

小麦低分子量麦谷蛋白亚基及其编码基因研究进展

赵献林^{1,2,3}, 夏先春¹, 刘丽^{1,5}, 何中虎^{1,4}, 孙其信²

(¹中国农业科学院作物科学研究所/国家小麦改良中心, 北京 100081; ²中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100094; ³河南省农业科学院小麦研究所, 郑州 450002; ⁴CIMMYT 中国办事处, 北京 100081; ⁵云南省农业科学院粮食作物研究所, 昆明 650205)

摘要: 小麦低分子量麦谷蛋白亚基 (LMW-GS) 约占种子贮藏蛋白的 1/3, 对面团延展性和食品加工品质有重要影响, 是小麦品质改良的主要目标之一。由于其基因拷贝数较多, 分子量小, 且在电泳图谱上与醇溶蛋白相互重叠, 有关 LMW-GS 的研究远不及 HMW-GS 深入。笔者系统论述了 LMW-GS 的命名和结构特征、编码基因在染色体上分布及等位变异类型、Genbank 注册的 LMW-GS 基因及其分类、LMW-GS 与品质的关系等, 并结合作者的研究结果对 LMW-GS 基因的鉴定及分子标记开发进行了探讨, 目的是为低分子量亚基用于小麦品质改良提供理论基础。

关键词: 小麦; LMW-GS; 基因; 等位变异

Review on Low-Molecular-Weight Glutenin Subunits and Their Coding Genes

ZHAO Xian-lin^{1,2,3}, XIA Xian-chun¹, LIU Li^{1,5}, HE Zhong-hu^{1,4}, SUN Qi-xin²

(¹National Wheat Improvement Center/Institute of Crop Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ²College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094; ³Wheat Research Institute, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002; ⁴International Maize and Wheat Improvement Center (CIMMYT) China Office, Beijing 100081; ⁵Food Crop Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205)

Abstract: The low-molecular-weight glutenin subunit (LMW-GS) of wheat is about 1/3 of the amount in seed storage proteins and has great effects on dough extensibility and food processing quality. It has thus become one of the main factors for wheat quality improvement. However, resolution of the LMW-GS and the scoring of their alleles by direct analysis of proteins are challenging to work with due to the larger number of expressed subunits and their overlapping mobility with the abundant gliadin proteins. In this paper, scientists reviewed the nomenclature and structure features of LMW-GS, their coding gene loci on chromosomes and allelic variation, the registered genes in Genbank and classification, and their relations with. We also discussed the identification of LMW-GS genes and their development of molecular markers based on the author's own research results, in order to provide a theoretical basis for using LMW-GS in breeding quality wheat cultivar.

Key words: Bread wheat; LMW-GS; Gene; Allelic variation

0 引言

普通小麦面粉的加工品质独特, 适合制做面包、馒头、面条、糕点等多种食品^[1], 这主要归因于胚乳贮藏蛋白所特有的面筋形成能力。Osborne 根据溶解特性将小麦籽粒蛋白分为 4 种类型, 溶于水和稀释缓

冲液的清蛋白、溶于盐溶液的球蛋白、溶于 70%~90% 乙醇的醇溶蛋白以及溶于稀酸或稀碱的麦谷蛋白^[2]。

Chen 和 Bushuk 又进一步把麦谷蛋白分为可溶或不溶于稀乙酸 (0.05 mol·L⁻¹) 两种类型^[3]。清蛋白和球蛋白统称代谢蛋白, 麦谷蛋白和醇溶蛋白统称贮藏蛋白。事实上, 上述分类并不是绝对的, 时常存在不同类型

收稿日期: 2006-03-30; 接受日期: 2006-10-09

基金项目: 国家自然科学基金 (30671296)、国家“973”重大基础发展规划 (2002CB111300) 和引进国际先进农业科学技术规划 (“948”项目: 2006-G2)

作者简介: 赵献林 (1957-), 男, 河南泌阳人, 副研究员, 研究方向为小麦遗传育种。通讯作者何中虎 (1963-), 男, 陕西蒲城人, 研究员, 博士, 研究方向为小麦遗传育种。Tel: 010-68918547; E-mail: zhhe@public3.bta.net.cn

蛋白交叉溶解的现象, 如醇溶蛋白和麦谷蛋白^[4], 二者的差异在于后者能通过分子间二硫键形成多链结构, 前者则以单体亚基形式存在。小麦胚乳蛋白亚基总数多达 1300 个, 已对其中的 300 个亚基进行了 N-末端氨基酸测序^[5]。麦谷蛋白又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 赋予面团粘弹性, LMW-GS 赋予面团延展性 (也有认为谷蛋白赋予面团粘弹性, 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, 因此选择优良的 HMW-GS 和 LMW-GS 等位基因是小麦品质改良的主要目标^[6]。HMW-GS 基因拷贝数较少, 易于用单向十二烷基磺酸钠一聚丙烯酰胺凝胶电泳 (SDS-PAGE) 区分, 其等位基因变异及其与小麦品质的关系已得到广泛深入的研究^[7], HMW-GS 组成已成为品质育种亲本选配和杂交后代选择的主要依据, 依据聚合酶链反应开发的 DNA 标记也已用于鉴定等位基因变异^[8]; 而 LMW-GS 由于其数目较多, 分子量小、且在电泳图谱上与大量的醇溶蛋白相互重叠, 因此有关 LMW-GS、基因及其与品质参数之间关系的研究报道相对较少^[9]。近年来随着研究方法的不断改进, 特别是 LMW-GS 对加工品质的重要性以及研究的必要性逐步得到认识, 有关 LMW-GS 的研究越来越受到重视^[10]。

1 LMW-GS 的多态性及分类

LMW-GS 含量较高, 约占整个种子贮藏蛋白的 1/3, 占麦谷蛋白的 60%^[4], 其分类主要基于在 SDS-PAGE 上的相对迁移率或序列的结构和相似性。根据 SDS-PAGE 迁移率, 麦谷蛋白分为 A、B、C 和 D 这 4 个区 (图 1): A 区为高分子量麦谷蛋白亚基, 分子量 80~120 kD, 其余三区均为低分子量麦谷蛋白亚基; 其中 B 区为碱性蛋白, 分子量 42~51 kD, 是 LMW-GS 的集中区, C 区为一组与 γ -和 α -醇溶蛋白重叠的 LMW-GS, 分子量 31~36.5 kD^[11]; D 区为酸性蛋白, 其迁移率介于 A 和 B 区之间, 且与 ω -醇溶蛋白位置相近, 含有丰富的甘氨酸和酪氨酸, 缺乏脯氨酸、谷氨酰胺和苯丙氨酸^[12]。但这一分类法存在明显缺陷, 即 A、B、C 和 D 亚基很容易与小麦基因组 A、B 和 D 相混淆。Lew 等根据成熟蛋白 N 末端第 1 个氨基酸的差异, 即甲硫氨酸、丝氨酸和异亮氨酸将 LMW-GS 分为 3 种类型: LMW-m、LMW-s 和 LMW-i^[13]。据 N-

末端氨基酸序列的不同, 进一步把 LMW-GS 分为 7 种主要类型: 即最常见的 LMW-s 型 (SHIPGL-), 3 种 LMW-m 型 (分别为 METSHIPGL-、METSRIPL 和 METSCIPGL-), 以及 N-末端序列分别与 α -、 γ -和 ω -醇溶蛋白相似的 3 种类型^[9, 14]。Ikeda 等则根据推断氨基酸序列以及第 1 和第 7 个半胱氨酸残基的位置

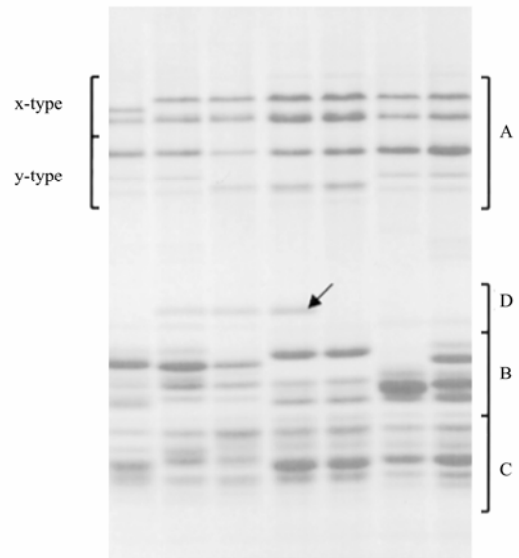


图 1 HMW-和 LMW-GS 的单向 SDS-PAGE (引自文献[9])

Fig. 1 SDS-PAGE of HMW and LMW glutenin subunits, performed according to the one-dimensional procedure (from reference [9])

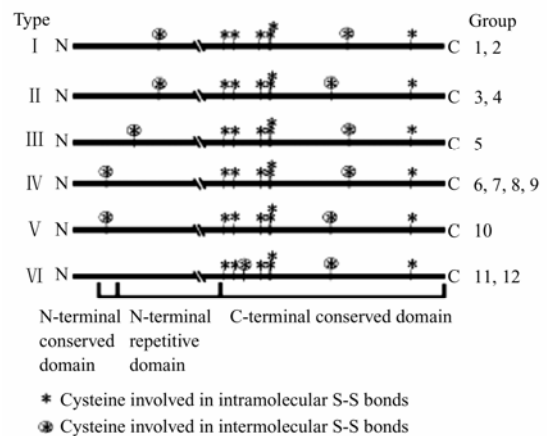


图 2 LMW-GS 基因推断氨基酸序列的分类 (引自文献[15])

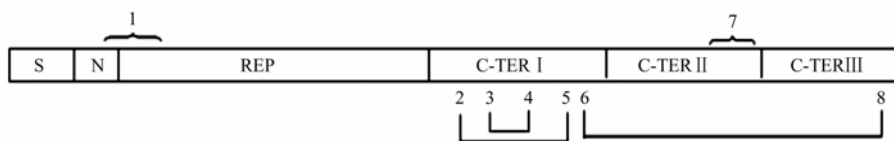
Fig. 2 Classification of the deduced amino-acid sequences of the LMW-GS genes (from reference [15])

把 LMW-GS 分为 12 组 6 种类型^[15] (图 2)。然而, 这种依据序列相似性的分类方法并不能将不同染色体位点的亚基区分开来, 也没能将亚基结构特点与品质性状结合起来。Kasarda 以 B、C 和 D 组的结构特点为基础, 把 LMW-GS 分为两个功能组: 一组为麦谷蛋白大聚体链的延伸者, 它们具有形成 2 个分子间二硫键的能力, 包括绝大多数 B-型亚基; 另一组为麦谷蛋白大聚体链的终止者, 它们只有一个形成分子间二硫键的半胱氨酸, 包括大多数 C 和 D-型 LMW 亚基^[16]。Gupta 和 Shepherd 采用改良的二步一维 SDS-PAGE 方法, 分析了 32 个国家 222 个普通小麦品种, 共发现 40 个不同的 LMW-GS, 根据亚基出现的互斥性规律, 将 40 个亚基分成 3 组共 20 种不同的电泳图谱组合^[17]; Lew 等曾在一个小麦品种中发现了 39 个不同的 LMW-GS^[13]。LMW-GS 在数目及电泳迁移率上的广泛变异也在其它小麦近缘种属如一粒小麦、波兰小麦、二粒小麦、节节麦、大麦、滨麦草、偃麦草属、簇毛麦等中观察到, 其中尤对小麦 D 组染色体供体节节麦的研究最为广泛^[10], 它们在结构、氨基酸组成及功能上与小麦 LMW-GS 非常接近。由于 LMW-GS 实际电泳条带组合的数目远低于理论组合的总数, 控制 LMW-GS 的基因被推断是紧密连锁的, 并以基因簇的形式同步遗传^[17]。

2 LMW-GS 多肽链及其编码基因的结构

编码 LMW-GS 的基因大致分为 3 个区段, 即基因编码区、5'侧翼序列和 3'侧翼序列^[18]。5'侧翼序列有一个完整的启动子序列, 包括起始密码子、TATAA 基序、CAAT 框和胚乳框, 联合控制 mRNA 的转录。

3'侧翼序列包括终止密码子和 AATAAA 多腺苷酸化信号; 基因编码序列一般长 909~1 167 个碱基, 均拥有一个单一的开放阅读框架 (ORF), 无内含子存在^[19], 所编码的成熟蛋白亚基分子量变化在 32~42.8 kD 之间, 分子量大小主要取决于重复区的拷贝数, 谷酰胺和脯氨酸占氨基酸总数的 50%。LMW-s 亚基是最普遍的亚基类型, 其分子量为 35~45 kD, 高于 LMW-m 亚基 (30~40 kD)^[20]。LMW-m 基因编码一个最典型的 LMW-GS 多肽链结构 (图 3), 起始序列是一高度保守的包括 20 个氨基酸的信号肽, 其后是 13 个氨基酸的 N 末端保守区, 接着是富含谷酰胺的 N 末端重复区 (70-186 AA) 和 C 末端区, 后者又可分为 3 个清晰的亚区即半胱氨酸富集区、谷酰胺富集区和最终保守区^[19]。LMW-s 与 LMW-m 区别在于前者 N-末端保守区的第三个氨基酸由苏氨酸变为天冬酰胺, 导致 MEN 序列被包含在信号肽区, 即 N 末端区缺失了 3 个氨基酸, 然而至今尚未发现起始序列为 SRIPGL-和 SCIPGL-的 LMW-s 型亚基。从典型的 LMW-GS 编码基因的核苷酸序列来看, LMW-s 和 LMW-m 亚基区分并不那么简单, 二者的差异可能是由翻译后加工造成的^[10]。LMW-i 型亚基最早是由 Pitts 等发现的^[21], 后来许多研究均证明这种亚基确实在普通小麦和硬粒小麦的胚乳中得以表达^[22]。LMW-i 亚基缺少 N-末端保守区, 在信号肽后边紧接着就是以 ISQQQQ-为起始序列的重复区。所有 3 种 LMW 麦谷蛋白亚基均含有 8 个半胱氨酸残基 (LMW-i 型全在 C-末端区), 其中 6 个半胱氨酸残基形成分子内二硫键, 两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, 将 LMW-GS 连接到 HMW-



S 表示信号肽区; N 为 N 末端区; REP 为重复区; C 为 C 末端区; 1 和 7 为最有可能形成分子间二硫键的两个半胱氨酸残基, 其位置有所变化; 2、3、4、5 和 6 代表形成分子内二硫键的半胱氨酸残基。

S: Signal peptide; N: N-terminal region; REP; repetitive domain; C: C-terminal regions. 1-8 indicate the loci of 8 cysteine residues

图 3 由典型 LMW-GS 基因推断的多肽链结构模式图

Fig. 3 Diagrams representing the structure of deduced LMW-m subunit

GS “骨架”中, 聚合为麦谷蛋白大聚体^[16]。至于 α -、 γ -和 ω -型 LMW-GS, 可能分别由 α -、 γ -和 ω -醇溶蛋演变而来, 后者突变产生的多余半胱氨酸残基赋予了自身形成分子间二硫键的 LMW-GS 特性。

目前, 对 LMW-GS 的次级分子结构研究较少^[10]。Tatham 等认为, 在 N-末端结构域形成了分布不均的 β -转角, 而在 C-末端区则以 α -螺旋为主^[23], 这种观点得到了 Thomson 等的证实^[24]。在 LMW-GS 的 8 个保守半胱氨酸残基中, 第 1 和第 7 个能形成分子间二硫键的两个残基在位点上存在显著变异, 可能是导致 LMW-GS 结构和功能差异的主要因素; 其余 3 对半胱氨酸残基所形成的分子内二硫键对 LMW-GS 的结构变异也有不同的作用, 其中第 2 和第 5 个半胱氨酸残基的结合对分子折叠是至关重要的, 另两个二硫键的存在与否影响不大, 说明后者具有稳定局部结构的作用。D'Ovidio 和 Masci 认为, 重复区域的长短对 LMW-GS 的聚合速度有影响^[10]。对 LMW-GS 结构的研究, 有助于从结构角度解释 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等, 但由于 LMW-GS 的复杂性和对结构了解不深, 目前还不能从结构的角解释其对小麦品质的效应。

3 LMW-GS 编码基因的染色体位点

通过对普通小麦品种中国春缺体-四体、端体和品种间染色体代换系进行单向和双向电泳分析, 编码 LMW-GS 的大多数基因被定位到第一同源组群 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^[25], 分别与 *Gli-A1* (1.3 cM)、*Gli-B1* (2 cM) 和 *Gli-D1* 紧密连锁。此外, Liu 和 Shepherd 在硬粒小麦 1B 染色体短臂上发现了两个新的 LMW-GS 位点, 一个命名为 *Glu-B4*, 与 *Glu-B3* 位点的遗传距离为 3.07 cM; 另一个距 *Glu-B3* 位点 20.9 cM, 编码 B-型亚基, 并认为可能与 Jackson 等先前报道的编码 D-型亚基的 *Glu-B2* 位点相同^[26, 27]。Nieto 等证实 *Glu-B3* 位点是一个编码两种 LMW-GS (B-和 D-型) 的复合基因位点^[28]。到目前为止, 已明确的普通小麦 LMW-GS 等位基因变异在 *Glu-A3* 位点有 6 个 (*GluA3a*、*b*、*c*、*d*、*e* 和 *f*), *Glu-B3* 位点有 10 个 (*GluB3a*、*b*、*b'*、*c*、*d*、*e*、*f*、*g*、*h* 和 *i*), *Glu-D3* 位点有 5 个 (*GluD3a*、*b*、*c*、*d* 和 *e*)。McIntosh 等在其 2003 基

因列表中新命名了 7 个 LMW-GS 等位基因, 其中 *Glu-A3* 位点两个 (*GluA3g* 和 *GluA3h*), *Glu-B3* 位点 5 个 (*GluB3m*、*GluB3n*、*GluB3o*、*GluB3p* 和 *GluB3q*)^[29]。

除了第一组同源染色体外, 现在已确定一些 C-型 LMW-GS (与 α -型亚基相似) 是由位于第六组同源染色体上的基因编码的^[30]。Sreeramulu 等从印度普通小麦品系中发现了两个新型的 LMW-GS, 分别由位于 1D 染色体 *Glu-D4* 位点 (分子量 31 kD) 和 7D 染色体 *Glu-D5* 位点 (32 kD) 的基因编码, 但其氨基酸组别有别于典型的 LMW-GS 和其它面筋蛋白; 不过, 它们的 N-末端氨基酸序列与 B-和 C-型 LMW-GS 类似, *Glu-D4* 编码亚基为 KETXXI- (与 METSHI-序列相似), *Glu-D5* 编码亚基为 VXXVPV- (与 α -型醇溶蛋白序列相似)^[31]。

4 Genbank 注册的 LMW-GS 基因及分子标记的开发

典型的 LMW-GS 是由定向进化的同源 *Glu-3* 位点的 3 个基因家族分别编码的, 具体基因拷贝数仍尚未确定, 但据 Southern 印迹分析, 估计六倍体小麦总数变化在 35~40 之间^[19]。目前, 从普通小麦、硬粒小麦、圆锥小麦、节节麦等小麦属中克隆和扩增出的 LMW-GS 基因、部分基因和假基因已超过 200 个^[15, 18, 19, 21, 32], 其中约 70 个已分别定位到普通小麦的 *Glu-A3*、*Glu-B3* 或 *Glu-D3* 位点。D'Ovidio 和 Masci 选择 26 个 LMW-GS 基因的编码区进行了聚类分析, 把同源性超过 90% 的归为一组, 最终分为 5 组^[10], 进一步分析表明基因之间的同源性高低并不受染色体组的限制。Ikeda 等从同一小麦品种 Norin 61 中克隆扩增出 63 个 LMW-GS 基因, 把它们分为 12 组 6 种类型, 并按组开发出了相应的基因特异标记^[33]。Hai 等从 Genbank 筛选出 69 个 LMW-GS 基因, 根据其推断氨基酸的 N-末端保守序列差异把基因分为 9 组, 设计出了相应的组特异基因标记引物^[34]。Zhang 等则根据 *Glu-A3* 位点的单个基因的等位变异开发出了一系列等位基因的分子标记^[32]。然而, 由于 3 个 *Glu-3* 位点均是复合基因位点, 而且 Genbank 所注册的基因多数是重复的, 有些基因之间的碱基差异可能是测序误差导致的, 这些基因的等位变异及其与蛋白迁移率等位基因的关系并不清楚, 上述分类仅局限于分子结构或同源性上, 因此所开发的标记难以在育种实践中加以

利用。笔者对 *Glu-D3* 位点的基因进行了详细研究, 利用 PCR 技术从该位点直接扩增出 6 个 LMW-GS 基因及其 12 个等位变异, 即单元型 (*GluD3-11*、*GluD3-12*、*GluD3-21*、*GluD3-22*、*GluD3-23*、*GluD3-31*、*GluD3-32*、*GluD3-41*、*GluD3-42*、*GluD3-43*、*GluD3-5* 和 *GluD3-6*), 证明 *Glu-D3* 位点的等位基因是由至少 6 个 LMW-GS 基因的单倍型联合控制的, 并首次把 *Glu-3* 位点的等位基因 (蛋白电泳带型)、编码基因、单倍型和蛋白亚基区分开来加以分析。在此基础上, 设计开发出了 7 个 *Glu-D3* 基因单倍型的 STS 标记, 联合利用这些标记不仅可在小麦育种中检测相应的基因单倍型, 也为区分含有不同 *Glu-D3* 等位基因的小麦品种奠定了基础^[35, 36]。此外, 作者还根据 GenBank 注册的基因资料, 选用 3 种鉴定 SNP 的方法发掘了 3 个 *Glu-B3* 和 3 个 *Glu-D3* 基因单倍型的 PCR 功能标记 (Molecular Breeding 即将发表)。由于不同染色体组或同组不同 LMW-GS 基因之间具有高度的同源性 (比如 *Glu-B3* 和 *Glu-D3* 基因之间的碱基相似性最高可达 97.2%), 各基因单元型之间的突变位点有限, 加上 3' 末端的保守性也是相对的, 因此 LMW-GS 基因的特异标记开发要比理论推测困难得多。

5 不同 LMW-GS 与加工品质的关系

LMW-GS 是麦谷蛋白聚合体的主要组分, 其表达量是 HMW-GS 的 5~6 倍^[16], 对面团品质有重要作用。Brett 等用免疫技术研究了 LMW-GS 对面包品质性状的影响, 认为 LMW-GS 只影响面团的稳定性而不影响面团强度^[37]。据报道, 各位点对最大阻力和和面时间的贡献为: *Glu-B3* > *Glu-A3* > *Glu-D3*^[38], 但也有人认为 *Glu-D3* 位点的编码基因数目较多, 对品质贡献较大^[33, 36]; 就各位点等位基因对面筋强度的贡献而言: 在 *Glu-A3* 位点 *Glu-A3b* > *Glu-A3c* > *Glu-A3e*, 在 *Glu-B3* 位点 *Glu-B3b* > *Glu-B3c*, 在 *Glu-D3* 位点 *Glu-D3e* > *Glu-D3c* = *Glu-A3b* > *Glu-D3a* > *Glu-D3d*^[39]。Cornish 等研究表明, 亚基组合为 *Glu-A3b*、*Glu-B3b* 和 *Glu-D3b* 的品种面团延伸性最好^[40]。但由于所选材料不同, 不同研究很难得出完全一致的结论。国际小麦玉米改良中心 (CIMMYT) 已将 HMW-GS 和 LMW-GS 组成用于小麦品质改良, 并取得明显进展。国内对 LMW-GS 及其编码基因的研究很少, 朱金宝等研究了 LMW-GS 与品质的关系, 仅将 LMW-GS 简

单分为 B 和 C 区加以分析^[41]; He 等和 Liu 等对中国小麦品种 *Glu-1* 和 *Glu-3* 位点等位变异做了较详细的研究, 明确了 *Glu-A3* 和 *Glu-B3* 与面包和面条品质的关系, 认为 *Glu-B3* 位点的 *d* 和 *b* 等位基因对面团延展性的作用大于其它等位基因, *Glu-A3d* 和 *Glu-B3d* 对中国干白面条品质的贡献较其它等位基因少大^[42]; 对和面时间的贡献为 *Glu-D1* > *Glu-B3* > *Glu-A1* = *Glu-B1* = *Glu-A3*; 对面团耐揉性而言, *Glu-D1* > *Glu-B3* = *Glu-B1* > *Glu-A3* > *Glu-A1*; SDS 沉降值的大小依次为 *Glu-B3* > *Glu-B1* > *Glu-A1* > *Glu-D1* > *Glu-A3*^[43]; 有关中国品种 *Glu-D3* 位点的亚基资料已于近期完成 (刘丽等, 待发表)。由于 LMW-GS 数量大、变异广, 且在 SDS-PAGE 中与醇溶蛋白谱带重叠, 给深入研究 LMW-GS 带来了难度。此外, 大多数有关 LMW-GS 与品质性状关系的研究未能消除材料遗传背景的影响, 研究结果难免出现偏差。

6 展望

LMW-GS 及其编码基因的研究虽然已经取得了一定的进展, 但过去的研究多把 *Glu-3* 等位基因作为一个整体单元来研究遗传变异, 而蛋白亚基的效应不能被区分开来利用, 通过剖析每一亚基及其编码基因的遗传效应则有助于了解 *Glu-3* 等位基因的遗传组成。目前, 中国农业科学院作物科学研究所正在与 CIMMYT、日本国家农业研究中心和法国农业研究中心合作, 选用来自欧洲、美洲、亚洲、澳洲等国家的统一小麦材料, 试图对已知 LMW-GS 等位基因的标准品种进行系统综合的鉴定、发掘新的等位基因、明确等位基因与品质的关系。然而, 鉴于 LMW-GS 组成的复杂性和单向 SDS-PAGE 的局限性, 对蛋白亚基的研究仍存在难以克服的困难; 如果从 LMW-GS 的编码基因 (DNA 水平上) 着手, 系统研究各染色体位点的基因构成及等位变异 (单元型), 然后开发出相应的分子标记, 无疑将为 LMW-GS 用于小麦品质改良奠定基础。

References

- [1] Shewry P R, Halford N G, Belton P S, Tathan A S. The structure and properties of gluten: an elastic protein from wheat grain. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2002, 357: 133-142.

- [2] Osborne T B. The proteins of the wheat kernel. Publication No. 84. Carnegie Institution: Washington D C. 1907: 1-119.
- [3] Chen C H, Bushuk W. Nature of proteins in triticale and its parental species. I. Solubility characteristics and amino acid composition of endosperm proteins. *Canada Journal of Plant Science*, 1970, 50: 9-14.
- [4] Bietz J A, Wall J S. Isolation and characterization of gliadin-like subunits from glutenins. *Cereal Chemistry*, 1973, 50: 537-547.
- [5] Skylas D J, Mackintosh J A, Cordwell S J, Walsh B J, Harry J, Blumenthal C, Copeland L, Wrigley C W, Rathmell W G. Proteome approach to the characterisation of protein composition in the developing and mature wheat-grain endosperm. *Journal of Cereal Science*, 2000, 52: 169-188.
- [6] Gale K R. Diagnostic DNA markers for quality traits in wheat. *Journal of Cereal Science*, 2005, 41: 181-192.
- [7] Shewry P R, Halford N G, Tatham A S. High-molecular-weight subunits of wheat glutenin. *Journal of Cereal Science*, 1992, 15: 105-120.
- [8] Lei Z S, Gale K R, He Z H, Gianibelli M C, Larroque O, Butow B J, Morell M, Ma W J. Y-type gene specific markers for enhanced discrimination of high-molecular weight glutenin alleles at the *Glu-B1* locus in hexaploid wheat. *Journal of Cereal Science*, 2006, 43: 94-101.
- [9] Gianibelli M C, Larroque O R, MacRichie F, Wrigley C W. Biochemical, genetic, and molecular characterization of wheat glutenin and its component subunits. *Cereal Chemistry*, 2001, 78: 635-646.
- [10] D'Ovidio R, Masci S. The low-molecular weight glutenin subunits of wheat gluten. *Journal of Cereal Science*, 2004, 39: 321-339.
- [11] Thompson S, Bishop D H L, Tatham A S, Shewry P R. Exploring disulphide bond formation in a low molecular weight subunit of glutenin using a baculovirus expression system. In: *Gluten Protein 1993*. Association of cereal Research: Detmold, Germany, 1994, 345-355.
- [12] Masci S, Lafiandra D, Porceddu E, Lew E J L, Tao H P, Kasarda D D. D-glutenin subunits: N-terminal sequences and evidence for the presence of cysteine. *Cereal Chemistry*, 1993, 70: 581-585.
- [13] Lew E J L, Kuzmicky D D, Kasarda 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. *Cereal Chemistry*, 1992, 69: 508-515.
- [14] Sissons M J, Bekes F, Skerritt J H. Isolation and functionality testing of low molecular weight glutenins. *Cereal Chemistry*, 1998, 75: 30-36.
- [15] Ikeda T M, Nagamine T, Fukuoka H, Yano H. Identification of new low-molecular-weight glutenin subunit genes in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 680-687.
- [16] Kasarda D D. Glutenin structure in relation to wheat quality. In: Pomeranz Y. *Wheat is Unique*. American Association of Cereal Chemists: St Paul MN, 1989: 277-302.
- [17] Gupta R B, Shepherd K W. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutenin. I. Variation and genetic control of the subunits in hexaploid wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, 1990, 80: 65-74.
- [18] Colot V, Bartels D, Thompson R, Flavell R. Molecular characterization of an active wheat LMW glutenin gene and its relation to other wheat and barley prolamins genes. *Molecular Genomics and Genetics*, 1989, 216: 81-90.
- [19] Cassidy B G, Dvorak J, Anderson O D. The wheat low-molecular-weight glutenin genes: characterization of six new genes and progress in understanding gene family structure. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96: 743-750.
- [20] Masci S, D'Ovidio R, Lafiandra D, Kasarda D D. Characterization of a low-molecular-weight glutenin subunit gene from bread wheat and the corresponding protein that represents a major subunit of the glutenin polymer. *Plant Physiology*, 1998, 118: 1147-1158.
- [21] Pitts E G, Rafalski J A, Hedgcoth C. Nucleotide sequence and encoded amino acid sequence of a genomic gene region for a low molecular weight glutenin. *Nucleic Acids Research*, 1988, 16: 11376.
- [22] Cloutier S, Rampitsch C, Penner G A, Lukow O M. Cloning and expression of a LMW-i glutenin gene. *Journal of Cereal Science*, 2001, 33: 143-154.
- [23] Tatham A S, Field J M, Smith J S, Shewry P R. The conformation of wheat gluten proteins. II. Aggregated gliadins and low molecular weight subunits of glutenin. *Journal of Cereal Science*, 1987, 5: 203-214.
- [24] Thomson N H, Miles M J, Tatham A S, Shewry P R. Molecular images of cereal proteins by STM. *Ultramicroscopy*, 1992, 42-44: 1118-1122.
- [25] Worland A J, Gale M D, Law C N. Wheat genetics. In: Lupton FGH. *Wheat Breeding: Its Scientific Basis*. 1987: 129-171.
- [26] Liu C Y, Shepherd K W. Inheritance of B subunits of glutenin and ω-

- and γ -gliadins in tetraploid wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 90: 1149-1157.
- [27] Jackson E A, Holt L M, Payne P I. *Glu-B2*, a storage protein locus controlling the D group of LMW glutenin subunits in bread wheat. *Genetical Research*, 1985, 46: 11-17.
- [28] Nieto T M T, Rodriguez Q M, Carrillo J M. Biochemical and genetic characterization of a D glutenin subunit encoded at the *Glu-B3* locus. *Genome*, 1998, 41: 215-220.
- [29] McIntosh R A, Devos K M, Dubcovsky J, Morris C F, Rogers W J. Catalogue of gene symbols for wheat: 2003 Supplement. <http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003upd.html>, 2003.
- [30] Masci S, Rovelli L, Kasarda D D, Vensel W H, Lafandra D. Characterisation and chromosomal location of C-type low-molecular-weight glutenin subunits in the bread wheat cultivar Chinese Spring. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 104: 422-428.
- [31] Sreeramulu G, Sigh N K. Genetic and biochemical characterization of novel low molecular weight glutenin subunits in wheat. *Genome*, 1997, 40: 41-48.
- [32] Zhang W, Gianibelli M C, Rampling L, Gale K R. Characterisation and marker development for low molecular weight glutenin genes from *Glu-A3* alleles of bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108: 1409-1419.
- [33] Ikeda T M, Araki E, Fujita Y, Yano H. Characterization of low-molecular-weight glutenin subunit genes and their protein products in common wheats. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 112: 327-334.
- [34] Long H, Wei Y M, Yan Z H, Baum B, Nevo E, Zheng Y L. Classification of wheat low-molecular-weight glutenin subunit genes and its chromosome assignment by developing LMW-GS group-specific primers. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 111: 1251-1259.
- [35] Zhao X L, Xia X C, He Z H, Gale K R, Lei Z S, Appels R, Ma W J. Characterization of three low-molecular-weight *Glu-D3* subunit genes in common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2006, 113: 1247-1259.
- [36] Zhao X L, Xia X C, He Z H, Lei Z S, Appels R, Yang Y, Sun Q X, Ma W J. Novel DNA variations to characterize low molecular weight glutenin *Glu-D3* genes and develop STS markers in common wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2007, 114: 451-460.
- [37] Brett G M, Mills E N C, Tatham A S, Fido R J, Shewry P R, Morgan M R A. Immunchemical identification of LMW subunits of glutenin associated with bread-making quality of wheat flours. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 86: 442-448.
- [38] Gupta G B, MacRitchie F. Allelic variation at glutenin subunit and gliadin loci, *Glu-3* and *Gli-1* of common wheats. Biochemical basis of the allelic effects on dough properties. *Cereal Chemistry*, 1994, 19: 19-29.
- [39] Gupta G B, MacRitchie F. A rapid one-step one-dimensional SDS-PAGE procedure for analysis of subunit composition of glutenin in wheat. *Journal of Cereal Science*, 1991, 14: 105-109.
- [40] Cornish G B, Burrige P M, Palmer G A, Wrigley C W. Mapping the origins of some HMW and LMW glutenin subunit alleles in Australian germplasm. *Proceeding of 42nd Australia Cereal Chemistry Conference*, Sydney, 1993: 255-260.
- [41] 朱金宝, 刘广田, 张树榛, 孙 辉. 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. *中国农业科学*, 1996, 29(1): 34-39.
- Zhu J B, Liu G T, Zhang S Z, Sun H. Effect of high- and low-molecular-weight glutenin subunits on wheat quality. *Scientia Agricultura Sinica*, 1996, 29(1): 34-39. (in Chinese)
- [42] He Z H, Liu L, Xia X C, Liu J J, Pena R J. Effect of allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci and presence of 1BL/1RL translocation on pan bread and dry white Chinese noodle quality. *Cereal Chemistry*, 2005, 82: 345-350.
- [43] Liu L, He Z H, Yan J, Zhang Y, Xia X C, Pena R J. 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 wheat. *Euphytica*, 2005, 142: 197-204.

(责任编辑 孙雷心)