

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.01606

Glu-1 位点等位变异及表达量对麦谷蛋白聚合体粒度分布的影响

张平平¹ 马鸿翔¹ 姚金保¹ 何中虎^{2,3,*}

¹ 江苏省农业科学院农业生物技术研究所, 江苏南京 210014; ² 中国农业科学院作物科学研究所 / 国家小麦改良中心 / 国家农作物基因资源与基因改良重大科学工程, 北京 100081; ³ 国际玉米小麦改良中心中国办事处, 北京 100081

摘要: 选用我国春播麦区 23 份(试验 I)和北部冬麦区 21 份(试验 II)品种(系), 研究了 *Glu-1* 位点等位变异及其亚基表达量对谷蛋白聚合体粒度分布的影响。结果表明, *Glu-1* 位点等位变异及其亚基表达量显著影响谷蛋白聚合体的粒度分布, 且影响程度受蛋白质含量, 尤其是高分子量谷蛋白总量水平的影响。在高分子量谷蛋白总量较低时(试验 I), *Glu-B1* 和 *Glu-D1* 位点对不溶性谷蛋白大聚体含量(UPP)及其占聚合体蛋白总量的百分比(%UPP)的加性效应都达 1% 显著水平; *Glu-B1* 和 *Glu-D1* 位点单个亚基对两者的贡献分别为 $7^{OE+8^*} > 7+9 > 17+18 > 7+8$ 和 $5+10 > 2+12$, 具有 $5+10$ 亚基组合的 %UPP 显著高于具有 $2+12$ 的亚基组合。高分子量谷蛋白的亚基表达量与 UPP 含量呈高度正相关, 相关系数为 0.79~0.93 ($P < 0.01$)。而在高分子量谷蛋白总量较高时(试验 II), 仅 *Glu-D1* 位点对 %UPP 的加性效应达 5% 显著水平, $5+10$ 亚基对 %UPP 的贡献显著高于 $2+12$ 和 $4+12$; 亚基组合间的聚合体粒度分布无显著差异。高分子量谷蛋白的亚基表达量与 UPP 含量的相关系数为 0.42~0.86 ($P < 0.05$ 或 0.01)。结合高分子量谷蛋白表达量和优质亚基进行选择, 能有效提高不溶性谷蛋白大聚体的含量和相对比例, 有利于面筋强度和加工品质的进一步提高。

关键词: 普通小麦; *Glu-1* 位点; 谷蛋白聚合体; 粒度分布

Effect of Allelic Variation and Expression Quantity at *Glu-1* Loci on Size Distribution of Glutenin Polymer in Common Wheat

ZHANG Ping-Ping¹, MA Hong-Xiang¹, YAO Jin-Bao¹, and HE Zhong-Hu^{2,3,*}

¹ Institute of Agricultural Biotechnology, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; ² Institute of Crop Sciences / National Wheat Improvement Centre / National Key Facility for Crop Gene Resources and Genetic Improvement, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ³ CIMMYT China Office, Beijing 100081, China

Abstract: The size distribution of glutenin polymers is a key factor in determining gluten strength and end-use quality, while the relationship with the quality and quantity of subunits at *Glu-1* loci has been not studied in detailed. Twenty-three spring genotypes (Trial I) and twenty-one winter genotypes (Trial II) were used to study the effect of allelic variation and expression quantity at the *Glu-1* loci on the size distribution of glutenin polymers. The results showed that the size distribution of glutenin polymers was significantly affected by allelic variation and subunits in expression quantity at the *Glu-1* loci based on flour protein content, especially on total expressions of high-molecular-weight glutenin subunits (HMW-GS). In Trial I, low expression of HMW-GS was presented, significantly additive effects were observed at *Glu-B1* and *Glu-D1* loci ($P < 0.01$) for SDS-unextractable polymeric protein (UPP) and percent SDS-unextractable polymeric protein in total polymeric protein (%UPP). The contribution of individual glutenin subunit could be ranked as $7^{OE+8^*} > 7+9 > 17+18 > 7+8$ and $5+10 > 2+12$ at *Glu-B1* and *Glu-D1* loci, respectively. Higher %UPP was observed in those allelic compositions with subunit $5+10$ than with $2+12$. The expression of HMW-GS was highly positively correlated with UPP ($r = 0.79-0.93$). While in Trial II, high expression of HMW-GS was presented, significantly additive effects were only observed at *Glu-D1* loci ($P < 0.05$) for %UPP. The contribution of individual glutenin subunit ranked as $5+10 > 2+12$ and $4+12$ at *Glu-D1* loci for %UPP, and no significant difference was observed among allelic compositions for the size distribution of polymers. The expression of HMW-GS was positively correlated with UPP ($r = 0.42-0.86$, $P < 0.05$ or 0.01). In conclusion, gluten strength and end-use quality can be improved by selection of high quality subunits in combination with high expression in breeding program.

Keywords: Common wheat; *Glu-1* loci; Glutenin polymeric protein; Size distribution

本研究由引进国际先进农业科学技术(948 计划)项目(2006-G2)和江苏省博士后科研资助计划项目(0702011C)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 何中虎, E-mail: zhhe@public3.bta.net.cn; Tel: 010-82108547

第一作者联系方式: E-mail: pp_zh@126.com; Tel: 025-84390298

Received(收稿日期): 2009-01-20; Accepted(接受日期): 2009-03-15.

小麦籽粒蛋白质含量约为 8%~20%，主要包括谷蛋白和醇溶蛋白，是面团弹性和延伸性的物质基础。高分子量麦谷蛋白(high molecular weight glutenin subunit, HMW-GS)占贮藏蛋白的 10%，由 *Glu-A1*、*Glu-B1* 和 *Glu-D1* 3 个基因位点编码，每位点编码 x 型和 y 型两个亚基，位点及单个亚基的组成和表达量显著影响加工品质^[1-3]，国内外学者以不同的研究材料和品质指标建立了 HMW-GS 评分系统^[3-7]。*Glu-A1* 位点 1 和 2*亚基，*Glu-B1* 位点 7+8 和 17+18 亚基，以及 *Glu-D1* 位点 5+10 亚基分布频率较低是我国小麦品质较差的主要原因^[7-8]，因此提高蛋白质含量和改进 HMW-GS 组成一直是我国小麦加工品质改良的重要途径。目前推广的优质强筋小麦基本都携带优质亚基，然而真正适合烘焙优质面包的强筋小麦并不多，贮藏蛋白组分的含量及比例不合理是主要原因，改进贮藏蛋白亚基的质量组成是进一步提高我国小麦加工品质的有效途径^[9]。

麦谷蛋白组分的含量与面筋强度和面包体积呈显著正相关，*Glu-B1x* 和 *Glu-D1x* 型亚基相对含量较高，对面筋强度的贡献最大^[1]。麦谷蛋白通过二硫键可形成大小各异的聚合体(glutenin polymer, GP)，是面筋网络的结构单位和功能单元^[10]，在 SDS 缓冲液中可分为可溶性和不溶性谷蛋白聚合体两类。可溶性谷蛋白聚合体粒度小(SDS-extractable polymeric protein, EPP)主要决定面团的延伸性，不溶性谷蛋白聚合体粒度大(或谷蛋白大聚体，SDS-Unextractable polymeric protein, UPP)决定面筋的弹性和强度^[11]。不溶性谷蛋白聚合体的相对含量(%UPP，即 UPP 占谷蛋白聚合体总量的百分比)比绝对含量更重要，与加工品质直接相关^[12]。

Glu-1 位点对品质的影响以加性效应为主，以 *Glu-D1* 位点的作用最大^[3,13]。*Glu-1* 位点及单个亚基对加工品质的影响依赖于其对谷蛋白聚合体含量及粒度分布的影响^[14-16]。刘丽等^[14]报道 *Glu-1* 3 个位点显著影响聚合体蛋白总量，但未考虑对不溶性大聚体及粒度分布的影响。赵会贤等^[15]和唐建卫等^[16]也证明，*Glu-1* 位点及亚基都对不溶性谷蛋白聚合体含量及粒度分布具有显著影响，但未考虑蛋白质及高分子量谷蛋白含量水平的影响。本研究利用蛋白质及高分子量谷蛋白含量水平不同的两套代表性品种(系)，研究 *Glu-1* 位点及亚基表达量对谷蛋白聚合体含量及粒度分布的影响，旨在为通过遗传改良优化品种的贮藏蛋白质量组成，提高加工品质提供理论

依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及其田间种植

试验 I 采用 23 份春小麦品种或高代品系，其中 11 份墨西哥(CIMMYT)和 4 份澳大利亚品种为我国春麦育种中正在利用的重要亲本，8 份为我国春麦区的代表性品种。2003 年度种植于宁夏永宁、内蒙古巴彦淖尔盟和甘肃武威，2004 年种植于宁夏永宁。采用随机区组设计，2 次重复，收获后 2 次重复等量混匀。

试验 II 采用 21 份冬小麦品种，其中 19 份为北部冬麦区的优质品种或重要亲本，2 份为澳大利亚优质面包麦品种。2002—2004 两年度分别种植于河北石家庄、河南安阳和郑州以及山东济南。采用随机区组，2 次重复。

试验 I 和试验 II 的田间管理按当地品种比较试验。

1.2 品质测试

参照 AACC 26-21A^[17]用 Buhler 实验磨制粉，出粉率约为 70%。面粉蛋白质含量(14%湿基)用近红外(NIT)分析仪(Foss, Höganäs, Sweden)测定。

1.3 高分子量麦谷蛋白及谷蛋白聚合体的分离和量化

参考 Liu 等^[18]和 Singh 等^[19]的 SDS-PAGE 法分离高分子量麦谷蛋白亚基(HMW-GS)，并参考 Payne 和 Lawrence^[20]的方法命名 HMW-GS。

采用反相高效液相色谱法(reversed-phase high-performance liquid chromatography, RP-HPLC)分离及量化单个 HMW-GS^[21]。

参考 Larroque 等^[22]的凝胶色谱法(size-exclusion high-performance liquid chromatography, SE-HPLC)测定 SDS-可溶性谷蛋白聚合体和 SDS-不溶性谷蛋白聚合体的含量，同时计算 UPP 占谷蛋白聚合体总量的百分比， $\%UPP = UPP / (EPP + UPP) \times 100$ 。

1.4 统计分析

用 Statistical Analysis System (SAS Institute, 1997)统计分析软件对供试品种的蛋白质含量、高分子量谷蛋白亚基含量以及谷蛋白聚合体相关参数进行基本统计量和相关性分析，以 *Glu-A1*、*Glu-B1* 和 *Glu-D1* 位点为变异因素进行方差分析(PROC GLM)，因素间采用 Duncan 多重比较，并对 UPP 含量和 %UPP 的影响因素进行多重回归分析(PROC REG)。

2 结果与分析

2.1 *Glu-1* 位点对谷蛋白聚合体粒度分布的影响

由表1可以看出, 试验 I 的 *Glu-1* 位点对蛋白质含量和 EPP 的加性效应不显著。*Glu-D1* 位点对 UPP 含量和 %UPP 的加性效应最大, 达 1% 显著水平, 贡献率分别为 48.7% 和 54.3%。*Glu-B1* 位点对两者的加性效应也达 1% 显著水平, 贡献率分别为 39.4% 和 40.1%, 而 *Glu-A1* 对两者的影响都不显著。试验 II 中仅 *Glu-D1* 位点对 %UPP 的加性效应达 5% 显著水平, 贡献率为 66.2%。分析结果表明, 试验 I 的蛋白质平均含量为 10.6%, 变幅为 9.5%~12.5%; HMW-GS 总量平均为 4.5 AU, 变幅为 2.9~8.4 AU。试验 II 的蛋白质平均含量为 12.3%, 变幅为 11.1%~13.4%; HMW-GS 总量平均为 12.4 AU, 变幅为 7.3~17.5 AU。试验 II 的 HMW-GS 总量是试验 I 的 2.7 倍。

2.2 单个亚基对谷蛋白聚合体粒度分布的影响

在试验 I 中, *Glu-A1* 位点 1 和 2* 亚基间各参数均未达显著水平。*Glu-B1* 位点 7^{OE}+8* 亚基的 UPP 含量和 %UPP 显著高于 17+18、7+8 和 7+9 亚基。*Glu-D1* 位点 5+10 亚基的 UPP 含量和 %UPP 显著高于 2+12 亚基。在试验 II 中, *Glu-A1* 位点 1 和 0 亚基间各参数也均未达显著水平。*Glu-B1* 位点的 EPP 含量为 14+15 > 17+18 > 7+8 > 13+16, 但差异不显著; UPP 含量和 %UPP 为 13+16 > 7+8 > 17+18 > 14+15, 差异也未达显著水平。*Glu-D1* 位点的 UPP 含量差异不显著, 5+10 的 %UPP 显著显著高于 2+12 和 4+12 亚基(表 2)。总之, *Glu-1* 位点对 EPP 与 UPP 的影响相反, 优

质亚基可提高谷蛋白的聚合度。

2.3 亚基组合对谷蛋白聚合体粒度分布的影响

在试验 I 中, 2*, 7+9, 5+10 亚基组合的蛋白质含量显著高于其他类型; 1, 7+9, 5+10、2*, 7+9, 5+10 和 1, 17+18, 5+10 亚基组合的 %UPP 显著高于 2*, 7+8, 2+12 组合; EPP 和 UPP 含量在亚基组合间差异不显著。在试验 II 中, 各参数在所有亚基组合类型间的差异都未达显著水平, 但含有 5+10 亚基的组合类型具有较高的 UPP 含量和 %UPP, 且具有较低的 EPP 含量(表 3)。

2.4 *Glu-1* 位点表达量对谷蛋白聚合体粒度分布的影响

在试验 I 中, 除 Bx 外, *Glu-1* 及两类型亚基与蛋白质含量呈显著正相关, 与 EPP 含量呈不显著的负向相关; 而在试验 II 中, *Glu-1* 及两类型亚基的含量与蛋白质含量无显著相关性, Bx、*Glu-D1*、Dx、Dy 以及 x 型亚基总量与 EPP 含量呈显著负相关(表 4)。

Glu-1 及两类型亚基含量与 UPP 含量呈显著或极显著正相关(除试验 II 中的 Dx), 且在试验 I 中的相关性更高, 如 *Glu-D1* 含量与 UPP 含量的相关系数在试验 I 和试验 II 中分别为 0.93 和 0.51。*Glu-1* 及两类型亚基含量与 %UPP 呈极显著正相关, 且在试验 I 和试验 II 中的相关程度高低不一致, 如 *Glu-B1* 含量与 %UPP 的相关系数在试验 I 和试验 II 中分别为 0.73 和 0.80, *Glu-D1* 含量与 %UPP 的相关系数则分别为 0.82 和 0.67。x 型与 y 型亚基含量之比与各参数相关性未达显著水平。

表 1 *Glu-1* 位点对蛋白质含量及聚合体粒度影响的方差分析
Table 1 ANOVA of *Glu-1* loci in flour protein content and the size distribution of polymeric proteins

位点 Locus	df	FPC		EPP		UPP		%UPP	
		MS	%	MS	%	MS	%	MS	%
试验 I Trial I									
<i>Glu-A1</i>	1	1.20	42.6	16.1	13.4	35.2	6.60	1.84	0.89
<i>Glu-B1</i>	3	0.33	11.7	39.4	32.8	210.2**	39.4	82.5**	40.1
<i>Glu-D1</i>	1	0.49	17.4	18.5	15.4	259.4**	48.7	111.9**	54.3
试验 II Trial II									
<i>Glu-A1</i>	1	0.62	41.6	38.6	21.0	8.8	3.5	1.4	1.4
<i>Glu-B1</i>	3	0.12	8.1	13.4	7.3	54.5	21.6	18.0	17.6
<i>Glu-D1</i>	2	0.18	12.1	103.0	55.9	116.5	46.1	67.9*	66.2

FPC: 蛋白质含量; EPP: SDS-可溶性谷蛋白聚合体; UPP: SDS-不溶性谷蛋白聚合体; %UPP: UPP 占谷蛋白聚合体总量的百分比。谷蛋白组分含量换算为 10^6 AU mg^{-1} 面粉, 单位表示为 AU。

FPC: protein content; EPP: quantity of extractable glutenin polymeric protein; UPP: quantity of unextractable glutenin polymeric protein; %UPP: UPP/(EPP + UPP)×100. Quantity of glutenin fractions was showed as 10^6 absorbance units of HPLC for 1 mg of flour, abbreviated with AU. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

表 2 单个亚基对蛋白质含量及谷蛋白聚合体粒度分布的影响

Table 2 Effect of individual glutenin subunit on flour protein content and the size distribution of polymeric proteins

位点 Locus	亚基 Subunit	样本数 No. of samples	FPC (%)	EPP (AU)	UPP (AU)	%UPP (%)
试验 I Trial I						
<i>Glu-A1</i>	1	12	10.9 a	55.2 a	50.9 a	47.8 a
	2*	11	10.3 a	53.5 a	48.0 a	46.9 a
<i>Glu-B1</i>	7 ^{OE} +8*	2	11.2 a	49.3 a	64.2 a	56.4 a
	17+18	8	10.6 a	54.9 a	47.0 b	46.1 bc
	7+8	4	10.4 a	59.2 a	44.7 b	42.8 c
	7+9	9	10.6 a	53.0 a	50.5 b	48.5 b
<i>Glu-D1</i>	5+10	15	10.8 a	53.5 a	52.2 a	49.3 a
	2+12	8	10.3 a	56.2 a	44.5 b	43.9 b
试验 II Trial II						
<i>Glu-A1</i>	1	20	12.3 a	63.2 a	59.3 a	48.3 a
	0	1	11.5 a	61.1 a	51.8 a	46.0 a
<i>Glu-B1</i>	14+15	3	12.6 a	68.0 a	55.6 a	44.6 a
	17+18	2	12.0 a	63.8 a	57.5 a	47.4 a
	7+8	14	12.3 a	62.4 a	59.0 a	48.6 a
	13+16	2	12.3 a	60.1 a	65.3 a	51.9 a
<i>Glu-D1</i>	5+10	12	12.3 a	60.3 a	61.8 a	50.5 a
	2+12	8	12.4 a	67.1 a	54.9 a	44.8 b
	4+12	1	11.9 a	63.7 a	57.6 a	47.5 ab

每列中标以不同字母的值差异显著水平为 0.05。缩写同表 1。

Values followed by different letters within a column are significantly different at $P < 0.05$. Abbreviations as in Table 1.

表 3 亚基组合对蛋白质含量及对聚合体粒度分布的影响

Table 3 Effect of combined glutenin subunits on flour protein content and the size distribution of polymeric proteins

亚基 Subunits	样本数 No. of samples	FPC (%)	EPP (AU)	UPP (AU)	%UPP (%)
试验 I Trial I					
1, 7+9, 5+10	3	10.7 b	49.5 a	52.0 a	50.9 a
2*, 7+9, 5+10	4	11.3 a	53.7 a	55.0 a	50.6 a
1, 17+18, 5+10	5	10.7 b	53.3 a	48.5 ab	47.4 a
2*, 7+8, 2+12	2	9.6 b	54.0 a	40.1 ab	42.4 b
试验 II Trial II					
1, 7+8, 5+10	9	12.3 a	60.0 a	61.5 a	50.6 a
1, 14+15, 2+12	3	12.6 a	68.0 a	55.6 a	44.6 a
1,7+8, 2+12	4	12.4 a	68.0 a	55.1 a	44.7 a
1, 17+18, 5+10	2	11.8 a	61.9 a	56.4 a	47.6 a

每列中标以不同字母的值差异显著水平为 0.05。缩写同表 1。

Values followed by different letters within a column are significantly different at $P < 0.05$. Abbreviations as in Table 1.

多重回归分析表明, 试验 I 的 *Glu-D1* 含量可解释 UPP 含量变异的 87.3% ($y = 13.9 + 20.8x$); *Dy* 含量可解释 %UPP 变异的 70.5%。试验 II 的 *Glu-B1* 含量可解释 UPP 含量变异的 76.8% ($y = 30.8 + 5.5x$), 与蛋白质含量共同可解释 UPP 含量变异的 83.3% ($y = -14.3 + 4.7x_1 + 4.0x_2$, x_1 和 x_2 分别为 *Glu-B1* 含量和蛋

白质含量); *Glu-D1* 含量可解释 %UPP 变异的 74.9% ($y = 30.6 + 3.4x$)。总之, *Glu-1* 及两类型亚基表达量的提高可显著增加不溶性谷蛋白大聚体的含量, 利于面筋强度的提高, 但各位点及亚基类型在试验 I 和试验 II 中重要性不同, 即在 HMW-GS 总量较低时, 亚基的等位变异或结构特点较重要, 反之则亚基的

表 4 *Glu-1* 位点表达量与谷蛋白聚合体粒度分布参数的相关系数Table 4 Correlation coefficients between *Glu-1* loci in quantity and the parameters in the size distribution of polymeric proteins

参数 Parameter	FPC	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>			<i>Glu-D1</i>			类型 Subunit type		
		Ax	总量 Total	Bx	By	总量 Total	Dx	Dy	x	y	x/y
试验 I Trial I											
FPC	null	0.45*	0.45*	0.41	0.57**	0.55**	0.60**	0.38	0.48*	0.51*	0.24
EPP	0.64**	-0.18	-0.17	-0.18	-0.13	-0.15	-0.10	-0.26	-0.17	-0.20	0.05
UPP	0.58**	0.89**	0.83**	0.79**	0.90**	0.93**	0.92**	0.87**	0.88**	0.93**	0.31
%UPP	0.10	0.79**	0.73**	0.70**	0.77**	0.82**	0.78**	0.84**	0.77**	0.84**	0.18
试验 II Trial II											
FPC	null	0.34	0.36	0.29	0.39	0.05	0.01	0.21	0.38	0.38	-0.10
EPP	0.55**	-0.34	-0.42	-0.49**	-0.24	-0.55*	-0.51*	-0.53*	-0.45*	-0.38	-0.21
UPP	0.66**	0.80**	0.81**	0.78**	0.71**	0.51*	0.42	0.71**	0.86**	0.80**	0.04
%UPP	0.26	0.76**	0.80**	0.82**	0.67**	0.67**	0.59**	0.81**	0.86**	0.79**	0.13

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. Abbreviations as in Table 1.

含量更重要。

3 讨论

HMW-GS 具有较多的半胱氨酸残基, 易于相互之间或与低分子量麦谷蛋白(low molecular weight glutenin subunit, LMW-GS)形成二硫键, 是谷蛋白聚合体形成的关键组分和面筋网络形成的结构基础。同时, 由于不同 HMW-GS 的半胱氨酸残基数量和肽链长度不同, 导致对面筋质量和加工品质贡献不同, 如与 2 亚基相比, 5 亚基在 N 末端多一个半胱氨酸残基, 更有利于形成面筋网络^[10,23]。但不同亚基对面筋强度的贡献率还需考虑基因型的蛋白质含量, 尤其是 HMW-GS 总量水平。HMW-GS 总量较低时, 优质亚基提高了谷蛋白形成大聚合体和面筋网络的可能; 而在 HMW-GS 总量较高时, 亚基间二硫键更容易形成, 不同亚基对谷蛋白聚合程度的影响减小。Branlard^[24]的研究也表明, 蛋白质含量在 10%~15% 内, *Glu-1* 等位变异对面包加工品质具有明显影响, 超过 15% 则不会产生影响。本研究表明, 蛋白质和 HMW-GS 总量不同时, *Glu-1* 位点及等位变异对谷蛋白的聚合程度影响不同, 表现为聚合体的粒度大小不同。在蛋白质含量(约 10%)和 HMW-GS 总量(约 4.5 AU)较低时, *Glu-B1* 和 *Glu-D1* 等位变异是谷蛋白聚合的关键因素, 其加性效应达 1% 显著水平; 在蛋白质含量(约 12%)和 HMW-GS 总量(约 12.3 AU)较高时, *Glu-1* 等位变异对谷蛋白的聚合程度的影响较小。如试验 II 中的品种陕 160, HMW-GS 组成为 1、7+8、2+12, 蛋白质含量和 HMW-GS 总量分别为 11.9% 和 10.8 AU, UPP 含量和 %UPP 分别为 57.6 AU

和 47.5%; 而 Hartog 虽亚基组成为 1、17+18、5+10, 但蛋白质含量和 HMW-GS 与郑 9023 基本相同, 分别为 11.7% 和 10.6 AU, UPP 和 %UPP 仅为 56.3 AU 和 47.1%。Huebner 等^[25]研究表明, 对于低蛋白含量的软麦, *Glu-D1* 位点等位变异及谷蛋白组分含量对面筋强度具有显著的影响。Kolster 等^[26]则认为, 蛋白质含量 < 9.2% 时, *Glu-D1* 位点变异对面包体积无显著影响, 表明谷蛋白总量过低也不利于面筋网络构建。

Glu-1 位点对面筋强度的贡献以加性效应为主^[3,13], 本文也表明 *Glu-1* 位点对不溶性谷蛋白大聚体含量的贡献以加性效应为主, 表现为 *Glu-D1* > *Glu-B1* > *Glu-A1*, 这主要是由于 UPP 和 %UPP 是决定面筋强度的关键因素^[11-12]。对于 *Glu-B1* 位点, 试验 I 中 7^{OE}+8* 的不溶性谷蛋白大聚体含量显著高于其他亚基类型, 这与 Larroque 等^[27]和张平平等^[9]的研究结果一致, 但 7^{OE}+8* 在本文中仅两份材料, 其可能作为提高面筋强度和加工品质的优质亚基, 并有待于进一步探讨。孙辉等^[28]对 218 份面筋强度变异极大的材料研究也表明, *Glu-B1* 位点对不溶性谷蛋白大聚体含量的影响在 7+8、17+18 和 7+9 之间差异不显著, 但影响程度的排序与本研究不同, 这是由于所用材料不同, 且本研究样本量较少。试验 II 中各亚基对 UPP 和 %UPP 的影响也未达显著水平。对于 *Glu-D1* 位点, 在两个试验中都表现为 5+10 的不溶性谷蛋白大聚体含量高于其他类型亚基, 与唐建卫等^[16]的报道一致, 但在试验 II 中的 4+12 仅 1 份材料。

聚合体粒度分布不仅受 *Glu-1* 位点等位变异或

亚基结构类型的影响,还依赖于各类亚基的表达量。Gupta 等^[12]提出,不同粒度的谷蛋白聚合体均由 HMW-GS 和 LMW-GS 组成,但 UPP 中 HMW/LMW 要高得多。Larroque 等^[28]对近等基因系的研究表明,随着 *Glu-1* 无效位点增多,UPP 含量显著降低,且 *Glu-B1* 和 *Glu-D1* 位点的贡献最大。本研究也表明, HMW-GS 表达量与 UPP 和 %UPP 呈极显著正相关。此外, *Glu-1* 及 x 型和 y 型亚基含量显著影响 UPP 含量, HMW-GS 总量较低时对 UPP 含量的影响较大,反之则影响较小,而对 EPP 的影响恰恰相反。这可用谷蛋白聚合体的分支模型解释^[10],在这一模型中 HMW-GS 与少量 LMW-GS 负责构建骨架结构,优质 HMW-GS 的存在及 HMW-GS 总量增加有利于形成连续的大聚合体(UPP); y 型比 x 型 HMW-GS 具有更多的半胱氨酸残基, y 型亚基含量的增加可显著提高聚合体的分支程度,增加 UPP 的含量及相对比例(%UPP),这种作用在低蛋白含量时更为突出。*Glu-1* 及 x 型和 y 型亚基含量对 %UPP 的影响在两个试验中没有一致性,主要是因为 %UPP 为相对指标,不仅受 UPP 含量的影响而且受谷蛋白总量的影响。

已有的研究表明,尽管试验 I 和试验 II 中优质 HMW-GS 亚基的比例和组成基本相同,但面筋强度差异极大,表现为试验 I 面筋强度较弱,试验 II 则较强, HMW-GS 表达量不同是其主要原因之一^[29-30],并导致 HMW-GS 等位变异对不溶性谷蛋白大聚合体的粒度分布的影响不同。如试验 II 中的品种农大 116,虽然 HMW-GS 组成为 1、7+8、2+12,但 HWM-GS 总量和 %UPP 分别为 16.1 AU 和 52.5%,面团最大抗阻达 525 BU; 试验 I 中的品种 CIRCUS,尽管 HMW-GS 组成为 2*、17+18、5+10,但 HWM-GS 总量和 %UPP 分别仅为 3.6 AU 和 48.7%,面团最大抗阻仅为 235 BU。HMW-GS 总量受基因型影响较大^[12],因此通过提高其含量并结合优质亚基选择可有效提高基因型的不溶性谷蛋白大聚合体含量及相对比例,有利于提高面筋强度。

本研究尽管选用了代表性品种(系),但两个试验的样本量偏小;同时由于 LMW-GS 的等位变异及组合类型较少,也未考虑其对谷蛋白聚合体粒度分布的影响,有待利用大样本量进一步研究。

4 结论

Glu-1 位点等位变异及 *Glu-1*、x 型和 y 型亚基含量显著影响麦谷蛋白大聚合体的粒度分布,且影响程度受蛋白质含量和 HMW-GS 总量水平的影响。

HMW-GS 总量较低时, *Glu-1* 位点等位变异对谷蛋白聚合体粒度分布的效应较大,亚基含量与不溶性谷蛋白大聚合体含量相关性更高;而总量较高条件下反之。结合高分子量谷蛋白表达量和优质亚基选择可有效提高不溶性谷蛋白大聚合体含量和相对比例。

References

- [1] Wieser H, Zimmermann G. Importance of amounts and proportions of high molecular weight subunits of glutenin for wheat quality. *Eur Food Res Tech*, 2000, 210: 324–330
- [2] Shewry P R, Halford N G, Tatham A S. The high molecular weight subunits of wheat gluten. *J Cereal Sci*, 1992, 15: 105–120
- [3] Payne P I, Nightingale M A, Krattiger A F, Holt L M. 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
- [4] Zhao H(赵和), Lu S-Y(卢少源), Li Z-Z(李宗智). Studies on inheritance and variation of HMW glutenin subunits and their correlation with quality and other agronomic characters in wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1994, 20(1): 67–75 (in Chinese with English abstract)
- [5] Zhao Y-M(赵友梅), Wang S-J(王淑俭). The application of HMW glutenin subunits in the study of wheats baking quality property. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1990, 16(3): 208–218 (in Chinese with English abstract)
- [6] Song J-M(宋建民), Wu X-Y(吴祥云), Liu J-J(刘建军), Liu A-F(刘爱峰), Zhao Z-D(赵振东), Liu G-T(刘广田). Study on quality scoring system assessed by wheat high-molecular-weight glutenin subunits. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(6): 829–834 (in Chinese with English abstract)
- [7] Mao P(毛沛), Li Z-Z(李宗智), Lu S-Y(卢少源). The composition of high molecular weight glutenin subunits of genetic resources of bread wheat and their relationship with bread-making quality. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 1995, 28(suppl): 22–27 (in Chinese with English abstract)
- [8] Zhang X-Y(张学勇), Dong Y-C(董玉琛), You G-X(游光侠), Wang L-F(王兰芬), Jia J-Z(贾继增). Allelic variation of *Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1* in Chinese wheat varieties released in the last 50 years. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2001, 34(4): 355–362 (in Chinese with English abstract)
- [9] Zhang P-P(张平平), Zhang Q-J(张岐军), Liu L(刘丽), Xia X-C(夏先春), He Z-H(何中虎). Identification of HWM-GS in *Glu-B1* loci by HPLC method and the effects of 7^{OE} on wheat dough strength. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(10): 1575–1581 (in Chinese with English abstract)
- [10] Lindsay M P, Skerritt J H. The glutenin macropolemer of wheat flour dough: structure-function perspectives. *Trends Foods Sci Tech*, 1999, 10: 247–253
- [11] Ciaffi M, Tozzi L, Lafiandra D. Relationship between flour composition determined by size-exclusion high-performance liquid chromatography and dough rheological parameters. *Cereal Chem*,

- 1996, 73: 346–351
- [12] Gupta R B, Khan K, MacRitchie F. Biochemical basis of flour properties in bread wheats: I. Effects of variation in the quantity and size distribution of polymeric protein. *J Cereal Sci*, 1993, 18: 23–41
- [13] Gupta G B, MacRitchie F. Allelic variation at glutenin subunit and gliadin loci, *Glu-3* and *Gli-1* of common wheats: II. Biochemical basis of the allelic effects on dough properties. *Cereal Chem*, 1994, 19: 19–29
- [14] Liu L(刘丽), Zhou Y(周阳), He Z-H(何中虎), Peña R J, Zhang L-P(张立平). Effect of allelic variation at *Glu-1* and *Glu-3* loci on insoluble glutenin content. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(11): 1086–1092 (in Chinese with English abstract)
- [15] Tang J-W(唐建卫), Liu J-J(刘建军), Zhang P-P(张平平), Xiao Y-G(肖永贵), Qu Y-Y(曲延英), Zhang Y(张勇), He Z-H(何中虎). Effect of allelic variation at the *Glu-1* loci and 1B/1R translocation on the quantity of gluten protein fractions and pan bread making quality in common wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2008, 34(4): 571–577 (in Chinese with English abstract)
- [16] Zhao H-X(赵会贤), Hu S-W(胡胜武), Ji W-Q(吉万全), Daryl M. The effects of allelic variation at glutenin subunit loci *Glu-1* and *Glu-3* on the size distribution of polymeric protein. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1998, 31(1): 69–75 (in Chinese with English abstract)
- [17] AACC International. Approved Methods of the American Association of Cereal Chemists, 9th edn. The Association: St. Paul, MN, 1995
- [18] Liu L, He Z H, Yan J, Zhang Y, Xia X C, Peña R J. Allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci, presence of 1B-1R translocation, and their effects on mixographic properties in Chinese bread wheats. *Euphytica*, 2005, 142: 197–204
- [19] Singh N K, Shepherd K W, Cornish G B. A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenin. *J Cereal Sci*, 1991, 14: 203–208
- [20] Payne P I, Lawrence G J. Catalogue of alleles for the complex loci, *Glu-A1*, *Glu-B1*, and *Glu-D1*, which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Res Commun*, 1983, 11: 29–35
- [21] Zhang P-P(张平平), Zhang Y(张勇), Xia X-C(夏先春), He Z-H(何中虎). Protocol establishment of reversed-phase high-performance liquid chromatography (RP-HPLC) for analyzing wheat gluten protein. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2007, 40(5): 1002–1009 (in Chinese with English abstract)
- [22] Larroque O R, Gianibelli M C, Gomez Sanchez M, MacRitchie F. Procedure for obtaining stable protein extracts of cereal flour and whole meal for size-exclusion HPLC analysis. *Cereal Chem*, 2000, 77: 448–450
- [23] Gianibelli M C, Larroque O R, MacRitchie F. Biochemical, genetic, molecular characterization of wheat glutenin and its component subunits. *Cereal Chem*, 2001, 78: 635–646
- [24] Branlard G. Prediction of the bread wheat quality from HMW glutenins and gliadins. In: Lasztity L, Bekes F, eds. Gluten Proteins: Proceedings of the Third Gluten Protein Workshop. Budapest, Hungary, 1987. pp 604–612
- [25] Huebner F R, Bietz J A, Nelsen T, Bains G S, Finney P L. Soft wheat quality as related to protein composition. *Cereal Chem*, 1999, 76: 650–655
- [26] Kolster P, van Eeuwijk F A, van Gelder W M J. Additive and epistatic effects of allelic variation at the high molecular weight glutenin subunit loci in determining the bread-making quality of breeding lines of wheat. *Euphytica*, 1991, 55: 277–285
- [27] Larroque O R, Gianibelli M C, Lafandra D, Sharp P, Bekes F. The molecular weight distribution of the glutenin polymer as affected by the number, type and expression levels of HMW-GS. In: Pogna N E, Romanò M, Pogna E A, Galterio G, eds. Proceedings of 10th International Wheat Genetics Symposium, Poestum, Roma, Italy, 2003. pp 447–450
- [28] Sun H(孙辉), Yao D-N(姚大年), Li B-Y(李保云), Liu G-T(刘广田), Zhang S-Z(张树榛). Effects of genetic and environmental factors on the content of glutenin macropolymer. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2000, 20(2): 23–27 (in Chinese with English abstract)
- [29] Zhang P P, He Z H, Chen D S, Zhang Y, Larroque O R, Xia X C. Contribution of common wheat protein fractions to dough properties and quality of northern-style Chinese steamed bread. *J Cereal Sci*, 2007, 46: 1–10
- [30] Zhang P P, He Z H, Zhang Y, Zhang Y, Xia X C. Pan bread and Chinese white salted noodle qualities of Chinese winter wheat cultivars and their relationship with gluten protein fractions. *Cereal Chem*, 2007, 84: 370–378