

小麦加工品质相关贮藏蛋白、基因及其遗传改良研究进展

陈雪燕, 王灿国, 程敦公, 李豪圣, 宋健民, 刘爱峰, 王利彬, 董爽爽, 赵振东, 刘建军, 曹新有

(山东省农业科学院作物研究所/小麦玉米国家工程实验室/农业部黄淮北部小麦生物学与遗传育种重点实验室, 济南 250100)

摘要:随着小麦以及相关近缘种属基因组测序的完成, 各类分子生物学技术应用于小麦品质相关蛋白基因的研究越来越多, 新蛋白和新基因的发现为小麦品质遗传改良提供了更大的研究空间。本文简要概述了传统贮藏蛋白的研究现状, 着重介绍了目前新发现的与小麦加工品质相关的贮藏蛋白和基因的研究进展, 从遗传改良的角度上提出目前存在的问题及发展方向, 以期为我国小麦品质研究提供有价值的理论参考, 促进品质研究更好的应用于小麦育种的实践。

关键词:小麦; 加工品质; 蛋白; 基因; 遗传改良

Research Progress on Wheat Processing Quality Related Storage Proteins, Genes and Genetic Improvement

CHEN Xue-yan, WANG Can-guo, CHENG Dun-gong, LI Hao-sheng, SONG Jian-min, LIU Ai-feng,

WANG Li-bin, DONG Shuang-shuang, ZHAO Zhen-dong, LIU Jian-jun, CAO Xin-you

(Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Laboratory for Wheat and Maize/
Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Improvement in North Yellow and Huai River Valley, Ministry of Agriculture, Jinan 250100)

Abstract: With the completion of genome sequencing on wheat and its related species, the molecular biology techniques are becoming important and widely used in wheat quality related gene. The discovery of new proteins and genes provides more spaces on genetic improvement of wheat quality. Here, we summarized the research progresses on traditional storage proteins, and in particular focused on newly discovered genes. Meanwhile, the problems existing in the studies related to wheat quality and their solutions in long term view were also addressed. We believe that the information discussed in the study will facilitate the wheat quality studies to make further progresses in both theory and practice.

Key words: wheat; processing quality; protein; gene; genetic improvement

我国是小麦生产和消费大国。一段时间以来国内小麦出现产量、库存及进口三量齐增现象, 一方面是由于国内粮价倒挂, 二是小麦品质不能满足市场需要, 大量依赖进口引起的。为适应国家供给侧结构性改革、满足人们对优质食品的需求, 寻求改良小

麦品质途径成为当前小麦品质育种的重要任务。然而, 小麦品质性状是一个比较复杂的数量性状, 受遗传特性、生态因子和栽培措施等因素共同影响, 且受不同影响因子影响的程度也不同^[1-4]。因此, 对小麦品质的研究也分为不同的方面和层次。小麦品质

收稿日期: 2017-04-24 修回日期: 2017-08-22 网络出版日期: 2017-12-12

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20171212.1024.002.html>

基金项目: 山东省自然科学基金项目 (ZR2016CQ33); 国家重点研发计划 (2016YFD0101802, 2016YFE0108600, 2016YFD0100302); 山东省农业科学院青年英才计划项目; 山东省农业科学院创新工程 (CXGC2016A11, CXGC2016B01); 旱区作物逆境生物学国家重点实验室开放课题 (CSBAA2016008)

第一作者主要从事小麦品质分子机理研究。E-mail: chxyts@163.com

通信作者: 刘建军, 主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: wheat9561@sina.com

曹新有, 主要从事小麦遗传育种研究。E-mail: cxyts@163.com

分淀粉品质、磨粉品质、营养品质和加工品质^[5]。淀粉品质主要由淀粉合成酶、淀粉分支酶(SBE)、淀粉去分支酶(DBE)和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)等决定^[6-12]。磨粉品质主要受容重、千粒重和子粒硬度影响^[13-17]。对营养品质起主要作用的因素则是氨基酸中的赖氨酸^[18-22]及微量元素含量(<http://www.harvestplus.org>)。加工品质则主要由传统贮藏蛋白中的麦谷蛋白(Glutenins)和麦醇溶蛋白(Gliadins)共同作用结果。随着小麦及其近缘物种基因组测序的陆续完成,与小麦加工品质相关的新蛋白、新基因研究也取得很大的进步。本文着重概述目前新发现的与小麦加工品质相关的新型贮藏蛋白、基因研究进展,从品质遗传改良的角度提出目前存在的问题以及发展方向,以期为我国小麦品质研究提供有价值的理论参考,促进品质研究更好地应用于小麦育种的实践。

1 传统小麦贮藏蛋白的研究现状

小麦种子贮藏蛋白大约占总蛋白含量的80%^[23],贮藏蛋白的合成、运输、加工和贮存等过程均会影响种子蛋白质的含量与品质。因此,对小麦贮藏蛋白的研究可以更好地改善和提高贮藏蛋白的品质,为小麦品质育种工作提供坚实的理论基础。传统上小麦贮藏蛋白分为麦谷蛋白和麦醇溶蛋白,它们与面团流变学特性相关,分别决定面团的粘弹性和延展性^[24]。麦谷蛋白包括高、低分子量麦谷蛋白(HMW-GS、LMW-GS);醇溶蛋白包括 α -、 β -、 γ -及 ω -gliadin等类型。近30年来,麦谷蛋白和醇溶蛋白作为小麦加工品质改良研究的主要焦点,相关综述报道较多。为此,本文仅简单将传统贮藏蛋白的研究现状作以归纳。HMW-GS在小麦子粒中含量低,仅占传统贮藏蛋白的10%左右,但是其能解释约60%的小麦面包烘烤品质变异^[25-27]。因此, HMW-GS及其编码基因的鉴定、遗传变异、优质亚基的基因克隆和功能鉴定方面成为国内外小麦品质改良研究重点。从1987年P. I. Payne等^[28]首次制定出了*Glu-1*位点品质评分系统到目前为止,在普通小麦*Glu-1*的3个位点上共鉴定出近30个HMW-GS基因^[29-33]。此外,在黑麦、山羊草、偃麦草、簇毛麦、赖草、披碱草、鹅观草、拟鹅观草和类大麦等小麦近缘种属中获得HMW-GS基因序列已经达到几百条(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/?term=high+molecular+weight+glutenin>),其中涉及A、B、D、C、U、G、M、S、R、E、H、P、V和St等近20种基因组编码的HMW-

GS基因^[30,34]。根据这些基因序列的差异,已经成功开发20多个品质基因的功能标记^[35-38],其中利用诱变、遗传转化等方法鉴定出对小麦加工品质有正向效应的HMW-GS亚基有1Ax1、1Ax2*、1Bx7+1By8、1Bx13+1By16、1Bx17+1By18和1Dx5+1Dy10^[39-46]。这些对HMW-GS的研究为小麦品质遗传改良做出了巨大的贡献。由于LMW-GS和醇溶蛋白结构复杂、各位点等位基因变异类型多、较难分类和命名,近几年关于它们在小麦品质改良和育种中应用的最新研究较少。目前已明确的普通小麦LMW-GS等位变异在*Glu-A3*位点有6个等位基因;*Glu-B3*位点有10个等位基因;*Glu-D3*位点有11个等位基因。位点内不同等位基因对面团最大抗延阻力、面团强度、面团黏弹性、SDS沉降值和面包体积等流变学特性和食品加工品质的贡献大小存在显著差异^[47-56]。在小麦、黑麦、燕麦、山羊草、华山新麦草、长穗偃麦草、鹅观草、簇毛麦等近缘植物中克隆得到的LMW-GS基因序列已有近千条(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore/?term=LMW-GS>)。依据与目标性状相关的LMW-GS多态性基因序列,在不同位点开发了一些功能标记,目前主要使用的功能标记有近20个^[57-58]。小麦醇溶蛋白分 α -、 β -、 γ -、 ω 4种类型,由于醇溶蛋白基因的重组,导致了醇溶蛋白存在广泛的等位变异^[59],现已鉴定出醇溶蛋白在6个位点上的变异形式有130多种^[60]。目前已经公布的涉及到小麦、黑麦、山羊草、华山新麦草、偃麦草、鹅观草、拟鹅观草、披碱草、簇毛麦、冰草和赖草等小麦近缘种属植物醇溶蛋白基因序列也达到上千条(<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/nucleotide/?term=gliadin>),其中主要是围绕醇溶蛋白与面团最大抗延阻力、面团的形成、稳定时间、面筋强度和面包体积等加工品质方面的研究^[47,61-64]。对小麦贮藏蛋白中麦谷蛋白和醇溶蛋白的系统研究,为当前小麦品质改良起到了一定的指导及促进作用,尤其是开发的一些功能标记的应用,不仅为分子育种提供了技术支撑,而且也加速我国优质强筋小麦的培育起到了积极的推动作用。

2 新型贮藏蛋白 Avenin-like 的研究进展

2.1 Avenin-like 基因的发现与命名

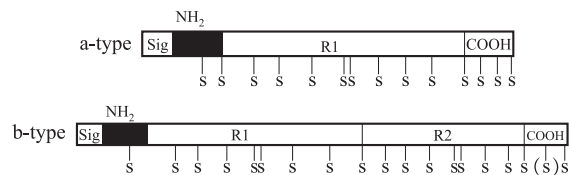
近年来,随着基因组学和蛋白质组学的发展,在小麦的研究中发现了一种新型的贮藏蛋白avenin-like b,因其含有高冗余(18~19个)的半胱氨酸残

基引起大家的广泛重视。2001 年, O. D. Anderson 等^[65]利用已经建立的小麦授粉后 5 ~ 30 d 的种子 cDNA 文库, 与种子胚乳特异性 EST 序列(α -麦醇溶蛋白、 γ -麦醇溶蛋白、 ω -麦醇溶蛋白、LMW-GS 和燕麦 avenin 等)进行杂交, 在小麦胚乳中发现了一类新基因。经过序列比对发现该类基因所表达的蛋白与燕麦 avenin 蛋白相似。2004 年, J. Li 等^[66]将小麦胚、胚乳和未授粉子房的 RNA 反转录成 cDNA, 分别与 cDNA 文库(授粉后 12 d 的小麦种子)进行杂交, 发现了 4 个与燕麦 avenin 蛋白的基因同源的基因; 经过组织表达模式分析该类基因属于胚乳特异性表达基因。2005 年, F. M. Dupont 等^[67]从小麦胚乳中分离出一个新的蛋白, 序列分析显示该类蛋白与燕麦 avenin 蛋白类似。同年, W. H. Vensel 等^[68]利用双向电泳与质谱鉴定技术, 在小麦开花后 10d 和 36d 的胚乳中分离并鉴定出 5 个类燕麦 avenin 蛋白, 首次确认了新发现的蛋白属于小麦种子贮藏蛋白。S. Drea 等^[69]也通过相关研究证实在小麦种子发育期间, 有多个类燕麦 avenin 蛋白基因在小麦胚乳中表达。2006 年, 这类新基因被正式命名为 *avenin-like* 基因, 其表达的蛋白称为 *avenin-like* 蛋白^[70]。2009 年, G. Mamone 等^[71]提取硬粒小麦“Svevo”的贮藏蛋白进行二维电泳实验, 结果检测发现 *avenin-like b* 蛋白的存在, 依据其在凝胶中的等电点和分子量大小, 证实了该类蛋白属于小麦种子中的贮藏蛋白。2010 年, S. D. Caro 等^[72]结合质谱仪分析发现 *avenin-like b* 蛋白的氨基酸序列中第 1 ~ 18 个氨基酸是信号肽, 分子量在 30 kD 左右, 再次证明该类蛋白是一种新的小麦种子贮藏蛋白。*avenin-like* 蛋白的发现打破了传统意义上认为小麦贮藏蛋白仅包含麦谷蛋白和醇溶蛋白组成的观念, 为小麦品质的改良提供更多的候选蛋白。

2.2 *Avenin-like* 基因的结构

Y. Kan 等^[70]根据 *avenin-like* 蛋白的基因结构差异, 将它们分成 a 和 b 两种类型。目前的研究基本集中在 *avenin-like b* 型上, 对 *avenin-like a* 的研究报道较少。根据报道 *avenin-like a* 型基因长度为 450 bp, *avenin-like b* 型基因长度为 855bp 左右, 分子量分别约为 16 kD 和 30 kD; 其中在 *avenin-like a* 蛋白中发现 14 个位置保守的半胱氨酸残基, 与已报道的低分子量醇溶蛋白同源性较高, 在 *avenin-like b* 型蛋白结构中多出了 120 个氨基酸的中央重复, 包含 18 ~ 19 个位置保守的半胱氨酸残基(图 1)。本实验室对 *avenin-like b* 型的蛋白基因进行深入研

究, 发现其具有典型的贮藏蛋白结构: 该蛋白属于胚乳特异性表达, 基因序列中无内含子, 含有保守的信号肽、N 端和 C 端, 中间是重复区域, 变异基本都发生在中央重复区, 其中以 QQ、QQQ、QQQQ 串联形式重复出现, 重复肽段的结构特点使 *avenin-like b* 蛋白含有高含量的谷氨酰胺、亮氨酸、脯氨酸和甘氨酸。同时含有保守的“Cys-Cys”结构, 大部分区域都有编码半胱氨酸残基(除信号肽区不编码)。预测这些高冗余的半胱氨酸残基能形成 8 对分子内二硫键, 剩余其他的半胱氨酸可能和其他的贮藏蛋白形成分子二硫键。



Sig: 信号肽; NH₂: N 端保守区; COOH: C 端保守区;

R1 和 R2: 中央重复区; S: 半胱氨酸残基位置

Sig: Signal peptide, NH₂: N-terminal regions, COOH: C-terminal regions,

R1 and R2: Central repeat regions, S: Location of cysteine residues

图 1 *Avenin-like* 蛋白的氨基酸序列结构(a 和 b 型)

Fig. 1 The amino acid sequence structure of

Avenin-like protein(a and b type)

2.3 *Avenin-like b* 基因的定位

国内学者陈鹏等^[73-75]在 2008-2009 年陆续报道了在小麦近缘种属的三芒山羊草、小伞山羊草和拟斯卑尔脱山羊草等不同组织中, 发现 *avenin-like* 基因只在发育过程的胚乳中表达; 并通过 Southern blot 发现 *avenin-like b* 基因属于多基因家族。2013 年, D. D. Kasarda 等^[76]利用 HPLC 技术对 Butte 86 蛋白进行了深入的研究, 发现了新的 *avenin-like b* 蛋白, 也推断出 *avenin-like b* 蛋白基因属于多基因家族。2016 年本实验室在前人研究的基础上, 用中国春缺体-四体系并结合生物信息学技术将 *avenin-like b* 基因进行染色体定位, 证实 *avenin-like b* 基因属于多基因家族, 并首次将该基因定位在小麦染色体的 7AS、4AL 和 7DS 上, 并依次命名为 *TaALPb-7A*, *TaALPb-4A* 和 *TaALPb-7D*。进一步研究发现: *TaALPb-7A* 基因有 3 个等位基因, 分别命名为 *TaALPb-7A1*、*TaALPb-7A2*、*TaALPb-7A3*。 *TaALPb-4A* 基因有 4 个等位基因, 分别命名为 *TaALPb-4A1*、*TaALPb-4A2*、*TaALPb-4A3*、*TaALPb-4A4*, 而在 *TaALPb-7D* 位点上只有 1 个等位基因 *TaALPb-7D*^[77]。

2.4 *Avenin-like b* 基因对小麦加工品质的影响

Avenin-like 蛋白的发现打破了传统上意义上认

为小麦贮藏蛋白仅由麦谷蛋白和醇溶蛋白组成的观念,完善了对小麦种子贮藏蛋白新的分类,为小麦品质改良提供更大的研究空间。从 *avenin-like* 蛋白的发现到其功能的研究也仅有十几年的时间,国内外相关研究不多。目前,主要研究集中在 *avenin-like b* 基因功能的验证和小麦加工品质上。2010 年,陈瑞信等^[78]克隆得到 3 个 *avenin-like b* 基因,并成功构建了其中的一个基因的蛋白体外表达载体;同年,王洪文^[79]在小麦郑 9023 中分离 *avenin-like b* 基因,进行了蛋白表达和抗体制备方面的研究。2011 年, F. M. Dupont 等^[80]利用定量二维电泳和串联质谱技术进行定量分析时,在小麦品种 Butte 86 的贮藏蛋白中发现了 3 个与 *avenin-like b* 蛋白相似的新的蛋白 Butte 86 蛋白,该类蛋白约占小麦贮藏蛋白的 0.9%, Dupont 将该蛋白和 *avenin-like* 蛋白归为一类,命名为 Farinin。2011 年,王菲菲^[81]克隆出 *avenin-like b* 基因的上游启动子序列,并成功构建了由 *avenin-like* 启动子驱动的 5 种 *gus* 基因表达载体。孙杨柳^[82]利用缺失突变结合遗传转化法,分析了 *avenin-like b* 胚乳特异性启动子驱动的 *gus* 报告基因的表达特性,进一步证实了该启动子的胚乳特异性表达元件的作用。2012 年,宋斐^[83]采用农杆菌介导法,将含有 *avenin-like b* 基因启动子的双元表达载体成功转化烟草,结果表明小麦 *ALP type-b* 基因启动子可以驱动报告基因在烟草种子的胚乳中特异表达。2012 年,于玲玲^[84]在实验中获得含有外源 *avenin-like b* 基因的转基因小麦植株。2012 年,魏慧等^[85]从 12 个小麦品种中克隆到不同类型的 *avenin-like b* 基因,进一步证实了该类蛋白广泛存在于小麦品种中。

研究发现,半胱氨酸残基能够增加肽链间二硫键的数目,形成分子内二硫键,或与相邻的贮藏蛋白形成分子间二硫键,参与蛋白质的网络结构,可使面团筋弹性增强,其位置和数目对谷蛋白多聚合体的形成起决定作用,从而影响小麦面粉的加工品质^[86-87]。2010 年, P. Chen 等^[88]利用原核表达将 *avenin-like b* 蛋白纯化出来进行体外掺粉实验,初步证明 *avenin-like b* 蛋白对面粉的加工品质有着重要的影响。2013 年,马风云^[89]利用转基因技术,过表达 *avenin-like b* 蛋白发现转基因株系的面粉 SDS 沉降值、面团弹性、耐揉性和抗延展性提高了,同时发现该类蛋白对面粉加工品质的影响可能存在数量效应。2016 年,本实验室针对 *TaALPb-7A* 两种类型等位基因(正常表达和沉默)序列开发了 ASP 功能

标记,功能验证表明:正常表达的等位基因和揉混特性中的和面时间($P < 0.0443$)及 8 min 带宽($P < 0.0096$)呈显著相关^[77]。构建可正常表达的 *TaALPb-7A1*、*TaALPb-7A2* 体外表达载体进行体外诱导表达,进而获得 *TaALPb-7A1*、*TaALPb-7A2* 目标蛋白后用于掺粉试验,结果表明这 2 种等位基因均对小麦的加工品质有正相关作用。

3 与小麦加工品质相关的其他基因

3.1 Wheat bread making (*wbm*) 基因

2015 年, A. Furtado 等^[90]利用基因表达分析技术在发育的小麦种子中发现一类新的基因 *wheat bread making (wbm)*, 编码很小的成熟肽链, 分子量为 5000 kD, 由 48 个氨基酸组成; *wbm* 蛋白中包含 4 个半胱氨酸残基, 结构预测显示 4 个半胱氨酸残基的存在即可产生分子内二硫键或与其他蛋白结合的分子间二硫键; *wbm* 蛋白的组成分析表明, 该蛋白中缺乏谷氨酸(Glu), 仅含有 10.4% 甘氨酸(Gly)和 9.3% 脯氨酸(Pro)及谷氨酰胺(Gln); 研究还发现 *wbm* 基因的 5 种等位基因型差异集中在 5' 上游(启动子)区, RNA-Seq 分析显示大多数都属于不表达或者低表达的基因型, 高表达的基因型仅有一种类型, 该基因型与小麦加工品质相关, 仅作用于面包体积, 不影响面团特性。2016 年, C. Guzmán 等^[91]利用 PCR 标记对来自 CIMMYT 的 54 份面包小麦进行 *wbm* 基因的筛选和检测, 其中供试的 CIMMYT 材料中携带 *wbm* 基因的占 15.3%, 研究结果发现 *wbm* 基因对面筋质量、面筋强度、面筋延伸性和烘焙品质有显著影响, 携带这个基因的小麦品种面包体积明显提高, 其中 *wbm* 基因与其他传统蛋白亚基互作分析显示, 均呈正向作用。

3.2 *Triticin* 基因

N. K. Singh 等^[92]在面包小麦中发现了一类三联体(triple bands)蛋白, 它们与醇溶谷蛋白一样, 共存于蛋白体中。通过对分离后代的分析, 这一组基因位点被定位于染色体 1A 及 1D 靠近着丝点的短臂上, 与 *Gli-A1* 及 *Gli-D1* 位点间的重组值分别为 40.1% 及 36.5%^[93]。用非还原或还原的双向电泳进一步分析表明, 这些条带是由 4 个亚基构成的四聚体, 这 4 个亚基分别为 D(MW58000)、 δ (22000)、A(52000)和 α (23000), 它们之间以二硫键相连接, 电泳迁移率比 HMW 亚基的低^[94]。为了反映这种三联体蛋白与豆科植物的球蛋白以及某些谷类作物(燕麦和水稻)贮藏蛋白的同源关系, 该三联体蛋白

被重新命名为 triticin^[95-96]。N. K. Singh 等^[97] 在研究中发现,麦谷蛋白 HMW 亚基与 triticin 在较高温度的盐溶液中,具有相似的溶解性。说明这些蛋白质在进化关系上存在一定的联系。

综上所述,avenin-like 蛋白、wbm 和 Triticin 基因的发现与研究为小麦品质改良研究提供了更大的研究空间。目前小麦传统贮藏蛋白仅能解释小麦变异的 30% ~ 79%^[98-101],余下的 20% ~ 70% 变异研究可能会更加复杂,可能会涉及许多新的蛋白、新的基因共同作用,甚至于更复杂的信号通路,这也为我们进一步挖掘品质相关新基因、明晰品质调控网络提供了新的思路。

4 国内外小麦品质遗传改良

为了对小麦品质有更科学的评价方法,1897 年美国明尼苏达州建起第一个硬红粒小麦品质实验室。1901 年,澳大利亚通过改良和杂交的方法育成了品种 Federation^[102-103]。1903 年,加拿大成功选育出适合烘烤面包的硬红春小麦品种马奎斯(Marquis),由于该品种品质优良成为小麦品质育种史上突破性的标志^[104]。1916 年英国也陆续育成了品质优良的品种 Yeoman 和 Hold fast^[105]。19 世纪 70 年代,俄罗斯利用品种克里木进行杂交育种,选育出世界知名的品种无芒 1 号,由于优良的品质,无芒 1 号的推广面积及推广区域超越了当时所有的品种^[106]。随后,通过杂交选育硬质小麦的对照品种 Temmarq 也被成功的育成^[104]。这些突破性优质品种的育成成为世界小麦品质遗传改良打下了坚实的基础。

20 世纪 70 年代,国内少数科研单位也陆续开展小麦营养品质测试和鉴定工作。1976 年,中国农业科学院对在全国推广的 231 个主栽品种测定了其赖氨酸和蛋白质含量;1980 年江苏省农科院完成了江苏 786 个品种蛋白质含量的测定;1983 年河北省农科院分别对 114 个农家种、31 个 1949 年后育成的品种和国内外 2000 余份小麦进行了赖氨酸和蛋白质含量等品质指标的测定。中国农业科学院作物科学研究所对 20 世纪 80 年代北方各麦区的 92 个品系的品质特性进行了全面分析^[107]。1986 年,李振声通过远缘杂交育成了高产、抗病、优质的“小偃”系列品种,将中国的小麦品质研究和育种推进到一个新的阶段^[108]。此后,我国育种家先后成功培育和推广了一大批优质小麦新品种,其中包括以中优 9507、豫麦 47、豫麦 34、小偃 54、高优 503、藁城 8901、龙麦 26、济南 17、济麦 19、济麦 20、郑麦 366、

新麦 26 和西农 979 等为代表的面包型或面包面条兼用型品种。1999 年,本课题组利用含有墨西哥小麦 Saric 血缘的临汾 5064 为优质源,成功选育出优质强筋小麦济南 17,被誉为“优质小麦的开路先锋”,累计推广 5597 万亩,当前每年仍有近 200 万亩种植面积。近年来,我国科学家也建立了我国小麦品种品质评价体系,建立了中国面条标准化实验制作与评价方法,明确了选种指标,建立并验证其分子标记选择体系,还优化并完善面包、北方馒头和饼干的评价方法与选种指标,为推动我国优质小麦发展做出了积极贡献^[109]。迄今为止,与加工品质相关的 56 个功能标记已被开发和利用,这些标记被定为在染色体的 16 个位点上,其中 62 个等位基因标记与高、低分子量麦谷蛋白、多酚氧化酶活性、脂肪氧化酶活性、黄色色素含量、子粒硬度和淀粉特性等关联^[110],这些与品质相关的标记在分子标记辅助选择育种中发挥着重要的作用。本课题组与中国农业科学院作物科学研究所合作,利用分子标记辅助技术,结合常规杂交复交技术,在济麦 22 的基础上,将豫麦 34 的 5 + 10 亚基成功转育,育成了优质品种济麦 23,通过了山东省审定,是我国黄淮麦区第一个利用分子标记育成的小麦新品种,该品种品质比济麦 22 有较大提高,2016 年在山东招远实打验收产量达 798.5 kg/667 m²,并在山东德州“粮王大赛”中获得冠军,极具推广价值,也是分子技术与常规技术结合的成功范例。然而,济麦 22 属中筋品种,济麦 23 在此基础上导入了 5 + 10 亚基,可以达到中强筋,但未能达到强筋标准,表明小麦品质的提高是一个综合指标的提高,并非导入某个或几个基因就可以解决的,这也许是我国在进行品质育种时过分看重高分子量麦谷蛋白亚基对品质的影响,而忽略了低分子量及其他新蛋白基因的研究和利用。因此,在品质育种中应用分子标记辅助选择不仅要进行前景选择,更要注重背景选择,应选择品质特性基础较高的亲本,进一步改良上会更易成功。

5 问题与展望

随着小麦品质理论研究的不断深入,优质小麦品种的品质网络结构也越来越清晰,为小麦品质改良研究奠定了良好的理论基础。但是由于小麦品质是一个复杂的综合体,其不仅受多个基因控制,而且受环境因素影响较大,基因与环境又存在复杂的相互作用,这些都会影响到对复杂小麦加工品质机理的深入研究。为此,在相同的环境下或者不同的环

境下如何有效地评价贮藏蛋白中每类蛋白与小麦加工品质的关系显得尤为重要。将我国目前育成的主要优质品种 HMW-GS 组成和评分进行统计后发现(表 1、表 2),这些品种中 HMW-GS 的组成不完全相同,但是并不影响其优异的品质特性。由此可见,贮藏蛋白属于较大的基因家族,对小麦品质的影响并不完全由其单一蛋白或某个基因位点的效应来决定。因此,在小麦遗传改良中,必须综合考虑 HMW-GS、LMW-GS 和醇溶蛋白的含量、数量、类型、结构以及之间的相互搭配和组合,合理利用才能充分发挥它们的作用。其次,目前验证品质效应的技术方法有限,主要有基因遗传转化、微量掺粉鉴定以及创制突变体等,每种技术都存在其优势和弊端。例如在遗传转化中使用较多的基因枪介导,除小麦转化效率低以外,很多研究发现在导入外源优质亚基基因后,会产生其他部分内源基因不同程度的沉默,并不能达到所有优质亚基的聚合效应。微量掺粉试验由于原核和真核生物表达方式差异,回收体外可表达蛋白进行微量掺粉,除回收率低外,鉴定结果的可靠性较低。创制突变体由于突变体筛选所需群体较大,不仅工作量较大,而且筛选出来的突变体往往农艺性状较差,育种上较难直接利用。因此,针对这些问题,应该结合每种技术的优势,从各方面来综合鉴定品质效应。再次,虽然我国在小麦品质改良和育种方面取得了一定的成就,但是仍然与国外优质小麦存在较大差距,这可能与我国优质强筋小麦审定标准的导向有关,在强调稳定时间等个别指标的同时忽略了其他加工品质综合指标的考核,极易造成选育的材料或品种虽然达到审定标准,但难以满足加工企业的实际生产加工需求。最后,就目前对贮藏蛋白的研究来看,新的贮藏蛋白和基因不断的被发现,小麦复杂的品质变异机理终有被完全揭示的可能,应该继续深入研究,在现有的研究基础上,挖掘出更多的新的贮藏蛋白和基因,结合小麦以及近缘种属传统贮藏蛋白的研究基础,从遗传学、生化、蛋白质结构等角度剖析小麦品质变异的机理。

另外,从品质改良的角度来看,小麦育种工作是一个系统工程,品质与产量的矛盾一直存在。1B/1R 易位系的使用为我国小麦产量的提高做出了突出贡献,我国 20 世纪 80 年代后育成的小麦品种中约 38% 为 1BL/1R 品种^[111],由于 1BL/1R 含有黑麦碱,对加工品质影响较大,这也可能是我国育成品种品质较差的一个原因所在。2014 年, T. Howell 等^[112]报道用 1RS^{WW}将之前的小麦 1BL/1RS 进行改

表 1 *Glu-1* 位点编码的 HMW-GS 品质评分系统Table 1 Quality scores of HMW-GS at *Glu-1* loci

	<i>Glu-1</i> 位点 <i>Glu-1</i> loci			评分 Scores
	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>	
			5 + 10	4
1				3
2 *				3
		17 + 18		3
		7 + 8		3
		13 + 16		3
		7 + 9		2
			2 + 12	2
null				1
		7		1
		6 + 8		1
		20		1

表 2 优质小麦品种的高分子量亚基组成

Table 2 The HMW-GS composition of the good quality wheat cultivars

品种名称 Cultivar name		高分子量麦谷蛋白亚基组成 HMW-GS		
		<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>
中优 9507	Zhongyou9507	1	7 + 9	5 + 10
豫麦 47	Yumai47	1	7 + 8	2 + 12
豫麦 34	Yumai34	1	7 + 8	5 + 10
小偃 54	Xiaoyan54	1	14 + 15	2 + 12
高优 503	Gaoyou503	1	7 + 8	2 + 12
藁城 8901	Gaocheng8901	1	7 + 8	5 + 10
龙麦 26	Longmai26	2 *	7 + 9	5 + 10
济麦 19	Jimai19	1	7 + 8	2 + 12
济麦 20	Jimai20	1	13 + 16	5 + 12
济南 17	Jinan17	1	7 + 8	4 + 12
郑麦 366	Zhengmai366	1	7 + 8	5 + 10
新麦 26	Xinmai26	1	7	5 + 10
西农 979	Xinong979	1	7 + 8	2 + 12

造,打破了与品质的不良连锁,该新易位系的使用对产量、品质的协同提高具有一定的提升作用。在我国当前小麦高产水平的基础上,如何进一步提高今后的品质育种,我们认为可以从以下几个途径进行

探索:(1)排查家底、找出差距,通过收集国内外的优质品种,通过系统分析比较我国与国外优质小麦的各类蛋白基因组成、产量水平高低,蛋白含量、质量的异同,进而找出产量水平与品质优劣的平衡点,弥补我国优质品种的短板;(2)采用阶梯聚合,聚合优异蛋白基因,创制出一系列富含基本的、大家公认的影响加工品质的优异蛋白基因中间材料,使其中间材料品质过关,进而根据其他农艺性状的短板进一步改良;(3)建立起优质小麦的规模化、规范化种植加工,逐步恢复我国的优质小麦生产基地。切记勿贪多求大,并不是任何地方都适合种植优质麦,只在全国的优质产区,通过政府指导、种粮大户带动种植、粮食加工企业订单收购等模式,形成品牌效应,真正保证优质优价,使我国的优质小麦真正健康发展,进而满足人们对品质的需求。

参考文献

- [1] 金善宝. 中国小麦学[M]. 北京:中国农业出版社,1996:924-926
- [2] Zhang Y, He Z H, Ye G Y. Effect of environment and genotype on bread-making quality of spring-sown spring wheat cultivars in China [J]. Euphytica, 2004, 139(1):75-83
- [3] Souza E J, Martin J M, Guttieri M J. Influence of genotype, environment, and nitrogen management on spring wheat quality [J]. Crop Sci, 2004, 44(2):425-432
- [4] 郭世华,王洪刚. 基因型和环境及其互作对我国冬小麦部分品质性状的影响[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(1):45-51
- [5] 韩斌,王长彪,任永康,等. 小麦分子育种研究进展Ⅱ. 与小麦品质相关的功能基因[J]. 山西农业科学, 2015, 43(2):233-236
- [6] 余春梅,陈佩德,季本华. 小麦胚乳淀粉合成酶基因研究进展[J]. 麦类作物学报, 2004, 24(4):123-128
- [7] 姚新灵,丁向真,陈彦云,等. 淀粉分支酶和去分支酶编码基因的功能[J]. 植物生理学报, 2005, 41(2):253-259
- [8] 闫素辉,王振林,戴忠民,等. 两个直链淀粉含量不同的小麦品种子粒淀粉合成酶活性与淀粉积累特征比较[J]. 作物学报, 2007, 33(1):84-89
- [9] 谭彩霞,郭静,陈静,等. 弱筋小麦子粒淀粉合成特性与酶基因表达的关系[J]. 扬州大学学报:农业与生命科学版, 2009, 30(1):84-89
- [10] 刘霞,谭胜兵,田纪春,等. 不同淀粉组分含量小麦品种灌浆过程中淀粉去分支酶的活性及类型[J]. 中国农业科学, 2010, 43(4):850-854
- [11] Li N, Zhang S, Zhao Y, et al. Over-expression of *AGPase* genes enhances seed weight and starch content in transgenic maize [J]. Planta, 2011, 233(2):241-250
- [12] Kang G Z, Wang Y H, Liu C, et al. Difference in *AGPase* subunits could be associated with starch accumulation in grains between two wheat cultivars [J]. Plant Growth Regulation, 2010, 61(1):61-66
- [13] 欧阳韶晖. 陕西关中小麦品种(品系)磨粉品质性状研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2003:7-9
- [14] 周艳华,何中虎. 小麦品种磨粉品质研究概况[J]. 麦类作物学报, 2001, 21(4):91-95
- [15] 周艳华,何中虎,阎俊,等. 中国小麦品种磨粉品质研究[J]. 中国农业科学, 2003, 36(6):615-621
- [16] 王旭平. 浅析小麦制粉中影响出粉率的因素[J]. 粮食加工, 2011, 36(5):12-13
- [17] 刘炜. 冬小麦品种磨粉特性与新疆拉面加工品质的关系[D]. 石河子:石河子大学, 2015:3-5
- [18] Singh J, Sharp P J, Skerritt J H. A new candidate protein for high lysine content in wheat grain [J]. J Sci Food Agric, 2001, 81(2):216-226
- [19] 孟超敏,陈绪清,梁荣奇,等. 高赖氨酸含量基因在转基因小麦的表达及其赖氨酸含量分析[J]. 科学通报, 2004, 49(17):1731-1736
- [20] 孙晓波,房瑞,余桂红,等. 转高赖氨酸含量基因 *Cglr* 小麦植株的获得及种子中蛋白质和赖氨酸的含量分析[J]. 江苏农业学报, 2010, 26(6):1162-1165
- [21] 吴宏亚,张伯桥,汪尊杰,等. 高赖氨酸小麦转基因新品系的获得与选择[J]. 江苏农业学报, 2013, 29(6):1205-1210
- [22] 余桂红,孙晓波,张旭,等. 高赖氨酸蛋白基因导入小麦的研究[J]. 麦类作物学报, 2013, 33(1):1-5
- [23] Fuji K, Shimada T, Takahashi H, et al. Arabidopsis vacuolar sorting mutants (*green fluorescent seed*) can be identified efficiently by secretion of vacuole-targeted green fluorescent protein in their seeds [J]. Plant Cell, 2007, 19(2):597-609
- [24] Ma W, Apples R, Bekes F, et al. Genetic characterization of drought rheological properties in a wheat doubled haploid population: additive genetic effects and epistatic interactions[J]. Theor Appl Genet, 2005, 111(3):410-422
- [25] Singh J, Sheikh I, Sharma P, et al. Transfer of HMW glutenin subunits from *Aegilops kotschy* to wheat through radiation hybridization[J]. J Sci Food Agric, 2016, 53(9):3543-3549
- [26] He Z H, Liu L, Xia X C, et al. Composition of HMW and LMW glutenin subunits and their effects on dough properties, pan bread and noodle quality of Chinese bread wheats [J]. Cereal Chem, 2005, 82(4):345-350
- [27] Liu S W. Genetic variation of high molecular weight glutenin subunits associated with processing quality improvements in wheat [J]. Plant Physiol J, 2011, 47(6):531-539
- [28] Payne P I, Nightingale M A, Krattiger A F, et al. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties[J]. J Sci Food Agric, 1987, 40(1):51-65
- [29] Gao L, Ma W, Jing C, et al. Characterization and comparative analysis of wheat high molecular weight glutenin subunits by SDS-PAGE, RP-HPLC, HPLC, and MALDI-TOF-MS[J]. J Agric Food Chem, 2010, 58(5):2777-2786
- [30] Wang S, Yu Z, Cao M, et al. Molecular mechanisms of HMW glutenin subunits from 1SL genome of *Aegilops longissima* positively affecting wheat breadmaking quality[J]. PloS One, 2013, 8(4):1-15
- [31] Juhász A, Larroque O R, Tamas L, et al. Bánkúti 1201—an old Hungarian wheat variety with special storage protein composition [J]. Theor Appl Genet, 2003, 107(4):697-704
- [32] Yan Y M, Jiang Y, An X L, et al. Cloning, expression and functional analysis of HMW glutenin subunit *1By8* gene from Italy pasta wheat (*Triticum turgidum* L. ssp. *durum*) [J]. J Cereal Sci, 2009, 50(3):398-406
- [33] Jiang Q T, Wei Y M, Wang F, et al. Characterization and comparative analysis of HMW glutenin *1Ay* alleles with differential expressions[J]. BMC Plant Biol, 2009, 9(1):1-13
- [34] 李志新,曹双河,张相岐,等. 小麦及其近缘植物高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS)基因的研究进展[J]. 长江大学学报:自然科学版, 2007, 4(3):91-95
- [35] 刘会云,刘畅,王坤杨,等. 小麦高分子量麦谷蛋白亚基鉴定及其品质效应研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2016, 17(4):701-709
- [36] Ma W, Zhang W, Gale K R. Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat [J]. Euphytica, 2003, 134(1):51-60

- [37] Liu S, Chao S, Anderson J A. New DNA markers for high molecular weight glutenin subunits in wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 118(1): 177-183
- [38] Lei Z S, Gale K R, He Z H, et al. Y-type gene specific markers for enhanced discrimination of high-molecular weight glutenin alleles at the *Glu-B1* locus in hexaploid wheat [J]. *J Cereal Sci*, 2006, 43(1): 94-101
- [39] 张剑, 马冬云, 张艳苹, 等. 小麦 HMW-GS 对面粉及馒头品质的影响 [J]. *食品与发酵工业*, 2015, 41(1): 74-79
- [40] Kaur A, Singh N, Ahlawat A K, et al. Diversity in grain, flour, dough and gluten properties amongst Indian wheat cultivars varying in high molecular weight subunits (HMW-GS) [J]. *Food Res Int*, 2013, 53(1): 63-72
- [41] 李艳丽, 鲁敏, 麻珊珊, 等. 67 份美国小麦种质资源的 HMW-GS 组成与品质分析 [J]. *植物遗传资源学报*, 2014, 15(1): 18-23
- [55] Gupta R K, Dalal M, Thomas G, et al. Relationship between HMW glutenin subunit and bread making quality of wheat in Indian cultivars [J]. *Advan Life Sci*, 2016, 5(8): 3008-3015
- [42] 相吉山, 穆培源, 桑伟, 等. 新疆的小麦品种 (系) 麦谷蛋白优质亚基分布规律研究 [J]. *植物遗传资源学报*, 2014, 15(6): 1216-1222
- [43] 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): 771-779
- [44] Wan Y, Yan Z, Liu K, et al. Comparative analysis of the D genome-encoded high-molecular weight subunits of glutenin [J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 111(6): 1183-1190
- [45] Li Y, Zhou R, Branlard G, et al. Development of introgression lines with 18 alleles of glutenin subunits and evaluation of the effects of various alleles on quality related traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *J Cereal Sci*, 2010, 51(1): 127-133
- [46] Liu L, He Z, Yan J, et al. Allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci, presence of the 1B. 1R translocation, and their effects on mixographic properties in Chinese bread wheats [J]. *Euphytica*, 2005, 142(3): 197-204
- [47] Bonafede M D, Tranquilli G, Pflüger L A, et al. Effect of allelic variation at the *Glu-3/Gli-1* loci on breadmaking quality parameters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *J Cereal Sci*, 2015, 62: 143-150
- [48] Qin L, Liang Y, Yang D, et al. Novel LMW glutenin subunit genes from wild emmer wheat (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides*) in relation to *Glu-3* evolution [J]. *Dev Genes Evol*, 2015, 225(1): 31-37
- [49] Metakovsky E V, Wrigley C W, Bekes F, et al. Gluten polypeptides as useful genetic markers of dough quality in Australian wheats [J]. *Aust J Agr Res*, 1990, 41: 289-306
- [50] Pogna N E, Autran J C, Mellini F, et al. Chromosome 1B-encoded gliadins and glutenin subunits in durum wheat: genetics and relationship to gluten strength [J]. *J Cereal Sci*, 1990, 11(1): 15-34
- [51] Cornish G B, Burridge P M, Palmer G A, et al. Mapping the origins of some HMW and LMW glutenin subunit alleles in Australian germplasm [C]. Sydney: Proceeding of 42nd Australia Cereal Chem Conference, 1993: 255-260
- [52] Gupta R 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(1): 19-29
- [53] Gobaa S, Brabant C, Kleijer G, et al. Effect of the 1BL. 1RS translocation and of the *Glu-B3* variation on fifteen quality tests in a doubled haploid population of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *J Cereal Sci*, 2008, 48(3): 598-603
- [54] Maucher T, Figueroa J D C, Reule W, et al. Influence of low molecular weight glutenins on viscoelastic properties of intact wheat kernels and their relation to functional properties of wheat dough [J]. *Cereal Chem*, 2009, 86(4): 372-375
- [55] Liang D, Tang J W, Peña R J, et al. Characterization of CIMMYT bread wheats for high-and low-molecular weight glutenin subunits and other quality-related genes with SDS-PAGE, RP-HPLC and molecular markers [J]. *Euphytica*, 2010, 172(2): 235-250
- [56] Tsenov N, Atanasova D, Todorov I, et al. Quality of winter common wheat advanced lines depending on allelic variation of *Glu-A3* [J]. *Cereal Res Commun*, 2010, 38(2): 250-258
- [57] Wang L H, Zhao X L, He Z H, et al. Characterization of low-molecular-weight glutenin subunit *Glu-B3* genes and development of STS markers in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Theor Appl Genet*, 2009, 118(3): 525-539
- [58] Wang L, Li G, Robertoj P, et al. Development of STS markers and establishment of multiplex PCR for *Glu-A3* alleles in common wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *J Cereal Sci*, 2010, 51(3): 305-312
- [59] Romanova Y A, Gubareva N K, Konarev A V, et al. Analysis of gliadin polymorphism in a *Triticum spelta* L. collection [J]. *Russ J Genet*, 2001, 37(9): 1054-1060
- [60] Rasheed A, Mahmood T, Gul-Kazi A, et al. An overview of omics for wheat grain quality improvement [M]. Boston: Springer, 2013: 307-344
- [61] Metakovsky E V, Branlard G, Chernakov V M, et al. Recombination mapping of some chromosome 1A-, 1B-, 1D- and 6B-controlled gliadins and low-molecular-weight glutenin subunits in common wheat [J]. *Theor Appl Genet*, 1997, 94(6): 788-795
- [62] Fido R J, Békés F, Gras P W, et al. Effects of α -, β -, γ - and ω -gliadins on the dough mixing properties of wheat flour [J]. *J Cereal Sci*, 1997, 26(3): 271-277
- [63] Uthayakumaran S, Tomoskozi S, Tatham A S, et al. Effects of gliadin fractions on functional properties of wheat dough depending on molecular size and hydrophobicity [J]. *Cereal Chem*, 2001, 78(78): 138-141
- [64] Babay E, Hanana M, Mzid R, et al. Influence of allelic prolamin variation and localities on durum wheat quality [J]. *J Cereal Sci*, 2015, 63: 27-34
- [65] Anderson O D, Hsia C C, Adalsteins A E, et al. Identification of several new classes of low-molecular-weight wheat gliadin-related proteins and genes [J]. *Theor Appl Genet*, 2001, 103(2): 307-315
- [66] Li J, Wang F, Zhao X, et al. Analysis of seed-expressed sequence tags in *Triticum aestivum* [J]. *Acta Bot Sin*, 2004, 46(3): 363-370
- [67] Dupont F M, Chan R, Lopez R, et al. Sequential extraction and quantitative recovery of gliadins, glutenins, and other proteins from small samples of wheat flour [J]. *J Agr Food Chem*, 2005, 53(5): 1575-1584
- [68] Vensel W H, Tanaka C K, Cai N, et al. Developmental changes in the metabolic protein profiles of wheat endosperm [J]. *Proteomics*, 2005, 5(6): 1594-1611
- [69] Drea S, Leader D J, Arnold B C, et al. Systematic spatial analysis of gene expression during wheat caryopsis development [J]. *Plant Cell*, 2005, 17(8): 2172-2185
- [70] Kan Y, Wan Y, Beaudoin F, et al. Transcriptome analysis reveals differentially expressed storage protein transcripts in seeds of *Aegilops* and wheat [J]. *J Cereal Sci*, 2006, 44(1): 75-85
- [71] Mamone G, De C S, Di L A, et al. Proteomic-based analytical approach for the characterization of glutenin subunits in durum wheat [J]. *J Mass Spectrom*, 2009, 44(12): 1709-1723
- [72] Caro S D, Ferranti P, Addeo F, et al. Isolation and characterization of Avenin-like protein type-B from durum wheat [J]. *J Cereal Sci*, 2010, 52(3): 426-431
- [73] 陈鹏, 汪长东, 黄阜峰, 等. 拟斯卑尔脱山羊草基因的克隆与表达研究 [J]. *生物技术通报*, 2008(5): 122-125
- [74] 陈鹏, 汪长东, 汪越盛, 等. 小伞山羊草中新型 *avenin-like* 基因的克隆及真核表达载体的构建 [J]. *生物技术通讯*, 2008, 19

- (6):874-876
- [75] 陈鹏,李茹,金刚,等.三芒山羊草中新型储藏蛋白基因 *Avenin-like* 的克隆及分析[J].生物技术,2009,19(4):1-3
- [76] Kasarda D D, Adalsteins E, Lew E J, et al. Farin: characterization of a novel wheat endosperm protein belonging to the prolamin superfamily [J]. J Agr Food Chem, 2013, 61(10):2407-2417
- [77] Chen X Y, Cao X Y, Zhang Y J, et al. Genetic characterization of cysteine-rich type-b avenin-like protein coding genes in common wheat [J]. Sci Rep, 2016, 6:30692
- [78] 陈瑞佳,高翔,陈其皎,等.小麦品种陕 253 新型 *avenin-like* 的克隆与原核表达分析[J].中国农业科学,2010,43(9):1954-1962
- [79] 王洪文.小麦郑 9023 新型储藏蛋白基因 *avenin-like b* 的克隆和原核表达分析[D].武汉:华中科技大学,2011:34-38
- [80] Dupont F M, Vensel W H, Tanaka C K, et al. Deciphering the complexities of the wheat flour proteome using quantitative two-dimensional electrophoresis, three proteases and tandem mass spectrometry [J]. Protein Sci, 2011, 9(1):1-29
- [81] 王菲菲.小麦储藏蛋白基因 *Avenin-like b* 启动子的克隆及表达载体构建[D].武汉:华中科技大学,2011:32-51
- [82] 孙杨柳.小麦储藏蛋白基因 *Avenin-like b* 启动子的表达特性研究[D].武汉:华中科技大学,2011:36-37
- [83] 宋斐.胚乳特异性 *ALP type-B* 基因启动子的克隆及其功能分析[D].武汉:华中科技大学,2012:73-74
- [84] 于玲玲.小麦 *avenin-like b* 转基因植株的分子鉴定[D].武汉:华中科技大学,2012:50-51
- [85] 魏慧,董剑,陈其皎,等.小麦 *avenin-like* 的克隆、原核表达与品质效应研究[J].中国农业科学,2012,45(4):607-616
- [86] Buonocore F, Caporale C, Lafiandra D. Purification and characterization of high molecular glutenin subunit 20 and its linked y-type subunit from durum wheat [J]. J Cereal Sci, 1996, 23(3):195-201
- [87] Shewry P R, Tatham A S. Disulphide bonds in wheat gluten proteins [J]. J Cereal Sci, 1997, 25(3):207-227
- [88] Chen P, Wang C, Li K, et al. Cloning, expression and characterization of novel avenin-like genes in wheat and related species [J]. J Cereal Sci, 2008, 48(3):734-740
- [89] 马凤云.小麦 *Avenin-like b* 蛋白对面筋强度影响效应的研究[D].武汉:华中科技大学,2013:113-114
- [90] Furtado A, Bundock P C, Banks P M, et al. A novel highly differentially expressed gene in wheat endosperm associated with bread quality [J]. Sci Rep, 2015, 5:10446
- [91] Guzmán C, Xiao Y, Crossa J, et al. Sources of the highly expressed wheat bread making (*wbm*) gene in CIMMYT spring wheat germplasm and its effect on processing and bread-making quality [J]. Euphytica, 2016, 209(3):689-692
- [92] Singh N K, Shepherd K W. The structure and genetic control of a new class of disulphide-linked proteins in wheat endosperm [J]. Theor Appl Genet, 1985, 71(1):79-92
- [93] 王罡,季静,胡含.小麦种子贮藏蛋白的遗传学研究进展[J].遗传,1995,17(1):45-48
- [94] Miller T E, Koebner R M D. Proceedings of the seventh international wheat genetics symposium [M]. Cambridge, UK: International Wheat Genetics Symposium, 1988:13-19
- [95] Singh N K, Shepherd K W, Langridge P, et al. Identification of legumin-like proteins in wheat [J]. Plant Mol Biol, 1988, 11(5):633-639
- [96] Singh N K, Shepherd K W. Linkage mapping of genes controlling endosperm storage proteins in wheat [J]. Theor Appl Genet, 1988, 75(4):628-641
- [97] Singh N K, Shepherd K W. A new approach to studying the variation and genetic control of disulphide-linked endosperm proteins in wheat and rye [C]. Wageningen, Netherlands: Proceedings of the 2nd International Workshop on Gluten Proteins, 1984:129-136
- [98] 马艳明,范玉顶,李斯深,等.黄淮麦区小麦品种(系)品质性状多样性分析[J].植物遗传资源学报,2004,5(2):133-138
- [99] 刘爱峰,段友臣,程敦公,等.山东小麦种质资源品质特性多样性研究及利用[J].植物遗传资源学报,2012,13(4):515-528
- [100] Li Y, Xin R, Zhang D, et al. Molecular characterization of α -gliadin genes from common wheat cultivar Zhengmai 004 and their role in quality and celiac disease [J]. Crop J, 2014, 2(1):10-21
- [101] Békés F, Gianibelli M C, Wrigley C W. The gluten proteins of the wheat grain in relation to flour quality [J]. Encycl Food Grain, 2016, 22(3):375-383
- [102] 勃列日涅夫,道罗费亚夫.世界小麦育种成就——澳大利亚,世界小麦 [M].北京:农业出版社,1976:272-277
- [103] 拉宾维奇.春小麦——大洋洲,小麦的现代品种及其系谱 [M].北京:科学出版社,1977:140-145
- [104] 拉宾维奇.春小麦——北美洲,小麦的现代品种及其系谱 [M].北京:科学出版社,1977:132-140
- [105] 拉宾维奇.冬小麦——欧洲-苏联,小麦的现代品种及其系谱 [M].北京:科学出版社,1977:1-59
- [106] 勃列日涅夫,道罗费亚夫.世界小麦育种成就——苏联,世界小麦 [M].北京:农业出版社,1976:159-160
- [107] 徐兆飞.小麦品质及其改良 [M].北京:气象出版社,2000:5-8
- [108] 李家洋.李振声论文选集 [M].北京:科学出版社,2007:78-91
- [109] 何中虎,晏月明,庄巧生,等.中国小麦品种品质评价体系建立与分子改良技术研究 [J].中国农业科学,2006,39(6):1091-1101
- [110] Liu Y, He Z, Appels R, et al. Functional markers in wheat: current status and future prospects [J]. Theor Appl Genet, 2012, 125(1):1-10
- [111] 周阳,何中虎,张改生,等.1BL/1RS 易位系在我国小麦育种中的应用 [J].作物学报,2004,30(6):531-535
- [112] Howell T, Hale I, Jankuloski L, et al. Mapping a region within the 1RS. 1BL translocation in common wheat affecting grain yield and canopy water status [J]. Theor Appl Genet, 2014, 127(12):2695-2709