

# 大麦 2H 染色体对小麦农艺和品质特性的影响

张 艳<sup>1</sup>, 原亚萍<sup>1,3</sup>, 陈 孝<sup>1</sup>, 李 韬<sup>1,2</sup>, 张 勇<sup>1</sup>, 何中虎<sup>1</sup>

(1. 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; 2. 扬州大学农学院, 江苏扬州 225009;

3. 吉林大学农学部植物科学学院, 吉林长春 130060)

**摘 要:** 为了研究 2H 染色体对小麦农艺和品质特性的影响, 测定了普通小麦中国春 (CS)、栽培大麦 Betzes 及其杂种衍生的二体异附加系 CS+2H 和 3 个异代换系 2H/2A、2H/2B、2H/2D 的农艺性状及籽粒硬度、蛋白质组成、淀粉特性。结果表明, 2H 附加系和代换系的农艺性状比 CS 都有不同程度的改善, 但不育小穗数增加, 不育率提高, 以 2H/2A 的不育率最高 (40.4%)。籽粒硬度仅 2H 附加系表现超亲, 三个代换系则介于双亲之间。含 2H 染色体材料的蛋白质、总氨基酸、苏氨酸和赖氨酸含量、沉淀值均表现超亲遗传, 尤以 2H/2A 的超亲优势最大。3 个异代换系的直链淀粉含量均低于双亲, 以 2H/2A 的含量最低; 2H/2B 的降落值介于双亲之间, 其余均超亲, 以 2H/2A 最高。三个代换系的峰值粘度、最终粘度都超亲, 稀懈值介于双亲之间。2H/2A 在这些淀粉品质指标中表现出了最好的遗传正效应。

**关键词:** 普通小麦; 大麦; 代换系; 附加系; 农艺性状; 品质

中图分类号: 文献标识码: A 文章编号: 1009-1041(2007)03-0402-05

## Effect of Barley 2H Chromosome on Agronomic Traits and Quality Characteristics of Common Wheat

ZHANG Yan<sup>1</sup>, YUAN Ya-ping<sup>1,3</sup>, CHEN Xiao<sup>1</sup>, LI Tao<sup>1,2</sup>, ZHANG Yong<sup>1</sup>, HE Zhong-hu<sup>1</sup>

(1. Crop Science Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 2. College of Agronomy,

Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu 225009, China; 3. College of Botanical Sciences, Faculty of Agronomy, Jilin University, Changchun, Jilin 130060, China)

**Abstract:** Common wheat Chinese Spring (CS), barley (Betzes) and wheat-barley 2H chromosome addition and three substitution lines (2H/2A, 2H/2B, 2H/2D) grown in 2001 and 2002 cropping season in Beijing were used to measure agronomic traits, grain hardness, protein composition and starch quality. The objective of this study is to evaluate the effect of barley 2H chromosome on agronomic traits and quality characteristics of common wheat. The results showed that the agronomic traits of wheat-barley 2H chromosome substitution and addition lines were significantly improved, but accompanied with increased sterile spikelets. The sterile rate of 2H/2A was the highest (40.4%). The grain hardness of 2H chromosome addition lines was higher than that of its parents (CS and Betzes), and that of three substitution lines were between CS and Betzes. The protein property such as protein content, total amino acid, lysine, threonine, and SDS sedimentation value of 2H/2A, 2H/2B and 2H/2D were superior to their parents, while that of 2H/2A was the highest. The starch quality such as amylose content of three substitution lines were inferior to that of their parents, while that of 2H/2A was the lowest. The falling number of 2H/2B was between CS and Betzes, and that of 2H/2A and 2H/2D were higher than CS and Betzes, while the highest falling number was observed in 2H/2A. The peak

\* 收稿日期: 2006-11-07 修回日期: 2007-02-28

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30571152)。

作者简介: 张 艳 (1966 - ), 女, 副研究员, 主要从事小麦品质研究。

通讯作者: 何中虎 (1963 - ), 男, 博士, 研究员, 主要从事小麦遗传育种研究。

viscosity and final viscosity of three substitution lines were superior to their parents, and breakdown of them were between CS and Betzes. Therefore, 2H/2A shows significantly positive genetics effect on starch property.

**Key words:** *T. aestivum*; Barley; Substitution line; Addition line; Agronomic traits; Quality

大、小麦杂交的尝试始于1896年,而获得可证实的大小麦杂种则在20世纪70年代, Kruse首先提供了大、小麦杂种可信服的证据<sup>[1]</sup>。国内外已选育成一系列的大麦-小麦异源附加系、代换系和端体材料<sup>[2-8]</sup>,进一步明确这些材料中大、小麦基因组间的关系,将为探究这两个物种间的遗传进化关系提供有价值的信息。大、小麦杂交的重要意义在于大、小麦杂种及其衍生系能否对小麦改良作出贡献。据报道,某些大麦品种的高赖氨酸基因、胰蛋白酶抑制基因、枯草杆菌蛋白酶抑制基因,抗黄矮病、腥黑穗病、白粉病、条锈和叶锈病基因,部分育性恢复基因<sup>[9]</sup>等有益基因及大麦花期耐低温、早熟、耐盐碱、耐瘠薄等优良特性都对小麦遗传改良有重要应用价值<sup>[10]</sup>。原亚萍等报道大-小麦2H代换系能显著降低小麦 $\alpha$ -淀粉酶活性,提高降落值和高峰粘度<sup>[11]</sup>。

据有关报道<sup>[12]</sup>,中国现有优质小麦品种的优质基因主要来自国内外的优质小麦品种和偃麦草。如中作8131-1、辽春10号、临汾5064、豫麦47等品种的选育系谱中都含有国内外的优质小麦品种;小偃6号及其衍生品种陕优225、郑麦9023的优质源来自长穗偃麦草,小冰麦33的优质源则来自中间偃麦草。究竟大麦的基因组能否对小麦品质改良起到作用却未见报道。笔者对国际上首次选育出的大-小麦2H/2A、2H/2B、2H/2D代换系中2H染色体对小麦农艺性状、蛋白质和淀粉品质的作用进行了研究,以期探究利用2H染色体改良小麦品质的可能性。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料及其种植方法

普通小麦中国春(CS)、栽培大麦品种Betzes及CS×Betzes杂种衍生的CS+2H附加系和2H/2A、2H/2B、2H/2D异代换系共6份材料于2001年和2002年3月在北京种植,1次重复,单行区,行长2.0m,行距0.3m。试验地肥力中等,按当地常规栽培管理。这些材料的生育期无明显差异,故播种和收获在同一时间进行。籽粒收获后,在-20℃冰箱保存,于2004年测定其籽

粒硬度、蛋白质和淀粉品质。

### 1.2 农艺性状及品质性状测定方法

所有农艺性状均用10株主茎及主茎穗进行考察和测量。用德国Brabender Jr.实验磨制粉。用单粒谷物硬度仪(SKCS 4100, Perten Instruments AB, Sweden)测定籽粒硬度,该值越大硬度越高。用瑞士BÜCHI 399全自动凯氏定氮仪测定蛋白质含量(14%湿基)。按Pena等<sup>[13]</sup>的方法测定沉淀值。用英国Biochrom20氨基酸分析仪测定氨基酸含量及其组分。用瑞典玻通公司的FN-1800型降落数值仪按AACC方法56-81B测定降落值。用美国OI公司的直链淀粉自动分析仪测定直链淀粉含量。用澳大利亚Newport Scientific公司的3D Super型快速粘度分析仪(RVA)测定淀粉的糊化特性。

### 1.3 统计分析方法

数据用SAS(Statistics Analysis System)软件进行方差分析。硬度、蛋白质含量、沉淀值、氨基酸含量等参数采集了2001、2002两个年份的数据。直链淀粉含量、降落值、RVA参数因样品量少,仅有2002年的数据。

## 2 结果与分析

### 2.1 大-小麦代换系和附加系农艺性状的变异

表1说明2H附加系和代换系的农艺性状比CS都有不同程度的改善。株高从CS的103.6cm降低到86.7~102.8cm,2H附加系最矮(86.7cm),其次是2H/2A(96.7cm)。每株穗数由3.6个增加到4.1~5.5个,2H/2B最多(5.5个)。穗长由7.7cm增加到8.6~10.2cm,3个代换系的穗最长(10.2cm)。从单株粒重、主穗粒数和小穗数来看,2H/2A代换系均低于CS,2H/2B和2H/2D均显著高于CS,但主穗的不育小穗数由CS的0.4上升到2.1~3.6,不育率由CS的14.0%上升到16.0%~40.4%,以2H/2A的不育率最高。这说明大-小麦2H附加系和代换系显著改变了受体小麦品种中国春的穗部和籽粒性状,但增加了不育小穗数,提高了不育率。

表 1 供试材料农艺性状的差异显著性分析

材料 Material	株高(cm) Plant height	穗长(cm) Spike length	穗数/株 Spikes per plant	粒重/株 Kernel weight per plant	粒数/穗 Kernels per spike	小穗数/穗 Spikelets per spike	不育小穗 Sterile spikelet	不育率(%) Sterile rate
CS+2H	86.7 ±4.50c	8.6 ±0.81b	4.1 ±0.74bc	3.8 ±0.61cd	50.4 ±8.51c	20.7 ±1.70b	2.1 ±1.85ab	16.0 ±9.11b
2H/2A	96.7 ±7.39b	10.1 ±0.80a	5.4 ±1.84a	2.4 ±1.08d	45.3 ±8.62c	19.3 ±2.45b	2.7 ±1.57a	40.4 ±10.41a
2H/2B	102.0 ±8.11ab	10.2 ±0.47a	5.5 ±1.51a	7.5 ±2.12a	70.7 ±13.43ab	23.9 ±1.45a	3.6 ±2.22a	20.3 ±15.36b
2H/2D	101.1 ±5.60ab	10.2 ±0.62a	5.1 ±1.73ab	7.3 ±3.16ab	73.3 ±11.69a	23.1 ±1.85a	2.5 ±1.18a	21.8 ±15.41b
CS	103.6 ±3.81a	7.7 ±0.23c	3.6 ±0.97c	5.6 ±2.71bc	62.9 ±8.14b	20.5 ±1.08b	0.4 ±0.70b	14.0 ±6.28b

注:同一列内不同字母表示差异达 5% 显著水平。表 2、表 3 同。

Note: The different letters in the same column represent significant differences at the 5% probability level. The same are as in table 2 and table 3.

## 2.2 大-小麦代换系和附加系品质性状的变异

2.2.1 蛋白质品质参数的变异 由表 2 可以看出, 2H 附加系的籽粒硬度最高, 为 65, 显著超过双亲 CS 和 Betzes; 2H/2A、2H/2B 代换系的硬度介于双亲之间, 分别为 48 和 47, 与高亲大麦 Betzes 接近; 2H/2D 代换系的硬度(36) 低于双亲, 与低亲 CS 差异不显著。这说明 Betzes 大麦中的染色体附加到整倍体 CS 遗传背景中, 能提高 CS 的籽粒硬度; 当其代换了 CS 的 2A、2B 染色体后, 也能提高 CS 的籽粒硬度; 但代换 2D 染色体后, 对籽粒硬度的影响与 2D 相似, 效应不明显。

2H 代换系和附加系的粗蛋白质含量为 17.0% ~ 15.2%, 均超过双亲(表 2), 其中以 2H/2A 最高(17.0%)。说明大麦 Betzes 2H 染色体的存在能显著提高 CS 的蛋白质含量。

2H 代换系和附加系的沉淀值为 14.9 ~ 13.8 mL, 均显著超过双亲的 9.4 mL 和 10.2 mL, 比高亲 Betzes 大麦高出 34% ~ 45%, 其中以 2H/2A

最高, 为 14.9 mL。方差分析亦说明这 4 个含有 2H 染色体的材料间差异不显著, 这与粗蛋白质含量的结果是一致的。

2H 在 CS 的遗传背景下能显著提高 CS 的氨基酸含量。2H/2A 的总氨基酸含量最高, 为 17.94%, 其次是 2H/2D、2H 附加和 2H/2B, 它们与 CS 和 Betzes 的差异均达 5% 显著水平。这与粗蛋白质含量的排序是相同的。由于 2H 染色体附加或代换到 CS 的染色体组中, 使 CS 的苏氨酸和赖氨酸含量也分别比大麦 Betzes 的 0.35% 和 0.39% 明显提高(表 2)。这说明 2H 染色体的存在也对氨基酸总量和组分的变异有正向遗传效应。

综上所述, 含有 2H 染色体的附加或代换系, 其蛋白质含量、沉淀值、总氨基酸和苏氨酸、赖氨酸含量均表现超亲遗传, 尤以 2H/2A 的测试数值最高。这为小麦籽粒硬度、蛋白质含量和质量的遗传研究和遗传改良提供了新的信息和思路。

表 2 供试材料蛋白质品质参数的差异显著性分析

材料 Material	籽粒硬度 Grain hardness	粗蛋白质含量(%) Crude protein content	SDS 沉淀值(mL) SDS sedimentation value	总氨基酸含量(%) Total AA content	苏氨酸含量(%) Threonine content	赖氨酸含量(%) Lysine content
CS+2H	65.0 ±1.41a	16.4 ±0.18a	13.8 ±0.29a	16.25 ±0.55b	0.43 ±0.02a	0.41 ±0.02 b
2H/2A	48.0 ±2.82b	17.0 ±0.70a	14.9 ±0.48a	17.94 ±0.45a	0.49 ±0.03a	0.50 ±0.04 a
2H/2B	47.5 ±3.54b	15.2 ±0.41ab	13.8 ±0.29a	15.63 ±0.51b	0.44 ±0.05a	0.40 ±0.02 b
2H/2D	36.5 ±3.54c	15.9 ±1.04a	14.5 ±0.58a	16.32 ±0.40b	0.43 ±0.02a	0.44 ±0.02 ab
CS	40.5 ±2.12c	13.6 ±0.43bc	9.4 ±1.60b	12.26 ±0.48c	0.32 ±0.03b	0.34 ±0.02c
Betzes	51.0 ±4.24b	12.5 ±0.69 c	10.2 ±1.50b	11.32 ±0.32c	0.35 ±0.01b	0.39 ±0.01bc

2.2.2 淀粉品质参数的变异 由表 3 可以看出, 直链淀粉含量最高的是 CS 和 Betzes, 分别为 24.0% 和 23.8%; 2H/2B 代换系为 23.1%, 与 Betzes 的差异不显著; 2H/2A 的最低, 为 21.6%, 但与 2H/2D、2H 附加系的差异不显著。相反, 2H/2A 的支链淀粉含量最高, 为 78.4%, 其次是

2H/2D (77.7%), CS + 2H (77.6%), 2H/2B (76.9%)。说明 2H 增加了支链淀粉的含量。较高的支链淀粉含量能提高面粉的糊化特性, 改善面条品质。

表 3 显示, 大麦 Betzes 的降落值最低, 仅有 209s, 但当 2H 染色体附加或代换到 CS 遗传背景

中时,除2H/2B显示较低的降落值(284s)外,其它均超过CS,尤以2H/2A的降落值最高,为429s,与其它代换系差异达5%显著水平。2H/2B与CS的差异不显著。

峰值粘度最高的是2H/2B,为264.9RVU,其次是2H/2A和2H/2D,它们与Betzes的差异均不显著;CS显著低于上述三个代换系,而与Betzes在同一个显著水平上。但是当2H附加到整倍体CS遗传背景后,峰值粘度极显著下降(降到198.1RVU)。

最终粘度最高的是2H/2A(263.2RVU),但它与2H/2B的256.4RVU和2H/2D的243.6RVU差异不显著。Betzes最低(212.0RVU),与其它参试材料差异极显著;CS与CS+2H在同一个水平上,但CS+2H的最终粘度与峰值粘度一样也是最低的。

稀懈值是峰值粘度与低谷粘度的差值。Betzes的稀懈值最大(122.0RVU),与其它材料差异极显著;3个代换系2H/2B、2H/2A和2H/2D之间差异不显著;CS+2H与CS在同一水平上,分别为56.0和60.2RVU。

三个代换系和附加系与CS的糊化时间在同一个水平上,为6.2~6.5min,时间最短的是Betzes,为5.9min,显著低于其它材料。

综上所述,2H附加或代换到CS遗传背景中,增加了支链淀粉含量,提高了降落值(2H/2B例外)、峰值粘度(CS+2H例外)、最终粘度(CS+2H例外)和稀懈值(CS+2H例外),而糊化时间变化不大。值得注意的是当2H添加到整倍体CS后对峰值粘度、最终粘度、稀懈值的影响与2H代换2A、2B、2D染色体后的一致。

表3 供试材料淀粉品质参数的差异显著性分析

Table 3 Mean and standard deviation of starch quality parameters

供试材料 Material	直链淀粉含量(%) Amylose content	峰值粘度(RVU) Peak viscosity	最终粘度(RVU) Final viscosity	稀懈值(RVU) Breakdown	糊化时间(min) Peak time	降落值(s) Falling number
CS+2H	22.4 ±0.11 c	198.1 ±0.35c	236.0 ±1.24c	56.0 ±2.18c	6.2 ±0.10ab	336 ±8.5 b
2H/2A	21.6 ±0.37 d	257.2 ±18.68a	263.2 ±18.51a	85.4 ±5.18b	6.4 ±0.05a	429 ±5.7a
2H/2B	23.1 ±0.40 bc	264.9 ±0.23a	256.4 ±5.13ab	91.0 ±16.09b	6.4 ±0.23a	284 ±12.7c
2H/2D	22.3 ±0.33 cd	251.9 ±10.78a	243.6 ±4.83abc	86.2 ±3.59b	6.4 ±0.10a	341 ±19.1b
CS	24.0 ±0.39a	225.0 ±4.84b	239.5 ±2.53bc	60.2 ±15.56c	6.5 ±0.19a	325 ±10.6b
Betzes	23.8 ±0.33ab	246.0 ±5.36ab	212.0 ±1.36d	122.0 ±12.4a	5.9 ±0.04b	209 ±2.1d

### 3 讨论

本研究结果表明,2H附加系和2H/2A、2H/2B、2H/2D代换系都能显著提高CS小麦的粗蛋白质含量、第一、二限制氨基酸(苏氨酸和赖氨酸)含量及沉淀值,表现为超亲遗传,显著改善小麦蛋白质品质。2H对籽粒硬度的提高也是正向的。Amiour等<sup>[14]</sup>研究发现当1R染色体在9个不同的遗传背景中代换了1A(1B或1D)后,这3个代换系在不同品质性状中的表现不同,降低了籽粒产量、籽粒硬度、沉淀值(1R/1A反之,为显著增加)和糊化时间,而3个代换系蛋白质含量都显著增加。值得注意的是2H对蛋白质含量的影响与Amiour用1R/1A、1R/1B、1R/1D进行的研究结果一致。为什么大麦第二同源群的附加或代换与黑麦第一同源群的代换有相同功能,其机理有待进一步研究。

在淀粉品质方面,虽然各种指标的表现不如蛋白质品质指标那样变化趋势一致,但3个代换系的峰值粘度、最终粘度、稀懈值都有提高,而

2H附加系则表现相反。从蛋白质和淀粉品质的测试结果看,2H/2A代换系比B、D组染色体代换系有更好的正向遗传效应。

2H附加系和代换系在多个农艺性状上比CS都有不同程度的改善,但同时增加了不育小穗数。而1R代换系对育性的影响至今尚未见报道,这正是2H附加系和代换系与小麦-黑麦1R代换系、易位系的不同所在。育性的下降也许是大麦有益性状和基因对小麦品种遗传改良的重要障碍。2H/2A在农艺、品质性状等方面的优势,也由于高不育率在育种利用上受到限制。倘若能获得2H/2A的小片段易位系,可能会大大提高可育率,进而提高2H染色体在小麦品质、农艺性状改良中的应用效率。

#### 参考文献:

- [1] Kruse A. Hordeum ×Triticum hybrids[J]. Hereditas, 1973, 73: 157-161.
- [2] Islam A K M R, Shepherd K W, Sparrow D H B. Isolation and characterization of wheat-barley chromosome addition lines[J]. Hereditas, 1981, 46: 161-174.

- [3] Islam A K M R. Ditelosomic additions of barley chromosomes to wheat[A]. In: S. Sakamoto (Ed). Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Wheat Genetics Symposium[C]. Maruzen Co. Ltd., Kyoto, 1983. 233 - 238.
- [4] Islam A K M R, Shepherd K W. Substitution ability of individual barley chromosomes for wheat chromosome[J]. Plant Breeding, 1992, 109: 141 - 150.
- [5] Islam A K M R, Shepherd K W. Production of wheat-barley recombinant chromosome through induced homoeologous pairing. 1. Isolation of recombinants involving barley arms 3HL and 6HL[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1992, 83: 389 - 394.
- [6] Blake T K, Kadyrzhaneva K W, Shepherd K W. STS-PCR markers appropriate for wheat-barley introgression[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1996, (93): 826 - 832.
- [7] Sherman J D, Smith L Y, Blake T K. Identification of barley genome segments introgressed into wheat using PCR markers[J]. Genome, 2001, 44 (1): 38 - 44.
- [8] 原亚萍, 陈孝, 肖世和, 等. 小麦-大麦 2H 异代换系的鉴定[J]. 植物学报, 2003, 45 (9): 1096 - 1102.
- [9] 原亚萍, 陈孝. 大麦有益基因向普通小麦导入的研究进展[J]. 麦类作物学报, 2004, 24 (4): 129 - 132.
- [10] 陈孝, 杜振华, 张文祥, 等. 大麦小麦杂交及其后代植株[J]. 中国农业科学, 1984, 10 (1): 65 - 71.
- [11] Yuan Y P, Chen X, Xiao S H, *et al.* The improving wheat starch quality by transferring barley  $\alpha$ -amylase inhibitor gene to wheat[A]. Proceedings of the 5<sup>th</sup> International Wheat Genetics Symposium [C]. 2003. 463 - 466.
- [12] 庄巧生. 中国小麦品种改良及系谱分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003. 512 - 542.
- [13] Pena R J, Amaya A, Rajaram S, *et al.* Variation in quality characteristics associated with some spring 1B/1R translocation wheats[J]. Journal of Cereal Science, 1990, 12: 105 - 112.
- [14] Amieur N, Zjahiart J, Tanguyt A M, *et al.* Effect of 1R (1A), 1R(1B) and 1R(1D) substitution on technological value of bread wheat[J]. Journal of Cereal Science, 2002, 35: 149 - 160.

### (上接第 377 页)

- [3] Yu J, Hu S N, Wang J, *et al.* A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) [J]. Science, 2002, 296:79 - 92.
- [4] Goff S A, Ricke D, Lan T H, *et al.* A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*) [J]. Science, 2002, 296:92 - 100.
- [5] Gu Y G, Anderson O D, Londeor C F, *et al.* Structural organization of the barley D-hordein locus in comparison with its orthologous regions of wheat genomes[J]. Genome, 2003, 46: 1084 - 1097.
- [6] Kong X Y, Gu Y Q, You F M, *et al.* Dynamics of the evolution of orthologous and paralogous portions of a complex locus region in two genomes of allopolyploid wheat[J]. Plant Molecular Biology, 2004, 54: 55 - 69.
- [7] Gu Y Q, Coleman-Derr D, Kong X Y, *et al.* Rapid genome evolution revealed by comparative sequence analysis of orthologous regions from four *Triticeae* genomes[J]. Plant Physiology, 2004, 135:459 - 470.
- [8] Gu Y Q, Salse J, Coleman-Derr D, *et al.* Types and rates of sequence evolution at the high-molecular-weight glutenin locus in hexaploid wheat and its ancestral genomes[J]. Genetics, 2006, 174: 1493 - 1504.
- [9] 萨姆布鲁克, 弗里奇, 曼尼阿蒂斯. 分子克隆(第二版)[M]. 北京: 科学出版社, 1993. 19 - 24.
- [10] Griffiths S, Sharp R, Foote T N, *et al.* Molecular characterization of *Ph1* chromosome pairing locus in polyploid wheat [J]. Nature, 2006, 439:749 - 752.
- [11] Yan L L, Loukoianov A, Blechl A, *et al.* The wheat *VRN2* gene is a flowering repressor down regulated by vernalization [J]. Science, 2004, 303:1640 - 1644.
- [12] Yan L L, Loukoianov A, Tranquilli G, *et al.* Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1* [J]. Proceedings of the National Academy of Science, 2003, 100:6263 - 6268.
- [13] Chantret N, Salse J, Sabot F, *et al.* Molecular basis of evolutionary events that shaped the hardness locus in diploid and polyploid wheat species (*Triticum* and *Aegilops*) [J]. Plant Cell, 2005, 17:1033 - 1045.
- [14] Wicker T, Yahiaoui N, Guyot R, *et al.* Rapid genome divergence at orthologous low molecular weight glutenin loci of the A and A<sup>m</sup> genomes of wheat[J]. Plant Cell, 2003, 15: 1186 - 1197.
- [15] Gu Y Q, Salse J, Coleman-Derr D, *et al.* Types and rates of sequence evolution at the high-molecular-weight glutenin locus in hexaploid wheat and its ancestral genomes[J]. Genetics, 2006, 174:1493 - 1504.