

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2023.21065

综 述

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

高 欣¹ 郭 雷² 单宝雪¹ 肖延军¹ 刘秀坤¹ 李豪圣¹ 刘建军¹
赵振东^{1,*} 曹新有^{1,*}

¹ 山东省农业科学院作物研究所 / 小麦玉米国家工程研究中心 / 农业农村部黄淮北部小麦生物学与遗传育种重点实验室 / 山东省小麦技术创新中心, 山东济南 250100; ² 西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌 712100

摘 要: 小麦面粉主要由蛋白质和淀粉组成, 面筋蛋白尤其是高分子量麦谷蛋白亚基是影响面团品质的关键因素并受到育种家的广泛关注, 而淀粉的组分及其理化特性对面团品质的贡献往往被育种家忽视。小麦淀粉粒度呈双峰分布, 根据颗粒大小分为直径大于 10 μm 的 A 型淀粉颗粒和直径小于等于 10 μm 的 B 型淀粉颗粒, 不同类型淀粉颗粒的理化特性存在差异, 因此淀粉的粒度分布会影响小麦总淀粉的理化特性、面筋蛋白的网络结构、面筋与淀粉的相互作用, 进而影响面团的流变学特性和加工特性。本文从淀粉粒度分布的角度出发, 综述 A 型和 B 型淀粉颗粒的发育和调控机制、理化特性以及对品质和产量的贡献并提出未来的强筋小麦品质改良策略, 即在育种中重视淀粉特性的选择与提升, 筛选 B 型淀粉颗粒比例高、面筋与淀粉相互作用强的种质并加以利用, 旨在为优质强筋小麦新品种选育提供参考。

关键词: 小麦淀粉粒度分布; A 型和 B 型淀粉颗粒; 淀粉理化特性; 面筋的网络结构; 面筋与淀粉互作

Types and ratios of starch granules in grains and their roles in the formation and improvement of wheat quality properties

GAO Xin¹, GUO Lei², SHAN Bao-Xue¹, XIAO Yan-Jun¹, LIU Xiu-Kun¹, LI Hao-Sheng¹, LIU Jian-Jun¹, ZHAO Zhen-Dong^{1,*}, and CAO Xin-You^{1,*}

¹ Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences / National Engineering Research Center of Wheat and Maize / Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Improvement in North Yellow & Huai Rivers Valley, Ministry of Agriculture and Rural Affairs / Shandong Provincial Technology Innovation Center for Wheat, Jinan 250100, Shandong, China; ² College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China

Abstract: Wheat flour is mainly composed of protein and starch. Gluten, especially the high-molecular-weight glutenin subunit, is the key factor determining the dough quality which has been widely accepted by breeders. However, the contribution of starch composition and physicochemical properties to dough quality has not been paid enough attention. Wheat starch has a bimodal size distribution and it is composed of A-type starch granules (diameter more than 10 μm) and B-type starch granules (diameter no more than 10 μm) according to the particle size. There are differences in the physicochemical properties of different types of starch granules. Therefore, the particle size distribution of starch affects the physicochemical properties of the total wheat starch, the gluten network structure, and the gluten-starch interaction of gluten, and finally affects the dough rheological properties, and processing characteristics. In summary, from a view of starch particle distribution, this article reviewed the development and regulation mechanism, physicochemical properties of A- and B-type starch granules, and their contribution to quality and yield.

本研究由国家自然科学基金项目(31901543), 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(小麦, CARS-03-06), 山东省泰山产业领军人才项目(LJNY202006), 山东省泰山学者工程项目(tsqnz20221161), 山东省重点研发计划项目(2020CXGC010805, 2021LZGC013, 2021LZGC025)和山东省农业科学院农业科技创新工程项目(CXGC2022E01)资助。

The study was supported by the National Natural Science Foundation of China (31901543), the China Agriculture Research System of MOF and MARA (Wheat, CARS-03-06), the Taishan Industrial Experts Programme (LJNY202006), the Taishan Scholars Program (tsqnz20221161), the Key Research and Development Program of Shandong Province (2020CXGC010805, 2021LZGC013 and 2021LZGC025), and the Agricultural Scientific and Technological Innovation Project of Shandong Academy of Agricultural Sciences (CXGC2022E01).

* 通信作者(Corresponding authors): 赵振东, E-mail: zhaozhendong925@163.com; 曹新有, E-mail: caoxinyou@126.com

第一作者联系方式: E-mail: bestgaixin@126.com

Received (收稿日期): 2022-10-10; Accepted (接受日期): 2022-11-25; Published online (网络出版日期): 2022-12-01.

URL: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20221130.1549.001.html>

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

Strategies for future wheat breeding were proposed, that is, the starch properties should be selected and improved. The germplasm with high B-type starch granules proportion and strong gluten-starch interaction should be screened for further utilization. The objective of this study is to provide a reference for breeding the new high-quality and strong-gluten wheat varieties.

Keywords: particle distribution of wheat starch; A-type and B-type starch granules; starch physicochemical properties; gluten network structure; gluten-starch interaction

小麦是我国第三大粮食作物,也是中国人的主食之一,约占我国粮食消费的 40%。长期的小麦育种工作使我国的小麦产量大幅度提升,2022 年我国小麦总产量已超过 13,000 万吨,稳居世界第一,然而随着人民生活水平的提高,人们对面制品的品质提出了更高的要求,培育高产兼优质的小麦新品种已成为当前小麦育种的重要方向。

小麦面粉主要由蛋白质(约 10%~18%)和淀粉(约 70%~80%)组成^[1-2]。面粉加水在机械力的作用下形成具有粘弹性和延展性的面团,面团的流变学特性决定了面制品的品质。面筋蛋白是面团的“骨架”,由麦谷蛋白和醇溶蛋白组成,其中麦谷蛋白根据分子量大小分为高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS)和低分子量麦谷蛋白亚基(LMW-GS),而醇溶蛋白根据其分子结构分为 α 、 γ 和 ω 三类^[3-4]。麦谷蛋白尤其是 HMW-GS 是影响面团品质的决定性因素,有研究表明 HMW-GS 仅占面筋蛋白的 7%~15%,却解释了面筋、面团和加工特性变异程度的 45%~70%^[5]。随着育种技术的发展,在杂交后代中用分子标记筛选优质的 HMW-GS 组合(如 Dx5+Dy10)已成为选育优质强筋小麦的重要策略^[6-7],育成品种中 Dx5+Dy10 的频率逐渐提高^[8-10]。

小麦淀粉主要由直链淀粉(20%~25%)和支链淀粉(75%~80%)组成,前者是由 D-吡喃葡萄糖通过 α -1,4 糖苷键连接而成的无分支线性多聚糖,呈现一种螺旋结构,而后者由 α -1,4 糖苷键连接而成的主链和 α -1,6 糖苷键连接而成的支链构成,呈现一种树形结构。支链淀粉分支形成双螺旋,形成结晶片层,直链淀粉存在于无定形片层中,或散布在支链淀粉微晶中,几个交替的结晶和非结晶片层形成生长环进而形成淀粉颗粒^[11]。淀粉的粒度、黏度、热特性、晶体结构等都与面团的流变学特性和加工特性有关^[12-13],然而淀粉对小麦品质的贡献还没有引起育种家的广泛重视。因此,本文从淀粉颗粒粒度分布的角度出发,综述不同大小淀粉颗粒的发育和调控机制、理化特性以及对面团品质的贡献并提出未来的小麦品质改良策略,以期为优质强筋小麦育种提供参考。

1 小麦淀粉的粒度分布及影响因素

成熟小麦中的淀粉粒度呈双峰分布,由 A 型淀粉颗粒(直径 $>10\ \mu\text{m}$)和 B 型淀粉颗粒(直径 $<10\ \mu\text{m}$)组成,尽管随着分离精度和仪器检测精度的提高,科学家从 B 型淀粉颗粒中进一步区分出了 C 型淀粉颗粒($<3\ \mu\text{m}$)^[14],但本文仍沿用大多数研究所采用的 A 型和 B 型淀粉颗粒的分类方法,即直径 $>10\ \mu\text{m}$ 的淀粉颗粒为 A 型淀粉颗粒,直径 $<10\ \mu\text{m}$ 的淀粉颗粒为 B 型淀粉颗粒。从质量占比来讲,A 型淀粉颗粒约占总淀粉质量的 70%以上,而 B 型淀粉颗粒约占总淀粉质量的 30%以下^[15]。从数量占比来讲,不同研究的结果相差较大,Gao 等^[16]报道了 6 个小麦品种的 A 型和 B 型淀粉颗粒的比例区间分别为 4.34%~18.13%和 81.87%~95.66%,而 Yu 等^[17]报道的黄淮麦区 16 个小麦品种的 A 型和 B 型淀粉颗粒的比例区间分别为 43.96%~64.56%和 35.45%~56.04%,这说明基因型是影响淀粉粒度分布的主要因素。此外,栽培条件也会影响淀粉的粒度分布,研究发现随着种植密度的增加,A 型淀粉颗粒的比例逐渐增加^[18],而施氮可以提高 B 型淀粉颗粒的比例^[19]。除基因型和环境外,在研究过程中我们还发现淀粉颗粒尤其是 B 型淀粉颗粒在干燥过程中更容易发生聚集,淀粉的干燥程度也会影响粒度分布的测定结果。因此,在测定淀粉粒度分布过程中应使用同一个试验方法,同批次处理间具有可比性。

2 淀粉的发育及调控机制

质体是淀粉颗粒合成的场所^[20],A 型和 B 型淀粉颗粒的形成起源于时间和空间上独立的两个事件,在胚乳发育的早期(开花后约 4~5 d),每个质体中产生单个大的 A 型淀粉颗粒;而在胚乳发育的中期(开花后约 10~12 d),在含 A 型淀粉颗粒的质体中产生小的 B 型淀粉颗粒,因此小麦的胚乳质体各含有一个大的 A 型淀粉颗粒和几个小的 B 型淀粉颗粒^[20-21]。几乎所有栽培的麦类作物(包括普通小麦、黑麦、大麦等)都包含大颗粒的 A 型淀粉颗粒和小颗粒的 B 型淀粉颗粒,但在某些近缘种植物中只含有 A 型淀

粉颗粒而不含 B 型淀粉颗粒, 如四倍体小麦 *Ae. peregrina* ($2n=4x=28$, SSUU)^[22]。为了研究控制 B 型淀粉颗粒起始的基因及调控机制, Howard 等^[23]用人工合成四倍体小麦 KU37 (含有 A 型和 B 型淀粉颗粒) 与 *Ae. peregrina* (只含有 A 型淀粉颗粒) 构建群体并进行遗传分析, 在 4S 染色体短臂上鉴定到了一个与 B 型淀粉颗粒比例有关的 QTL (*BGCI*), 可以解释 44.4% 的表型变异。随后的研究发现 *BGCI* 与水稻和大麦的 *FLO6* 基因以及拟南芥的 *PTST2* 基因同源, 是参与 *Ae. peregrina* 和小麦 A 型和 B 型淀粉颗粒形成的关键基因, 且具有复杂的生物学功能: *BGCI* 在胚乳发育的早期抑制 A 型淀粉颗粒的起始, 但在中期促进 B 型淀粉颗粒的起始; *BGCI* 基因的功能具有剂量效应, *BGCI-4A* 和 *BGCI-4D* 突变会导致 B 型淀粉颗粒的减少或消失, 而 *BGCI-4A*、*BGCI-4B* 和 *BGCI-4D* 同时突变会导致正常结构的 A 型和 B 型淀粉颗粒减少, 产生大小和形状异常的淀粉粒^[24-25]。在拟南芥叶片中, 葡萄糖苷转移酶 STARCH SYNTHASE 4 (SS4) 与 PROTEIN TARGETING TO STARCH (PTST) 家族成员 PTST2 和 PTST3 以复合物形式在淀粉粒起始和形态建成中起着核心作用, 最近的研究发现 *TaSS4* 也参与了四倍体小麦淀粉颗粒的发育, 与对照相比, 当 *TaSS4-1A* 和 *TaSS4-1B* 同时突变时淀粉粒呈现不规则的多面表型, 存在少量正常的 A 型淀粉颗粒, 但极少有正常 B 型淀粉颗粒^[26]。小麦淀粉颗粒的起始和发育是一个复杂的生物学过程, 目前仅发现 *BGCI* 和 *TaSS4* 与小麦胚乳淀粉颗粒起始和淀粉粒度有关, A 型和 B 型淀粉颗粒的形成是否还与其它基因有关还有待进一步研究。

3 淀粉的理化特性

已有研究对从不同基因型品种中分离提取的 A 型和 B 型淀粉颗粒的理化特性进行了深入解析。利用扫描电子显微镜观察淀粉的微观结构, 发现 A 型淀粉颗粒呈圆盘状或椭球状, B 型淀粉颗粒呈不规则形、球形或多边形^[27-30], 用原子力显微镜观察 A 型和 B 型淀粉颗粒的表面, 发现 A 型淀粉颗粒呈沟壑状不均匀表面形态, 而 B 型淀粉颗粒的表面相对光滑, 有轻微可见的凹陷^[29]。淀粉的化学组成包括淀粉、蛋白质、脂质、灰分、直链淀粉、损伤淀粉等, 其中淀粉含量、直链淀粉含量、损伤淀粉含量通常使用试剂盒测定, 蛋白质含量通常使用凯氏定氮法测定, 脂肪含量通常使用索氏提取法测定,

灰分含量是淀粉高温($550^{\circ}\text{C}\pm 10^{\circ}\text{C}$)灰化至有机物完全挥发后残留物的重量占淀粉重量的百分数。研究发现 A 型淀粉颗粒样品中的淀粉含量和直链淀粉含量较高, 而 B 型淀粉颗粒样品中含有较高比例的灰分、蛋白、脂质和损伤淀粉^[27-28,30-32], 这主要是因为 B 型淀粉颗粒体积较小、比表面积较大, 更易与蛋白质、脂质等物质结合且在研磨过程中容易产生损伤。淀粉的糊化特性通常使用快速黏度仪测定, A 型淀粉颗粒的峰值黏度、低谷黏度和最终黏度较高, 糊化温度较低, 而 B 型淀粉颗粒则相反^[22,30-32], 这主要是因为黏度与淀粉含量正相关而与损伤淀粉负相关。此外, 淀粉中的蛋白质有助于保持淀粉颗粒的完整性, 防止机械剪切, 进而降低黏度^[30]。利用傅里叶变换红外光谱技术可以测定淀粉的短程有序结构, 小麦淀粉在 1047 cm^{-1} 和 1022 cm^{-1} 有独特的吸收峰, 分别表示淀粉的结晶区结构 and 无定形区结构, 1047/1022 可用来表示淀粉颗粒在短程范围内的结晶程度, 有研究表明 A 型淀粉颗粒的 1047/1022 显著高于 B 型淀粉颗粒, 这说明 A 型淀粉颗粒的短程有序性更高^[29,33]。支链淀粉的链长根据聚合度(DP)分为 4 种类型, 即短链(6 DP 12)、中链(13 DP 24)、长链(25 DP 36)和超长链(DP>36), 可利用高压离子色谱进行测定, 研究发现 A 型淀粉颗粒的中链、长链和超长链比例较高, 而 B 型淀粉颗粒的短链比例较高^[34]。淀粉的晶体类型和结晶度可以利用 X 射线衍射仪测定, A 型和 B 型淀粉颗粒在 15° 、 17° 、 18° 和 23° 有明显的衍射峰, 这说明 A 型和 B 型淀粉颗粒都具有典型的 A 型晶体结构^[27-28,30,33]。差示扫描量热仪通常用于测定淀粉的热特性, 测定指标包括起始温度(T_0)、峰值温度(T_p)、终止温度(T_c)和糊化焓(ΔH)。关于 A 型和 B 型淀粉颗粒的结晶度和热特性的研究结果不尽相同, 许多研究表明 A 型淀粉颗粒的相对结晶度较高^[28,31,33], 也有研究表明 B 型淀粉颗粒的相对结晶度较高^[27]; 相似的是, Li 等^[28]和 Zeng 等^[35]发现 A 型淀粉颗粒的 T_0 、 T_p 和 T_c 较低, 而 ΔH 较高, 而 Zhang 等^[33]发现 A 型淀粉颗粒的 T_0 、 T_p 、 T_c 和 ΔH 均高于 B 型淀粉颗粒。因此, 淀粉的理化特性不仅与颗粒大小有关, 也与淀粉的来源, 即与不同基因型小麦品种所提取的淀粉样品不同有关。今后, 要对小麦 A 型和 B 型淀粉颗粒的分子量、直链淀粉的精细结构等方面进行深入研究, 以进一步认清不同类型淀粉颗粒的理化特性。

4 淀粉特性与面团品质形成

4.1 小麦淀粉的理化特性影响面团品质

淀粉作为面团中含量最多的组分,是影响面团流变学特性的重要因素,研究表明淀粉的物理和化学组成(包括直链淀粉含量、损伤淀粉含量等)、晶体结构、热特性、黏度特性等都与面团的流变学特性有关。B 型淀粉的体积较小、比表面积更大、损伤淀粉含量更高,因而具有更高的吸水能力,添加 B 型淀粉颗粒的复配粉面团的吸水率和结合水含量均高于添加等比例的 A 型淀粉颗粒的复配粉面团^[30]。此外, B 型淀粉颗粒还可能与面筋竞争水分,导致面筋水化不足,进而提高面团的硬度^[36]。A 型淀粉颗粒的黏度大于 B 型淀粉颗粒,当面粉中的蛋白质含量一定时,随着 A 型淀粉颗粒比例的增大,面粉的峰值黏度、最终黏度、崩解值和回升值逐渐增加^[37];添加 A 型淀粉颗粒的复配粉面团的峰值黏度、低谷黏度和最终黏度均高于添加等比例的 B 型淀粉颗粒的复配粉面团^[30]。由于淀粉的峰值黏度和最终黏度与面团的形成时间和稳定时间负相关^[12,38],因此 B 型淀粉颗粒比例较高的面团强度和稳定性可能更好。由于淀粉的 ΔH 通常与最终黏度正相关,因此 ΔH 与面团的稳定时间负相关^[12], A 型淀粉颗粒的 ΔH 高于 B 型淀粉颗粒,这也可能是 B 型淀粉颗粒比例高的面团的稳定性较高的原因之一。

Cao 等^[12]研究了 3 个 HMW-GS 组成相同的小麦品种的淀粉理化特性与面团流变学特性的关系,发现直链淀粉含量对面团的稳定时间有积极影响,也有研究发现高直链淀粉可显著改善面团的流变学特性,增加小麦面团的抗形变能力^[39],而普遍认为 A 型淀粉颗粒的直链淀粉含量高于 B 型淀粉颗粒,这似乎与我们认为的 B 型淀粉颗粒可以提高面团稳定性的结论不一致。小麦品种中的直链淀粉含量不仅与淀粉颗粒大小有关,也与小麦的基因型和淀粉的发育有关,直链淀粉含量与面团流变学特性的关系在不同的面团中可能也存在差异,因此仅由 A 型和 B 型淀粉颗粒比例引起的直链淀粉含量的差异究竟对面团流变学特性产生怎样的影响还有待进一步研究。Cao 等^[12]认为相对结晶度较低的淀粉不易通过氢键和水结合,留下更多的氢键与面筋相互作用,从而改善淀粉和面筋之间的相互作用并提高面团的稳定性,而 Li 等^[40]认为淀粉结晶度高的面团稳定性更高,因此淀粉结晶度与面团流变学特性的关系还有待进一步研究。此外,最近的研究表明淀粉的精

细结构会影响面条和饼干的品质^[41-42]。因此, A 型和 B 型淀粉颗粒比例的变化如何引起淀粉精细结构的变化,及其对面团的混揉特性的影响还有待进一步研究。

4.2 淀粉通过影响谷蛋白聚合体形成及其与蛋白质的化学互作影响面团品质

面筋是由麦谷蛋白和醇溶蛋白通过共价和非共价相互作用形成的聚合物,淀粉的粒度分布也会影响面筋的聚合。研究发现 A 型和 B 型淀粉的比例对 α -醇溶蛋白和 ω -醇溶蛋白无显著影响,而随着 A/B 的增加, γ -醇溶蛋白含量略有下降, HMW-GS 和 LMW-GS 的含量明显上升,这说明 A 型淀粉颗粒可以促进 γ -醇溶蛋白与其他肽链的交联,而 B 型淀粉颗粒可以促进 HMW-GS 和 LMW-GS 的聚合^[36]。此外, Li 等^[36]还发现随着 A/B 的增加,谷蛋白聚合体含量呈波动性下降趋势,而游离巯基含量略有增加,这说明 B 型淀粉颗粒更有助于自由巯基的氧化,促使更多的谷蛋白聚合体形成。谷蛋白聚合体根据其在 0.5% 的 SDS 溶液中溶解性的差异分为 SDS-不溶性谷蛋白聚合体(UPP)和 SDS-可溶性谷蛋白聚合体(EPP),当向天然面粉中添加 A 型和 B 型淀粉颗粒时,随着 A 型或 B 型淀粉颗粒比例的增大,淀粉对面筋蛋白的稀释效应导致 UPP、EPP、巯基和二硫键含量逐渐下降,有趣的是相比于 A 型淀粉颗粒,添加 B 型淀粉颗粒的复配粉面团中的 UPP 和二硫键的下降速度较慢,而 EPP 和游离巯基的下降速度较快,这说明 B 型淀粉颗粒较小因而对谷蛋白聚合的阻碍作用更小,更有利于巯基的氧化和 UPP 的形成^[30]。综上,相比于 A 型淀粉颗粒, B 型淀粉颗粒更有利于谷蛋白聚合体尤其是分子量较大的 UPP 的形成。

除二硫键外,面团中的离子键、氢键等非共价相互作用也会影响面团的品质特性。Li 等^[36]研究了 A 型和 B 型淀粉颗粒比例对面筋-淀粉模型面团离子键和氢键的影响,结果表明随着 A/B 的增加,离子键降低,这可能是因为 A 型淀粉颗粒较大,阻碍了面筋蛋白的离子相互作用。此外,氢键的贡献随着 A/B 的增加先增加后减少,在 A/B 淀粉质量比为 5 5 时达到最大值。与之类似, Guo 等^[30]研究发现添加 B 型淀粉颗粒的复配粉面团的氢键高于添加等比例的 A 型淀粉颗粒的复配粉面团,这说明在天然面粉中(A 型和 B 型淀粉颗粒的质量比约为 7 3)适量提高 B 型淀粉颗粒比例可以提高面团中的氢键含量,一方面,这是由于 B 型淀粉颗粒对面筋结构的阻碍

作用较小; 另一方面, 可能也与 B 型淀粉颗粒的损伤淀粉含量较高有关, 损伤淀粉更容易与面筋蛋白结合, 形成更多的氢键^[43]。然而, A 型或 B 型淀粉颗粒表面的哪些结构或化学基团会与面筋相互作用、A 型或 B 型淀粉颗粒会影响面筋中哪些结构或化学基团的相互作用还有待深入研究。

4.3 淀粉通过影响面团微观结构及其与面筋物理交互影响面团品质

面筋蛋白的微观结构是影响面团流变学特性的重要因素, 可以利用光学显微镜、扫描电子显微镜、激光共聚焦显微镜等进行观察。Roman 等^[44]研究了由不同比例的 A 型和 B 型淀粉颗粒形成的无谷蛋白面包面团的微观结构, 发现不同的淀粉颗粒在气泡周围形成连续相(液相), 随着 B 型淀粉颗粒比例的增加, 连续相变得更加均匀, 这主要是因为 B 型淀粉颗粒的体积较小、比表面积较大, 容易被包装在面筋网络中, 此外 B 型淀粉颗粒还可以填充 A 型淀粉颗粒和面筋网络之间的间隙; Yan 等^[37]发现由 A 型淀粉颗粒形成的面条的微观结构孔洞明显大于其他样品, 当 A 型和 B 型淀粉颗粒的质量比从 100:0 降低到 75:25 和 50:50 时, 淀粉颗粒和面筋网络之间的间隙逐渐被 B 型淀粉颗粒填充, 面筋网络变得越来越连续和致密, 当 B 型淀粉颗粒的质量进一步增加时, 25:75 和 0:100 中的面筋链越来越薄; 利用 AngioTool64 软件处理激光共聚焦的图像可定量表征面团的微观结构, 具体参数包括蛋白质节点数、孔隙度等, 我们最近的研究表明向天然面粉中添加 A 型淀粉颗粒降低了面筋蛋白的节点数、提高了孔隙度, 而添加 B 型淀粉颗粒提高了面筋蛋白的节点数、降低了孔隙度, 这说明适当添加 B 型淀粉颗粒可以增强面筋蛋白的交联程度, 提高面筋网络的均匀程度, 而添加 A 型淀粉颗粒对面筋网络有一定的破坏作用^[30]。

小麦面团是由面筋网络和填充在其中的淀粉颗粒组成的复杂混合物, 在之前的研究中我们发现仅从面筋或淀粉单方面都无法完全解释面团的流变学特性。基于面团的微观结构, 孔隙度可表征面筋网络的均匀程度, 而 A 型和 B 型淀粉颗粒的比例表征淀粉的粒度分布, 从微观结构上将蛋白和淀粉联系起来, 建立了反映面筋与淀粉相互作用参数: A/孔隙度(A 型淀粉颗粒比例除以面筋网络的孔隙度)、B/孔隙度(B 型淀粉颗粒比例除以面筋网络的孔隙度)

和 B/A/孔隙度(B/A 除以面筋网络的孔隙度), 并提出了淀粉填充度的概念以表征面筋与淀粉的物理交互程度。回归分析结果表明 B/A/孔隙度与面团稳定时间显著正相关^[16-17]。Guo 等^[30]发现 A 型淀粉颗粒添加可以提高面筋网络的孔隙度并降低 B/A/孔隙度, 而 B 型淀粉颗粒添加可以加强面筋与淀粉的相互作用, 增加淀粉颗粒对面筋网络的填充度。此外, Yu 等^[45]和 Li 等^[40]发现 B 型淀粉颗粒比例高的品种面筋与淀粉相互作用较强, 且面筋结构在加热和混揉过程中更稳定, 这可能是因为 A 型淀粉颗粒体积较大, 在糊化过程中分解导致面筋骨架断裂, 而 B 型淀粉颗粒较小, 糊化破裂后对面筋网络的影响较小。综上, 淀粉的粒度分布是影响淀粉理化特性、谷蛋白聚合体形成、面筋蛋白微观结构和面筋与淀粉物理互动的重要因素, 且淀粉的粒度分布及其与面筋网络的物理互动容易被定量分析和表征, 因此在以后的育种实践中要注重淀粉的粒度分布这一关键性状的选择。

5 淀粉特性与产量形成

淀粉是决定小麦产量的重要因素, 有研究发现高温、干旱和遮阴会影响淀粉的粒度分布和小麦产量, 如 Lu 等^[46]发现花后高温和干旱单因素或联合处理降低了 A 型和 B 型淀粉颗粒的比值, 降低了千粒重, 相关分析结果表明 A 型淀粉颗粒的比例与千粒重正相关, 而 B 型淀粉颗粒的比例与千粒重负相关; 相反的是 Li 等^[47]发现花后遮阴会导致 A 型淀粉颗粒的比例增加, B 型淀粉颗粒的比例降低, 淀粉含量和籽粒产量下降, 这说明 B 型淀粉颗粒的比例可能与籽粒产量正相关, 以上结果中淀粉的粒度分布与产量性状相关性的不一致可能归因于试验材料和试验处理的不一致, 也充分说明了 A 型和 B 型淀粉颗粒合成以及小麦产量形成的复杂性。以济麦 44 为例, 其 B 型淀粉颗粒的比例显著高于亲本济南 17 和 954072^[16], 产量性状如单位面积穗数、千粒重也呈现明显超亲特性^[6]。在济麦 44 面粉中少量添加(5%) B 型淀粉颗粒不仅提高了淀粉含量, 还优化了面筋蛋白的微观结构、加强了面筋与淀粉的相互作用, 进一步提高了面团的流变学特性^[30]。综上所述, 虽然淀粉颗粒的粒度分布与产量性状之间的确切关系还不清楚, 但调节 A 型和 B 型淀粉颗粒的比例在合理范围内有可能实现小麦产量和品质的协同提升。

6 品质改良启示

面筋蛋白与淀粉作为小麦籽粒的主要成分,也是影响小麦品质与产量的两大主要因素,如何平衡二者的关系,保持产量与品质协同提高,一直是小麦育种家努力的方向。在我国的国情下,优质小麦没有产量基础难以实现大面积推广应用。我国优质强筋小麦育种虽起步较晚,但在育种家的努力下,已经培育出一系列产量和品质协同提高的优质小麦,先后有济南 17、郑麦 366 和西农 979 等 10 个优质小麦品种获得国家科技进步奖,为我国农业结构性改革提供了品种支撑。但当前我国小麦在一年两熟制下的产量已突破 $13,500 \text{ kg hm}^{-2}$ 大关,在此产量基础上,如何进一步提升品质,是当前育种家需要解决的科学问题。本团队近年来围绕该问题,以新近育成的新麦 26、济麦 44 和济麦 229 等高产、超强筋小麦为试验材料,系统研究了面筋蛋白的组成和结构、淀粉的理化特性、面筋与淀粉的相互作用和面团的品质特性,结果表明新麦 26、济麦 44 和济麦 229 的 HMW-GS 组成都为 Ax1、Bx7+By8 和 Dx5+Dy10,这被认为是小麦品种中最优的 HMW-GS 组合^[12];在淀粉特性方面,新麦 26、济麦 44 和济麦 229 的 B 型淀粉颗粒的比例都较高,B 型淀粉颗粒可以紧密的填充在面筋网络中加强面筋与淀粉的相互作用^[16-17],这为继续研究面团各组分与面团品质的关系、培育突破性优质强筋小麦新品种提供了新的思路。

为此,在我们今后的育种过程中,应重视淀粉特性的选择与提升,可以从以下三方面开展研究。首先,虽然我们发现提高 B 型淀粉颗粒的比例可以提高面团的强度和稳定性,然而淀粉的粒度分布与产量是否存在一定的关系尚不清楚,是否存在一个合适的 A 型和 B 型淀粉颗粒比例范围,能够实现产量与品质协同提升,以及对面包、饼干或面条等面食品加工的影响还有待进一步研究,因此应系统研究小麦蛋白质的组成和含量、淀粉的理化特性,尤其是 A 型和 B 型淀粉颗粒的比例与小麦品质和产量的关系,建立优质小麦品种理想的组分架构模型,收集相关优质资源,为优质育种提供亲本材料。其次,分子标记辅助选择是快速筛选杂交后代的可靠方法,*Wx-B1* 基因的缺失有利于淀粉的糊化和面条品质的提高,黑龙江省农业科学院利用常规杂交育种和分子标记辅助选择结合的策略,实现了 *Wx-B1* 基因的缺失与优质 HMW-GS 的聚合,培育了以龙

麦 35 为代表的一批优良小麦品种^[48]。然而就调控小麦淀粉颗粒发育的基因而言,目前仅发现 *BGCI* 和 *TaSS4* 参与了淀粉颗粒的起始并和淀粉的粒度分布有关,还没有发现可以提高 B 型淀粉颗粒比例的优异基因或单倍型,目前只能通过人工提取小麦淀粉并用激光粒度仪进行测定,今后应挖掘控制 B 型淀粉颗粒或同时影响蛋白与淀粉合成的相关基因 (QTL),开发分子标记,在育种早代进行跟踪检测,为优质育种提供技术支撑。最后,蛋白质的含量和组成仍然是决定小麦品质的关键因素,在育种世代中,对蛋白数量达标的分离材料,尽可能选择蛋白质质量高的材料(如含有 Bx7+By8、Dx5+Dy10、*Glu-3Ad*、*Glu-3Bd* 等优质麦谷蛋白亚基的材料),在此基础上改良现有株叶型,提高光合特性、抗冻性和抗病性,为高产丰产打好基础,从而实现优质高产品种的重大突破。

7 总结展望

A 型和 B 型淀粉颗粒分别起始于胚乳发育的早期(开花后约 4~5 d)和中期(开花后约 10~12 d),由于颗粒大小的差异,其理化特性也存在明显差异。普遍认为 A 型淀粉颗粒样品中淀粉、直链淀粉含量较高,黏度、结晶度、 ΔH 较高,而 B 型淀粉颗粒样品中的损伤淀粉、蛋白质、脂质含量较高,糊化温度较高。A 型和 B 型淀粉颗粒的比例通过影响总淀粉的理化特性、谷蛋白聚合体的形成、化学相互作用、面团的微观结构和面筋与淀粉物理互作影响面团的流变学特性,适量提高 B 型淀粉颗粒比例可以降低面粉的黏度,优化面筋蛋白的微观结构,加强面筋与淀粉的物理互作,提高面团中的结合水含量,最终提高面团的流变学特性,因此小麦品质育种中应重视淀粉颗粒大小的选择。

尽管 A 型和 B 型淀粉颗粒及其对面团品质的贡献已得到了广泛研究,但仍有许多科学问题没有被解决,未来的研究应集中在: (1)控制 A 型和 B 型淀粉颗粒合成关键基因(QTL)挖掘及分子标记辅助选择; (2)不同来源的 A 型和 B 型淀粉颗粒、淀粉精细结构影响面团流变学特性的机制解析; (3)探究适宜制作面包、饼干、面条等面制品的面粉的 A 型和 B 型淀粉颗粒的比例; (4)利用面筋与淀粉互作的理论筛选优质种质资源并进行高产优质强筋小麦新品种选育。

References

- [1] Peng Y, Zhao Y, Yu Z, Zeng J, Xu D, Dong J, Ma W. Wheat quality formation and its regulatory mechanism. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 834654.
- [2] Shevkani K, Singh N, Bajaj R, Kaur A. Wheat starch production, structure, functionality and applications: a review. *Int J Food Sci Technol*, 2017, 52: 38–58.
- [3] 雷振生, 刘丽, 王美芳, 阎俊, 杨攀, 张艳, 何中虎. HMW-GS和LMW-GS组成对小麦加工品质的影响. *作物学报*, 2009, 35: 203–210.
Lei Z S, Liu L, Wang M F, Yan J, Yang P, Zhang Y, He Z H. Effect of HMW and LMW glutenin subunits on processing quality in common wheat. *Acta Agron Sin*, 2009, 35: 203–210 (in Chinese with English abstract).
- [4] 张平平, 陈东升, 张勇, 夏先春, 何中虎. 春播小麦醇溶蛋白组成及其对品质性状的影响. *作物学报*, 2006, 32: 1796–1801.
Zhang P P, Chen D S, Zhang Y, Xia X C, He Z H. Gliadin composition and their effects on quality properties in spring wheat. *Acta Agron Sin*, 2006, 32: 1796–1801 (in Chinese with English abstract).
- [5] Zhang X, Zhang B, Wu H, Lu C, Lyu G, Liu D, Li M, Jiang W, Song G, Gao D. Effect of high-molecular-weight glutenin subunit deletion on soft wheat quality properties and sugar-snap cookie quality estimated through near-isogenic lines. *J Integr Agric*, 2018, 17: 1066–1073.
- [6] 曹新有, 程敦公, 刘爱峰, 宋健民, 赵振东, 王利彬, 王灿国, 刘成, 郭军, 翟胜男, 韩冉, 菅妍, 李法计, 李豪圣, 刘建军. 高产优质兼顾的强筋小麦品种选育方法与实践. *麦类作物学报*, 2020, 40: 1064–1069.
Cao X Y, Cheng D G, Liu A F, Song J M, Zhao Z D, Wang L B, Wang C G, Liu C, Guo J, Zhai S N, Han R, Zi Y, Li F J, Li S T, Liu J J. Methods and practices in synergistic improvement of yield and quality in strong gluten wheat breeding. *J Triticeae Crops*, 2020, 40: 1064–1069 (in Chinese with English abstract).
- [7] 张勇, 申小勇, 张文祥, 陈新民, 阎俊, 张艳, 王德森, 王忠伟, 刘悦芳, 田宇兵, 夏先春, 何中虎. 高分子量谷蛋白5+10亚基和1B/1R易位分子标记辅助选择在小麦品质育种中的应用. *作物学报*, 2012, 38: 1743–1751.
Zhang Y, Shen X Y, Zhang W X, Chen X M, Yan J, Zhang Y, Wang D S, Wang Z W, Liu Y F, Tian Y B, Xia X C, He Z H. Marker-assisted selection of HMW-glutenin 1Dx5+1Dy10 gene and 1B/1R translocation for improving industry quality in common wheat. *Acta Agron Sin*, 2012, 38: 1743–1751 (in Chinese with English abstract).
- [8] 王璐, 汪艳坤, 赵檀, 王睿辉, 温树敏, 刘桂茹, 谷俊涛. 河北省小麦品种高分子量谷蛋白亚基组成分析. *河北农业大学学报*, 2013, 36(2): 1–6.
Wang L, Wang Y K, Zhao T, Wang R H, Wen S M, Liu G R, Gu J T. Analysis of high molecular weight glutenin subunits composition of bread wheat cultivars released in Hebei province from 1949–2008. *J Agric Univ Hebei*, 2013, 36(2): 1–6 (in Chinese with English abstract).
- [9] 陈冷, 许恒, 佟汉文, 朱展望, 刘易科, 张宇庆, 邹娟, 鲍文杰, 高春保. 审定小麦品种高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS)组成分析. *湖北农业科学*, 2015, 54: 6330–6333.
Chen L, Xu H, Tong H W, Zhu Z W, Liu Y K, Zhang Y Q, Zou J, Bao W J, Gao C B. Analysis on HMW glutenin subunit composition of Chinese wheat varieties. *Hubei Agric Sci*, 2015, 54: 6330–6333 (in Chinese with English abstract).
- [10] 丁明亮, 赵佳佳, 周国雁, 李宏生, 崔永祯, 赵红, 伍少云, 杨木军, 郑军, 李绍祥. 云南省普通小麦育成品种(系)高分子量麦谷蛋白亚基组成分析. *麦类作物学报*, 2018, 38: 1309–1319.
Ding M L, Zhao J J, Zhou G Y, Li H S, Cui Y Z, Zhao H, Wu S Y, Yang M J, Zheng J, Li S X. Compositions of high molecular weight glutenin subunits of inbred wheat varieties/lines in Yunnan province. *J Triticeae Crops*, 2018, 38: 1309–1319 (in Chinese with English abstract).
- [11] Li M, Dhital S, Wei Y. Multilevel structure of wheat starch and its relationship to noodle eating qualities. *Compr Rev Food Sci Food Saf*, 2017, 16: 1042–1055.
- [12] Cao X, Tong J, Ding M, Wang K, Wang L, Cheng D, Li H, Liu A, Liu J, Zhao Z, Wang Z, Gao X. Physicochemical properties of starch in relation to rheological properties of wheat dough (*Triticum aestivum* L.). *Food Chem*, 2019, 297: 125000.
- [13] Zi Y, Shen H, Dai S, Ma X, Ju W, Wang C, Guo J, Liu A, Cheng D, Li H, Liu J, Zhao Z, Zhao S, Song J. Comparison of starch physicochemical properties of wheat cultivars differing in bread- and noodle-making quality. *Food Hydrocoll*, 2019, 93: 78–86.
- [14] Karlsson R, Olered R, Eliasson A C. Changes in starch granule size distribution and starch gelatinization properties during development and maturation of wheat, barley and rye. *Starch/Stärke*, 1983, 35: 335–340.
- [15] Lindeboom N, Chang P R, Tyler R T. Analytical, biochemical and physicochemical aspects of starch granule size, with emphasis on small granule starches: a review. *Starch/Stärke*, 2014, 56: 89–99.
- [16] Gao X, Tong J, Guo L, Yu L, Li S, Yang B, Wang L, Liu Y, Li F, Guo J, Zhai S, Liu C, Rehman A, Farahnaky A, Wang P, Wang Z, Cao X. Influence of gluten and starch granules interactions on dough mixing properties in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Food Hydrocoll*, 2020, 106: 105885.
- [17] Yu L, Guo L, Liu Y, Ma Y, Zhu J, Yang Y, Min D, Xie Y, Chen M, Tong J, Rehman A, Wang Z, Cao X, Gao X. Novel parameters characterizing size distribution of A and B starch granules in the gluten network: effects on dough stability in bread wheat. *Carbohydr Polym*, 2021, 257: 117623.
- [18] 张敏, 蔡瑞国, 徐彩龙, 武宝悦, 顾锋. 种植密度对小麦胚乳淀粉粒度分布特征及产量的影响. *麦类作物学报*, 2013, 33: 544–548.
Zhang M, Cai R G, Xu C L, Wu B Y, Gu F. Effects of plant density on size distribution of starch granule and yield in wheat. *J Triticeae Crops*, 2013, 33: 544–548 (in Chinese with English abstract).
- [19] Ran L, Yu X, Li Y, Zou J, Deng J, Pan J, Xiong F. Analysis of development, accumulation and structural characteristics of starch granule in wheat grain under nitrogen application. *Int J Biol Macromol*, 2020, 164: 3739–3750.
- [20] Wei C, Zhang J, Chen Y, Zhou W, Xu B, Wang Y, Chen J. Physicochemical properties and development of wheat large and small starch granules during endosperm development. *Acta Physiol Plant*, 2010, 32: 905–916.
- [21] Langeveld S M J, van Wijk R, Stuurman N, Kijne J W, de Pater S.

- B-type granule containing protrusions and interconnections between amyloplasts in developing wheat endosperm revealed by transmission electron microscopy and GFP expression. *J Exp Bot*, 2000, 51: 1357–1361.
- [22] Stoddard F L, Sarker R. Characterization of starch in *Aegilops* species. *Cereal Chem*, 2000, 77: 445–447.
- [23] Howard T, Rejab N A, Griffiths S, Leigh F, Leverington-Waite M, Simmonds J, Uauy C, Trafford K. Identification of a major QTL controlling the content of B-type starch granules in *Aegilops*. *J Exp Bot*, 2011, 62: 2217–2228.
- [24] Chia T, Adamski N M, Saccomanno B, Greenland A, Nash A, Uauy C, Trafford K. Transfer of a starch phenotype from wild wheat to bread wheat by deletion of a locus controlling B-type starch granule content. *J Exp Bot*, 2017, 68: 5497–5509.
- [25] Chia T, Chirico M, King R, Ramirez-Gonzalez R, Saccomanno B, Seung D, Simmonds J, Trick M, Uauy C, Verhoeven T, Trafford K. A carbohydrate-binding protein, B-GRANULE CONTENT 1, influences starch granule size distribution in a dose-dependent manner in polyploid wheat. *J Exp Bot*, 2020, 71: 105–115.
- [26] Hawkins E, Chen J, Watson-Lazowski A, Ahn-Jarvis J, Barclay J E, Fahy B, Hartley M, Warren F J, Seung D. STARCH SYNTHASE 4 is required for normal starch granule initiation in amyloplasts of wheat endosperm. *New Phytol*, 2021, 230: 2371–2386.
- [27] Ao Z, Jane J L. Characterization and modeling of the A- and B-granule starches of wheat, triticale, and barley. *Carbohydr Polym*, 2007, 67: 46–55.
- [28] Li W, Shan Y, Xiao X, Luo Q, Zheng J, Ou-Yang S, Zhang G. Physicochemical properties of A- and B-starch granules isolated from hard red and soft red winter wheat. *J Agric Food Chem*, 2013, 61: 6477–6484.
- [29] Sun X, Sun Z, Saleh A S M, Zhao K, Ge X, Shen H, Zhang Q, Yuan L, Yu X, Li W. Understanding the granule, growth ring, blocklets, crystalline and molecular structure of normal and waxy wheat A- and B-starch granules. *Food Hydrocoll*, 2021, 121: 107034.
- [30] Guo L, Wang Q, Chen H, Wu D, Dai C, Chen Y, Ma Y, Wang Z, Li H, Cao X, Gao X. Moderate addition of B-type starch granules improves the rheological properties of wheat dough. *Food Res Int*, 2022, 160: 111748.
- [31] Shang J, Li L, Zhao B, Liu M, Zheng X. Comparative studies on physicochemical properties of total, A- and B-type starch from soft and hard wheat varieties. *Int J Biol Macromol*, 2020, 154: 714–723.
- [32] 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).
- [33] Zhang B, Li X, Liu J, Xie F, Chen L. Supramolecular structure of A- and B-type granules of wheat starch. *Food Hydrocoll*, 2013, 31: 68–73.
- [34] Liu Q, Gu Z, Donner E, Tetlow I, Emes M. Investigation of digestibility in vitro and physicochemical properties of A- and B-type starch from soft and hard wheat flour. *Cereal Chem*, 2007, 84: 15–21.
- [35] Zeng J, Li G, Gao H, Ru Z. Comparison of A and B starch granules from three wheat varieties. *Molecules*, 2011, 16: 10570–10591.
- [36] Li M, Liu C, Zheng X, Hong J, Bian K, Li L. Interaction between A-type/B-type starch granules and gluten in dough during mixing. *Food Chem*, 2021, 358: 129870.
- [37] Yan H L, Lu Q Y. Effect of A- and B-granules of wheat starch on Chinese noodle quality. *J Cereal Sci*, 2020, 91: 102860.
- [38] Kaur A, Shevkani K, Katyal M, Singh N, Ahlawat A K, Singh A M. Physicochemical and rheological properties of starch and flour from different durum wheat varieties and their relationships with noodle quality. *J Food Sci Technol*, 2016, 53: 2127–2138.
- [39] McCann T H, Homer S H, Øiseth S K, Day L, Newberry M, Regina A, Lundin L. High amylose wheat starch increases the resistance to deformation of wheat flour dough. *J Cereal Sci*, 2018, 79: 440–448.
- [40] Li H, Ma Y, Pan Y, Yu L, Tian R, Wu D, Xie Y, Wang Z, Chen X, Gao X. Starch other than gluten may make a dominant contribution to wheat dough mixing properties: a case study on two near-isogenic lines. *Food Sci Technol*, 2021, 152: 112413.
- [41] Li Q, Li C, Li E, Gilbert R G, Xu B. A molecular explanation of wheat starch physicochemical properties related to noodle eating quality. *Food Hydrocoll*, 2020, 108: 106035.
- [42] Zhang Z, Fan X, Yang X, Li C, Gilbert R G, Li E. Effects of amylose and amylopectin fine structure on sugar-snap cookie dough rheology and cookie quality. *Carbohydr Polym*, 2020, 241: 116371.
- [43] Li M, Liu C, Hong J, Zheng X, Lu Y, Bian K. Influence of wheat starch on rheological, structural and physico-chemical properties gluten-starch dough during mixing. *Int J Food Sci Technol*, 2022, 57: 2069–2079.
- [44] Roman L, de la Cal E, Gomez M, Martinez M M. Specific ratio of A- to B-type wheat starch granules improves the quality of gluten-free breads: optimizing dough viscosity and pickering stabilization. *Food Hydrocoll*, 2018, 82: 510–518.
- [45] Yu L, Ma Y, Zhao Y, Rehman A, Guo L, Liu Y, Yang Y, Wang Z, Cao X, Gao X. Interaction of B-type starch with gluten skeleton improves wheat dough mixing properties by stabilizing gluten micro-structure. *Food Chem*, 2022, 371: 131390.
- [46] Lu H, Wang C, Guo T, Xie Y, Feng W, Li S. Starch composition and its granules distribution in wheat grains in relation to post-anthesis high temperature and drought stress treatments. *Starch/Stärke*, 2014, 66: 419–428.
- [47] Li W, Yan S, Yin Y, Wang Z. Starch granule size distribution in wheat grain in relation to shading after anthesis. *J Agric Sci*, 2010, 148, 183–189.
- [48] 杨雪峰, 宋维富, 赵丽娟, 刘东军, 宋庆杰, 张春利, 辛文利, 肖志敏, 张宝辉, 王晓楠. wx 基因缺失遗传效应在强筋小麦育种中的利用. *麦类作物学报*, 2021, 41: 699–703.
- Yang X F, Song W F, Zhao L J, Liu D J, Song Q J, Zhang C L, Xin W L, Xiao Z M, Zhang B H, Wang X N. Utilization of wx gene deficiency genetic effect in strong gluten wheat breeding. *J Triticeae Crops*, 2021, 41: 699–703 (in Chinese with English abstract).