植物营养与肥料学报 2009,15(1):24-31
Plant Nutrition and Fertilizer Science

施磷对小麦旗叶氮代谢关键酶活性和子粒蛋白质含量的影响

王 平[1],尹燕枰[1],付国占[1,2],郭 营[1],蔡瑞国[1,3],
梁太波[1],耿庆辉[1],邬云海[1],王振林[1*]

(1 山东农业大学农学院作物生物学国家重点实验室,农业部小麦栽培生理与遗传改良重点开放实验室,山东泰安 271018;
2 河南科技大学农学院,河南洛阳 471003;3 河北科技师范学院农学系,河北昌黎 066600)

摘要:在田间试验条件下,以强筋品种济麦 20 和弱筋品种山农 1391 为材料,研究了不同施磷水平对 2 类型品种小麦旗叶氮代谢关键酶活性和子粒蛋白质积累的效应。结果表明,在 P_2O_5 0 ~ 135 kg/hm^2 范围内,施磷明显提高济麦 20 灌浆前期旗叶硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性;但却降低山农 1391 旗叶 NR、GS 活性。强筋品种济麦 20 在灌浆中、后期旗叶内肽酶(EP)、羧肽酶(CP)活性和蛋白质含量因施磷而提高;而弱筋品种山农 1391 的 EP、CP 活性和子粒蛋白质含量则降低。施磷使济麦 20 子粒清蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白的含量提高,球蛋白含量有所降低;但弱筋品种山农 1391 子粒球蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白的含量因施磷而降低,清蛋白含量未见显著变化。说明小麦施磷应考虑不同品质类型品种氮代谢及子粒蛋白质含量对施磷的反应。

关键词:小麦;磷素水平;酶活性;蛋白质含量
中国分类号:S512.1.01　　**文献标识码**:A　　**文章编号**:1008-505X(2009)01-0024-08

Effect of phosphorus on activities of enzymes related to nitrogen metabolism in flag leaves and protein content of wheat grains

WANG Ping[1], YIN Yan-ping[1], FU Guo-zhan[1,2], GUO Ying[1], CAI Rui-guo[1,3],
LIANG Tai-bo[1], GENG Qing-hui[1], WU Yun-hai[1], WANG Zhen-lin[1*]

(*1 National Key Laboratory of Crop Biology, Agronomy College of Shandong Agricultural University, Key Laboratory of Wheat Cultivation Physiology and Genetic Improvement, Ministry of Agriculture, Taian, Shandong 271018, China;*
2 Agronomy College, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China;
3 Agronomy Department of Hebei Normal University of Science and Technology, Changli, Heibei 066600, China)

Abstract: Effect of phosphorus on the activities of enzymes related to nitrogen metabolism in flag leaves, and protein content in grains of wheat cultivars with different end-use quality were studied under field conditions. The studied enzymes include nitrate reductase (NR), glutamine synthetase (GS), endop eptidase (EP) and carboxyp eptidase (CP). Field experiment was conducted at the Experiment Station of Shandong Agricultural University in Taian, Shandong from 2005 through 2006. Two cultivars, strong gluten cultivar JM20 and weak gluten cultivar SN1391, were selected and three phosphorus application levels, P_2O_5 0, 135 and 225 kg/ha were set up. Results indicated that the effects of phosphorus application rates on enzyme activities and protein content varied with wheat cultivars. Both the enzyme activities and protein content in strong gluten wheat JM20 were promoted with increasing of phosphorus application rate, but declined in the weak gluten wheat SN1391. The un-unique response of different wheat cultivars on phosphorus should be fully considered during the process of developing P application strategy.

收稿日期:2007-12-05　　**接受日期**:2008-05-07
基金项目:国家自然科学基金项目(30571099);教育部长江学者与创新团队发展计划(IRT0635);山东省自然科学基金项目(Y2005D13)资助。
作者简介:王平(1981—),男,山东莱芜人,博士研究生,研究方向为小麦品质生理与高产优质栽培技术。
* **通讯作者** Tel:0538-8241359, E-mail:zlwang@sdau.edu.cn

Key words：wheat；phosphorus fertilizer rates；enzyme activity；protein content

磷是植物体内核酸、腺苷三磷酸、磷脂等重要有机化合物的组成元素之一，并在植物的碳、氮代谢中发挥着极其重要的作用。据统计，全世界 13.19 亿公顷耕地中约有 43% 缺磷，我国缺磷土壤约占耕地面积的 1/3～1/2。磷已成为作物产量提高和品质改善的重要限制因子之一[1-2]。关于施用磷肥对小麦子粒蛋白质含量的影响已有许多研究，但其结果不尽一致。石惠恩等[3]研究认为，施用磷肥对小麦子粒蛋白质含量无显著影响；裴雪霞等[4]研究发现，子粒蛋白质含量随施磷量的增加而提高；杨平等[5]研究提出，施用磷肥与子粒蛋白质含量呈负相关；姜东等[6]研究结果显示，施用磷肥对小麦子粒蛋白质形成的影响存在基因型差异。

据报道，小麦子粒中氮素的 80% 左右来自前期营养器官贮存氮素的再分配，20% 左右来自花后同化的氮素[7]。硝酸还原酶（NR）和谷氨酰胺合成酶（GS）是氮同化过程中的关键酶[8]。NR 是氮素同化过程中的第一个酶，也是限速酶，它催化 NO_3^- 转化为 NH_4^+ 的反应。GS 为氨同化的关键酶，主要催化 NH_4^+ 转化为谷氨酰胺[9-11]。内肽酶（EP）和羧肽酶（CP）是植物体内主要的蛋白水解酶，其活性高低影响营养器官储存氮素的再利用程度。尽管前人围绕小麦旗叶氮代谢关键酶活性变化展开了许多研究，但小麦氮代谢关键酶活性与磷素水平的关系，迄今研究尚少[12-13]。为此，我们在田间试验条件下，研究了施磷水平对不同品质类型品种小麦子粒蛋白质积累和旗叶氮素同化酶、蛋白水解酶活性的影响，旨在探讨施磷对小麦子粒蛋白质合成、积累的影响机制，为合理施磷以实现小麦高产优质提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验设计

试验选用强筋小麦品种济麦 20（JM20，蛋白质含量 14.5%）和弱筋小麦品种山农 1391（SN1391，蛋白质含量 11.5%）为材料，于 2005 年 10 月至 2006 年 6 月在山东农业大学泰安试验农场进行。试验地前茬作物为玉米，全部秸秆还田。土壤 0—20 cm 土层有机质、全氮、碱解氮、速效磷、速效钾含量分别为 10.12 g/kg、0.8 g/kg、57.29 mg/kg、17.16 mg/kg、71.36 mg/kg。

试验设 3 个磷素水平，即：施 P_2O_5 0、135 和 225 kg/hm^2，分别用 CK、P1 和 P2 表示。重复 3 次，裂区设计，以磷素水平为主区，品种为裂区。所用磷肥为含 P_2O_5 12% 的过磷酸钙，50% 做底肥，50% 拔节期开沟施入。氮肥用量为 N 225 kg/hm^2，使用含 N 46% 的尿素；钾肥用量为 K_2O 150 kg/hm^2，使用含 K_2O 60% 的氯化钾。氮、钾肥均 50% 做底肥，50% 拔节期开沟施入。小区面积 3 m × 3 m，2005 年 10 月 6 日播种，三叶期定苗，基本苗 1.8×10^6 株/hm^2，其它管理同一般大田。

各处理于开花期选择同一日开花的穗子挂牌，每隔 7 d 取样一次，每次取 30 个单茎上的穗子和相应的 30 片旗叶，部分穗子和旗叶液氮速冻 30 min，－40℃保存，用于酶活性测定；部分穗子和旗叶于 70℃烘箱中烘干至恒重，用于测定蛋白质和游离氨基酸含量。

1.2　测定项目与方法

1.2.1　**粗蛋白质含量测定**　用浓 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消煮，半微量凯氏定氮法测定 N 含量。

粗蛋白（%）= N% × 5.7

1.2.2　**硝酸还原酶活性测定**　参照李合生编《植物生理生化实验原理和技术》的方法[14]进行。

1.2.3　**子粒蛋白质组分和游离氨基酸含量测定**　参考何照范编《粮油子粒品质及其分析技术》的方法[15]进行。

1.2.4　**内肽酶和羧肽酶活性测定**　参照 Vernon[16] 的方法。

酶液提取：称 0.5g 旗叶鲜样，加 6 mL Tris-HCl 缓冲液（pH 7.5，含 4 mmol/L DTT，1 mmol/L EDTA，1%PVP）和少量石英砂于研钵中，冰浴研磨，4℃下 10000 r/min 离心 30 min，上清液用于酶活性测定。

内肽酶（EP）活性测定：0.4 mL 醋酸缓冲液（pH 4.8）中加入 0.2 mL 醋酸缓冲液（pH 4.8）配制的 1% 的牛血红蛋白 38℃保温 10 min，加 0.4 mL 酶液，38℃下反应 1 h，加入 1 mL 10% 的 TCA 终止反应（空白对照在反应前加入 TCA），4℃下静置 30 min，4000 r/min 离心 5 min，上清液用于茚三酮反应，以测定生成的氨基酸量来表示酶活性。

羧肽酶（CP）活性测定：以醋酸缓冲液（pH 4.8）配制的 0.3% 的马脲酰-L-苯丙氨酸代替牛血红蛋白作基质，其余同内肽酶活性的测定。

1.2.5　**谷氨酰胺合成酶活性测定**　参照 O'neal[17] 的方法。

酶液提取：取 0.5 g 旗叶鲜样，加入 6 mL（pH

8.0，50 mmol/L)咪唑-HCl 缓冲提取液(含 2 mmol/L 的 $MgSO_4$，0.5 mmol/L EDTA，10 mmol/L β－巯基乙醇)，冰浴研磨，4℃下 10000 r/min 离心 20 min，上清液即为酶液。

显色反应：取酶液 700 μL 2 份，分别加入 1.6 mL 反应混合液 A(pH 7.8，含 50 mmol/L咪唑-HCl 缓冲液，20 mmol/L $MgSO_4$，0.5 mmol/L EDTA，60 mmol/L 谷氨酸和 10 mmol/L ATP)和 1.6 mL 反应混合液 B(反应混合液 A 中加入 10 mmol/L 盐酸羟胺)，混匀后，置 30℃水浴 30 min 后加入 1 mL 显色剂(含 0.2 mol/L TCA，0.37 mol/L $FeCl_3$ 和 0.6 mol/L HCl)，摇匀后放置片刻，于 4000 r/min 离心 10 min，取上清液测定 540 nm 下的吸光值。

试验数据用 Excel 和 DPS 统计软件进行处理、分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 旗叶氮素同化酶活性

2.1.1 硝酸还原酶(NR)活性 花后小麦旗叶 NR 活性变化趋势因品种而异(图 1)，JM20 表现为先升高后降低，花后 7 d 达最高水平；SN1391 花后 NR 活性逐渐降低。JM20 花后旗叶 NR 活性因施磷而变化，花后 7 d 前表现为 P1、P2 > CK，花后 14 d 表现为 P2 > P1 > CK，花后 21d 则表现为 P1 > P2 > CK。SN1391 花后 0 d 旗叶 NR 活性表现为 CK > P2、P1，花后 7～14 d 随磷素水平的提高而降低，花后 21 d 各处理间无明显差异。由此看出，不同品质类型小麦旗叶 NR 活性对磷素水平的响应不同，JM20 旗叶 NR 活性明显高于同期 SN1391。施磷对旗叶 NO_3^- 同化能力具有较大影响，并存在明显的基因型差异。

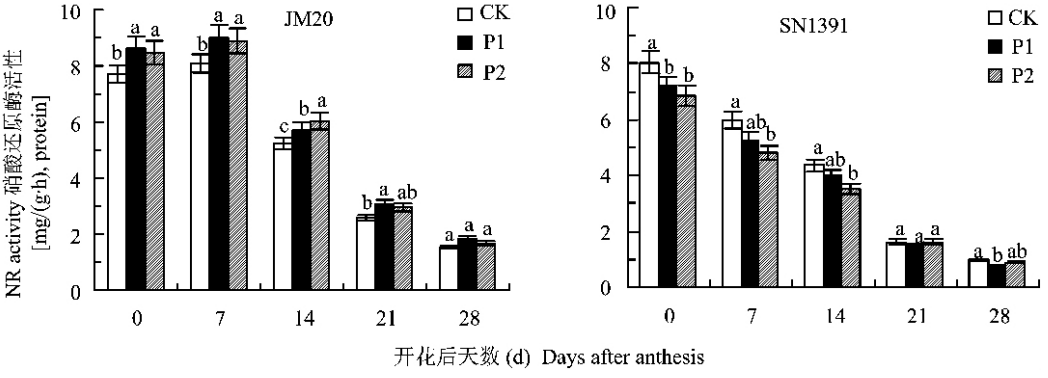

图 1 施磷量对旗叶硝酸还原酶活性的影响

Fig.1 Effect of phosphorus fertilizer rate on NR activity in flag leaf

[注(Note)：不同柱顶标不同字母示差异达 $P < 0.05$ 显著水平，下同。

Different letters next to the bars indicated a significantly different at $P < 0.05$ level, the same in later figures]

2.1.2 谷氨酰胺合成酶(GS)活性 花后小麦旗叶 GS 活性变化趋势与 NR 相似(图 2)。JM20 表现为先升高后降低，花后 7 d 达最高水平；SN1391 花后 GS 活性逐渐降低。JM20 花后 7 d 前旗叶 GS 活性随磷素水平的提高而提高，花后 14～21 d 表现为 P1、P2 > CK，施磷处理间差异变小。SN1391 花后 0 d 旗叶 GS 活性随磷素水平的提高而降低，花后 7 d 表现为 P1、P2 > CK，花后 14 d CK、P1 > P2，花后 21 d 各处理间差异不明显。表明施磷对小麦旗叶 GS 活性的影响因品种而异，施磷的 JM20 其旗叶 GS 活性高于同期 SN1391，施磷有利于增强 JM20 旗叶的 NH_4^+ 同化能力。

2.2 旗叶蛋白水解酶活性

2.2.1 内肽酶(EP)活性 开花后小麦旗叶内肽酶(EP)活性逐渐上升，花后 14 d 前增加幅度较小，之后迅速提高(图 3)。JM20 花后 7 d 前各处理间差异不显著，花后 14 d 后旗叶 EP 活性因施磷而提高。然而，施磷却使 SN1391 花后旗叶 EP 活性降低。表明施磷有利于提高 JM20 旗叶前期积累氮素的转化能力，但降低了 SN1391 旗叶前期积累氮素的转化能力。

2.2.2 羧肽酶(CP)活性 小麦旗叶羧肽酶(CP)活性在花后呈逐渐上升趋势(图 4)。两品种对施磷反应存在差异，JM20 旗叶 CP 活性因施磷而提高，但施磷使 SN1391 旗叶 CP 活性降低。

上述结果说明，施磷提高了 JM20 旗叶前期积累氮素的转化能力，但降低了 SN1391 旗叶前期积累氮素的转化能力。品种间比较可见，JM20 旗叶 EP 和

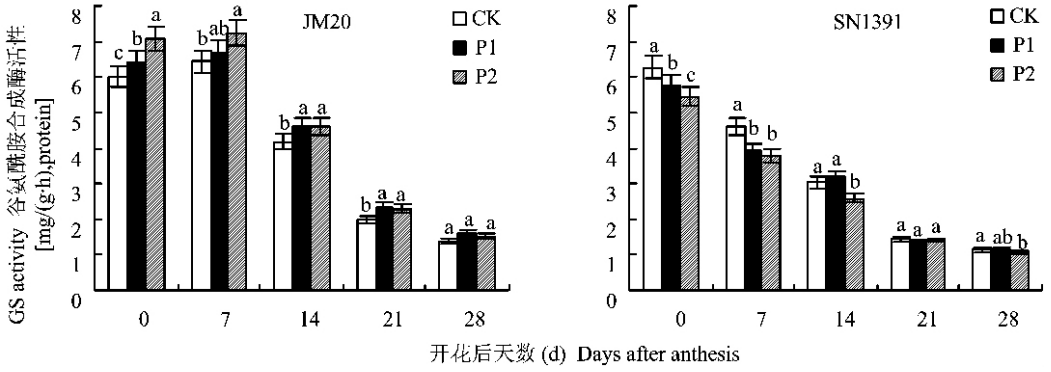

图 2　施磷对旗叶谷氨酰胺合成酶活性的影响

Fig.2　Effect of phosphorus fertilizer rate on GS activity in flag leaf

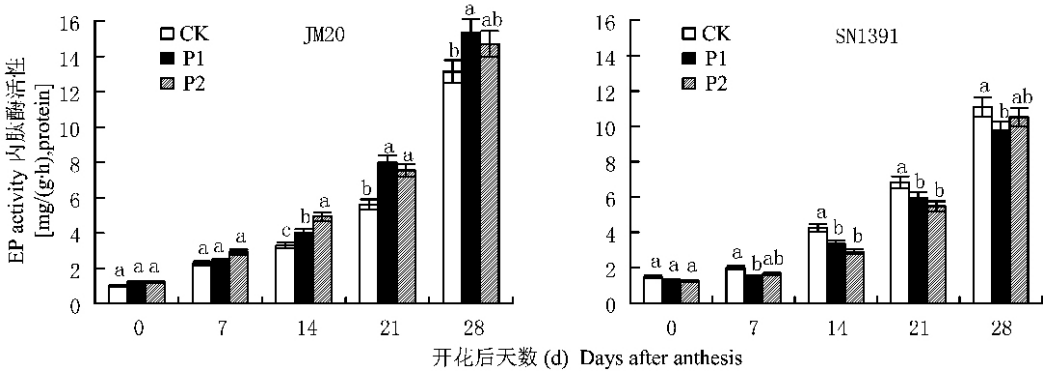

图 3　施磷对旗叶内肽酶活性的影响

Fig.3　Effect of phosphorus fertilizer rate on EP activity in flag leaf

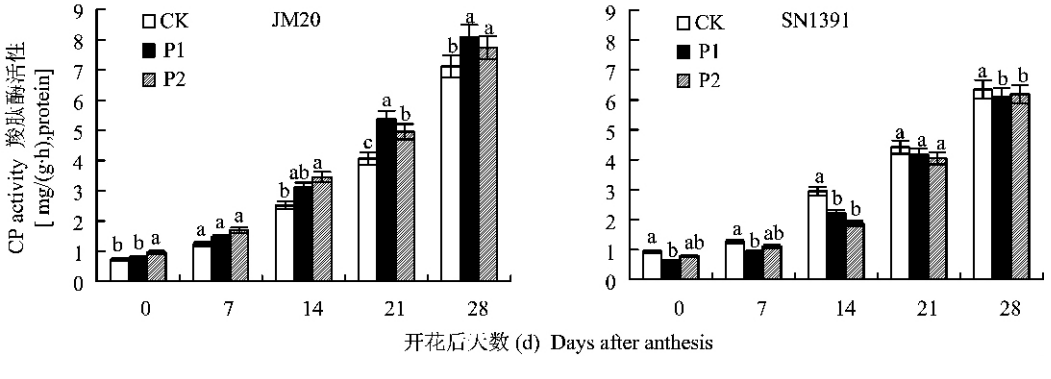

图 4　施磷对旗叶羧肽酶活性的影响

Fig.4　Effect of phosphorus fertilizer rate on CP activity in flag leaf

CP 活性均高于同期 SN1391，表明 JM20 有较高的氮素转化能力，有利于贮存氮素的再利用，这是子粒获得较高蛋白质积累量的物质基础。

2.3　旗叶蛋白质含量

开花后旗叶蛋白质含量降低，灌浆前期和中期降幅较小，花后 21 d 迅速下降（图 5）。施磷提高 JM20 旗叶花后 0 d 前的蛋白质含量，但降低花后 21 d 后的蛋白质含量。施磷降低 SN1391 旗叶花后 7 d 的蛋白质含量，但提高花后 28 d 后的蛋白质含量。品种间比较发现，灌浆前 JM20 旗叶蛋白质含量高于 SN1391，灌浆后期 JM20 旗叶蛋白质含量较 SN1391 低。结果说明，JM20 旗叶氮素的积累和再分配能力

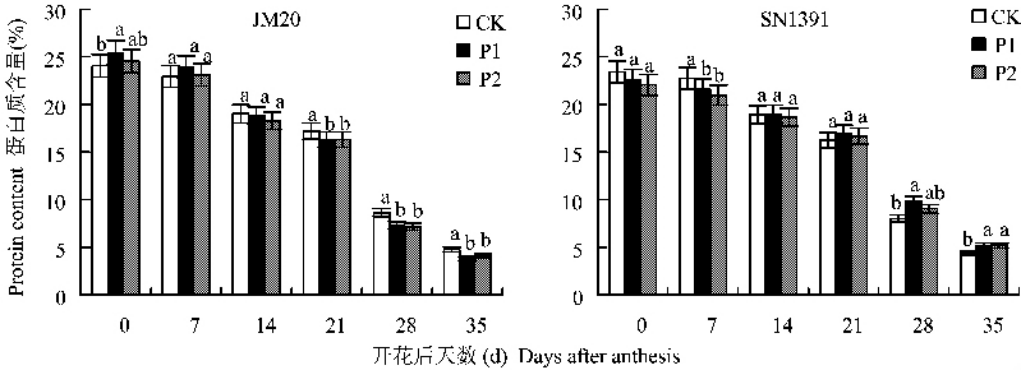

图5 施磷对旗叶蛋白质含量的影响

Fig.5 Effect of phosphorus fertilizer rate on protein content in flag leaf

高于SN1391,施磷促进JM20旗叶氮素的积累和再分配。

2.4 子粒游离氨基酸含量和蛋白质积累

2.4.1 游离氨基酸含量 花后子粒游离氨基酸含量逐渐降低(图6)。JM20花后7～14 d子粒游离氨基酸含量表现为P1、P2 > CK,花后21 d则表现为P1 > P2 > CK,花后28 d各处理间无显著差异。施磷降低SN1391花后14～21 d子粒游离氨基酸含量,但P1、P2间无显著差异。说明施磷提高JM20灌浆前期和中期子粒游离氨基酸含量,降低SN1391灌浆中期游离氨基酸含量。较高的游离氨基酸含量为子粒蛋白质合成积累提供了充足的底物,有利于蛋白质积累。

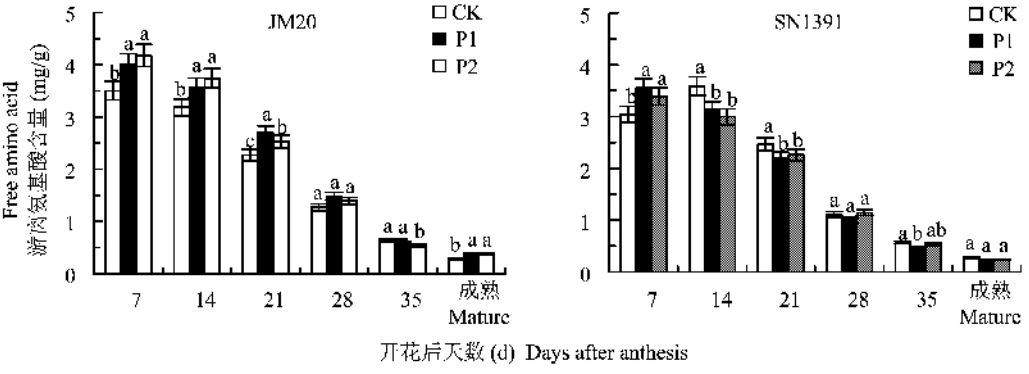

图6 施磷对子粒游离氨基酸含量的影响

Fig.6 Effect of phosphorus fertilizer rate on free amino acid content in grain

2.4.2 蛋白质积累 子粒蛋白质积累呈"慢–快–慢"的上升趋势,花后21 d前增长缓慢,花后21～35 d迅速增长,之后缓慢增长至成熟(图7)。JM20蛋白质积累量高于同期SN1391。施用磷肥明显提高JM20子粒蛋白质积累量,表现为P1、P2 > CK,施磷处理间差异不显著,但施用磷肥对SN1391蛋白质积累量影响较小。出现这一结果的原因主要在于施磷促进了弱筋小麦SN1391子粒淀粉积累[18],其产量增加幅度较大,淀粉的积累大于蛋白质的积累。

2.4.3 蛋白质及其组分含量 施磷对子粒蛋白质含量的影响因品种而异(表1)。施磷使JM20子粒蛋白质含量显著提高,而SN1391子粒蛋白质含量降低。品种间比较可见,JM20子粒蛋白质含量显著高于SN1391。

施磷提高JM20子粒结构蛋白(清蛋白和球蛋白)和贮藏蛋白(醇溶蛋白和谷蛋白)总含量,其中清蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白含量以P1水平最高,过量施磷其含量下降。施磷对SN1391结构蛋白影响较小,但降低贮藏蛋白含量。施磷显著提高两品种子粒产量。

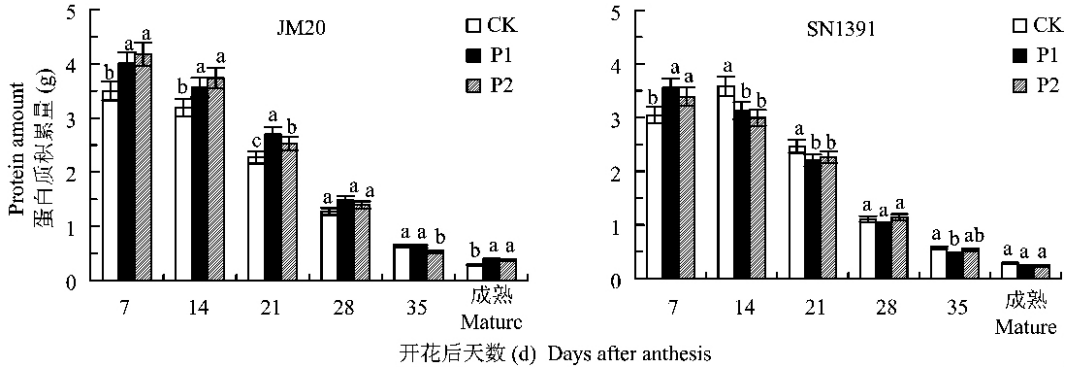

图 7　施磷对子粒蛋白质积累量的影响

Fig.7　Effect of phosphorus fertilizer rate on protein accumulacation in grain

表 1　施磷对小麦子粒蛋白质及其组分含量和产量的影响

Table 1　Effect of phosphorus fertilizer rate on the content of protein and its components in grain and yield of wheat

品种 Cultivar	处理 Treatment	清蛋白(%) Albumin	球蛋白(%) Globulin	醇溶蛋白(%) Glindin	谷蛋白(%) Glutenin	总蛋白(%) Total protein	子粒产量(g/m^2) Grain yield
山农 1391	CK	1.46 a	1.18 a	2.71 a	5.68 a	12.08 a	599.13 b
SN1391	P1	1.43 a	1.15 ab	2.39 b	5.30 b	11.08 b	660.47 a
	P2	1.47 a	1.11 b	2.30 c	5.25 b	10.86 b	686.38 a
济麦 20	CK	1.95 c	1.55 a	2.72 c	6.52 c	13.74 b	573.19 b
JM20	P1	2.30 a	1.41 b	3.40 a	7.22 a	15.22 a	646.36 a
	P2	2.21 b	1.48 ab	3.03 b	6.69 b	14.97 a	650.24 a

注：同一品种同一列数值后不同字母表示其标注的均值差异达到 0.05 的显著水平。

Note：Values followed by different letters within a column for a cultivar are significantly different at $P < 0.05$ level.

3　讨论

3.1　磷素水平与氮代谢酶活性及氮素同化和再分配的关系

王小燕等[19]研究认为，灌浆前中期硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)活性对蛋白质代谢有显著影响；灌浆中后期内肽酶(EP)、羧肽酶(CP)活性对蛋白质代谢贡献较大。本研究结果表明，施磷对小麦旗叶氮代谢有关酶活性影响因品种而异。在 P_2O_5 0～135 kg/hm^2范围内，增施磷肥明显提高 JM20 灌浆前期旗叶 NR、GS 活性，但降低 SN1391 旗叶 NR、GS 活性。JM20 灌浆中期和后期旗叶 EP、CP 活性随磷肥使用量的增加而提高，但 SN1391 旗叶 EP、CP 活性随磷肥的使用而降低。表明小麦强筋与弱筋品种在对磷素水平的反应上是存在差异的。

Mi 等[20]研究指出，高蛋白质品种和低蛋白质品种开花期营养器官氮素浓度并无差异，而氮素运转存在基因型差异；Jeuffroy 等[21]认为，开花期植株总氮量存在明显的基因型差异；田纪春等[22]研究表明，氮素吸收和运转这二个系统是相互独立的。本研究结果看出，强筋小麦品种 JM20 旗叶硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、内肽酶和羧肽酶等氮代谢酶活性均高于弱筋小麦品种 SN1391，子粒游离氨基酸含量亦较高。说明小麦强筋品种旗叶氮素同化能力与再分配能力强以及子粒游离氨基酸含量高是强筋品种 JM20 子粒蛋白质含量高的生理基础。

3.2　磷素水平与子粒蛋白质及其组分含量的关系

施用磷肥对小麦蛋白质积累具有较大影响。毛凤梧等[23]研究认为，在施 P_2O_5 0～150 kg/hm^2范围内，随着施磷量的增加，小麦子粒蛋白质含量增加。王旭东等[24]研究表明，在施 P_2O_5 0～105 kg/hm^2范围内，增施磷肥显著增加蛋白质含量，但施磷量超过 P_2O_5 105 kg/hm^2时，蛋白质含量降低。杨胜利等[25]研究认为，施磷对强筋小麦子粒蛋白质含量没有影响，但降低弱筋小麦子粒蛋白质含量。本研究结果表明，施用磷肥对不同类型品种子粒蛋白质含量的影响不同。在 P_2O_5 0～135 kg/hm^2范围内，增施磷肥明显提高 JM20 子粒蛋白质含量，但却降低 SN1391 子粒蛋白质含量；施磷量超过 P_2O_5 135 kg/hm^2时，两品种对施磷的反应相似，即 P1 与 P2 处理间均无

显著差异。

小麦子粒蛋白质组分含量的变化影响到小麦品质；其中贮藏蛋白含量的变化主要影响小麦加工品质，结构蛋白含量的变化主要影响小麦营养品质。本研究结果表明，施用磷肥提高 JM20 子粒贮藏蛋白和结构蛋白含量，对其营养品质和加工品质均有促进作用。施用磷肥降低 SN1391 贮藏蛋白含量，但对结构蛋白含量影响较小。

在本试验条件下，施用磷肥对两品种氮代谢调控的效应不同，其原因可能在于不同类型品种对磷素水平的敏感性不同，碳氮代谢对磷的反应存在差异。增施磷肥，提高 PEPcase 活性，促使更多光合产物通过糖酵解合成磷酸烯醇式丙酮酸，并在 PEPcase 的作用下生成草酰乙酸，进入三羧酸循环，合成 ATP[26-27]。由于植物对氮素的吸收是一个主动的耗能过程[28]，较高的 ATP 含量促进了 JM20 对氮素的吸收、同化和转运，最终促进子粒蛋白质积累。与 JM20 相比，SN1391 品种本身对氮素的吸收、同化和转运能力较弱，同时，施磷极大地促进了 SN1391 碳素代谢。姜宗庆等[18]研究认为，增施磷肥显著提高弱筋小麦碳代谢相关酶的活性，促进其子粒淀粉积累；李友军等[29]认为，施磷能够促进弱筋小麦旗叶蔗糖向子粒运转，保证了子粒蔗糖的供应，从而增加子粒淀粉含量。碳代谢在底物和能量上与氮代谢相竞争，从而使氮代谢酶活性降低，最终影响其子粒蛋白质积累。

综上所述，施用磷肥对小麦旗叶氮素同化和再分配能力有较大影响。适宜施磷提高强筋型小麦品种 JM20 硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、内肽酶、羧肽酶等的活性，但却降低弱筋型小麦品种 SN1391 硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶、内肽酶、羧肽酶等酶的活性。强筋小麦品种 JM20 氮素同化能力和再分配能力均较强于弱筋小麦品种 SN1391，这可能是强筋型小麦 JM20 子粒蛋白质含量高的生理基础。

施磷量对子粒蛋白质含量的影响因不同类型品种而异，且与旗叶氮代谢有关酶活性存在着对应关系。施用磷肥能提高强筋品种 JM20 子粒蛋白质含量，但却降低弱筋品种 SN1391 子粒蛋白质含量。因此，在生产上应依不同品质类型小麦的品种特性确定适宜的磷肥用量。

参考文献：

[1] 关连珠. 土壤肥料学[M]. 北京：中国农业出版社，2001. 178-181.
Guan L Z. Soil and fertilizer[M]. Beijing：China Agricultural Press，2001.178-181.

[2] 鲁如坤. 土壤-植物营养学原理和施肥[M]. 北京：化学工业出版社，1998. 49-53.
Lu R K. Principle of soil-plant nutrition and fertilization[M]. Bejing：Chemistry Industry Press，1998. 49-53.

[3] 石惠恩，李春喜，杨永光，张维成. 小麦子粒产量和品质氮磷效应的研究[J]. 河南职业技术师院学报，1989，12：73-79.
Shi H E，Li C X，Yang Y G，Zhang W C. A Study on the effects of nitrogen and phosphorus to the grain yield and quality of winter wheat [J]. J. Henan Voc. Techn. Teach. Coll.，1989，12：73-79.

[4] 裴雪霞，张定一，王姣爱，等. 氮、磷对优质强筋小麦产量及品质的影响[J]. 干旱地区农业研究，2003，21(3)：48-50.
Pei X X，Zhang D Y，Wang J A *et al*. Effect of N and P fertilizer on the product and quality of high quality and gluten wheat[J]. Agric. Res. Arid Areas，2003，21(3)：48-50.

[5] 杨平，彭林，戴鸣钧. 氮、磷肥对冬小麦蛋白质含量及氨基酸组分的影响[J]. 土壤通报，1990，21(5)：222-224.
Yang P，Peng L，Dai M J. Effect of nitrogen，phosphorus to protein content and component of amino acid in winter wheat[J]. Chinese J. Soil Sci.，1990，21(5)：222-224.

[6] 姜东，戴廷波，荆奇，等. 氮磷钾肥长期配合施用对冬小麦子粒品质的影响[J]. 中国农业科学，2004，37(4)：566-571.
Jiang D，Dai T B，Jing Q *et al*. Effects of long-term combined application of N，P and K fertilizer on grain quality in winter wheat[J]. Sci. Agric. Sin.，2004，37(4)：566-571.

[7] 张庆江，张立言，毕桓武. 春小麦品种氮的吸收积累的运转特征及与子粒蛋白质含量的关系[J]. 作物学报，1997，23(6)：712-718.
Zhang Q J，Zhang L Y，Bi H W. The absorption，accumulation and translocation of nitrogen and their relation ships to grain protein content in spring wheat variety[J]. Acta Agron. Sin.，1997，23(6)：712-718.

[8] 戴廷波，曹卫星，孙传范，等. 增铵营养对小麦光合作用及硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶的影响[J]. 应用生态学报，2003，14(9)：1529-1532.
Dai T B，Cao W X，Sun C F *et al*. Effect of enhanced ammonium nutrition on photosynthesis and nitrate reductase and glutamine synthetase activities of winter wheat[J]. Chin. J. Appl. Ecol.，2003，14(9)：1529-1532.

[9] 李德全. 植物生理学[M]. 北京：中国农业科技出版社，2004. 60-62.
Li D Q. Physiology of plant[M]. Beijing：China Science Technology Press，2004. 60-62.

[10] 王宪泽，张树芹. 不同蛋白质含量品种叶片 NRA 与蛋白质积累的关系研究[J]. 西北植物学报，1999，19(2)：315-320.
Wang X Z，Zhang S Q. Study on the relation of NRA and nitrogen accumulation in leaves of different protein content wheat[J]. Acta Bot. Boreali-Occid. Sin.，1999，19 (2)：315-320.

[11] Guerrero J M，Losada V M. The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation[J]. Ann. Rev. Plant Physiol.，1981，32：169-204.

[12] Feller U K，Soong T T，Hegman R H. Leaf proteolytic activities and senescence during grain development of field-grown com（*Zea mays* L.）[J]. Plant Physiol.，1977，59：290-294.

[13] 郑丕尧. 作物生理学导论[M]. 北京：北京农业大学出版社，1992.
Zheng P Y. Treatise of crop 's physiology[M]. Beijing：Beijing Agricultural University Press，1992.

[14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：中国高等教育出版社，2000. 127-128，192-194.
Li H S. Principles and techniques of plant physiological and biochemical expeiment [M]. Beijing：Higher Education Publish House，2000. 127-128，192-194.

[15] 何照范. 粮油子粒品质及其分析技术[M]. 北京：农业出版社，1985. 31-41，57-59.
He Z F. Grain quality and its analysis technology[M]. Beijing：Agricultural Press，1985. 31-41，57-59.

[16] Vernon A W. Ribulo sebisphate carboxylose and protenlytic activity in wheat leafs from anthesis through seneacence[J]. Plant Physiol.，1979，64：884-887.

[17] O 'Neal D，Joy K W. Glutamine synthetase of pea leaven-divalent cantion effects，substrate specificity，and other properties[J]. Pxczx-clant Physiol.，1974，54：773-779.

[18] 姜宗庆，封超年，黄联联，等. 施磷量对弱筋小麦扬麦 9 号子粒淀粉合成和积累特性的调控效应[J]. 麦类作物学报，2006，26(6)：81-85.
Jiang Z Q，Feng C N，Huang L L *et al*. Grain starch formation characteristics as affected by phosphorus application in weak-gluten wheat yangmai 9[J]. J. Triticeae Crops，2006，26(6)：81-85.

[19] 王小燕，于振文. 不同小麦品种主要品质性状及相关酶活性研究[J]. 中国农业科学，2005，38(10)：1980-1988.
Wang X Y，Yu Z W. Differences in characteristics of quality and related enzymes activity of different wheat cultivars[J]. Sci. Agric. Sin.，2005，38(10)：1980-1988.

[20] Mi G H，Liu J A，Chen F J. Nitrogen up take and remobilization in maize hybrids differing in leaf senescence[J]. J. Plant Nutr.，2003，26(1)：237-247.

[21] Jeuffroy M H，Bouchard C. Intensity and duration of nitrogen deficiency on wheat grain number[J]. Crop Sci.，1999，39：1385-1393.

[22] 田纪春，张忠义，梁作勤. 高蛋白和低蛋白小麦品种的氮素吸收和运移分配差异的研究[J]. 作物学报，1994，20(1)：76-81.
Tian J C，Zhang Z Y，Liang Z Q. Studies on the difference of nitrogen absorption，transportation and distribution in high and low protein wheat cultivars[J]. Acta Agron. Sin.，1994，20(1)：76-81.

[23] 毛凤梧，赵会杰，段藏禄. 潮土麦田施磷对小麦品质的影响初探[J]. 河南农业大学学报，2001，35(4)：400-402.
Mao F W，Zhao H J，Duan C L. A primary study of the effect of phosphorus fertilizer application on the wheat quality on the alluvial soil[J]. J. Henan Agric. Univ.，2001，35(4)：400-402.

[24] 王旭东，于振文，石玉，王小燕. 磷对小麦旗叶氮代谢有关酶活性和子粒蛋白质含量的影响[J]. 作物学报，2006，32(3)：339-344.
Wang X D，Yu Z W，Shi Y，Wang X Y. Effects of phosphorus on activities of enzymes related to nitrogen metabolism in flag leaves and protein contents in grains of wheat[J]. Acta Agron. Sin.，2006，32(3)：339-344.

[25] 杨胜利，马玉霞，冯荣成，吕海英. 磷肥用量对强筋和弱筋小麦产量及品质的影响[J]. 河南农业科学，2004，(7)：54-57.
Yang S L，Ma Y X，Feng R C，Lü H Y. Influence of P application rate on yield and quality of strong gluten and weak gluten wheat[J]. J. Henan Agric. Sci.，2004，(7)：54-57.

[26] Stitt M，Mller C，Matt P. Step stoards an integrated view of nitrogen metabolism[J]. J. Exp. Bot.，2002，53(370)：959-970.

[27] Scheible W R，Gonzalez-Fontes A，Lauerer M. Nitrate acts a signal to induce organic acid metabolism and repress starch metabolism in tobacco[J]. The Plant Cell，1997，9：783-798.

[28] 曹翠玲，李生秀. 供氮水平对小麦生殖生长时期叶片光合速率、NR 活性和核酸含量及产量的影响[J]. 植物学通报，2003，20(3)：319-324.
Cao C L，Li S X. Effect of nitrogen level on the photosynthetic rate，NR activity and the contents of nucleic acid of wheat leaf in the stage of reproduction[J]. Chin. Bull. Bot.，2003，20 (3)：319-324.

[29] 李友军，熊瑛，陈明灿，骆炳山. 氮、磷、钾对豫麦 50 旗叶蔗糖和子粒淀粉积累的影响[J]. 应用生态学报，2006，17(7)：1196-1200.
Li Y J，Xiong Y，Cheng M C，Luo B S. Effects of nitrogen，phosphorus and potassium fertilization on sucrose accumulation in flag leaf and starch accumulation in kernel of weak gluten wheat[J]. Chin. J. Appl. Ecol.，2006，17(7)：1196-1200.