

小麦 Glu-3 位点编码亚基的研究进展*

刘 丽, 于亚雄, 杨金华, 程 耿, 胡银星
(云南省农业科学院粮食作物研究所, 云南 昆明 650205)

摘要: 小麦 Glu-3 位点编码的低分子量麦谷蛋白亚基对面筋有重要决定作用, 但由于其分子量与醇溶蛋白相近, 单向电泳很难将其分离出来。低分子量谷蛋白亚基自身的复杂多态性, 也增加了其深入研究的难度, 因此有关低分子量麦谷蛋白亚基的文献报道较少, 更谈不上将其用于育种实践。本文拟从亚基命名、遗传及多态性、结构、分子标记及与烘烤品质的关系等方面全面回顾了低分子量麦谷蛋白亚基的研究状况。

关键词: 小麦; Glu-3 位点; 亚基; 研究进展

中图分类号: S 512.1.032 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-390X(2004)02-0138-06

Review on Subunits Encoded by Glu-3 Loci in Wheat

LIU Li, YU Ya-xiong, YANG Jin-hua, CHENG Geng, HU Yin-xing
(Crop Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China)

Abstract: Low-molecular-weight glutenin subunits encoded by Glu-3 loci impart important effects on properties of dough in wheat. Because low-molecular-weight glutenin subunits have shown extensive polymorphism and their size distribution means that they are difficult to identify with one dimensional electrophoresis procedure, being mixed with gliadin, their role in dough quality has attracted relatively little attention in the literature, say nothing of applying to breeding program. In this paper the authors give a comprehensive review on low-molecular-weight glutenin subunits, including nomenclature, genetics and polymorphism, structure, molecular marker, and its correlation with wheat quality.

Key words: wheat; Glu-3 loci; subunits; research progress

小麦面筋蛋白主要由麦谷蛋白和醇溶蛋白构成, 二者是决定面团粘弹性的主要因素。麦谷蛋白赋予面团弹性, 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^[1]。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 则分别由位于短臂的 Glu-A3, Glu-B3 和 Glu-D3 位点的基因(统称 Glu-3)编

码^[2,3]。

目前对 HMW-GS 与面包加工品质之间的关系已有较一致的认识, 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。由于 LMW-GS 在麦谷蛋白中占很大比例(约 75%), 对小麦加工品质也有不可忽视的作用, BRETT 等通过免疫技术证实了 LMW-GS 对面包加工品质的重要贡献^[4]。

1 LMW-GS 基因命名、结构及多态性

编码 LMW-GS 的基因定位于第一同源组群

* 收稿日期: 2003-10-23

基金项目: 云南省科技厅国际合作项目(99C004); 云南省攻关项目(2001NG18)

作者简介: 刘丽(1974-), 女, 助理研究员, 现为中国农业科学院作物栽培研究所在职研究生, 主要从事小麦遗传育种和品质研究工作。

1A,1B 和 1D 染色体短臂末端的 Glu-A3, Glu-B3 和 Glu-D3 位点,至着丝点 42 ~ 46 cM^[5]. 其中, Glu-A3 位点有 6 个等位基因, Glu-B3 位点有 9 个等位基因, Glu-D3 位点有 5 个等位基因。SREERAMULU 和 SINGH 报道了两个新亚基,分子量为 30 ~ 31 kDa (Glu-D4 位点)和 32 kDa(Glu-D5 位点),这两亚基在烷基化的谷蛋白中才能观察到^[6]。GUPTA 和 SHEPHERD 采用改良二步一维 SDS-PAGE 方法,分析了 32 个国家 222 个普通小麦品种,共发现了 40 个不同的 LMW-GS. 根据亚基出现互斥性规律,将

这 40 个亚基分成 20 种、3 组不同的电泳图谱组合,如图 1. LEW 研究者等建议根据 LMW-GS 的氨基酸序列相似性进行命名,把 LMW-GS 分为两组,第一组为 LMW-m 和 LMW-s,第二组类似于 α 和 γ 醇溶蛋白。SISSONS 等学者则认为应依据 LMW-GS 序列不同进行分级,并将 LMW-GS 依据 N-末端序列不同分为 SHIP-, GLERPSGL-, METSHIPGL-, METS (R)CIPGL 型 LMW-GS,以及序列上与 α -、 γ -和 ω -醇溶蛋白类似的一类^[7~9]。

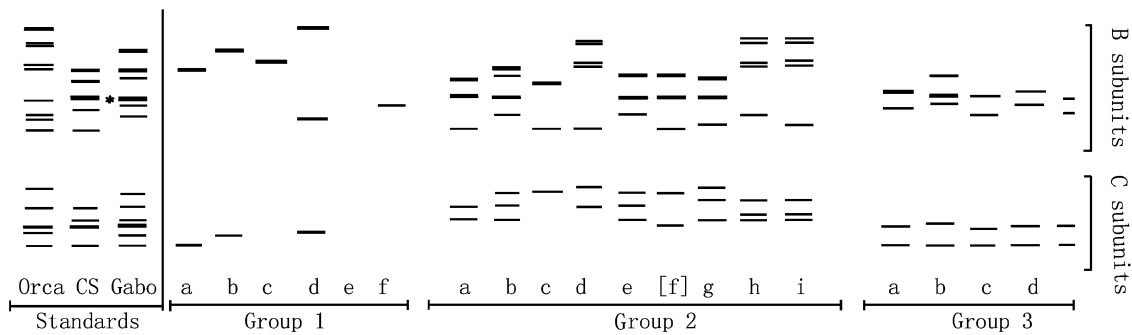


图 1 LMW-GSs 的比较图谱

Fig. 1 Standard bands of low molecular weight glutenin subunits

由于 LMW-GS 变异类型多,目前, GUPTA 和 SHEPHERD 命名法、LEW 命名法以及 SISSONS 命名法等 3 种命名系统都有使用,研究 LMW-GS 的氨基酸组成、序列分析和分子结构时,多采用 LEW 和 SISSONS 等研究者提出的氨基酸序列差异命名系统,而分析与小麦品质的关系时主要采用 GUPTA 和 SHEPHERD 提出的 SDS-PAGE 图谱命名系统。由此可见,这 3 种命名系统彼此独立,不利于 LMW-GS 结构与功能(对加工品质的效应)一一对应的关系的建立,而 LMW-GS 基因的复杂多态性则极大地增加了深入研究 LMW-GS 的难度。到目前为止,对于 LMW-GS 与小麦烘烤品质的关系难以达成共识。

2 所示,20 个氨基酸组成的信号肽后是含 13 个氨基酸的 N-末端序列,其后是 70 ~ 186 个氨基酸组成的重复区域,最后是 C-末端结构域。N-末端序列含有大量的半胱氨酸残基,其中 6 个半胱氨酸残基形成分子内二硫键,2 个游离的半胱氨酸残基与 HMW-GS 的半胱氨酸残基形成分子间二硫键。LMW-GS 填充于 HMW-GS“骨架”中,聚合为麦谷蛋白,进而形成面筋,N-末端重复序列形成较多的 β -转角,可能进一步形成规则的螺旋结构,而较短的非重复序列则形成紧密的 α -螺旋^[11]。所有 LMW-m 都具有 6 个保守的半胱氨酸残基,在 5 位点上有 3 种变异类型^[12]。Benmoussa 研究表明,LMW-GS 等位基因的变异是由中部重复区域 DNA 的插入和缺失造成的^[13]。对 LMW-GS 的结构研究,有利于从结构角度解释 LMW-GS 对小麦品质性状的贡献机理,如亚基中部不同长度的 α 螺旋,对面团弹性的贡献大小不同,在 METSHIPGL-和 METS (R) CIPGL 型 LMW-GS 制备物中加入碱性面粉均可以提高面筋强度,但在 α -和 γ -型 LMW-GS 制备物中加入碱性面粉后面筋强度无差异。LEE 等人的研究显示,面粉中加入 3 种 LMW-GS(LMW-mc5)后,和

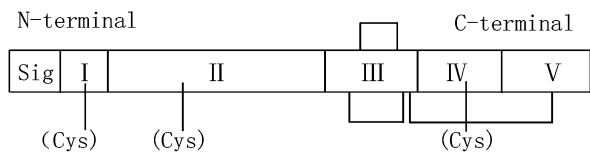


图 2 低分子量谷蛋白亚基结构图

Fig. 2 Polypeptide structure of low molecular weight glutenin subunit

编码 LMW - GS 的基因无内含子^[10],结构如图

面时间出现了不同程度的延长。由于 LMW-GS 的复杂多态性,目前尚不能从结构的角度解释图 3 中的 20 种 LMW-GS 对小麦加工品质的作用,结构研

究存在的空白领域,不利于 LMW-GS 的序列分析、分子克隆及结构与功能的关系等方面的深入研究^[9,14]。

表 1 LMW-GS 引物序列

Tab. 1 Primer sequences of LMW-GS in wheat

引物	系 列	位 点	来 源
O1	P13: TGGCACACTAGTGGTGGTTTC	Group1 (Glu-3)	Okita et al, 1985
	O15: TTTGCCCTCATCGCCGTGT		
	O13: TGCTGTTGAGGTTGTTGAAAGA		
C1	C15: CAGATGGAGACTAGATGCATCC	1D (Glu-D3)	Colot 等, 1989
	C13: ACTGCACATCGTTGGCAGGA		
O11A	O11A5: CGCCGTTGTGCCGACAAGTA	1A (Glu-A3)	Van Campenhout 等, 1995
	O11A3: GTTCTTGTAGCATGATGCGACTAGG		
O11BD	O11BD5: CCACATCCCTAGCTTGGAGAA	1B (Glu-B3) + 1D (Glu-D3)	Van Campenhout 等, 1995
	O13: TGCTGTTGAGGTTGTTGAAAGA		
O11B	O11B5: GGTACCAACAACAACAACCC	1B (Glu-B3)	Van Campenhout 等, 1995
	O11B3: GTTGCTGCTGAGGTTGCTTC		
O11D	O11BD5: CCACATCCCTAGCTTGGAGAA	1D (Glu-D3)	Van Campenhout 等, 1995
	O11D3: ATGCTATTTGTTGTGCCGA		

2 LMW-GS 的分子鉴定及基因克隆研究

由于目前对 LMW-GS 基因家族成员的了解还不多,所以很难确定这类蛋白不同成员对品质的作用,小麦 LMW-GS 的鉴定及应用将是国内外的重要研究课题,预计今后将从两个方面开展研究,一方面是进一步克隆新的谷蛋白基因和筛选特异性 PCR 引物,另一方面是建立新的标记技术,除了根据已知基因序列设计筛选特异性引物进行 PCR 鉴定之外,还可利用随机扩增片段多态性(RAPD)标记。目前已报道的 LMW-GS 的 PCR 引物序列见表 1。用 PCR 进行基因序列扩增的直接克隆,有利于 LMW-GS 的不同等位变异和基因的多肽性研究。D' OVIDIO 等克隆了一段硬粒小麦 LMW-GS 的 PCR 片段^[15,16]。在过去十几年中,已获得 32 个 LMW-GS 的基因克隆,如表 2 所示。CASSIDY 等研究者认为,在 Cheyenne 中除已获得的 6 个克隆外,包括 B-基因组片段在内至少还有 7 个 EcoRI 消化条带,因此,下一步的工作应该是在大消化片段中寻找新的 B-基因组基因,同时在 6 kb 范围内寻找新的 LMW-GS 克隆^[17]。

3 LMW-GS 与品质性状的关系

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。资料表明,当 Glu-A1 位点是 null 基因时,LMW-GS 对小麦沉降值的影响大于该位点为 2* 的小麦品系;当蛋白质含量低于 14% 时,HMW 和 LMW 麦谷蛋白相互作用,共同影响 SDS 沉降值;当蛋白质含量高于 14% 时,HMW 和 LMW 谷蛋白对沉降值都有影响,而且二者间不互作,LMW-GS 只影响面团的稳定性而不影响面团强度^[18]。就位点而言,Glu-1 位点和 Glu-3 位点间对和面特性的影响存在加性效应和互作效应,GUPTA 等学者的研究表明,Glu-1 和 Glu-3 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,作者本人用 258 个中国小麦主栽品种(系)、4 个杂交组合和 1 个 DH 群体研究 HMW-GS,LMW-GS 和 1B/1R 对小麦加工品质的影响,结果与此结论相同。而在 Suneca × Cook 的后代中,谷蛋白亚基位点对和面时间效应大小依次为 Glu-D1 > Glu-B3 > Glu-A3 > Glu-B1 = Glu-D3^[19~21],因此不同研究者用不同的材料得到的研究结果不尽相同。单个 LMW 麦谷蛋白亚基对小麦品质的贡献,总结如表 3。CORNIS 等研究表明,含 2*, 7 + 8, 2 + 12, GluA3b, GluB3b 和 GluD3b 亚基组合的品种延伸性最优,就 Glu-3 位点而言,亚基组成为 GluA3b, GluB3b 和 GluD3b 的品种延伸性最好,亚基组成为 GluA3b,

GluB3b 和 GluD3c 的品种的延伸性也较好,亚基组成成为 GluA3b, GluB3b 和 GluD3b, GluA3b, GluB3b 和 GluD3c, 以及 GluA3c, GluB3b 和 GluD3c 的品种,面包品质最好^[22]。就硬粒小麦的 LMW-GS 而言,

LMW1 和 LMW2 分别与弱面筋和强面筋强度密切相关。据报道, Glu-B3 位点上的基因的等位变异与比萨饼烘焙品质密切相关^[23~25]。

表 2 已克隆的 LMW-GS 基因

Tab. 2 Genes of LMW-GS having been cloned

克隆	克隆类型	品种	基因池	参考文献
Tag544	C	Chinese Spring	f	Bartels and Thompson, 1983
B48	C	Cheyenne	H11335	Okita, 1984
B3-12	C	Cheyenne	H11338	Okita 等, 1985
B11-33	C	Cheyenne	H11077	Okita 等, 1985
LP1211	G	Yamhill	X07747	Pitts 等, 1988
LMWG-1D1	G	Chinese Spring	X13306	Colot 等, 1989
TdUCD1	C	Mexicali	X51759	Cassidy and Dvorak, 1991
LMW21	P	T. turgidum	X62588	D, Ovidio 等, 1992
VolckA3	P	Chinese Spring	X84959	Van Campenhout 等, 1995
VolckB3	P	Chinese Spring	X84960	Van Campenhout 等, 1995
VolckB3	P	Chinese Spring	X84961	Van Campenhout 等, 1995
F15A	G	Cheyenne	U86028	Benmoussa 等, 2000
F23A	G	Cheyenne	U86027	Benmoussa 等, 2000
E38	G	Cheyenne	U86025	Benmoussa 等, 2000
N5A	G	Cheyenne	U86029	Benmoussa 等, 2000
F24B	G	Cheyenne	U86026	Benmoussa 等, 2000
L4	G	Cheyenne	U86030	Benmoussa 等, 2000
J300	G	Neepawa	XF26185819	Snegaroff 等, 2002
TD6	G	Neepawa	-	Chardot 等, 2002
L-CS-4	P	Chinese Spring	XF28912498	Xu 等, 2003
4.2/5.4-13(lmw-gs, Glu-A3)	G	Norin61	XFGI:17425218	Ikeda, 等 2002
4/5-74(lmw-gs, Glu-A3)	G	Norin61	XFGI:7425214	Ikeda, 等 2002
4.1/5.3-03(lmw-gs, Glu-D3)	G	Norin61	XFGI:17425212	Ikeda, 等 2002
4.2/5-03(lmw-gs, Glu-3)	G	Norin61	XFGI:17425210	Ikeda, 等 2002
4/5-38(lmw-gs)	G	Norin61	XFGI:17425208	Ikeda, 等 2002
4/5-51(lmw-gs)	G	Norin61	XFGI:17425206	Ikeda, 等 2002
4/5-96(lmw-gs, Glu-D3)	G	Norin61	XFGI:17425204	Ikeda, 等 2002
4/5.2-14(lmw-gs, Glu-D3)	G	Norin61	XFGI:17425196	Ikeda, 等 2002
4.2/5.4-25(lmw-gs, Glu-3)	G	Norin61	XFGI:17425190	Ikeda, 等 2002
n8/9.2-20(lmw-gs, Glu-B3)	G	Norin61	XFGI:17425186	Ikeda, 等 2002
4.2/5.1-02(lmw-gs, Glu-B3)	G	Norin61	XFGI:17425166	Ikeda, 等 2002
4/5-109(lmw-gs, Glu-D3)	G	Norin61	XFGI:17425164	Ikeda, 等 2002

综上所述,国外对 LMW-GS 构成对沉降值、面筋强度、和面时间及面团延展性的贡献已有初步研究结果,对 LMW-GS 位点对小麦加工的效应大小已有较一致的共识。然而,由于 LMW-GS 具有广泛的多态性,多命名系统同时使用,加之研究材料不同,LMW-GS 单个亚基对小麦加工品质的效应差异很

大, 1BL/1RS 易位等遗传背景对 LMW-GS 与小麦加工品质的关系的影响研究未见报道。国内对 LMW-GS 的研究很少^[21, 26~29], 由于受方法和材料的限制,未能将 HMW-GS 和 LMW-GS 综合考虑,更谈不上将其用于育种实践。因此关于 LMW-GS 对品质性状的影响还值得进一步深入研究。

表 3 单个 LMW-GS 与小麦加工品质的关系

Tab. 3 Relationship between allele variation of LMW-GS and processing quality in wheat

位点	延展性		面筋强度		沉降值	
	贡献大小	参考文献	贡献大小	参考文献	贡献大小	参考文献
Glu-A3	$b > c > e$	Gupta 等, 1989	$c > e$	Gupta 和 MacRitchie, 1994	$d > c$	Shahriari 等, 1994
	$d > b > c$	Gupta 等, 1991	$b > c > e$	Gupta 等, 1991	$a > e$	Payne 等, 1987
	$b > d > e > c$	Gupta 等, 1991	$i > b = a = c$ $= f = g > d$	Gupta 等, 1991	$d \geq a \geq f > e$	Branlard 等, 2001
	$d > c$	Morel 等, 1994a	$a > e$	Khelifi, Br 和 lard, 1992		
	$0, n > m, b/f$	Morel 等, 1994b	$a = d = f \geq e$	Branlard 等, 2001		
	$d = a = f \geq e$	Branlard 等, 2001	$b > d > e > c$	Luo 等, 2001		
			$b > d$	赵会贤等, 1997		
			$d > b > c > a > e$			
			$b > c$	Gupta 和 MacRitchie, 1994	$b > c, k$	Gupta 等, 1991; Pogna 等, 1994
			$i \geq b' \geq c = c'$ $= g > b = f = d > j$	Branlard 等, 2001	Courtot > M27	Nieto-Taladriz 和 Bougenmic, 1994
Glu-B3	$k > b$	Redaelli 等, 1997	$e > b > a > c > d$	Luo 等, 2001	$b > h$	Shahria 等, 1994
	$b' \geq d = c = c'$ $= b = g > i > f \geq j$	Branlard 等, 2001	$b > c$	赵会贤等, 1997	$i > f$	Shahria 等, 1994
			$g > d > f > b > h >$ $b' > a > j$		$b' = c' = d = b =$ $I = g = c > f > j$	Branlard 等, 2001
	$m = p$	Nieto-Taladriz 等, 1994	$null > b$	Popineau 等, 1994; Redaelli 等, 1997	nsd	Branlard 等, 2001
Glu-D3	$e > b > a > c > d$	Gupta 等, 1991	$m = p$	Nieto-Taladriz 等, 1994		
	$b > null$	Redaelli 等, 1997	Rex > Corin	Shahria 等, 1994		
	nsd	Branlard 等, 2001	$e > c = b = a > d$ $a \geq b = d = c$	Gupta 等, 1991 Branlard 等, 2001		

4 LMW-GS 与品质性状相关性研究中存在的问题

[参 考 文 献]

国内外对于 LMW-GS 的研究无论在广度上还是在深度上都远远落后于对 HMW-GS 的研究, 对于 LMW-GS 的品质效应, 只是在少数几个分离群体的后代观察到了不同亚基对品质的不同作用, 研究表明编码 HMW-GS 的基因与编码 LMW-GS 的基因具有加性效应, 但在这些群体中, 所用的亲本一般品质较差或来源于中国春, 因此不具有广泛的代表性。国内对 LMW-GS 的研究仅限于韩彬等、朱金宝等、赵会贤等、番幸来等、王泽宪等、葛淑俊等的初步研究结果, 而对中国主产麦区主栽品种 LMW-GS 的分布调查还处于空白, 对 LMW-GS 的鉴定方法、亚基的作用、亚基的分布不清楚, 对 HMW-GS 和 LMW-GS 位点互作及亚基组成对小麦加工品质的影响不了解。因此 LMW-GS 对小麦品质的影响研究将是小麦优质育种的重要课题。

- [1] BLACKMAN J A, PAYNE P I. Grain quality[A]. In: LUP-TON F G H ed. Wheat Breeding – its Scientific Basis[C]. 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[J]. Annu. Rev Plant Physiol, 1987, 38: 141 – 153.
- [3] SINGH N K, SHPHERD K W. Linkage mapping of the genes controlling endosperm proteins in wheat. 1. Genes on the short arms of group 1 chromosomes [J]. Theor Appl Genet, 1988, 66: 628 – 641.
- [4] BRETT G M, MILLS E N C, TATHAM A S, et al. Immun-chemical identification of LMW subunits of glutenin associated with bread-making quality of wheat flours[J]. Theor Appl Genet, 1993, 86: 442 – 448.
- [5] WORLAND A J, GALE M D, LAW C N. Wheat genetics [A]. In: Lupton F G H (eds) Wheat breeding: its scientific basis, 1987, 129 – 171.
- [6] SREERAMULU G, SINGH N K. Genetic and biochemical characterization of novel low molecular eight glutenin sub-

- units in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Genome*, 1997, 40:41 – 48.
- [7] GUPTA R B, SHEPHERD K W. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutelin. (1. Variation and genetic control of the subunits in hexaploid wheats) [J]. *Theor Appl Genet*, 1990, 80:65 – 74.
- [8] LEW E J L, KUZMICKY D D, KASARD D D. Characterization of low molecular weight glutenin subunits by reversed-phase high-performance liquid chromatography, sodium dodecyl sulfate-polyacrylamide gel electrophoresis, and N-terminal amino acid sequencing [J]. *Cereal Chem*, 1992, 69: 508 – 515.
- [9] SISSONS M J, BEKES F, SKERRITT J H. Isolation and functionality testing of low molecular weight glutenins [J]. *Cereal Chemistry*, 1998, 75(1): 30 – 36.
- [10] D' OVIDIO R, MARCHITELLI C, ERCOLI CARDELLI L, et al. . Sequence similarity between allelic Glu-B3 genes related to quality properties of durum wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98:455 – 461.
- [11] KASARDA D D. Glutenin structure in relation to wheat quality [A]. In Y Pomeranz, ed. *Wheat is Unique Am Assoc Cereal Chem: St Paul MN*. 1989, 277 – 302.
- [12] D' OVIDIO R, MASCI S, PORCEDDU E. Development of a set of Oligonucleotide primers specific for genes at the Glu-1 complex loci of wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1995, 91:189 – 194.
- [13] BENMOUSSA M, VEZINA L, PAGE M, et al. . Genetic polymorphism in low-Molecular-weight glutenin genes from *Triticum aestivum* [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 100:789 – 793.
- [14] LEE Y K, BEKES F, GRAS P, et al. . The low-molecular-weight glutenin subunit proteins of primitive wheats. IV. Functional properties of products from individual genes [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 98:149 – 155.
- [15] CASSIDY B G, DVORAK J, ANDERSON O D. The wheat low-molecular-weight glutenin gene: characterization of six new genes and progress in understanding gene family structure [J]. *Theor Appl Genet*, 1998, 96:743 – 750.
- [16] D' OVIDIO R, TANZARELLA O A, PORCEDDU E. Cloning and sequencing of a PCR amplified gamma - gliadin gene from durum wheat [J]. *Plant Sci*, 1991, 75: 229 – 236.
- [17] D' OVIDIO R, SIMEONE M, MASCI S, et al. . Molecular characterization of a LMW-GS gene located on chromosome 1B and the development of primers specific for the Glu-B3 complex locus in durum wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 95:1 119 – 1 126.
- [18] SONTAG-STROHM T. Effect of allelic variation of glutenin subunits and gliadins on baking quality in the progeny of two biotypes of breed wheat cv. Ulla [J]. *J Cereal Sci*, 1996, 24(2):115 – 124.
- [19] 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 [J]. *Theor Appl Genet*, 1989, 77:57 – 64.
- [20] GUPTA G B, MACRITCHIE 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 [J]. *J Cereal Sci*, 1994, 19:19 – 29.
- [21] 赵会贤, 薛秀庄, MARES et al. . 麦谷蛋白亚基 Glu-1 和 Glu-3 位点基因等位变异对小麦品质特性的影响 [J]. *作物学报*, 1997, 23(6):646 – 654.
- [22] CORNISH G B, BURRIDGE P M, PALMER G A, et al. . Mapping the origins of some HMW and LMEW glutenin subunit alleles in Australian germplasm [J]. *Proc 42nd Aust Cereal Chem Conf, Sydney*, 1993, 255 – 260.
- [23] PAYNE P I, HOLT L M, JACKSON E A, et al. . Wheat storage proteins: Their potential for manipulation by plant breeding [J]. *Pholos Trans R Soc Lond*, 1984, B304: 359 – 371.
- [24] POGNA P E, AUSTRAN J C, LAFIANDRA D, et al. . Chromosome 1B-encoded gliadins and glutenin subunits in durum wheat: Genetics and relationship to gluten strength [J]. *J Cereal Sci*, 1990, 11:15 – 34.
- [25] RUIZ M, CARRILLO J M. Relationships between different prolamin proteins and some quality properties between different prolamin proteins and some quality properties in durum wheat [J]. *Plant Breeding*, 1995, 114:40 – 44.
- [26] 韩彬, SHEPHERD K W. 低分子量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 [J]. *中国农业科学*, 1991, 24(4): 19 – 25.
- [27] 朱金宝, 刘广田, 张树榛, 等. 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 [J]. *中国农业科学*, 1996, 29(1): 34 – 39.
- [28] 王宪泽, 张玲. 部分山东小麦品种低分子量谷蛋白亚基构成及其与品质关系的研究 [J]. *中国粮油学报*, 2000, 15(1): 1 – 3.
- [29] 葛淑俊, 谢令琴, 王静华, 等. 普通小麦低分子量麦谷蛋白亚基与农艺性状和品质性状关系的研究 [J]. *西南农业学报*, 2002, 25(3): 6 – 9.