

# 高、低分子量麦谷蛋白亚基等位变异对小麦 加工品质性状的影响

刘丽<sup>1,2</sup>, 周阳<sup>1</sup>, 何中虎<sup>1,3</sup>, 王德森<sup>1</sup>, 张艳<sup>1</sup>, Peña R.J.<sup>4</sup>

(<sup>1</sup> 中国农业科学院作物育种栽培研究所/国家小麦改良中心, 北京 100081; <sup>2</sup> 云南省农业科学院粮食作物研究所, 昆明 650205;  
<sup>3</sup> 国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)中国办事处, 北京 100081; <sup>4</sup> 国际玉米小麦改良中心(CIMMYT), 墨西哥, Apdo. 6-641, 06600)

**摘要:** 以面包加工品质差异较大的普通小麦 DH 群体(Pavon × Avocet), 其等位变异位点为 *Glu-A1* (N 和 2<sup>\*</sup>)、*Glu-B1* (7+8 和 17+18)、*Glu-D1* (2+12 和 5+10)、*Glu-A3* (a 和 b) 和 *Glu-B3* (b 和 h), 研究了 HMW-GS 和 LMW-GS 等位变异对小麦加工品质的影响。结果表明, HMW-GS 和 LMW-GS 等位变异对籽粒蛋白质含量和 SDS 沉降值的影响未达显著水平, 对和面时间与耐揉性的影响达 1% 显著水平。按位点贡献大小排序, *Glu-D1* > *Glu-B1* > *Glu-B3* > *Glu-A1* > *Glu-A3*; 就单个亚基而言, 在 *Glu-A1* 位点 N 与 2<sup>\*</sup> 差异较小, 在 *Glu-B1* 位点 7+8 > 17+18, 在 *Glu-D1* 位点 5+10 > 2+12, *Glu-A3* 位点的 *GluA3a* 与 *GluA3b* 对小麦品质的效应差异不显著, 在 *Glu-B3* 位点 *GluB3b* > *GluB3h*。亚基组合为 2<sup>\*</sup>、7+8、5+10、*GluB3b* 和 N、7+8、5+10、*GluB3b* 的 DH 系, 其加工品质优良; 亚基组合为 2<sup>\*</sup>、17+18、2+12 和 *GluB3h* 的 DH 系, 加工品质较差。

**关键词:** 普通小麦; 高分子量麦谷蛋白亚基; 低分子量麦谷蛋白亚基; 加工品质

## Effect of Allelic Variation in HMW and LMW Glutenin Subunits on the Processing Quality in Common Wheat

LIU Li<sup>1,2</sup>, ZHOU Yang<sup>1</sup>, HE Zhong-hu<sup>1</sup>, WANG De-sen<sup>1</sup>, ZHANG Yan<sup>1</sup>, Peña R.J.<sup>4</sup>

(<sup>1</sup> National Wheat Improvement Center/Institute of Crop Breeding and Cultivation, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;  
<sup>2</sup> Crop Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205;  
<sup>3</sup> CIMMYT-China Office, c/o Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;  
<sup>4</sup> CIMMYT, Apdo, Postal 6-641, 06600 Mexico, D.F., Mexico)

**Abstract:** Effects of allelic variation in HMW-GS and LMW-GS on processing quality were investigated in a DH population derived from poor breadmaking quality cultivar Avocet and good breadmaking cultivar Pavon. Parents differed at five loci: *Glu-A1* (N and 2<sup>\*</sup>), *Glu-B1* (7+8 and 17+18), *Glu-D1* (2+12 and 5+10), *Glu-A3* (a and b), and *Glu-B3* (b and h). No significant difference in kernel protein content and SDS sedimentation volume were observed among DH lines based on alleles. According to the allele contribution to mixing time and mixing tolerance, different glutenin subunit loci could be ranked as: *Glu-D1* > *Glu-B1* > *Glu-B3* > *Glu-A1* > *Glu-A3*. At *Glu-A1*, N > 2<sup>\*</sup>; at *Glu-B1*, 7+8 > 17+18; at *Glu-D1*, 5+10 > 2+12; at *Glu-A3*, *GluA3a* ≈ *GluA3b*; at *Glu-B3*, *GluB3b* > *GluB3h*. Lines carrying 2<sup>\*</sup>, 7+8, 5+10, *GluB3b* and N, 7+8, 5+10, *GluB3b* performed good mixing time and mixing tolerance, while lines with 2<sup>\*</sup>, 17+18, 2+12, *GluB3h* shown poor mixing parameters.

**Key words:** Common wheat; HMW-GS; LMW-GS; Processing quality

小麦面筋蛋白主要由麦谷蛋白和醇溶蛋白构成, 是决定面团黏弹性的主要因素。麦谷蛋白赋予

收稿日期: 2003-05-08

基金项目: 国家“863”计划资助项目(2001AA241031)、“973”重大基础研究发展规划资助项目(2002CB101300)和北京市自然科学基金资助项目(04Y022)

作者简介: 刘丽(1974-), 女, 云南昆明人, 硕士, 主要从事小麦遗传育种研究。何中虎为通讯作者, Tel: 010-68918547; E-mail: Zhhe@public3.

bta.net.cn

面团弹性,醇溶蛋白赋予面团延展性,良好的弹性和延展性是制作优质面包的基础<sup>[1]</sup>。根据十二烷基硫酸钠-聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)迁移率,麦谷蛋白可分为高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS)和低分子量麦谷蛋白亚基(LMW-GS)。HMW-GS分别由位于第一同源组群染色体长臂的 *Glu-A1*、*Glu-B1* 和 *Glu-D1* 位点的基因(统称 *Glu-1*)编码,而 LMW-GS 则分别由位于短臂上的 *Glu-A3*、*Glu-B3* 和 *Glu-D3* 位点的基因(统称 *Glu-3*)编码<sup>[2,3]</sup>。

虽然小麦麦谷蛋白的数量与加工品质有关<sup>[4]</sup>,但 Payne 等<sup>[5,6]</sup>认为 HMW-GS 构成对加工品质的影响更大。对 HMW-GS 与面包加工品质之间的关系已有较一致的认识<sup>[7-15]</sup>,HMW-GS 组成已成为品质育种中亲本选配和杂交后代选择的重要依据。LMW-GS 在麦谷蛋白中占很大比例(约 75%)<sup>[16]</sup>,对小麦加工品质也有不可忽视的作用<sup>[17-23]</sup>,Brett 等<sup>[24]</sup>用免疫技术研究了 LMW-GS 对面包加工品质的重要贡献。Cornish 等<sup>[25]</sup>的研究表明,LMW-GS 位点对面团黏弹性的作用以加性效应为主,位点间互作效应也达显著水平,在 *Glu-3* 的 3 个位点中,bbb,bbc 和 ebc 为优良的 LMW-GS 构成。HMW-GS 和 LMW-GS 位点的互作效应也影响小麦加工品质<sup>[10,21,24]</sup>,*Glu-1* 和 *Glu-3* 的 6 个位点对最大抗延阻力的贡献大小为,*Glu-D1* > *Glu-B1* > *Glu-B3* > *Glu-A3* > *Glu-D3* = *Glu-A1*<sup>[24]</sup>。在过去 10 年间,LMW-GS 组成及其与加工品质的关系已成为国际上的热点研究领域之一。LMW-GS 与醇溶蛋白紧密连锁,增加了研究 LMW-GS 的难度,因此,LMW-GS 与小麦品质的关系还需进一步验证,才能将其用于品质改良。国内对 LMW-GS 的研究很少<sup>[26-28]</sup>,由于受方法和材料所限,未能将 HMW-GS 和 LMW-GS 综合考虑,更谈不上将其用于育种实践。

本研究旨在利用 LMW-GS 与醇溶蛋白紧密的连锁关系,用 HMW-GS 和 LMW-GS 构成差异较大的优质小麦 Pavon 与劣质小麦 Avocet 的 DH 群体,通过 SDS-PAGE 分析醇溶蛋白、HMW-GS 和 LMW-GS,并由醇溶蛋白谱带推导 *Glu-B3* 位点的亚基类型<sup>[29]</sup>,研究 HMW-GS 和 LMW-GS 等位变异与小麦品质性状的关系,为合理利用贮藏蛋白构成,提高小麦加工品质提供理论基础。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料

CIMMYT 优质小麦 Pavon 与澳大利亚劣质小麦

Avocet 的 149 份 DH 群体由 CIMMYT 小麦项目提供,2002 年种植在内蒙古自治区巴盟农科所试验田,田间种植按 DH 系的编号排列,1 次重复,2 行区,行长 1.0 m,行距 0.3 m,试验地肥力中等,按当地常规管理。

### 1.2 SDS-PAGE 分离蛋白

旋风磨制粉(0.5 mm 筛孔)后称取 40 mg,加入 50%异丙醇在 65℃提取,取上清液置于 65℃烘箱干燥,加入醇溶蛋白样品提取液(pH 8.0),得到醇溶蛋白样;在沉淀中分别加入 2.0%二巯苏糖醇(DTT)和 1.4%四乙烯吡啶(VP),还原及烷基化 HMW-GS 和 LMW-GS,然后加入含有还原剂 β-巯基乙醇的谷蛋白样品提取液(pH 6.8),提取麦谷蛋白样品<sup>[29]</sup>。

制胶:醇溶蛋白和麦谷蛋白均用 13%的分离胶(pH 8.8,C = 1.3%)和 4.8%的浓缩胶(pH 6.8,C = 1.3%)分离。

电泳:加样量均为 7 μl,电极缓冲液 pH 值约为 8.0,每板胶电流 15 mA,10℃电泳 10 h。

染色与脱色:考马斯亮蓝 R-250 染色 24 h,蒸馏水脱色 48 h。

此方法的主要优点是,能非常清楚地分辨 2\* 与 2、2 与 3、3 与 4、4 与 5 等难以分辨的亚基,可根据亚基的连锁关系,如 5 与 10 亚基连锁,2、3 和 4 亚基与 12 亚基连锁来判断 10 与 12 亚基;缺点是对电泳槽的要求高,必须有 17 cm 长的胶面才能很好地分辨 10 与 12 亚基。

### 1.3 品质分析

用 Foss 公司生产的 1241 型近红外光谱透射仪测定籽粒蛋白质含量。

制粉:用 Foss Tecator 公司生产的 Cyclotec1093 型旋风磨制全粉(0.5 mm 筛孔),用 Brabender 公司生产的 Quadrant Junior 磨制面粉,过 60 目筛,出粉率约 58%。

微量沉降值用德国 Brabender 公司生产的沉降实验装置,采用 Pena 等的方法<sup>[30]</sup>。

揉面仪参数用 10 g 美国 Nationalmfg 公司生产的揉面仪,按 AACC 方法 54-40A 测定,记录和面时间(mixing time)和耐揉性(mixing tolerance),如(图 1)所示。

### 1.4 统计分析

用  $\chi^2$  测验检验位点分布的适合性,用 SAS8c 统计软件进行分类及方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 亲本和 DH 群体麦谷蛋白亚基的等位变异分析

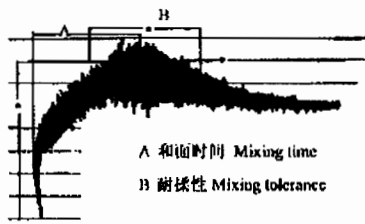
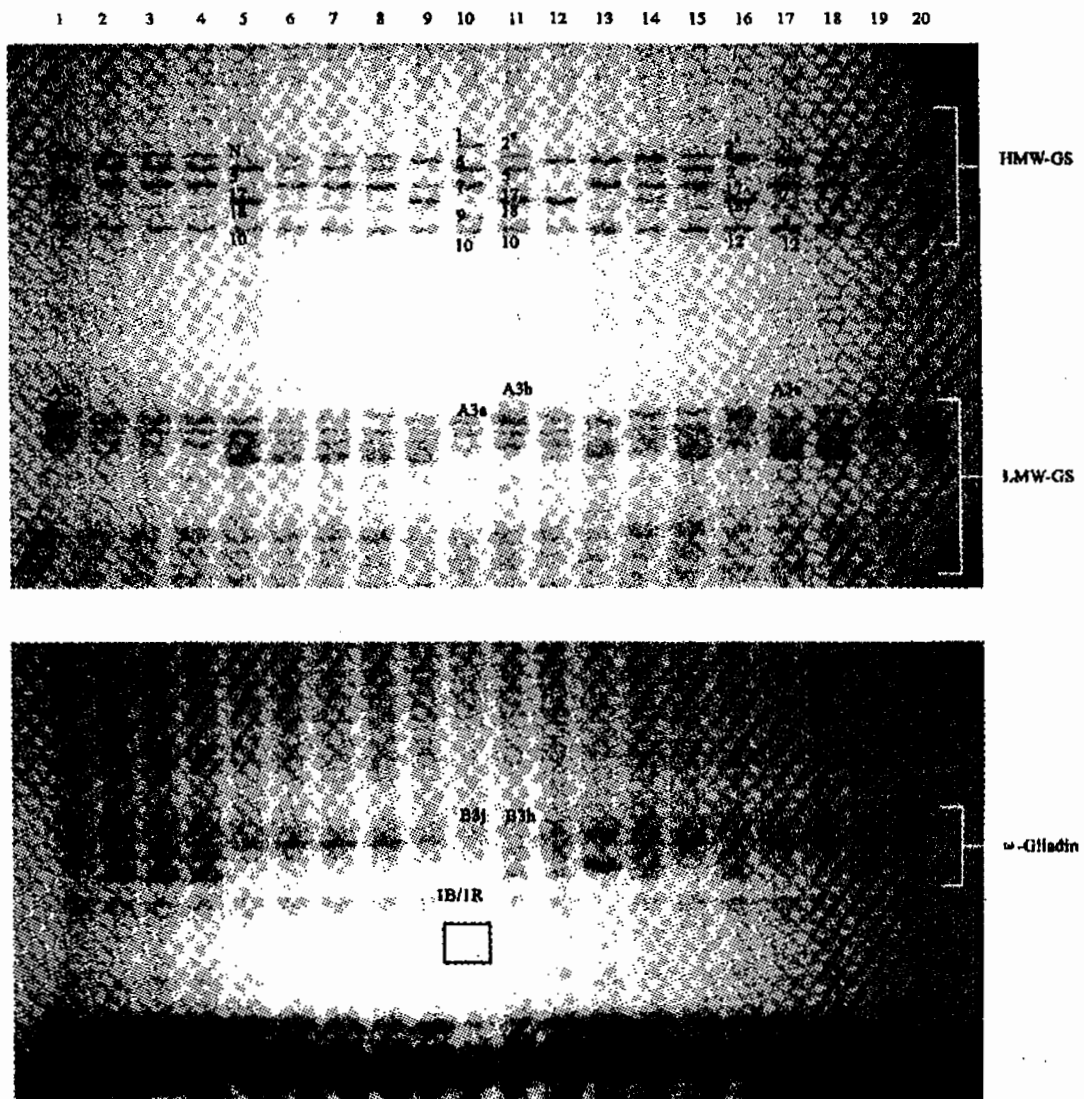


图1 用揉面仪测定的结果

Fig.1 The result of test by knead dough instrument

SDS-PAGE 分析表明, DH 群体母本 Pavon 的 HMW-GS 和 LMW-GS 构成为 2\*, 17 + 18, 5 + 10、GluA3b 和 GluA3h, 父本 Avocet 的 HMW-GS 和 LMW-GS 构成为 N, 7 + 8, 2 + 12、GluA3a 和 Glu-A3b (图 2)。DH 群体的籽粒蛋白质含量、SDS 沉降值、和面时间与耐揉性的平均值分别为 13.5%、14.1 ml、2.3 min 和 2.3 min, 变异范围分别为 11.0 ~ 16.9%、8.8 ~ 22.0 ml、1.2 ~ 4.7 min 和 0.9 ~ 5.9 min。从表 1



A. 麦谷蛋白 Glutenin                      B. 醇溶蛋白 Gliadin

1. Opata (CK1); 10. Seri (CK2 for 1B/1R); 11. Pavon (Parent); 17. Avocet (Parent); 20. Pytic (CK3)

图 A 和 B 的点样顺序相同 The sequence of loading sample was same in Fig. A and B

图 2 DH 群体的 SDS-PAGE 分析

Fig.2 SDS-PAGE patterns in DH progeny

表1 DH群体的HMW-GS和LMW-GS构成<sup>1)</sup>

Table 1 Frequency of HMW and LMW glutenin subunits in DH population

位点 Loci	亚基 Subunit	数目 Number	频率 Frequency(%)	$\chi^2$ 值 $\chi^2$ value
Glu-A1	N	60	40.8	4.60*
	2*	87	59.2	
Glu-B1	7+8	73	49.7	0.00
	17+18	74	50.3	
Glu-D1	2+12	70	47.6	0.24
	5+10	77	52.4	
Glu-A3	GluA3a	70	47.6	0.24
	GluA3b	77	52.4	
Glu-B3	GluB3b	78	53.1	0.55
	GluB3h	69	46.9	

<sup>1)</sup>  $\chi^2_{0.05,1} = 3.84$ ,  $\chi^2_{0.01,1} = 6.63$

可以看出,在DH群体的Glu-A1位点,2\*亚基的频率较高,为59.2%,N亚基的频率较低,为40.8%,其余的4个HMW-GS和LMW-GS位点即2+17+18与7+8、5+10与2+12、GluA3b与GluA3a,以及GluA3h与GluA3b频率差异不大。 $\chi^2$ 测验表明,除Glu-A1位点外,其它位点亚基的分离比符合1:1。

## 2.2 位点变异对加工品质的影响

以Glu-A1、Glu-B1、Glu-D1、Glu-A3和Glu-B3 5个因素,对DH群体的籽粒蛋白含量、SDS沉降值、和面时间与耐揉性进行多因素方差分析,比较HMW-GS和LMW-GS 5个位点对加工品质的贡献大小。由表2和表3可以看出,所有位点对籽粒蛋白质含量和沉降值的加性效应;对籽粒蛋白质含量、沉降值、和面时间与耐揉性的互作效应均未达显著水平。Glu-A1位点对耐揉性的加性效应达5%显著水平;Glu-B1位点对和面时间与耐揉性的加性效应分别达1%和5%显著水

平,但贡献率不大;Glu-B3位点对和面时间与耐揉性的加性效应分别达5%和1%显著水平,但贡献率也较小;Glu-A3位点对和面时间与耐揉性的加性效应未达显著水平。Glu-D1位点对和面时间与耐揉性的加性效应皆达1%显著水平,贡献率分别为31%和23%。就单个亚基而言,含有5+10亚基的DH系的和面时间与耐揉性均为2.7 min,明显优于含有2+12亚基的DH系的和面时间(1.9 min)与耐揉性(1.8 min),差异达1%显著水平。具GluB3b亚基的群体,和面时间为2.4 min,高于含有GluB3h亚基的DH系的和面时间(2.2 min),差异达5%显著水平。具7+8亚基的群体,和面时间为2.4 min,高于含有17+18亚基的DH系的和面时间(2.2 min),差异达5%显著水平。含有2\*亚基的DH系与含有N亚基的DH系之间及含有GluA3b亚基的DH系与含有GluA3a亚基的DH系之间的品质差异均未达5%显著水平。

表2 HMW-GS和LMW-GS不同位点对品质性状影响的方差显著性测验<sup>1)</sup>

Table 2 ANOVA analysis of HMW-GS and LMW-GS loci effects on processing quality

位点 Loci	自由度 df	籽粒蛋白质含量 Kernel protein content		SDS沉降值 SDS-sedimentation value		和面时间 Mixing time		耐揉性 Mixing tolerance	
		MS	%	MS	%	MS	%	MS	%
Glu-A1	1	3.7	4	1.5	0	0.2	1	2.6*	4
Glu-B1	1	2.0	2	12.2	3	1.4**	5	3.3*	5
Glu-D1	1	1.7	2	10.6	3	8.9**	31	15.0**	23
Glu-A3	1	0.5	1	3.0	1	0.1	0	1.0	1
Glu-B3	1	2.6	3	4.7	1	1.0*	4	3.6**	5
Glu-A1 × Glu-B1	1	0.0	0	6.2	1	0.3	1	0.3	0
Glu-A1 × Glu-D1	1	0.0	0	10.2	2	0.4	1	0.0	0
Glu-A1 × Glu-A3	1	0.8	1	0.0	0	0.1	0	0.7	1
Glu-A1 × Glu-B3	1	0.7	1	6.6	2	0.1	0	0.2	0
Glu-B1 × Glu-D1	1	0.5	1	2.2	1	0.0	0	0.0	0
Glu-B1 × Glu-A3	1	0.2	0	1.7	1	0.2	1	0.3	1
Glu-B1 × Glu-B3	1	0.1	0	8.9	4	0.0	0	0.0	0
Glu-D1 × Glu-A3	1	0.2	0	1.8	1	0.3	2	0.5	2
Glu-D1 × Glu-B3	1	0.4	1	5.8	3	0.2	1	0.1	0
Glu-A3 × Glu-B3	1	1.2	2	7.9	3	0.3	2	0.3	1
误差 Error	107	1.3		5.9		0.3		0.7	

<sup>1)</sup> 鉴于方差分析全表太长,此表仅列出对加工品质效应较大的单个位点及2个位点间的互作效应<sup>[22]</sup>;MS:均方,%:为平方和占总平方和的比例,即某一位点变异解释了各个加工品质性状总变异的比例; \*和\*\*分别表示达到5%和1%显著水平

The table is only one part of the whole result; MS: means square; %: is the sum of squares as percentage of the total sum of square, and these can be interpreted as indications of the relevance of various characters. \* and \*\* are significant at 5% and 1% probability levels, respectively

表 3 单个亚基对品质性状的效应分析<sup>1)</sup>

Table 3 Comparison of effects produced by individual glutenin subunit

位点 Loci	亚基 Subunit	籽粒蛋白质含量 Kernel protein content (%)	SDS 沉降值 SDS-sedimentation value (ml)	和面时间 Mixing time (min)	耐揉性 Mixing tolerance (min)
<i>Glu-A1</i>	2*	13.7	14.2	2.3	2.1
	0	13.2	14.0	2.4	2.4
<i>Glu-B1</i>	17+18	13.7	14.6	2.2a	2.0
	7+8	13.3	13.9	2.4b	2.4
<i>Glu-D1</i>	5+10	13.4	14.5	2.7A	2.7A
	2+12	13.5	13.7	1.9B	1.8B
<i>Glu-A3</i>	<i>GluA3b</i>	13.4	13.9	2.4	2.4
	<i>GluA3a</i>	13.6	14.2	2.3	2.2
<i>Glu-B3</i>	<i>GluB3h</i>	13.5	13.9	2.2a	2.0
	<i>GluB3b</i>	13.4	14.2	2.4b	2.4

<sup>1)</sup> 不同小写和大写字母分别表示差异达 5% 和 1% 显著水平

Different small and capital letters are significant at 5% and 1% probability levels, respectively

### 2.3 HMW-GS 和 LMW-GS 组合对小麦加工品质的效应分析

*Glu-A3* 位点的等位变异对加工品质的影响很小, 在分析 HMW-GS 和 LMW-GS 组合的作用对小麦加工品质的效应时不予考虑。不同 HMW-GS 和 LMW-GS 组合的籽粒蛋白质含量和 SDS 沉降值差异未达 5%

显著水平, 而和面时间与耐揉性差异达 1% 显著水平 (图 3)。亚基为 N、7+8、5+10 和 *GluB3b* 的 DH 系, 和面时间与耐揉性最好, 分别为 2.9 和 3.4 min, 其次是含有 2\*、7+8、5+10 和 *GluB3b* 的 DH 系, 和面时间与耐揉性分别为 3.0 和 2.9 min, 含有 2\*、17+18、2+12 和 *GluB3h* 亚基的 DH 系的加工品质最差。

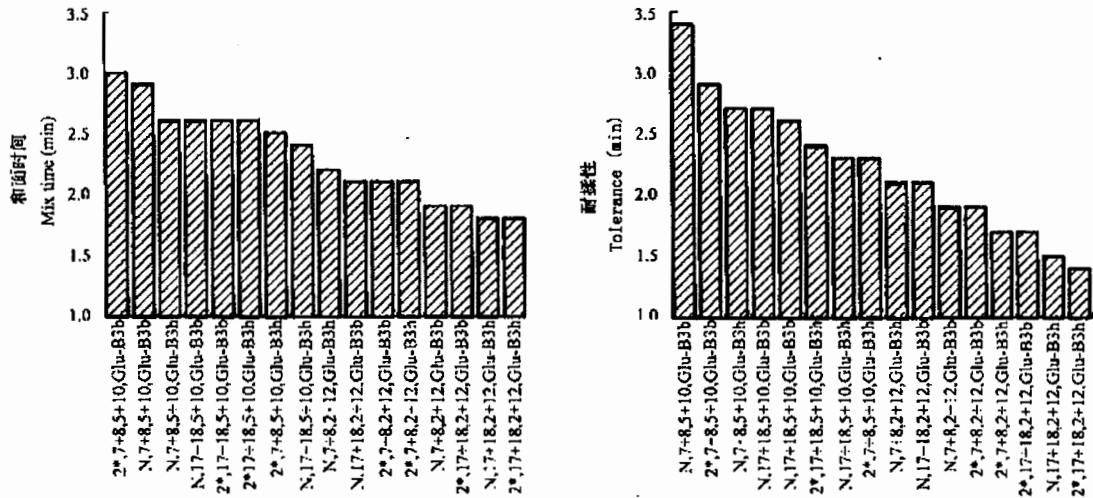


图 3 HMW-GS 和 LMW-GS 组合对小麦加工品质的效应

Fig. 3 Combined effects of HMW-GS and LMW-GS on mixing parameters

## 3 结论

研究表明, HMW-GS 和 LMW-GS 的 5 个位点对揉面仪测定的和面时间与耐揉性的效应为, *Glu-D1* > *Glu-B1* > *Glu-B3* > *Glu-A1* > *Glu-A3*; 就单个亚基而言, 在 *Glu-D1* 位点 5+10 > 2+12, 在 *Glu-B1* 位点 7+

8 > 17+18, 在 *Glu-B3* 位点 *GluB3b* > *GluB3h*, 在 *Glu-A1* 位点 N 与 2\* 的和面时间与耐揉性差异较小, *Glu-A3* 位点的 *Glu-A3a* 与 *Glu-A3b* 对小麦品质的效应差异不显著。就亚基组成而言, 2\*、7+8、5+10、*GluB3b* 和 N、7+8、5+10、*GluB3b* 为优良的亚基组成, 而亚基为 2\*、17+18、2+12、*GluB3h* 的 DH 系, 其加工品质最

差。在本研究中, HMW-CS 和 LMW-CS 位点的加性和交互效应, 以及单个亚基对籽粒蛋白质含量及 SDS 沉降值的影响皆较小, 其可能原因是双亲的蛋白质含量接近, HMW-CS 和 LMW-CS 位点的变异只影响蛋白质质量, 而与蛋白质含量无关。SDS 沉降值是蛋白质数量和质量的综合反映, 除受 HMW-CS 和 LMW-CS 位点变异的影响外, 还受蛋白质含量的影响<sup>[14]</sup>。双亲沉降值差异较大而 DH 系沉降值差异较小的原因在于, 亲本 Pavon 聚合了对沉降值贡献均较大的亚基 2\*, 17 + 18, 5 + 10, *GluA3b* 和 *GluB3h*, 亲本 Avocet 聚合了对沉降值贡献均较小的亚基 N, 7 + 8, 2 + 12, *GluA3a* 和 *GluB3b*。因此单纯根据沉降值预测品质, 可能低估了麦谷蛋白亚基对加工品质的影响, 难以得出准确结论。

就单个亚基对加工品质性状的效应大小而言, 本研究结果与前人的报道基本一致<sup>[5,7-10,25]</sup>, 由于试验所用 DH 群体的 *Glu-D1* 位点含有对加工品质的效应较大的 5 + 10 亚基, 可能掩盖了 2\* 及 17 + 18 亚基的作用, 因此, 在 *Glu-A1* 位点 N 稍好于 2\*, 这与前人的研究结果不同<sup>[12-16]</sup>。在 *Glu-B1* 位点 7 + 8 亚基和 17 + 18 亚基没有明显差异, Payne<sup>[31]</sup>、Lawrence 等<sup>[32]</sup> 和 Lagudah 等<sup>[33]</sup> 的研究均表明, 17 + 18 亚基与 7 + 8 亚基对加工品质的作用无明显差异<sup>[31-33]</sup>, 但马传喜等<sup>[15]</sup>、Branlard 等<sup>[34]</sup> 认为 17 + 18 亚基好于 7 + 8 亚基。本研究所用材料为遗传背景相近的 DH 系, 排除了遗传背景的可能影响, 但品质性状仅为 1 年 1 点的资料, 而基因型、环境及其互作皆可能影响品质性状的表现, 因此, 关于高、低分子量麦谷蛋白亚基及其互作对品质性状的影响值得深入研究。

综上所述, 由于 HMW-CS 和 LMW-CS 的 5 个位点以 *Glu-D1* 位点最大, 其次是 *Glu-B3* 位点。在品质育种中, 选用含有优质亚基 5 + 10 和 *GluB3b* 的亲本进行杂交, 后代选择中淘汰劣质亚基 2 + 12 和 *GluB3h*, 同时, 还应考虑亚基组成对小麦品质的影响, 选择良好的亚基组成, 淘汰品质较差的亚基组成(如 2\*, 17 + 18, 2 + 12, *GluB3h*), 改良小麦面筋品质, 加快品质育种进程。

## References

- [1] Blackman J A, Payne P I. Grain quality. In: Lupton F G H, eds. *Wheat Breeding—its Scientific Basis*. Chapman and Hall, London, 1987:455-485.
- [2] Payne P I. Genetics of wheat storage protein and the effect of allelic variation on breadmaking quality. *Annual Review of Plant Physiology*, 1987, 38: 141-153.

- [3] Singh N K, Shepherd K W. Linkage mapping of the genes controlling endosperm proteins in wheat. I. Genes on the short arm of group 1 chromosomes. *Theoretical and Applied Genetics*, 1988, 66: 628-641.
- [4] Khan K, Tanwanga C, Lukow O. The effect of wheat flour protein on mixing and baking: Correlations with protein fractions and high molecular weight glutenin subunit composition by gel electrophoresis. *Cereal Chemistry*, 1989, 66: 391-396.
- [5] Payne P I, Corfield K C, Blackman J A. Correlation between the inheritance of certain high-molecular-weight subunits of glutenin and bread-making quality in progenies of six crosses of bread wheat. *Journal of Science of Food and Agriculture*, 1981, 32: 51-60.
- [6] Payne P I, Lawrence C J. Catalogue of alleles for the complex gene loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, and *Glu-D1* which code for high molecular weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Research Communications*, 1983, 11: 29-35.
- [7] Lawrence G J, MacRitchie F, Wrigley C W. Dough and baking quality of wheat lines deficient in glutenin subunits controlled by the *Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1* loci. *Journal of Cereal Science*, 1988, 7: 109-112.
- [8] Carrillo J M, Rousset M, Qualset C O, Knaus D D. Use of recombinant inbred lines of wheat for studying the associations of high-molecular-weight glutenin subunits alleles to quantitative traits. I. Grain yield and quality prediction tests. *Theoretical and Applied Genetics*, 1990, 79: 321-330.
- [9] 赵和, 卢少源, 李宗智. 小麦高分子量麦谷蛋白遗传变异及其与品质和其它农艺性状关系的研究. 作物学报, 1994, 20(1): 67-75.  
Zhao H, Lu S Y, Li Z Z. Studies on inheritance and variation of HMW glutenin subunits and their correlation with quality and other agronomic characters in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20: 67-75. (in Chinese)
- [10] Gupta R B, Singh N K, Shepherd K W. The cumulative effect of allelic variation in LMW and HMW glutenin subunits on dough properties in the progeny of two bread wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, 1989, 77: 57-64.
- [11] Kulster P, Feenwijk F A, Van Gelder W M J. Additive and epistatic effects of allelic variation at the high-molecular-weight glutenin subunit loci in determining the bread-making quality of breeding lines of wheat. *Euphytica*, 1991, 55: 277-285.
- [12] Lagudah E S, O'Brien I, and Halloran G M. Influence of gliadin composition and high molecular weight subunits of glutenin on dough properties in an F<sub>2</sub> population of a bread wheat cross. *Journal of Cereal Science*, 1998, 7: 33-42.
- [13] 毛沛, 李宗智, 卢少源. 小麦高分子量麦谷蛋白亚基对面包加工品质的效应分析. 华北农学报, 1995, 10(增刊): 55-59.  
Mao P, Li Z Z, Lu S Y. Effects of high molecular weight glutenin subunits on bread-making quality in wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1995, 10:55-59. (in Chinese)
- [14] 马传喜, 吴兆苏. 胚乳蛋白质组分及高分子量麦谷蛋白亚基与加工品质的关系. 作物学报, 1993, 19(6): 562-567.  
Ma C X, Wu Z S. Effect of variation of protein fractions and HMW glutenin subunits on SDS sedimentation volume in wheat varieties. *Acta*

- Agronomica Sinica*, 1993, 19: 562 - 567. (in Chinese)
- [15] 马传喜, 徐 风, 谭植之. 在·对面包小麦杂交后代中 *Glu-B1* 控制的麦谷蛋白亚基 17 + 18 对加工品质的影响. 作物学报, 1995, 21(1): 90 - 94.  
Ma C X, Xu F, Tan Y Z. Effects of high molecular weight subunits 17 + 18 of glutenin on bread-making quality in progeny from a bread wheat cross. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21: 90 - 94. (in Chinese)
- [16] Gupta G B, MacRitelia F. Allelic variation at glutenin subunit and gliadin loci, *Glu-1*, *Glu-3* and *Gli-1* of common wheats II. Biochemical basis of the allelic effects on dough properties. *Journal of Cereal Science*, 1994, 19: 19 - 29.
- [17] Anstaus J C, Laignelet B, Morel M H. Characterisation and quantification of low-molecular-weight glutenins in durum wheats. *Biochimie*, 1987, 69: 699 - 711.
- [18] Gupta R B, Shepherd K W. Genetic control of LMW glutenin subunits in bread wheat and association with physical dough properties. In: Laszity R, Bekes F. eds. *3rd International Workshop on Gluten Proteins*. World Scientific Publishing Co Pte Ltd, Singapore, 1987:943 - 949.
- [19] Griffin W B. Influence of high-molecular-weight glutenin subunits on environmentally affected variations of wheat quality. In: *Proceeding of the 1989 Cereal Science Conference*, 1989: 46 - 50.
- [20] Metakovsky E V, Wrigley C W, Bekes F, Gupta R B. Gluten polypeptides as useful genetic markers of dough quality in Australian wheats. *Australia Journal of Agriculture Research*, 1990, 41: 289 - 306.
- [21] Pogru P E, Austran J C, Lafandra D, Feillet P. Chromosome III encoded gliadins and glutenin subunits in durum wheat: genetics and relationship to gluten strength. *Journal of Cereal Science*, 1990, 11: 15 - 34.
- [22] Nieto-Iñadriz M T, Perrotini M R and Bouguennec A. Effect of gliadins and HMW and LMW subunits of glutenin on dough properties in the F<sub>6</sub> recombinant inbred lines from a bread wheat cross. *Theoretical and Applied Genetics*, 1994, 88: 81 - 88.
- [23] Luo C, Griffin W B, Branlard G, McNeil D L. Comparison of low and high molecular weight wheat glutenin allele effects on flour quality. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 102: 1 088 - 1 098.
- [24] Breat G M, Mills E N C, Tatham A S, Fido R J, Shewry P H, Morgan M R A. Immunobiochemical identification of LMW subunits of glutenin associated with bread-making quality of wheat flours. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 86: 442 - 448.
- [25] Cornish G B, Burridge P M, Palmer G A, Wrigley C W. Mapping the origins of some HMW and LMW glutenin subunit alleles in Australian germplasm. *Proceeding 42nd Australia Cereal Chemistry Conference*, Sydney, 1993:255 - 260.
- [26] 朱金宝, 刘广田, 张树楦, 孙 辉. 小麦籽粒高、低分子量麦谷蛋白亚基及其与品质关系的研究. 中国农业科学, 1996, 29(1): 34 - 39.  
Zhu J B, Liu G T, Zhang S Z, Sun H. Effect of high molecular weight subunits and low molecular weight subunits of glutenin on wheat quality. *Scientia Agricultura Sinica*, 1996, 29(1): 34 - 39. (in Chinese)
- [27] 王亮泽, 张 玲. 部分山东小麦品种低分子量麦谷蛋白亚基构成及其与品质关系的研究. 中国粮油学报, 2000, 15(1): 1 - 3.  
Wang X Z, Zhang L. The composition of LMW glutenin subunits vs. wheat quality. *Journal of Chinese Cereal and Oil Association*, 2000, 15(1): 1 - 3. (in Chinese)
- [28] 韩 彬, Shepherd K W. 低分子量麦谷蛋白亚基与醇溶蛋白的关系及其对小麦加工品质的影响. 中国农业科学, 1991, 24(4): 19 - 25.  
Han B, Shepherd K W. The correlations between LMW glutenin subunits and gliadins and their effects on bread-making quality in the progeny of two wheats. *Scientia Agricultura Sinica*, 1991, 24(4): 19 - 25. (in Chinese)
- [29] Jackson E A, Morel M H, Sonntag-Strohm T, Branlard G, Metakovsky E V, Redelli R. Proposal for combining the classification systems of alleles of *Gli-1* and *Glu-3* loci in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Genetics and Breeding*, 1996, 50: 321 - 326.
- [30] Pohn R J, Anany A, Rajaram S, Mujeeb-Kazi A. Variation in quality of characteristics associated with some spring 1B/1R translocation wheats. *Journal of Cereal Science*, 1990, 12: 105 - 112.
- [31] Payne P I. Varietal improvement in the bread-making of wheat: Contributions from biochemistry and genetics, and future prospects from molecular biology. *RCPM Mono 34, Biotechnology and Crop Improvement and Protection*, 1986:69 - 81.
- [32] Lawrence G J, Moss H J, Shepherd K W, Wrigley C W. Dough quality of biotypes of eleven Australian wheat cultivars that differ in high-molecular-weight glutenin subunit composition. *Journal of Cereal Science*, 1987, 6: 99 - 101.
- [33] Lagudah E S, O'Brien L, Halloran C M. Influence of gliadin composition and high-molecular-weight subunits of glutenin on dough properties in an F<sub>3</sub> population of a bread wheat cross. *Journal of Cereal Science*, 1988, 7: 33 - 42.
- [34] Branlard G and Dardevet M. Diversity of grain protein and bread wheat quality. II. Correlation between high-molecular-weight subunits of glutenin and flour quality characteristics. *Journal of Cereal Science*, 1985, 3: 345 - 354.

(责任编辑 孙雷心)