

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2010.00486

## 水旱条件下小麦不同抗旱性品种籽粒蛋白质积累的差异及施氮量的调控效应

孙 敏 郭平毅\* 高志强 王 鹏 时 静 苗果园

山西农业大学农学院, 山西太谷 030801

**摘 要:** 在水、旱两栽培条件下比较了农大 189 (不抗旱品种)和晋麦 47 (抗旱品种)的籽粒蛋白质积累及施氮的调控效应。与灌溉条件相比, 旱地栽培提高了籽粒清蛋白、醇溶蛋白、谷蛋白、总蛋白含量及谷/醇比, 降低了球蛋白含量。旱作对农大 189 的籽粒蛋白质组分含量有显著影响, 而对晋麦 47 籽粒球蛋白、醇溶蛋白、总蛋白、谷/醇比的影响不显著。旱作降低了籽粒谷氨酰胺合成酶(GS)、籽粒谷氨酸合酶(GOGAT)、籽粒谷丙转氨酶(GPT)、旗叶谷氨酰胺合成酶(GS)、旗叶谷氨酸合酶(GOGAT)活性, 且影响了籽粒 GPT 活性的变化趋势。旱作对蛋白质合成有关酶活性的影响表现为农大 189 大于晋麦 47。随着施氮量的增加, 籽粒蛋白质及其组分含量表现为增加趋势, 且施氮的调控效应对晋麦 47 大于对农大 189。不同栽培条件下各处理的籽粒 GS、籽粒 GOGAT、籽粒 GPT、旗叶 GOGAT 活性与籽粒蛋白质产量呈显著正相关, 而与籽粒蛋白质含量无显著相关。两品种旗叶 GS 活性与蛋白质产量的相关性不同。总之, 抗旱品种的籽粒蛋白质积累受水分条件影响小于不抗旱品种, 表现一定的抗旱能力; 施用氮肥可提高籽粒蛋白质含量, 抗旱品种的氮肥调控效应大于不抗旱品种。

**关键词:** 小麦; 抗旱性; 水地; 旱地; 施氮量; 籽粒蛋白质积累

## Protein Accumulation in Grains of Wheat Cultivars Differing in Drought Tolerance and Its Regulation by Nitrogen Application Amount under Irrigated and Dryland Conditions

SUN Min, GUO Ping-Yi\*, GAO Zhi-Qiang, WANG Peng, SHI Jing, and MIAO Guo-Yuan

College of Agronomy, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China

**Abstract:** The protein accumulation in wheat (*Triticum aestivum* L.) grains is seldom studied under dryland condition although it has been widely tested under irrigated conditions. For understanding the protein accumulation characteristics of wheat cultivars differing in drought tolerance and the effects of water and nitrogen, a drought-tolerant cultivar, Jinmai 47, and a drought-sensitive cultivar, Nongda 189, were planted under both irrigated and dryland conditions with three nitrogen application rates. From the 5th day after anthesis, spikelets and flag leaves were sampled at a 5 days interval for measuring the contents of protein and its components in grains and the enzymes activities in grains and flag leaves. The results indicated that the contents of albumin, gliadin, glutenin, total protein, and the ratio of glutenin to gliadin in dryland cropping were higher than those in irrigated cropping, but the globulin content was lower than that in irrigated cropping. For Nongda 189, the contents of protein and its components and the ratio of glutenin to gliadin in grains were affected significantly by drought, whereas for Jinmai 47, the variations on contents of globulin, gliadin, total protein, and ratio of glutenin to gliadin were slightly. The activities of glutamine synthetase (GS), glutamate synthase (GOGAT), glutamic acid-pyruvate transaminase (GPT) in grains and the activities of GS and GOGAT in flag leaves were reduced in dryland cropping compared with those in irrigated cropping. Simultaneously, the trend of GPT activity in grains was also affected by dryland cropping. The effect of drought on activities of these enzymes that involved in protein accumulation was greater in Nongda 189 than in Jinmai 47. Nitrogen application promoted the contents of protein and its components in grains, and higher rate of nitrogen application resulted in greater positive effect. Jinmai 47 presented greater effect of nitrogen application on protein content in grains than Nongda 189. Under both growing conditions, the activities of GS, GOGAT, and GPT in grains and the activity of GOGAT in flag leaves in all nitrogen treatments significantly correlated with the protein yield rather than the pro-

本研究由国家科技攻关项目(2001BA902B02), 教育部科学技术研究重点项目(2006019)和山西农大青年教师创新基金(2008005)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 郭平毅, E-mail: pyguo126@126.com

第一作者联系方式: E-mail: sm\_sunmin@126.com; Tel: 0354-6288373

Received(收稿日期): 2009-10-26; Accepted(接受日期): 2010-01-03.

tein content in grains. The correlation between GS activity in flag leaves and protein yield in grains was different in the two cultivars. The above results suggest that the drought-tolerant cultivar is less affected by water condition compared with the drought-sensitive cultivar; application of nitrogen could promote the protein content in grains, and the effect is greater in the drought-tolerant cultivar than in the drought-sensitive cultivar.

**Keywords:** Wheat; Drought-tolerant; Irrigated cropping; Dryland cropping; N application amount; Grains protein accumulation

籽粒蛋白质是评价小麦品质的重要指标之一，籽粒蛋白质含量和组成不仅对小麦营养品质，而且对小麦加工品质也有很大影响，尤其与谷蛋白/醇溶蛋白的比值显著相关。一般认为，随麦谷蛋白含量的增加，面筋含量、沉淀值、稳定时间都显著增大，加工特性变好<sup>[1]</sup>。小麦籽粒蛋白质含量受品种遗传特性和栽培环境的共同影响。有关小麦成熟过程中籽粒蛋白质的积累已有广泛研究，集中在不同品种籽粒蛋白质含量及其组分含量动态变化<sup>[2-5]</sup>，水分<sup>[6-10]</sup>、氮肥<sup>[11-14]</sup>和水氮互作<sup>[15]</sup>对籽粒蛋白质积累的影响，灌浆期温度和水分逆境对籽粒蛋白质积累<sup>[16-18]</sup>的影响等方面。研究表明，不同小麦品种籽粒灌浆过程中蛋白质含量的动态变化基本一致，均呈现“高一低—高”的趋势<sup>[2,4,7,16]</sup>。灌浆期间，适度的土壤干旱可提高籽粒的蛋白质含量<sup>[7,10,16-17]</sup>。王月福等<sup>[11-13]</sup>提出，增施氮肥能够显著提高籽粒蛋白质各组分的含量，但对各组分含量提高的幅度存在差异，其中随着施氮量的增加，清蛋白、球蛋白和谷蛋白所占的比例升高，而醇溶蛋白和剩余蛋白的比例下降。这些研究大多是在本底水分条件较好或有灌溉条件下进行的，而在旱地生产条件下的鲜有报道。山西省属黄土高原半干旱地区的东缘，全省 70%

是旱地，旱地小麦高产与优质是当地生产研究的重要目标。为此，本文利用水地和旱地大面积种植的两个小麦品种，研究了籽粒蛋白质积累的差异及氮肥的调控效应，以期为培育氮素利用效率高的品种及合理施肥提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

于 2007—2009 年度连续两个生长季在山西农业大学栽培实验室小麦试验田进行大田试验，试验地为夏闲地，土壤肥力中等，20 cm 土层内含全氮 0.180%、速效氮 142.82 mg kg<sup>-1</sup>、速效磷 62.81 mg kg<sup>-1</sup>、速效钾 93.55 mg kg<sup>-1</sup>、有机质 12.6 g kg<sup>-1</sup>。

两年度总体表现为小麦全生育期气温偏高，生育前期干旱少雨较为严重，春季雨水充足，生育后期干旱少雨。2007—2008 和 2008—2009 年度小麦全生育期较前 7 年积温分别高 516.62 和 763.62 ，降水量分别减少 18.93 mm、41.33 mm。2008—2009 年度与 2007—2008 年度相比，> 0℃的总积温较高，日照时数较多，而降雨量较低(表 1)。

1.2 品种及田间设计

水地推广品种农大 189 (不抗旱品种)和旱地推广

表 1 试验点小麦生育期的积温、日照时数和降水量  
Table 1 Temperature accumulation, sunlight hours, and precipitation during wheat growth at the experimental site

生育期 Growth stage	2007—2008			2008—2009			2000—2007 平均 Average from 2000 to 2007		
	积温 TA ( )	日照 LT (h)	降水量 PP (mm)	积温 TA ( )	日照 LT (h)	降水量 PP (mm)	积温 TA ( )	日照 LT (h)	降水量 PP (mm)
冬前 Before wintering	832.50	364.70	17.80	947.00	398.50	15.30	573.00±70.04	385.72±42.90	43.90±27.74
越冬 Over-wintering	243.00	518.10	7.70	156.00	488.20	6.30	40.50±36.16	519.77±57.10	11.12±5.39
返青 Reviving	165.00	181.10	34.90	187.00	206.30	21.85	174.50±59.61	234.58±32.36	5.38±4.34
拔节至孕穗 From elongation to booting	387.00	263.00	13.60	412.00	289.25	12.00	402.00±49.91	244.53±25.45	19.05±8.55
抽穗至成熟 From heading to maturity	1419.75	398.00	50.05	1592.25	425.00	46.20	1340.63±67.02	379.43±33.51	63.53±27.35
总计 Total	3047.25	1724.90	124.05	3294.25	1807.25	101.65	2530.63±116.81	1764.03±43.70	142.98±31.94

数据来源 :山西省太谷县气象站。冬前: 10 月上旬至 11 月中旬; 越冬: 11 月中旬至次年 3 月上旬; 返青: 3 月上旬至 4 月上旬; 拔节至孕穗: 4 月上旬至 4 月下旬; 抽穗至成熟: 4 月下旬至 6 月中旬。

Source: Meteorological Observation of Taigu County, Shanxi Province, China. Before wintering: from the first 10 d of October to the middle 10 d of November; Over-wintering: from the middle 10 d of November to the first 10 d of March in the following year; Reviving: from the first 10 d of March to the first 10 d of April; From elongation to booting: from the first 10 d to the last 10 d of April; From heading to maturity: from the last 10 d of April to the middle 10 d of June. TA: temperature accumulation; LT: light time; PP: precipitation.

品种晋麦47 (抗旱品种)由山西省农业科学院种子站提供种子。采用三因素裂区设计,以品种为主区,以水旱栽培条件为副区,施氮量为小裂区。模拟水浇地进行灌溉,全生育期灌水5次,共灌水250~300 m<sup>3</sup>,分别是底墒水、越冬水、起身拔节水、抽穗水、灌浆水,每次灌水约50 m<sup>3</sup>;模拟旱地,生育期不灌溉。小区间隔1 m,高起垄,以免影响灌溉小区。设施氮量高、中、低3个处理,分别施纯氮70 kg hm<sup>-2</sup> (低氮)、140 kg hm<sup>-2</sup> (中氮)和280 kg hm<sup>-2</sup> (高氮)。所施氮肥为尿素,作基肥一次施用,同时基施P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 150 kg hm<sup>-2</sup>和K<sub>2</sub>O 150 kg hm<sup>-2</sup>。9月28日播种,每公顷基本苗225万,行距20 cm,人工条播,小区面积16 m<sup>2</sup>,3次重复。

### 1.3 取样及测定方法

成熟期考察穗数、每穗粒数及粒重,每小区取20株进行考种,分析单株经济性状,取4 m<sup>2</sup>测定经济产量。

开花期选择同天开花、大小均匀的穗挂牌标记,于开花后5、10、15、20、25和30 d取样,每次取30穗和10片旗叶。一部分穗105℃杀青30 min,80℃烘干至恒重,粉碎后测定蛋白质及其组分含量;

另一部分穗及旗叶于液氮中快速冷冻,-40℃冰箱保存用于酶活性测定。鲜样取样在花后。

采用连续提取法测定籽粒中蛋白质含量及清蛋

白、球蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白含量。采用半微量凯氏定氮法测定含氮量,含氮率乘以5.7即为蛋白质含量。按Lin和Kao<sup>[19]</sup>的方法测定谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合酶(GOGAT)活性,按吴良欢和陶勤南<sup>[20]</sup>的方法测定谷丙转氨酶(GPT)活性。

### 1.4 计算方法及统计分析

抗旱系数为旱地产量与水地产量的比值。试验数据经Microsoft Excel和SAS9.0软件计算、绘图与统计分析,采用SAS9.0软件进行F测验。

## 2 结果与分析

### 2.1 水旱栽培对两品种产量的影响

由于2008—2009年度比2007—2008年干旱,所以两年数据有差异,但变化趋势基本一致。根据各施氮处理的平均值计算,2007—2008年度农大189和晋麦47的抗旱系数分别为0.86和0.91(表2),2008—2009年度分别为0.76和0.84。可见,晋麦47的抗旱性高于农大189。

### 2.2 施氮量对两品种籽粒蛋白质含量的影响

不同小麦品种、不同水分、不同施氮量处理籽粒蛋白质含量动态基本一致,均呈“高一低一高”的“V”型变化趋势,籽粒形成初期蛋白质含量较高,之后逐步下降,花后15 d下降至最低点,此后缓慢回升,成熟期达到最高(表2)。花后15 d开始,同一

表2 水旱条件下两品种籽粒产量和蛋白质含量对不同施氮处理的响应(2007—2008)

Table 2 Response of yields and protein content in grains of two cultivars to nitrogen application amount in irrigated cropping and dryland cropping (2007—2008)

品种 Cultivar	环境 Environment	施氮处理 N application	开花后不同时期的籽粒蛋白质含量 Protein content in grains in different days after anthesis (%)								产量 Yield (kg hm <sup>-2</sup> )
			5 d	10 d	15 d	20 d	25 d	30 d	35 d	40 d	
农大189	水地	LN	11.62 d	11.18 d	10.03 d	11.23 e	11.36 d	12.00 e	13.09 e	13.93 e	6697.13 b
Nongda 189	Irrigated land	MN	12.91 b	12.43 c	10.64 c	11.70 cd	12.25 c	12.64 d	13.84 c	14.19 d	7196.18 a
		HN	13.02 b	12.77 b	11.59 ab	12.26 b	12.77 b	13.14 b	14.02 b	15.01 b	7509.00 a
	旱地 Dryland	LN	11.96 c	11.44 d	9.87 d	11.60 d	12.28 c	12.87 c	13.35 d	14.08 d	5735.85 c
		MN	12.95 b	12.53 bc	11.48 b	11.85 c	12.84 ab	13.27 b	13.85 bc	14.89 c	6052.58 c
		HN	13.80 a	13.52 a	11.74 a	12.50 a	12.96 a	14.17 a	14.66 a	15.64 a	6515.48 b
晋麦47	水地	LN	11.02 c	10.69 c	9.02 e	10.67 f	10.91 d	11.86 d	12.89 de	14.04 d	6135.15 cd
Jinmai 47	Irrigated land	MN	11.65 b	11.29 b	9.69 d	10.88 e	10.91 d	12.20 c	13.03 d	14.38 c	6515.46 b
		HN	12.85 a	12.17 a	10.49 c	11.35 c	11.58 c	13.08 b	13.92 c	15.34 b	6873.30 a
	旱地 Dryland	LN	10.54 d	10.00 d	9.06 e	11.02 d	11.73 c	12.00 d	12.84 e	14.23 c	5516.55 e
		MN	12.75 a	12.26 a	11.33 b	12.70 b	13.31 b	13.15 b	14.56 b	15.21 b	5931.83 d
		HN	12.88 a	12.36 a	11.80 a	13.54 a	13.94 a	14.07 a	15.17 a	16.20 a	6320.18 bc

同一品种中相同字母表示处理间差异不显著。LN: 低氮处理(70 kg hm<sup>-2</sup>); MN: 中氮处理(140 kg hm<sup>-2</sup>); HN: 高氮处理(280 kg hm<sup>-2</sup>)。

In each cultivar, values followed by the same letter are not significantly different among treatments. LN: low N treatment (70 kg hm<sup>-2</sup>); MN: moderate N treatment (140 kg hm<sup>-2</sup>); HN: high N treatment (280 kg hm<sup>-2</sup>).

施氮量水平下,旱地条件的籽粒蛋白质含量高于水地条件的。无论旱地或水地条件下,籽粒蛋白质含量随施氮量的增加而提高。晋麦 47 籽粒蛋白质含量在旱地条件的中氮和高氮处理高于其他处理,且在花后 15、20、25 和 35 d 达到显著水平;农大 189 在旱地条件下高氮高于其他处理,且在花后 5、10、20、25、30、35 和 40 d 达到显著水平(表 2)。说明施氮量对抗旱品种的调控效应大于不抗旱品种。

### 2.3 施氮量对两品种籽粒蛋白质组分含量的影响

*F* 测验表明,水分对成熟期籽粒蛋白质含量、组分含量及谷/醇比,施氮量对成熟期籽粒蛋白质及其组分含量,以及水分×施氮量互作对籽粒总蛋白含

量都有极显著( $P<0.01$ )影响。水分对籽粒清蛋白、球蛋白、谷蛋白、谷/醇比的影响大于施氮量及水分×施氮量互作,施氮量对醇溶蛋白、总蛋白的影响大于水分及水分×施氮量互作的影响(表 3)。

同一品种同一施氮量下,旱地比水地条件提高了籽粒清蛋白、醇溶蛋白、谷蛋白、总蛋白含量和谷/醇比,但降低了球蛋白含量。同一施氮水平下,水分对两个品种的影响不同,对农大 189 籽粒蛋白质组分含量,及对低氮和高氮处理的谷/醇比影响显著;对晋麦 47 的籽粒清蛋白和谷蛋白影响达显著水平,而对球蛋白、醇溶蛋白、总蛋白、谷/醇比的影响不显著。同一品种同一水分条件下,随着施氮量

表 3 水旱条件下两品种籽粒蛋白质组分含量对不同施氮处理的响应(2007–2008)

Table 3 Response of contents of protein components in grains of two cultivars to nitrogen application amount in irrigated cropping and dryland cropping (2007–2008)

品种 Cultivar	环境 Environment	施氮处理 N application	清蛋白 Albumin (%)	球蛋白 Globulin (%)	醇溶蛋白 Gliadin (%)	谷蛋白 Glutenin (%)	总蛋白质 Total protein (%)	谷/醇比 Glu/gli ratio
农大 189	水地	LN	1.90 h	1.40 cd	3.89 i	3.93 fg	13.93 f	1.01 bc
Nongda 189	Irrigated land	MN	2.02 fg	1.47 b	4.05 h	4.13 e	14.19 def	1.01 bc
		HN	2.16 cd	1.52 a	4.62 c	4.49 cd	15.01 bcd	0.98 cde
	旱地	LN	2.06 e	1.27 g	4.26 fg	4.61 c	14.08 ef	1.09 a
	Dryland	MN	2.18 c	1.34 ef	4.51 cd	4.77 b	14.89 bcde	1.05 ab
		HN	2.35 a	1.47 b	4.92 b	5.12 a	15.64 ab	1.04 ab
			1.89	1.36	4.13	3.88	14.04	0.94
晋麦 47	水地	LN	1.89 h	1.36 def	4.13 gh	3.88 g	14.04 ef	0.94 de
Jinmai 47	Irrigated land	MN	1.98 g	1.41 c	4.35 ef	4.09 e	14.38 cdef	0.94 de
		HN	2.13 d	1.50 ab	4.99 ab	4.61 c	15.34 ab	0.93 e
	旱地	LN	2.04 ef	1.32 f	4.25 fg	4.06 ef	14.23 def	0.95 de
	Dryland	MN	2.13 d	1.38 cde	4.45 de	4.38 d	15.21 bc	0.99 cd
		HN	2.28 b	1.47 b	5.12 a	4.78 b	16.20 a	0.94 de
<i>F</i> 值 <i>F</i> -value								
品种 Cultivar			7.01	1.78	19.40	63001.00**	11.99	156.25
水分 Water			1489.96**	840.50**	314.17**	1126.31**	568.29**	625.00**
施氮量 Nitrogen application amount			434.54**	84.83**	361.91**	165.12**	738.98**	3.52
品种×水分 Cultivar × water			4.84	220.50**	86.73*	278.34**	7.44	121.00**
品种×施氮量 Cultivar × nitrogen application amount			2.63	0.47	5.23*	3.71	8.27*	0.66
水分×施氮量 Water × nitrogen application amount			0.26	1.89	0.54	0.49	37.96**	0.04
品种×水分×施氮量 Cultivar × water × nitrogen application amount			0.35	1.40	1.34	0.55	0.80	1.00

LN: 低氮处理(70 kg hm<sup>-2</sup>); MN: 中氮处理(140 kg hm<sup>-2</sup>); HN: 高氮处理(280 kg hm<sup>-2</sup>)。同一品种中相同字母表示处理间差异不显著。\* 和 \*\* 表示达 5% 和 1% 显著水平。

LN: low N treatment (70 kg hm<sup>-2</sup>); MN: moderate N treatment (140 kg hm<sup>-2</sup>); HN: high N treatment (280 kg hm<sup>-2</sup>). For each cultivar, values followed by the same letter are not significantly different among treatments. \* and \*\* denote significant differences at 5% and 1% levels, respectively.

$F_{0.05}(\text{cultivar}) = 161.00$ ,  $F_{0.05}(\text{water}) = 18.50$ ,  $F_{0.05}(\text{nitrogen}) = 4.46$ ,  $F_{0.05}(\text{cultivar} \times \text{water}) = 18.50$ ,  $F_{0.05}(\text{cultivar} \times \text{nitrogen}) = 4.46$ ,  $F_{0.05}(\text{water} \times \text{nitrogen}) = 4.46$ ,  $F_{0.05}(\text{cultivar} \times \text{water} \times \text{nitrogen}) = 4.46$ ;  $F_{0.01}(\text{cultivar}) = 405.00$ ,  $F_{0.01}(\text{water}) = 98.5$ ,  $F_{0.01}(\text{nitrogen}) = 8.65$ ,  $F_{0.01}(\text{cultivar} \times \text{water}) = 98.50$ ,  $F_{0.01}(\text{cultivar} \times \text{nitrogen}) = 8.65$ ,  $F_{0.01}(\text{water} \times \text{nitrogen}) = 8.65$ ,  $F_{0.01}(\text{cultivar} \times \text{water} \times \text{nitrogen}) = 8.65$ .

的增加, 籽粒蛋白质及其组分含量表现增加趋势, 且蛋白质组分含量各施氮处理间差异均达显著水平, 而谷/醇比虽有下降趋势, 但处理间差异不显著。

## 2.4 施氮量对两品种籽粒 GS、GOGAT、GPT 活性的影响

**2.4.1 籽粒 GS 活性** 开花后籽粒 GS 活性表现下降趋势, 花后 15 d 回升, 20 d 达峰值并开始下降。相同施氮量下, 旱地比水地条件降低了籽粒 GS 活性, 但干旱对两个品种籽粒 GS 活性的影响不同, 农大 189 除花后 15 d 的低氮处理外, 水地与旱地的差异达显著水平, 而水分对晋麦 47 花后 15 d 的低氮和中氮处理, 花后 20 d 的低氮处理影响不明显, 其他处理间差异显著(图 1)。无论旱地或水地, 随施氮量的增加, 籽粒 GS 活性增加。且花后 15 d 之后, 旱地条件下农大 189 籽粒 GS 活性低于水地条件下, 说明干旱对农大 189 花后 15 d 籽粒 GS 活性影响大于对晋麦 47。

**2.4.2 籽粒 GOGAT 活性** 籽粒 GOGAT 活性花后表现下降趋势, 花后 20 d 后开始回升, 25 d 达峰值并开始下降。施氮量相同时, 与水地相比, 旱地降低了籽粒 GOGAT 活性, 干旱对两个品种籽粒 GOGAT 活性的影响程度不同, 农大 189 水地与旱地处理间差异均达到显著水平, 而晋麦 47 在花后 15 d 的低氮, 20 d 的中氮和高氮处理, 花后 25 d 的中氮处理水分影响不明显, 其他处理间差异显著(图 2)。无论旱地或水地, 随施氮量增加, 籽粒 GOGAT 活性增

加, 且花后 20 d 后, 农大 189 旱地条件下籽粒 GOGAT 活性回升较慢, 说明干旱对农大 189 花后 20 d 籽粒 GOGAT 活性影响较大。

**2.4.3 籽粒 GPT 活性** 水作和旱作条件下籽粒 GPT 活性的变化趋势不尽相同, 水地条件下, 籽粒 GPT 活性表现为花后先上升而后持续下降, 旱地条件下则表现为花后持续下降的趋势(图 3)。说明干旱严重影响灌浆初期氮从其载体谷氨酸向形成蛋白质的其他氨基酸转移的进程。施氮量相同时, 与水地相比, 旱地降低了籽粒 GPT 活性, 水分对农大 189 花后 10、15 和 20 d 影响显著, 而对晋麦 47 花后 20 d 影响不显著(图 3)。说明水分对农大 189 的影响较晋麦 47 大。无论旱地或水地, 随施氮量增加, 籽粒 GPT 活性增加。

## 2.5 施氮量对两品种旗叶 GS、GOGAT 活性的影响

**2.5.1 旗叶 GS 活性** 开花后旗叶 GS 活性表现上升趋势, 花后 25 d 出现峰值, 而后下降。施氮量相同时, 与水地条件相比, 旱地降低了旗叶 GS 活性, 且加大了农大 189 旗叶 GS 花后 25 d 后的下降幅度(图 4)。无论旱地或水地, 随施氮量增加, 旗叶 GS 活性增加。

**2.5.2 旗叶 GOGAT 活性** 开花后旗叶 GOGAT 活性持续下降。同一施氮量下, 与水地条件相比, 旱地降低了旗叶 GOGAT 活性, 水分对农大 189 影响显著, 而对晋麦 47 花后 15、20 和 25 d 的低氮处理, 花

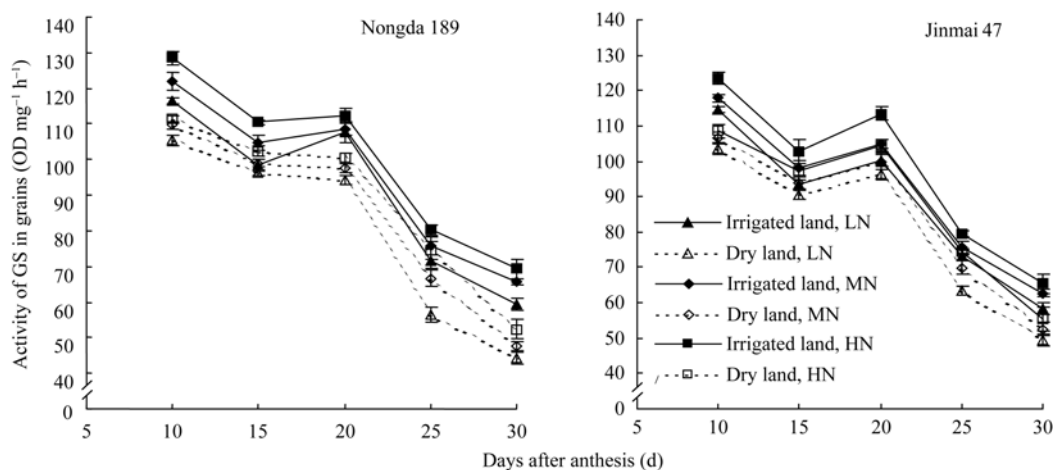


图 1 水旱条件下两品种籽粒 GS 活性对不同施氮处理的响应(2007–2008)

Fig. 1 Response of GS activity in grains of two cultivars to nitrogen application amount in irrigated cropping and dryland cropping (2007–2008)

LN: 低氮处理( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: 中氮处理( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: 高氮处理( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ )。图中数据为 3 次重复的平均值 $\pm$ 标准差。

LN: low N treatment ( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: moderate N treatment ( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: high N treatment ( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ ). Data are shown as mean $\pm$ SD of three replicates.

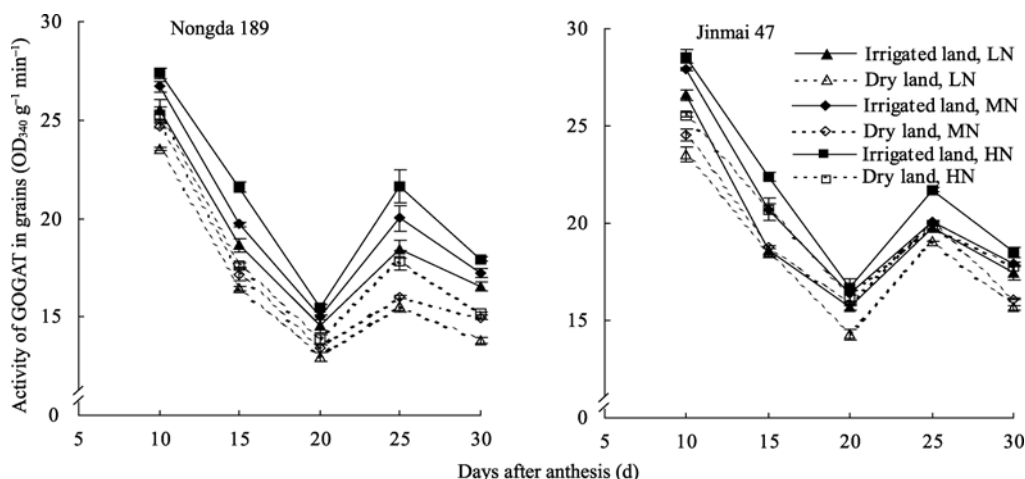


图 2 水旱条件下两品种籽粒 GOGAT 活性对不同施氮处理的响应(2007–2008)

Fig. 2 Response of GOGAT activity in grains of two cultivars to nitrogen application amount in irrigated cropping and dryland cropping (2007–2008)

LN: 低氮处理( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: 中氮处理( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: 高氮处理( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ )。图中数据为 3 次重复的平均值 $\pm$ 标准差。

LN: low N treatment ( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: moderate N treatment ( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: high N treatment ( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ ). Data are shown as mean $\pm$ SD of three replicates.

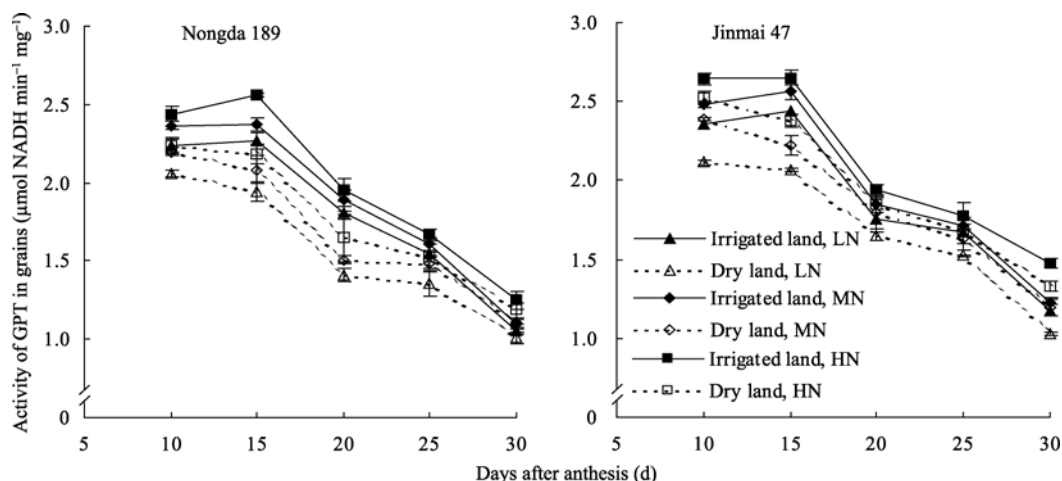


图 3 水旱条件下两品种籽粒 GPT 活性对不同施氮处理的响应(2007–2008)

Fig. 3 Response of GPT activity in grains of two cultivars to nitrogen application amount in irrigated cropping and dryland cropping (2007–2008)

LN: 低氮处理( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: 中氮处理( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: 高氮处理( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ )。图中数据为 3 次重复的平均值 $\pm$ 标准差。

LN: low N treatment ( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: moderate N treatment ( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: high N treatment ( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ ). Data are shown as mean $\pm$ SD of three replicates.

后 15 d 和 25 d 的中氮处理, 花后 25 d 和 30 d 的高氮处理差异均未达到显著水平(图 5)。说明对农大 189 旗叶 GOGAT 活性影响较对晋麦 47 大。无论旱地或水地, 随施氮量增加, 旗叶 GOGAT 活性增加。

## 2.6 籽粒蛋白质形成相关酶活性与籽粒蛋白质产量和含量的关系

两年试验的相关分析表明, 农大 189 籽粒蛋白质产量与籽粒 GS、GOGAT 和 GPT 活性呈极显著正相关, 与旗叶 GS、GOGAT 活性呈显著相关, 说明农大

189 籽粒蛋白质产量与籽粒酶活性的相关性高于与旗叶的酶活性。晋麦 47 籽粒蛋白质产量与籽粒 GPT、旗叶 GOGAT 活性呈极显著正相关, 与籽粒 GOGAT 活性呈显著正相关, 与籽粒 GS 活性呈显著(2007—2008 年度)或极显著(2008—2009 年度)正相关, 与旗叶 GS 活性呈正相关, 但不显著。两个品种籽粒蛋白质含量与蛋白质形成相关酶活性的相关性均未达到显著水平。但可看出, 晋麦 47 籽粒蛋白质含量与各酶活性均呈正相关, 相关性高于农大 189 籽粒蛋白

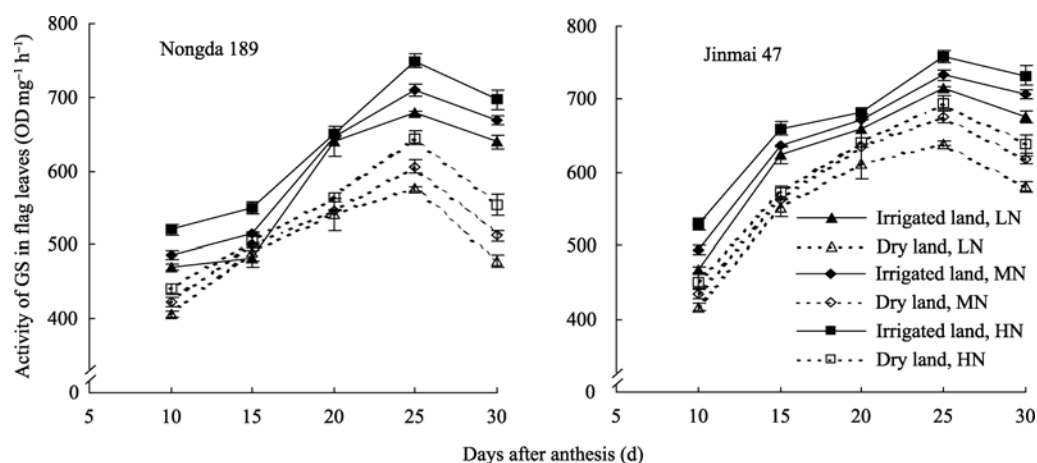


图 4 水旱条件下两品种旗叶 GS 活性对不同施氮处理的响应(2007–2008)

Fig. 4 Response of GS activity in grains of two cultivars to nitrogen application amount in irrigated cropping and dryland cropping (2007–2008)

LN: 低氮处理( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: 中氮处理( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: 高氮处理( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ )。图中数据为 3 次重复的平均值 $\pm$ 标准差。

LN: low N treatment ( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: moderate N treatment ( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: high N treatment ( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ ). Data are shown as mean $\pm$ SD of three replicates.

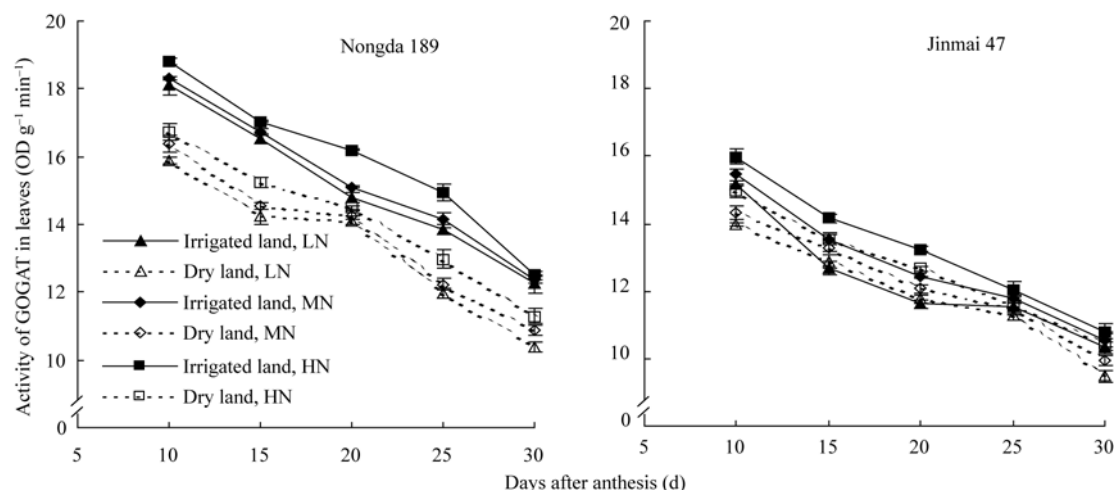


图 5 水旱条件下两品种旗叶 GOGAT 活性对不同施氮处理的响应(2007–2008)

Fig. 5 Response of GOGAT activity in grains of two cultivars to nitrogen application amount in irrigated cropping and dryland cropping (2007–2008)

LN: 低氮处理( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: 中氮处理( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: 高氮处理( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ )。图中数据为 3 次重复的平均值 $\pm$ 标准差。

LN: low N treatment ( $70 \text{ kg hm}^{-2}$ ); MN: moderate N treatment ( $140 \text{ kg hm}^{-2}$ ); HN: high N treatment ( $280 \text{ kg hm}^{-2}$ ). Data are shown as mean $\pm$ SD of three replicates.

质含量与酶活性的相关性。表明不同抗旱性品种, 籽粒蛋白质含量和产量与蛋白质合成关键酶的相关性也会有所变化。

### 3 讨论

在本试验中, 同一品种或同一栽培条件下, 随施氮量的增加, 籽粒蛋白质及其组分含量增加; 同一品种同一施氮量, 与水地相比, 旱地生产条件提高了籽粒清蛋白、醇溶蛋白、谷蛋白、总蛋白含量

及谷/醇比例, 降低了球蛋白含量。研究表明, 土壤水分亏缺时, 小麦籽粒中蛋白质含量提高<sup>[6]</sup>。赵辉等<sup>[16]</sup>发现灌浆期干旱使籽粒蛋白质含量升高, 谷/醇比提高; 范雪梅等<sup>[18]</sup>也报道灌浆期干旱可提高谷/醇比; 付雪丽等<sup>[15]</sup>认为小麦灌浆期间土壤干旱有利于提高籽粒蛋白质含量, 增施氮肥提高小麦蛋白质含量及各组分含量。在本试验中小麦灌浆期降水不足(表 1), 两种类型品种的籽粒蛋白质含量及其组分对水分的响应表现不一, 抗旱品种的球蛋白、醇

表 4 籽粒蛋白质含量和产量与蛋白质合成相关酶活性的相关系数  
Table 4 Correlation coefficients between grain protein accumulation and activities of the relevant enzymes for protein synthesis

品种 Variety	年度 Year	籽粒中酶活性 Activity of enzyme in grains			旗叶中酶活性 Activity of enzyme in flag leaves	
		GS	GOGAT	GPT	GS	GOGAT
蛋白质含量 Protein content						
农大 189 Nongda 189	2007–2008	0.1380	0.0782	0.2138	−0.0192	−0.0559
	2008–2009	0.1801	−0.0634	0.0293	−0.2244	−0.2211
晋麦 47 Jinmai 47	2007–2008	0.2470	0.3407	0.4611	0.0250	0.4566
	2008–2009	0.5010	0.1798	0.2969	−0.1542	0.2776
蛋白质产量 Protein yield						
农大 189 Nongda 189	2007–2008	0.9265**	0.9018**	0.9482**	0.8565*	0.8314*
	2008–2009	0.9649**	0.9381**	0.9531**	0.8734*	0.8660*
晋麦 47 Jinmai 47	2007–2008	0.8092*	0.8641*	0.9178**	0.6581	0.9145**
	2008–2009	0.8928**	0.8597*	0.9056**	0.6325	0.9021**

\* 和\*\* 表示达 5%和 1%显著水平。  
\* and \*\* denote significant correlation at 5% and 1% probability levels, respectively.

溶蛋白、总蛋白、谷/醇比受水分胁迫影响不显著，而不抗旱品种均受到显著影响，且施氮量对抗旱品种籽粒蛋白质含量的调控效应大于对不抗旱品种。说明不抗旱品种的籽粒球蛋白、醇溶蛋白、总蛋白和谷/醇比对水分条件比较敏感，其籽粒蛋白质含量对施氮量的反应不及抗旱品种敏感。另外，干旱使小麦产量降低(表 2)，而两种类型品种的氮素分配和运转受影响程度不同，最终表现为抗旱品种产量降幅相对较小。

Jiang 等<sup>[21]</sup>研究表明，花后一定程度的干旱可增加高蛋白和低蛋白小麦品种的籽粒 HMW-GS、GMP 含量及 HMW-GS/GMP 比例，但对不同品种的影响程度不同。本研究也发现，水分对不同抗旱性小麦品种籽粒的影响程度不同。许振柱等<sup>[7]</sup>提出水分对高、低蛋白品种籽粒蛋白质含量的影响不同，在土壤水分亏缺严重的极端条件下表现出品种间的差异，土壤水分亏缺有利于低蛋白小麦品种贮藏蛋白含量提高，而不利于高蛋白品种蛋白质含量提高，济南 17 籽粒蛋白质含量在受到严重水分亏缺时最低，济南 17 具有早衰现象，土壤严重干旱更加加剧其衰老进程，严重影响包括籽粒中蛋白质代谢在内的生理过程，过早地超越其对干旱适应的生理极限，引起氮素的损失，从而造成蛋白质含量的降低。可见，籽粒蛋白质积累既受水分条件的影响，又与品种的抗旱性相关，抗旱性较差的高蛋白品种在受到严重干旱胁迫时籽粒蛋白质受影响最大。

付雪丽等<sup>[15]</sup>从灌浆期灌水与施氮量对蛋白质的影响效应看，认为谷蛋白含量的灌水效应大于施氮

效应，总蛋白质、清蛋白、球蛋白和醇溶蛋白含量及谷/醇比则是施氮效应大于灌水效应。本试验中，水分对籽粒清蛋白、球蛋白、谷蛋白、谷/醇比的影响大于施氮量的影响及水分×施氮量互作的影响，施氮量对醇溶蛋白、总蛋白的影响大于水分的影响及水分×施氮量互作的影响。说明小麦籽粒总蛋白质、醇溶蛋白含量的施氮量效应大于水分效应，谷蛋白含量的水分效应大于施氮量效应。小麦籽粒形成期和灌浆前期合成的蛋白质主要是清蛋白和球蛋白，灌浆中后期增加较少，付雪丽等<sup>[15]</sup>的研究中生育前期灌水，则施氮量对清蛋白和球蛋白的影响大于灌浆中后期灌水的影响，而本试验旱地条件无灌溉，且抽穗至成熟干旱少雨，因此表现为水分对清蛋白和球蛋白的影响大于施氮量的影响。

GS 和 GOGAT 是氮素同化过程中的关键酶，GS/GOGAT 偶联形成的循环是高等植物氮同化的主要途径，在无机氮转化为有机氮的过程中起关键作用<sup>[22-23]</sup>。GPT 的重要功能是利用叶片输送到籽粒的谷氨酸形成蛋白质合成所需的各种氨基酸<sup>[23]</sup>。它们共同作用调控籽粒蛋白质的合成。本研究表明，干旱降低了籽粒中 GS、GOGAT 和 GPT，以及旗叶中 GS 和 GOGAT 的活性，这与赵辉等<sup>[16]</sup>和范学梅等<sup>[24]</sup>的研究结果一致。籽粒 GPT 活性在水地条件下表现为花后先上升而后持续下降，旱地条件下则表现为花后持续下降的趋势。说明干旱严重影响了灌浆初期氮素从主要载体谷氨酸向其他氨基酸的转移。在相同施氮水平下，干旱对不抗旱品种各种酶活性的影响大于抗旱品种，说明籽粒和旗叶中氮同化相关

酶保持相对较高的活性是抗旱品种在干旱条件下保持相对高产的有效机制,也是抗旱性的表现之一。

王月福等<sup>[13]</sup>认为,小麦旗叶GS活性与花后吸收氮量密切相关,而与籽粒蛋白质含量并不一致。赵辉等<sup>[16]</sup>研究表明,旗叶GS、籽粒GPT活性与籽粒蛋白质产量显著正相关,而与蛋白质含量不相关。本研究表明,籽粒GS、籽粒GOGAT、籽粒GPT、旗叶GS、旗叶GOGAT活性与籽粒蛋白质含量不相关,籽粒GS、籽粒GOGAT、籽粒GPT、旗叶GOGAT活性与蛋白质产量呈显著正相关。表明蛋白质合成关键酶活性的高低决定着籽粒蛋白质产量的大小,而蛋白质含量除受酶活性的调控外,还受其他因素的影响。不同水分不同施氮量条件下,各氮代谢酶活性是决定籽粒蛋白质产量的主要因素,而与籽粒蛋白质含量关系相对较弱。此外,抗旱性不同的品种,其旗叶GS活性与蛋白质产量的相关性也有所区别,可能是由于灌浆期干旱加速了叶片衰老进程,但抗旱品种能在一定程度上减缓衰老,从而表现出一定的抗旱性。

#### 4 结论

水分对成熟期籽粒蛋白质含量、组分含量及谷/醇比有极显著的影响,施氮量对成熟期籽粒蛋白质及其组分含量有极显著的影响,水分与施氮量互作对籽粒总蛋白含量的影响达到极显著水平。水分对籽粒清蛋白、球蛋白、谷蛋白、谷/醇比的影响大于施氮量及水分与施氮量互作的影响,施氮量对醇溶蛋白、总蛋白的影响大于水分及水分与施氮量互作的影响。抗旱性不同的小麦品种在水地和旱地生产条件下籽粒蛋白质积累存在很大的差异,基本表现为干旱对不抗旱品种籽粒蛋白质积累的影响大于对抗旱品种的影响,抗旱品种表现出一定的抗旱能力,且施氮量对抗旱品种籽粒蛋白质含量的调控效应较不抗旱品种大。

#### References

- [1] Deng Z-Y(邓志英), Tian J-C(田纪春), Hu R-B(胡瑞波), Zhou X-F(周晓芳), Zhang Y-X(张永祥). Effect of genotype and environment on wheat main quality characteristics. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2006, 26(8): 2757–2763 (in Chinese with English abstract)
- [2] Wang X-Z(王宪泽), Tian J-C(田纪春), Zhang Z-Y(张忠义). Study on accumulation laws of the wheat grain protein and its composition. *J Shandong Agric Univ* (山东农业大学学报), 1994, 25(4): 394–398 (in Chinese with English abstract)
- [3] Daniel C, Tribouy E. Changes in wheat protein aggregation during grain development: Effects of temperatures and water stress. *Eur J Agron*, 2002, 16: 1–12
- [4] Zhu X-K(朱新开), Zhou J-L(周君良), Feng C-N(封超年), Guo W-S(郭文善), Peng Y-X(彭永欣). Differences of protein and its component accumulation in wheat for different end uses. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(3): 342–347 (in Chinese with English abstract)
- [5] Wang X-Y(王小燕), Yu Z-W(于振文). Differences in characteristics of quality and related enzymes activity of different wheat cultivars. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2005, 38(10): 1980–1988 (in Chinese with English abstract)
- [6] Day A D, Barmore M A. Effects of soil-moisture stress on the yield and quality of flour from wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agron J*, 1971, 63: 115–116
- [7] Xu Z-Z(许振柱), Yu Z-W(于振文), Wang D(王东), Zhang Y-L(张永丽). Effect of irrigation conditions on protein composition accumulation of grain and its quality in winter wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(5): 682–687 (in Chinese with English abstract)
- [8] Xie Z J, Jiang D, Cao W X, Dai T B, Jing Q. Effects of post anthesis soil water status on the activities of key regulatory enzymes of starch and protein accumulation in wheat grains. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2003, 29: 309–316
- [9] Ma X-M(马新明), Li L(李琳), Zhao P(赵鹏), Xiong S-P(熊淑平), Gou F(郭飞). Effects of water control on activities of nitrogen assimilation enzymes and grain quality in winter wheat. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2005, 29(1): 48–53 (in Chinese with English abstract)
- [10] Zhao G-C(赵广才), Chang X-H(常旭虹), Liu L-H(刘利华), Yang Y-S(杨玉双), Li Z-H(李振华), Zhou S-Y(周双月), Guo Q-X(郭庆侠), Liu Y-J(刘月洁). Grain yield and protein components to irrigation in strong gluten wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(11): 1828–1833 (in Chinese with English abstract)
- [11] Wang Y-F(王月福), Yu Z-W(于振文), Li S-X(李尚霞), Yu S-L(余松烈). Effects of soil fertility on protein components content and processing quality in wheat kernel. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 2002, 22(6): 1318–1324 (in Chinese with English abstract)
- [12] Wang Y-F(王月福), Yu Z-W(于振文), Li S-X(李尚霞), Yu S-L(余松烈). Effect of soil fertility on free amino acid content and protein content in different organs. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2003, 23(1): 41–43 (in Chinese with English abstract)
- [13] Wang Y-F(王月福), Yu Z-W(于振文), Li S-X(李尚霞), Yu S-L(余松烈). Effects of nitrogen application amount on content of protein components and processing quality of wheat grain. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2002, 35(9): 1071–1078 (in Chinese with English abstract)
- [14] Johansson E, Prieto-Linde M L, Jonsson J O. Effects of wheat cultivar and nitrogen application on storage protein composition and break making quality. *Cereal Chem*, 2001, 78: 19–25

- [15] Fu X-L(付雪丽), Wang C-Y(王晨阳), Guo T-C(郭天财), Zhu Y-J(朱云集), Ma D-Y(马冬云), Wang Y-H(王永华). Effects of water-nitrogen interaction on the contents and components of protein and starch in wheat grains. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2008, 19(2): 317–322 (in Chinese with English abstract)
- [16] Zhao H(赵辉), Jing Q(荆奇), Dai T-B(戴廷波), Jiang D(姜东), Cao W-X(曹卫星). Effects of post-anthesis high temperature and water stress on activities of key regulatory enzymes involved in protein formation in two wheat cultivars. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(12): 2021–2027 (in Chinese with English abstract)
- [17] Liu P(刘萍), Guo W-S(郭文善), Pu H-C(浦汉春), Feng C-N(封超年), Zhu X-K(朱新开), Peng Y-X(彭永新). Effects of transient high temperature after anthesis on grain protein content and physiological mechanism in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(9): 1516–1522 (in Chinese with English abstract)
- [18] Fan X-M(范雪梅), Jiang D(姜东), Dai T-B(戴廷波), Jing Q(荆奇), Cao W-X(曹卫星). Effects of post-anthesis drought and waterlogging on the quality of grain formation in different wheat varieties. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2004, 28(5): 680–685 (in Chinese with English abstract)
- [19] Lin C C, Kao C H. Distributed ammonium assimilation is associated with growth inhibition of roots in rice seedlings caused by NaCl. *Plant Growth Regul*, 1996, 18: 233–238
- [20] Wu L-H(吴良欢), Tao Q-N(陶勤南). Effects of amino acid-N on rice nitrogen nutrition and its mechanism. *Acta Pedol Sin* (土壤学报), 2000, 37(4): 464–473 (in Chinese with English abstract)
- [21] Jiang D, Yue H X, Wollenweber B, Tan W N, Mu H, Bo Y, Dai T B, Jing Q, Cao W X. Effects of post-anthesis drought and waterlogging on accumulation of high-molecular-weight glutenin subunits and glutenin macropolymers content in wheat grain. *J Agron Crop Sci*, 2009, 195: 89–97
- [22] Verma D P S. Control of Gene Expression. Boca. Raton. Florida. USA: Chemical Rubber Company Press, 1993. pp 425–479
- [23] Lea P J, Mifflin B J. Alternative route for nitrogen in higher plants. *Nature*, 1974, 251: 614–616
- [24] Fan X-M(范雪梅), Jiang D(姜东), Dai T-B(戴廷波), Jing Q(荆奇), Cao W-X(曹卫星). Effects of nitrogen rates on activities of key regulatory enzymes for grain starch and protein accumulation in wheat grown under drought and waterlogging from anthesis to maturity. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2005, 38(6): 1132–1141 (in Chinese with English abstract)