

甘肃省冬小麦农家品种与改良品种的 HMW-GS 变异及品质效应比较

李望鸿,王红梅,李玉芳

(甘肃省农业科学院生物技术研究所,甘肃兰州 730070)

摘要: 为了解甘肃冬小麦农家品种和改良品种 HMW-GS 变异及品质效应,为小麦品质改良和亲本选用提供依据,采用 SDS-PAGE 法和近红外反射光谱法检测 340 份品种的 HMW-GS 和其中 252 份的沉淀值、蛋白质和湿面筋含量。结果表明,340 份品种在 *Glu-1* 位点共有 14 种亚基变异,34 种亚基组合形式。*Glu-A1* 位点共有 3 种变异,亚基缺失(null)的频率最高,1 和 2* 亚基出现的频率改良品种(36.9%)比农家品种(12.0%)高;*Glu-B1* 位点共有 7 种变异,7+8 亚基出现的频率最高,改良品种比农家品种降低 36.1 个百分点;*Glu-D1* 位点有 4 种亚基变异,2+12 亚基出现频率最高,改良品种比农家品种降低 11 个百分点,5+10 亚基的频率改良品种较农家品种提高 17.6 个百分点。含 5+12 亚基的农家品种及含 14+15 亚基的改良品种综合品质较优。从供试改良品种中筛选出在 2 个以上基因位点具有优质亚基的品种 46 个,其中 10 个品种在 3 个位点上都具有优质亚基。

关键词: 小麦;高分子量谷蛋白亚基;沉淀值;品质

中图分类号:S512.1; S331

文献标识码:A

文章编号:1009-1041(2010)05-0930-06

Allelic Variations of HMW-GS and Their Effects on Quality of Gansu Winter Wheat Landraces and Improved Cultivars

LI Wang-hong, WANG Hong-mei, LI Yu-fang

(Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: Allelic variations and quality effects of HMW-GS were studied in Gansu winter wheat landraces and modern cultivars to provide information for quality improvement and selection of parents in breeding programs. HMW-GS were detected by SDS-PAGE in 340 winter wheat cultivars. Sedimentation, protein and wet gluten content were analysed with near infrared analyzer in 252 of them. The results showed fourteen allelic variations and thirty-four subunit compositions were present at the *Glu-1* loci, three allelic variations were found at *Glu-A1* locus, frequency(36.9%) of subunits 1 and 2* was higher in improved cultivars than that(12.0%) in landrace. At *Glu-B1* locus there were seven allelic variations, of them, subunit 7+8 was dominant, followed by 7+9; the frequency of 7+8 decreased 36.1 percent in improved cultivars than that in landrace; while for subunit 7+9 increased 29.3 percent. Subunit 2+12 was dominant at locus *Glu-D1*, frequency of 2+12 in improved cultivars reduced 11 percent than that in landrace, which of subunit 5+10 enhanced 17.6 percent. Landraces with 5+12 and improved cultivars with 14+15 showed better processing quality. In improved cultivars, protein and wet gluten content were high carrying subunit 14+15, while sedimentation high with subunit 7+9. In landraces, protein content showed high with null, whereas sedimentation and wet gluten

* 收稿日期:2009-12-07 修回日期:2010-02-20

基金项目:甘肃省科技厅科学事业费项目(QS031-C31-17),甘肃省中青年科学基金项目(YS031-A21-009)。

作者简介:李望鸿(1957-),女,研究员,主要从事农作物育种与资源研究。E-mail:liwh1288@163.com

通讯作者:王红梅(1972-),女,助理研究员,主要从事生物技术研究;李玉芳(1964-),女,高级实验师,主要从事农产品品质检测。

high were with 5+12. But sedimentation, protein and wet gluten content were all low in landraces and cultivars with subunit 5+10. Loci *Glu-A1* and *Glu-D1* had larger contribution for Gansu winter wheat quality improvement, and locus *Glu-B1* poor effect had. Many landraces with rare subunit 5+12 should be widely used.

Key words: Wheat; HMW-GS; Sedimentation; Quality

小麦高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS)是小麦胚乳储藏蛋白的重要组成部分,主要赋予小麦粉面筋弹性,与小麦加工品质密切相关。在小麦品质改良中,亲本材料 HMW-GS 组成已成为小麦杂交育种亲本选配的重要依据,选择和应用具有优质亚基的资源做杂交亲本,是改善小麦品质、培育优质品种的主要途径之一。自 20 世纪 80 年代 Payne 提出小麦 HMW-GS 的分离和鉴定技术,并创立 HMW-GS 的编码和命名系统^[1-2]以来,各小麦主产国对 HMW-GS 变异及其与烘烤品质的关系进行了大量研究,目前已报道的小麦 HMW-GS 变异超过 40 种^[3-10]。20 世纪 90 年代以来,国内学者不仅对我国小麦 HMW-GS 等位变异及其与小麦品质的关系进行了广泛深入的研究,还针对 Payne 的评分方法和标准在实际应用中存在的问题,进行了改进^[11-13],尤其是针对我国人民的生活习惯,开展了 HMW-GS 与品质性状和面条制作品质关系的研究^[14-17]。但由于不同学者研究小麦材料的遗传背景和方法不同,导致亚基变异和出现的频率不同,结论也不尽一致。目前普遍认为 *Glu-A1* 位点编码的 1、2* 亚基, *Glu-B1* 位点编码的 7+8、13+16、14+15 和 17+18 亚基, *Glu-D1* 位点编码的 5+10、5+12 亚基具有较高的品质效应^[5-6,9-18]。本研究分析了 340 份甘肃冬小麦品种的 HMW-GS 等位变异和其中 252 份品种的主要品质性状,期望通过农家品种与改良品种 HMW-GS 组成及品质效应的比较,了解甘肃冬小麦品种改良过程中 HMW-GS 组成和品质的变化及其品质效应,为小麦新品种品质改良和亲本选用提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

由甘肃省农作物种质资源中期低温库提供冬小麦品种 340 份,用于小麦 HMW-GS 分析,其中农家品种 207 份,改良品种 133 份。2004 年秋季播种于甘肃省农业科学院镇原黄土旱塬生态环境野外试验站,在土壤肥力比较均匀、栽培管理措施

一致的条件下繁殖种子。但由于大部分品种已保存近 20 年,有的播种后未出苗,有的越冬死亡严重,种子量不够,只有 252 份材料有足够的样量(每份 250~300 g)供品质性状检测。每份品种收获 250~300 g 籽粒,供品质性状检测。

1.2 HMW-GS 的提取及电泳

用 BIO-RAD 的 MiniPROTEAN3cell 电泳仪检测。每份样品研磨后取 50 mg,先用 50% 的异丙醇 60℃ 提取 20~30 min,并在室温下连续浸提 2 h,离心除去上清液,重复提取 1 次,以除去醇溶蛋白,再用 10 μ L 全蛋白提取液 60℃ 提取 2 h 后离心,取上清液备用。电泳采用不连续 SDS-PAGE 法,浓缩胶浓度 3.7%,每份样品上样量为 9 μ L,用甘氨酸作电极缓冲液,每个泳道电流强度为 1.5 mA,电泳 12~14 h。用 0.05% 的考马斯亮蓝溶液(溶于 12% 的三氯乙酸)染色 1~2 d,蒸馏水漂洗 1~2 d 后拍照。谷蛋白亚基编码和命名按 Payne 1987 年的标准^[4]进行。

1.3 品质性状分析

每份材料的籽粒用瑞典 Tecator 公司的 1093 型 Sample mill 实验磨磨粉,过 1 mm 的筛片备用。采用德国布朗-卢比公司 IA-450 型近红外分析仪,以近红外反射光谱法测定小麦籽粒粗蛋白含量、湿面筋含量和沉淀值。其中,籽粒粗蛋白含量采用半微量凯氏定氮法按国标 GB5511-1985 测定;湿面筋采用手工洗涤法按国标 GB/T14608-93 法测定;沉淀值采用 SDS 法按国标 GB/T15685-1995 测定。

2 结果与分析

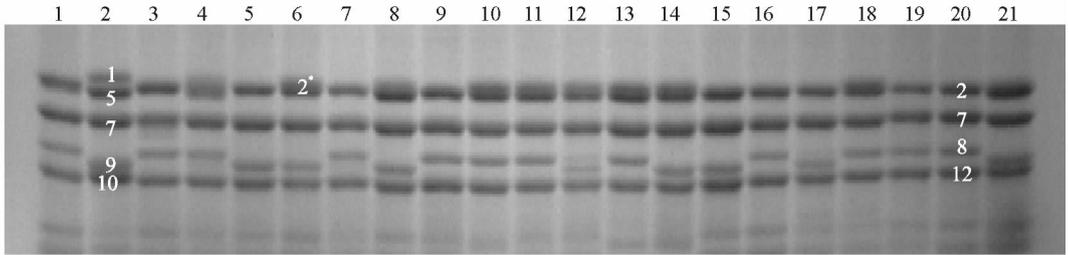
2.1 供试材料的 HMW-GS 变异

部分材料的 HMW-GS 电泳图谱见图 1 和图 2。从供试品种 *Glu-1* 位点共检测到 14 种亚基变异,其中农家品种 14 种,改良品种 13 种(表 1)。*Glu-A1* 位点两类品种均有 3 种变异(1、2*、null)。其中, null 亚基出现的频率,改良品种(63.2%)较农家品种(87.9%)降低 24.7 个百分点;1 和 2* 亚基的频率,改良品种(27.1%和

9.8%)较农家品种(7.7%和4.3%)分别提高19.4和5.5个百分点。

在 *Glu-B1* 位点,农家品种有7种亚基变异,改良品种有6种。其中,7+8亚基出现的频率,改良品种(57.1%)比农家品种(93.2%)降低36.1

个百分点;17+18和14+15亚基的频率,改良品种比农家品种有所提高,但提高幅度不大;7+9亚基的频率,改良品种比农家品种(5.3%)高29.3个百分点,达到34.6%;在该位点两类品种都缺乏13+16优质亚基。



1: 庆选 13; 2: 中优 9507; 3: 庆选 12; 4: 庆选 11; 5: 庆选 10; 6: 平凉 33; 7: 平凉 21; 8: 平凉 13; 9: 平凉 22; 10: 陇原 935; 11: 陇原 932; 12: 陇原 011; 13: 陇原 032; 14: 陇原 031; 15: 陇育 216; 16: 陇育 215; 17: 陇麦 977; 18: 陇鉴 386; 19: 陇早 8675; 20: 中国春; 21: 陇东 4 号。

1: Qingxuan 13; 2: Zhongyou 9507; 3: Qingxuan 12; 4: Qingxuan 11; 5: Qingxuan 10; 6: Pingliang 33; 7: Pingliang 21; 8: Pingliang 13; 9: Pingliang 22; 10: Longyuan 935; 11: Longyuan 932; 12: Longyuan 011; 13: Longyuan 032; 14: Longyuan 031; 15: Longyu 216; 16: Longyu 215; 17: Longmai 977; 18: Longjian 386; 19: Longhan 8675; 20: Zhongguochun; 21: Longdong 4.

图 1 部分冬小麦改良品种 HMW-GS 的 SDS-PAGE 图谱
Fig. 1 SDS-PAGE of HMW-GS in partial improved winter wheat cultivars

表 1 农家品种和改良品种的 HMW-GS 变异及频率
Table 1 Allelic variation and frequencies of different HMW-GS in winter wheat

位点及亚基组成 Subunit components	农家品种 Landraces		改良品种 Improved cultivars		
	品种数 Number	频率 Frequency /%	品种数 Number	频率 Frequency /%	
<i>Glu-A1</i>	null	182	87.9	84	63.2
	1	16	7.7	36	27.1
	2*	9	4.3	13	9.8
<i>Glu-B1</i>	7+8	193	93.2	76	57.1
	7+9	11	5.3	46	34.6
	17+18	2	1.0	2	1.5
	6+8	11	5.3	7	5.3
	14+15	1	0.5	4	3.0
	7	1	0.5	1	0.8
<i>Glu-D1</i>	8	1	0.5	0	0
	2+12	170	82.1	92	69.2
	5+10	15	7.2	33	24.8
	5+12	20	9.7	5	3.8
	2+10	2	0.97	3	2.3

在 *Glu-D1* 位点,农家品种和改良品种均发现4种亚基变异,其中优质亚基5+10的频率,改良品种为24.8%,比农家品种(7.2%)提高17.6个百分点;2+12亚基的频率,改良品种(69.2%)比农家品种(82.1%)降低11个百分点;稀有优质亚基5+12的频率,改良品种(3.8%)比农家品种(9.7%)降低了5.9个百分点。

2.2 供试材料的 HMW-GS 组成

340个品种 *Glu-1* 位点 HMW-GS 共有34种组合形式,改良品种有25种组合形式,农家品种有19种(表2),其中有10种亚基组成形式是两类品种共有的。两类品种都以 null/7+8/2+12组合频率最高,但改良品种(25.6%)较农家品种(67.1%)低41.5个百分点。频率最低的14种亚基组合只有1个品种。优良亚基组合1/7+8/5+10的频率,改良品种(4.5%)较农家品种(1.9%)提高了2.6个百分点。农家品种所具有的优质亚基组合形式2*/7+8/5+12(2.4%)和1/14+15/5+10(0.5%)在改良品种中未出现,而改良品种中出现了农家品种所没有的1/7+8/5+12(1.5%)组合形式。

2.3 不同 HMW-GS 变异的品质效应

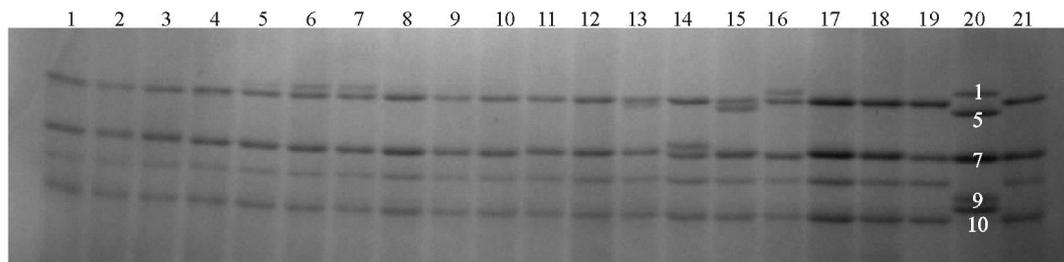
将两类供试品种中具有相同亚基品种的蛋白质含量、沉淀值和湿面筋含量等品质性状指标分别求其平均值,得到表3。可以看出,具有14+15亚基的改良品种蛋白质、湿面筋含量和沉淀值分别为15.4%、32.0%和42.9 mL,综合品质较好;具有5+12亚基的农家品种蛋白质、湿面筋含量和沉淀值分别为17.1%、37.9%和47.7 mL,综合品质最好。各亚基对蛋白质含量的贡献大小顺序,改良品种为 *Glu-A1* 位点 2* > null > 1, *Glu-B1* 位点 14+15 > 7+9 > 7+8, *Glu-D1* 位点 5+

10>2+12>5+12;农家品种为 *Glu-A1* 位点 null >2* >1, *Glu-B1* 位点 7+8>6+8>7+9>14+15, *Glu-D1* 位点 5+12>2+12>5+10。

各亚基对沉淀值的贡献大小顺序,改良品种为 *Glu-A1* 位点 2* >null>1, *Glu-B1* 位点 7+9 >14+15>7+8, *Glu-D1* 位点 5+10=5+12>2+12;农家品种为 *Glu-A1* 位点 2* >null>1, *Glu-B1* 位点 6+8>14+15>7+8>7+9, *Glu-*

D1 位点 5+12>5+10>2+12。

各亚基对湿面筋含量的贡献大小顺序,改良品种为 *Glu-A1* 位点 2* >1>null, *Glu-B1* 位点 14+15>7+9>7+8, *Glu-D1* 位点 5+12>5+10>2+12;农家品种为 *Glu-A1* 位点 null>2* >1; *Glu-B1* 位点 7+8>6+8>7+9>14+15; *Glu-D1* 位点 5+12>2+12>5+10。



1:老白麦;2:中国春;3:白玉麦;4:有芒白麦;5:早白麦;6:白齐麦;7:青熟麦;8:有芒青熟麦(西和)1;9:凤翔麦;10:下县麦;11:红齐麦 1;12:清水无芒红齐麦;13:一忙麦;14:红齐麦 2;15:白齐麦;16:川儿麦;17:有芒青熟麦(武山)2;18:白春麦;19:红早麦;20:中优 9507;21:白疙瘩。

1: Lanaobaimai; 2: Zhongguochun; 3: Baiyumai; 4: Youmangbaimai; 5: Zaobaimai; 6: Baiqimai; 7: Qinshumai; 8: Youmangqinshumai; 9: Fenxiangmai; 10: Ziaxianmai; 11: Hongqimai; 12: Qinshuiwumanghongqimai; 13: Yimangmai; 14: Hongqimai; 15: Baiqimai; 16: Chuanermai; 17: Youmangqinshumai; 18: Baichunmai; 19: Hongzaomai; 20: Zhongyou 9507; 21: Baigeda.

图 2 部分冬小麦农家品种 HMW-GS 的 SDS-PAGE 图谱
Fig. 2 SDS-PAGE of HMW-GS in partial winter wheat landraces

表 2 冬小麦农家品种与改良品种 HMW-GS 组成形式及频率

Table 2 HMW-GS components and Frequency of the local varieties and breeding improved varieties of winter wheat

改良品种 Improved cultivars			农家品种 Landraces		
亚基组合形式 Subunit components	品种数 Number	频率 Frequency /%	亚基组合形式 Subunit components	品种数 Number	频率 Frequency /%
null/7+8/2+12	34	25.6	null/7+8/2+12	139	67.1
null/7+8/5+10	13	9.8	null/7+8/5+10	3	1.4
null/7+8/5+12	1	0.8	null/7+8/5+12	15	7.2
null/6+8/2+12	3	2.3	null/6+8/2+12	3	1.4
null/7+9/5+10	5	3.8	null/7+9/5+10	5	2.4
null/17+18/5+10	1	0.8	null/17+18/5+10	1	0.5
null/17+18/2+12	1	0.8	null/17+18/2+12	1	0.5
null/7+8/2+10	1	0.8	null/7+9/5+10/2+10	1	0.5
null/7+9/2+10	1	0.8	null/6+8/7+8/2+12	8	3.9
null/7+9/2+12	19	14.3	null/7+8/7+9/2+12	5	2.4
null/14+15/2+12	4	3.0	null/8/2+12	1	0.5
null/7+8/7+9/5+10	1	0.8	1/7+8/2+12	8	3.9
1/7+8/2+12	10	7.5	1/7+8/5+10	4	1.9
1/7+8/5+10	6	4.5	1/14+15/5+10	1	0.5
1/7+8/5+12	2	1.5	1/7+8/2+10	1	0.5
1/7+9/2+12	5	3.8	1/7+8	1	0.5
1/7+9/5+12	2	1.5	1/7/2+12	1	0.5
1/7+9/5+10	5	3.8	2* /7+8/5+12	5	2.4
1/7+9/2+10	1	0.8	2* /7+8/2+12	4	1.9
1/7+8/7+9/5+10	1	0.8			
1/7+8/6+8/5+10	1	0.8			
1/6+8/2+12	3	2.3			
2* /7+8/2+12	6	4.5			
2* /7+9/2+12	6	4.5			
2* /7/2+12	1	0.8			

表3 甘肃小麦品种不同 HMW-GS 的主要品质性状
Table 3 Major quality traits of different HMW-GS of winter wheat from Gansu

位点 Locus	亚基 Subunit	品种数		蛋白质含量		SDS 沉淀值		湿面筋含量	
		Number of variety		Protein content / %		Sedimentation / mL		Wet gluten / %	
		改良 Cultivar	农家 Landrace	改良 Cultivar	农家 Landrace	改良 Cultivar	农家 Landrace	改良 Cultivar	农家 Landrace
<i>Glu-A1</i>	null	59	140	15.0	17.1	42.1	47.1	30.0	37.3
	1	21	11	14.9	16.8	41.9	46.4	30.3	35.9
	2*	12	9	15.2	16.8	42.3	47.2	31.5	37.0
	7+8	60	151	15.0	17.1	41.6	47.1	30.7	37.3
	7+9	31	8	15.1	16.5	43.1	46.8	31.6	35.2
<i>Glu-B1</i>	14+15	1	1	15.4	16.4	42.9	47.3	32.0	34.6
	6+8	0	11	0	17.1	0	47.3	0	36.7
	2+12	63	141	14.9	17.1	42.5	47.0	30.8	37.2
<i>Glu-D1</i>	5+10	25	10	15.1	16.7	42.6	47.2	31.1	36.0
	5+12	3	9	14.8	17.1	42.6	47.7	31.2	37.9

2.4 具有优质亚基的品种

国内外大量研究普遍认为 *Glu-A1* 位点编码的 1、2* 亚基, *Glu-B1* 位点编码的 7+8、13+16、14+15 和 17+18 亚基, *Glu-D1* 位点编码的 5+10、5+12 亚基具有较高的品质效应, 被称为优质亚基。据此, 从供试材料中筛选出在 2 个以上位点具有优质亚基的 46 个冬小麦品种列于表 4, 其中陇麦 123、西峰 12、庆丰 1 号、甘 90 平 7、清农

4、庆选 11、中梁 5 号、兰天 4 号、陇鉴 127 等 10 个品种在 3 个基因位点都具优质亚基, 其余 36 个品种在 2 个基因位点具优质亚基, 育种家可以在小麦育种实践中选择利用这些品种。具有优质亚基的农家品种名录已在“甘肃地方小麦品种资源 HMW-GS 组成及其品质效应”一文^[19]中报道, 此文不再罗列。

表4 *Glu-1* 二个以上基因位点具有优质亚基的改良小麦品种
Table 4 Improved wheat cultivars of quality subunit at *Glu-1*

品种名称 Cultivar name	亚基组成 Subunit components	品种名称 Cultivar name	亚基组成 Subunit components
陇麦 123、西峰 12、庆丰 1 号、甘 90 平 7、清农 4、庆选 11	1,7+8,5+10	陇原 032、陇鉴 386、陇原 932、中梁 11、甘 92 平 1	2*, 7+8,2+12
庆选 28	1,7+8,7+9,5+10	庆选 26	null,7+8,7+9,5+10
中梁 5 号	1,7+8,6+8,5+10	天 863-13	null,17+18,5+10
兰天 4 号、陇鉴 127	1,7+8,5+12	西峰 6 号	null,7+8,5+12
陇鉴 19、庆选 17、陇麦 108、陇麦 157、陇原 935、西峰 16、兰天 6、兰天 10	1,7+8,2+12	庆选 1 号、庆选 2 号、庆选 3 号、陇东 2 号、陇东 3 号、临选 1 号、西峰 2 号、西峰 3 号、西峰 4 号、西峰 10 号、合农 1 号、中梁 19、平凉 40	null,7+8,5+10
西峰 13、庆选 29、中梁 15、中梁 88469、石 7816	1,7+9,5+10	平凉 13、陇鉴 29	1,7+9,5+12

3 讨论

甘肃冬小麦品种 *Glu-1* 位点有 14 种亚基变异, 34 种组成形式。 *Glu-A1* 位点 1 和 2* 亚基出现的频率改良品种(36.9%)比农家品种(12.0%)高 24.9 个百分点; *Glu-D1* 位点 5+10 亚基频率改良品种较农家品种提高 17.6 个百分点, 2+12 亚基频率比农家品种降低 12.9 个百分点。亚基

组成 null/7+8/2+12 在农家品种和改良品种中出现频率均最高(67.1%和 25.6%)。这一结果与国内外以往的研究基本一致, 但由于不同研究者的试验材料不同, 造成 HMW-GS 亚基变异的种类和各种亚基及其亚基组成形式出现的频率有所差异^[9-17]。

多数研究者认为, 亚基 1 和 2* 优于 null, 7+8 和 17+18 优于 7+9, 5+10 和 5+12 优于 2+

12^[14,20]。也有研究发现,一些含有 5+10 亚基的品种比含有 2+12 亚基的品种品质差,或具有 2+12 亚基的小麦也可以有优良品质^[21-26]。本研究中农家品种含有 null 和 2+12 亚基的品种蛋白质和湿面筋含量高于各自位点上具有公认优质亚基 1,2* 和 5+10 的品种。改良品种中含有 7+9 亚基的品种沉淀值也高于该位点上具有公认优质亚基 7+8 或 14+15 的品种,湿面筋含量的效应值也较高,而含 5+10 亚基的品种沉淀值、蛋白质和湿面筋含量在两类品种中都不高。说明 *Glu-1* 位点除基因的加性效应外,还存在互作效应^[27]。由于每个品种由 3~5 个亚基组成,在统计中无法排除其他亚基对分析结果的影响;其次无法排除蛋白质含量的影响^[28],本试验中冬小麦品种,尤其是地方品种蛋白质含普遍较高,而蛋白质含量对沉淀值和湿面筋含量都有很大影响;三是无法排除 LHW-GS 和醇溶蛋白对品质的影响。有研究表明 LMW-GS 对小麦沉淀值的影响比 HMW-GS 的影响大;四是含不同亚基品种在数量上有很大差异,造成较大的统计误差,如有的亚基有 150 个品种,有的亚基只有 1 个品种。还可能存在其他原因,有待进一步研究。

参考文献:

- [1] Payne, P I, Holtm, Lawcn. Structural and genetically studies on the high-molecular-weight subunits of wheat glutenin [J]. *Theor. Appl. Genet.*, 1981, 60: 229-236.
- [2] Payne, P. I., Nightingale M A, Krattiger AF, *et al.* The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties[J]. *Sci. Food Agric.*, 1987, 40: 51-65.
- [3] 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.
- [4] Moonen J H E, Zeven A C. Association between high molecular weigh subunits of glutenin and bread-making quality in wheat lines derived from backcrosses between *Triticum aestivum* and *Triticum speltoides*, [J]. *Cereal Science*, 1985, 3: 97-101.
- [5] Payne P I, Phil Trans R, Soc L B. Correlation between the heritage of certain high-molecular-weight subunit of glutenin and bread making quality in progenies of six crosses of bread wheat[J]. *Nature*, 1983, 304: 359-371.
- [6] 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 in hexaploid wheat[J]. *Cereal Research Communications*, 1983, 11: 29-35.
- [7] Trethowan R M, Peña R J, van Ginkel M. The effect of indirect tests for grain quality on the grain yield and industrial quality of breadwheat[J]. *Plant Breeding*, 2001, 120: 509-512.
- [8] Payne P I. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread- making quality [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1987, 38: 141-153.
- [9] Shewry P R, Halford N G, Tatham A S. High molecular weight subunits of wheat glutenin (critical review)[J]. *Journal of Cereal Science*, 1992, 15: 105-102.
- [10] Johansson E, Oscarson P, Heeneen W K, *et al.* Differences in accumulation of storage proteins between wheat cultivars during development[J]. *Journal of Science of Food and Agriculture*, 1994, 22: 358-364.
- [11] 程国旺,徐风,马传喜,等.小麦高分子量麦谷蛋白亚基组成与面包烘烤品质关系的研究[J]. *安徽农业大学学报*, 2002, 29(4): 369-372.
- [12] 高庆荣,于金凤,柳坤.小麦籽粒品质、高分子量谷蛋白亚基组成类型与面筋质量相关性的研究[J]. *麦类作物学报*, 2003, 23(2): 30-33.
- [13] 宋建民,吴祥云,刘建军,等.小麦品质的麦谷蛋白亚基评定标准研究[J]. *作物学报*, 2003, 29(6): 829-834.
- [14] 张学勇,董玉琛,游光侠,等.中国小麦大面积推广品种及骨干亲本的高分子量麦谷蛋白亚基组成分析[J]. *中国农业科学*, 2001, 34: 355-362.
- [15] 张学勇,庞斌双,游光霞,等.中国小麦品种资源 *Glu-1* 位点组成概况及遗传多样性分析[J]. *中国农业科学*, 2002, 35(11): 1302-1310.
- [16] 高翔,李硕碧.小麦高分子量谷蛋白亚基对加工品质影响的效应分析[J]. *西北植物学报*, 2002, 22(4): 774-774.
- [17] 马冬云,朱云集,郭天财,等.小麦 HMW-GS 及其评分与部分品质关系的研究[J]. *扬州大学学报*, 2002, 23(3): 61-68.
- [18] 潘幸来,潘前颖,史引红,等.高分子量麦谷蛋白亚基的编码、基因带谱及品质权重[J]. *麦类作物(已更名为麦类作物学报)*, 1999, 19(5): 16-19.
- [19] 李望鸿,王红梅,李玉芳.甘肃省地方小麦品种资源的 HMW-GS 组成及品质效应[J]. *麦类作物学报*, 2010, 30(4): 760-764.
- [20] 李硕碧,单明珠,李必运.陕西省小麦品种资源高分子量谷蛋白亚基组成研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2002, 30(4): 1-5.
- [21] 王涛,李竹林,任正隆.具有高分子量谷蛋白亚基 5+12 的稀有小麦品系的鉴定和特性研究[J]. *作物学报*, 2004, 30(6): 544-547.
- [22] 李博,张荣琦,王亚娟,等.黄淮麦区部分小麦地方品种高分子量麦谷蛋白亚基组成分析[J]. *麦类作物学报*, 2007, 27(3): 483-487.
- [23] 张玲丽,李秀全,杨欣明,等.小麦优良种质资源高分子量麦谷蛋白亚基组成分析[J]. *中国农业科学*, 2006, 39(12): 2406-2414.
- [24] 牛吉山,梁清志,王保勤,等.黄淮麦区部分小麦种质资源高分子量谷蛋白亚基组成分析[J]. *麦类作物学报*, 2007, 27(2): 245-249.
- [25] 杨宝菊,王亚娟,吉万全.长江中下游地区地方品种 HMW-GS 遗传多样性分析[J]. *西北农业学报*, 2009, 18(2): 59-63.
- [26] 马传喜,吴兆苏.小麦胚乳蛋白质组分及高分子量麦谷蛋白亚基与烘烤品质的关系[J]. *作物学报*, 1993, 19(6): 562-567.
- [27] Don G H, Cox T S, Sears R G, *et al.* High molecular-weight glutenin genes: effects on quality in wheat [J]. *Crop Science*, 1991, 31: 974-979.
- [28] 张延滨.小麦高分子量麦谷蛋白亚基近等基因系及其应用研究进展[J]. *麦类作物(已更为麦类作物学报)*, 1999, 19(5): 13-16.