

小麦谷蛋白大聚合体研究进展

姜佳慧 金蕊 陈刘明 王光一 赵万春 董剑 高翔 李晓燕

(西北农林科技大学农学院,陕西杨凌 712100)

摘要:小麦是人类获取蛋白质和淀粉的主要来源之一,为人类提供约 20% 的热量。小麦面粉的加工品质独特,主要受到蛋白组成和含量的影响,其中麦谷蛋白大聚合体的分子量较大,结构特殊,影响面团的弹性和强度,是决定小麦加工品质的重要指标。因此,对小麦麦谷蛋白大聚合体的结构、组成、分离鉴定以及其对小麦品质影响的遗传机理和功能进行深入综述,以期对小麦中麦谷蛋白大聚合体的研究与品质改良提供依据。

关键词:小麦;加工品质;麦谷蛋白大聚合体;研究进展

普通小麦(*Triticum aestivum* L.)是世界第二大粮食作物,其面积和总产分别占我国粮食作物的 21% 左右^[1]。小麦中蛋白质占籽粒重量的 8%~20%,影响小麦品质,是小麦分级的首要指标^[2]。在籽粒麦谷蛋白聚合体中有一类特殊的蛋白结构,通常不溶于 SDS 提取液,被命名为麦谷蛋白大聚合体(GMP,Glutenin macropolymer)或不溶性谷蛋白大聚合体(UPP,Unextractable polymeric protein),由 HMW-GS 和 LMW-GS 通过分子间二硫键结合形成不同网络结构的聚合体^[3]。小麦中 GMP 的含量与组成结构对面团的弹性和强度有显著影响。本文对近年国内外小麦 GMP 提取方法、基因遗传和环境对 GMP 的影响相关研究进行总结,为小麦 GMP 结构和含量的改良提供理论依据,进一步为小麦的加工品质改良提供理论支持。

1 GMP 与小麦加工品质的相关性

在早期谷蛋白组分研究中,发现 GMP 与小麦的加工品质相关,GMP 含量与沉降值相关系数远高于粗蛋白含量与沉降值的相关系数^[4]。而且,其含量和结构与小麦的食品加工品质密切相关,在面制食品制作过程中的作用远大于单体蛋白、可溶性蛋白^[5]。通常,GMP 含量越高的小麦,其面团强度大,

弹性较大,面包烘烤品质更佳^[2,6]。由于不同小麦品种中含有的 GMP 含量和组成结构不同,所以,GMP 与加工品质的相关参数有所差异。裴玉贺等^[7]相关研究发现,我国 164 个小麦品种中 GMP 含量平均值为 4.927%,明显低于国外学者 Bean 分析的 28 个小麦品种 GMP 平均值 6.819%,麦谷蛋白大聚合体的含量低,是导致我国小麦烘烤品质较低的原因之一。晏本菊等^[5]测定了国内 118 个株系小麦样品的沉淀值和 GMP 含量,发现 GMP 含量与沉降值存在极显著相关。孙辉等^[4]对 100 份来自全国各地的小麦材料研究发现,GMP 含量与面团吸水率呈极显著正相关,GMP 含量越高,沉降值越高,面筋强度大,其烘烤品质更佳。

不溶性谷蛋白聚合体百分含量(GMP%)是指麦谷蛋白大聚合体占谷蛋白聚合体总含量的百分数,通常可用来表示麦谷蛋白大聚合体的粒度分布。王爱娜等^[8]证实 GMP% 与 GMP 有极显著的关系,GMP 含量与沉降值有极显著的正作用,通过回归分析认为 GMP% 是决定 SDS 沉淀值的重要生化因素,影响小麦的加工品质。GMP 与粗蛋白对烘烤性状呈偏相关,当 GMP 含量保持一定时,粗蛋白与吸水率的相关性由不相关变为负相关,与稳定时间和面包体系的相关性由显著变为不显著;粗蛋白含量一定时,GMP 含量与加工品质参数仍保持显著正相关^[4]。可见,GMP 虽在总蛋白中占比不高,但对小麦加工品质起着重要作用,GMP 含量高的小麦,其加工品质更佳。

对高、中、低筋 3 种类型小麦成熟期 GMP 变化

金蕊为共同第一作者

基金项目:西北农林科技大学“仲英青年学者”项目;中国博士后科学基金面上项目(2017M613223);陕西省博士后科研项目(2016BSHYDZZ43);陕西省科技计划项目(2021NY-080);国家现代农业产业技术体系-杨凌小麦试验站(CARS-03)

通信作者:李晓燕

研究发现,高、中、低筋品质小麦的 GMP 含量分别增加至 22.25g/kg、13.72g/kg 和 10.32g/kg,面筋含量越高其 GMP 的积累值越大^[9]。可见,GMP 对小麦加工品质有显著作用,相比各种品质指标的测量鉴定,提取并鉴定 GMP 含量更适合作为早期小麦加工特性的预测指标,其含量测定可应用于小麦育种早期微量快速品质鉴定与筛选。

2 GMP 提取与测定方法

GMP 的提取与含量测定是小麦品质研究的重要内容。因其分子量大,结构复杂,通常不溶于 SDS 缓冲液的特性,可以采用以 SDS 缓冲液为提取剂的特殊处理法或以醇类为提取剂的分离方法。

以 SDS 缓冲液为提取剂的特殊处理是利用声波、还原剂或酸碱水解处理使得 GMP 可溶于 SDS 缓冲液的一种方法。首先将小麦籽粒磨粉后加入 SDS-磷酸缓冲液震荡离心,弃上清液除去可溶蛋白,在沉淀中再次加入 SDS 缓冲液,再利用超声波细胞粉碎仪处理,使大部分 GMP 溶于提取剂,得到含有 GMP 的上清液。除此之外,还可以在 SDS 缓冲液中加入 DTT 强氧化剂,从而使得 GMP 结构发生一定的变化,溶于 SDS 缓冲液^[10]。

以醇类为提取剂的方法是利用蛋白质在 50% 正丁醇的溶解性,结合化学还原剂来提取 GMP。李卫华等^[11]根据前人的方法进行改良,利用 50% 正丙醇溶液提取面粉中 GMP,首先加入醇溶液后间隔振荡并离心,再向 50PI (50% 正丙醇不溶性蛋白) 沉淀中,加含 1% DTT 的 50% 正丙醇,水浴震荡后离心,得到含有 GMP 的上清液。熊玉英^[12]通过对 33 个冬小麦蛋白的提取,利用凝胶电泳图验证,得到最佳的提取方案:用 0.25mol/L EDTA (pH 7.5) 在 60℃ 预处理小麦面粉 1h,利用 45% 正丙醇提取,在可溶性组分中利用 73% 正丙醇再次提取可分离不同的蛋白组分,具体流程见图 1。

小麦 GMP 的含量作为测定中的关键指标,通常会将 GMP 的提取方法与含量测定结合从而直接测定其含量。常用的方法有两类:第 1 类是操作简易、成本低廉但误差较大的含量测定法;第 2 类是操作复杂或成本高,但结果更加精确的分离测定法。

第 1 类常采用双缩脲法(Lowry 氏法)、考马斯亮蓝法(Bradford 氏法)、凯氏定氮法(Kjeldahl 氏法)等。第 2 类常采用多层浓缩胶 SDS-PAGE 法、

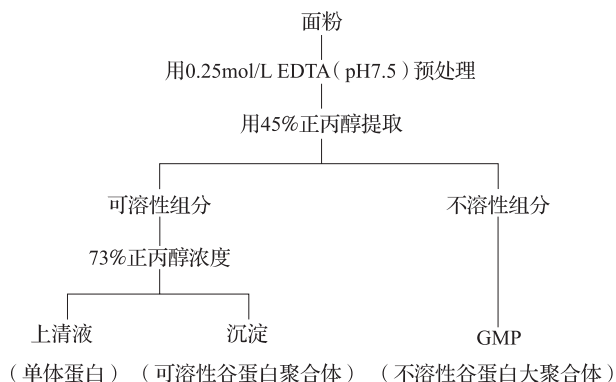


图1 小麦蛋白分离提纯技术路线

液相色谱(HPLC)与高效液相色谱(SE-HPLC)、高效毛细管电泳法(HPCE)。通过色谱仪器、光谱仪器准确分析提取蛋白的组成含量。张平平等^[13]采用 SE-HPLC 测定谷蛋白与醇溶蛋白的含量比,计算 GMP 的含量。Wu 等^[14]构建了利用 SE-HPLC 快速精准测量微量 GMP 结构组成的体系。在能利用 HPCE 技术定量分析优质小麦高分子量谷蛋白亚基后,王卫东等^[15]成功构建了小麦 HMW-GS 的 HPCE 高效分离体系。与利用 SDS-PAGE 技术相比较,HPCE 技术操作简单,可以实现高通量自动化,具有样品量少、速度快等优势,但要进行 GMP 精准定量分析,需要关联使用 HPCE 与 HPLC。

3 GMP 的遗传与改良

GMP 由低分子量麦谷蛋白亚基(LMW-GS)和高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS)通过二硫键聚合而成,HMW-GS 包含 4~7 个半胱氨酸残基,LMW-GS 具有 6 个保守的半胱氨酸残基和额外的 1 个或多个残基,这些残基大多数形成链内二硫键,一些残基形成链间二硫键,二硫键和次级键使面筋具有弹性^[3]。

编码 LMW-GS 的基因主要有定位在小麦第 1 同源染色体 1A、1B 和 1D 染色体短臂末端的 *Glu-A3*、*Glu-B3* 和 *Glu-D3* 位点,分别与 *Gli-A1*、*Gli-B1* 和 *Gli-D1* 紧密连锁,统称为 *Glu-3*。HMW-GS 由小麦第 1 部分同源染色体 1A、1B 和 1D 长臂上的 *Glu-A1*、*Glu-B1* 和 *Glu-D1* 位点调控,统称为 *Glu-1*^[16]。当 LMW-GS 和 HMW-GS 在不同基因调控下,小麦谷蛋白高低分子的含量与亚基结构就会发生变化;其中 LMW-GS 因其分子量小、重复拷贝数多,并且在电泳过程与醇溶蛋白接近不易区分,与

HMW-GS 相比研究还不够深入。

GMP 相对含量受 HMW-GS 亚基影响表现出较大的遗传差异,而且不同亚基组成对小麦加工品质影响也有差异。Payne^[16]首次根据 HMW-GS 的亚基组成与品质的关系,建立了一个亚基组成的评分体系,但高分子量谷蛋白亚基组成对加工品质的影响也与其遗传背景有关,仅依靠亚基组成得到的结果与实际情况会有不同。刘天红^[17]利用 HMW-GS 近等基因系材料,研究发现在 LMW-GS 和醇溶蛋白含量不变的情况下,*Glu-A1* 位点上含有 1 亚基的 HMW-GS 比 Null 的 GMP% 积累速度更快、含量更高;在 *Glu-B1* 位点上 17+18 亚基近等基因系较含 14+15、7+8、7+9、6+8 的近等基因系提早 5d 进入 GMP% 的迅速增长期;含 5+10 亚基的近等基因系比含 2+12 的近等基因系提早进入 GMP% 的迅速增长期。

裴玉贺等^[7]利用 160 份来自山东、河南、北京、甘肃、安徽等地的小麦种质,研究发现 HMW-GS 的评分与 GMP 含量的相关系数达到极显著水平,在 *Glu-A1* 位点含有 1 亚基的品种,其 GMP 含量平均值大于亚基缺失型品种;在 *Glu-B1* 位点含有 13+16 亚基对的品种,其 GMP 含量平均值显著 ($P<0.05$) 大于含有 7+8、17+18、14+15 或 7+9 等亚基的品种;在 *Glu-D1* 位点含有 5+10 亚基的品种 GMP 含量平均值显著大于含有 2+12 的品种。Wang 等^[18]利用 *Glu-1* 基因座的单突变体和双突变体比较分析发现 *Glu-D1* 在小麦最终品质形成中起到主导地位。可见, HMW-GS 影响了 GMP 的含量,不同亚基组成对小麦品质影响也不同。相比 Null、*Glu-B1* 位点 17+18 与 13+16, *Glu-A1* 的 1 亚基对 GMP 的含量影响最大, *Glu-D1* 位点上 5+10 的亚基组成会使得 GMP 含量增加, 3+12 亚基组合有利于提高小麦的品质,但针对不同小麦品种优势亚基的组合也会有所变化。

GMP 的合成受到多基因的调控,是典型的数量性状,高汝勇等^[19]利用 6 个亲本的双列杂交构建 GMP 含量分析的遗传模型,研究发现 GMP 的遗传以加性效应为主,遗传力高,在杂交种进行早代选择有效。目前常用于 GMP 的遗传改良方式为常规育种、分子标记辅助选择、突变诱导等。李卫华等^[11]构建了 RIL 群体与遗传图谱对 GMP 含量积

累的动态规律进行分析和 QTL 定位,检测到 3 个显著加性非条件主效 QTL,即 *QGMP1D*、*QGMP5B*、*QGMP7B*,但在开花后的 12d、17d、22d、27d、32d 这 5 个时期控制小麦 GMP 含量的 QTL 效应都不同。在解析 GMP 遗传基础的基础上,开发相关分子标记辅助改良 GMP 是一个有效的途径。但目前针对 GMP 组成的高低分子量麦谷蛋白的标记开发较多, GMP 直接相关的分子标记开发较少。

除此之外,通过花粉管通道法、物理射线诱导、化学试剂诱导等方式,也可以创建新种质用于 GMP 的遗传改良^[20]。Du 等^[21]通过构建含有优异 HMW-GS 亚基基因组成的伞形山羊草附加系与中国春进行近缘种杂交,有效改良了中国春的 GMP 含量与面团品质。

4 栽培措施对 GMP 含量的影响

作为一个蛋白聚合体,除受多个基因调控外,也受到种植方式、土壤养分、施肥条件等环境的影响。植物体内氮同化途径与硫同化途径相似且相互协调,两途径之间有密切的交互作用,氮、硫中的一种元素缺乏可抑制另一条途径。硫素主要通过氮素互作来影响 HMW-GS 和 LMW-GS 含量,增施硫肥可以调整 GMP 亚基的相对含量。蔡铁等^[22]通过设计氮硫肥调控的随机区组试验,证明增施氮肥对 GMP 大粒径的颗粒的表面积与体积分布均有正向效应,增施硫肥可以改变 GMP 中 LMW-GS 的含量。

合理施加氮肥,田间管理促进蛋白质的合成,有利于 GMP 的合成与含量的提高。GMP 含量对栽培环境十分敏感。旱作条件下施加氮肥,强筋小麦 GMP 含量随着氮肥的增多先上升后下降,而在水氮互作的条件下,强筋小麦 GMP 与 HWM-GS/LWM-GS 值随着施氮肥量增加而增加^[23]。

播种时期影响小麦的产量与品质。白露等^[24]研究发现播期的变化导致蛋白质各组分含量发生变化,最终影响小麦的品质。由于不同研究者选取材料品种和种植环境的不同,得出的变化规律结果不尽相同。

除此之外,种植密度会影响小麦群体结构,从而改变光、温、水、气的作用效果,影响小麦的产量与品质。戴忠民等^[25]发现强筋小麦中密度 ($18 \times 10^5/\text{hm}^2$) 的 GMP 含量 > 高密度种植 > 低密度种植;中筋小麦中密度种植的 GMP 含量 > 低密度种植 >

高密度种植。在灌浆初期,额外喷施植物生长激素或微量元素也会影响小麦蛋白质的合成。喷施 ABA (脱落酸)与 GA (赤霉素)能够明显改变 GMP 大粒径的体积与表面积分布。彭佃亮^[26]研究发现喷施外源 ABA 可以提高 HMW-GS 含量及 GMP 大粒径颗粒的分布,而外源 GA 则对 HMW-GS 含量无显著影响。不同的土壤种植条件对小麦蛋白的合成也有影响,但针对 GMP 含量变化的研究较少。Zhang 等^[27]在小麦开花后增加土壤中 NaCl 浓度,随着盐浓度的增加,小麦中 Na⁺、K⁺ 含量增加, HMW-GS 和 GMP 的含量也增加,证明盐胁迫对 GMP 合成也有影响。通过研究发现冬春季夜间增温可提高小麦灌浆前期的 GMP 含量和高分子量麦谷蛋白亚基含量,从而改善小麦营养品质^[28]。不同的水分条件也会影响 GMP 的含量,赵佳佳等^[29]发现灌溉和雨养的不同会影响 HMW-GS、LMW-GS 的积累和 GMP 中大粒径颗粒的形成。

可见,不同的栽培条件影响小麦的生长发育,也影响了蛋白质的合成,采用适当的栽培技术,花期前施加氮硫肥、适当晚播、喷施外源生长调节剂、灌溉方式等都有利于提高 GMP 含量,改变 GMP 的粒度分布,从而提高小麦的加工品质。

5 展望

GMP 的结构与含量对小麦的沉淀值、面团形成时间、面筋延展性、烘烤品质等都有显著影响。在 GMP 的组成结构中, HMW-GS 起着重要作用,影响 GMP 的含量与功能,不同的 HMW-GS 亚基组成对加工品质作用不同。GMP 的含量也受到环境因素的影响,适宜的土壤、肥水、种植密度都有助于小麦的生长发育与蛋白质的合成。不同的环境条件对不同品种、特性和不同蛋白亚基组合及 GMP 含量和粒度增长影响不同。因此改良小麦加工品质一方面需要继续优化相关检测方法,为小麦中 GMP 的快速准确检测提供技术支持;另外通过创建相应的遗传群体与种质资源,利用现代生物技术,对 GMP 进行精细定位研究,并进一步利用小麦基因组学的相关数据与高通量测序与分子标记,克隆相关的候选基因,解析 GMP 的分子遗传基础。针对不同小麦品种 GMP 的相关研究,搜集有代表性的种质资源,通过多年多点的研究,结合表型组学的相关研究,并利用全基因组关联分析,鉴定出稳定表达的 GMP 相关的

位点,筛选出 GMP 相关的分子标记,并通过回交改良、分子标记辅助选择等方式针对优质亚基进行组合与选择,提高 GMP 的表达量和粒度,选育新品种。再次,继续研究 GMP 与环境的互作关系,针对相应的地区、特定的品种,解析不同的栽培措施,播期、施肥、土壤质地、灌溉条件等对其含量和粒度的影响,为小麦品质改良提供相应的理论与技术支持。

参考文献

- [1] 国家统计局. 国家统计局关于 2021 年粮食产量数据的公告. (2021-12-06) [2022-05-13]. http://www.stats.gov.cn/xxgk/sjfb/zxfb2020/202112/t20211206_1825071.html
- [2] 张平平. 贮藏蛋白组份对小麦面团特性与食品加工品质的影响. 武汉:华中农业大学,2007
- [3] Akie K. Relationship between endogenous protein disulfide isomerase family proteins and glutenin macropolymer. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2010, 24 (58): 12970
- [4] 孙辉,姚大年,李宝云,刘广田,张树臻. 普通小麦谷蛋白大聚合体的含量与烘焙品质相关关系. *中国粮油学报*, 1998 (6): 15-18
- [5] 晏本菊,任正隆,张怀琼,唐宗祥,唐云峰. 麦谷蛋白聚合体含量与小麦粉质量性状相关性研究. *中国粮油学报*, 2010, 25 (4): 7-11
- [6] 郭兴凤,张莹莹,任聪,石长硕,孙小红. 小麦蛋白质的组成与面筋网络结构、面制品品质关系的研究进展. *河南工业大学学报(自然科学版)*, 2018, 39 (6): 119-124
- [7] 裴玉贺,潘启苗,宋琳,宋希云. 小麦谷蛋白大聚合体与 HMW-GS 的关系. *麦类作物学报*, 2010, 30 (1): 61-65
- [8] 王爱娜,崔巍,赵惠贤,郭蔼光. 小麦谷蛋白聚合体含量和粒度相对分布及其与品质性状的关系. *麦类作物学报*, 2007, 27 (5): 825-830
- [9] Wang N, Ma S, Li L, Zheng X L. Aggregation characteristics of protein during wheat flour maturation. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2019, 99 (2): 719-725
- [10] 张滨,王金水,陈迪,秦逸飞,刘效谦. 小麦中麦谷蛋白大聚体的提取优化. *粮食与饲料工业*, 2017 (9): 24-28, 32
- [11] 李卫华,尤明山,刘伟,徐杰,刘春雷,李保云,刘广田. 小麦 GMP 含量发育动态的 QTL 定位. *作物学报*, 2006, 32 (7): 995-1000
- [12] 熊玉英. 小麦加工品质电泳检测评价体系研究. 泰安:山东农业大学,2004
- [13] 张平平,张瑜,唐果,姚金保,马鸿翔. 近红外光谱技术检测小麦谷蛋白大聚体含量. *江苏农业学报*, 2017, 33 (6): 1207-1209
- [14] Wu J, Lu X, Yu Z, Han C X, Li X H, Prodanović S, Yan Y M. Effects of *Glu-1* and *Glu-3* allelic variations on wheat glutenin macropolymer (GMP) content as revealed by size-exclusion high performance liquid chromatography (SE-HPLC). *Genetika*, 2017, 49 (2): 677
- [15] 王卫东,高翔,赵丹阳. 高分子量麦谷蛋白亚基 HPCE 高效分离及图谱鉴定. *作物学报*, 2018, 44 (7): 966-976
- [16] Payne P I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic

内蒙古自治区玉米种业振兴路径分析

金广洋¹ 李 岩² 周亚星¹ 麻天龙¹ 王昕悦¹ 史立昕¹ 魏庆兰¹ 周 伟¹

(¹ 内蒙古民族大学, 通辽 028043; ² 内蒙古通辽市农牧科学研究所, 通辽 028000)

摘要:为助力新形势下内蒙古自治区玉米种业转型升级,推进种业振兴和乡村振兴进程,对内蒙古自治区玉米种业发展现状、优势条件及存在问题剖析探讨,分析发现:种子企业为内蒙古自治区玉米品种选育的主体;内蒙古自治区众多育种单位在特色玉米品种选育、育繁基地建设、资金政策支持、团体协会协作等方面存在明显发展优势;但在企业管理营销、育种模式创新、科研资金投入等方面协调性较差。未来内蒙古自治区玉米种子企业发展应围绕企业管理及科研人才引进、种质资源与核心技术创新利用、科研平台与育繁基地建设优化、种业发展模式多元化创新、相关政策法规宣传落实及扩大特色科研育种优势等方面进一步创新发展。

关键词:内蒙古自治区;玉米;种业振兴;创新路径

内蒙古自治区是我国的产粮大省,近年来,全区不断推进“藏粮于地、藏粮于技”战略,2020年与2021年玉米产量分别高达2742.7万t和2994.2万t^[1]。内蒙古自治区相关部门为推进种业振兴出台了《种

业发展三年行动方案(2020–2022年)》^[2],进一步完善种业振兴顶层设计,有秩序、有计划地推进内蒙古种业发展;2021年11月23日召开的内蒙古自治区种业振兴专题会议,强调扎实推进种业振兴行动,全力以赴保障国家粮食安全和推进农业现代化;多项会议决策体现出内蒙古自治区种业发展的核心地位,彰显出内蒙古推进种业振兴的坚定决心。近年来,内蒙古自治区玉米种业发展进程不断

基金项目:内蒙古自治区哲学社会科学规划项目“自治区第十一次党代会精神研究”专项课题(2022ZZB001);内蒙古民族大学科研基金项目(BS621);内蒙古自治区直属高校基本科研业务费项目

通信作者:周伟

- variation on bread-making quality. *Annu rev plant Physiol*, 1987, 38 (1): 146–149
- [17] 刘天红. 小麦 HMW-GS 对谷蛋白大聚体形成和面筋二级结构及显微结构的影响. 杨凌:西北农林科技大学, 2016
- [18] Wang Z J, Li Y W, Yang Y S, Liu X, Qin H J, Dong Z H Y, Zheng S H H, Zhang K P, Wang D W. New insight into the function of wheat glutenin proteins as investigated with two series of genetic mutants. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 3428
- [19] 高汝勇, 杨学举, 刘桂茹. 小麦 GMP 含量的配合力分析. *中国种业*, 2009 (5): 41–42
- [20] 王亭亭, 王敏, 张从宇. ⁶⁰Co- γ 射线诱变小麦 M3 代品质性状的遗传变异分析. *麦类作物学报*, 2019, 39 (6): 675–681
- [21] Du X Y, Jia Z H, Yu Y, Wang S H, Che B J, Ni F, Bao Y G. A wheat-Aegilops umbellulata addition line improves wheat agronomic traits and processing quality. *Breeding Science*. 2019, 69 (3): 503–507
- [22] 蔡铁, 王振林, 尹燕桦, 李勇, 陈晓光, 王平, 陈二影, 郭俊祥, 倪英丽, 杨卫兵. 氮硫肥配施对小麦籽粒谷蛋白大聚体含量及粒度分布的影响. *作物学报*. 2011, 37 (6): 1060–1068
- [23] 李叶. 水氮互作对小麦谷蛋白亚基以及谷蛋白大聚体粒度分布

的调控. 泰安:山东农业大学, 2011

- [24] 白露, 李乐, 连延浩, 王志强, 辛泽毓, 林同保, 任永哲. 播期对不同基因型小麦生育期、产量和品质性状的影响. *生态学杂志*, 2021, 40 (10): 3135–3146
- [25] 戴忠民, 范业泉, 吴儒刚, 曹丽, 王振林. 种植密度对小麦籽粒 HMW-GS 含量及 GMP 粒度分布的影响. *麦类作物学报*, 2013, 33 (5): 952–956
- [26] 彭佃亮. 外源 ABA 和 GA 对小麦籽粒 HMW-GS 含量及 GMP 粒度分布的影响. *江苏农业科学*, 2017, 45 (9): 70–72
- [27] Zhang X X, Shi Z Z, Tian Y J, Zhou Q, Cai J, Dai T B, Cao W X, Pu H C H, Jiang D. Salt stress increases content and size of glutenin macropolymers in wheat grain. *Food Chemistry*, 2016, 197
- [28] 闫艳艳, 胡晨曦, 樊永惠, 王晓娜, 姜东, 戴廷波, 田中伟. 冬春季夜间增温对冬小麦植株氮代谢和籽粒蛋白质形成的影响. *麦类作物学报*, 2018, 38 (2): 203–212
- [29] 赵佳佳, 马小飞, 郑兴卫, 郝建宇, 乔玲, 葛川, 王爱爱, 张树伟, 张晓军, 姬虎太, 郑军. 不同水分条件下 HMW-GS 对小麦品质的影响. *作物学报*, 2019, 45 (11): 1682–1690

(收稿日期: 2022-05-13)