

黄淮麦区新选小麦品种(系)及农家种 HMW-GS 等位变异分析

李学军,李立群,王培,王小利,郑锦娟,王辉

(西北农林科技大学 农学院,陕西 杨凌 712100)

【摘要】【目的】比较分析黄淮麦区 111 个最新选育小麦品种(系)及 39 个农家种的高分子量谷蛋白亚基的组成和等位变异,为黄淮麦区优质小麦品种的选育和品质改良提供科学依据。【方法】应用 SDS-PAGE 方法,比较黄淮麦区新育成小麦品种(系)和农家种的高分子量谷蛋白亚基的遗传组成,并进行了统计分析。【结果】在新选育的小麦品种(系)中,Glu-1 位点有 10 个等位变异,19 个不同的亚基组合,其中 3 个主要的亚基组合分别为(1,7+9,2+12), (1,7+9,5+10)和(null,7+9,2+12),其出现的频率分别为 20.7%,10.8%和 9.9%,平均品质评分为 6.9 分;在小麦农家种中,Glu-1 位点有 7 个等位变异,5 个不同的亚基组合,出现频率最高的亚基组合是(null,7+8,2+12),占 90.0%,平均品质评分为 6 分。此外在农家种“半截芒”的 Glu-B1 位点发现了新的亚基 7**+8**。【结论】通过 50 余年的品种选育,黄淮麦区小麦高分子量谷蛋白亚基组成在 Glu-A1 位点的 1 亚基比例有了很大提高;在 Glu-D1 位点,亚基类型得到了丰富,而且出现了 26.1%的 5+10 亚基。但该麦区含有优质亚基 2*、13+16、17+18 基因型的材料比较贫乏。

【关键词】 高分子量谷蛋白亚基;农家种;小麦品种;黄淮麦区

【中图分类号】 S512.103.53

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2010)05-0068-05

Allelic variation at HMW-GS of Glu-1 in the latest wheat breeding lines and landraces from Huanghuai area of China

LI Xue-jun, LI Li-qun, WANG Pei, WANG Xiao-li, ZHENG Jin-juan, WANG Hui

(College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】 Variation of high molecular weight glutenin subunit (HMW-GS) at the Glu-1 was studied in the latest 111 wheat breeding lines and 39 wheat landraces of Huanghuai area of China. 【Method】 HMW-GS composition was determined by sodium-dodecyl-sulphate polyacrylamide gel electrophoresis (SDS-PAGE). 【Result】 For the latest wheat breeding lines, ten alleles were identified at the Glu-1 locus, 19 different HMW-GS patterns were detected. Three major genotypes of HMW-GS: 1,7+9,2+12; 1,7+9,5+10 and null,7+9,2+12 were found at higher frequencies of 20.7%, 10.8% and 9.9%, respectively. For the wheat landraces, seven alleles were identified at the Glu-1 locus, 5 different HMW glutenin subunit patterns were detected. The most frequent HMW-GS pattern was null,7+8,2+12 (90.0%). One subunit pair 7**+8** at Glu-B1 locus, which has never been reported, was found in landrace “Banjiemang”. 【Conclusion】 The results showed the 50 years evolution of wheat breeding in Huanghuai area is useful in breeding programs to improve bread making quality, develop the HMW-GS that is related to good bread-making quality, such as 1 and 5+10. Other types such as 2* (Glu-A1b), 13+16 (Glu-B1f) and 17+

* [收稿日期] 2009-10-13

[基金项目] 西北农林科技大学青年学术骨干支持计划项目(01140307);陕西省科技攻关项目(2009K02-05)

[作者简介] 李学军(1971—),男,陕西商州人,副教授,博士,主要从事小麦分子遗传与分子育种研究。

E-mail: xuejun@nwsuaf.edu.cn

18 (Glu-B1) are very poor in this area.

Key words: HMW glutenin subunit; wheat landrace; *Triticum aestivum*; Huanghuai area

小麦高分子量谷蛋白亚基,在种子储藏蛋白中扮演着重要的角色,其决定着小麦的烘烤品质^[1]。研究表明,高分子量谷蛋白亚基的变化与小麦面粉的加工品质关系密切^[2-3]。近年来,高分子量谷蛋白亚基作为一种标记,在小麦系谱分析、品种鉴定及小麦遗传资源多样性研究方面应用比较广泛^[4]。

麦谷蛋白是由多条肽链通过分子间二硫键形成的大分子聚合物。在还原状态下,根据在 SDS-PAGE 中迁移率的不同,小麦谷蛋白亚基又分为高分子量谷蛋白亚基(HMW-GS)和低分子量谷蛋白亚基(LMW-GS),且不受环境条件的影响^[5]。HMW-GS 由位于小麦第一同源群长臂上 Glu-1 位点(Glu-A1、Glu-B1 和 Glu-D1)的基因编码,每个染色体位点上的多个基因属复等位基因,且每个位点有 2 个连锁的基因存在^[6],分别编码较高分子量 X 型和较低分子量的 Y 型亚基^[7-8]。每个小麦品种具有 3~5 个亚基,其中 1 个或 0 个亚基由 1A 控制,1 个或 2 个亚基由 1B 控制,2 个亚基由 1D 控制^[9]。Shewry 等^[10]将 HMW-GS 的基因结构分为 N 末端、C 末端和中部疏水区 3 个部分。无重复结构的 N 末端和 C 末端是半胱氨酸的集中区,表现出较强的亲水性,有利于二硫键及首尾相连线状肽链分子的形成,多个亚基通过二硫键形成纤维状的谷蛋白分子;中部疏水区由高度重复的氨基酸残基以 β 转角结构排列,多个 β 转角进一步形成螺旋结构,赋予了面团弹性,从而决定了面包的烘烤品质。

黄淮麦区是中国小麦的主产区,研究该区小麦的产量及品质具有重要意义。近年来,由于矮秆基因的引入及有效的品种遗传改良,该区小麦产量有了很大提高,然而随着产量水平的提高,也出现了遗传多样性丧失等问题。为此,本试验以黄淮麦区部分新育成的 111 个小麦品种(系)及 39 个农家种为材料,研究了其高分子量谷蛋白亚基的组成、等位变异及其演变规律,以期为该区域小麦品质育种提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试小麦 供试小麦材料包括黄淮麦区 2008 年区域试验中新选育的 111 个小麦品种(系)(其中 36 个来源于河南省、10 个来源于江苏省、7 个来源于安徽省、6 个来源于北京、6 个来源于河北省、8 个来

源于山东省、38 个来源于陕西省)和 39 个在黄淮麦区具有代表性的农家种(为中国小麦微核心种质材料,由中国农业科学研究院作物所张学勇研究员提供);此外,还将 5 个来源于国家作物基因库的材料(Chinese Spring、Norin 10、Orofen、Atlas 66、Villa Glori),作为高分子量谷蛋白亚基检测的对照品种。

1.1.2 试剂 丙烯酰胺(Acrylamide)、N,N'-甲叉双丙烯酰胺(N,N'-methylene-bis-acrylamide)、十二烷基硫酸钠(Sodium dodecyl Sulfate, SDS)、三羟甲基氨基甲烷(Tris)、 β -巯基乙醇(β -mercaptoethanol)、甘氨酸(Glycine)、过硫酸铵(Ammonium Persulfate),均为化学纯,由华美生物工程公司提供。

1.2 HMW-GS 的提取

取 1 粒种子于 1.5 mL 的离心管中,用平头镊子捣碎成粉末状,加入 400 μ L 的样品缓冲液(62.5 mmol/L Tris-HCl (pH 6.8)、体积分数 2% SDS、体积分数 10% 丙三醇、体积分数 5% β -巯基乙醇、体积分数 0.002% 溴酚蓝),立刻在快速混匀器上振荡 1 min(底部不能有样品沉淀物),然后在摇床上振荡 30 min。将离心管放入 95 $^{\circ}$ C 的热水浴中提取 5 min 后,取出离心管,于 8 000 r/min 离心 5 min,取上清液备用。

1.3 十二烷基硫酸钠-聚丙烯酰胺凝胶电泳(SDS-PAGE)

参照 Payne 等^[7]的方法并略有改进,采用 100 g/L 的分离胶和 40 g/L 的浓缩胶进行分离,电极缓冲液为 0.025 mol/L Tris-HCl, 0.19 mol/L 甘氨酸,1 g/L SDS,电流每板 40 mA,电泳 3.5~4 h。凝胶剥离后在经过充分搅拌的染色液(将 0.1 g 考马斯亮蓝 R250 溶解于 1 000 mL 蒸馏水中,其与甲醇、冰醋酸按体积比为 53:40:7 比例混合)中染色 3~5 h,在褪色液(蒸馏水、甲醇、冰醋酸体积比为 53:40:7 的混合液)中脱色至背景清晰。HMW-GS 的确认及品质评分参照 Payne 等^[7]的方法进行。

2 结果与分析

2.1 黄淮麦区新选小麦品种(系)及农家种 HMW-GS 的组成

黄淮麦区 111 个新选育小麦品种(系)及 39 个农家种的高分子量谷蛋白亚基组成、品质评分及出

现频率见表 1 和表 2。

表 1 黄淮麦区 111 个新选育品种(系)高分子量谷蛋白亚基的组成及品质评分

Table 1 HMW-GS and corresponding bread making quality scores of the 111 latest wheat breeding lines

亚基组成 Subunit composition			品质评分 Quality score	品种(系)Accession		
1A	1B	1D		名称 Name of varieties	数目 Number	频率/% Frequency
1	7+8	2+12	8	西农 4211、周 9823、西农 033、苏北麦 1、淮麦 0559 Xinong 4211, Zhou 9823, Xinong 033, Subeimai 1, Huaimai 0559	5	4.5
1	7+8	4+12	7	泰山 257、淮麦 0454、谷神 6、豫新 2-12 Taishan 257, Huaimai 0454, Gushen 6, Yuxin 2-12	4	3.6
1	7+8	5+10	10	新麦 1817、浚 99-7、连 0366、GF-8719、阜麦 8、陕麦 94、陕麦 558 Ximai 1817, Jun 99-7, Lian 0366, GF-8719, Fumai 8, Shaanmai 94, Shaanmai 558	7	6.3
1	7+9	2+12	7	西农 2000、西农 013、西农 121、许科 1、淮麦 0566、漯麦 21、郑麦 9987、小偃 296、1254、西农 2002、西农 2001、06-027、西农 942-1、小偃 216、04 中 70、横观 33、西农 318、新 18、西农 312、秦农 161、咸阳 22-1、荔高 8、石 03Y119 Xinong 2000, Xinong 013, Xinong 121, Xuke 1, Huaimai 0566, Luomai 21, Zhengmai 9987, Xiaoyan 296, 1254, Xinong 2002, Xinong 2001, 06-027, Xinong 942-1, Xiaoyan 216, 04 zhong 70, Hengguan 33, Xinong 318, Xin 18, Xinong 312, Qinnong 161, Xianyang 22-1, Ligao 8, Shi 03Y119	23	20.7
1	7+9	3+12	7	泗阳 629、H062 Siyang 629, H062	2	1.8
1	7+9	4+12	6	西农 988、西农 722、西农 762、豫农 982、徐麦 4060、徐麦 4036 Xinong 988, Xinong 722, Xinong 762, Yunong 982, Xumai 4060, Xumai 4036	6	5.4
1	7+9	5+10	9	兰考 34、内乡 203、新麦 18、普冰 176、皖东 8、L363、泛麦 8、苏 553、小偃 166、西农 109、陕麦 319、2-15 Lankao 34, Neixiang 203, Xinmai 18, Pubing 176, Wandong 8, L363, Fanmai 8, Su 553, Xiaoyan 166, Xinong 109, Shaanmai 319, 2-15	12	10.8
1	14+15	2+12	7	陕 588、衡 4399、连麦 9、邯 6228、轮选 715、陕麦 107、H-101、轮选 716、小偃 328 Shaan 588, Heng 4399, Lianmai 9, Han 6228, Lunxuan 715, Shaanmai 107, H-101, Lunxuan 716, Xiaoyan 328	9	8.1
1	14+15	4+12	6	新麦 21、2000 Xinmai 21, 2000	2	1.8
1	14+15	5+10	9	郑丰 6、RS62217、武农 986 Zhengfeng 6, RS62217, Wunong 986	3	2.7
2*	7+9	5+10	9	陕麦 536 Shaanmai 536	1	0.9
null	7+8	2+12	6	西农 9736、陕 954055、穗 60、05CA306、穗 41、驻 99021、西安 2871、西农 8983 Xinong 9736, Shaan 954055, Sui 60, 05CA306, Sui 41, Zhu 99021, Xi'an 2871, Xinong 8983	8	7.2
null	7+8	4+12	5	良星 66、泰雪 828 Liangxing 66, Taixue 828	2	1.8
null	7+8	5+10	8	郑丰 9962、漯麦 23、山农 066、漯麦 24 Zhengfeng 9962, Luomai 23, Shannong 066, Luomai 24	4	3.6
null	7+9	2+12	5	郑丰 7、小偃 22、0308、02(9)、929、LTM18、9912、山农 36、XZ-92、213、04 中 36 Zhengfeng 7, Xiaoyan 22, 0308, 02(9), 929, LTM18, 9912, Shannong 36, XZ-92, 213, 04 zhong 36	11	9.9
null	7+9	4+12	4	秦农 18、阜麦 1、轮选 717 Qinnong 18, Fumai 1, Lunxuan 717	3	2.7
null	7+9	5+10	7	兰麦 348、陕麦 534 Lanmai 348, Shaanmai 534	2	1.8
null	14+15	2+12	5	轮选 01-1、山农 1616、西农 1186、轮选 719 Lunxuan 01-1, Shannong 1616, Xinong 1186, Lunxuan 719	4	3.6
null	14+15	4+12	4	偃展 4110、M213、登丰 168 Yanzhan 4110, M213, Dengfeng 168	3	2.7

2.2 黄淮麦区新选育小麦品种(系)及 39 个农家种 HMW-GS 的等位变异

2.2.1 Glu-A1 位点 由表 3 可以看出,在 Glu-A1 位点,新选育小麦品种(系)及农家种均有 3 个等位基因,其中 Glu-A1a 位点决定亚基 1, Glu-A1b 位点决定亚基 2*。在黄淮麦区新选育的小麦品种(系)中,1 亚基占 65.8%, null 亚基占 33.3%, 2* 亚基仅占 0.9%;在农家种中, null 亚基出现的频率最高,达到 95.0%,而 1 及 2* 亚基均各 2.5%。可见通过 50 余年的选育,在 Glu-A1 位点,1 亚基的比例有了

很大的提高。

2.2.2 Glu-B1 位点 由表 3 可以看出,在 Glu-B1 位点,在黄淮麦区新选育的小麦品种(系)中,有 3 个等位变异,分别是 7+9、7+8 和 14+15,其中 7+9 的比例最高,占 54.1%,其次是 7+8(27.0%)和 14+15(18.9%);在黄淮麦区农家种中,也有 3 个等位变异,分别是 7、7+8 和新亚基 7**+8**,其中 7+8 亚基的比例最高,占 95.0%,其余 2 个亚基各占 2.5%。可见在小麦品种的选育及演化过程中,增加了 7+9 和 14+15 亚基的比例,但降低了 7+8 亚

基的比例。在农家种“半截芒”中出现了比 7 和 8 亚基电泳移动速度快的亚基,该亚基尚未见报道,分别将其定名为 7** 和 8** 亚基。在该麦区的新选育小

麦品种(系)及农家种中,均未出现 6+8、20、13+16、13+19、17+18、21 和 22 亚基类型,可见黄淮麦区在 Glu-B1 位点 HMW-GS 的等位变异比较贫乏。

表 2 黄淮麦区 39 个农家种高分子量谷蛋白亚基的组成及品质评分

Table 2 HMW-GS and corresponding bread making quality scores of 39 Huanghuai common wheat landraces

亚基组成 Subunit composition			品质评分 Quality score	品种(系)Accessions		
1A	1B	1D		名称 Name of varieties	数目 Number	频率/% Frequency
1	7+8	2+12	8	紫秸红 Zijiehong	1	2.5
2*	7+8	2+12	8	秃子和尚 Tuziheshang	1	2.5
null	7	2+12	4	大玉花 Dayuhua	1	2.5
				阜阳红、蚂蚱麦、火麦、霉前五、碱麦、临颖三月黄、小佛手、红和尚头、大口麦、秃芒麦、白条鱼、府麦、老齐麦、出山豹、大粒半芒、和尚头、老芒麦、华山红、白芒麦、黄瓜先、老来瞎、蜈蚣腿、西山扁穗、红狗豆、白火麦、三月黄、红抢场、平原 50、白扁穗、白齐麦、白秃子头、有芒扫谷旦、抢场麦、蚰子麦		
null	7+8	2+12	6	Fuyanghong, Mazamai, Huomai, Meiqianwu, Jianmai, Linyingsanyuehuang, Xiaofoshou, Hongheshangtou, Dakoumai, Tumangmai, Baitiaoyu, Fumai, Laoqimai, Chushanbao, Dalibanmang, Heshangtou, Laomangmai, Huashanhong, Baimangmai, Huangguaxian, Laolaixia, Kulong, Xishanbiansui, Honggoudou, Baihuomai, Sanyuehuang, Hongqiangchang, Pingyuan 50, Baibiansui, Baiqimai, Baituzitou, Youmangaogudan, Qiangchangmai, Youzimai	35	90.0
null	7**+8**	2+12	?	半截芒 Banjiemang	1	2.5

2.2.3 Glu-D1 位点 人们普遍认为 Glu-D1 位点的 5+10 亚基优于其他所有的变异形式^[11]。由表 3 可见,在新选育的小麦品种(系)中,有 2+12、3+12、4+12 和 5+10 4 个等位变异,其中 2+12 亚基的比例最高,为 54.1%,其次是 5+10(26.1%)、4+12(18.0%)和 3+12 亚基(1.8%);在该麦区的农家

种中,仅有 1 种亚基类型 2+12(100.0%),可见该区农家种在 Glu-D1 位点 HMW-GS 类型贫乏,经过多年的选育,该位点的亚基类型得以丰富,而且出现了 26.1%的 5+10 亚基,对改善该区小麦品质状况具有很大的作用。

表 3 黄淮麦区 111 个新选育品种(系)及 39 个农家种在 Glu-1 位点的变异频率

Table 3 Comparison of allele frequencies for the Glu-1 locus of the 111 latest wheat breeding lines and 39 wheat landraces

位点 Locus	等位基因 Allele	亚基 Subunit	频率/% Frequency	
			新育品种(系) Breeding line	农家种 Landrace
Glu-A1	a	1	65.8	2.5
	b	2*	0.9	2.5
	c	null	33.3	95.0
Glu-B1	a	7	0	2.5
	b	7+8	27.0	95.0
	c	7+9	54.1	0
	h	14+15	18.9	0
		7**+8**	0	2.5
Glu-D1	a	2+12	54.1	100.0
	b	3+12	1.8	0
	c	4+12	18.0	0
	d	5+10	26.1	0

2.3 黄淮麦区新选育小麦品种(系)及农家种在 Glu-1 位点亚基组合的变异分析

1 个小麦品种 1A、1B、1D 的亚基组成被称作亚基组合。从表 1 可以看出,在 111 个新选育的小麦品种(系)中,有 19 个不同的亚基组合,其中组合(1、7+9、2+12)占 20.7%,其品质评分仅为 7 分;组合(1、7+9、5+10)、(null、7+9、2+12)、(1、14+15、2+12)、(null、7+8、2+12)、(1、7+8、5+10)、(1、

7+9、4+12)分别占 10.8%,9.9%,8.1%,7.2%,6.3%和 5.4%,品质评分为 10 分的组合(1、7+8、5+10)仅占 6.3%;其他亚基组合所占的比例很少,仅有 0.9%~4.5%。

从表 2 可以看出,在 39 个农家种中,出现频率最高的亚基组合是(null、7+8、2+12),占 90.0%,其品质评分仅为 6 分;其余 4 个亚基组合均各占 2.5%。111 个新选育品种(系)的平均品质评分为

6.9 分,39 个黄淮农家种的平均品质评分为 6 分,可见黄淮麦区在小麦品质育种方面虽有进展,但其品质评分仍较低,这与目前该区的小麦生产现状一致。

3 结论与讨论

小麦高分子量谷蛋白亚基与小麦的烘烤品质关系密切,而且很容易检测,现已被用作小麦品质育种的主要标记^[12]。本研究发现,在黄淮麦区的 39 个农家种中,出现频率最高的亚基组合是(null、7+8、2+12),这与前人的研究结果相似^[13-14]。在新选育品种(系)中,出现频率最高的组合是(1、7+9、2+12),而且 null 亚基出现的频率比较低,这与 Nakamura^[14]的研究结果不同。

在 Glu-B1 位点,黄淮麦区农家种中没有出现 14+15 亚基,但在新选育的小麦品种(系)中该亚基的比例较高(18.9%),较前人的结果高^[13-14]。在该麦区的新选育小麦品种(系)及农家种中均未出现 6+8、20、13+16、13+19、17+18、21 和 22 亚基类型,可见黄淮麦区在 Glu-B1 位点 HMW-GS 的等位变异比较贫乏,特别是与小麦烘烤品质紧密相关的 17+18、13+16 亚基均未出现,这为今后黄淮麦区在 Glu-B1 位点改良小麦高分子量谷蛋白亚基提供了思路。在黄淮麦区农家种“半截芒”中,出现了分布较 7 亚基、8 亚基电泳速度快的亚基类型,该类型至今尚未见报道,本研究将其暂定名为 7* 亚基和 8* 亚基。

本研究中,在 Glu-D1 位点,黄淮麦区农家种中仅有 2+12 亚基,非常贫乏;但在新选育的小麦品种(系)中,5+10 亚基所占的比例为 26.1%,比 Liu 等^[13](0.9%)和 Nakamura^[14]的研究结果(10.5%)都高,同时在 Glu-A1 位点 1 亚基的比例也有了较大提高,说明黄淮麦区近年来在小麦品质育种中有了较大进展。但与国外相比还有很大差距^[15-18]。

本研究结果表明,在 Glu-1 位点,黄淮麦区新选育的小麦品种(系)及农家种平均品质评分分别为 6.9 分和 6 分,品质评分为 10 分的仅有 7 个品种(系),较欧洲^[16]、巴基斯坦^[18]、以色列^[19]、美国^[1]等较低,究其原因,一方面由于我国是一个人口大国,很多小麦育种计划都是将产量育种放在第一位;另一方面由于长期以来我国人民都是用小麦加工面条和馒头,很少食用面包,因此,在小麦烘烤品质方面与国外有很大的差距,但随着人们生活水平的提高,在育种目标上必将增加品质育种的权重。

从本研究结果可以看出,目前黄淮麦区小麦品

质有了较大的进步,但与国外相比还有很大的差距。该麦区无论是现有品种(系)还是农家种,其高分子量谷蛋白亚基的等位变异均比较贫乏,今后在育种工作中应选择含有优质亚基,如 2*、13+16、17+18 的国外品种作为亲本材料,通过遗传转化将这些优质亚基导入黄淮麦区的小麦品种中,为黄淮麦区小麦品质育种工作提供重要的参考依据。

[参考文献]

- [1] Payne P I, Holt L M, Jackson E A, et al. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding [J]. *Philos Trans R Soc Lond B*, 1984, 304: 359-371.
- [2] Branlard G, Dardevet M, Saccomano R, et al. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality [J]. *Euphytica*, 2001, 119: 59-67.
- [3] Tohver M, Koppel R, Ingver A. Characterisation of gliadin and HMW glutenin subunit alleles and their relation to bread-making quality in common spring wheat cultivars and breeding lines [J]. *Cereal Res Comm*, 2001, 29: 405-411.
- [4] Caballero L, Martin L M, Alvarez J B. Intra- and interpopulation diversity for HMW glutenin subunits in Spanish spelt wheat [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2004, 51: 175-181.
- [5] Lagudah E S, Floor R G, Halloran G M. Variation high molecular weight glutenin subunits in landraces of hexaploid wheat from Afghanistan [J]. *Euphytica*, 1987, 36: 3-9.
- [6] McIntosh R A, Hart G E, Gale M D. Catalogue of gene symbols for wheat [J]. *Cereal Res Comm*, 1987, 15: 197-212.
- [7] Payne P I, Holt L M, Law C N. Structural and genetic studies on the high molecular weight subunits of wheat glutenin: I-allelic variation in subunits among varieties of wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Theor Appl Genet*, 1981, 60: 229-236.
- [8] Shewry P R, Halford N G, Tatham A S, et al. The high molecular weight subunits of wheat glutenin and their role in determining wheat processing properties [J]. *Adv Food Nut Res*, 2003a, 45: 221-302.
- [9] Payne P I, Lawrence G J. Catalogue of alleles for the complex loci, Glu-A1, Glu-D1 which code for HMW subunits of glutenin hexaploid wheat [J]. *Cereal Res Comm*, 1983, 11: 29-35.
- [10] Shewry P R, Tatham A S. Disulphide bonds in wheat gluten proteins [J]. *Cereal Sci*, 1997, 25: 207-227.
- [11] Martín P, Gómez M, Carrillo J M. Interaction between allelic variation at the Glu-D1 locus and a 1BL.1RS translocation on flour quality in bread wheat [J]. *Crop Science*, 2001, 41(4): 1080-1084.
- [12] Shewry P R, Gilbert S M, Savage A W J, et al. Sequence and properties of HMW subunit 1Bx20 from pasta wheat (*Triticum durum*) which is associated with poor end use properties [J]. *Theor Appl Genet*, 2003b, 106: 744-750.

(下转第 79 页)