

晚播对小麦籽粒谷蛋白及 GMP 积累动态的影响

白志元 杨子博 李晓林 王培 李立群 李学军*

(西北农林科技大学 农学院,陕西 杨凌 712100)

摘要 选用高分子量谷蛋白亚基(HMW-GS)在*Glu-B1*位点等位变异的4个近等基因系材料,研究了在正常播期和晚播条件下小麦籽粒谷蛋白和谷蛋白大聚体(GMP)的积累动态及面团稳定时间。结果表明:在遗传背景相同的条件下,各材料籽粒谷蛋白在正常播期和晚播中积累动态均是从低到高,花后30~35 d为快速积累期,含优质高分子量谷蛋白亚基材料在此时期积累较快。GMP在花后12 d左右已大量积累,随着灌浆进程的推进快速下降,灌浆中期降到最低点,不同亚基材料降到最低点的早晚不同,亚基17+18出现最低点早,上升时的积累量较其他亚基大;在正常播期中上升直到成熟,在晚播中灌浆后期又有下降的趋势。晚播对*Glu-B1*位点等位变异的4个材料谷蛋白及GMP含量和面团稳定时间都有较大的影响,但影响的程度不同,17+18最大,7+9次之,7+8最小。推测不同亚基材料谷蛋白及GMP积累动态的差异是导致其品质形成及稳定性关键。

关键词 小麦; *Glu-B1*位点; 近等基因系; 麦谷蛋白; 面团稳定时间

中图分类号 S 512.1 **文章编号** 1007-4333(2012)04-0027-07 **文献标志码** A

Effects of late sowing on accumulation dynamics of glutenin and GMP of wheat kernel

BAI Zhi-yuan, YANG Zi-bo, LI Xiao-lin, WANG Pei, LI Li-qun, LI Xue-jun*

(College of Agronomy, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China)

Abstract Four wheat near-isogenic lines with different *Glu-B1* locus were used to analyze dynamic changes of glutenin and GMP content of kernel from 12 to 35 days after anthesis under normal and late sowing dates. The results showed that under the identical genetic background, dynamic changes of glutenin content for each line accumulated from low to high under normal and late sowing dates. A large amount of glutenin was accumulated at 30~35 d after anthesis, during which accumulation rate was faster especially for the materials with the HMW-GS compositions related with good quality. A higher accumulation for GMP was found at about 12 d after anthesis, then decreased sharply to the lowest point during the middle stage of grain filling. It was found that days to the lowest point were different among lines with different HMW-GS compositions. The lines with subunit 17+18 take shortest time to the lowest point. These lines also accumulated more than other groups. GMP content showed a downward trend in later stage of grain filling under late sowing date. Late sowing had significant effects on glutenin content and GMP content and stable time of dough in four materials with different *Glu-B1* locus, and the effect degree was 17+18>7+9>14+15>7+8. The differences of accumulation dynamics between glutenin and GMP may be the key factors affecting quality and stability in materials with different HMW-GS compositions.

Key words wheat; *Glu-B1* locus; near-isogenic lines; glutenin; stable time of dough

麦谷蛋白是面筋的主要成分,为多聚体蛋白,是高、低分子量谷蛋白亚基聚合而成的异质高分子聚

合物,决定面团的弹性^[1]。谷蛋白聚合体是在非解离状态下,由一系列分子质量大小不同的聚合体(约

收稿日期: 2012-01-05

基金项目: 国家“863”计划项目(2011AA100501); 西北农林科技大学科技创新专项(QN2011083)

第一作者: 白志元,硕士研究生, E-mail: bzy923@163.com

通讯作者: 李学军,副教授,博士,主要从事小麦遗传育种研究, E-mail: xuejun@nwsuaf.edu.cn

$10^5 \sim 10^7$)组成,用 SDS 缓冲液可将其分成 2 类:可溶和不可溶。其中,不溶于 SDS 的谷蛋白聚合体称为谷蛋白大聚合体(glutenin macropolymer, GMP)。GMP 是小麦胚乳储藏蛋白中最大的一部分蛋白质,其含量反映了麦谷蛋白聚合体的粒度分布情况,与烘焙品质有密切的关系^[2-3]。小麦麦谷蛋白虽然仅占籽粒总蛋白的 10%,面筋蛋白的 35%^[4],但对小麦的加工品质有重要的影响。其中,高分子量谷蛋白亚基(high molecular weight glutenin subunit, HMW-GS)与面包烘烤品质密切相关,编码高分子量谷蛋白亚基的基因位于 1A、1B 和 1D 染色体的长臂上,分别命名为 *Glu-A1*、*Glu-B1* 和 *Glu-D1*,三者统称为 *Glu-1* 位点, HMW-GS 亚基间的等位变异对小麦加工品质有较大影响^[5]。粉质参数是反映小麦加工品质的主要指标,稳定时间是重要的粉质参数,稳定时间的长短对最终产品的质量有重要影响^[6]。

麦谷蛋白和 GMP 的相对含量受 HMW-GS 亚基影响,表现出较大的遗传差异,同时也受栽培措施的影响。在遗传差异方面,*Glu-1* 位点等位变异显著影响 GMP 的粒度分布^[7]。邓志英等^[8]研究不同高分子量谷蛋白亚基组合的小麦籽粒蛋白组分及其 GMP 的积累规律时,表明不同亚基对 GMP 的积累有不同的影响,含 5+10 和 14+15 亚基的品种在成熟期 GMP 含量增幅比前期有很大提高。在栽培措施方面,干旱和渍水条件下,小麦籽粒 GMP 含量降低^[9]。灌溉和施肥对小麦品质的影响与谷蛋白和 GMP 积累密切相关,进而影响小麦面粉的理化特性和面团流变学特性^[10-11]。以上学者研究小麦籽粒发育过程谷蛋白及 GMP 的积累规律多采用不同 HMW-GS 组合的小麦品种或不同的强筋、弱筋小麦品种,而利用遗传背景相同的 HMW-GS 近等基因系研究很少。此外,在黄淮麦区,秋收时往往出现连阴雨,致使小麦播期推迟,关于播期对小麦产量和品质的研究虽已有报道^[12-13],但关于晚播影响小麦不同 HMW-GS 近等基因系材料谷蛋白积累动态及面团稳定时间的研究报道尚少。

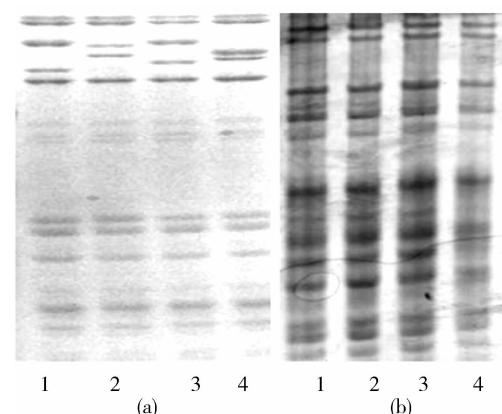
本研究选用遗传背景相同,仅在 *Glu-B1* 位点存在等位变异的 4 个小麦近等基因系材料,在正常播期和晚播条件下,研究籽粒发育过程中谷蛋白和 GMP 积累动态及各材料的面团稳定时间,以期从籽粒形成本来揭示 *Glu-B1* 位点不同亚基品质差异及品质稳定性的原因,为利用 HMW-GS 进行小麦品质

育种及不同高分子量谷蛋白亚基品种的栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及田间种植

供试材料是以西北农林科技大学选育的农艺性状好、产量高,但品质较差的西农 1330(1,7+9,2+12)为轮回亲本,以 *Glu-B1* 位点不同等位变异的材料为供体,经杂交、半籽粒 SDS-PAGE 检测并回交 6 代选育而成。4 个材料高分子量谷蛋白亚基组成分别是:1,7+9,2+12(西农 1330);1,14+15,2+12;1,7+8,2+12;1,17+18,2+12。采用张宏等^[14]方法和 A-PAGE 标准程序,分别对 4 个材料进行 SDS-PAGE(图 1(a))和 A-PAGE 蛋白电泳(图 1(b))检测,显示除 *Glu-B1* 位点不同外,在 *Glu-A1*、*Glu-D1*、低分子量谷蛋白亚基和醇溶蛋白位点上 4 个材料皆相同。4 个材料田间农艺性状表现基本一致(表 1)。



1 为(1,7+9,2+12);2 为(1,14+15,2+12);
3 为(1,7+8,2+12);4 为(1,17+18,2+12)。
图 1 4 个 HMW-GS 近等基因系 SDS-PAGE(a)
和 A-PAGE 图谱(b)

Fig. 1 Four HMW-GS near isogenic lines SDS-PAGE (a) and A-PAGE (b) patterns

试验于 2010—2011 年在西北农林科技大学试验田进行,试验地 0~20 cm 耕层土壤有机质、全氮、碱解氮、全磷、速效磷、速效钾含量分别为 1.52%、0.94 g/kg、79.88 mg/kg、0.75 g/kg、12.44 mg/kg、163.62 mg/kg。设 2 个播期处理,正常播期是 10 月 2 日播种,晚播是 10 月 20 日播种。采用田间小区种植方法,3 行区,行长 2.33 m,小区面积 1.6 m²,每行播种 70 粒,随机区组排列,3 次重复。田间管理按常规方法进行,成熟后收获籽粒进行品质测定。

表1 *Glu-B1* 位点等位变异的4个材料在正常播期中主要农艺性状Table 1 Main agronomic traits in four materials with different *Glu-B1* locus under normal sowing date

材料	株高/cm	幼苗苗相	抽穗期/(D/M)	成熟期/(D/M)	穗长/cm	穗叶距/cm	千粒重/g
1,7+9,2+12	83	微匍匐	29/4	3/6	10.2	5.6	41.46
1,14+15,2+12	84	微匍匐	29/4	3/6	10.0	5.7	41.47
1,7+8,2+12	84	微匍匐	29/4	3/6	10.2	5.5	41.46
1,17+18,2+12	84	微匍匐	29/4	3/6	10.2	5.6	41.45

在每个材料的田间盛花期,选择生长整齐一致且仅有穗中部2~3个小穗开花的大约100个麦穗,挂牌标记,将该时期记作0 d。自标记之日起,花后12、16、20、25、30和35 d各采8~15个麦穗,当天剥取中部小穗基部第1、2位籽粒,110℃杀青15 min,80℃烘干至恒重。将籽粒研磨成粉,过100目筛,3次重复等量混合,装在自封塑料袋内,保存于冰箱待测籽粒谷蛋白和GMP含量。

1.2 方法

1.2.1 粒谷蛋白含量的测定

参照何照范等^[15]和黄禹等^[16]方法提取,谷蛋白含量的测定用双缩脲法,每个样品测3次重复,取平均值。

1.2.2 谷蛋白大聚体(GMP)含量的测定

参考Weegels P L等^[17]和何照范等^[15]的方法提取。稍加改动,在0.05 g面粉中加入1 mL 1.5%的SDS溶液,37℃条件下振荡提取30 min,常温10 000 r/min离心10 min,弃上清液,将沉淀转移至10 mL离心管中,加入5 mL双缩脲试剂,60℃水浴震荡5 min,取出静置至室温,4 000 r/min离心10 min,上清液于550 nm比色,空白为不加样品的双缩脲试剂,每个样品测3次重复,取平均值。

1.2.3 面团稳定时间测定

收获的小麦籽粒放置2个月后制粉,根据籽粒硬度调节水分至14%,润麦18~20 h,用德国Brabender公司生产的试验磨磨粉,用Brabender粉质仪,按AACC-54-21方法测定面团稳定时间^[18]。

1.2.4 数据处理

采用SPSS 17.0软件对同一材料在正常播期和晚播中的试验数据进行独立样本T检验显著性分析($P<0.05$);对不同亚基材料在相同播期下的试验数据进行单因素方差(ANOVA)分析、LSD法显著性分析($P<0.05$)。用Microsoft Excel 2010软件对谷蛋白和GMP积累动态制图。

2 结果与分析

2.1 谷蛋白

2.1.1 谷蛋白积累动态

在正常播期和晚播中,*Glu-B1*位点等位变异的4个材料谷蛋白积累动态总趋势一致(图2),从低到高,初期含量低,之后积累逐渐加快,花后30~35 d,是整个灌浆期谷蛋白积累最快的时期,成熟时达到

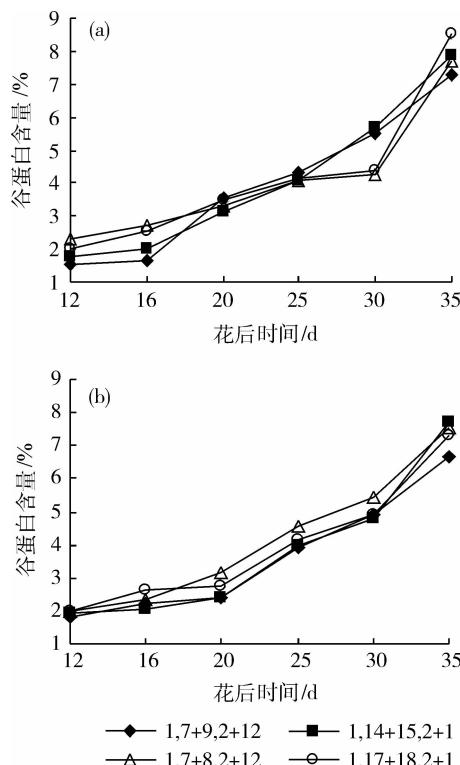


图2 *Glu-B1* 位点等位变异的4个材料花后12~35 d 粒谷蛋白在正常播期(a)和晚播(b)中的积累动态

Fig. 2 Accumulation dynamics of glutenin content of kernel in four materials with different *Glu-B1* locus from 12 to 35 days after anthesis under normal (a) and late (b) sowing dates

积累高峰。尽管总体积累趋势一致,但不同亚基材料谷蛋白积累存在差异。

在正常播期(图2(a))中,花后25~30 d,14+15和7+9的材料谷蛋白积累较快,17+18和7+8的材料积累较慢;花后30~35 d,含亚基17+18的材料积累最快,含7+8的材料次之,含7+9的材料最慢。在晚播(图2(b))中,花后20~30 d,含7+8的材料较其他亚基的积累量大;花后30~35 d,含14+15的材料谷蛋白较其他亚基积累快,含7+9的材料积累最慢。这表明不同亚基材料谷蛋白各时期积累速率不同,优质亚基在灌浆后期积累较快,不同亚基材料积累速率受晚播的影响而发生变化。

2.1.2 晚播对成熟籽粒谷蛋白含量的影响

通过对*Glu-B1*位点等位变异的4个材料成熟籽粒谷蛋白含量在2个播期中做显著性差异得出(表2),晚播对谷蛋白含量有较大影响。其中,17+18和7+9的材料谷蛋白含量晚播显著低于正常播期,分别比正常播期减少14.12%和9.04%;14+15和7+8的材料在晚播和正常播期中差异不显著,分别减少2.41%和1.83%。表明晚播对*Glu-B1*位点等位变异的4个材料谷蛋白含量影响程度不同,含17+18亚基的材料影响最大,7+9的材料次之,14+15和7+8影响较小。

表2 晚播对*Glu-B1*位点等位变异的4个材料成熟籽粒谷蛋白的影响

Table 2 Effects of late sowing on glutenin content of kernel in four materials with different *Glu-B1* locus

材料	谷蛋白/%		比正常 播期增减/%
	正常播期	晚播	
1,7+9,2+12	7.30 cA	6.64 cB	-9.04
1,14+15,2+12	7.90 bA	7.71 aA	-2.41
1,7+8,2+12	7.67 bA	7.53 aA	-1.83
1,17+18,2+12	8.50 aA	7.30 aB	-14.12

注:同行标以不同大写字母的数值间差异达P<0.05显著

水平。同列标以不同小写字母的数值间差异达P<0.05显著水平。下表同。

对*Glu-B1*位点等位变异的4个材料成熟籽粒谷蛋白含量在相同播期中做显著性差异比较得出,在正常播期下*Glu-B1*位点各亚基对谷蛋白含量效应大小为17+18>14+15≥7+8>7+9;在晚播下效应大小为14+15≥7+8≥17+18>7+9。

2.2 谷蛋白大聚体

2.2.1 谷蛋白大聚体(GMP)积累动态

在相同播期中,*Glu-B1*位点等位变异的4个材料GMP积累动态总趋势一致(图3),花后12 d左右GMP已大量积累,随着灌浆进程的推进积累量快速下降,灌浆中期降到最低点,之后上升。在正常播期中,上升直到成熟;在晚播中,灌浆后期又有下降的趋势。尽管总体积累趋势一致,但不同亚基材料GMP积累存在差异。

在正常播期(图3(a))中,含17+18亚基的材料GMP含量在20 d左右到最低点,之后上升,上升时的积累量较其他亚基大。其他材料下降到25 d左右到最低点,上升时含亚基14+15的材料较7+8和7+9的材料合成速率快。

在晚播(图3(b))中,17+18、7+8和7+9的材料GMP含量都是降到20 d就停止下降,含14+15的材料到25 d停止下降。含17+18的材料,在20~

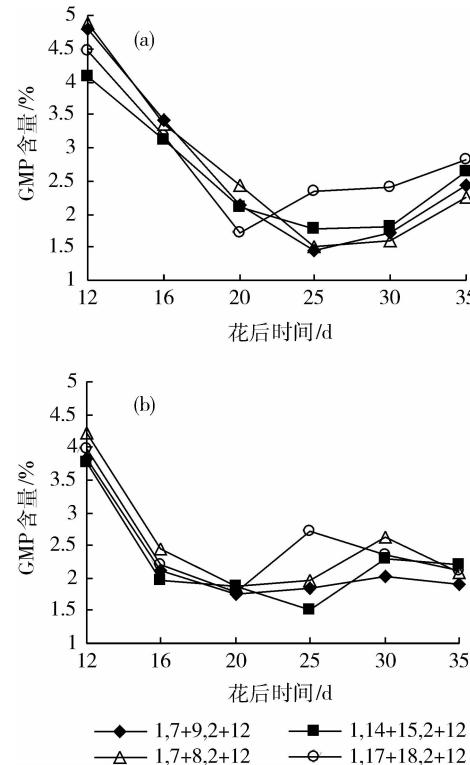


图3 *Glu-B1*位点等位变异的4个材料花后12~35 d籽粒GMP在正常播期(a)和晚播(b)中的积累动态

Fig. 3 Accumulation dynamics of GMP content of kernel in four materials with different *Glu-B1* locus from 12 to 35 days after anthesis under normal (a) and late (b) sowing dates

25 d 快速上升,之后下降;7+8 和 14+15 的材料 25~30 d 积累较快,含 7+9 的材料 20~30 d 积累最慢。在 30~35 d,不同亚基材料都有下降的趋势。

2.2.2 晚播对成熟籽粒 GMP 含量的影响

通过对 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料成熟籽粒 GMP 含量在 2 个播期中做显著性差异得出(表 3),晚播的 GMP 含量显著低于正常播期。其中,含亚基 17+18 的材料较正常播期减少 25.44%;含 7+9 的材料减少 21.07%;含 14+15 的材料减少 17.05%;含 7+8 的材料减少 7.59%。表明晚播对 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料 GMP 含量有较大的影响,17+18 受其影响最大,7+9 次之,7+8 影响最小。

表 3 晚播对 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料成熟籽粒 GMP 含量的影响

Table 3 Effects of late sowing on GMP content of kernel in four materials with different *Glu-B1* locus

材料	处理			比正常 播期增减/%
	正常播期	晚播		
1,7+9,2+12	2.42 cA	1.91 bB		-21.07
1,14+15,2+12	2.64 bA	2.19 aB		-17.05
1,7+8,2+12	2.24 dA	2.07 aB		-7.59
1,17+18,2+12	2.83 aA	2.11 aB		-25.44

对 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料成熟籽粒 GMP 含量在相同播期中做显著性差异比较得出,在正常播期下 *Glu-B1* 位点各亚基对 GMP 含量效应大小为 17+18>14+15>7+9>7+8;在晚播下效应大小为 14+15≥17+18≥7+8>7+9。

2.3 晚播对面团稳定时间的影响

通过对 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料面团稳定时间在 2 个播期中做显著性差异比较得出(表 4),晚播条件下各材料的面团稳定时间显著低于正常播期。其中,含 17+18 的材料较正常播期减少 27.27%;含 7+9 的材料减少 21.57%;含 14+15 的材料减少 18.60%;含 7+8 的材料减少 12.31%。表明晚播对 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料面团稳定时间有较大的影响,17+18 受其影响最大,7+9 次之,7+8 影响最小。

对 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料面团稳定时间在相同播期中做显著性差异比较得出,在正常播期下 *Glu-B1* 位点各亚基对面团稳定时间的效应

大小为 7+8>17+18>7+9>14+15;在晚播下效应大小为 7+8>17+18=7+9>14+15。

表 4 晚播对 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料面团稳定时间的影响

Table 4 Effects of late sowing on stable time of dough in four materials with different *Glu-B1* locus

材料	稳定时间/min		比正常 播期增减/%
	正常播期	晚播	
1,7+9,2+12	2.55 cA	2.00 bB	-21.57
1,14+15,2+12	2.15 dA	1.75 cB	-18.60
1,7+8,2+12	3.25 aA	2.85 aB	-12.31
1,17+18,2+12	2.75 bA	2.00 bB	-27.27

3 讨论

3.1 播期对小麦 *Glu-B1* 位点近等基因系的影响

黄淮地区一般采取冬小麦-夏玉米轮作的种植模式,生产上一般种植小麦的时间为 10 月上旬,但由于近年来生产上推广的多数玉米品种为中晚熟品种,往往在秋收前受连阴雨低温寡照的影响,导致玉米收获较晚,小麦播期推迟的情况时有发生。本研究选用 10 月 2 日和 20 日这 2 个播期是基于生产实际方面的考虑,来研究晚播对小麦品质的影响,研究结果对指导优质小麦的高效、保优生产具有重要的意义。

籽粒发育可分为 3 个阶段,即籽粒形成阶段、灌浆阶段和成熟阶段。花后 12 d 取样是因为此时是一个转折点,小麦由籽粒形成阶段转为灌浆阶段^[8]。

播期影响到小麦的产量和品质。王东等^[19]认为调节播期可改变小麦的生育进程、群体结构和灌浆阶段,使其处于较优的温度条件并由此而影响到小麦的产量和品质。本试验在田间观察发现晚播改变了群体结构,但没有改变其灌浆进程,可能是因为所用材料不同引起的。范金萍等^[13]认为不同品系对播期引起的环境变化适应性不同,其受影响的程度也不同,随着播期的推迟,其稳定时间延长。本试验发现 *Glu-B1* 位点等位变异的 4 个材料成熟籽粒谷蛋白和 GMP 含量受晚播影响的程度不同,17+18 影响最大,7+9 次之,7+8 影响最小,进而导致在不同播期下不同 HMW-GS 对品质指标影响不同,通过对面团稳定时间的测定也得到了同样的结论。学者们在研究不同 HMW-GS 对品质的贡献

中,结论存在一定分歧^[20-21],除了材料不同外,播期的不同也可能是引起差异的原因。本试验结果不同亚基近等基因系材料在2个播期处理下,晚播的GMP含量和面团的稳定时间皆比正常播期低,与范金萍的结论不同,原因可能是材料及生态条件的不同引起的,范金萍研究材料多为弱筋饼干小麦品种、种植于江苏扬州,本试验研究材料为中筋类型、种植于陕西杨凌。由此,说明播期改变能影响到品质的变化,所以针对不同亚基组成的优质小麦品种选择合适的播期,对优质小麦生产具有现实的指导意义。

3.2 Glu-B1位点等位变异对品质性状的影响

Glu-A1、*Glu-B1*和*Glu-D1*是编码高分子量谷蛋白亚基的3个位点,任何1个位点HMW-GS的等位变异都会影响到谷蛋白和GMP积累的变化,进而导致成熟籽粒谷蛋白及GMP含量的不同。本研究所用近等基因系材料仅在*Glu-B1*位点有差异,其他位点遗传背景是相同的,所以,本研究中谷蛋白及GMP积累动态的差异主要是由*Glu-B1*位点HMW-GS的等位变异所引起的。学者们普遍认为*Glu-B1*位点,17+18和14+15为优质亚基,对品质的贡献较大^[20-22]。本研究发现,不同亚基材料谷蛋白、GMP含量和稳定时间的表现不同,如14+15在成熟籽粒GMP含量并不是最低,但稳定时间最低,可能是不同亚基对不同品质指标的贡献不同,有待进一步研究。本研究中4个材料的面团稳定时间都较低,这可能与轮回亲本西农1330(1,7+9,2+12)品质较差有关。西农1330农艺性状好、产量潜力高,缺点就是品质较差,笔者希望通过回交结合SDS-PAGE检测导入优质HMW亚基改良其品质,事实上从近等基因系品质分析结果看,导入优质亚基的材料,其品质有一定的改良,但都达不到优质强筋的标准,这表明虽然小麦HMW-GS对品质有较大影响,但遗传背景也非常重要的,通过选择品质遗传背景较好的材料组配杂交组合,选育出优质强筋小麦品种的可能性较大。

3.3 谷蛋白及GMP积累动态研究

在谷蛋白积累动态上,严美玲等^[10]和黄禹等^[16]认为谷蛋白积累量随着灌浆过程逐渐升高,优质HMW-GS组合谷蛋白积累较多,本试验得出同样的结论。在GMP积累动态上,邓志英等^[8]以12个含不同HMW-GS的小麦品种为材料,发现在花后28 d之前,GMP在较低水平上维持着相对恒定的积累速率,花后28 d之后开始快速积累。高文川

等^[23]以3个强筋和4个弱筋小麦品种为材料,发现强筋小麦在灌浆中后期GMP含量一直呈缓慢增加趋势,而弱筋品种则呈降低趋势。倪英丽等^[11]用强筋小麦山农12为材料研究得出,花后7~14 d GMP含量上升,花后14 d达到最高峰,之后开始下降,28 d左右后再上升,本研究在正常播期中也得到相似的规律,但在晚播中,本试验发现GMP在灌浆后期又有下降的趋势。学者们得出的结论不一致,原因可能是材料及生态条件的不同引起的。Naeem等^[24]认为含优质亚基的品种GMP形成的早、合成速率比较快。本研究发现在灌浆中期从GMP积累动态下降停止转为上升时,不同亚基材料出现最低点的早晚不同,优质亚基17+18出现的最低点早,上升时的积累量较其它亚基大。可见,不同亚基材料谷蛋白及GMP积累动态是不同的,这种差异可能是导致不同HMW-GS品质形成及其品质稳定性关键。

参 考 文 献

- [1] Shewry P R, Hedgcoth B J, Tatham A S. The high molecular weight subunits of wheat, barley and rye: genetic molecular biology, chemistry and role in wheat gluten structure and functionality[J]. Plant Molecular Biology, 1989, 6: 163-219.
- [2] 孙辉, 姚大年, 李保云, 等. 普通小麦谷蛋白大聚体的含量与烘烤品质的相关关系[J]. 中国粮油学报, 1998, 13(6): 13-16.
- [3] Gupta R B, Khan K, MacRitchie F. Biochemical basis of flour properties in bread wheat: Effect of variation in the quantity and size distribution of polymeric protein[J]. Journal of Cereal Science, 1993, 18: 23-41.
- [4] Sugiyama T, Rafalski A, Peterson D, et al. A wheat HMW glutelin subunit gene reveals a highly repeated structure[J]. Nucl Acids Res, 1985, 13: 8729-8737.
- [5] Payne P I. Relationship between HMW glutelin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 1987, 40: 51-65.
- [6] 李硕碧, 高翔. 小麦高分子量谷蛋白亚基与加工品质[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [7] 张平平, 肖永贵, 刘建军, 等. SDS不溶性谷蛋白大聚体含量与面团参数的关系[J]. 作物学报, 2008, 34(6): 1074-1079.
- [8] 邓志英, 田纪春, 刘现鹏. 不同高分子量谷蛋白亚基组合的小麦籽粒蛋白组分及其谷蛋白大聚体的积累规律[J]. 作物学报, 2004, 30(5): 481-486.
- [9] Jiang D, Yue H, Wollenweber B, et al. Effects of post-anthesis drought and waterlogging on accumulation of high molecular weight glutelin subunits and glutelin macropolymer size

- distribution in wheat grain[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2009, 5; 89-97
- [10] 严美玲, 蔡瑞国, 贾秀领, 等. 不同灌溉处理对小麦蛋白组分和面团流变学特性的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(2): 337-340
- [11] 倪英丽, 王振林, 李文阳, 等. 磷肥对小麦籽粒 HMW-GS 积累及 GMP 粒度分布的影响[J]. 作物学报, 2010, 36(6): 1055-1060
- [12] 李豪圣, 宋健民, 刘爱峰, 等. 播期和种植密度对超高产小麦“济麦 22”产量及其构成因素的影响[J]. 中国农学通报, 2011, 27(5): 243-248
- [13] 范金萍, 张伯桥, 吕国锋, 等. 播期对小麦主要品质性状及面团粉质参数的影响[J]. 江苏农业科学, 2003, 2; 10-12
- [14] 张宏. 小麦低分子量麦谷蛋白亚基的聚丙烯凝胶电泳方法: 中国, 200610042829.3[P]. 2006-12-13
- [15] 何照范. 粮油籽粒品质及其分析技术[M]. 北京: 农业出版社, 1985
- [16] 黄禹, 晏本菊, 任正隆. 不同品种小麦籽粒蛋白质组分及谷蛋白大聚合体的积累规律[J]. 西南农业学报, 2007, 20(4): 591-595
- [17] Weegels P L, Van de Pijpekamp A M, Graveland A, et al. Depolymerisation and re-polymerisation of wheat glutenin during dough processing: I. Relationships between glutenin macropolymer content and quality parameters[J]. Journal of Cereal Science, 1996, 23: 103-114
- [18] AACC. Approved Methods of the AACC, 10th edn [M]. St Paul, MN: American Association of Cereal Chemists, 2000
- [19] 王东, 于振文, 贾效成. 播期对优质强筋冬小麦籽粒产量和品质的影响[J]. 山东农业科学, 2004, 2; 25-26
- [20] 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: 829-834
- [21] 程爱华, 王乐凯, 赵乃新, 等. 高分子量麦谷蛋白亚基评分系统的改进及应用[J]. 麦类作物学报, 2002, 22(1): 19-22
- [22] Branlard G, Dardcvet M, Saccomano R, et al. Genetics diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality [J]. Euphytica, 2001, l19: 59-67
- [23] 高文川, 马猛, 王爱娜, 等. 不同品质类型小麦籽粒麦谷蛋白亚基及谷蛋白聚合体形成和累积动态[J]. 作物学报, 2010, 36(10): 1769-1776
- [24] Naeem H A, Macritchie F. Polymerization of glutenin during grain development in near-isogenic wheat lines differing at *Glu-D1* and *Glu-B1* in greenhouse and field[J]. Journal of Cereal Science, 2005, 41: 7-12

责任编辑: 袁文业