

玉米子粒主要营养成分合成调控研究进展

周迎鑫^{1,2}, 李玥峤², 吕庆雪², 路运才¹, 宋广树²

(1. 黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 哈尔滨 150080; 2. 吉林省农业科学院/主要粮食作物国家工程研究中心/国家玉米工程技术研究中心(吉林)/农业农村部东北中部玉米生物学与遗传育种重点实验室/吉林省农作物育种南繁基地开放实验室, 长春 130033)

摘要: 玉米具有广泛的用途, 玉米不仅可以作为食品, 同时也是重要的加工原料。淀粉、蛋白质、脂肪是玉米子粒中最主要的3种营养物质。三者之间在含量及机构上相互影响, 不仅影响玉米子粒产量, 同时影响玉米的营养品质。因此, 深入了解玉米子粒不同的化学成分含量及其相互关系, 可以为玉米品种选育提供理论依据。本研究系统阐述玉米子粒中淀粉、蛋白质、脂肪的结构组成和合成途径以及相关功能基因的研究进展, 为玉米子粒品质研究提供参考。

关键词: 玉米; 淀粉; 蛋白质; 脂肪

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Research Progress on Synthesis and Regulation of Main Nutritional Components in Maize Grain

ZHOU Ying-xin^{1,2}, LI Yue-qiao², LÜ Qing-xue², LU Yun-cai¹, SONG Guang-shu²

(1. College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin 150080; 2. Jilin Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Research Center for Major Grain Crops/National Corn Engineering Technology Research Center(Jilin) / Key Laboratory of Corn Biology and Genetic Breeding in the Middle of Northeast China of the Ministry of Agriculture and Rural Areas / Open Laboratory of Southern Propagation Base of Crop Breeding in Jilin Province, Changchun 130033, China)

Abstract: Maize has a wide range of uses. Maize is not only used as food, but also as an important raw material for processing. Starch, protein and fat are the three main nutrients in maize grains. The mutual influence of the three factors on the content and mechanism not only affects the grain yield of maize, but also affects the nutritional quality of maize. Therefore, the in-depth understanding of different chemical components and their relationships in maize grains can provide theoretical basis for maize variety breeding. In this study, the structural composition and synthesis pathway of starch, protein and fat in maize grains were systematically described, as well as the research progress of related functional genes, which provided reference for the study of maize grain quality.

Key words: Maize; Starch; Protein; Fat

玉米是我国第一大粮食作物, 玉米产量占全国粮食产量的四分之一, 是重要的粮食来源, 同时玉米也可以作为加工原料具有广泛的用途。淀粉、蛋白质和脂肪是玉米子粒的三大营养物质, 约占子粒干物重的90%左右。其中, 淀粉是玉米子粒中最大的

组成部分, 约占种子干重的70%~75%, 蛋白质约占10%左右, 脂肪约占5%左右。玉米子粒营养成分的含量和结构对玉米的营养品质有着重要的影响, 有关玉米的营养品质方面一直被广泛重视。

1 玉米子粒淀粉合成调控研究进展

1.1 玉米子粒淀粉的组成

玉米淀粉分为直链淀粉和支链淀粉^[1,2], 普通玉米淀粉中约含25%的直链淀粉和75%的支链淀粉^[3]。直链淀粉是由D-葡萄糖基以 α -(1,4)糖苷键相连接的多糖链, 分子中有200个左右葡萄糖基, 分子量 $(1\sim2)\times10^5$, 聚合度990, 空间构象卷曲成螺旋形,

录用日期: 2022-03-11

基金项目: 吉林省农业科技创新工程国际科技合作项目“玉米子粒品质改良种质材料创制研究”(CXGC202104GH)

作者简介: 周迎鑫(1997-), 黑龙江绥化人, 硕士, 主要从事玉米品质分析工作。Tel: 13284558585

E-mail: 1045489084@qq.com

路运才和宋广树为本文通讯作者。

每一回转为6个葡萄糖基。在支链淀粉分子中,除含有 α -(1,4)糖苷键的糖链外,还有 α -(1,6)糖苷键连接的分支,每个支链卷曲成螺旋状^[4,5]。淀粉的物理和化学性质主要受直链淀粉和支链淀粉的结构和组成所影响。

1.2 玉米胚乳中淀粉的生物合成途径

胚乳中的淀粉积累于淀粉体上,淀粉体的形态和大小影响着玉米的营养品质。淀粉体发育过程中有3个时期,分别为发生与增殖、生长与充实以及解体与消亡^[6]。其中,发生与增殖是原质体积累淀粉形成淀粉体,淀粉体以缢缩或出芽等方式产生新淀粉体,决定着淀粉体的数量,是淀粉积累的基础;淀粉体的生长和充实决定了淀粉体的形状和体积,是胚乳淀粉积累的关键^[7]。

在玉米子粒中,以光合作用产生的蔗糖作为碳源来合成淀粉,在淀粉体中合成。玉米子粒中的蔗糖首先经蔗糖合成酶催化变为UDP-葡萄糖(UDPG)和果糖,其中,蔗糖合成酶主要由*Sh1*、*Sus1*、*Susy*所编码,在UDPG焦磷酸化酶的催化下UDPG变成1-磷酸葡萄糖(G-1-P)或6-磷酸葡萄糖(G-6-P),随后1-磷酸葡萄糖(G-1-P)或6-磷酸葡萄糖(G-6-P)进入淀粉体中,经磷酸葡萄糖变位酶作用下将6-磷酸葡萄糖转变为1-磷酸葡萄糖。经过由*Bt2*和*Sh2*编码的AGP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)的催化下,与

ATP反应生成腺苷二磷酸葡萄糖(ADPG),ADPG在淀粉合成酶和分支酶的作用下生成直链淀粉和支链淀粉,其中AGP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、淀粉合成酶(SS)、淀粉分支酶(SBE)、淀粉去分支酶(DBE)是淀粉合成过程中重要的酶。AGPase是淀粉合成的关键,AGPase由两种不同结构的亚基构成的异源四聚体,其中大亚基(LSU)由*Sh2*基因编码,作为酶的活化中心;小亚基(SLU)由*Bt2*基因编码,作为酶的催化中心^[8-10]。

淀粉合成酶分为可溶性淀粉合成酶(SSS)和颗粒结合淀粉合成酶(GBSS)两种,GBSS由*Wx1*和*GBSS II*基因编码,催化生成直链淀粉;SSS由*Ss I*、*SS II a*、*SS II b*、*SS II c*、*Du1*、*SS III b*、*SS IV*、*SS V*共8种基因所编码与淀粉分支酶共同作用,来进行合成支链淀粉。淀粉分支酶是淀粉体内合成支链淀粉的关键酶,它能切开 α -1,4-葡聚糖直链供体(直链淀粉或支链淀粉的直链区)的 α -1,4-糖苷键并同时催化所切下的短链与受体链(原链或其他链)间 α -1,6-糖苷键的形成,从而产生分支^[11-14]。淀粉分支酶受*Sbe1*、*SBE II a*、*SBE III*、*Ae1*等基因调控。淀粉去分支酶水解直链淀粉的 α -1,6糖苷键,起修饰作用主要由*Su1*、*ISA2*、*ISA3*、*ZPU1*来调控。可以通过基因工程技术调控相关基因的表达,进而改善玉米的营养品质(图1)。

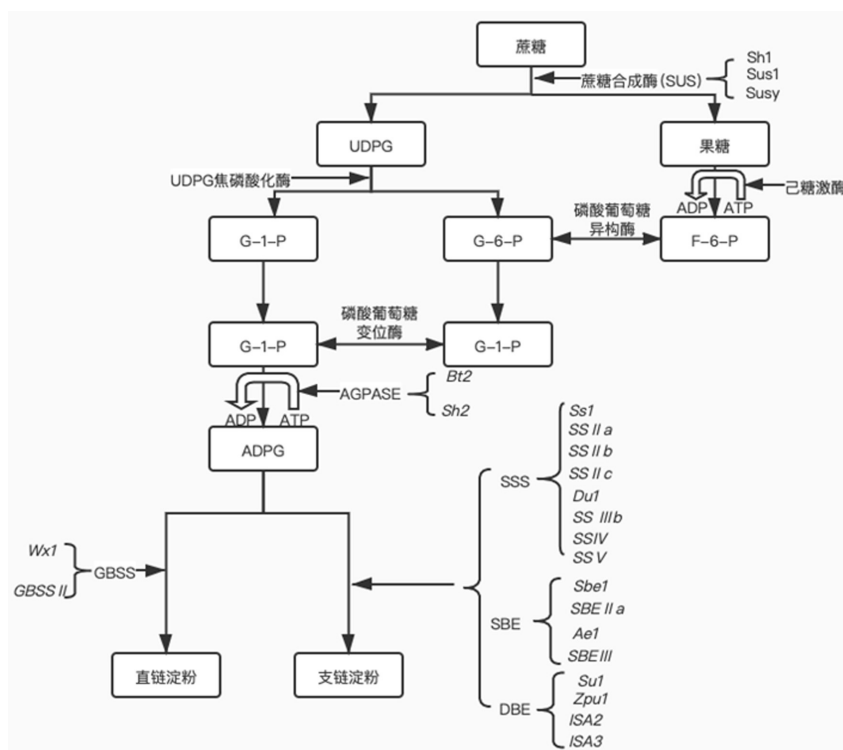


图1 玉米胚乳中淀粉的生物合成途径

Fig.1 Biosynthetic pathway of starch in maize endosperm

2 玉米子粒蛋白质合成调控研究进展

2.1 玉米子粒醇溶蛋白组成

玉米中蛋白质的含量对玉米品质具有重要影响,人们对必需氨基酸具有很大的需求,所以玉米种子中的氨基酸平衡至关重要。玉米胚乳中贮藏蛋白质分为醇溶蛋白和非醇溶蛋白,其中,醇溶蛋白主要为贮藏蛋白,占总蛋白质超过60%;非醇溶蛋白主要由清蛋白、谷蛋白以及球蛋白组成。玉米醇溶蛋白是由不同分子量、不同溶解度以及带有不同电荷的多肽通过二硫键连接而成的非均相混合物。受多基因编码分为4类,即 α -玉米醇溶蛋白、 β -玉米醇溶蛋白、 γ -玉米醇溶蛋白和 δ -玉米醇溶蛋白^[15]。其中, α -玉米醇溶蛋白又分为19-kDa和22-kDa两种,19-kDa受 $az19D1$ 、 $az19D2$ 、 $z1A-1$ 、 $z1A-3$ 、 $z1B1$ 、 $z1c1$ 所编码, $az19D1$ 、 $az19D2$ 位于玉米的第1号染色体上, $z1A-1$ 、 $z1A-3$ 、 $z1c1$ 位于4号染色体上, $z1B1$ 位于

第7号染色体上;22-kDa受 $az22z3$ 和 $az22z4$ 所编码,二者都位于第4号染色体上。 β -玉米醇溶蛋白为15-kDa,由 $zp15$ 编码位于6号染色体上。 γ -玉米醇溶蛋白分为16-kDa、27-kDa、50-kDa这3种,27-kDa由 $zp27$ 所编码位于7号染色体;50-kDa由 $gz50$ 所编码,同样位于7号染色体;16-kDa则主要由位于2号染色体上的 $mc1$ 所编码。 δ -玉米醇溶蛋白分为10-kDa和18-kDa两种,其中,10-kDa由 $dzs10$ 所编码,其位于9号染色体上;18-kDa由 $dzs18$ 所编码,位于第6号染色体上。

每类玉米醇溶蛋白都富含谷氨酸和脯氨酸,但是却缺少人体所必须的赖氨酸。每一类的醇溶蛋白质都含有特定的氨基酸, β -玉米醇溶蛋白富含半胱氨酸和蛋氨酸, γ -玉米醇溶蛋白富含半胱氨酸,在 δ -玉米醇溶蛋白则含有很多的蛋氨酸,占总醇溶蛋白含量60%以上的 α -玉米醇溶蛋白中这两种氨基酸的含量却非常少^[16-18](图2)。

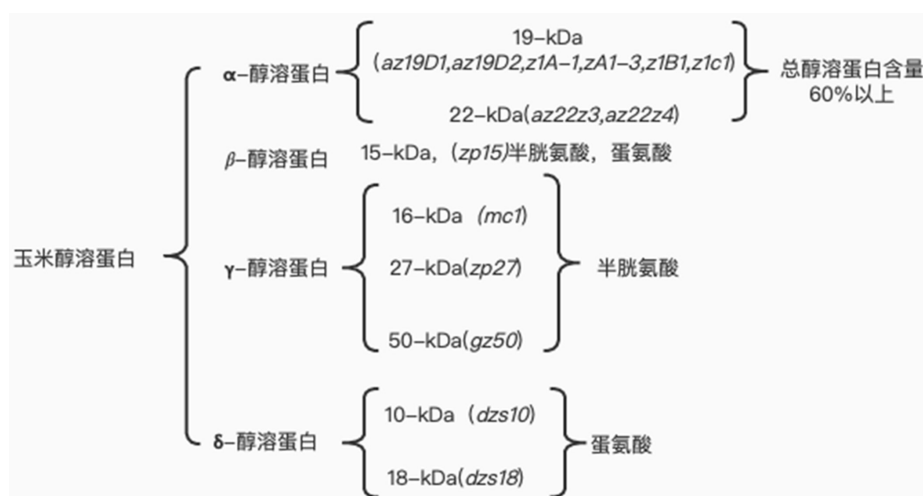


图2 玉米醇溶蛋白质的组成

Fig.2 Composition of Zein

2.2 玉米醇溶蛋白的合成途径

胚乳内的醇溶蛋白按照一定的顺序组装而成蛋白体,醇溶蛋白质在内质网中合成,首先形成 α -醇溶蛋白和 δ -醇溶蛋白,分布在蛋白质体的中心区域,然后形成 β -醇溶蛋白和 γ -醇溶蛋白,分布在蛋白体的外部区域^[19]。醇溶蛋白的合成分为两部分,首先醇溶蛋白基因先以A、G、C、U 4种核糖核苷酸为原料在RNA聚合酶的催化下形成mRNA,然后根据中心法则将mRNA中的核苷酸序列解码,并生成对应的特定氨基酸序列,经过加工和程序性组装,最终形成醇溶蛋白。

在玉米醇溶蛋白合成的过程中任何一个步骤都会受相关基因的调控,都会对醇溶蛋白产生影响。

其中,ZmMADS47^[20]、O2^[21]和ZmbZIP22^[22]、O11^[23]、Zm-RFWD3^[24]作为转录因子,直接调控醇溶蛋白的表达,在转录水平上改变其合成。pro1^[25]和O7^[26]等则通过对其翻译过程的影响,进而影响醇溶蛋白合成。De*-B30^[27]和fl2^[28]、fl4^[29]则通过对前体醇溶蛋白的加工进行调控,从而影响其合成。fl1^[30]、O1^[31]和O10^[32]则对组装形成蛋白体的过程有着重要影响(图3)。

3 玉米子粒中脂肪合成调控研究进展

3.1 玉米子粒脂肪的主要组成

脂肪是玉米子粒的3个主要成分之一,玉米子粒中的脂肪主要分布在胚中。脂肪能量高,其能量是淀粉的2.25倍^[33],多不饱和脂肪酸含量也高。玉

米油为混合物,玉米油含有5种脂肪酸,占油浓度的98%以上,包括棕榈酸(C16:0)、硬脂酸(C18:0)、油酸(C18:1)、亚油酸(C18:2)和亚麻酸(C18:3)^[34]。不饱和脂肪酸分别占27.5%、51.5%和1.4%^[35],是一种很有

价值的营养来源。玉米胚芽中提取的玉米油是一种良好的食用植物油,含有80%以上的不饱和脂肪酸,其中油酸和亚油酸含量最高,还含有较多的维生素E、植物甾醇等营养成分^[36]。

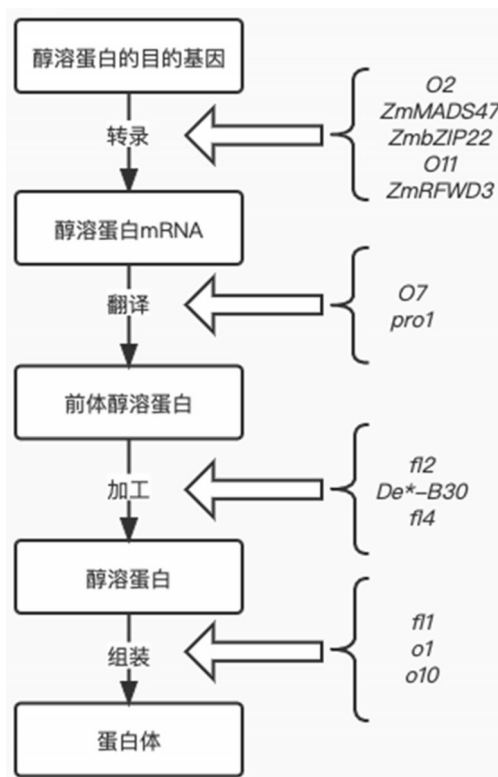


图3 玉米醇溶蛋白的合成调控

Fig.3 Synthesis regulation of Zein in maize

3.2 玉米子粒中脂肪的生物合成途径

玉米子粒中的脂肪是一种高级脂肪酸甘油酯,由储存在种子中的脂肪酸和甘油以三酰甘油的形式合成^[37]。种子中的脂肪酸是在质体中进行合成的,然后在内质网和油质体的协同下,在细胞液中将脂肪酸组装成甘油骨架。脂肪酸种类繁多,链长不同,不饱和度也不同。在脂肪酸合成的过程中,以乙酰辅酶A(乙酰-coA)为前体,在乙酰辅酶A羧化酶的催化作用下,生成丙二酸单酰辅酶A,该反应是脂肪酸生物合成中的限速步骤,乙酰辅酶A羧化酶,是整个反应中的关键酶。乙酰辅酶A羧化酶在植物中有同质型和异质型两种形式,乙酰辅酶A羧化酶不仅会受磷酸化和氧化还原状态的影响,而且也受硬脂酰载体蛋白质的调控。丙二酸单酰-CoA在脂肪酸合成酶(FAS)的催化下与乙酰-CoA作为底物发生聚合反应,以每次增加两个碳的方式合成酰基碳链。脂肪酸合成酶是油脂合成过程中的关键酶,脂肪酸合成酶是由酰基载体蛋白质、 β 酮酯酰-ACP合酶、 β 羟丁酰-ACP脱水酶等构成的多酶复合体,共同作用

催化完成聚合反应。该聚合反应又分为酰基转移阶段和循环阶段两个阶段,在酰基转移阶段丙二酸单酰-CoA在丙二酸单酰-CoA-ACP转移酶的作用下将丙二酸酰基从CoA转移到ACP上,生成丙二酸单酰-ACP^[38,39]。

在循环阶段分为4个步骤,即缩合、还原、脱水 and 再还原。缩合是指乙酰基与丙二酸单酰-ACP发生缩合反应,生成乙酰乙酰-ACP,该反应在 β 酮酯酰-ACP合酶的催化下进行,同时释放出二氧化碳,为不可逆反应。还原过程是指乙酰乙酰-ACP被还原成 β 羟丁酰-ACP的过程,该反应受到 β 酮酯酰-ACP还原酶催化。脱水是指 β 羟丁酰-ACP在 β 羟丁酰-ACP脱水酶的作用下,使得 α 与 β 位的碳脱水生成巴豆酰-ACP。再还原是指巴豆酰-ACP再还原成丁酰-ACP的过程,该反应受 β 烯酯酰-ACP还原酶催化,然后生成的丁酰-ACP与丙二酸单酰-ACP重复上面循环阶段的4个步骤,直到生成软脂酰-ACP,然后在硫酯酶的作用下水解释放出游离的脂肪酸。游离的脂肪酸被转运到细胞质或内质网上进

行下一步的反应,一些游离的脂肪酸在脂肪酰 CoA 延长酶的作用下形成长链的脂肪酸,参与蜡质的合成过程;另一些首先受甘油三磷酸酰基转移酶催化形成溶血磷脂酸,然后经由磷脂酸酰基转移酶催化

后与磷脂酸磷脂酶作用生成二酰甘油,再经过二酰甘油酰基转移酶的作用下形成三酰甘油,最终在油体蛋白质的生物膜包被的作用下形成油质体^[40] (图4)。

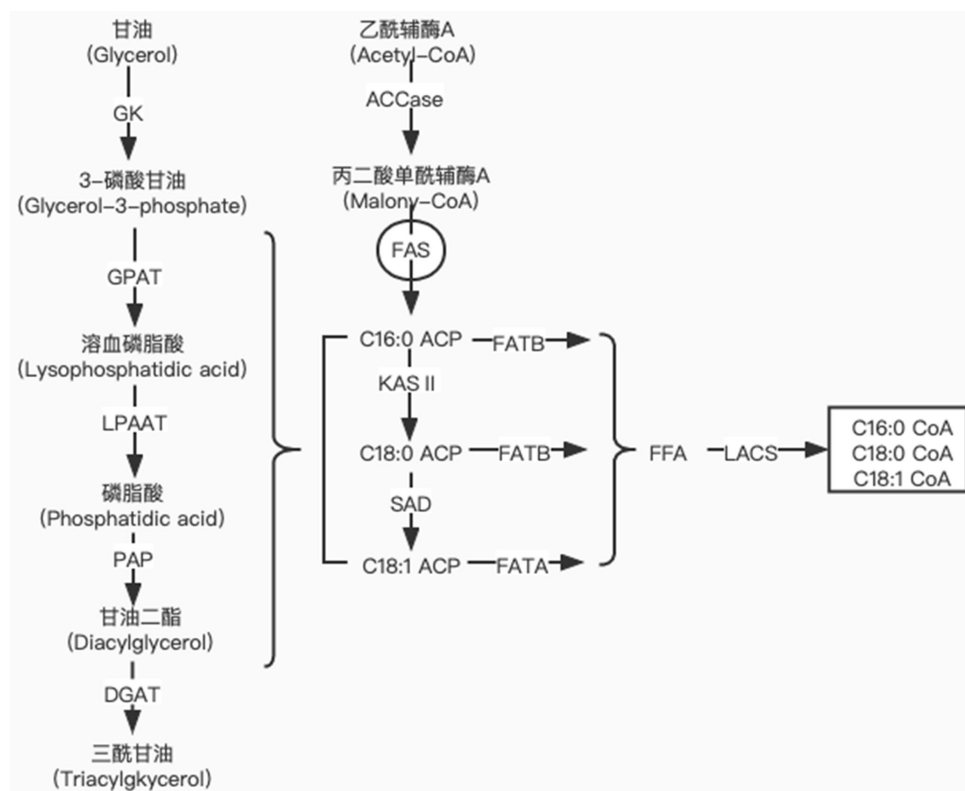


图4 油脂的生物合成途径

Fig.4 Biosynthetic pathway of oil

截至目前,已经报道了许多调控玉米子粒脂肪相关性状的基因。早在1994年, Lee 和 Huang 克隆出 *ole16*、*ole17*、*ole18* 这3个编码玉米油体蛋白质的基因^[41]。Ting 等发现,在伊利诺高油(IHO)和伊利诺低油(ILO)玉米群体中也存在 *ole16*、*ole17*、*ole18* 这3种油质蛋白质,并且比例也没有改变,这说明油质蛋白质的合成是一个相对独立的过程,并不影响脂肪表型变异^[42]。Berberich 等克隆出两个 *w-3* 脂肪酸脱饱和酶基因,这是玉米中定位到的第1个脂肪代谢关键酶基因,命名为 *ZmFAD7* 和 *ZmFAD8*^[43]。又检测到油酸含量的关键基因 *FAD2*^[44],这些基因都是通过调节玉米脂肪酸代谢的途径,来控制玉米子粒脂肪相关性状。科学家们通过同源克隆的方法克隆出 *ZmLEC1* 和 *ZmWR11* 两种基因,在玉米中过表达这两种基因,都会提高玉米子粒含油量。这两种基因是转录因子,通过调控玉米油脂代谢途径中的转录过程来控制玉米子粒中的脂肪^[45],同时玉米子粒内各组织形态发育相关的基因也影响着玉米子粒的含油量。

4 玉米子粒主要营养成分的应用

4.1 玉米子粒中淀粉的应用

玉米淀粉在食品、纺织、造纸、包装、环保等方面发挥着重要作用。玉米淀粉分为直链淀粉和支链淀粉,直链淀粉具有优良的质构调节特性、成膜特性、凝胶性和加速养分吸收特性,凭借其类似纤维素的性能,被广泛应用在各种材料的生产上。直链淀粉还与抗性淀粉的得率有关,抗性淀粉是食物膳食纤维的一种功能性成分,广泛应用于食品加工行业。它不仅可以提高纤维含量,还可以改善食品质量,改善传统膳食纤维的一些缺点,使消费者在享受食品原有品质的前提下获得健康和营养。原料中的直链淀粉越多,得到的抗性淀粉越多。同时在保健方面,高直链淀粉被称为功能性食品,可以降低糖尿病患者血液中的胆固醇含量,是糖尿病和胆结石患者的理想食物。支链淀粉玉米也就是指糯玉米,糯玉米胚乳淀粉几乎全部由支链淀粉组成。由于支链淀粉具有增稠作用、高收缩率、提高冻融稳定性、吸水性

和抗老化性能,这些优良特性赋予糯玉米宝贵的价值和广泛的应用^[46]。

4.2 玉米子粒中醇溶蛋白的应用

α -醇溶蛋白决定了玉米子粒的硬度和玉米子粒的硫储量。*opaque2*突变后,使得玉米更容易感染病害,贮藏品质较差,很难被广泛使用^[47]。经过育种家玉米遗传学家和分子生物学家们的不断深入研究,通过引入数量性状基因座(QTL)克服了这些不利特性,即使在 α -玉米醇溶蛋白质水平降低的情况下,也能恢复子粒的硬度,得到了优质蛋白质的玉米(QPM),如今QPM已被引入23个发展中国家,种植面积非常广泛^[48]。玉米醇溶蛋白还具有成膜性、凝胶化性和生物降解性等,玉米醇溶蛋白可以用作成膜剂,用来制取油脂模拟品,还可以用来制成肽以此来实现醇溶蛋白的多元化利用。

4.3 玉米子粒中脂肪应用

高油玉米是指子粒含油量大于6%的玉米^[49]。高油玉米都是经过玉米育种学家们的不断探索最终培育出来的,高油玉米约有85%的油储存在胚中^[50]。玉米油中的高能量和多不饱和脂肪酸使其成为一种对人类健康的高质量食用油。玉米油中的亚油酸含量最高,能降低血液中的胆固醇含量,同时富含维生素E等多种微量元素,长期使用可以用来延缓衰老,同时还可以预防夜盲症等多种疾病,这使得高含油量的玉米(高油玉米)成为一种受欢迎的食品,被称为“健康油”。玉米油不仅可以食用,而且也是一种重要的工业原料,玉米也可以用作生物质能,可以为工业生产带来可观的收入。因此,随着玉米子粒含油量的增加,玉米品种的附加价值随之增加。

近年来,随着生物柴油工业的发展,利用种子油作为生物柴油原料的研究引起了世界各国研究人员的高度重视。控制油脂数量和质的能力已成为植物育种和生物技术辅助改良的重要目标,对油脂代谢途径的了解更是提高种子含油量和油脂组成的关键。

玉米是重要的粮食作物,同时也是重要的饲料、化工和医药原料。伴随玉米深加工技术的发展,使得玉米的附加值越来越高。根据加工目标不同,玉米子粒营养成分的含量及质量变得越来越重要,淀粉、蛋白质和脂肪是玉米子粒3种重要组成成分,3种成分的含量和结构决定了玉米子粒的理化特性和用途。要改善玉米品质,一是通过育种和品种改良途径不断提高养分含量;二是通过发展食品加工业制成各种形、色、香味俱佳的食物,增强玉米的适口性;三是通过发展高科技检测技术,提高玉米的商业

品质,适应国际市场竞争的新形势。对玉米子粒主要营养成分的形成机理和彼此之间相互关系的深入研究,可以更好地了解各个营养成分含量和结构对玉米品质的影响,进而根据不同的加工目的选育目标玉米品种。同时,伴随玉米功能基因组学及分子生物学的深入,通过对玉米主要营养成分的形成机制和分子调控机理进行阐述和解析,为精准改良玉米营养品质提供了明晰的思路和方向。通过分子标记辅助选择育种可以大大提高玉米育种的选择效率,加快育种进程,实现目标玉米新品种的精准选育。

目前,玉米子粒营养成分的调控机理研究越来越深入,但其与玉米新品种选育以及后期的加工应用衔接比较薄弱,如何通过分子育种设计选育适合不同加工目标的玉米新品种是未来玉米育种者的重要研究方向。随着玉米子粒营养成分形成和调控机理研究的进一步深入,为选育高产、优质玉米新品种提供了理论基础。根据市场的需求,实现育种目标从提高单产向丰产和提高利用品质并重的转变,逐渐加大高营养成分玉米的发展。

参考文献:

- [1] 陈国清,陆大雷,陆卫平.玉米胚乳淀粉合成研究进展[J].中国农学通报,2014,30(33):8-15.
Chen G Q, Lu D L, Lu W P. Research progress on starch synthesis in maize endosperm[J]. China Agronomy Bulletin, 2014, 30(33): 8-15. (in Chinese)
- [2] Chen J, Zeng B, Zhang M, et al. Dynamic transcriptome landscape of maize embryo and endosperm development[J]. Plant Physiol, 2014, 166(1): 252-264.
- [3] Nelson O, Pan D. Starch synthesis in maize endosperms[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1995, 46(1): 475-496.
- [4] 杜明,方玉,李潜龙,等.玉米淀粉调控的研究进展[J].中国农学通报,2021,37(33):8-14.
Du M, Fang Y, Li Q L, et al. Research progress of corn starch regulation[J]. Chinese Agronomy Bulletin, 2021, 37(33): 8-14. (in Chinese)
- [5] Xiong Y, Bartle S J, Preston R L. Improved enzymatic method to measure processing effects and starch availability in sorghum grain[J]. Journal of Animal Science, 1990, 68(11): 3861.
- [6] 郑彦坤.特用玉米营养品质与淀粉体和蛋白质体发育关系的研究进展[J].玉米科学,2019,27(6):89-94.
Zheng Y K. Research progress on the relationship between nutritional quality and amyloplast and proteome development of special maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(6): 89-94. (in Chinese)
- [7] 韦存虚,张军,周卫东,等.小麦胚乳小淀粉粒是复粒淀粉的结构观察[J].麦类作物学报,2008,28(5):804-810.
Wei C X, Zhang J, Zhou W D, et al. Structural observation of small starch grains in wheat endosperm as compound starch[J]. Journal of Wheat Crops, 2008, 28(5): 804-810. (in Chinese)

- [8] Huang B, Hennen-Bierwagen T A, Myers A M. Functions of multiple genes encoding ADP-Glucose pyrophosphorylase subunits in maize endosperm, embryo, and leaf[J]. *Plant Physiology*, 2014, 164(2): 596-611.
- [9] Bhavé M R, Lawrence S, Barton C, et al. Identification and molecular characterization of shrunken-2 cDNA clones of maize[J]. *Plant Cell*, 1990, 2(6): 581-588.
- [10] Hannah L C, Shaw J R, Giroux M J, et al. Maize genes encoding the small subunit of ADP-glucose pyrophosphorylase[J]. *Plant Physiology*, 2001, 127(1): 173-183.
- [11] Nelson O E, Rines H W. The enzymatic deficiency in the waxy mutant of maize[J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 1962, 9(4): 297-300.
- [12] Gao M, Wanat J, Stinard P S, et al. Characterization of dull1, a maize gene coding for a novel starch synthase[J]. *Plant Cell*, 1998, 10(3): 399-412.
- [13] Harn C, Knight M, Ramakrishnan A, et al. Isolation and characterization of the zSSIa and zSSIb starch synthase cDNA clones from maize endosperm[J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 37(4): 639-649.
- [14] Wang T, Wang M, Hu S, et al. Genetic basis of maize kernel starch content revealed by high-density single nucleotide polymorphism markers in a recombinant inbred line population[J]. *BMC Plant Biology*, 2015, 15(1): 288.
- [15] Wu Y, Wang W, Messing J. Balancing of sulfur storage in maize seed[J]. *BMC Plant Biology*, 2012, 12(1): 77.
- [16] Kirihaara J A, Petri J B, Messing J. Isolation and sequence of a gene encoding a methionine-rich 10-kDa zein protein from maize[J]. *Gene*, 1988, 71(2): 359-370.
- [17] Swarup S, Timmermans M C P, Chaudhuri S, et al. Determinants of the high-methionine trait in wild and exotic germplasm may have escaped selection during early cultivation of maize[J]. *Plant Journal*, 1995, 8(3): 359-368.
- [18] Pedersen K, Argos P, Naravana S V, et al. Sequence analysis and characterization of a maize gene encoding a high-sulfur Zein protein of Mr 15,000[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1986, 261(14): 6279-6284.
- [19] Lending C R, Larkins B A. Changes in the zein composition of protein bodies during maize endosperm development[J]. *Plant Cell*, 1989, 1(10): 1011-1023.
- [20] Qiao Z, Qi W, Wang Q, et al. ZmMADS47 regulates zein gene transcription through interaction with opaque2[J]. *PLoS Genetics*, 2016, 12(4): e1005991.
- [21] Schmidt R J, Burr F A, Burr B. Transposon tagging and molecular analysis of the maize regulatory locus opaque-2[J]. *Science*, 1987, 238: 960-963.
- [22] Li C, Yue Y, Chen H, et al. The ZmbZIP22 transcription factor regulates 27-kD γ -zein gene transcription during maize endosperm development[J]. *Plant Cell*, 2018, 30(10): 2402-2424.
- [23] Feng F, Qi W, Lü Y, et al. OPAQUE11 is a central hub of the regulatory network for maize endosperm development and nutrient metabolism[J]. *Plant Cell*, 2018, 30(2): 375-396.
- [24] Li C, Qi W, Liang Z, et al. A SnRK1-ZmRFWD3-Opaque2 Signaling axis regulates diurnal nitrogen accumulation in maize seeds[J]. *Plant Cell*, 2020, 32(9): 2823-2841.
- [25] Wang G, Zhang J, Wang G, et al. Proline responding 1 plays a critical role in regulating general protein synthesis and the cell cycle in maize[J]. *Plant Cell*, 2014, 26(6): 2582-2600.
- [26] Wang G, Sun X, Wang G, et al. Opaque7 Encodes an Acyl-Activating Enzyme-Like protein that affects storage protein synthesis in maize endosperm[J]. *Genetics*, 2011, 189(4): 1281-95.
- [27] Kim C S, Hunter B G, Kraft J, et al. A Defective signal peptide in a 19-kD α -Zein protein causes the unfolded protein response and an opaque endosperm phenotype in the maize De*-B30 mutant[J]. *Plant Physiology*, 2004, 134(1): 380-387.
- [28] Coleman C E, Gillikin J W, Boston R S, et al. A defective signal peptide in the maize high-lysine mutant floury 2[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1995, 92(15): 6828-6831.
- [29] Wang G, Qi W W, Wu Q, et al. Identification and characterization of maize floury4 as a novel semidominant opaque mutant that disrupts protein body assembly[J]. *Plant Physiology*, 2014, 165: 582-594.
- [30] Holding D R, Otegui M S, Li B, et al. The maize floury1 gene encodes a novel endoplasmic reticulum protein involved in zein protein body formation[J]. *Plant Cell Online*, 2007, 19(8): 2569-2582.
- [31] Bertoni G. Maize opaque1 and protein body formation[J]. *Plant Cell*, 2012, 24(8): 3168-3168.
- [32] Yao D, Qi W, Li X, et al. Maize opaque10 encodes a Cereal-Specific protein that is essential for the proper distribution of zeins in endosperm protein bodies[J]. *PLoS Genetics*, 2016, 12(8): e1006270.
- [33] Lambert R J, Alexander D E, Mejaya I J. Single kernel selection for increased grain oil in maize synthetics and high-oil hybrid development[J]. *Plant Breeding Reviews*, 2004, 24(1): 153-176.
- [34] Li H, Peng Z, Yang X, et al. Genome-wide association study dissects the genetic architecture of oil biosynthesis in maize kernels[J]. *Nature Genetics*, 2013, 45(1): 43-50.
- [35] Fang H, Fu X, Ge H, et al. Genetic basis of maize kernel oil-related traits revealed by high-density SNP markers in a recombinant inbred line population[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 344.
- [36] 韩英佳. 玉米子粒油分相关基因 ZmCOP II、SAD 的功能研究[D]. 中国农业大学, 2016.
- [37] 赵翠格, 刘 頔, 李凤兰, 等. 植物种子油脂的生物合成及代谢基础研究进展[J]. *种子*, 2010, 29(4): 56-62.
- [38] Zhao C G, Liu D, Li F L, et al. Research progress on basic biosynthesis and metabolism of plant seed oil[J]. *Seed*, 2010, 29(4): 56-62. (in Chinese)
- [39] Gueguen V, Macherel D, Jaquinod M, et al. Fatty acid and lipoic acid biosynthesis in higher plant mitochondria[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, 275(7): 5016-5025.
- [40] Thelen J J, Ohlrogge J B. Metabolic engineering of fatty acid biosynthesis in plants[J]. *Metabolic Engineering*, 2002, 4(1): 12-21.
- [41] Beaudoin F E E, Napier J A. Biosynthesis and compartmentation of triacylglycerol in higher plants[M]//Daum G. *Lipid Metabolism and Membrane biogenesis*. Berlin: Springer, 2004: 267-287.

- inbreds Mo17 and B73[J]. *Plant Molecular Biology*, 1994, 26(6): 1981–1987.
- [42] Ting J L, Lee K, Ratnayake C, et al. Oleosin genes in maize kernels having diverse oil contents are constitutively expressed independent of oil contents[J]. *Planta*, 1996, 199(1): 158–165.
- [43] Berberich T, Harada M, Sugawara K, et al. Two maize genes encoding Omega-3 fatty acid desaturase and their differential expression to temperature[J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, 36(2): 297–306.
- [44] Beló A, Zheng P, Luck S, et al. Whole genome scan detects an allelic variant of fad2 associated with increased oleic acid levels in maize[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2008, 279(1): 1–10.
- [45] Shen B, Allen W B, Zheng P, et al. Expression of ZmLEC1 and Zm-WRI1 increases seed oil production in maize[J]. *Plant Physiology*, 2010, 153(3): 980–987.
- [46] 王 野,陈 豪,王小云,等. 糯玉米支链淀粉含量与蒸煮品质相关分析[J]. *吉林农业*, 2016(23): 76 .
Wang Y, Chen H, Wang X Y, et al. Correlation analysis between amylopectin content and cooking quality of waxy corn[J]. *Jilin Agriculture*, 2016(23): 76. (in Chinese)
- [47] 张东民,朱 慧,周昱婕,等. 玉米 opaque2 突变体子粒表型及营养成分分析[J]. *玉米科学*, 2020, 28(4): 26–32 .
Zhang D M, Zhu H, Zhou Y J, et al. Analysis of grain phenotype and nutritional components of maize opaque2 mutant[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2020, 28(4): 26–32. (in Chinese)
- [48] Sethi M, Kumar S, Singh A, et al. Temporal profiling of essential amino acids in developing maize kernel of normal, opaque-2 and QPM germplasm[J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2020, 26(2): 341–351.
- [49] 林必博,周济铭,党占平. 高油玉米品质研究进展[J]. *山西农业科学*, 2014, 42(10): 4 .
Lin B B, Zhou J M, Dang Z P. Research progress on quality of high oil corn[J]. *Shanxi Agricultural Science*, 2014, 42(10): 4. (in Chinese)
- [50] Thomison P R, Geyer A B, Lotz L D, et al. TopCross high oil corn production[J]. *Agronomy Journal*, 2003, 95(1): 147–154.
(责任编辑:朴红梅)