

# 用 *Glu-B3*、*Gli-B1* 和 *SEC-1b* 复合引物 PCR 检测普通小麦 1BL/1RS 易位系

张立平<sup>1</sup>, 何中虎<sup>1,2</sup>, 陆美琴<sup>3</sup>, 庞斌双<sup>4</sup>, 张学勇<sup>4</sup>, 夏兰琴<sup>1</sup>, Frank Ellison<sup>3</sup>

(<sup>1</sup> 中国农业科学院作物育种栽培研究所, 国家小麦改良中心, 北京 100081; <sup>2</sup> 国际玉米小麦改良中心中国办事处, 北京 100081;  
<sup>3</sup> 悉尼大学植物育种站, 澳大利亚 2390; <sup>4</sup> 中国农业科学院作物品种资源研究所, 北京 100081)

**摘要:** 利用低分子量(LMW)麦谷蛋白 *Glu-B3* 的 STS-PCR 标记、醇溶蛋白 *Gli-B1* 的 SSR 标记和黑麦碱 *SEC-1b* 的 STS-PCR 标记的复合 PCR, 对 10 个普通小麦品种、中优 9507/CA9632 的 91 个 DH 系和 28 个 F<sub>2</sub> 个体植株, 进行了 1BL/1RS 易位系的检测。结果表明, 中优 9507/CA9632 的 39 个 DH 系和 CA9632、晋麦 45、兰考 24、烟农 18、京冬 8 等 5 个品种缺失 2 个小麦贮藏蛋白位点的 PCR 产物, 而拥有黑麦碱的 PCR 产物。利用 PAGE 和 ELISA 方法, 对上述品种(系)进行了黑麦碱(secalin)蛋白的检测, 发现这些品种(系)均包含 secalin, 与分子标记的检测结果吻合, 是 1BL/1RS 易位系。对 28 个 F<sub>2</sub> 单株的检测表明, 该复合标记可以检测出早代 1BL/1RS 的纯合和杂合植株。

**关键词:** 普通小麦; *Glu-B3*; *Gli-B1*; *SEC-1b*; 1BL/1RS 易位系

S512.1 A

## Identification of 1BL/1RS Translocation via Multiplex PCR Markers of *Glu-B3*, *Gli-B1* and *SEC-1b* in Common Wheat

ZHANG Li-ping<sup>1</sup>, HE Zhong-hu<sup>1,2</sup>, LU Mei-qin<sup>3</sup>, PANG Bin-shuang<sup>4</sup>,  
ZHANG Xue-yong<sup>4</sup>, XIA Lan-qin<sup>1</sup>, Frank Ellison<sup>3</sup>

(<sup>1</sup> National Wheat Improvement Center, Institute of Crop Breeding and Cultivation, Chinese Academy of  
Agricultural Sciences, Beijing 100081; <sup>2</sup> CIMMYT China Office, Beijing 100081;

<sup>3</sup> Plant Breeding Institute, the University of Sydney, Narrabri, NSW 2390, Australia;

<sup>4</sup> Institute of Crop Germplasm Resources, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

**Abstract:** *Glu-B3* STS-PCR, *Gli-B1* SSR and *SEC-1b* STS-PCR markers were used for identification of 1BL/1RS translocation in 10 cultivars, 91 double haploid lines and 28 F<sub>2</sub> single plants of Zhongyou9507/CA9632. The results indicated that both *Glu-B3* and *Gli-B1* loci were absent in 5 cultivars and advanced lines such as CA9632, Jinmai45, Lankao24, Yannong18, Jingdong8 and 39 doubled-haploid lines while *SEC-1b* was present. Also, secalins were detected using PAGE and ELISA tests in those lines, which indicated that all of those lines include 1RS. The results of PAGE and ELISA tests consist with that of multiplex PCR. Furthermore, the multiplex PCR results of 28 F<sub>2</sub> plants demonstrated that multiplex PCR could be used to detect homogenous and heterogeneous 1BL/1RS plants.

**Key words:** Common wheat; *Glu-B3*; *Gli-B1*; *SEC-1b*; 1BL/1RS translocation

小麦的近缘种属包含许多优良基因, 通过远缘杂交已将黑麦、大麦、中间偃麦草、长穗偃麦草、大赖草、披碱草等物种的染色体或片段导入了小麦, 并培育出许多高产抗逆品种, 其中黑麦的应用最为广泛。

黑麦 (*Secale cereale* L.) 的染色体导入普通小麦 (*Triticum aestivum* L.) 最常见的是 1RS, 由于它携带了一些抗病虫害基因, 如抗条锈病 (Yr9)、叶锈病 (Lr26)、秆锈病 (Sr31)、白粉病 (Pm8 和 Pm17) 和抗虫

收稿日期: 2002-06-18

基金项目: "863" 重大专项 (2002AA207003) 和国家重点基础发展规划 (2002CB111301) 资助项目

作者简介: 张立平 (1969-), 女, 山西大同人, 博士研究生, 主要从事小麦品质遗传研究。何中虎为通讯作者, Tel: 010-68918547; Fax: 010-68918547;

E-mail: zhhe@public3.bta.net.cn

(Green bug)基因<sup>[1]</sup>以及含有提高产量和环境适应性的基因<sup>[2,3]</sup>,因此小麦-黑麦易位系,尤其是 1BL/1RS 在全世界小麦育种中被广泛应用。在中国小麦品种中,估计 70% 以上的冬小麦品种携带该易位片段<sup>[4]</sup>。中国小麦中的 1BL/1RS 主要来源于洛夫林、牛朱特、山前、高加索和阿芙乐尔等品种,它们为中国小麦育种和生产作出了重要贡献。但是由于 1BL/1RS 易位系对小麦品质有较大的负面影响,容易造成面筋强度的减弱和面团发粘,对强筋小麦的加工品质的影响尤为突出<sup>[1,15]</sup>。因此国际上致力于选择不携带 1RS 片段的品种(系),或通过遗传途径减小其对品质的不利影响。

检测 1BL/1RS 易位系的方法很多,包括染色体形态学<sup>[5]</sup>、染色体原位杂交、1RS 特异 DNA 探针 Southern 杂交、PAGE 电泳、NIR (near infrared reflectance spectroscopy)<sup>[1,6]</sup>、ELISA (enzyme-linked immunosorbent assay) 和 PCR 方法<sup>[7,8]</sup>。

笔者利用普通小麦 1BS 上的低分子量(LMW)麦谷蛋白 *Glu-B3*<sup>[9]</sup>、醇溶蛋白 *Gli-B1*<sup>[10]</sup> 和黑麦 1RS 上的  $\omega$ -secalin(黑麦碱)的 *SEC-1b* 引物<sup>[8]</sup>,通过复合 PCR 对普通小麦进行了 1BL/1RS 易位系的检测,摸索出一套快速、有效、简单、不破坏种子和根系、适于大规模早期筛选和鉴定 1BL/1RS 易位系的方法。

## 1 材料与方 法

### 1.1 植物材料

本试验选用 10 个普通小麦品种、中优 9507/CA9632 的 91 个 DH(doubled-haploid)系和 28 个 F<sub>2</sub> 植株,其中父本 CA9632 为 1BL/1RS 易位系,母本中优 9507 为非易位系。

### 1.2 小麦基因组总 DNA 的提取

SDS-酚法提取植株幼嫩叶片的 DNA。

### 1.3 引物序列的合成

根据文献合成 *Glu-B3* 的 STS-PCR 引物<sup>[9]</sup>、*Gli-B1* 的 SSR 引物<sup>[10]</sup> 和 *SEC-1b* 的 STS-PCR 引物<sup>[8]</sup>,由上海生工生物工程技术有限公司合成。

引物序列:

*Glu-B3*

F:GGTACCAACAACAACAACCC

R:GTTCCTGCTGAGGTTGGTTC

*Gli-B1*

F:GCAGACCTGTGTCATTGGCTC

R:GATATACTGGCAGCAGGATACC

*SEC-1b*

F:GTTTGCTGGGGAATTATTTC

R:TCCTCATCTTTGTCCTCGCC

### 1.4 PCR 反应的体系及程序

25  $\mu$ l 总体积中包含 1  $\times$  bufer(10 mmol·L<sup>-1</sup> Tris-HCl pH 9.0, 1.0% Triton X-100, 50 mmol·L<sup>-1</sup> KCl)、MgCl<sub>2</sub> 1.6 mmol·L<sup>-1</sup>、dNTP 480  $\mu$ mol·L<sup>-1</sup>、Taq DNA 聚合酶 1.5 U、每条引物各 200 nmol·L<sup>-1</sup>、模板 DNA 100 ng。反应程序:首先 94℃ 变性 5 min;然后 94℃ 变性 40 s, 60℃ 退火 30 s, 72℃ 延伸 40 s, 共 36 个循环;最后 72℃ 延伸 10 min。用 2% 琼脂糖胶检测 PCR 产物。

### 1.5 醇溶蛋白(gliadin)的 A-PAGE 分析

在张学勇等<sup>[11]</sup>的方法上略作改动,聚丙烯酰胺胶的浓度改为 10%。

### 1.6 醇溶蛋白和黑麦碱蛋白的 ELISA 和 SDS-PAGE 分析

由悉尼大学植物育种站协助测定。ELISA 是利用黑麦 secalin 的特异单克隆抗体对小麦种子中的 secalin 进行免疫学分析。SDS-PAGE 是对 gliadin 的检测,效果与 A-PAGE 类同。

## 2 结果与分析

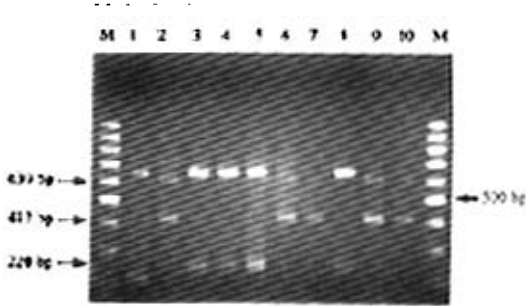
### 2.1 利用 *Glu-B3*、*Gli-B1* 和 *SEC-1b* 的特异引物复合 PCR 检测分析

利用小麦贮藏蛋白 *Glu-B3* 的 STS-PCR 引物、*Gli-B1* 的 SSR 引物和黑麦碱 *SEC-1b* 的 STS-PCR 引物,通过复合 PCR 对 10 个小麦品种、中优 9507/CA9632 的 91 个 DH 系和 28 个 F<sub>2</sub> 植株进行了检测。*Glu-B3*、*Gli-B1* 和 *SEC-1b* 的 PCR 产物分别约为 630、220 和 412 bp。

**2.1.1 品种间的检测** PCR 结果(图 1)显示,CA9632、晋麦 45、兰考 24、烟农 18 和京冬 8 缺失 *Glu-B3* 和 *Gli-B1* 位点的 PCR 产物,产生 *SEC-1b* 的 PCR 产物。因此推测这 5 个品种为 1BL/1RS 易位系。

**2.1.2 中优9507/CA9632 的 DH 群体的检测** 在中优 9507/CA9632 的 91 个 DH 系中,39 个 DH 系缺失 *Glu-B3* 和 *Gli-B1* 位点的 PCR 产物,产生 *SEC-1b* 的 PCR 产物,因此这些品系也推测为 1BL/1RS 易位系。该组合的部分群体(28 个 DH 系)及其亲本的 PCR 产物的电泳图见图 2。

**2.1.3 中优9507/CA9632 F<sub>2</sub> 植株的检测** 对 28 个 F<sub>2</sub> 单株检测表明(图 3),样品 1、3、6、7、9 等 12 个 F<sub>2</sub> 植株同时包含 *Glu-B3*、*Gli-B1* 和 *SEC-1b* 等 3 个位点的



品种:1.中优 9507; 2. CA9632; 3.小偃 6号; 4.高优 503; 5.豫麦 34; 6.晋麦 45; 7.兰考 24; 8.豫麦 18; 9.烟农 18; 10.京冬 8; M.100 bp DNA ladder  
Cultivars: 1. Zhongyou 9507; 2. CA9632; 3. Xiaoyan 6; 4. Gaoyou 503; 5. Yumai 34; 6. Jinmai 45; 7. Lankao 24; 8. Yumai 18; 9. Yannong 18; 10. Jingdong 8; M. 100 bp DNA ladder

图 1 不同品种 *Glu-B3*、*Gli-B1* 和 *SEC-1b* 的复合 PCR 产物分析

Fig.1 PCR products of *Glu-B3*, *Gli-B1* and *SEC-1b* in cultivars

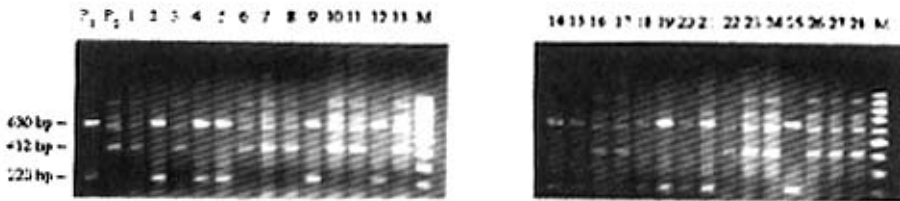
PCR 产物,推测这些株系为 1BL/1RS 的杂合植株。

2.2 利用 PAGE 和 ELISA 方法对 1BL/1RS 易位系的验证

2.2.1 品种间的检测 对图1中10个普通小麦品种种子的醇溶蛋白进行 A-PAGE 分析,发现 CA9632、晋麦 45、兰考 24、烟农 18 和京冬 8 含有黑麦 secalin 蛋白(图 4),这一结果与分子标记检测的结果完全吻合,即缺失两种贮藏蛋白标记 PCR 产物,而产生 ω-黑麦碱蛋白和 PCR 产物的品种是 1BL/1RS 易位系。

2.2.2 中优9507/CA9632的部分 DH 群体的检测

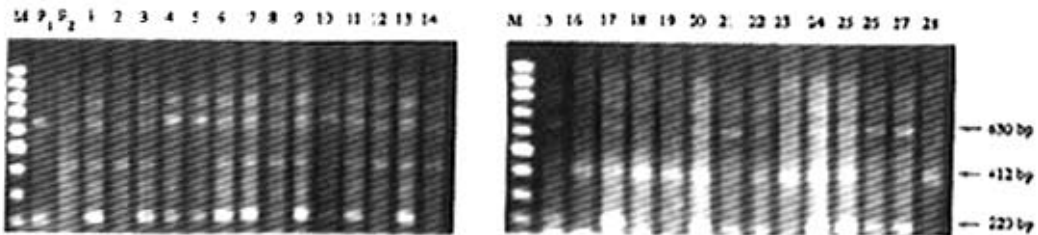
利用 ELISA 和 SDS-PAGE 的方法对中优 9507/CA9632 的 28 个 DH 系,进行了黑麦碱(secalin)蛋白和种子醇溶蛋白的检测。表中可见 PCR、ELISA 和 SDS-PAGE 等 3 种方法检测小麦 *Glu-B3*、*Gli-B1* 和黑麦 Secalin 的结果比较。从表可以看出, *Glu-B3* 和 *Gli-B1* PCR 产物的缺失与黑麦 *SEC-1b* PCR 产物和 secalin 蛋白的出现完全吻合。



P1.中优 9507(♀); P2. CA9632(♂); 1~28.中优 9507/CA9632 的 DH 系  
P1. Zhongyou 9507(♀); P2. CA9632(♂); 1~28. DH progenies of Zhongyou 9507/CA9632

图 2 中优 9507/CA9632 部分 DH 群体的 *Glu-B3*、*Gli-B1* 和 *SEC-1b* 的复合 PCR 产物分析

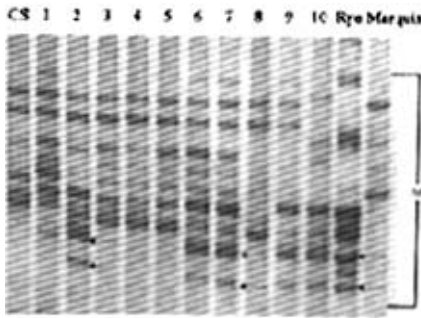
Fig.2 PCR products of *Glu-B3*, *Gli-B1* and *SEC-1b* in partial population of Zhongyou9507/CA9632



P1.中优 9507(♀); P2. CA9632(♂); 1~26.中优 9507/CA9632 的 F<sub>2</sub> 植株(其中 1,3,6,7,9,11,13,17,20,22,24,25 为 1BL/1RS 杂合植株)  
P1. Zhongyou 9507(♀); P2. CA9632(♂); 1~26. F<sub>2</sub> progenies of Zhongyou 9507/CA9632 (Remark: 1, 3, 6, 7, 9, 11, 13, 17, 20, 22, 24 and 25 are heterogeneous 1BL/1RS plants)

图 3 中优 9507/CA9632 F<sub>2</sub> 植株的 *Glu-B3*、*Gli-B1* 和 *SEC-1b* 的复合 PCR 产物分析

Fig.3 PCR products of *Glu-B3*, *Gli-B1* and *SEC-1b* in F<sub>2</sub> population of Zhongyou 9507/CA9632



品种:1.中优 9507; 2.CA9632; 3.小偃 6号; 4.高优 503; 5.豫麦 34; 6.晋麦 45; 7.兰考 24; 8.豫麦 18; 9.烟农 18; 10.京冬 8; 对照:CS-中国春、Rye-黑麦、Marquis; →-黑麦碱蛋白; ω-ω醇溶蛋白  
Varieties: 1. Zhongyou 9507; 2. CA9632; 3. Xiaoyan 6; 4. Gaoyou 503; 5. Yumai 34; 6. Jinmai 45; 7. Lankao 24; 8. Yumai 18; 9. Yannong 18; 10. Jingdong 8; CK: CS-Chinese Spring, Rye and Marquis. →-secalin; ω-ω-gliadin

图 4 供试品种种子的醇溶蛋白 A-PAGE 分析  
Fig.4 A-PAGE of gliadin analysis in wheat cultivars

### 3 讨论

Froidmont<sup>[8]</sup>利用 *Glu-B3* 和 *SEC-1b* 的复合 PCR 进行了小麦品种和 F<sub>2</sub> 群体的 1BL/1RS 易位系的检测。但是由于 *SEC-1b* 的特异 PCR 产物在 412 bp 之上还有 3 条弱带(图 1~3),尽管这 4 条带共分离,是黑麦 1RS 特有的 PCR 产物,但是第 3 条带大约 610 bp,很接近 *Glu-B3* 位点约 630 bp 的 PCR 产物,而且 *Glu-B3* 位点存在等位变异,因此在鉴定杂合体时容易混淆。本研究增加了与 *Glu-B3* 紧密连锁的 *Gli-B1* 的 SSR 标记,该标记的 PCR 产物大约 220 bp 左右,不同品种也存在等位变异,由于该标记的 PCR 带较小而且较弱,还不能完全代替 *Glu-B3* 的标记而鉴定 1BL/1RS 易位系。因此, *Glu-B3* 和 *Gli-B1* 两个标记的联合使用增加了检测小麦 1BS 的可靠性。此外,利用这两个标记检测 1BL/1RS 易位系的同时,还可以得到测试品种(系)在这两个贮藏蛋白位点多态性方面的信息。

常用的小麦与黑麦 1RS 的易位系有 3 种:1AL/1RS、1BL/1RS 和 1DL/1RS,在中国主要应用 1BL/1RS 易位系。当试验材料是纯合体时,利用本文所述的方法可以将 1BL/1RS 易位系与其它易位系区别开来。如果是 1AL/1RS 或 1DL/1R 易位系,3 种标记的特异 PCR 产物将同时出现,而 1BL/1RS 易位系只出现 *SEC-1b* 的特异带,因此,利用该方法可以对

表 *Glu-B3*、*Gli-B1*、*SEC-1b* 及 Secalin 的检测结果<sup>1)</sup>

Table Identification of *Glu-B3*, *Gli-B1*, *SEC-1b* and Secalin in 28 DH lines

亲本及后代 Parents and offspring	<i>Glu-B3</i>	<i>Gli-B1</i>	<i>SEC-1b</i>	ELISA	SDS-PAGE
中优 9507	+	+	-	-	+
Zhongyou9507					
CA9632	-	-	+	+	-
DH1	-	-	+	+	-
DH2	+	+	-	-	+
DH3	-	-	+	+	-
DH4	+	+	-	-	+
DH5	+	+	-	-	+
DH6	-	-	+	+	-
DH7	-	-	+	+	-
DH8	-	-	+	+	-
DH9	+	+	-	-	+
DH10	-	-	+	+	-
DH11	-	-	+	+	-
DH12	+	+	-	-	+
DH13	-	-	+	+	-
DH14	+	+	-	-	+
DH15	+	+	-	-	+
DH16	-	-	+	+	-
DH17	-	-	+	+	-
DH18	+	+	-	-	+
DH19	+	+	-	-	+
DH20	+	+	-	-	+
DH21	+	+	-	-	+
DH22	-	-	+	+	-
DH23	-	-	+	+	-
DH24	-	-	+	+	-
DH25	+	+	-	-	+
DH26	-	-	+	+	-
DH27	-	-	+	+	-
DH28	-	-	+	+	-

<sup>1)</sup> ① *Glu-B3*、*Gli-B1* 和 *SEC-1b* 中“+”为 PCR 产物。② ELISA 是利用 secalin 的特异抗体检测黑麦的 secalin 蛋白,“+”为 1RS 阳性。③ SDS-PAGE 是检测 ω-醇溶蛋白,“+”为小麦 1BS 阳性  
①In columns of *Glu-B3*, *Gli-B1* and *SEC-1b*,“+”means ‘existence of PCR products’. ② ELISA is detection of secalin by enzyme-linked immunosorbent assay, “+” means ‘existence of secalin proteins’. ③ SDS-PAGE is detection of wheat ω-gliadins, “+” means ‘existence of ω-gliadins’

1AL/1RS 或 1DL/1R 易位系的鉴定起辅助作用。但是,它不能区分 1BL/1RS 易位系和 1B/1R 代换系。由于 1B/1R 代换系多用于基础研究,在普通小麦育种中并未应用,因此普通小麦品种中只有易位系。笔者研究的重点是对普通小麦及其杂交后代的检测,提供一种适于大规模早代筛选的分子标记辅助育种的方法,因此该研究对普通小麦 1BL/1RS 易位系的检测在育种实践中是有效的。

分子标记是一种快速、可靠、简单、能够鉴定杂合体的方法,一位实验人员每天至少可以检测 96 个样品(1 台 PCR 仪 1 次最多可以测 96 个样品)。同样,分子标记也有劣势,该方法需要提取 DNA 而使

育种成本和工作量增加。但是,任何育种目标也不仅仅是对单一性状的筛选,如果同时利用多种性状的分子标记辅助育种,就会降低 DNA 提取的成本和工作量,使标记辅助选择(MAS)真正成为—种快速、有效、经济的育种方法。

*Glu-B3* 和 *Gli-B1* 分别是编码小麦贮藏蛋白 LMW 麦谷蛋白和醇溶蛋白的位点,1BL/1RS 易位系对品质的不利影响主要是由于这两个位点的缺失和黑麦 secalin 蛋白的存在所致<sup>[1]</sup>。由于 LMW 麦谷蛋白对面筋强度的贡献较大<sup>[12,13]</sup>,而醇溶蛋白主要决定面团的延展性,因此 *Glu-B3* 编码的 LMW 麦谷蛋白的缺失是造成 1BL/1RS 易位系品种面筋强度减弱的关键因素,而且 secalin 蛋白的存在使面团的吸水性和水溶性增大,而造成面团发粘<sup>[14]</sup>,致使 1BL/1RS 易位系品种的加工品质普遍较差。因此,利用小麦 1BS 上的 *Glu-B3* 和 *Gli-B1* 两个贮藏蛋白位点和黑麦 1RS 上的 *SEC-1b* 位点,建立一套快速、有效、可以进行早期筛选、检测 1BL/1RS 易位系的方法,同时给出小麦两个贮藏蛋白位点等位变异的信息,对小麦高产优质育种,充分利用 1BL/1RS 抗逆高产资源,减少其对品质的负面作用很有帮助。

## References

- [ 1 ] Graybosch R A. Uneasy Unions: Quality effects of rye chromatin transfers to wheat. *Journal of Cereal Science*, 2001,33:3 - 16.
- [ 2 ] 刘 旭,史 娟,张学勇,马敏生,贾继增. 小麦耐盐种质的筛选鉴定和耐盐基因的标记. 植物学报,2001,43(9):948 - 954.  
Liu X, Shi J, Zhang X Y, Ma Y S, Jia J Z. Screening salt tolerance germplasm and tagging the tolerance gene(s) using microsatellite (SSR) markers in wheat. *Acta Botanica Sinica*, 2001,43(9):948 - 954. (in Chinese)
- [ 3 ] Moreno-Seville B, Baenziger P S, Peterson C J, Graybosch R A, McVey D V. The 1BL/1RS translocation: agronomic performance of F<sub>3</sub>-derived lines from a winter wheat cross. *Crop Science*, 1995, 35: 1 051 - 1 055.
- [ 4 ] 司红起. 中国冬小麦栽培品种中 1BL/1RS 易位系及其与加工品质关系的研究. 安徽农业大学硕士论文, 2000.  
Si H Q. 1BL/1RS Translocation Lines and Their Relationship with Processing Quality in Chinese Winter Wheat Cultivars (*Triticum aestivum* L.). Master Thesis of Anhui Agricultural University, 2000. (in Chinese)
- [ 5 ] Rayburn A L, Caver B F. Cytological identification of 1B/1R wheat-rye translocations in winter wheat breeding lines. *Euphytica*, 1988, 38:237 - 240.
- [ 6 ] Delwiche S R, Graybosch R A, Peterson C J. Identification of wheat lines possessing the 1AL.1RS or 1BL.1RS wheat-rye translocation by near-infrared reflectance spectroscopy. *Cereal Chemistry*, 1999,76: 255 - 260.
- [ 7 ] Koelner R M D. Generation of PCR-based markers for the detection of rye chromatin in a wheat background. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995,90:740 - 745.
- [ 8 ] Froidmont D de. A co-dominant marker for the 1BL/1RS wheat-rye translocation via multiplex PCR. *Journal of Cereal Science*, 1998, 27:229 - 232.
- [ 9 ] Van Campenhout S, Vander Stappen J, Sagi I, Volekaert C. Locus-specific primers for LMW glutenin genes on each of the group 1 chromosomes of hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1995, 91: 313 - 319.
- [ 10 ] Lee S J, Penner G A, Devos K M. Characterization of loci containing microsatellite sequences among Canadian wheat cultivars. *Genome*, 1995,38:1 037 - 1 040.
- [ 11 ] 张学勇,杨欣明,董玉琛. 醇溶蛋白电泳在小麦种质资源遗传分析中的应用. 中国农业科学, 1995, 28(4):25 - 32.  
Zhang X Y, Yang X M, Dong Y C. Genetic analysis of wheat germplasm by acid polyacrylamide gel electrophoresis of gliadins. *Scientia Agricultura Sinica*, 1995,28(4):25 - 32. (in Chinese)
- [ 12 ] Payne P I, Seekings J A, Worland A J, Jarvis M G, Holt L M. Allelic variation of glutenin subunits and gliadins and its effect on bread making quality in wheat: Analysis of F<sub>3</sub> progeny from Chinese Spring × Chinese Spring (Hope 1A). *Journal of Cereal Science*, 1987,5: 103 - 118.
- [ 13 ] Pogna N, Lafiandra D, Feillet P, Autran J C. Evidence for a direct causal effect of low molecular weight subunits of glutenins on gluten viscoelasticity in durum wheats. *Journal of Cereal Science*, 1988,7: 211 - 214.
- [ 14 ] Graybosch R A, Peterson C J, Hansen L E, Mattern P J. Relationship between protein solubility characteristics, 1BL/1RS, high-molecular weight glutenin composition and end-use quality in winter wheat germplasm. *Cereal Chemistry*, 1990,67:342 - 349.
- [ 15 ] Graybosch R A, Peterson C J, Hansen L E, Worrall D, Shelton D R, Lukaszewski A. Comparative flour quality and protein characteristics of 1BL/1RS and 1AL/1RS wheat-rye translocations. *Journal of Cereal Science*, 1993,17:95 - 106.

(责任编辑 孙雷心)