

稻米蛋白质及其组分研究概况及其对稻米品质的影响

陆丹丹 叶苗 张祖建

(扬州大学农学院/江苏省作物遗传生理国家重点实验室/江苏省粮食作物现代产业技术协同创新中心, 225009, 江苏扬州)

摘要 稻米蛋白质是决定其食味品质的重要因素, 稻米蛋白质含量通常与米饭的食味品质呈显著负相关。作为典型的数量性状, 稻米蛋白质含量受环境因素的影响较大。然而, 稻米蛋白质含量及其构成的决定机制及环境因素对其的影响等方面还有诸多不明之处, 其影响食味品质的机理也不清晰。本文综述了稻米蛋白质的种类、结构及其分布, 稻米蛋白质的合成与积累过程以及蛋白质含量的遗传控制和影响因素, 概括了稻米蛋白质及其组分含量与稻米品质关系的研究进展, 为优质水稻的品种筛选及调优栽培提供参考和借鉴。

关键词 稻米; 蛋白质含量; 蛋白质组分; 食味品质; 蛋白质合成; 环境因素

水稻是我国乃至世界上最主要的粮食作物之一。随着生活水平的提高, 消费者越来越重视稻米品质, 就主食稻米而言, 最为关键的稻米品质性状是食味品质, 即食用时的口感。食味品质决定了其市场价格, 因此优良食味水稻品种的选育也成为育种工作的重要甚至首要目标^[1], 因而优质和丰产协同提高也逐渐成为水稻生产可持续发展的关键方向。蛋白质是稻米中除淀粉以外含量最高的贮藏物质, 其含量及构成是影响稻米蒸煮食味品质的重要因素^[2-3]。周丽慧等^[4]对 351 份水稻的蛋白质含量进行了分析, 发现稻米中粗蛋白含量在 9.3%~17.7%, 平均含量 12.4%; 不同类型水稻品种蛋白质含量存在差异, 籼稻籽粒中蛋白质含量约 13.2%, 粳稻中约 12.18%。优良食味水稻品种通常具有较低的蛋白质含量^[5]。曲红岩等^[6]研究指出, 蛋白质含量对食味的影响程度达到 79%, 蛋白质含量过高显著降低了稻米的食味值。而低蛋白稻米因其具有特殊的功效, 受到特殊人群的青睐, 例如对于肾病和糖尿病患者, 低蛋白稻米可减少肾脏负担, 达到食疗保健的作用^[7-8]。针对一般的主食稻米, 相对较低的蛋白质含量有利于米饭食味品质的改善已经成为稻作科研与生产者的共识。

1 稻米蛋白质的种类、结构及其分布

根据功能不同, 可将水稻胚乳中的蛋白质分为维持细胞正常代谢的贮藏蛋白和储藏物质的结构

蛋白^[9]。水稻种子中蛋白质主要是贮藏蛋白, 结构蛋白种类多, 但总量极少。因此, 生产上所说的蛋白质, 一般是指贮藏蛋白。蒋冬花等^[10]测定了世界上 110 个水稻品种(系)稻米贮藏蛋白及其蛋白组分的含量, 发现稻米蛋白质含量在水稻品种间存在显著差异。按照溶解度不同, 将水稻贮藏蛋白分为清蛋白、球蛋白、醇溶蛋白和谷蛋白, 其中谷蛋白含量最高, 约占稻米蛋白质总量的 80%, 其次是醇溶蛋白, 清蛋白和球蛋白含量较低^[11-12]。

谷蛋白主要包括 57kDa 的谷蛋白前体、37~39kDa 的酸性亚基和 22~23kDa 的碱性亚基, 其中酸性亚基和碱性亚基是由谷蛋白前体翻译后加工剪切而成^[13]。醇溶蛋白分子量较小, 可分为 10、13 和 16kDa 的醇溶蛋白, 其中以 13kDa 醇溶蛋白含量最多; 根据分子量的微弱差别, 13kDa 又可以分为 13a 和 13b 2 个组分^[14]。球蛋白和清蛋白属于禾谷类作物的 α -淀粉酶/胰蛋白酶抑制剂家族, 能够与过敏人群的免疫球蛋白 E 特异结合引起过敏反应, 是一种过敏原蛋白^[15-16]。

蛋白质主要以蛋白体的形式贮藏在水稻胚乳中, 胚乳中有 2 类蛋白体, 蛋白体 I (PB-I) 和蛋白体 II (PB-II)。PB-I 积累难以消化的醇溶蛋白, PB-II 主要积累易被消化吸收的谷蛋白, 球蛋白含量较少^[17]。种子中蛋白质分布并不均匀, 从糠层至胚乳蛋白质含量逐渐减少^[18-19]。周丽慧等^[20]指出, 糙米中 85% 的蛋白质分布在胚乳中, 且胚乳中蛋白质含量由外

作者简介: 陆丹丹, 主要从事水稻栽培学研究, E-mail: 2298482687@qq.com

张祖建为通信作者, 主要从事水稻栽培学研究, E-mail: zzy@yzu.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金(32071945)

收稿日期: 2021-09-26; 修回日期: 2021-11-12; 网络出版日期: 2022-02-17

到内逐渐减少,说明蛋白质在籽粒中呈辐射状分布。Furukawa 等^[21]发现,由胚乳外层至中心谷蛋白和醇溶蛋白含量呈下降趋势。清蛋白和球蛋白主要分布在糠层,最外层含量最高,越往中心含量越低^[22]。因此加工碾磨使清蛋白和球蛋白大部分丢失,精米中的蛋白质主要为谷蛋白和醇溶蛋白。

2 稻米蛋白质的合成与积累

谷蛋白和醇溶蛋白贮藏在特定的蛋白体中,在 mRNA 形成后就开始在细胞内定位。mRNA 从细胞核中转录出来后被分配到特定的内质网(endoplasmic reticulum, ER)膜上合成蛋白质^[23]。这种专一性的定位机制使得蛋白质的合成与积累过程互不干扰^[9]。醇溶蛋白在蛋白体形成的 ER(PB-ER)上加工后,直接沉积在 PB-I 上。而谷蛋白前体首先在内胞浆网池状内质网中加工形成三聚体,然后由高尔基体运输到液泡中^[24],经液泡加工酶催化,切断大小亚基,以二硫键相连,最后再组装成六聚体。当六聚体积累到一定程度时,液泡分解成碎片形成 PB-II,用于贮藏谷蛋白^[25]。尽管关于稻米蛋白质的合成过程已有一些研究,但是还有很多不明之处。当 PB-I 和 PB-II 在胚乳中形成后,便随机围绕着淀粉体和淀粉粒分布。水稻胚乳中 PB-II 的体积和数量大于 PB-I^[13]。韦存虚等^[26]研究发现, PB-I 的剖面呈年轮状,表面附着核糖体, PB-II 为圆形、椭圆形或不规则形,呈黑色。

水稻胚乳中蛋白质含量在花后 6~21d 持续增长,开花后 16d 的增长速率最快。丁艳锋等^[27]认为,蛋白组分在花后 15~25d 或者之后才能充分合成。其中谷蛋白在花后 5d 就开始合成,而醇溶蛋白在花后 10d 才开始合成,抽穗前期谷蛋白合成速率高于醇溶蛋白^[28]。由于稻米蛋白质的合成与积累过程十分复杂,受相关基因的严密调控^[29],目前对胚乳中各种蛋白质合成的生理途径与积累机制并不十分清楚,特别是对结实后期胚乳蛋白质的变化更是有待于探索。

3 稻米蛋白质含量的遗传控制

蛋白质含量属于典型的数量性状,容易受环境因素的影响,遗传力相对较低^[30-31]。关于水稻籽粒蛋白质含量(grain protein content, GPC)遗传机制的研究已有较多进展,蛋白质含量 QTL(quantitative

trait loci)及其基因定位和克隆方面也有报道^[32-34]。由于 GPC 表现的不稳定性,通过不同遗传群体鉴定的 QTL 往往不一致,很少能重复鉴定。目前只有 2 个稳定的与 GPC 相关的 QTL 被成功鉴定和克隆。Peng 等^[35]首次克隆了影响蛋白质含量的 QTL(*qGCI*),其编码一个氨基酸转运蛋白 OsAAP6,作为水稻 GPC 的正向调节因子发挥作用。Yang 等^[31]鉴定了 2 个不受环境因素影响、表现稳定的 QTL(*qGPC-1* 和 *qGPC-10*),并证明编码谷蛋白 A2 型前体的 *OsGluA2* 是 *qGPC-10* 的候选基因,对 GPC 含量起正向调控作用。水稻 GPC 遗传调控网络错综复杂,目前关于 GPC 遗传差异和分子调控机制仍然有很多不明之处。同时因为难以获得效应明显的靶向基因,在水稻 GPC 遗传育种改良方面进展甚微。

4 稻米蛋白质及其组分与稻米品质的关系

4.1 稻米蛋白质及其组分与加工外观品质

不同研究者对稻米蛋白质及其组分对加工外观品质的影响持有不同的观点。石吕^[36]认为蛋白质含量与加工品质无显著相关性,而叶定池等^[37]指出,蛋白质含量与整精米率呈显著正相关,以醇溶蛋白最为显著^[12]。陈书强等^[38]和潘国庆等^[39]则认为蛋白质及其组分含量与加工品质呈显著负相关。部分研究^[40-42]通过分析蛋白质及其组分含量与外观品质的相关性发现,不同水稻品种的蛋白质含量及其组分与垩白粒率和垩白度呈显著负相关。也有研究^[43]观察到蛋白质及其组分含量与垩白度呈正相关,与垩白粒率无显著相关性,与籽粒长宽比呈负相关。从生物学机制来看,稻米蛋白质含量与加工外观品质的关系,可能只限于表面的相关。

4.2 稻米蛋白质及其组分与蒸煮食味品质的关系

食味品质决定米饭的适口性,是稻米品质性状中与实际消费(食用)关系最为直接也最为关键的评价指标。稻米蛋白质含量与蒸煮食味品质关系密切,多数研究者认为增加蛋白质含量对食味品质产生负面影响,也有少数研究认为在一定范围内增加蛋白质含量并不会使稻米的食味品质变差。

食味仪能快速测定稻米的食味值,通常作为食味品质测定的辅助工具。大多数研究报道蛋白质含量与食味品质呈显著负相关,蛋白质含量低的稻米食味值较高^[44-47],尤其是稻米蛋白质含量为 6%~

7%时,其食味品质较好,蛋白质含量大于7%时,食味品质往往会变差^[48]。人工感官评价是稻米食味品质最直接的评价方式。王琦^[49]通过分析感官评价中各指标与蛋白质及其组分含量的相关性,发现总蛋白和谷蛋白含量均与米饭香气、籽粒完整性和硬度呈显著正相关,与黏性呈显著负相关,醇溶蛋白含量与完整性、弹性、硬度和综合口感呈显著正相关,与黏性呈显著负相关,清蛋白和球蛋白含量与感官评价中各指标相关性较弱,说明增加醇溶蛋白含量有利于提高米饭的综合口感。另外,还有研究^[50]指出,蛋白质含量与食味评分和滋味呈显著负相关,蛋白组分中清蛋白含量与气味、光泽、适口性和滋味等均呈显著负相关,说明增加蛋白质含量尤其是清蛋白含量,会降低米饭的适口性。此外,米饭质构特性在一定程度上也可以反映稻米的食味品质^[51]。陈凤莲等^[52]发现总蛋白含量仅与米饭弹性呈显著正相关,谷蛋白含量与籽粒硬度呈显著正相关,醇溶蛋白和球蛋白含量与米饭弹性呈显著负相关,清蛋白和球蛋白含量与籽粒硬度呈显著负相关;质构特性中的内聚性、胶着性和黏附性与蛋白组分无显著相关性,说明在蒸煮过程中蛋白质及其组分含量对米饭质构特性的影响较小。一般认为,醇溶蛋白阻碍淀粉糊化时网状结构发展,消化性差,而谷蛋白营养价值高,易被人体消化吸收,因此,PB-I含量低且PB-II含量较高的水稻品种具有优良的食味品质,反之食味品质较差^[53]。有研究^[43]指出,在总蛋白含量低于10%的条件下,蛋白组分与RVA谱特征值、胶稠度和糊化温度等无显著相关性,说明在蛋白质含量较低的水稻品种中,蛋白质及其组分含量对蒸煮食味品质影响较小;在总蛋白含量高于10%的条件下,醇溶蛋白含量与最高黏度、崩解值和胶稠度呈显著负相关,与热浆黏度、最终黏度和消减值呈显著正相关,显示出在蛋白质含量高的水稻品种中,增加醇溶蛋白含量则会降低稻米的蒸煮食味品质。张欣等^[54]也提出在降低蛋白质含量的同时,选择醇溶蛋白含量低的水稻品种,有利于改善稻米的食味品质。但也有不少研究发现,谷蛋白对食味品质也存在反向作用。吴洪恺等^[55]发现谷蛋白含量低于醇溶蛋白含量的水稻适口性较好。芮闯等^[50]通过分析不同蛋白组分与食味品质的相关性发现,谷蛋白含量与米饭食味品质、光泽、适口性和滋味均呈显著负相关。石吕等^[56]研究表明,蛋白质及其组分蛋白含量的增加都会在不同程

度上降低稻米的蒸煮食味品质,其中谷蛋白含量对食味品质的负面作用也不能被忽视。还有研究^[57]认为,高温下单位籽粒中的稻米蛋白总量并不会出现显著变化,但是谷醇比(谷蛋白含量/醇溶蛋白含量)会上升,稻米食味品质明显劣化。由此可看出,有关谷蛋白含量对食味品质的影响分歧较大,其作用机制还需要深入探讨。

另外,还有一些研究认为,稻米蛋白质含量与食味品质不一定呈负相关。童浩^[40]指出,蛋白质含量与胶稠度呈极显著正相关,与直链淀粉含量和RVA谱特征值无显著相关性,说明增加蛋白质含量不一定会降低稻米的食味品质。张春红等^[58]认为蛋白质含量对食味值的影响总体上是负向作用,但在同一食味类型的粳稻品种间二者相关性并不显著,且不同食味类型品种间二者呈不显著负相关或正相关,表明不同类型品种其蛋白质含量与食味值关系存在差异。王琦^[49]也发现稻米蛋白质含量在3.88%~6.03%,增加其蛋白质含量,特别是醇溶蛋白和谷蛋白含量,在一定程度上能改善稻米的食味品质。钱春荣等^[59]证明了蛋白质含量过高或过低都会使食味值下降,稻米蛋白质含量与食味品质之间并不是简单的线性关系。稻米蛋白质含量对食味品质的影响机制还有待深入研究。

4.3 稻米蛋白质及其组分与营养品质的关系

稻米中的营养成分主要包括蛋白质、氨基酸和维生素等。研究^[60]表明,稻米中营养成分越丰富,其营养价值越高。江良荣等^[61]发现增加蛋白质、氨基酸和维生素等含量,能改善稻米营养品质。陈汉生等^[62]认为稻米营养品质主要取决于蛋白质的含量和质量,必需氨基酸含量是衡量蛋白质质量的指标。蛋白组分中谷蛋白所含的赖氨酸、精氨酸和甘氨酸营养价值高,且易被人体吸收和利用;醇溶蛋白所含的赖氨酸较少,不易被人体消化吸收,因此谷蛋白的营养价值高于醇溶蛋白^[63]。但另一方面,稻米作为主食,消费者更注重稻米的适口性,稻米蛋白质的营养功能相对弱化,因而可能更应该从食味品质的角度分析蛋白质的作用,从而决定栽培和育种的研究方向。

5 稻米蛋白质含量的外在影响因素

5.1 光温等环境条件

水稻结实期温度和光照是影响稻米蛋白质含量的主要环境因素。众多研究发现结实期高温处理

显著增加了籽粒的蛋白质含量^[64-66]和组分蛋白含量^[67]。韦克苏^[68]观察到花后 5~20d 高温胁迫显著增加了清蛋白和球蛋白含量,醇溶蛋白和谷蛋白含量只在花后 5~10d 显著增加,说明灌浆前期高温有利于醇溶蛋白和谷蛋白积累。也有研究^[57,69]发现,高温胁迫使醇溶蛋白含量明显低于对照,还改变了谷蛋白的积累形态,引起 57kDa 谷蛋白前体含量增加,这主要与蛋白质翻译后的转化、转运和聚合等过程密切相关。光照对稻米蛋白质含量有影响,一些研究发现遮光处理增加了蛋白质含量^[70-72]。刘奇华等^[73]发现插秧至幼穗分化期遮光降低了蛋白质含量,抽穗至成熟期遮光却有利于蛋白质的积累。除了温度和光照,CO₂ 浓度升高对稻米品质也有一定影响,研究^[74-75]发现,CO₂ 浓度升高使蛋白质及其组分含量呈下降趋势,但其中的影响机制尚不明确。谢立勇等^[76]发现蛋白质含量随 CO₂ 浓度增加呈先上升后下降的趋势。由此可见,环境因素对稻米蛋白质含量的影响可能因试验材料、处理时期和测定环境的不同而有所差异。

5.2 栽培管理措施

氮肥是生产上应用最多的肥料,对水稻生长有极大影响,籽粒蛋白质的积累是一系列氮代谢活动的结果,因而蛋白质含量与氮素供应有直接关系。许多研究表明稻米蛋白质及其组分含量均随施氮量的增加而增加^[77-78],而蛋白组分占总蛋白的比例却变化很小^[79]。石吕等^[56]发现后期氮肥施用显著增加各组分蛋白含量,尤其是醇溶蛋白和谷蛋白含量,且氮素的作用效应甚至超过供试品种的本身差异。耿春苗^[80]指出,增加施氮量和穗肥比例,显著提高了精米中醇溶蛋白和谷蛋白含量。而邱才飞等^[81]认为后期穗粒肥施用对醇溶蛋白含量无显著影响,但能显著增加其余蛋白组分含量。另外,也有研究^[82]发现施氮量对总蛋白及其组分含量并无显著影响。可见氮肥对蛋白质及其组分含量的影响结论较为一致,增施氮肥特别是水稻生长中后期氮肥会显著提高籽粒蛋白质含量。但是,氮肥对籽粒蛋白质含量的影响可能因不同品种和环境存在一定的差异,氮素影响稻米蛋白质积累的规律及机制还需要进一步研究。此外,还有研究^[83]发现,随着磷肥和钾肥施用量增加,稻米蛋白质含量显著上升,而王伟妮等^[84]认为,施用适量磷肥和钾肥才能提高糙米蛋白质含量,过量施用磷肥和钾肥会降低

糙米蛋白质含量。王成瑗等^[85]则通过固定氮、磷、钾中任意 2 种肥料用量,增加剩余的一种肥料用量,发现只有氮肥用量与蛋白质含量呈显著正相关,磷肥和钾肥的施用对蛋白质含量无显著影响。

灌溉方式对蛋白质含量也有一定影响,但研究结果并不一致。周婵婵等^[86]认为,干湿交替灌溉增加了稻米的蛋白质含量。张自常等^[87]发现干湿交替灌溉主要提高了清蛋白和谷蛋白含量,降低了醇溶蛋白含量,可能是因为干湿交替灌溉增强了根系活力,同时提高了根系中激素水平,从而促进地上部发育,影响稻米蛋白质合成。蔡一霞等^[88]研究指出,正常施氮水平下,水分胁迫提高了精米中谷蛋白和醇溶蛋白含量,高氮水平下,水分胁迫降低了精米中谷蛋白和醇溶蛋白含量。说明不同施氮条件下,水分处理对蛋白质含量的影响不同。然而也有研究^[89]发现,水分胁迫对蛋白质含量无显著影响。

稻米蛋白质含量还受到栽插密度和播期等的影响,随着栽插密度的增加,蛋白质含量呈下降趋势^[90-92]。而陈于敏等^[93]和徐春梅等^[94]认为,提高种植密度会增加籽粒蛋白质含量。季红娟等^[95]和赵庆勇等^[96]发现,播期推迟影响了水稻抽穗期光温条件,从而影响灌浆进程,使稻米蛋白质含量增加。

6 展望

6.1 加强对稻米蛋白质含量生理和遗传机制的研究

稻米蛋白质含量属于典型的数量性状,遗传机制复杂,表达影响因子众多,不同类型品种可能存在较大差异,其决定机制的解析难度更大。需要进一步研究蛋白质及其组分合成与积累过程中遗传分子机理,为调控稻米蛋白质含量的育种工作提供理论依据。需要在阐明影响稻米蛋白质含量的生理机制的基础上,逐步探明蛋白质及其组分合成与积累过程中的遗传生理机制和分子机理,为水稻优质食味品种选育提供可靠的理论依据和有用基因。

6.2 系统研究环境和栽培措施对蛋白质及其组分含量的影响和作用机制

控制中后期施氮量以提高稻米品质,在优质米生产中已经成为默认的做法。而温度、光照、水分和密度等环境条件和栽培措施均对稻米蛋白质含量和食味品质有明显影响,然而深层次的机理解析研究仍有欠缺。有必要进行系统的更精细化的深层次机理性研究,以期能够揭示不同环境条件或栽培

措施对稻米蛋白质及其组分含量的调控作用,为优质稻米规模化生产提供必要的理论依据。

6.3 加强对蛋白质及其组分含量的动态变化及其对食味品质的影响机制研究

目前关于水稻蛋白质含量对食味品质的影响研究多局限于蛋白质总量,而涉及蛋白质组成、形态、结构等分子机制方面的研究较少,对蛋白质积累的动态分析更少。另外,稻米蛋白质含量与其食味品质之间并不是简单的线性关系。加强蛋白质含量的积累动态分析,从籽粒发育角度进行食味品质的影响机制探讨,可能会形成对优质食味品质决定机制的新认识。

参考文献

- [1] Kiyosumi H, Keitaro S, Ken I, et al. Variation in cooking and eating quality traits in Japanese rice germplasm accessions. *Breeding Science*, 2016, 66(2): 309-318.
- [2] Graeme B, Zhao J, Christopher B. Albumin significantly affects pasting and textural characteristics of rice flour. *Cereal Chemistry*, 2010, 87(3): 250-255.
- [3] Graeme B, Christopher B, Zhao J. Effects of glutelin and globulin on the physicochemical properties of rice starch and flour. *Journal of Cereal Science*, 2014, 60(2): 414-420.
- [4] 周丽慧,刘巧泉,张昌泉,等.水稻种子蛋白质含量及组分在品种间的变异与分布. *作物学报*, 2009, 35(5): 884-891.
- [5] 王有伟,苗燕妮,江鹏,等.水稻产量、蛋白质及食味特性的关联研究. *中国农学通报*, 2017, 33(5): 1-5.
- [6] 曲红岩,张欣,施利利,等.水稻食味品质主要影响因子分析. *江苏农业科学*, 2017, 45(6): 172-175.
- [7] 胡培松.功能性稻米研究与开发. *中国稻米*, 2003(5): 3-5.
- [8] 李丽君,刘传光,周新桥,等.水稻蛋白质营养及其遗传改良研究现状. *广东农业科学*, 2011, 38(17): 7-10.
- [9] 刘巧泉,周丽慧,王红梅,等.水稻种子贮藏蛋白合成的分子生物学研究进展. *分子植物育种*, 2008(1): 1-15.
- [10] 蒋冬花,杨宝峰,叶砚,等.水稻种子贮藏蛋白总含量分布和多态性分析. *中国水稻科学*, 2007, 21(6): 673-676.
- [11] Peter R S, Nigel G H. Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(370): 947-958.
- [12] 徐庆国,童浩,胡晋豪,等.稻米蛋白组分含量的品种差异及其与米质的关系. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2015, 41(1): 7-11, 41.
- [13] Yamagata H, Sugimoto T, Tanaka K, et al. Biosynthesis of storage proteins in developing rice seeds. *Plant Physiology*, 1982, 70(4): 1094-1100.
- [14] Yamagata H, Tanaka K. The site of synthesis and accumulation of rice storage proteins. *Plant and Cell Physiology*, 1986, 27(1): 135-145.
- [15] Limas G G, Salinas M, Moneo I, et al. Purification and characterization of ten new rice NaCl-soluble proteins: identification of four protein-synthesis inhibitors and two immunoglobulin-binding proteins. *Planta*, 1990, 181(1): 1-9.
- [16] Shibasaki M, Suzuki S, Nemoto H, et al. Allergenicity and lymphocyte-stimulating property of rice protein. *The Journal of Allergy and Clinical Immunology*, 1979, 64(4): 259-265.
- [17] 郑彦坤,曾德二,魏和平,等.水稻胚乳组织的结构观察. *中国水稻科学*, 2017, 31(1): 91-98.
- [18] Resurreccion A P, Juliano B O, Tanaka Y. Nutrient content and distribution in milling fractions of rice grain. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1979, 30(5): 475-481.
- [19] 卢夏茹,马启林,杨俊.水稻种子蛋白质突变体米粒内蛋白质的分布特性分析. *广东农业科学*, 2015, 42(1): 1-3, 7.
- [20] 周丽慧,刘巧泉,顾铭洪.不同粒型稻米碾磨特性及蛋白质分布的比较. *作物学报*, 2009, 35(2): 317-323.
- [21] Furukawa S, Mizuma T, Kiyokawa Y, et al. Distribution of storage proteins in low-glutelin rice seed determined using a fluorescent antibody. *Journal of Bioscience and Bioengineering*, 2003, 96(5): 467-473.
- [22] 于国波.水稻中四种蛋白质组分的研究进展. *黑龙江科技信息*, 2009(5): 99.
- [23] Crofts A J, Washida H, Okita T W, et al. Targeting of proteins to endoplasmic reticulum-derived compartments in plants: the importance of RNA localization. *Plant Physiology*, 2004, 136(3): 3414-3419.
- [24] Yasuda H, Hirose S, Kawakatsu T, et al. Overexpression of BiP has inhibitory effects on the accumulation of seed storage proteins in endosperm cells of rice. *Plant and Cell Physiology*, 2009, 50(8): 1532-1543.
- [25] Muntz K. Deposition of storage proteins. *Plant Molecular Biology*, 1998, 38(1/2): 77-99.
- [26] 韦存虚,蓝盛银,徐珍秀.水稻胚乳细胞发育中的蛋白体的形成. *作物学报*, 2002, 28(5): 591-594.
- [27] 丁艳锋,赵长华,王强盛,等.穗肥施用时期对水稻籽粒中胚乳蛋白积累的影响. *作物学报*, 2003, 29(4): 606-609.
- [28] Li X X, Okita T W. Accumulation of prolamines and glutelins during rice seed development: a quantitative evaluation. *Plant and Cell Physiology*, 1993, 34(3): 385-390.
- [29] Taek K W, Li X, Okita T W. Expression of storage protein multigene families in developing rice endosperm. *Plant and Cell Physiology*, 1993, 34(4): 595-603.
- [30] Shewry P R. Improving the protein content and composition of cereal grain. *Cereal Science*, 2007, 46(3): 239-250.
- [31] Yang Y H, Guo M, Sun S Y, et al. Natural variation of OsGluA2 is involved in grain protein content regulation in rice. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 138-141.
- [32] 鄢宝,王岩,高冠军,等.水稻糙米蛋白质含量 QTL 定位及上位性分析. *分子植物育种*, 2012, 10(5): 594-599.
- [33] 毕京翠.水稻蛋白质含量分析与四种蛋白组分的 QTL 定位. 南京:南京农业大学,2006.
- [34] Zheng L, Zhang W, Chen X, et al. Dynamic QTL analysis of rice protein content and protein index using recombinant inbred lines. *Journal of Plant Biology*, 2011, 54(5): 321-328.
- [35] Peng B, Kong H L, Li Y B, et al. OsAAP6 functions as an important regulator of grain protein content and nutritional quality in rice. *Nature Communications*, 2014, 5(1): 1298-1301.
- [36] 石吕.水稻精米蛋白质含量与稻米品质变化的关系.扬州:扬州大学,2017.
- [37] 叶定池,吴春赞,林华,等.水稻产量构成因子与稻米品质性状的关系. *中国农学通报*, 2006, 22(2): 204-206.
- [38] 陈书强,薛菁芳,潘国君,等.粳稻粒间蛋白质及其组分与品质性状间的相关性研究. *中国粮油学报*, 2015, 30(7): 1-6, 11.
- [39] 潘国庆,陈新红,张安存,等.粳稻粒型与稻米品质相关关系的研究. *安徽农业科学*, 2010, 38(8): 3957-3959.
- [40] 童浩.稻米品质的品种差异及与淀粉酶和蛋白组分的关系.长

- 沙：湖南农业大学，2014.
- [41] 刘奇华，蔡建，刘敏，等. 两个籼稻品种垩白对稻米蒸煮食味与营养品质的影响. 中国水稻科学，2007，21(3)：327-330.
- [42] 王鹏跃. 稻米蛋白质及组成对其蒸煮食味品质影响的研究. 杭州：浙江工商大学，2016.
- [43] 张启莉. 籼稻米蛋白质影响米饭蒸煮食味品质的研究. 成都：四川农业大学，2012.
- [44] 张欣，施利利，刘晓宇，等. 不同施肥处理对水稻产量、食味品质及蛋白质组分的影响. 中国农学通报，2010，26(4)：104-108.
- [45] 杨静，罗秋香，钱春荣，等. 氮素对稻米蛋白质组分含量及蒸煮食味品质的影响. 东北农业大学学报，2006，37(2)：145-150.
- [46] 陈莹莹. 江苏早熟晚粳品种稻米品质对氮肥的响应及其类型. 扬州：扬州大学，2012.
- [47] 王丹英，章秀福，朱智伟，等. 食用稻米品质性状间的相关性分析. 作物学报，2005，31(8)：1086-1091.
- [48] Wakamatsu K I, Sasaki O, Uezono I, et al. Effect of the amount of nitrogen application on occurrence of white-back kernels during ripening of rice (*Oryza sativa*) under high-temperature conditions. Japanese Journal of Crop Science, 2008, 77(4): 424-433.
- [49] 王琦. 粳稻蒸煮食味品质形成的理化基础研究. 南京：南京农业大学，2016.
- [50] 芮闯，刘莹，孙建平. 蛋白质与大米食味品质的相关性分析. 食品科技，2012，37(3)：164-167, 171.
- [51] 张玉荣，周显青，杨兰兰. 大米食味品质评价方法的研究现状与展望. 中国粮油学报，2009，24(8)：155-160.
- [52] 陈凤莲，贺殷媛，管哲贤，等. 基于组成成分和米饭质地性状的东北粳稻聚类分析. 中国粮油学报，2020，35(7)：1-7.
- [53] 王继馨，张云江，程爱华，等. 水稻蛋白亚基含量对米饭食味的影响. 中国农学通报，2008(1)：89-92.
- [54] 张欣，施利利，丁得亮，等. 稻米蛋白质相关性状与 RVA 特征谱及食味品质的关系. 食品科技，2014，39(10)：188-191.
- [55] 吴洪恺，刘世家，江玲，等. 稻米蛋白质组分及总蛋白质含量与淀粉 RVA 谱特征值的关系. 中国水稻科学，2009，23(4)：421-426.
- [56] 石吕，张新月，孙惠艳，等. 不同类型水稻品种稻米蛋白质含量与蒸煮食味品质的关系及后期氮肥的效应. 中国水稻科学，2019，33(6)：541-552.
- [57] 韩展誉，管弦悦，赵倩，等. 灌浆温度和氮肥及其互作效应对稻米贮藏蛋白组分的影响. 作物学报，2020，46(7)：1087-1098.
- [58] 张春红，李金州，田孟祥，等. 不同食味粳稻品种稻米蛋白质相关性状与食味的关系. 江苏农业学报，2010，26(6)：1126-1132.
- [59] 钱春荣，冯延江，杨静，等. 水稻籽粒蛋白质含量选择对杂种早代蒸煮食味品质的影响. 中国水稻科学，2007，21(3)：323-326.
- [60] 廖江林，肖国樱，李阳生，等. 我国功能营养稻研究进展及发展对策. 农业现代化研究，2003(3)：170-173.
- [61] 江良荣，李义珍，王侯聪，等. 稻米营养品质的研究现状及分子改良途径. 分子植物育种，2004(1)：112-120.
- [62] 陈汉生，吴平理，高泉荪，等. 关于稻米蛋白质的氨基酸含量研究. 种子，1986(4)：13-19.
- [63] 何莹. 水稻谷蛋白的质谱和 Western Blot 鉴定与贮藏蛋白分析. 武汉：武汉大学，2010.
- [64] 郑旭川. 灌浆结实期高温弱光对水稻籽粒蛋白质代谢关键酶活性及氨基酸组分的影响. 成都：四川农业大学，2009.
- [65] 梁成刚，陈利平，汪燕，等. 高温对水稻灌浆期籽粒氮代谢关键酶活性及蛋白质含量的影响. 中国水稻科学，2010，24(4)：398-402.
- [66] 张桂莲，张顺堂，王力，等. 抽穗结实期不同时段高温对稻米品质的影响. 中国农业科学，2013，46(14)：2869-2879.
- [67] 曹云英. 高温对水稻产量与品质的影响及其生理机制. 扬州：扬州大学，2009.
- [68] 韦克苏. 花后高温对水稻胚乳淀粉合成与蛋白积累的影响机理. 杭州：浙江大学，2012.
- [69] 马启林，李阳生，田小海，等. 高温胁迫对水稻贮藏蛋白质的组成和积累形态的影响. 中国农业科学，2009，42(2)：714-718.
- [70] 陆佳岚，马成，陶明焯，等. 不同光温条件对水稻 9311 产量及品质的影响. 江苏农业学报，2020，36(3)：535-543.
- [71] 许光利，刘佳，梁成刚，等. 灌浆结实期弱光对水稻籽粒氮代谢酶及蛋白质含量的影响. 浙江大学学报(农业与生命科学版)，2016，42(1)：53-62.
- [72] 董明辉，惠锋，顾俊荣，等. 灌浆期不同光强对水稻不同粒位籽粒品质的影响. 中国生态农业学报，2013，21(2)：164-170.
- [73] 刘奇华，李天，蔡建，等. 不同生育期遮光对水稻籽粒直链淀粉及蛋白质含量的影响. 中国农学通报，2006，22(8)：234-237.
- [74] 景立权，户少武，穆海蓉，等. 大气环境变化导致水稻品质总体变劣. 中国农业科学，2018，51(13)：2462-2475.
- [75] Jing L Q, Wang J, Shen S B, et al. The impact of elevated CO₂ and temperature on grain quality of rice grown under open-air field conditions. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2016, 96(11): 3658-3667.
- [76] 谢立勇，马占云，韩雪，等. CO₂ 浓度与温度增高对水稻品质的影响. 东北农业大学学报，2009，40(3)：1-6.
- [77] 乔江方. 氮素对稻米外观品质的影响及其碳氮代谢基础研究. 南京：南京农业大学，2011.
- [78] 朱永波，韩展誉，程方民. 氮肥对水稻营养品质、外观品质和加工品质的影响. 基层农技推广，2019(12)：26-29.
- [79] 兰艳，黄翌，隋晓东，等. 施氮量对低谷蛋白水稻产量及品质的影响. 华南农业大学学报，2019，40(4)：8-15.
- [80] 耿春苗. 氮肥及播期对低谷蛋白水稻产量和品质形成的影响. 南京：南京农业大学，2011.
- [81] 邱才飞，彭春瑞，邵彩虹. 施肥技术对不同早稻品种的产量及稻米蛋白质的影响. 中国稻米，2009(6)：43-45.
- [82] 张其芳，刘奎刚，苏达，等. 氮素和水分处理对稻米植酸含量和蛋白组分的影响. 植物营养与肥料学报，2012，18(3)：542-550.
- [83] 董作珍，吴良欢，柴婕，等. 不同氮磷钾处理对浙优 1 号水稻产量、品质、养分吸收利用及经济效益的影响. 中国水稻科学，2015，29(4)：399-407.
- [84] 王伟妮，鲁剑巍，何予卿，等. 氮、磷、钾肥对水稻产量、品质及养分吸收利用的影响. 中国水稻科学，2011，25(6)：645-653.
- [85] 王成瑗，张文香，赵磊，等. 氮磷钾肥料用量对水稻产量与品质的影响. 吉林农业科学，2010，35(1)：28-33.
- [86] 周婵婵，黄元财，贾宝艳，等. 施氮量和灌溉方式的交互作用对东北粳稻米品质的影响. 中国水稻科学，2019，33(4)：357-367.
- [87] 张自常，李鸿伟，陈婷婷，等. 畦沟灌溉和干湿交替灌溉对水稻产量与品质的影响. 中国农业科学，2011，44(24)：4988-4998.
- [88] 蔡一霞，王维，朱庆森. 水分胁迫对水稻籽粒蛋白质积累及营养品质的影响. 植物生态学报，2007，31(3)：536-543.
- [89] 李国生，王志琴，袁莉民，等. 结实期土壤水分和氮素营养对水稻产量与品质的交互影响. 中国水稻科学，2008，22(2)：161-166.
- [90] 胡雅杰，吴培，邢志鹏，等. 机插方式和密度对水稻主要品质

- 性状及淀粉 RVA 谱特征的影响. 扬州大学学报 (农业与生命科学版), 2017, 38(3): 73-82.
- [91] 荆爱霞. 移栽行距、密度对水稻超高产形成的影响. 扬州: 扬州大学, 2008.
- [92] 程效义, 徐海, 马作斌, 等. 施氮量与栽插密度对粳稻米品质的影响. 杂交水稻, 2011, 26(5): 77-80.
- [93] 陈于敏, 世荣, 韩蕊, 等. 施氮量和栽插密度对‘云粳 30 号’产量和品质的影响. 西南农业学报, 2014, 27(4): 1419-1423.
- [94] 徐春梅, 王丹英, 邵国胜, 等. 施氮量和栽插密度对超高产水稻中早 22 产量和品质的影响. 中国水稻科学, 2008, 22(5): 507-512.
- [95] 季红娟, 董长生, 赵步洪, 等. 播期和栽插密度对水稻扬粳 805 产量与品质的影响. 扬州大学学报 (农业与生命科学版), 2018, 39(2): 10-15.
- [96] 赵庆勇, 朱镇, 张亚东, 等. 播期和地点对不同生态类型粳稻稻米品质性状的影响. 中国水稻科学, 2013, 27(3): 297-304.

Research Progress on Rice Protein and Its Components and Their Effects on Rice Quality

Lu Dandan, Ye Miao, Zhang Zujian

(College of Agriculture, Yangzhou University/Jiangsu Key Laboratory of Crop Genetics and Physiology/Jiangsu Co-Innovation Center for Modern Production Technology of Grain Crops, Yangzhou 225009, Jiangsu, China)

Abstract Rice protein is an important factor determining its eating quality. Rice protein content is usually negatively correlated with rice eating quality. As a typical quantitative trait, rice protein content is greatly affected by environmental factors. However, the determining mechanisms of rice protein content and its components as well as their regulations by environmental factors are still unclear. The influencing mechanisms of rice protein on rice eating quality are also unclear. The types, structure, distribution, synthesis, accumulation process, genetic control and influencing factors of rice protein content were reviewed, and the research progress in the relationship of contents of rice protein and its components with rice quality was also summarized. The review provides a theoretical basis for selecting high-quality rice cultivars and optimizing cultivation techniques for rice production.

Key words Rice; Protein content; Protein components; Eating quality; Protein synthesis; Environmental factors