文章编号:1000-7601(2023)05-0186-12 **doi**:10.7606/j.issn.1000-7601.2023.05.20

氮肥后移对中、弱筋小麦籽粒淀粉合成及其糊化特性的影响

吴东明,韩雅楠,马宏亮,祁鹏飞,魏育明,樊高琼,刘　琼,郑　亭

(四川农业大学农学院,四川 成都 611130)

摘　要:以中筋品种'蜀麦 482'、'蜀麦 969',弱筋品种'川农 16'、'绵麦 51'为材料,在总施氮量(纯氮)为 150 kg·hm^{-2}和基追比为 6∶4 的条件下,设置底肥一次施用、追施拔节肥、追施孕穗肥 3 个施氮时期,开展两年两点试验。结果表明:(1)氮肥后移处理小麦籽粒总淀粉含量、直链淀粉含量及直/支比分别显著下降 0.20~1.75 个百分点、0.10~1.85 个百分点及 4.88%~10.42%,可分别解释 23.92%~39.00%、37.65%~45.08%、24.29%~29.04%的变异,支链淀粉含量基本无变化。(2)施氮时期可解释糊化特性 0.01%~13.5%的变异。氮肥后移后 4 个品种的糊化指标基本均有所提升,其中,峰值黏度、低谷黏度、最终黏度和回复值的变化达显著水平。(3)氮肥后移后籽粒中 AGPase、SSS 以及 GBSS 活性均有所增加,尤其是灌浆中后期 20~35 d 与底肥一次性施用处理差异多达显著水平,并且差异随灌浆的推移而增大,中筋品种表现尤为显著。(4)*AGP-L*、*Sbe1D*、*Wx-DI* 基因表达量在灌浆中后期 20~35 d 显著降低。因此,弱筋品种追肥需提前,适宜底肥一次施用或者拔节前追肥;中筋品种可考虑追施拔节肥或孕穗肥。

关键词:中筋小麦;弱筋小麦;氮肥后移;淀粉合成;糊化特性

中图分类号:S512.1;S147.23　　**文献标志码**:A

Effects of postponing nitrogen fertilizer application on starch formation of medium and weak gluten wheat grains and its impacts on gelatinization characteristics

WU Dongming, HAN Yanan, MA Hongliang, QI Pengfei, WEI Yuming, FAN Gaoqiong, LIU Qiong, ZHENG Ting

(*Agricultural College of Sichuan Agricultural University*, *Chengdu*, *Sichuan* 611130, *China*)

Abstract: Two medium-gluten varieties and two weak-gluten varieties were evaluated at three periods of N fertilizer application, 100% basal, 60% basal and 40% topdressing at jointing stage, and 60% basal and 40% topdressing at booting stage, under N level of 150 kg·hm^{-2} at two sites over two growing seasons. The results showed that, (1) The contents of total starch and amylose and the ratio of amylose to amylopectin in grains, whose percentages of variability explained by postponing N fertilizer application accounted for 23.92%~39.00%, 37.65%~45.08% and 24.29%~29.04%, respectively, for decreasing by 0.20~1.75 percentage points, 0.10~1.85 percentage points and 4.88%~10.42%, respectively, while no change was observed in the amylopectin content. (2) The period of nitrogen application explained 0.01%~13.5% variation of gelatinization characteristics. The pasting indexes of the four varieties were basically improved after postponing N fertilizer application. Significant differences were identified in changes of peak viscosity, trough viscosity, final viscosity and recovery value. (3) The activities of AGPase, SSS and GBSS in grains exhibited decreasing trends during filling stage after postponing N fertilizer application, and significant differences were widely detected during 20~35 days after anthesis, especially for the medium-gluten cultivars. (4) The expression of *AGP-L*, *Sbe1D*, and *Wx-DI* significantly decreased during 20~35 days after anthesis. Collectively, the formation and accumulation of starch was inhibited to some extent after postponing N

收稿日期:2022-09-16　　**修回日期**:2022-11-15

基金项目:国家自然科学基金(32072054;31971939);四川省重大科技专项(2022ZDZX0014);四川省农作物育种攻关项目(2021YFYZ0002)

作者简介:吴东明(1994-),男,四川成都人,硕士研究生,研究方向为作物栽培与耕作。E-mail:wudongming8882022@163.com

通信作者:郑亭(1986-),女,四川成都人,讲师,主要从事小麦育种与推广研究。E-mail:tingzheng521@hotmail.com

fertilizer application. It was recommended that 100% basal or topdressing at jointing stage was suitable for weak-gluten varieties, topdressing at booting stage was suitable for medium-gluten varieties.

Keywords: medium gluten wheat; weak gluten wheat; postponing nitrogen fertilizer application; starch synthesis; gelatinization characteristics

西南冬麦区是我国继黄淮海和长江中下游地区以外的第三大小麦优势产区,主要以四川为主,属于中、弱筋型小麦优势产区[1-3]。施氮是小麦生产中重要的栽培措施,直接影响小麦的品质[4-6]。适当增施氮肥可显著提升小麦籽粒加工品质,而合理安排追施氮肥需结合品种筋型特征才能最大限度地发挥品种品质优势,真正做到产、质协同。分次追施氮肥不仅能满足小麦不同时期生长发育需求,有效地降低氮肥损失[7-8],更能精准调控籽粒内含物积累,改善其加工品质。

小麦籽粒主要由淀粉和蛋白质组成,其中淀粉和蛋白质分别占成熟籽粒干质量的 60%~65% 和 8%~15%[9-11]。目前,大多数有关施氮时期对小麦籽粒加工品质的研究集中于蛋白质,而对淀粉的相关研究较少,并且结论并未统一。盛靖等[12]研究认为,施氮量 180 kg·hm^{-2}条件下,随氮肥后移,皖麦直链淀粉、支链淀粉、总淀粉含量及直/支比均下降,但淀粉峰值粘度升高,从而加工品质得到改善。郭天财等[13]认为随施氮肥时期的后移,小麦籽粒直链淀粉含量下降,而支链淀粉、总淀粉含量及淀粉糊化特性则以拔节期追氮处理最高。李春燕等[14]研究表明,增加后期氮肥追入量后,小麦灌浆期籽粒 SSS、ADPGase、GBSS 活性增加,总淀粉和直、支链淀粉积累速率增加,最终淀粉积累量提高。由此可见,合理追施氮肥对淀粉理化特性起着至关重要的作用。

基于此,试验以大面积推广的四川中、弱筋小麦品种为研究对象,运用现代分子生物学及生理生化技术,研究施氮时期对小麦籽粒淀粉的理化特性、淀粉合成相关酶活性以及关键酶基因表达的影响,解析小麦淀粉及其组分变化的调控机理,以期进一步探讨四川地区中、弱筋专用小麦品质形成相关理论,并为当地优质专用型中、弱筋小麦生产提供依据。

1　材料与方法

1.1　试验地概况与试验设计

试验于 2014 年 10 月—2015 年 5 月与 2015 年 10 月—2016 年 5 月连续两年在崇州市四川农业大学现代化农业研发基地(川西平原地区:30°58′N,103°53′E)和眉山市仁寿县珠嘉乡踏水村(盆中丘陵地区:30°04′N,104°13′E)进行。两地均属于亚热带湿润气候,两个播种点的土壤基础理化特性如表 1 所示,小麦生育期气象条件见图 1。

采用二因素裂区试验设计,主区为品种,供试品种为中筋小麦‘蜀麦 482’(SM482)和‘蜀麦 969’(SM969)、弱筋小麦‘川农 16’(CN16)和‘绵麦 51’(MM51)。其中‘绵麦 51’由四川省绵阳市农业科学院提供,其余 3 个品种由四川农业大学小麦研究所提供;副区为施氮时期,施氮时期分别为底肥一次性施用(T1)、底肥+拔节期追肥(T2)、底肥+孕穗期追肥(T3)。全生育期总施氮量为纯氮 150 kg·hm^{-2},除底肥一次性施用外,其余处理按底肥∶追肥=60%∶40%(简记为 6∶4)施用;每公顷施用 P_2O_5 和 K_2O 各 75 kg,全作底肥一次施入;供试肥料种类为尿素(N 46.2%)、过磷酸钙(P_2O_5 12.5%)和氯化钾(K_2O 60%),购于当地农资市场。其他栽培措施与一般大田生产相同。于 2014 年 10 月 28 日和 2015 年 10 月 26 日播种。行窝距为 20 cm×10 cm,播种量为 1.8×10^6 kg·hm^{-2},小区面积为 4 m×3 m,试验重复 3 次。

1.2　测定项目与方法

1.2.1　*田间标记与取样方法*　在小麦开花期对同一天开花、长势一致的穗进行挂牌标记。从花后 10 d 起开始取样,每隔 5 d 取样 1 次直至成熟。每次取 18 穗,在液氮中剥取籽粒,一部分鲜样迅速放入液氮中,然后冷藏于-80℃超低温冰箱,用于测定酶活性、提取 RNA;其余籽粒样品在 105℃下杀青 30 min,70℃烘至恒重后用于测定淀粉含量。

表 1　两个地点试验田的土壤基础理化性质(2014 年)

Table 1　Physical and chemical properties of the soil in two trial sites in 2014

试验点 Trial site	全氮 TN /(g·kg^{-1})	有机质 OM /(g·kg^{-1})	碱解氮 Avail.N /(mg·kg^{-1})	速效磷 Avail.P /(mg·kg^{-1})	速效钾 Avail.K /(mg·kg^{-1})	pH
崇州 Chongzhou	1.82	51.04	98.1	51.32	51.53	7.38
仁寿 Renshou	1.18	31.11	48.5	35.49	54.82	7.61

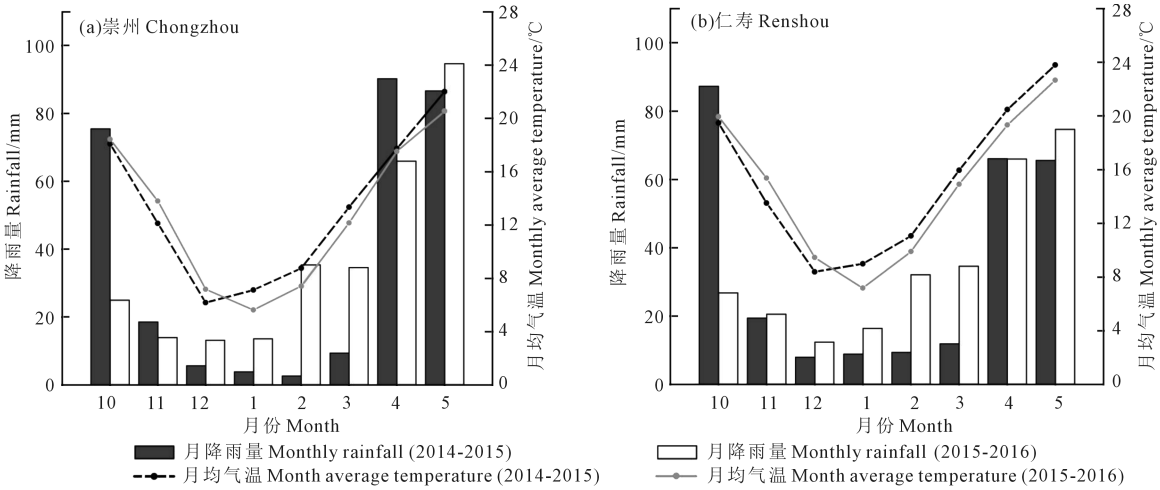


图 1 崇州和仁寿 2014—2015 年和 2015—2016 年气象数据图

Fig.1 Chongzhou and Renshou meteorological data during 2014-2015 and 2015-2016 wheat growing seasons

1.2.2 淀粉含量的测定 淀粉含量采用 Megazyme 公司的总淀粉测定试剂盒测定,按照说明书进行操作。

1.2.3 关键酶活性的测定 粗酶液的提取:取 20 粒种子称重,研磨成粉,边加液氮边磨,防止酶失活。然后加 4 mL 提取液(含 100 mmol · L^{-1} HEPES-NaOH (pH=7.5)、8 mmol · L^{-1} $MgCl_2$、2 mmol · L^{-1} EDTA、12.5% (V/V) 甘油、1% (W/V) PVP-40、50 mmol · L^{-1} 2-巯基乙醇),研磨成匀浆,10 000 r · min^{-1}下离心 30 min,然后收集上清液置于冰浴,用于酶活性的测定。

AGPase 活性的测定参照程方民等[15]的方法,略有改动;SSS 活性和 GBSS 活性测定参照梁建生等[16]的方法。

1.2.4 糊化特性(RVA 参数)的测定 根据 AACC76-21 方法,利用澳大利亚 NewPort 快速粘度分析仪测定糊化特性。

1.2.5 提取总 RNA 取 10~15 粒大小一致的籽粒放入预冷的研钵中边加液氮边进行研磨,将籽粒磨成粉末,然后利用植物 RNA 提取试剂盒(百菲特公司)提取总 RNA,按照说明书进行操作。提取后进行琼脂糖凝胶电泳,检测 RNA 质量,完整的小麦籽粒 RNA 在 18 S 和 28 S 会有两条清晰的条带。最后在紫外分光光度计上测定 260 nm/280 nm 吸光值确定 RNA 浓度和纯度。

1.2.6 cDNA 的生成 取 RNA 1 μl 按照 PrimeScriptTM RT Reagent Kit with gDNA Eraser (Perfect Real Time) 试剂盒(TaKaRa)的说明书进行操作。

1.2.7 淀粉合成关键酶基因引物的设计 利用 Primer premier 5.0 引物设计软件,根据美国国立生物技术信息中心(NCBI)公布的 *AGP-L* 、*Wx-DI*、*Sbe1D* 基因序列设计引物,由生工生物(Sangon Biotech)公司负责合成。具体引物序列如表 2。

1.2.8 荧光定量 RT-PCR 将上一步所获得的 cDNA 用 dd H_2O 稀释 10 倍,用于接下来的 qPCR 反应中。

qPCR 分析使用上海 BioRad 公司的荧光仪器 IQ 5(96 孔)和大连宝生物公司荧光试剂 SYBR Premix EX TaqII,按照说明书进行操作。具体体系配置以及扩增程序如表 3 所示。

表 2 qPCR 引物序列

Table 2 Primer pairs used for qPCR analysis

基因名称 Gene name	GenBank 登录号 Accession number	引物 Sequence	引物序列(5'-3') Sequence of primer
AGP-L	AF163319.1	Forward	GGACTACGAGGACAACCA
		Reverse	GTAGATGCCATTGGACTG
Wx-DI	AF286317.1	Forward	ATAGTTTAGGGTTGCGTGTT
		Reverse	ACAGGCGGCTATCCCAC
Sbe1D	DQ839506.1	Forward	GTCACATTCACCGCACCTA
		Reverse	TCCTCAAGCACCCAGATAA

表 3 反应体系

Table 3 Reaction system

试剂 Reagent	用量 Quantity/μl
SYBR II Green mix	9.0
上游引物 Upstream primer	0.5
下游引物 Downstream primer	0.5
cDNA	2.0
ddH_2O	8.0

在 qPCR 反应中,小麦样品的 3 个内参基因分别是甘油醛-3-磷酸脱氢酶(*w-GAPDH*, NCBI unigen Ta.66461), Heterogeneous nuclear ribonucleoprotein Q (*w-HnRNPQ*, Ta.10105) 和 Scaffold-associated regions DNA binding protein (Ta.14126)。采用 ΔΔCT 法利用 *CT* 值和扩增效率(*E* 值)计算相对丰度。

1.3　数据处理

试验数据通过 Microsoft office excel 汇总整理后,采用 DPS 15.05 进行统计分析处理。

2　结果与分析

2.1　施氮时期对淀粉及其组分含量的影响

两试验点结果均表明,施氮时期显著影响总淀粉和直链淀粉含量及直/支比,但基因型和两者的交互作用对其影响较小(表 4)。而支链淀粉含量变化较小,支链淀粉主要取决于基因型。施氮时期分别可解释总淀粉含量、直链淀粉含量和直/支比 23.9%~39.0%、37.7%~45.1%、24.3%~29.0%的变异。随着氮肥后移(T1~T3),4 个品种的单粒淀粉积累量均增加,但淀粉含量在 2 个试验点均表现出显著下降规律,总淀粉、直链淀粉含量分别显著下降 0.20~1.75 个百分点、0.10~1.85 个百分点,直/支比下降了 4.88%~10.42%。相比仁寿点,崇州点总淀粉含量、直链淀粉含量、直/支比较低。氮肥后移后,2 个试验点支链淀粉表现相反,崇州点略微下降,仁寿点略微上升,由此说明氮肥后移对支链淀粉的影响效力大小可能受环境控制。

2.2　施氮时期对淀粉糊化特性的影响

由表 5、表 6 得出,2015 年和 2016 年 2 个试验点试验结果基本一致,施氮时期对淀粉糊化特性的影响较小,相比崇州点,仁寿点各糊化特性指标数值较高。两年 2 个试验点施氮时期可解释糊化特性 0.01%~13.5%的变异,远低于基因型解释 4.21%~94.98%的变异,略低于交互作用解释的 0.50%~15.76%的变异。'CN16'和'MM51'的峰值粘度、低谷

表 4　不同追氮时期下成熟期小麦籽粒淀粉含量及其组成比例(2015 年)

Table 4　Starch content and composition ratio of wheat grain at maturity stage under different nitrogen topdressing stages in 2015

品种 Variety	处理 Treatment	崇州 Chongzhou					仁寿 Renshou				
		总淀粉 Starch content/%	直链淀粉 Amylose content/%	支链淀粉 Amylopectin content /%	AM/AP	单粒淀粉积累量 Starch accumulation per grain/mg	总淀粉 Starch content/%	直链淀粉 Amylose content/%	支链淀粉 Amylopectin content /%	AM/AP	单粒淀粉积累量 Starch accumulation per grain/mg
SM 969	T1	65.84a	18.59a	47.26a	0.39ab	32.22a	66.86a	21.35a	45.51a	0.47a	32.65a
	T2	64.70b	18.43a	46.27a	0.40a	32.07a	67.11a	21.34a	45.78a	0.47a	33.06a
	T3	64.06c	17.55b	46.51a	0.38ac	31.76a	66.17a	19.61b	46.57a	0.42b	32.87a
SM 482	T1	66.23a	19.04a	47.18a	0.40ab	30.20a	66.36a	20.80b	45.57a	0.46a	30.53b
	T2	64.58b	19.13a	45.45b	0.42a	30.45a	67.07a	21.95a	45.12a	0.49a	31.83a
	T3	63.38c	17.83b	45.54b	0.39b	30.75a	64.63b	18.56c	46.07a	0.40b	31.39a
CN 16	T1	64.49a	18.89a	45.60a	0.41a	28.60a	67.62a	22.19a	45.43a	0.49a	30.28a
	T2	63.74a	18.04ab	45.70a	0.40ab	29.91a	66.21b	21.57a	44.65a	0.48a	30.88a
	T3	63.53a	17.37b	46.16a	0.38b	29.96a	65.05b	20.40b	44.64a	0.46a	30.76a
MM 51	T1	63.71a	19.05a	44.66a	0.43a	31.40a	65.43a	21.50a	43.93a	0.49a	32.10b
	T2	63.96a	19.00a	44.97a	0.42a	31.24a	65.09a	20.57ab	44.51a	0.47ab	31.88b
	T3	62.29b	17.76b	44.53a	0.40a	31.75a	65.56a	19.86b	45.69a	0.44b	33.10a
均值 Mean value	T1	65.07a	18.89a	46.17a	0.41a	30.60a	66.57a	21.46a	45.11a	0.48a	31.39b
	T2	64.25b	18.65a	45.60a	0.41a	30.92a	66.37a	21.36a	45.01a	0.48a	31.91a
	T3	63.32c	17.63b	45.69a	0.39b	31.06a	65.35b	19.61b	45.74a	0.43b	32.03a
变异百分比 Percentage of variation	G	29.92	9.29	45.78	20.90	62.07	20.49	6.51	14.11	6.93	74.05
	T	39.00	45.08	5.86	24.29	2.37	23.92	37.65	5.90	29.04	7.44
	G×T	10.80	3.76	14.77	6.78	6.35	25.63	9.97	8.47	6.44	8.60
F 值 *F* value	G	6.56*	0.91	12.86**	2.28	25.60**	10.03**	0.86	1.74	0.80	58.37**
	T	28.95**	21.06**	2.05	8.21**	0.81	7.78**	31.47**	1.77	17.32**	8.68**
	G×T	2.67	0.59	1.72	0.77	0.73	2.78*	2.78*	0.85	1.28	3.35*

注:G 为基因型,T 为追氮时期。AM/AP 为直链淀粉含量/支链淀粉含量。同列数据后不同小写字母表示 $P<0.05$ 水平下差异显著。* 和 ** 分别表示 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平差异显著。下同。

Note: G means genotype, T means according to period. AM/AP mean amylose content/amylopectin content. Different lowercase letters following data in the same column mean significant differences at $P<0.05$ probability level. * and ** indicate significant differences ($P<0.05$) and extremely significant differences ($P<0.01$), respectively. The same below.

粘度和最终粘度在 T1、T3 之间差异显著($P<0.05$)。整体上,4 个品种在不同追氮时期下表现出相同的变化趋势,即随追肥时间的推迟,糊化特性指标基本均有所提升。特别是峰值粘度($P1$)、低谷粘度($T1$)、最终粘度(FV) 和回复值(SB),随施氮时期后移,两年 2 个试验点分别提升 3.3%~11.9%、3.8%~26.1%、3.0%~20.5% 和 1.6%~15.0%。综上可知,推迟追肥时间显著提升淀粉的糊化特性数值。

表 5 不同追氮时期下成熟期小麦籽粒淀粉糊化特性(2015 年)

Table 5 Starch pasting characteristics of mature wheat grain at different nitrogen topdressing stages in 2015

品种 Variety	处理 Treatment	崇州 Chongzhou						
		*P*1	*T*1	*BD*	*FV*	*SB*	P_t	*PT*
SM 969	T1	2040.3a	1032.3a	1008.0a	1999.0ac	966.7b	5.8a	78.0a
	T2	2121.0a	1183.7a	937.3b	2188.7a	1005.07ab	6.0a	83.1a
	T3	2187.7a	1078.3a	1109.3a	2139.7ab	1061.37a	5.8a	78.3a
SM 482	T1	2998.3a	1747.7a	1250.7a	2948.7a	1201.0a	6.1a	77.5a
	T2	3078.3a	1835.7a	1242.7a	3080.7a	1245.0a	6.2a	77.0a
	T3	3005.7a	1764.3a	1241.3a	2985.3a	1221.0a	6.1a	70.8a
CN 16	T1	2203.0ab	921.7ab	1281.3a	1712.1ab	790.3a	5.7ab	73.8a
	T2	2383.0a	1087.0a	1296.0a	1911.1a	824.0a	5.9a	69.9a
	T3	1961.0b	779.0b	1182.0a	1521.7b	742.7a	5.6b	67.0a
MM 51	T1	1118.0a	289.0a	829.0a	711.3a	422.3a	5.0a	75.3a
	T2	1227.3a	342.7a	884.7a	819.0a	476.3a	5.0a	71.8a
	T3	1164.3a	317.0a	847.3a	782.7a	465.7a	5.0a	75.4a
均值 Mean value	T1	2089.9a	997.7b	1092.3a	1842.8b	845.1a	5.7a	76.2a
	T2	2202.4a	1112.3a	1090.2a	1999.8a	887.6a	5.7a	75.5a
	T3	2079.7a	984.7b	1095.0a	1857.3b	872.7a	5.6a	72.9a
变异百分比 Percentage of variantion	G	91.30	92.26	78.65	93.84	94.24	91.61	29.26
	T	0.65	1.11	0.01	0.73	0.36	1.09	5.01
	G×T	1.29	0.73	5.70	0.61	0.66	1.64	10.87
F 值 *F* value	G	69.24**	80.88**	26.54**	101.98**	145.52**	150.65**	3.51
	T	2.10	4.32*	0.01	3.94*	1.57	2.18	1.11
	G×T	1.39	0.95	1.93	1.09	0.95	1.09	0.81
品种 Variety	处理 Treatment	仁寿 Renshou						
		*P*1	*T*1	*BD*	*FV*	*SB*	P_t	*PT*
SM 969	T1	2591.0a	1431.3a	1159.7a	2600.0a	1168.7a	6.0a	73.0a
	T2	2499.7a	1386.7a	1113.0a	2541.0a	1154.3a	6.0a	69.1a
	T3	2502.4a	1372.0a	1130.3a	2515.3a	1143.3a	5.9a	73.2a
SM 482	T1	3277.7a	1949.3a	1312.7ab	3218.0a	1252.0a	6.2a	70.3ab
	T2	3267.7a	1973.3a	1294.3b	3212.3a	1239.0a	6.2a	76.5a
	T3	3370.7a	1977.3a	1393.3a	3215.0a	1237.7a	6.2a	67.8b
CN 16	T1	2712.7ab	1300.3ab	1412.3a	2161.3ab	861.0a	6.0b	73.2a
	T2	2644.4b	1202.0b	1442.3a	2055.0b	853.0a	5.9b	74.0a
	T3	2953.1a	1459.3a	1493.7a	2374.3a	915.0a	6.1a	71.4a
MM 51	T1	1247.3a	338.3a	909.0a	798.7a	460.3a	5.0b	69.4a
	T2	1220.7a	315.7a	905.0a	769.7a	454.0a	4.9b	69.5a
	T3	1331.7a	400.0a	931.7a	905.7a	505.7a	5.1a	70.8a
均值 Mean value	T1	2457.2a	1254.8a	1198.4a	2194.5a	935.5a	5.8ab	71.5a
	T2	2408.1a	1219.4a	1188.7a	2144.5a	925.1a	5.8b	72.3a
	T3	2539.4a	1302.2a	1237.3a	2252.6a	950.4a	5.8a	70.8a
变异百分比 Percentage of variantion	G	94.30	94.98	91.03	94.73	93.43	94.91	4.21
	T	0.49	0.32	0.97	0.24	0.11	0.32	1.33
	G×T	0.50	0.61	0.95	0.45	0.26	0.75	15.76
F 值 *F* value	G	381.63**	436.30**	209.25**	259.1**	106.19**	85.37**	0.64
	T	2.29	1.83	2.02	1.45	0.59	4.61*	0.27
	G×T	0.78	1.15	0.66	0.90	0.46	3.63*	1.06

注:$P1$:峰值粘度;$T1$:低谷粘度;BD:稀懈值;FV:最终黏度;SB:回复值;P_t:峰值时间;PT:糊化温度。下同。

Note: $P1$: Peak viscosity means; $T1$: Trough viscosity means; BD: Breakdown means ; FV: Final viscosity means; SB: Setback means; P_t: Peak time means; PT: Pasting temp means. The same below.

表 6　不同追氮时期成熟期小麦籽粒淀粉糊化特性(2016 年)

Table 6　Starch pasting characteristics of wheat grain during maturity under different nitrogen topdressing stages in 2016

品种 Variety	处理 Treatment	崇州 Chongzhou						
		*P*1	*T*1	*BD*	*FV*	*SB*	P_t	*PT*
SM 969	T1	2602.0a	1223.0a	1379.0a	2451.0a	1228.0a	5.9a	83.7 ab
	T2	2589.0a	1243.0a	1346.0a	2526.0a	1283.0a	5.9a	78.9 b
	T3	2607.0a	1344.7a	1262.3b	2626.0a	1281.3a	6.0a	85.1a
SM 482	T1	2460.0b	1201.0b	1259.0ab	2308.7b	1107.7b	5.9a	83.8a
	T2	2772.3a	1473.0a	1299.3a	2730.3a	1257.3a	6.1a	83.7a
	T3	2709.0a	1477.7a	1231.3b	2724.0a	1246.3a	6.0a	84.7a
CN 16	T1	2243.3b	930.3b	1313.0a	1826.7b	896.3b	5.9a	83.2a
	T2	2510.0a	1117.7a	1392.3a	2116.7a	999.0a	6.0a	84.4a
	T3	2441.7ab	1097.3ab	1344.3a	2078.7a	981.3ab	6.0a	84.7a
MM 51	T1	1575.0b	478.7b	1096.3b	1153.3b	674.7b	5.3b	73.4b
	T2	2064.0a	808.0a	1256.0a	1717.0a	909.0a	5.5a	73.2b
	T3	2121.0a	915.7a	1205.3a	1898.3a	982.7a	5.6a	81.3a
均值 Mean value	T1	2220.1b	958.3b	1261.8b	1934.9b	976.7b	5.7b	81.0ab
	T2	2483.8a	1160.4a	1323.4a	2272.5a	1112.1a	6.0a	80.0b
	T3	2469.7a	1208.8a	1260.8b	2331.8a	1122.9a	5.9a	83.9a
变异百分比 Percentage of variance explained	G	66.50	70.40	47.60	72.70	76.00	75.50	43.40
	T	11.80	13.50	9.90	13.30	11.80	8.60	10.70
	G×T	6.50	4.00	15.30	4.20	4.60	4.20	10.60
F 值 *F* value	G	33.40**	93.20**	6.90*	74.00**	55.50**	185.30**	9.60*
	T	15.80**	20.70**	6.80**	27.40**	31.70**	9.40**	3.60
	G×T	2.90*	2.10	3.50*	2.90*	4.10*	1.50	1.20
品种 Variety	处理 Treatment	仁寿 Renshou						
		*P*1	*T*1	*BD*	*FV*	*SB*	P_t	*PT*
SM 969	T1	2154.3a	967.7a	1186.7a	2006.7a	1039.0a	5.7a	82.6a
	T2	2292.7a	1084.7a	1208.0a	2175.7a	1091.0a	5.8a	82.4a
	T3	2307.0a	1127.0a	1180.0a	2233.7a	1106.7a	5.8a	83.5a
SM 482	T1	2680.3a	1364.0b	1316.3a	2562.0b	1198.0a	5.9b	82.9a
	T2	2896.3a	1617.0a	1279.3a	2827.3a	1210.3a	6.1a	83.2a
	T3	2823.0a	1571.3 a	1251.7a	2772.3ab	1201.0a	6.1a	83.5a
CN 16	T1	2445.3ab	1083.7a	1361.7b	2004.3a	920.7ab	6.0a	83.8a
	T2	2324.0b	995.7a	1328.3b	1885.7a	890.0b	5.9a	82.7a
	T3	2664.3a	1142.7a	1521.7a	2181.7a	1039.0a	5.8a	84.3a
MM 51	T1	1681.7a	571.0a	1110.7a	1279.3a	708.3 b	5.3a	75.4ba
	T2	1707.7a	609.3a	1098.3a	1361.0a	751.7ab	5.3a	71.1c
	T3	1827.7a	711.3a	1116.3a	1544.7a	833.3a	5.4a	80.2a
均值 Mean value	T1	2240.4b	996.6b	1243.8a	1963.1b	966.5b	5.7a	81.2ab
	T2	2305.2ab	1076.7ab	1228.5a	2062.4ab	985.8ab	5.8a	79.8b
	T3	2405.5a	1138.1a	1267.4a	2183.1a	1045.0a	5.8a	82.9a
变异百分比 Percentage of variance explained	G	75.40	76.20	63.50	77.10	76.00	83.50	60.40
	T	2.30	2.60	1.40	2.80	3.20	1.30	8.30
	G×T	2.30	2.00	9.20	1.50	2.30	5.30	11.50
F 值 *F* value	G	13.90**	14.40**	19.70**	15.80**	19.20**	44.70**	18.50**
	T	3.20	4.00*	0.60	4.50*	4.20*	1.90	7.00**
	G×T	1.00	1.00	1.30	0.80	1.00	2.40	3.20*

2.3　糊化特性与淀粉含量及其组成比例间的相关分析

由表 7 得出,总淀粉、支链淀粉基本与糊化特性呈较强的正相关关系,直链淀粉和直/支比与糊化指标大多呈负相关关系,但直链淀粉和直/支比与 *PT* 在两生态点均呈较强的正相关关系。*FV*、*SB*、P_t 与支链淀粉的相关系数较大,其中支链淀粉与 *SB* 的相关性在 2 个试验点均达显著水平。淀粉相关指标中,支链淀粉与糊化指标的相关性最大。

2.4　施氮时期对淀粉合成关键酶活性的影响

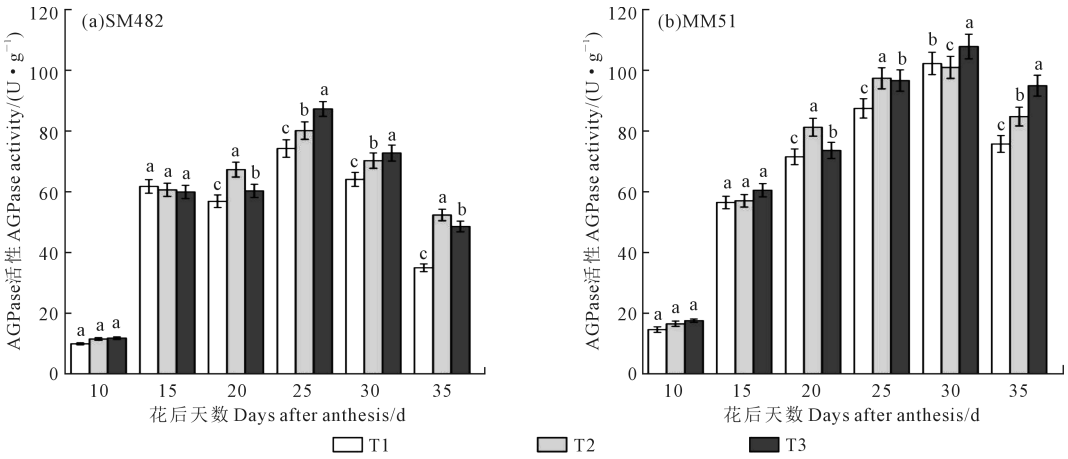
通过对崇州点 2016 年淀粉合成关键酶活性的测定(图 2~图 4)发现,AGPase、SSS 以及 GBSS 活性在灌浆期总体上呈先上升后下降的单峰曲线,在花后 25 d 或 30 d 达到峰值。'SM482' 和 'MM51' 追

肥后移 AGPase、SSS、GBSS 活性在花后 15 d 内无显著差异,在灌浆中后期(花后 25 d 后)酶活性的提高幅度更大,差异更明显。但‘SM482’和‘MM51’的 SSS、GBSS 活性随施氮后移的响应略有差异。施氮后移,蜀麦 482 的 SSS 酶活性灌浆中后期(花后 25 d)基本表现为 T3> T2>T1,‘MM51’的 SSS 活性在灌浆中前期(花后 20 d)受到抑制,表现为 T1>T2、T3,灌浆后期(花后 35 d)为 T3>T2>T1。两品种 GBSS 活性在 T2 处理下灌浆中期(花后 25 d)即显著大于 T1,在 T3 处理下灌浆后期(花后 35 d)显著大于 T1。‘SM482’在氮肥后移后,相比‘MM51’的 GBSS 酶活性提高的幅度更大。

表 7 淀粉含量与糊化参数相关性分析(2015 年)

Table 7 Correlation analysis of starch content and viscosity characteristics (harvest in 2015)

试验点 Trial site	指标 Index	*P*1	*T*1	*BD*	*FV*	*SB*	P_t	*PT*
崇州 Chongzhou	总淀粉 Starch content	0.47	0.50	0.28	0.52	0.54	0.53	0.48
	直链淀粉 Amylose content	0.04	0.09	−0.09	0.05	−0.01	−0.03	0.34
	支链淀粉 Amylopectin content	0.53	0.53	0.40	0.58*	0.65*	0.66*	0.33
	AM/AP	−0.21	−0.18	−0.26	−0.22	−0.31	−0.34	0.13
仁寿 Renshou	总淀粉 Starch content	0.29	0.30	0.18	0.33	0.38	0.40	0.59*
	直链淀粉 Amylose content	−0.03	−0.06	0.08	−0.07	−0.08	0.04	0.53
	支链淀粉 Amylopectin content	0.41	0.49	0.13	0.54	0.62*	0.47	0.00
	AM/AP	−0.16	−0.21	0.00	−0.23	−0.26	−0.12	0.43



注:误差线表示 3 次重复的标准误,其上所标不同字母表示同一天处理间差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Error bars represent standard errors of three replicates. Different letters above error bars indicate significant differences among treatments (P<0.05). The same as blew.

图 2 花后籽粒 AGPase 活性变化

Fig.2 Changes of AGPase activity in grains after anthesis

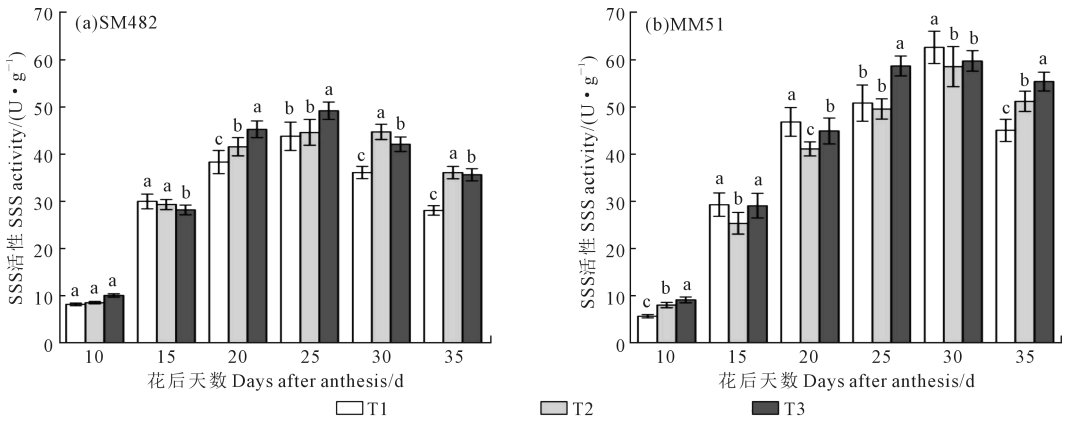


图 3 花后籽粒 SSS 活性变化

Fig.3 Changes of SSS activity in grains after anthesis

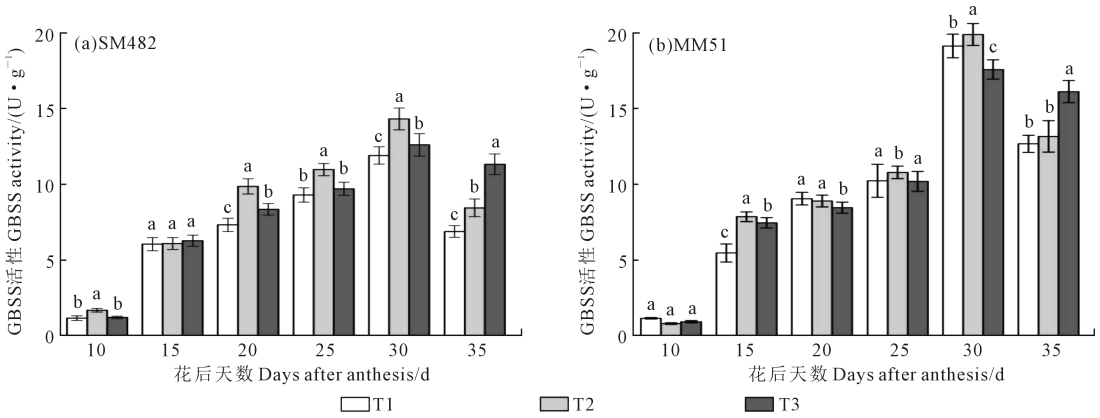


图 4　花后籽粒 GBSS 活性变化

Fig.4　Changes of GBSS activity in grains after anthesis

2.5　施氮时期对淀粉合成关键酶基因表达量的影响

通过对崇州点‘SM482’进行 RNA-seq(T1 vs T3)分析发现了 *AGP-L*、*Sbe1D* 和 *Wx-DI* 这 3 个分别负责编码 AGPase、SSS 和 GBSS 的 DEGs,随即进行了 qRT-PCR 验证(图 5)。结果表明,*AGP-L* 和 *Wx-DI* 表达量在花后 20 d 最高, *AGP-L* 在 T3 处理下整个灌浆期均受到抑制。*Wx-DI* 在 T3 处理下花后 10~20 d 表达量上升,花后 15 d 显著上调了 0.66 倍;花后 20~35 d 表达量受到抑制,花后 25、30、35 d 分别显著下调 0.18 倍、0.15 倍、0.32 倍。*Sbe1D* 的表达量在花后 25 d 达到最大,25~35 d 表达量受到抑制,花后 30、35 d 显著下调了 0.19 倍和 0.22 倍。

3　讨　论

3.1　直/支比下降是造成氮肥后移糊化特性变化的主要原因

面条加工品质和食用品质与小麦淀粉的糊化特性有很大联系。研究发现小麦淀粉的糊化温度、峰值粘度和崩解值越大,面条的质量越好[17-18],淀粉峰值粘度和面条硬度呈负相关关系[19],淀粉的回复值与面条的硬度呈正相关关系[20]。同时,糊化特性又与淀粉含量及其组成高度相关,高崩解值和低回复值表明直链淀粉含量偏低,高峰值粘度表明支链淀粉含量和直/支比较高[21-22]。研究发现,直链淀粉含量较低的品种在面条软度、黏性、光滑性、口感和综合评分等品质参数上有较好的表现;支链淀粉的含量与面条评分的各项指标和总分成正相关关系[23]。所以淀粉组成及糊化特性是评价面粉是否适宜制作面条的重要参考标准[24-26]。

目前,氮肥后移对淀粉组成及糊化特性的影响尚无定论。郭天财等[13]、赵庆玲等[27]认为随施氮时

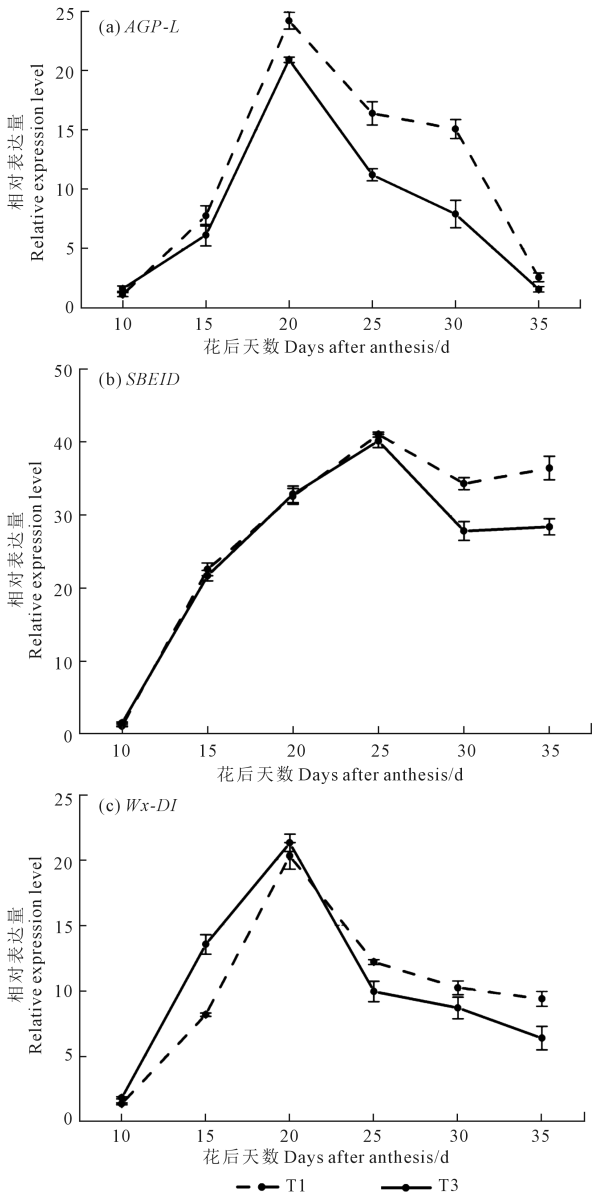


图 5　*AGP-L*、*BE1D*、*Wx-DI* 基因的相对表达量

Fig.5　Relative expression of *AGP-L*、*BE1D*、*Wx-DI* gene in developing grain

期的后移,中强筋小麦籽粒直链淀粉含量下降,总淀粉和支链淀粉含量均为拔节期追氮处理最高。胡宏、吴进东等[28-29]认为弱筋小麦在高氮和低氮处理下,随氮肥后移总淀粉和支链淀粉含量均增加,但直链淀粉含量在高氮处理下呈下降趋势。但陆增根等[30]认为增加后期的施氮比例可显著提高直链淀粉的含量以及直/支比。郭天财等[13]认为在拔节期追氮时小麦籽粒的支链淀粉、总淀粉含量最高,淀粉糊化特性最优。但也有研究发现增加后期施氮比例使支链淀粉的含量呈降低趋势[22]。阎俊、张学林等[31-32]发现,追施拔节肥有利于提高强筋、中筋、弱筋小麦的糊化特性,尤其是提高了峰值粘度、最终粘度和稀懈值,从而提高了淀粉的糊化特性、改良了面条的品质。本试验结果表明随追肥时期推迟,总淀粉含量、直链淀粉含量和直/支比下降,淀粉糊化特性提升,尤其是峰值黏度、低谷黏度、最终黏度和回复值显著上升。由此可见,追肥时期推迟有利于改善淀粉糊化特性,与张学林和阎俊等[31-32]结论相符,淀粉组分的变化同郭天财[13]和胡宏[28]等人的部分结论相符。前人的研究认为,直链淀粉含量与峰值粘度、稀懈值等参数呈显著负相关关系[33-34],这与本文的结论基本吻合。本研究中峰值黏度、低谷黏度、最终黏度和回复值与直链淀粉以及直/支比呈负相关,与支链淀粉呈显著正相关关系。由此推测,追氮时期后移糊化特性提升是直链淀粉含量和直/支比下降的结果,从而有利于中、弱筋小麦蒸煮品质的提升[35]。同时,弱筋既要求淀粉含量较高,又要求蛋白含量较低,但追肥后移会显著提高籽粒蛋白含量,所以弱筋小麦追肥不宜太迟。

张铭等[36]研究发现提高土壤肥力可以降低直/支比,由表 1 可知仁寿的土壤肥力低于崇州,这是崇州点各处理小麦直/支比低于仁寿的部分原因。同时张学林等[37]研究了不同生态点不同筋型对淀粉糊化特性的影响,发现日照较多有利于糊化特性的提高,而降雨过多则作用相反;渍水条件下,支链淀粉含量显著下降[38]。由图 1 可以看出,仁寿的降雨量低于崇州,这可能是崇州点和仁寿点 2015 年淀粉糊化特性高于 2016 年,以及仁寿点糊化特性高于崇州点的部分原因。两年两试验点间淀粉糊化特性的结果不完全一致,说明环境的差异对糊化特性及淀粉组分均有较大影响,并且氮肥后移对淀粉合成的影响效力大小受如温度、土壤肥力和水分等环境影响[39]。

3.2 灌浆中后期关键淀粉酶合成相关基因的表达可直接响应氮肥后移对淀粉的调控

研究认为[40-42] AGPase 可以催化 ADPG 的生成,从而控制淀粉的合成与积累,SSS 和 SBE 基因在支链淀粉的生物合成中起着不可或缺的作用,当它们发生突变,相关酶的活性和支链淀粉的含量会相应降低,胚乳中直链淀粉的含量直接由 *GBSSI* 基因的转录水平决定,而直链淀粉的生物合成受 *GBSSII* 基因控制[43-44]。灌浆期小麦籽粒淀粉的合成与 AGPase、SSS、GBSS 以及 SEB 的活性成正相关关系,影响着淀粉的积累动态[45-47]。淀粉合成通路中 *AGP-L*、*Sbe1D*、*Wx-DI* 基因分别负责编码 AGPase、SSS、GBSS,任何一个编码淀粉酶的基因亚型的变化都可能导致淀粉特性发生变化[48-50]。谭彩霞等[50]认为这 3 个基因的相对表达量在灌浆期峰值与相对应的酶活性值呈现极显著正相关关系。

目前,有关氮素对淀粉合成关键酶基因表达量的研究多集中在施氮量上[51],而对氮肥后移的研究较少[48],对淀粉合成关键酶基因表达量、淀粉合成关键酶及总淀粉、直链淀粉、支链淀粉的影响尚无定论。谭彩霞等[50]认为在小麦籽粒灌浆后期适当增加追施氮肥比例可以提高淀粉合成关键酶基因表达量,直、支链及总淀粉积累量均呈现上升趋势。本文中灌浆期淀粉合成相关基因峰值表达时期与 Morell、Ran 等[52-53]的研究结果一致,*AGP-L* 和 *Wx-DI* 基因在灌浆中期高效表达,*Sbe1D* 在中后期高效表达,花后 20 d 达到最大表达水平。同时,氮肥后移后,籽粒灌浆中后期 AGPase、SSS、GBSS 的活性显著提高,与底肥一次施用处理差异更明显,这与谭彩霞等[50]的研究结果基本吻合。但基因表达量除了 *Wx-DI* 在中前期表达量明显提高外,中后期淀粉合成相关基因都受到抑制,与酶活性的趋势相反。这可能与 AGPase、SSS、GBSS 均由多个亚基控制有关[54]。与此同时,总淀粉、直链淀粉含量和直/支比下降,这与中后期淀粉合成相关基因的表达量变化趋势一致。此外,氮肥后移后 AGPase 酶活性变化趋势与总淀粉含量变化不一致,可能是氮肥后移延缓了叶片衰老,同时增强籽粒中蛋白质的合成与积累,提高千粒重,淀粉积累总量增加,但籽粒淀粉的含量相对降低[14,55]。因此,推测灌浆中后期关键淀粉合成相关基因的表达可直接响应氮肥后移对成熟籽粒淀粉积累量的调控,而酶活性的变化则比较滞后。

4 结 论

随施氮后移,*AGP-L*、*Sbe1D* 和 *Wx-DI* 基因表达量在小麦灌浆中后期受到抑制,总淀粉含量、直链

淀粉含量和直/支比下降,淀粉糊化特性有显著变化,均有利于中、弱筋小麦蒸煮品质的提升。小麦淀粉品质是地点、品种共同作用的结果,应根据不同品种、地点和最终用途采取适宜追肥方式调节小麦淀粉品质。综合来看,四川盆地弱筋品种追肥不宜太迟,适宜底肥一次性施用或者拔节前追肥;中筋品种可考虑追施拔节肥或孕穗肥。

参 考 文 献:

[1] 何中虎, 林作楫, 王龙俊, 等. 中国小麦品质区划的研究[J]. 中国农业科学, 2002, 35(4): 359-364.
HE Z H, LIN Z J, WANG L J, et al. Classification on Chinese wheat regions based on quality[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2002, 35(4): 359-364.

[2] 卢布, 丁斌, 吕修涛, 等. 中国小麦优势区域布局规划研究[J]. 中国农业资源与区划, 2010, 31(2): 6-12, 16.
LU B, DING B, LV X T, et al. Arrangement planning of Chinese wheat ascendant regions[J]. Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning, 2010, 31(2): 6-12, 16.

[3] 乔媛媛, 郑亭, 郭祯儒, 等. 四川省2001-2014年审定小麦品种加工品质参数变化规律[J]. 四川农业大学学报, 2016, 34(3): 282-288, 297.
QIAO Y Y, ZHENG T, GUO Z R, et al.Variations of parameters of wheat processing quality of cultivars released from 2001-2014 in Sichuan Province[J]. Journal of Sichuan Agricultural University, 2016, 34(3): 282-288, 297.

[4] 席吉龙, 李永山, 王珂, 等. 氮肥对麦-玉轮作体系产量和氮肥效率的影响[J]. 中国土壤与肥料, 2019,(1): 10-15.
XI J L, LI Y S, WANG K, et al. Effect of nitrogen fertilizer on yield and nitrogen use efficiency in winter wheat-summer maize rotation system[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2019,(1): 10-15.

[5] 邓丽娟, 焦小强. 氮管理对冬小麦产量和品质影响的整合分析[J]. 中国农业科学, 2021, 54(11): 2355-2365.
DENG L J, JIAO X Q. A meta-analysis of effects of nitrogen management on winter wheat yield and quality[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2021, 54(11): 2355-2365.

[6] 唐继伟, 孙文彦, 田昌玉, 等. 不同氮肥类型和用量对小麦产量和加工品质的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2021, 27(4): 728-740.
TANG J W, SUN W Y, TIAN C Y, et al. Effects of different nitrogen sources and rates on the yield and processing quality of winter wheat[J].Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2021, 27(4): 728-740.

[7] 李升东, 王法宏, 司纪升, 等. 氮肥管理对小麦产量和氮肥利用效率的影响[J]. 核农学报, 2012, 26(2): 403-407.
LI S D, WANG F H, SI J S, et al. Effects of nitrogen application patterns on yields of winter wheat and nitrogen use efficiency[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2012, 26(2): 403-407.

[8] 吴晓丽, 李朝苏, 汤永禄, 等. 氮肥运筹对小麦产量、氮素利用效率和光能利用率的影响[J]. 应用生态学报, 2017, 28(6): 1889-1898.
WU X L, LI C S, TANG Y L, et al. Effect of nitrogen management modes on grain yield, nitrogen use efficiency and light use efficiency of wheat[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(6): 1889-1898.

[9] SHEVKANI K, SINGH N, BAJAJ R. Wheat starch production, structure, functionality and applications—a review[J]. International Journal of Food Science & Technology, 2017, 52(1): 38-58.

[10] HUANG T T, ZHOU D N, JIN Z Y, et al. Effect of repeated heat-moisture treatments on digestibility, physicochemical and structural properties of sweet potato starch[J]. Food Hydrocolloids, 2016, 54, Part A: 202-210.

[11] 齐琳娟, 胡学旭, 周桂英, 等. 2004-2011年中国主产省小麦蛋白质品质分析[J]. 中国农业科学, 2012, 45(20): 4242-4251.
QI L J, HU X X, ZHOU G Y, et al. Analysis of wheat protein quality in main wheat producing areas of China from 2004 to 2011[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(20): 4242-4251.

[12] 盛婧, 胡宏, 郭文善, 等. 施氮模式对皖麦38淀粉形成与产量的效应[J]. 作物学报, 2004, 30(5): 507-511.
SHENG J, HU H, GUO W S, et al. Effects of nitrogen application pattern on starch formation and grain yield in strong gluten wheat-Wanmai 38[J]. Acta Agronomica Sinica, 2004, 30(5): 507-511.

[13] 郭天财, 岳艳军, 马冬云, 等. 追氮时期对冬小麦籽粒灌浆及淀粉特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2007, 27(5): 836-840.
GUO T C, YUE Y J, MA D Y, et al. Effect of nitrogen fertilizer application at different growth stages on grain filling and starch properties in winter wheat[J]. Journal of Triticeae Crops, 2007, 27(5): 836-840.

[14] 李春燕, 封超年, 张影, 等. 氮肥基追比对弱筋小麦宁麦9号籽粒淀粉合成及相关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2005, 38(6): 1120-1125.
LI C Y, FENG C N, ZHANG Y, et al. Effects of the ratio between basal N and top dressing N on grain starch formation in weak gluten wheat variety Ningmai 9 and its enzymes activities[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005, 38(6): 1120-1125.

[15] 程方民, 蒋德安, 吴平, 等. 早籼稻籽粒灌浆过程中淀粉合成酶的变化及温度效应特征[J]. 作物学报, 2001, 27(2): 201-206.
CHENG F M, JIANG D A, WU P, et al. The dynamic change of starch synthesis enzymes during the grain filling stage and effects of temperature upon it[J]. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(2): 201-206.

[16] 梁建生, 曹显祖, 徐生, 等. 水稻籽粒库强与其淀粉积累之间关系的研究[J]. 作物学报, 1994, 20(6): 685-691.
LIANG J S, CAO X Z, XU S, et al. Studies on the relationship between the grain sink strength and it's starch accumulation in rice (*O. sativa*)[J]. Acta Agronomica Sinica, 1994, 20(6): 685-691.

[17] 宋建民, 刘建军, 刘爱峰, 等. 济麦19面团流变学和淀粉特性与面条品质分析[J]. 麦类作物学报, 2004, 24(1): 15-17.
SONG J M, LIU J J, LIU A F, et al. Relationship between dough rheological and starch properties of Jimai19 and its noodle quality[J]. Journal of Triticeae Crops, 2004, 24(1): 15-17.

[18] ZI Y, SHEN H, DAI S, et al. Comparison of starch physicochemical properties of wheat cultivars differing in bread- and noodle-making quality[J]. Food Hydrocolloids, 2019, 93: 78-86.

[19] BAIK B K, LEE M R. Effects of starch amylose content of wheat on textural properties of white salted noodles[J]. Cereal Chemistry, 2003, 80(3): 304-309.

[20] YUN S H, REMA G, QUAIL K. Instrumental assessments of Japanese white salted noodle quality[J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 1997, 74(1): 81-88.

[21] 张业伦, 孟雅宁, 李杏普, 等. 籽粒品质和淀粉组分对面粉糊化特性的影响[J]. 华北农学报, 2016, 31(增刊1): 317-322.
ZHANG Y L, MENG Y N, LI X P, et al.Effects of grain quality and starch components on flour paste properties[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2016, 31(S1): 317-322.

[22] 杨月月，王晓曦，马森. 小麦淀粉性质及其对面制品影响的研究进展[J]. 粮食与油脂，2018，31(12)：19-21.
YANG Y Y，WANG X X，MA S. Study on properties of wheat starch and effects on flour products[J]. Cereals & Oils，2018，31(12)：19-21.

[23] 宋健民，刘爱峰，李豪圣，等. 小麦籽粒淀粉理化特性与面条品质关系研究[J]. 中国农业科学，2008，41(1)：272-279.
SONG J M，LIU A F，LI H S，et al.Effect of nitrogen and sulfur fertilizer on granule size distribution，composition and pasting properties of wheat starch[J]. Scientia Agricultura Sinica，2008，41(1)：272-279.

[24] LI W H，SHAN Y L，XIAO X L，et al. Effect of nitrogen andsulfur fertilization on accumulation characteristics and physicochemical properties of A- and B-wheat starch[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2013，61(10)：2418-2425.

[25] WICKRAMASINGHE H A M，TAKIGAWA S，MATSUURA-ENDO C，et al. Comparative analysis of starch properties of different root and tuber crops of Sri Lanka[J]. Food Chemistry，2009，112(1)：98-103.

[26] 单玉琳，张国权，罗勤贵，等. 小麦淀粉的粒度分布、组分及糊化特性对氮硫肥的响应[J]. 麦类作物学报，2012，32(1)：60-67.
SHAN Y L，ZHANG G Q，LUO Q G，et al. Effect of nitrogen andsulfur fertilizer on granule size distribution，composition and pasting properties of wheat starch[J]. Journal of Triticeae Crops，2012，32(1)：60-67.

[27] 赵庆玲，林文，任爱霞，等. 春季追肥对冬小麦群体构建和籽粒灌浆进程的影响[J]. 作物杂志，2021，(3)：99-105.
ZHAO Q L，LIN W，REN A X，et al. Effects of topdressing in spring on population construction and grain filling process of winter wheat[J]. Crops，2021，(3)：99-105.

[28] 胡宏，盛婧，郭文善，等. 氮素对弱筋小麦宁麦9号淀粉形成的调节效应[J]. 麦类作物学报，2004，24(2)：92-96.
HU H，SHENG J，GUO W S，et al. Effects of nitrogen on starch formation in weak gluten wheatNingmai 9[J]. Journal of Triticeae Crops，2004，24(2)：92-96.

[29] 吴进东，丁广礼，朱旺生，等. 氮肥后移与花后叶面喷施6-BA对冬小麦产量和品质的影响[J]. 核农学报，2014，28(2)：343-349.
WU J D，DING G L，ZHU W S，et al. Effects of postponing nitrogen application and spraying foliar 6-BA after an thesis on grain yield and quality of winter wheat[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences，2014，28(2)：343-349.

[30] 陆增根，戴廷波，姜东，等. 不同施氮水平和基追比对弱筋小麦籽粒产量和品质的影响[J]. 麦类作物学报，2006，26(6)：75-80.
LU Z G，DAI T B，JIANG D，et al. Effects of different nitrogen rates and dressing ratios on grain yield and quality in weak-gluten wheat[J]. Journal of Triticeae Crops，2006，26(6)：75-80.

[31] 阎俊，张勇，何中虎. 小麦品种糊化特性研究[J]. 中国农业科学，2001，34(1)：9-13.
YAN J，ZHANG Y，HE Z H. Investigation on paste property of Chinese wheat[J]. Scientia Agricultura Sinica，2001，34(1)：9-13.

[32] 张学林，郭天财，朱云集，等. 追氮时期对两种筋型小麦淀粉糊化特性的影响[J]. 华北农学报，2005，20(3)：79-82.
ZHANG X L，GUO T C，ZHU Y J，et al. Effects of nitrogen topdressing stage on starch paste characters of two kinds of gluten wheat[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica，2005，20(3)：79-82.

[33] 姚大年，李保云，朱金宝，等. 小麦品种主要淀粉性状及面条品质预测指标的研究[J]. 中国农业科学，1999，32(6)：84-88.
YAO D N，LI B Y，ZHU J B，et al. Study on main starch properties and predictive indexes of noodle quality in common wheat (*Triticum aestivum*)[J]. Scientia Agricultura Sinica，1999，32(6)：84-88.

[34] 张勇，何中虎. 我国春播小麦淀粉糊化特性研究[J]. 中国农业科学，2002，35(5)：471-475.
ZHANG Y，HE Z H. Investigation on paste property of spring-sown Chinese wheat[J]. Scientia Agricultura Sinica，2002，35(5)：471-475.

[35] 罗勤贵. 弱筋小麦品质与酥性饼干质量关系研究[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2008.
LUO Q G.Relationship between quality properties of soft gluten wheat and biscuit quality[D]. Yangling：Northwest A&F University，2008.

[36] 张铭，蒋达，缪瑞林，等. 土壤肥力与施氮量对小麦籽粒品质的影响[J]. 麦类作物学报，2009，29(6)：1065-1071.
ZHANG M，JIANG D，MIAO R L，et al. Effect of differentsoil fertility levels and nitrogen application rate on wheat quality[J]. Journal of Triticeae Crops，2009，29(6)：1065-1071.

[37] 张学林，郭天财，朱云集，等. 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[J]. 生态学报，2004，24(9)：2050-2055.
ZHANG X L，GUO T C，ZHU Y J，et al. Environmental effects of different latitudes on starch paste property of three types of gluten wheat in He´nan Province[J]. Acta Ecologica Sinica，2004，24(9)：2050-2055.

[38] 高传东. 氮肥施用对小麦产量和品质的影响[D]. 北京：中国农业科学院，2011.
GAO C D. Effects of nitrogen fertilizer on wheat yield and quality[D]. Beijing：Chinese Academy of Agricultural Sciences，2011.

[39] THITISAKSAKUL M，JIMÉNEZ R C，ARIAS M C，et al. Effects of environmental factors on cereal starch biosynthesis and composition[J]. Journal of Cereal Science，2012，56(1)：67-80.

[40] 谭彩霞，郭静，陈静，等. 小麦籽粒淀粉合成酶基因表达与酶活性特征的研究[J]. 麦类作物学报，2009，29(1)：24-30.
TAN C X，GUO J，CHEN J，et al. Study on gene expression involved in starch synthesis and activities of enzymes in wheat grain[J]. Journal of Triticeae Crops，2009，29(1)：24-30.

[41] V P，TYAGI A. Correlation between expression and activity of ADP glucose pyrophosphorylase and starch synthase and their role in starch accumulation during grain filling under drought stress in rice[J]. Plant Physiology and Biochemistry，2020，157：239-243.

[42] CHEN G X，ZHU J T，ZHOU J W，et al. Dynamic development of starch granules and the regulation of starch biosynthesis in *Brachypodium distachyon*：comparison with common wheat and *Aegilops peregrina*[J]. BMC Plant Biology，2014，14：198.

[43] 银永安，李卫华，齐军仓，等. 禾本科作物籽粒淀粉化学组分及生物合成研究进展[J]. 作物研究，2012，26(5)：596-601.
YIN Y A，LI W H，QI J C，et al. Research progress on chemical composition and biosynthesis of starch in grain of cereal crops[J]. Crop Research，2012，26(5)：596-601.

[44] 曹颖妮. 小麦籽粒灌浆期淀粉合成酶学机制及基因表达模式的研究[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2012.
CAO Y N. Effect of the activities of key enzymes involved in starch biosynthesis and expression profiles of genes which encoded starch synthase in developing wheat grain[D]. Yangling：Northwest A&F University，2012.

[45] 王文静，高桂立，罗毅，等. 三个不同品质类型冬小麦品种籽粒淀粉积累动态及其有关酶的活性变化[J]. 作物学报，2005，31(10)：1305-1309.

WANG W J, GAO G L, LUO Y, et al. Dynamic changes of starch accumulation and enzymes relating to starch synthesis in the grain of three winter wheat cultivars with different quality types[J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(10): 1305-1309.

[46] 李建敏, 王振林, 高荣岐, 等. 强、弱筋小麦籽粒形成期蔗糖、淀粉合成相关酶活性及其与氮代谢的关系[J]. 作物学报, 2008, 34(6): 1019-1026.
LI J M, WANG Z L, GAO R Q, et al. Activities of enzymes involved in sucrose and starch synthesis during grain filling and the relation to nitrogen metabolism in strong-andweak-gluten wheat cultivars[J]. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34(6): 1019-1026.

[47] 闫素辉, 王振林, 戴忠民, 等. 两个直链淀粉含量不同的小麦品种籽粒淀粉合成酶活性与淀粉积累特征的比较[J]. 作物学报, 2007, 33(1): 84-89.
YAN S H, WANG Z L, DAI Z M, et al. Activities of enzymes involved in starch synthesis and accumulation in grains of two wheat cultivars with a different amylose content[J]. Acta Agronomica Sinica, 2007, 33(1): 84-89.

[48] KEELING P L, MYERS A M. Biochemistry and genetics of starch synthesis[J]. Annual Review of Food Science and Technology, 2010, 1: 271-303.

[49] FAN X Y, GUN M, LI R D, et al. Allelic variations in the soluble starch synthase Ⅱ gene family result in changes of grain quality and starch properties in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. The Journal of Agricultural Science, 2017, 155(1): 129-140.

[50] 谭彩霞, 封超年, 郭文善, 等. 氮肥运筹对专用小麦籽粒淀粉合成酶基因表达及淀粉合成的影响[J]. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 2016, 37(2): 63-69.
TAN C X, FENG C N, GUO W S, et al. Changes in expression levels of starch synthase genes and starch synthesis as affected by nitrogen applications among different gluten types of wheat varieties[J]. Journal of Yangzhou University (Agricultural and Life Science Edition), 2016, 37(2): 63-69.

[51] WAN C X, GAO L C, WANG J L, et al. Proteomics characterization nitrogen fertilizer promotes the starch synthesis and metabolism and amino acid biosynthesis in common buckwheat[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2021, 192: 342-349.

[52] MORELL M K, BLENNOW A, KOSAR-HASHEMI B, et al. Differential expression and properties of starch branching enzyme isoforms in developing wheat endosperm[J]. Plant Physiology, 1997, 113(1): 201-208.

[53] RAN L P, YU X R, LI Y Q, et al. Analysis of development, accumulation and structural characteristics of starch granule in wheat grain under nitrogen application[J]. International Journal of Biological Macromolecules, 2020, 164: 3739-3750.

[54] DHAKA A, MUTHAMILARASAN M, PRASAD M. A comprehensive study on core enzymes involved in starch metabolism in the model nutricereal, foxtail millet (*Setaria italica* L.)[J]. Journal of Cereal Science, 2021, 97: 103153.

[55] 李友军, 付国占, 史国安, 等. 前氮后移施肥对冬小麦旗叶活性氧代谢和子粒产量的影响[J]. 河南农业大学学报, 1997,(3): 22-26.
LI Y J, FU G Z, SHI G A, et al.Effect of N application method of N application amount being reduced at early growth stage and increased at jointing stage on metabolism of active oxygen and grain yield of wheat[J]. Journal of Henan Agricultural University, 1997,(3): 22-26.

(上接第 137 页)

[25] HUANG B F, XIN J L, DAI H W, et al. Root morphological responses of three hot pepper cultivars to Cd exposure and their correlations with Cd accumulation[J]. Environmental Science and Pollution Research International, 2015, 22(2): 1151-1159.

[26] 吴宇, 蔡洪梅, 许波, 等. 不同季秸秆全量还田对小麦根系分泌物的影响[J]. 中国生态农业学报:中英文, 2022, 30(12): 1938-1948.
WU Y, CAI H M, XU B, et al. Effects of all straw return on root secretions of wheat in different seasons[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture (Chinese and English), 2022, 30(12): 1938-1948.

[27] 吴鹏, 吕剑, 郁继华, 等. 褪黑素对盐碱复合胁迫下黄瓜幼苗光合特性和渗透调节物质含量的影响[J]. 应用生态学报, 2022, 33(7): 1901-1910.
WU P, LV J, YU J H, et al. Effects of melatonin on photosynthetic properties and osmoregulatory substance contents of cucumber seedlings under salt-alkali stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(7): 1901-1910.

[28] XIN J P, MA S S, ZHAO C, et al. Cadmium phytotoxicity, related physiological changes in *Pontederia cordata*: antioxidative, osmoregulatory substances, phytochelatins, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence[J]. Environmental Science and Pollution Research, 2020, 27(33): 41596-41608.

[29] REN J H, YE J, YIN LN, et al. Exogenous melatonin improves salt tolerance by mitigating osmotic, ion, and oxidative stresses in maize seedlings[J]. Agronomy, 2020, 10(5): 663.

[30] 柯贞进, 尹美强, 温银元, 等. 干旱胁迫下聚丙烯酰胺浸种对谷子种子萌发及幼苗期抗旱性的影响[J]. 核农学报, 2015, 29(3): 563-570.
KE Z J, YIN M Q, WEN Y Y, et al. Effects of polyacrylamideseed soaking on seed germination and drought resistance of millet (*Setaria italica*) seedlings under drought stress[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2015, 29(3): 563-570.

[31] 李洋, 石柯, 朱长伟, 等. 不同轮作模式对黄淮平原潮土区土壤养分及作物产量的影响[J]. 水土保持学报, 2022, 36(2): 312-321.
LI Y, SHI K, ZHU C W, et al. Effect of different crop rotations onsoil nutrients and crop yield in fluvo-aquic soil in Huang Huai plain[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(2): 312-321.