) 甘油。把匀浆放入离心机,10 000 g 离心 5 min 后,取上清液作为粗酶液储存在  $-20 \text{ }^\circ\text{C}$  环境中待测。所有操作步骤在  $0 \sim 4 \text{ }^\circ\text{C}$  进行。ADPG 焦磷酸化酶(AGPase; EC 2.7.7.27)活性采用 Nakamura 的方法<sup>[18-19]</sup>用分光光度计法测量。

### 1.4 数据分析

实验重复 3 次,采用 Origin 作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同浓度 IAA 对浮萍生物量积累的影响

植物激素可以有效调节植物的生长与发育。由图 1 可知,0.001、0.01 和  $0.1 \mu\text{mol}/\text{L}$  浓度 IAA 处理 7 d 后浮萍的干重分别比对照( $0 \mu\text{mol}/\text{L}$ ,没有激素处理)显著增加 28.1%、3.5% 和 20.5%,而 1 和  $10 \mu\text{mol}/\text{L}$  IAA 处理则比对照分别降低 8.8% 和 12.3%。说明低浓度的 IAA 能够显著促进浮萍生物量的积累,而高浓度的 IAA 则抑制浮萍的生长,并以  $0.001 \mu\text{mol}/\text{L}$  IAA 浓度处理效果最好。

### 2.2 不同浓度 IAA 对浮萍淀粉积累的影响

如图 2 所示,生长素处理 7 d 后,0.001 和  $0.01 \mu\text{mol}/\text{L}$  浓度 IAA 处理浮萍淀粉含量分别比对照显著降低 12.3% 和 9.5%,而 0.1、1 和  $10 \mu\text{mol}/\text{L}$  浓度 IAA 处理则比对照显著增加 0.7%、28.3% 和 35.0%。此外,浮萍处理 7 d 后的淀粉积累总量在 0、0.001 和  $10 \mu\text{mol}/\text{L}$  IAA 浓度下分别为 2.85、

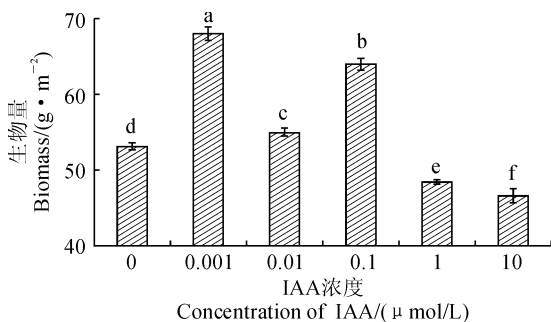
3.20和 3.38  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ , 10  $\mu\text{mol/L}$  IAA 处理较对照和 0.001  $\mu\text{mol/L}$  处理分别提高了 18.4%和 5.4%。以上结果说明高浓度 IAA 处理有利于浮萍淀粉的积累, 而低浓度 IAA 不利于浮萍淀粉的积累。

### 2.3 不同浓度 IAA 对浮萍叶绿素含量的影响

植物叶片光合作用产物的积累很大程度上依赖叶绿素的含量。图 3 显示, 在各浓度的 IAA 处理 7 d 后, 随着 IAA 浓度的增加, 浮萍总叶绿素含量整体呈先升高后下降的变化趋势, 并在 0.001  $\mu\text{mol/L}$  浓度下叶绿素含量最高。其中, 浮萍叶绿素含量在 0.001、0.01 和 0.1  $\mu\text{mol/L}$  浓度 IAA 处理下分别比对照显著增加 14.7%、9.5%和 12.9%, 而 1 和 10  $\mu\text{mol/L}$  浓度则分别比对照显著降低 3.9%和 9.6%, 与浮萍生物量的表现相似。可见, 低浓度 IAA 对浮萍光合色素合成具有促进作用, 高浓度 IAA 反而不利于光合色素的合成。

### 2.4 不同浓度 IAA 对浮萍净光合速率的影响

从图 4 可知, 各浓度 IAA 处理下浮萍净光合速率的表现与其生物量、叶绿素含量变化趋势相似, 即随着 IAA 浓度的增加而先升高后降低, 并在 0.001



不同小写字母代表处理间在 0.05 水平差异显著; 下同

图 1 不同浓度 IAA 下浮萍生物量积累情况

Different normal letters represent significant difference among treatments at 0.05 level; the same as below

Fig. 1 The biomass accumulation of duckweed under different concentrations of IAA application

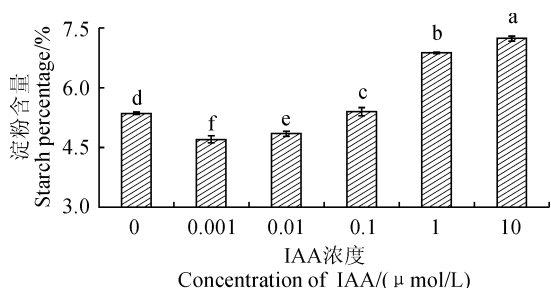


图 2 不同 IAA 浓度处理对浮萍淀粉含量的影响

Fig. 2 Effects of different IAA concentration treatments on starch accumulation of duckweed

$\mu\text{mol/L}$  浓度下达到最高值。其中, 低浓度 (0.001~0.1  $\mu\text{mol/L}$ ) 处理显著高于对照 10.6%、5.3%和 11.7%, 而高浓度 (1~10  $\mu\text{mol/L}$ ) 处理显著低于对照 6.5%和 17.6%。可见, 不同浓度的 IAA 对浮萍光合作用影响也存在差异, 低浓度 IAA 可以提高浮萍光合作用及其产物的积累, 从而促进浮萍生物量的积累。

### 2.5 不同浓度 IAA 对浮萍淀粉合成关键酶活性的影响

图 5 显示, 浮萍淀粉合成关键酶 AGPase 的活性随着 IAA 浓度的升高而逐渐增强。在处理 7 d 后, 浮萍 AGPase 活性于 0.001、0.01 和 0.1  $\mu\text{mol/L}$  IAA 处理下分别显著低于对照 9.6%、3.5%和 0.1%, 而在 1 和 10  $\mu\text{mol/L}$  IAA 处理下则分别显著

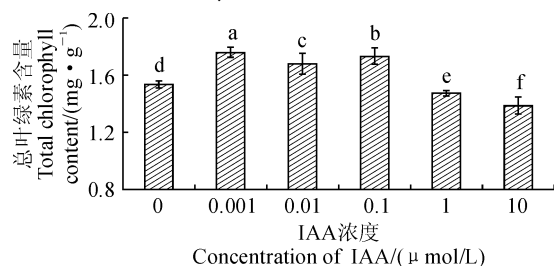


图 3 不同浓度 IAA 对浮萍总叶绿素含量的影响

Fig. 3 Effects of different IAA concentration treatments on total chlorophyll content in duckweed

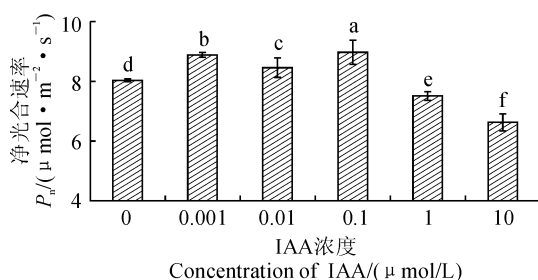


图 4 不同光周期对浮萍净光合速率的影响

Fig. 4 Effects of different photoperiods on the net photosynthetic rate of duckweed

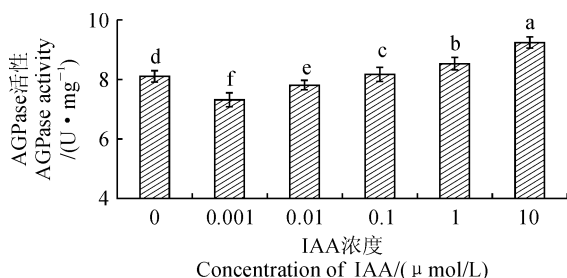


图 5 不同 IAA 浓度处理下 AGPase 的活性变化

Fig. 5 The activity of AGPase under different concentration of IAA treatments

高于对照 5.3% 和 14.1%, 并在 10  $\mu\text{mol/L}$  浓度下活性最高。以上结果说明高浓度 IAA 可以显著提高浮萍 AGPase 活性, 促进淀粉的积累。

### 3 讨论

植物激素是一种少量高效的化学物质, 其中赤霉素、生长素和细胞分裂素对植物的生长发育影响较大<sup>[20-21]</sup>。IAA 作为植物体内重要的生物信号物质, 它具有刺激细胞分裂, 促进细胞伸长等功能, 且呈现低浓度促进, 高浓度抑制的现象<sup>[22-24]</sup>。本研究结果显示 IAA 的浓度越低浮萍干物质积累量越多, 说明低浓度的 IAA 更有利于浮萍干物质质量的积累, 这可能由于低浓度的 IAA 可以有效刺激浮萍细胞的伸长, 使浮萍更多吸收水体里的营养物质, 从而促进浮萍的生长和生物量的积累。同时, 低浓度 IAA 还能促进光合色素的合成, 有利于浮萍进行光合作用及其产物的积累, 用于浮萍的生长及发育。

高浓度 IAA 可以抑制浮萍光合色素的合成。本实验结果显示浮萍叶绿素含量变化规律也支持净光合速率变化趋势, 推测可能是一方面高浓度 IAA 抑制浮萍光合色素(叶绿素)的产生, 另一方面 IAA 浓度过高可能导致浮萍叶状体表面气孔关闭, 蒸腾速率降低, 浮萍叶状体表面温度升高, 进而导致浮萍的净光合速率降低<sup>[25]</sup>。此外, 从本实验可以看出低

浓度 IAA 不利于浮萍淀粉的积累, 而高浓度 IAA 有利于浮萍淀粉的积累。AGPase(ATP: A-葡萄糖-1-磷酸腺苷转移酶, EC: 2. 7. 7. 27) 在植物体内催化由蔗糖得到的 G1P 与 ATP 反应形成腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG)并释放 P<sub>i</sub>, 而 ADPG 作为淀粉合成酶的底物参与直链淀粉和支链淀粉的合成, 是小麦、水稻、马铃薯、玉米等作物淀粉合成的关键酶<sup>[26-28]</sup>。该反应是植物淀粉合成中主要的调节步骤, 也是植物光合和非光合组织中淀粉合成的起始步骤<sup>[28-31]</sup>。研究表明, 植物淀粉的积累速率和灌浆速率与 AGPase 活性变化呈极显著正相关<sup>[32-33]</sup>。本研究中, 通过测定浮萍淀粉合成关键酶 AGPase 的活性, 发现高浓度 IAA 处理浮萍的 AGPase 活性较低浓度 IAA 处理明显升高, 因此推测高浓度 IAA 处理下浮萍淀粉含量提高可能是 IAA 通过某些信号通路网络调节 AGPase 的活性, 进而提高浮萍淀粉含量, 这也为今后研究激素调节浮萍淀粉积累提供一定的理论基础和新的思路。

综上所述, 本研究对不同浓度 IAA 处理下浮萍生物量及淀粉积累进行了初步研究, 结果表明 0.001  $\mu\text{mol/L}$  IAA 处理浮萍叶绿素的合成和光合作用的进行, 从而有利于浮萍生物量的积累, 高浓度 IAA 可以通过增强 AGPase 的活性来促进淀粉积累, 并且高浓度 IAA 可以促进浮萍总的淀粉量的积累。

### 参考文献:

- [1] XU J, CUI W, CHENG J J, *et al.* Production of high-starch duckweed and its conversion to bioethanol[J]. *Biosystems Engineering*, 2011, **110**(2): 67-72.
- [2] ORON G. Duckweed culture for wastewater renovation and biomass production [J]. *Agricultural Water Management*, 1994, **26**(1-2): 27-40.
- [3] ENDERS T A, STRADER L C. Auxin activity: past, present, and future. [J]. *American Journal of Botany*, 2015, **102**(2): 180.
- [4] CUI W, CHENG J J. Growing duckweed for biofuel production: a review[J]. *Plant Biology*, 2015, **17**(s1): 16-23
- [5] 于昌江, 朱明, 马玉彬, 等. 新型能源植物浮萍的研究进展[J]. *生命科学*, 2014, **26**(5): 458-464.  
YU C J, ZHU M, MA Y B, *et al.* Advances in research on duckweeds—a new energy plant[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2014, **26**(5): 458-464.
- [6] 王清春, 刘玉升. 浮萍生物质资源利用研究进展[J]. *山东农业科学*, 2016, **48**(6): 152-155.  
WANG Q C, LIU Y S. Research progress of duckweed biomass utilizations [J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2016, **48**(6): 152-155.
- [7] 于斌. 浮萍对污水中氮、磷去除作用的初步研究[D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2010.
- [8] 李志兰, 连彦峰. 浮萍污水脱氮处理的研究进展及应用展望[J]. *浙江农业科学*, 2015, **56**(2): 163-166.  
LI Z L, LIAN Y F. Research progress and application prospect of denitrification treatment of duckweed wastewater[J]. *Zhejiang Agricultural Sciences*, 2015, **56**(2): 163-166.
- [9] CHEN Q, JIN Y, ZHANG G, *et al.* Improving production of bioethanol from duckweed (*Landoltia punctata*) by pectinase pretreatment[J]. *Energies*, 2012, **5**(8): 3 019-3 032.
- [10] 商业绯, 李明, 丁博, 等. 生长素调控植物气孔发育的研究进展[J]. *植物学报*, 2017, **52**(2): 235-240.  
SHANG Y F, LI M, DING B, *et al.* Advances in auxin regulation of plant stomatal development[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2017, **52**(2): 235-240.
- [11] 陈丹, 王卫安, 岳全奇, 等. 植物生长素响应冷胁迫反应的研究进展[J]. *植物生理学报*, 2016, **52**(7): 989-997.  
CHEN D, WANG W A, YUE Q Q, *et al.* Research progress of auxin response to cold stress[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2016, **52**(7): 989-997.
- [12] WOODWARD A W, BARTEL B. Auxin: regulation, action, and interaction[J]. *Ann Bot*, 2005, **95**(5): 707-735.

- [13] BERGMANN B A, CHENG J, CLASSEN J, *et al.* In vitro selection of duckweed geographical isolates for potential use in swine lagoon effluent renovation[J]. *Bioresource Technology*, 2000, **73**(1): 13-20.
- [14] ZHANG L, ZHAO H, GAN M, *et al.* Application of simultaneous saccharification and fermentation (SSF) from viscosity reducing of raw sweet potato for bioethanol production at laboratory, pilot and industrial scales[J]. *Bioresource Technology*, 2011, **102**(6): 4 573-4 579.
- [15] LIU Y, FANG Y, HUANG M J, *et al.* Uniconazole-induced starch accumulation in the bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*) I: transcriptome analysis of the effects of uniconazole on chlorophyll and endogenous hormone biosynthesis[J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2015, **8**(1): 57.
- [16] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. polyphenoloxidase in beta vulgaris[J]. *Plant Physiology*, 1949, **24**(1): 1.
- [17] LIU Y, FANG Y, HUANG M J, *et al.* Uniconazole-induced starch accumulation in the bioenergy crop duckweed (*Landoltia punctata*) II: transcriptome alterations of pathways involved in carbohydrate metabolism and endogenous hormone crosstalk[J]. *Biotechnology for Biofuels*, 2015, **8**(1): 64.
- [18] NAKAMURA Y, YUKI K, *et al.* Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1989, **30**(6): 833-839.
- [19] TARRAGO J F, NICOLAS G. Starch degradation in the cotyledons of germinating lentils[J]. *Plant Physiology*, 1976, **58**(5): 618-621.
- [20] 尹培培, 包日双, 戴佳锐, 等. 植物激素对植物器官发生影响的研究进展[J]. 江西农业学报, 2012, (6): 37-41.  
YIN P P, BAO R S, DAI J K, *et al.* Research advance in impact of phytohormone on plant organogenesis. [J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2012, (6): 37-41.
- [21] 张晓英, 董丽芬, 吴成亮. 赤霉素和外植体生长状态对树莓芽增殖的影响[J]. 西北林学院学报, 2004, **19**(3): 34-35.  
ZHANG X Y, DONG L F, WU C L. Effects of ga3 and growth situation of explants on shoots multiplication of raspberry [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2004, **19**(3): 34-35.
- [22] 李晓宇, 穆春生, 王颖, 等. 不同外源激素对羊草有性生殖数量性状调控作用的研究[J]. 中国草地学报, 2009, **31**(1): 17-22.  
LI X Y, MU C S, WANG Y, *et al.* Effects of different exogenous hormones on the regulation of sexual reproductive quantitative traits in *Leymus chinensis* [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2009, **31**(1): 17-22.
- [23] 李曼清. 三种植物生长物质 (GGR, IAA, PP333) 对黄花风铃木幼苗生长及生理特性影响[D]. 南宁: 广西大学, 2015.
- [24] 刘凤丽, 王万鹏, 李文滨, 等. 生长素、乙烯和温度对大豆不定根形成的影响[J]. 大豆科学, 2017, **36**(4): 547-553.  
LIU F L, WANG W P, LI W B, *et al.* Coordinated effects of iaa and ethylene and temperature on adventitious root organogenesis in soybean hypocotyl cuttings[J]. *Soybean Science*, 2017, **36**(4): 547-553.
- [25] 陈晓仪, 杨千叶, 赵琦. 不同光周期对浮萍生长及淀粉积累的影响[J]. 北方园艺, 2017, (22): 50-54.  
CHEN X Y, YANG Q Y, ZHAO Q. Effect of different photoperiod on the growth and starch accumulation of duckweed [J]. *Northern Horticulture*, 2017, (22): 50-54.
- [26] 姜丽娜, 李冬芬, 李春喜, 等. 小麦蔗糖合成酶和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶的研究进展[J]. 作物杂志, 2008, (6): 11-15.  
JIANG L N, LI D F, LI C X, *et al.* Recent advances on wheat sucrose synthase and ADP-glucose pyrophosphorylase [J]. *Crops*, 2008, **26**(6): 11-15.
- [27] 赵辉, 戴廷波, 荆奇, 等. 灌浆期高温对两种品质类型小麦品种籽粒淀粉合成关键酶活性的影响[J]. 作物学报, 2006, **32**(3): 423-429.  
ZHAO H, DAI T B, JING Q, *et al.* Effects of high temperature during grain filling on activities of key enzymes involved in starch synthesis in two wheat cultivars of different quality types[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, **32**(3): 423-429.
- [28] 周彩琴, 王丽娟. 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶研究进展[J]. 农业科学研究, 2011, **32**(2): 56-59.  
ZHOU C Q, WANG L J. Advances in research on adenosine diphosphate glucose pyrophosphorylase[J]. *Journal of Agricultural Sciences*, 2011, **32**(2): 56-59.
- [29] 周铁源. 玉米腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶基因克隆及其原核表达研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2012.
- [30] LI N, ZHANG S, ZHAO Y, *et al.* Over-expression of AG-Pase genes enhances seed weight and starch content in transgenic maize[J]. *Planta*, 2011, **233**(2): 241-250.
- [31] 袁亮, 潘光堂, 张志明, 等. 植物中淀粉的代谢及其调控研究进展[J]. 分子植物育种, 2006, (s2): 65-72.  
YUAN L, PAN G T, ZHANG Z M, *et al.* Research progress of starch metabolism and its regulation in plants[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2006, (s2): 65-72.
- [32] 徐文姬, 顾道健, 秦昊, 等. 玉米灌浆期果穗不同部位籽粒碳水化合物积累与淀粉合成相关酶活性变化[J]. 作物学报, 2015, **41**(2): 297-307.  
XU Y J, GU D J, QIN H, *et al.* Changes in carbohydrate accumulation and activities of enzymes involved in starch synthesis in maize kernels at different positions on an ear during grain filling [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, **41**(2): 297-307.
- [33] 吴世文, 高庆荣, 孙哲, 等. 腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶活性对小麦 K、V、T 型不育系育性及籽粒形成的影响[J]. 作物学报, 2010, **36**(6): 995-1 002.  
WU S W, GAO Q R, SUN Z, *et al.* Effects of ADP-glucose pyrophosphorylase activity on sterility and development of grain in K, V, and T-cytoplasmic male sterile lines in wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, **36**(6): 995-1 002.