

山东省普通小麦醇溶蛋白 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点等位基因的遗传变异

高艾英¹ 吴长艾¹ 朱树生² 王宪泽^{1,*}

(¹ 山东农业大学生命科学学院, 山东泰安 271018; ² 青岛埃美迪食品有限公司, 山东青岛 266000)

摘要: 采用酸性聚丙烯酰胺凝胶电泳(A-PAGE), 分析了山东省种植面积较大的37个小麦品种醇溶蛋白 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点等位基因的组成特点。结果表明, 山东小麦在醇溶蛋白 *Gli-1* (*Gli-A1*、*Gli-B1* 和 *Gli-D1*) 和 *Gli-2* (*Gli-A2*、*Gli-B2* 和 *Gli-D2*) 位点存在多样性, 共鉴定出58个等位基因, 出现频率较高的有6个, 分别为 *Gli-A1a* (48.6%)、*Gli-B11* (35.1%)、*Gli-D1k* (35.1%)、*Gli-A2b* (35.1%)、*Gli-B2g* (35.1%) 和 *Gli-D2a* (29.7%), 其中 *Gli-B11* 出现频率较高, 表明1BL/1RS易位系在山东小麦中存在比较普遍。醇溶蛋白6个主要位点的遗传变异系数较高, 平均为0.7930, 变幅为0.7297~0.8269, 其中 *Gli-D2* 位点遗传多样性最高, *Gli-A1* 最低。对具有优质醇溶蛋白等位基因 *Gli-B1b* 或 *Gli-A2b* 的品种进行了高分子量谷蛋白亚基的组成分析, 表明烟农15、烟优361、山农98-1和山农93-52同时含有优质谷蛋白5+10亚基, 在小麦育种中可利用这些优质亚基基因。

关键词: 普通小麦; 醇溶蛋白; 等位基因; 变异
中图分类号: S512

Genetic Variation at *Gli-1* and *Gli-2* loci in Wheat Cultivars from Shandong Province

GAO Ai-Ying¹, WU Chang-Ai¹, ZHU Shu-Sheng², WANG Xian-Ze^{1,*}

(¹ College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai' an 271018, Shandong; ² Qingdao FD Food Company Ltd., Qingdao 266000, Shandong, China)

Abstract: Using acid polyacrylamide gel electrophoresis(A-PAGE), thirty-seven wheat cultivars and lines from Shandong Province were used to analyze the allelic variation and genetic diversity based on gliadin allelic composition at *Gli-1* and *Gli-2* loci in order to provide useful database for wheat breeding and quality improvement. The results demonstrated that 58 different gliadin alleles were identified in 37 wheat cultivars and lines, including *Gli-A1*(12), *Gli-B1*(11), *Gli-D1*(8), *Gli-A2*(9), *Gli-B2*(8) and *Gli-D2*(10), of which 6 alleles were shown to be more frequent, i.e. *Gli-A1a* (48.6%), *Gli-B11* (35.1%), *Gli-D1k* (35.1%), *Gli-A2b* (35.1%), *Gli-B2g* (35.1%) and *Gli-D2a* (29.7%). It was also found that allele *Gli-B11*, a marker for 1BL/1RS translocation, had a high frequency of occurrence. The genetic diversity of wheat cultivars and lines from Shandong Province is extensively with the mean Nei's genetic variation index (*H*) of 0.7930, varying from 0.7297 to 0.8269. The highest genetic diversity was found at *Gli-D2*, while the lowest at *Gli-A1*. In addition, the composition of HMW (high-molecular-weight) gluten subunit was investigated in the wheat cultivars carrying good-quality gliadin alleles, such as *Gli-B1b* and *Gli-A2b*. The results showed that there were 5 + 10 gluten subunit associated with good bread-making quality in Yannong 15, Yanyou 361, Shannong 98-1 and Shannong 93-52 (Fig.3), indicating that these wheat cultivars were probably potential germplasms for improving wheat quality.

Key words: Common wheat; Gliadins; Alleles; Variation

谷蛋白和醇溶蛋白是小麦种子胚乳中的主要贮藏蛋白, 与小麦面粉品质关系密切, 决定面团的黏弹性。二者在其各自编码位点上都有着丰富的等

位基因变异, 从几个到30个不等, 但醇溶蛋白编码位点的多态性远比谷蛋白高。普通小麦编码醇溶蛋白的基因主要位于第1和第6条同源染色体短臂

基金项目: 山东省“三〇”工程项目(2003-108)部分研究内容。

作者简介: 高艾英(1977-), 女, 山东泰安人, 硕士研究生, 主要从事小麦品质及其改良研究工作。Tel: 0538-8242922; E-mail: aygao@126.com * 通讯作者: 王宪泽, 男, 教授, 博士生导师。Tel: 0538-8249697; E-mail: xzwang@sdau.edu.cn

Received(收稿日期): 2004-09-13, Accepted(接受日期): 2005-01-13.

上^[1],称为 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点。其中 *Gli-1* 包括 *Gli-A1*、*Gli-B1* 和 *Gli-D1*; *Gli-2* 包括 *Gli-A2*、*Gli-B2* 和 *Gli-D2*。这些位点上等位基因的高度变异^[2-4]及其位点之间不同等位基因的组合,使得醇溶蛋白的 A-PAGE 电泳图谱表现出高度的组成多态性^[5]。根据醇溶蛋白等位基因的组成及变异特点,可揭示某个国家和地区小麦种质的遗传基础,用于小麦品种鉴定和品质评价,从而发现新的优质资源用于品质遗传改良。

国外已有一些国家和地区对其广泛应用的小麦品种或种质的醇溶蛋白组成及遗传变异进行了分析,在揭示其遗传基础的同时也发现了一些优质等位基因^[6-8],如 *Gli-B1b*、*Gli-A2b* 和 *Gli-B2c*,并应用 A-PAGE 技术和 γ -醇溶蛋白 PCR 标记鉴别小麦相近物种,如斯卑尔脱小麦和普通六倍体小麦^[9,10]。近年来,特异等位基因 PCR (Allele-Specific PCR, AS-PCR) 标记已应用到醇溶蛋白研究中,用于标记某些与醇溶蛋白紧密连锁并与小麦品质密切相关的低分子量谷蛋白亚基(LMW-GS)^[11]。

我国对醇溶蛋白的研究与谷蛋白相比起步较晚,近年来才有所开展。晏月明等^[12]分析了国内 36 个小麦品种的等位基因组成及变异特点,认为优质醇溶蛋白基因的匮乏是我国小麦品质较差的重要原因之一。魏育明等^[13]采用 A-PAGE 技术对四川省部分小麦醇溶蛋白进行了研究,结果表明其遗传基础较为狭窄。

山东省是我国小麦的主产区,种质资源丰富,迄今为止,尚无小麦醇溶蛋白等位基因组成特点及遗传变异研究的有关报道。本文鉴定分析了小麦醇溶蛋白在 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点的等位基因组成特点及遗传多样性,以期小麦品质育种优质基因的利用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

选用山东省种植面积较大的 37 个小麦品种(系)(表 1),基本包括 20 世纪 60 年代以来山东省各个育种单位选育推广的具有代表性或有较大应用价值的品种。对照品种 Marquis 由山东农业大学农学院提供。

1.2 样品制备和电泳

单粒种子研磨后,参照郎明林等^[14]的方法提取醇溶蛋白并进行 A-PAGE 电泳。按 Metakovsky (1991)^[2]的方法读带,以中国春(*Gli-A1a*、*Gli-B1a*、

Gli-D2a、*Gli-A2a*、*Gli-B2a* 和 *Gli-D2a*) 和 Marquis (*Gli-A1m*、*Gli-B1b*、*Gli-D1a*、*Gli-A2m* 和 *Gli-D2m*) 作为对照品种。参照 Singh (1990)^[15]的方法提取谷蛋白并进行 SDS-PAGE 电泳。高分子量谷蛋白亚基按 Payne 和 Lawrence (1983)^[16]的规则命名,以中国春(N,7+8 和 2+12)和 Marquis (1,7+9 和 5+10) 作为对照品种。

1.3 遗传多样性的评价

以 Nei 氏遗传变异系数(H)评价各位点的遗传多样性^[17], $H = 1 - \sum P_i^2$, P_i 为某一位点特定等位基因出现的频率。

2 结果与分析

2.1 醇溶蛋白 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点等位基因组成

部分品种醇溶蛋白的 A-PAGE 图谱如图 1。通过与对照品种中国春及 Marquis 的比较,分析了 37

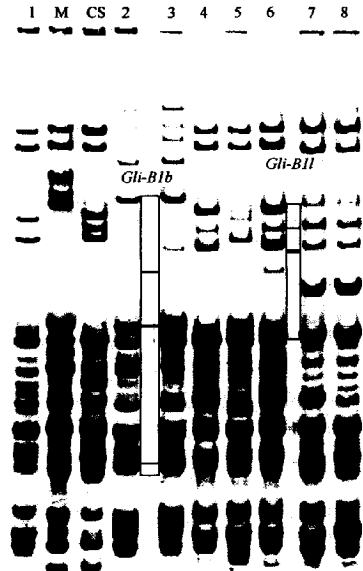


图 1 部分小麦醇溶蛋白电泳图谱
Fig.1 Gliadin electrophoretogram of some wheat cultivars

1: PH 82-2-2; 2: 济南 18^{**}; 3: 济南 17^{**};
4: 济南 16^{**}; 5: 泰山 288; 6: 泰山 201^{*};
7: 山农 93-52; 8: 山农 98-1; CS: 中国春; M: Marquis.

* 含有 *Gli-B1l*(易位系标记)的品种;

** 含有 *Gli-B1b*(优质醇溶蛋白基因)的品种。

1: PH 82-2-2; 2: Jinan 18^{**}; 3: Jinan 17^{**};
4: Jinan 16^{**}; 5: Taishan 288; 6: Taishan 201^{*};

7: Shannong 93-52; 8: Shannong 98-1; CS: Chinese Spring; M: Marquis.

* Cultivars carrying *Gli-B1l*(the marker for translocation);

** Cultivars carrying *Gli-B1b* (good gliadin allele).

个品种等位基因的组成(表1和图2)及各个等位基因的出现频率(表2)。结果表明,37个品种在 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点等位基因变异丰富,6个位点共鉴定出58个等位基因(已知共130个),即 *Gli-A1* 12个、*Gli-B1* 11个、*Gli-D1* 8个、*Gli-A2* 9个、*Gli-B2* 8个和 *Gli-D2* 10个。其中, *Gli-A1* 位点变异较大, *Gli-D1* 和 *Gli-B2* 位点变异较小。 *Gli-A1a*、*Gli-B1l*、*Gli-D1k*、*Gli-A2b*、*Gli-B2g* 和 *Gli-D2a* 出现频率较高,分别为48.6%、35.1%、35.1%、35.1%、35.1%和29.7%,其次是 *Gli-B1d* (16.2%)、*Gli-D1i* (16.2%)、*Gli-B2j*

(16.2%)、*Gli-D2d* (16.2%) 和 *Gli-D2m* (18.9%)。优质醇溶蛋白基因 *Gli-B1b* 和 *Gli-A2b* 的出现频率分别为10.8%和35.1%,可见优质醇溶蛋白等位基因在山东小麦中占有一定的比例,但与国外品种相比仍较低^[3-8],尤其是 *Gli-B1b* 更低。 *Gli-D1g* 和 *Gli-D1i* 的出现频率分别为10.8%和16.2%,在国内其他研究报道中 *Gli-D1i* 出现频率更低, *Gli-D1g* 甚至没有,这可能是山东小麦醇溶蛋白等位基因分布的一个特点。 *Gli-A1b*、*Gli-B1i*、*Gli-A2p* 和 *Gli-D2i* 等出现频率较低(均为2.7%),这在国外品种中也较为少见。

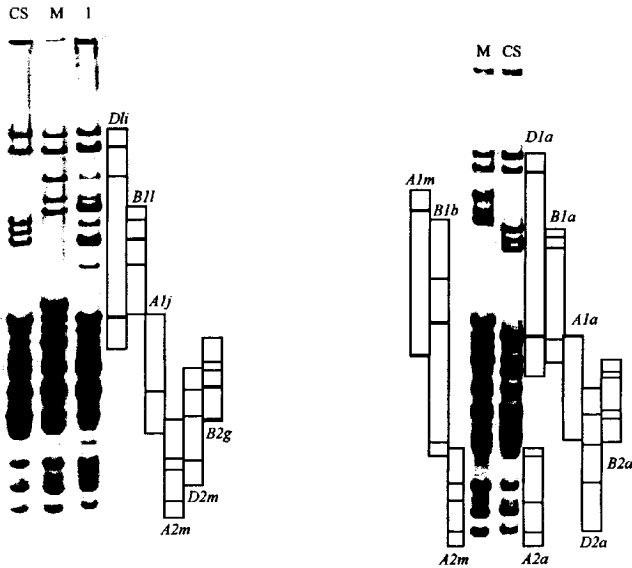


图2 山农27的醇溶蛋白 *Gli-1* 位点和 *Gli-2* 位点等位基因的鉴定

Fig.2 Gliadin alleles at *Gli-1* and *Gli-2* loci in Shannong 27

1:山农27;M:Marquis;CS:中国春。

1:Shannong 27;M:Marquis;CS:Chinese Spring.

Sozinov 等^[18]发现,麦醇溶蛋白 *Gli-B1l* 位点可作为1BL/1RS易位系的标记位点,即根据 *Gli-B1l* 位点的存在与否,可鉴定1BL/1RS易位系的有无。在本试验的37个品种(系)中,有13个含1BL/1RS,即鲁麦7号、鲁麦14、鲁麦15、泰山201、济南16、山农27、山农7287、PH92-6、济宁13、济宁9608、聊9136、鉴146和菏泽215(图1),占供试品种的35.1%,说明1BL/1RS易位系在山东小麦中占相当大的比例。亲本来源分析表明,山东小麦中的1BL/1RS主要来源于20世纪70年代从罗马尼亚引入的洛类品种和

从前苏联引进的一批多抗性品种,如洛夫林10、洛夫林13和牛朱特等,它们为山东小麦品种改良作出了重要贡献。1BL/1RS易位系是黑麦1R染色体短臂取代小麦1B染色体长臂的结果,在世界范围内广泛用于提高小麦抗病性、丰产性和稳产性^[19]。但许多研究表明1BL/1RS易位系对小麦品质有较大负向影响,造成面筋强度减弱和面团发黏^[20-22],因此易位系存在可能是导致山东小麦品质较差的一个原因,应当引起育种工作者的注意。

表 1 37 个小麦品种(系) *Gli-1*、*Gli-2* 位点等位基因组成Table 1 Allele composition at *Gli-1* and *Gli-2* loci of 37 wheat cultivars (lines) from Shandong Province

序号 No.	品种名称 Cultivar	<i>Gli-1</i> locus			<i>Gli-2</i> locus		
		<i>Gli-A1</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>Gli-D1</i>	<i>Gli-A2</i>	<i>Gli-B2</i>	<i>Gli-D2</i>
1*	D-9401	a	b	k	e	a	a
2*	菏泽 215 Heze 215	a	l	i	b	g	d
3*	济南 16 Jinan 16	a	l	k	b	g	a
4*	济南 17 Jinan 17	h	b	g	b	j	d
5*	济南 18 Jinan 18	h	b	g	b	j	d
6	济宁 13 Jining 13	a	l	l	c	a	l
7	济宁 9608 Jining 9608	a	l	b	c	g	a
8	济麦 19 Jimai 19	d	e	g	e	k	a
9	鉴 146 Jian 146	a	l	i	e	a	a
10	济南鉴 60 Jinanjian 60	a	a	i	l	g	a
11	聊 9136 Liao 9136	a	l	a	e	a	a
12*	鲁 95-1 Lu 95-1	c	t	f	b	a	l
13*	鲁 95-5 Lu 95-5	c	t	k	b	g	d
14	鲁麦 1 号 Lumai 1	k	d	k	g	h	f
15	鲁麦 2 号 Lumai 2	k	d	k	g	h	i
16	鲁麦 6 号 Lumai 3	a	h	k	c	g	j
17	鲁麦 7 号 Lumai 7	g	l	k	c	g	h
18	鲁麦 14 Lumai 14	a	l	j	a	h	a
19	鲁麦 15 Lumai 15	k	l	k	a	g	a
20	鲁麦 18 Lumai 18	k	d	b	f	g	m
21	鲁麦 19 Lumai 19	o + b	i + j	k	c	b	k
22	鲁麦 21 Lumai 21	a	d	b	f	g	a
23*	PH 82-2-2	a	d	a	b	a	m
24*	PH 85-16	a	c	i	b	a	m
25	PH 92-6	a	l	k	m	g	d
26	山农 27 Shannong 27	j	l	i	m	g	k
27	山农 7287 Shannong 7287	i	l	k	a	d	k
28*	山农 98-1 Shannong 98-1	a	k	f	b	j	d
29*	山农 93-52 Shannong 93-52	a	k	f	b	j	a
30	山农 156 Shannong 156	a	a	a	m	a	m
31	泰山 1 号 Taishan 1	o	a	l	e	a	k
32	泰山 4 号 Taishan 4	m	h	l	m	a	f
33*	泰山 201 Taishan 201	a	l	k	b	j	l
34	泰山 288 Taishan 288	a	d	k	c	g	c
35*	烟优 361 Yanyou 361	p	e	b	b	j	m
36	烟 97L181 Yan 97L181	m	c	j	m	d	m
37*	烟农 15 Yannong 15	d	b	g	b	k	j

注: * 含有优质醇溶蛋白等位基因 *Gli-B1b* 或 *Gli-A2b* 的品种。Note: * Cultivars with good gliadin alleles *Gli-B1b* or *Gli-A2b*.

表 2 37 个小麦品种(系)中 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点的等位基因出现频率Table 2 Frequency of gliadin alleles at *Gli-1* and *Gli-2* loci in 37 wheat cultivars from Shandong

编码位点 Locus	等位基因出现频率 Frequency of gliadin alleles	等位基因个数 No. of alleles
<i>Gli-A1</i>	a(48.6%), b(2.7%), c(8.4%), d(5.4%), g(2.7%), h(5.4%), i(2.7%), j(2.7%), k(10.8%), m(5.4%), o(5.4%), p(2.7%)	12
<i>Gli-B1</i>	a(8.1%), b(10.8%), c(5.4%), d(16.2%), e(5.4%), h(5.4%), i(2.7%), j(2.7%), k(5.4%), l(35.1%), t(5.4%)	11
<i>Gli-D1</i>	a(8.1%), b(10.8%), f(8.1%), g(10.8%), i(16.2%), j(5.4%), k(35.1%), l(5.4%)	8
<i>Gli-A2</i>	a(8.1%), b(35.1%), c(13.5%), e(13.5%), f(5.4%), g(5.4%), l(2.7%), m(13.5%), p(2.7%)	9
<i>Gli-B2</i>	a(24.3%), b(2.7%), d(5.4%), f(5.4%), g(35.1%), h(10.8%), j(16.2%), k(5.4%)	8
<i>Gli-D2</i>	a(29.7%), c(2.7%), d(16.2%), f(5.4%), i(2.7%), j(5.4%), k(10.8%), l(5.4%), m(18.9%)	10

注: 括号中为等位基因出现的频率。Note: Figure in the parenthesis is the frequency of the specific allele.

2.2 醇溶蛋白 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点遗传多样性

利用遗传变异系数对 *Gli-1* 和 *Gli-2* 各位点的遗传多样性进行评价。结果表明, 醇溶蛋白各位点遗传变异系数在 0.7297 ~ 0.8269 之间, 平均值为 0.7930。 *Gli-2* 位点的遗传变异系数 ($H = 0.8016$) 大

于 *Gli-1* 位点 ($H = 0.7845$), 其中 *Gli-D2* 位点变异最大 ($H = 0.8269$), *Gli-A1* 位点变异最小 ($H = 0.7297$)。山东小麦醇溶蛋白较高的遗传变异系数, 表明其遗传基础广泛, 种质多态性较高。

2.3 利用谷蛋白与醇溶蛋白组合进行品种资源评价

谷蛋白和醇溶蛋白显著影响小麦的加工品质。某些特定的谷蛋白亚基与面包烘烤品质关系密切,其中高分子量谷蛋白亚基5+10和2+12显著影响烘烤品质^[23]。醇溶蛋白的 *Gli-B1b*、*Gli-A2b* 和 *Gli-B2c* 与强面筋品质有关,而 *Gli-B1k* 和 *Gli-A2g* 与弱面筋品质有关^[6]。阎旭东等研究表明,利用谷蛋白和醇溶蛋白组合对小麦品质进行预测比单独考虑一种组分的可靠性高^[24],因此对含有 *Gli-B1b*、*Gli-A2b* 或 *Gli-B2c* 的品种(表1中用星号标识品种序号者),进一步研究了其高分子量谷蛋白亚基组成,以期发现新的优质种质资源。结果表明,烟农15、烟优361、山农98-1和山农93-52同时含有5+10优质谷蛋白亚基(图3)和 *Gli-B1b* 或 *Gli-A2b* 优质醇溶蛋白等位基因(图1),在小麦育种中可对这些优质基因开发利用。

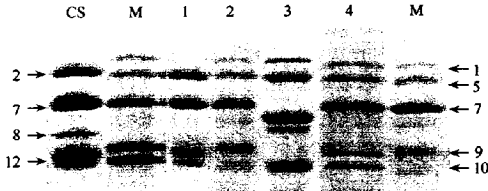


图3 部分小麦高分子量谷蛋白 SDS-PAGE 电泳图谱
Fig.3 SDS-PAGE patterns of HMW in some wheat cultivars
1:山农93-52;2:山农98-1;3:烟优361;4:烟农15;
CS:中国春;M:Marquis。以上品种均
含有5+10谷蛋白亚基(标准对照品种中国春除外)。
1:Shannong 93-52;2:Shannong 98-1;3:Yanyou 361;
4:Yannong 15;CS:Chinese Spring;M:Marquis。
All the above cultivars carry 5+10 glutenin subunit
except the standard cultivar Chinese Spring.

3 讨论

利用醇溶蛋白等位基因标记评价小麦遗传资源具有简单、方便、准确等优点^[3]。醇溶蛋白基因与小麦其他基因相比表现出更多的变异,有些 *Gli* 位点已有30多个等位基因变异^[2],而最多态的DNA标记也只发现少数的几个^[25-27],因此利用醇溶蛋白等位基因变异研究小麦品种可以揭示更多的种内遗传多样性。

本研究表明,山东小麦在 *Gli-1* 和 *Gli-2* 位点具有较高的遗传变异($H = 0.7930$),与国外品种相比,仅次于西班牙($H = 0.844$)^[4],而高于法国($H =$

0.714)^[3]、英国($H = 0.676$)^[8]、意大利($H = 0.754$)^[8]、前南斯拉夫($H = 0.728$)^[8]和澳大利亚($H = 0.7401$)^[7]。与国内研究相比,接近晏月明等的研究结果($H = 0.775$)^[12],高于四川小麦($H = 0.5486$)^[13]。由于小麦品种会自发调节基因型以适应外界环境变化^[28],所以山东小麦较高的遗传多态性可能与古老品种和地方品种的持续种植以及大量引进种质资源有关。

醇溶蛋白各位点等位基因的分布具有明显的地域性,不同国家和地区间有相当大的差异,在一个国家和地区普遍存在的等位基因在其他国家和地区可能完全匮乏。如73%的加拿大小麦中含有 *Gli-A1m*^[7],但在欧洲和澳大利亚品种中则较为少见^[7,8]。*Gli-A1h*、*Gli-D1h*、*Gli-B1k* 和 *Gli-A2o* 在保加利亚和意大利品种中有10%~20%的出现频率^[8],在其他国家和地区则很少出现。山东小麦在各位点出现频率最高的是 *Gli-A1a*、*Gli-B1l*、*Gli-D1k*、*Gli-A2b*、*Gli-B2g* 和 *Gli-D2a*,与西班牙品种相比有较大差异(西班牙小麦中 *Gli-B1f*、*Gli-D1b*、*Gli-A2g*、*Gli-B2o* 和 *Gli-D2o* 占有较大优势^[4]),但与国内研究报道的差异较小。山东小麦中作为易位系标记的等位基因 *Gli-B1l* 出现频率较高,为35.1%,但在魏育明等研究的四川小麦中完全匮乏^[13]。通常具有1BL/1RS抗病基因的品种其加工品质较差,在品质育种中应尽量早期避免。

References

- [1] Payne P I, Holt L M, Lawence G J, Law C N. The genetics of gliadin and glutenin, the major storage proteins of the wheat endosperm. *Qual Plant Foods Hum Nutr*, 1982, 31: 229-241
- [2] Metakovsky E V. Gliadin allele identification in common wheat. II. Catalogue of gliadin alleles in common wheat. *J Genet & Breed*, 1991, 45: 325-344
- [3] Metakovsky E V, Branlard G. Genetic diversity of French common wheat germplasm based on gliadin alleles. *Theor Appl Genet*, 1998, 96: 209-218
- [4] Metakovsky E V, Gomez M, Vazquez J F, Carrillo J M. High genetic diversity of Spanish common wheats as judged from gliadin alleles. *Plant Breeding*, 2000, 119: 37-42
- [5] Vaccino P, Metakovsky E V. RFLP patterns of gliadin alleles in *Triticum aestivum* L.: implications for analysis of the organization and evolution of complex loci. *Theor Appl Genet*, 1995, 90: 173-181
- [6] Metakovsky E V, Annicchiarico P, Boggini G, Pogna N E. Relationship between gliadin alleles and dough strength in Italian bread wheat cultivars. *Journal of Cereal Science*, 1997, 25: 229-236
- [7] Metakovsky E V, Ng P K W, Chernakov V M, Bushuk W. Gliadin

- alleles in Canadian western red spring wheat cultivars: use of two different procedures of acid polyacrylamide gel electrophoresis for gliadin separation. *Genome*, 1993, 36: 743-749
- [8] Metakovsky E V, Pogna N E, Biancardi A M, Redaelli R. Gliadin allele composition of common wheat cultivars grown in Italy. *J Genet & Breed*, 1994, 48: 55-66
- [9] Harsch S, Günther T, Kling C I, Rosnyek B, Hesemann C U. Characterization of spelt (*Triticum spelta* L.) forms by gel electrophoretic analyses of seed protein. I. The gliadins. *Theor Appl Genet*, 1997, 94: 52-60
- [10] Von Büren M, Lüthy J, Hübner P. A spelt-specific γ -gliadin gene: discovery and detection. *Theor Appl Genet*, 2000, 100: 271-279
- [11] Zhang W, Gianibelli M C, Rampling W, Mu L, Gale K R. Identification of SNPs and development of allele-specific PCR markers for γ -gliadin alleles in *Triticum aestivum*. *Theor Appl Genet*, 2003, 107: 130-138
- [12] Yan Y-M(晏月明), Ru Y-Y(茹岩岩), Yu J-Z(余建中), Liu G-T(刘广田). Analysis of gliadin allele composition at *Gli-1* and *Gli-2* loci in Chinese wheat cultivars. *Journal of Agricultural Biotechnology* (农业生物技术学报), 2000, 8(10): 23-27 (in Chinese with English abstract)
- [13] Wei Y-M(魏育明), Zheng Y-L(郑友良), Liu D-C(刘登才), Zhou Y-H(周永红), Lan X-J(兰秀锦). Genetic diversity of *Gli-1*, *Gli-2* and *Glu-1* alleles in Sichuan wheat landraces. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 2000, 42(5): 496-501
- [14] Lang M-L(郎明林), Lu S-Y(卢少源), Zhao J-F(赵家发), Zhang R-Z(张荣之), Yang X-J(杨学举). The improved A-PAGE molecular marker technology suited for mapping gliadin "fingerprint" of wheat variety in China. *Journal of Agricultural University of Hebei* (河北农业大学学报), 1998, 21(4): 1-5 (in Chinese with English abstract)
- [15] Singh P R, Tatham A S. The prolamin storage proteins of cereal seeds: structure and evolution. *Biochem J*, 1990, 267: 1-12
- [16] Payne P I, Lawrence G 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 hexaploid wheat. *Cereal Res Commun*, 1983, 11: 29-35
- [17] Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1973, 70: 3 321-3 323
- [18] Sozinov A A, Novoselskaya, Lushnikova A A, Bogdanov Yu F. Cytological and biochemical analysis of bread wheat variants with 1B/1R substitutions and translocations in the karyotype. *Tsitologiyai Genetika*, 1987, 21(4): 256-261 (in Russian)
- [19] Wieser H, Kieffer R, Lelley T. The influence of 1B/1R chromosome translocation on gluten protein composition and technological properties of bread wheat. *J Sci Food Agric*, 2000, 80: 1 640-1 647
- [20] Schwarzlaff S S, Uriyo M G, Johnson J M, Barbeau W E, Griffier C A. Apparent dough stickiness of selected 1B/1R translocated soft wheat flours. *Cereal Chem*, 2001, 78(1): 93-96
- [21] Liu J-J(刘建军), He Z-H(何中虎), Peña R J, Zhao Z-D(赵振东). Effect of 1BL/1RS translocation on grain quality and noodle quality in bread wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2004, 30(2): 149-153 (in Chinese with English abstract)
- [22] Graybosch R A. Uneasy unions: quality effects of rye chromatin transfers to wheat. *Journal of Cereal Science*, 2001, 33: 3-16
- [23] Zhao Y-M(赵友梅), Wang S-J(王淑俊). The application of HMW glutenin subunits in the study of wheats baking quality property. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1990, 16(3): 208-218 (in Chinese with English abstract)
- [24] Yan X-D(阎旭东), Lu S-Y(卢少源), Li Z-Z(李宗智). The distribution of gliadin composition and its interaction with HMW-glutenin subunits on breadbaking quality of common wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1997, 23(1): 70-75 (in Chinese with English abstract)
- [25] Siedler H, Mesmer G M, Schachermayr H, Winzeler, Keller B. Genetic diversity in European wheat and spelt breeding material based on RFLP data. *Theor Appl Genet*, 1994, 88: 994-1 003
- [26] Talbert L E, Blake N K, Chee P W, Blake T K, Magyar G M. Evaluation of sequence-tagged-site PCR products as molecular markers in wheat. *Theor Appl Genet*, 1994, 87: 789-794
- [27] Roder M S, Plaschke J, Korig S U, Börner A, Sorrels M E, Tanksley S D, Ganai M W. Abundance, variability and chromosomal location of microsatellites. *Molecular Genetics and Genomics*, 1995, 246: 327-333
- [28] Nevo E, Pagnotta M A, Beiles A, Porceddu E. Wheat storage proteins—glutenin DNA diversity in wild emmer, *Triticum dicoccoides*, in Israel and Turkey. 2. Environmental correlates and allozymic associations. *Theor Appl Genet*, 1995, 91: 415-420