

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.51106

小麦 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点等位变异对籽粒过氧化物酶活性的遗传效应分析

翟胜男¹ 曹新有¹ 李豪圣¹ 李吉虎¹ 李法计¹ 刘金栋² 夏先春²
吕莹莹¹ 马瑞峰¹ 王颖¹ 耿洪伟³ 刘建军^{1,*}

¹ 山东省农业科学院作物研究所 / 小麦育种全国重点实验室, 山东济南 250100; ² 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; ³ 新疆农业大学农学院 / 生物技术重点实验室, 新疆乌鲁木齐 830052

摘要: 小麦籽粒过氧化物酶(peroxidase, POD)活性对加工品质和面制品色泽具有重要影响, 是品质改良的重要目标。本研究以 151 份国内外小麦品种(系)为材料, 利用分子标记系统检测 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点的等位变异, 结合多年多点 POD 活性测定, 解析不同等位变异及其组合对籽粒 POD 活性的遗传效应。结果显示, 供试材料籽粒 POD 活性变异丰富, 平均值为 $674.39 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 变幅为 $431.30 \sim 954.81 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 变异系数为 15.52%; 环境、基因型及其互作均对 POD 活性产生极显著影响($P < 0.01$)。3 个位点均显著影响籽粒 POD 活性, 优异等位变异分别为 *Pod-A1b*、*Pod-D1b* 和 *Pod-2D-GG*。供试材料存在 12 种等位变异组合, 依据籽粒 POD 活性将其分为高、中、低 POD 活性基因组合类型, 三类间 POD 活性差异均达到显著水平($P < 0.05$), 而每类内差异不显著。3 个位点对籽粒 POD 活性的遗传效应依次为 *Pod-2D* > *Pod-A1* > *Pod-D1*。籽粒 POD 活性随着优异等位基因数目的增加而显著升高($R^2 = 0.9681$, $P < 0.05$), 聚合 2~3 个优异基因的小麦品种(系)籽粒 POD 活性显著高于聚合 0~1 个优异基因的材料($P < 0.05$)。不同地区小麦品种(系)的籽粒 POD 活性、等位变异及其组合分布频率差异较大。筛选获得良星 66、兰考 24 和济麦 22 等 9 份聚合 3 个优异等位基因且 POD 活性大于 $800 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 的优异种质。本研究为小麦籽粒 POD 活性分子标记辅助育种提供了理论依据和材料基础。

关键词: 小麦; 加工品质; 面制品颜色; 过氧化物酶; *POD* 基因; 分子标记辅助育种

Analysis of the genetic effects of allelic variation at the *Pod-A1*, *Pod-D1*, and *Pod-2D* loci on peroxidase activity in wheat grains

Zhai Sheng-Nan¹, Cao Xin-You¹, Li Hao-Sheng¹, Li Ji-Hu¹, Li Fa-Ji¹, Liu Jin-Dong², Xia Xian-Chun², Lyu Ying-Ying¹, Ma Rui-Feng¹, Wang Ying¹, Geng Hong-Wei³, and Liu Jian-Jun^{1,*}

¹ Crop Research Institute, State Key Laboratory of Wheat Improvement, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, Shandong, China; ² Institute of Crop Sciences, National Wheat Improvement Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ³ College of Agronomy, Key Laboratory of Agricultural Biological Technology, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, Xinjiang, China

Abstract: Peroxidase (POD) activity in wheat grains strongly influences processing quality and the color of wheat-based products, and is therefore an important target for quality improvement. In this study, 151 wheat varieties (lines) from domestic and international sources were used to systematically characterize allelic variation at the *Pod-A1*, *Pod-D1*, and *Pod-2D* loci

本研究由山东省重点研发计划项目(2023CXPT079-2), 山东省自然科学基金项目(ZR2023MC205 和 ZR2023MC155), 泰山学者工程项目(tspd20221108 和 tsqn202408304), 济南市“新高校 20 条”资助项目(202228067)和财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(小麦, CARS-03-06)资助。

This study was supported by the Key R&D Program of Shandong Province (2023CXPT079-2), the Natural Science Foundation of Shandong Province (ZR2023MC205 and ZR2023MC155), the Taishan Scholar Program (tspd20221108 and tsqn202408304), the Funding Program of “20 New Policies for Higher Education Institutions” of Jinan City (202228067), and the China Agriculture Research System of MOF and MARA (Wheat, CARS-03-06).

* 通信作者(Corresponding author): 刘建军, E-mail: ljjsaas@163.com

第一作者联系方式: E-mail: zsn19870322@163.com

Received (收稿日期): 2025-12-16; Accepted (接受日期): 2026-02-27; Published online (网络出版日期): 2026-03-05.

URL: <https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20260304.1805.002>

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

using molecular markers. Together with multi-year, multi-location measurements of grain POD activity, we evaluated the effects of individual alleles and their combinations on POD activity. Grain POD activity showed substantial genetic variation, with a mean of $674.39 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, a range of $431.30\text{--}954.81 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, and a coefficient of variation of 15.52%. Environment, genotype, and their interaction all had highly significant effects on POD activity ($P < 0.01$). All three loci significantly affected grain POD activity, and the favorable alleles were *Pod-A1b*, *Pod-D1b*, and *Pod-2D-GG*, respectively. In total, 12 allelic combinations were identified and classified into high-, medium-, and low-activity combination types based on grain POD activity. POD activity differed significantly among the three types ($P < 0.05$), whereas no significant differences were detected within each type. The genetic effects of the three loci on grain POD activity followed the order *Pod-2D* > *Pod-A1* > *Pod-D1*. Grain POD activity increased significantly with the number of favorable alleles ($R^2 = 0.9681$, $P < 0.05$); varieties (lines) pyramiding 2–3 favorable alleles had significantly higher POD activity than those carrying 0–1 favorable allele ($P < 0.05$). Significant regional differences were observed in POD activity, allelic variation, and allelic-combination frequencies. Nine varieties, including Liangxing 66, Lankao 24, and Jimai 22, were identified as carrying all three favorable alleles and exhibiting POD activity above $800 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$. These findings provide a theoretical basis and germplasm resources for molecular marker-assisted breeding to optimize wheat grain POD activity.

Keywords: *Triticum aestivum*; processing quality; wheat-based product color; peroxidase; *POD* genes; molecular marker-assisted breeding

小麦是我国最主要的粮食作物之一, 常年种植面积达 $2.35 \times 10^7 \text{ hm}^2$, 年均消费量 1.2~1.4 亿吨^[1-2]。随着人们生活水平的提高和食品工业的快速发展, 消费者对面粉制品的加工品质和感官色泽提出了更高要求, 品质改良已成为我国小麦育种的重要目标^[3-4]。培育优质小麦品种, 既是农业供给侧结构性改革的重要内容, 也是提升我国小麦产业竞争力的重要举措^[5-6]。

过氧化物酶(peroxidase, POD)是一个广泛存在于植物、动物、真菌等中的蛋白家族, 参与植物生长发育、逆境响应及次生代谢等多种生理过程^[7]。小麦籽粒 POD 活性显著高于其他禾谷类作物, 分别是燕麦、水稻和玉米的 3、6 和 7 倍^[8], 在小麦品质形成中具有重要作用。一方面, POD 通过催化面筋蛋白间酪氨酸交联、阿拉伯木聚糖阿魏酸交联或增加蛋白和阿拉伯木聚糖交联, 改善面筋网络结构, 提高面粉加工品质^[9-12]。同时, POD 对面制品色泽具有双重作用, 既能催化阿魏酸等酚酸氧化, 产生发色基团, 导致面制品褐变, 也能催化含有羧基、酮基的化合物和酚类、芳香族等不饱和双键释放出分子氧, 氧化降解面粉中的色素类物质, 发挥漂白作用, 且其漂白作用大于褐变作用^[13-15]。POD 常作为食品添加剂, 用于漂白面团、提高面筋强度和增加面包体积等^[16-18]。因此, 通过遗传改良提高籽粒 POD 活性, 替代 POD 添加剂的使用, 是提高小麦加工品质、改善面制品色泽最经济有效的途径。

小麦籽粒 POD 活性属于多基因控制的数量性状, 虽然基因型和环境均对其产生影响, 但主要受遗传因素控制^[19-20]。分析小麦籽粒 POD 活性的遗传基础、发掘相关基因并开发分子标记, 是开展 POD 活性分子标记辅助选择、加速品质育种进程的前提。

大量研究表明, 小麦 *POD* 基因主要位于第 2、3 和 7 同源染色体组上^[21-23]。Wei 等^[24]利用豆麦/石 4185 重组自交系群体定位到 3 个控制籽粒 POD 活性的 QTL, 其中 *QPod.caas-3AL* 位点效应最大, 克隆后命名为 *Pod-A1* 基因, 并开发了一对显性互补功能标记 POD-3A1 和 POD-3A2, 用于鉴定等位变异 *Pod-A1a* 和 *Pod-A1b*。时佳等^[25]利用 233 份小麦品种对籽粒 POD 活性进行全基因组关联分析, 在 2A、2D、5A、6A、7B 和 7D 染色体上发现多个关联位点, 其中 7D 染色体位点的贡献率最大, 2D 染色体位点在所有环境中均被检测到。Geng 等^[26]进一步克隆了 7D 染色体上的 *Pod-D1* 基因, 并根据序列差异(*Pod-D1a* 和 *Pod-D1b*)开发了一对显性互补标记 POD-7D1 和 POD-7D6。翟胜男等^[27]克隆了 2D 染色体上的 *Pod-2D* 基因, 并根据其序列差异开发了竞争性等位基因特异性 PCR (KASP) 标记 Excalibur_c95720_329-KASP, 可有效检测 *Pod-2D-GG*、*Pod-2D-AA* 和 *Pod-2D-GA* 基因型。

前人利用上述功能标记对不同小麦品种 *POD* 基因分布规律进行分析^[28-32], 但同时测定 POD 活性并进行遗传效应分析的较少, 且研究多聚焦于 *Pod-A1* 和 *Pod-D1* 位点, 尚未见对 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 3 个位点联合分析的报道, 制约了小麦籽粒 POD 活性分子标记辅助育种的进程。因此, 本研究以 151 份国内外小麦品种(系)为材料, 利用已开发的功能标记系统检测 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点的等位变异, 同时结合 POD 活性测定, 明确不同等位变异及其组合对 POD 活性的遗传效应, 筛选高 POD 活性的优异种质, 为小麦籽粒 POD 活性分子标记辅助育种提供理论依据和材料基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为 151 份国内外小麦品种(系), 包括国外引进品种(系) 19 份、安徽 14 份、河北 14 份、河南 48 份、山东 30 份、陕西 23 份和山西 3 份, 均由中国农业科学院国家小麦改良中心提供。

于 2012—2013 年和 2013—2014 年将 151 份供试材料种植于河南安阳和安徽濉溪。试验采用随机区组设计, 3 行区, 行长 1.50 m, 行距 0.25 m, 每行播种 50 粒, 2 次重复。田间管理同大田生产, 正常成熟后人工收获, 脱粒。

表 1 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点不同等位变异检测的分子标记信息
Table 1 Information on molecular markers used to identify alleles at the *Pod-A1*, *Pod-D1*, and *Pod-2D* loci

基因 Gene	分子标记 Molecular marker	标记类型 Marker type	引物序列 Primer sequence (5'-3')	片段大小 Fragment size (bp)	等位变异 Allele	参考文献 Reference
<i>Pod-A1</i>	POD-3A1	STS	F: ACGGGAGACGACGAGAAGCAAAG R: TCGTGGGAAGTGTAGGCGAAGA	291	<i>Pod-A1a</i>	[24]
	POD-3A2	STS	F: GTGGCGCAGGGCCTGTCA R: GTTGTCGAACACGTTGGGGGA	766	<i>Pod-A1b</i>	[24]
<i>Pod-D1</i>	POD-7D1	STS	F: GCTTCGTCCAGGACGCGTT R: CGAGGAATGGGGGGTTGATG	540	<i>Pod-D1a</i>	[26]
	POD-7D6	STS	F: TGGGCATGGGGCTTCTGCA R: GCGAGGAATGGGGGGTTGATG	640	<i>Pod-D1b</i>	[26]
<i>Pod-2D</i>	Excali- bur_c95720_ 329-KASP	KASP	FAM: GAAGGTGACCAAGTTCATGCTccggacatcatgagggcA HEX: GAAGGTCGGAGTCAACGGATTccggacatcatgagggcG Common: GCTCCAACATCACCAGCGTA		<i>Pod-2D-AA</i> <i>Pod-2D-GG</i> <i>Pod-2D-AG</i>	[27]

STS: 序列标记位点; KASP: 竞争性等位基因特异性 PCR。STS, sequence-tagged site; KASP, kompetitive allele-specific PCR.

Pod-A1 和 *Pod-D1* 位点基因型数据分别引自 Wei 等^[24]和 Geng 等^[26]。*Pod-2D* 位点的 KASP 标记反应体系、扩增程序参照翟胜男等^[27]的方法。反应结束后, 利用 PHERAstar Plus 自动聚焦荧光多功能酶标仪(BMG Labtech, 德国), 采用 FAM VIC ROM 光束进行荧光信号扫描, 利用 Kluster caller 软件(LGC Biosearch Technologies, 美国)对扫描数据进行基因分型。

1.3 POD 活性测定

应用愈创木酚法, 利用酶标仪测定小麦籽粒 POD 活性, 具体操作步骤参照 Wei 等^[24]的方法。POD 活性($\text{U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$) = $\Delta A/t \times V_{\text{总}} / (m \times V_{\text{样}} \times 0.01)$, 其中, $\Delta A/t$ 为 POD 酶在 50~150 s 内吸光度 A 值(ΔA)的线性变化速率, $V_{\text{总}}$ 为粗酶液总体积(5 mL), m 为全麦粉样品质量(0.5 g), $V_{\text{样}}$ 为测定时所用酶液体积(0.005 mL), 活性单位定义: 每克全麦粉每分钟在反

1.2 POD 基因等位变异检测

每个供试小麦品种(系)选取 5 粒饱满、色泽均匀一致的籽粒, 置于培养皿中, 室温生长 2 周, 混合剪取幼苗叶片, 利用 DNA 快速提取试剂盒(天根生化科技有限公司, 北京)提取基因组 DNA。利用已开发的 POD-3A1/POD-3A2、POD-7D1/POD-7D6 和 Excalibur_c95720_329-KASP 分子标记分别检测 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点的等位变异。引物序列、扩增片段大小、对应基因型等信息详见表 1, 引物由生工生物工程(上海)股份有限公司合成。

应体系中 470 nm 处吸光度变化 0.01 为一个酶活单位(U)。每个样本重复测定 2 次, 如果 2 次检测结果差值超过 10%, 则需重复测定, 平均值作为该样本的 POD 活性值。

1.4 数据分析

应用 Microsoft Excel 2016 进行数据整理及图表绘制; 利用 SAS v9.2 软件(SAS Institute, 美国)进行基本统计量、方差分析、相关性分析、差异显著性 t 检验和多重比较等统计分析。

2 结果与分析

2.1 籽粒 POD 活性变异分析

对 151 份小麦品种(系) 4 个环境下的籽粒 POD 活性进行测定, 结果如表 2 所示, 供试材料 POD 活性具有丰富的遗传变异, 平均值为 $674.39 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 变幅为 $431.30 \sim 954.81 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 变异系数

为 15.52%。不同环境间 POD 活性呈极显著正相关, 相关系数为 0.46~0.65 ($P < 0.01$)。方差分析结果进一步显示, 环境、基因型及其互作对 POD 活性的影响均达到极显著水平($P < 0.01$; 表 3)。

表 2 POD 活性的变异分析
Table 2 Variation analysis of POD activity

环境 Environment	平均值 Mean (U g ⁻¹ min ⁻¹)	标准差 Standard deviation	范围 Range (U g ⁻¹ min ⁻¹)	变异系数 Coefficient of variation (%)
2013 安阳 2013 AY	514.06	112.27	188.59–858.58	21.84
2013 濉溪 2013 SX	507.03	110.64	299.90–852.22	21.82
2014 安阳 2014 AY	781.33	129.88	477.48–1145.00	16.62
2014 濉溪 2014 SX	894.15	154.29	530.16–1252.00	17.26
平均值 Mean	674.39	104.64	431.30–954.81	15.52

AY: 安阳; SX: 濉溪。AY: Anyang; SX: Suixi.

表 3 POD 活性的方差分析
Table 3 Analyses of variance of POD activity

变异来源 Source of variation	自由度 <i>df</i>	平方和 Sum of squares	均方 Mean square	<i>F</i> 值 <i>F</i> value
环境 Environment	3	31,444,477.25	10,481,492.42	1249.20**
重复 Replicate	4	641,996.62	160,499.16	19.13**
基因型 Genotype	150	11,633,333.18	77,555.55	9.24**
基因型×环境 Genotype×environment	449	5,841,814.51	13,010.72	1.55**
误差 Error	528	4,430,213.44	—	—

表示在 $P < 0.01$ 水平差异显著。, significant difference at the $P < 0.01$ level.

2.2 POD 基因等位变异对 POD 活性的影响

同一位点不同等位变异间籽粒 POD 活性的差异显著性分析如表 4 所示, 在 *Pod-A1* 位点, 72 份小麦品种(系)含有 *Pod-A1a* 等位变异, 分布频率为 47.68%; 79 份含有 *Pod-A1b* 等位变异, 分布频率为 52.32%。含有 *Pod-A1b* 等位变异小麦品种(系)的 POD 活性(710.99 U g⁻¹ min⁻¹)极显著高于含有 *Pod-A1a* 等位变异材料(633.59 U g⁻¹ min⁻¹, $P < 0.01$), *Pod-A1b* 为优异等位变异。

在 *Pod-D1* 位点, 具有等位变异 *Pod-D1a* 和 *Pod-D1b* 的材料分别为 64 份和 83 份, 各占 43.54% 和 56.46%。具有 *Pod-D1b* 基因型材料的 POD 活性(689.26 U g⁻¹ min⁻¹)显著高于具有 *Pod-D1a* 基因型材料(654.57 U g⁻¹ min⁻¹, $P < 0.05$), *Pod-D1b* 为优异等位变异。

在 *Pod-2D* 位点, 检测到 *Pod-2D-AA*、*Pod-2D-AG* 和 *Pod-2D-GG* 3 种等位变异, 分布频率分别为 37.09% (56 份)、14.57% (22 份)和 48.34% (73 份)。

表 4 不同等位变异对 POD 活性的影响
Table 4 Effects of different alleles on POD activity

基因 Gene	等位变异 Allele	品种数 Number of varieties	频率 Frequency (%)	POD 活性 POD activity (U g ⁻¹ min ⁻¹)	标准差 Standard deviation	范围 Range (U g ⁻¹ min ⁻¹)	变异系数 Coefficient of variation (%)
<i>Pod-A1</i>	<i>Pod-A1a</i>	72	47.68	633.59**	86.70	431.30–865.39	13.68
	<i>Pod-A1b</i>	79	52.32	710.99	106.61	519.29–954.81	14.99
<i>Pod-D1</i>	<i>Pod-D1a</i>	64	43.54	654.57*	102.01	461.40–874.21	15.58
	<i>Pod-D1b</i>	83	56.46	689.26	104.45	431.30–954.81	15.15
<i>Pod-2D</i>	<i>Pod-2D-AA</i>	56	37.09	572.75**	48.21	431.30–651.87	8.42
	<i>Pod-2D-AG</i>	22	14.57	652.01	15.01	628.88–676.29	2.30
	<i>Pod-2D-GG</i>	73	48.34	758.47	75.24	597.67–954.81	9.92

*和**分别表示同一基因位点不同等位变异间 POD 活性差异达到显著($P < 0.05$)和极显著($P < 0.01$)水平。

* and ** indicate significant differences in POD activity among alleles at the same locus at $P < 0.05$ and $P < 0.01$, respectively.

三者 POD 活性依次为 $572.75 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 、 $652.01 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 和 $758.47 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 两两间差异均达极显著水平($P < 0.01$), *Pod-2D-GG* 为优异等位变异。

2.3 *POD* 基因等位变异组合对 *POD* 活性的影响

在 151 份供试材料中, *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点共检测到 12 种等位变异组合, 依据 POD 活性将其分为 3 类(表 5), 具有 *Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-GG* (10.89%)、*Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-GG* (23.81%)、*Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-GG* (8.84%) 和 *Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-GG* (4.76%) 等位变异组合的小麦品种(系) POD 活性较高, 为高 POD 活性基因组合类型($758.14 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 48.30%); 含有 *Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-AG* (4.76%)、*Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-AG* (2.04%)、*Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-AG* (5.45%) 和 *Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-AG* (2.72%) 等位变异组合的小麦品种(系) POD 活性处于中等水平, 为中 POD 活性基因组合类型($652.01 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 14.97%); 携带 *Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-*

AA (4.76%)、*Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-AA* (8.16%)、*Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-AA* (11.56%) 和 *Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-AA* (12.25%) 等位变异组合的小麦品种(系) POD 活性较低, 为低 POD 活性基因组合类型($572.75 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 36.73%)。3 种类型间 POD 活性差异均达到显著水平($P < 0.05$), 而每类内的 4 种等位变异组合间差异不显著。

对 3 种类型间和每类内的 4 种等位变异组合间的基因型和 POD 活性进一步分析发现, 高 POD 活性基因组合类型均携带 *Pod-2D-GG* 优异等位变异, 中 POD 活性基因组合类型均以 *Pod-2D-AG* 为特征, 低 POD 活性基因组合类型均携带 *Pod-2D-AA* 等位变异, 表明 *Pod-2D* 基因对籽粒 POD 活性的影响最大。虽然每类内的 4 种等位变异组合间 POD 活性差异不显著, 但基因型与 POD 活性间仍呈现一定规律性: 高 POD 活性基因组合类型内, 携带 *Pod-A1b* 等位变异材料(*Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-GG* ($781.37 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$)、*Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-GG* ($759.06 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$))

表 5 不同等位变异组合对 *POD* 活性的影响

Table 5 Effects of different allelic combinations on *POD* activity

等位变异组合 Allelic combination	品种数 Number of varieties	频率 Frequency (%)	POD 活性 POD activity ($\text{U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$)	标准差 Standard deviation	范围 Range ($\text{U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$)	变异系数 Coefficient of variation (%)
<i>Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-GG</i>	16	10.89	781.37 A	65.16	678.74–874.21	8.34
<i>Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-GG</i>	35	23.81	759.06 A	86.83	597.67–954.81	11.44
<i>Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-GG</i>	13	8.84	740.05 A	60.01	634.82–865.39	8.11
<i>Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-GG</i>	7	4.76	734.10 A	52.97	676.75–822.32	7.22
高 POD 活性基因组合类型	71	48.30	758.14	75.31	597.67–954.81	9.93
High POD activity allelic combination type						
<i>Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-AG</i>	7	4.76	655.67 B	12.51	637.58–675.77	1.91
<i>Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-AG</i>	3	2.04	655.03 B	23.41	628.88–674.02	3.57
<i>Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-AG</i>	8	5.45	649.34 B	16.59	629.92–676.29	2.55
<i>Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-AG</i>	4	2.72	648.67 B	13.48	632.06–662.73	2.08
中 POD 活性基因组合类型	22	14.97	652.01	15.01	628.88–676.29	2.30
Medium POD activity allelic combination type						
<i>Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-AA</i>	7	4.76	583.62 C	45.33	523.44–651.87	7.77
<i>Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-AA</i>	12	8.16	576.15 C	40.90	519.29–640.04	7.10
<i>Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-AA</i>	17	11.56	573.59 C	59.80	431.30–650.97	10.42
<i>Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-AA</i>	18	12.25	565.46 C	45.45	461.40–625.96	8.04
低 POD 活性基因组合类型	54	36.73	572.75	48.56	431.30–651.87	8.48
Low POD activity allelic combination type						

同列数据后不同字母表示不同等位变异组合间 POD 活性差异达显著水平($P < 0.05$)。

Different letters following values within the same column indicate significant differences in *POD* activity among allelic combinations at $P < 0.05$.

的 POD 活性高于 *Pod-A1a* 等位变异材料(*Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-GG* (740.05 U g⁻¹ min⁻¹), *Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-GG* (734.10 U g⁻¹ min⁻¹)); 低 POD 活性基因组类型内, 携带 *Pod-A1b* 等位变异材料(*Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-AA* (583.62 U g⁻¹ min⁻¹), *Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-AA* (576.15 U g⁻¹ min⁻¹)) 的 POD 活性也高于 *Pod-A1a* 等位变异材料(*Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-AA* (573.59 U g⁻¹ min⁻¹), *Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-AA* (565.46 U g⁻¹ min⁻¹)), 表明 *Pod-A1* 基因对籽粒 POD 活性的影响较大。综上所述, 3 个位点对籽粒 POD 活性的遗传效应依次为 *Pod-2D* > *Pod-A1* > *Pod-D1*。

2.4 优异等位变异数目与籽粒 POD 活性回归分析

对 *Pod-A1b*、*Pod-D1b* 和 *Pod-2D-GG* 优异等位变异数目与籽粒 POD 活性进行回归分析, 结果显示, 籽粒 POD 活性与优异等位基因数目呈显著正相关, 表现出明显的加性效应, 随着优异等位基因数目增多, 籽粒 POD 活性逐渐升高($R^2 = 0.9681$, $P < 0.05$;

图 1-A)。优异等位基因数目对 POD 活性影响的多重比较分析进一步显示, 聚合 2 个和 3 个优异基因的小麦品种(系)籽粒 POD 活性(分别为 712.23 U g⁻¹ min⁻¹ 和 747.73 U g⁻¹ min⁻¹)显著高于聚合 0 个和 1 个优异基因的材料(分别为 565.46 U g⁻¹ min⁻¹ 和 613.60 U g⁻¹ min⁻¹) ($P < 0.05$; 表 6)。

在 151 份供试材料中, 18、44、46 和 39 份小麦品种(系)分别聚合 0、1、2 和 3 个优异等位基因, 占样本总数的 12.25%、29.93%、31.29%和 26.53% (表 6 和图 1-B)。筛选获得 9 份同时聚合 *Pod-A1b*、*Pod-D1b* 和 *Pod-2D-GG* 3 个优异等位变异且 POD 活性大于 800 U g⁻¹ min⁻¹ 的优异种质, 分别为良星 66、兰考 24、济麦 22、周 8425B、兰考 906、中 892、良星 99、Barra 和 Norin 67。

2.5 不同地区小麦品种(系)籽粒 POD 活性分析

不同地区小麦品种(系)籽粒 POD 活性存在较大差异, 如图 2 所示, 山东(742.24 U g⁻¹ min⁻¹)和河南(688.34 U g⁻¹ min⁻¹)小麦品种(系) POD 活性较高, 河北(615.43 U g⁻¹ min⁻¹)和陕西(620.23 U g⁻¹ min⁻¹)小

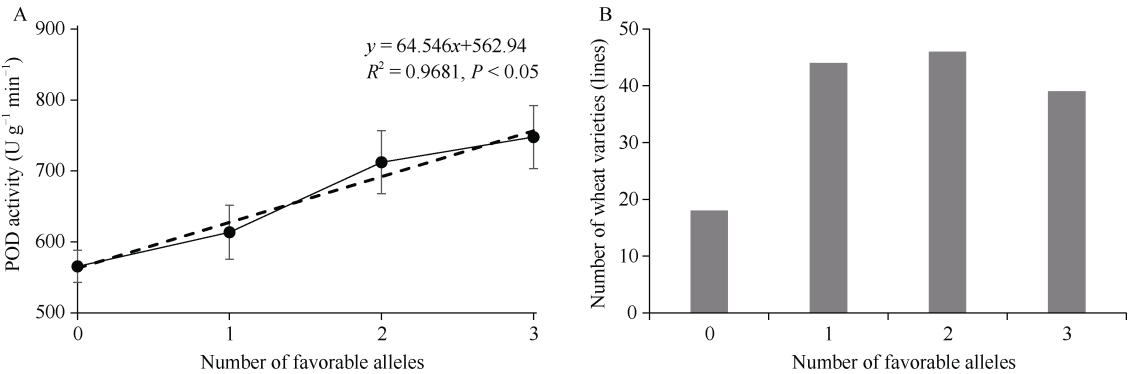


图 1 *POD* 基因优异等位变异分布分析

Fig. 1 Distribution of favorable alleles of *POD* genes

A: 优异等位基因数目与 POD 活性的回归分析; B: 151 份小麦品种(系)优异等位基因聚合情况。
A: linear regression between the number of favorable alleles and POD activity; B: pyramiding of favorable alleles in 151 wheat varieties (lines).

表 6 优异基因数目对小麦品种(系) POD 活性的影响

Table 6 Effects of the number of favorable alleles on POD activity in wheat varieties (lines)

优异基因数目 Number of favorable alleles	品种数 Number of varieties	POD 活性 POD activity (U g ⁻¹ min ⁻¹)	标准差 Standard deviation	范围 Range (U g ⁻¹ min ⁻¹)	变异系数 Coefficient of variation (%)
0	18	565.46 C	45.45	461.40–625.96	8.04
1	44	613.60 B	76.29	431.30–822.32	12.43
2	46	712.23 A	88.92	523.44–874.21	12.48
3	39	747.73 A	88.95	597.67–954.81	11.90

同列数据后不同字母表示聚合不同优异基因小麦品种(系)间 POD 活性差异达显著水平($P < 0.05$)。
Different letters following values within the same column indicate significant differences in POD activity among varieties (lines) carrying different numbers of favorable alleles at $P < 0.05$.

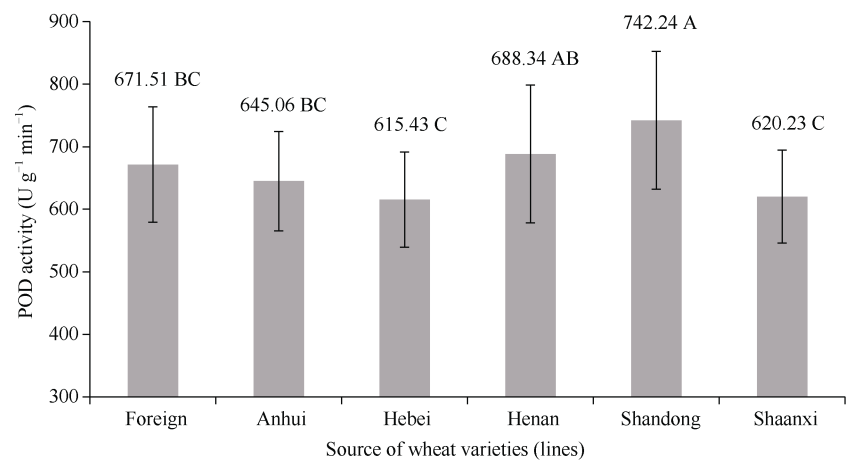


图 2 不同地区小麦品种(系) POD 活性比较分析
Fig. 2 Comparison of POD activity among wheat varieties (lines) from different regions

由于山西仅 3 个小麦品种, 因此未进行多重比较分析。不同字母表示不同地区间 POD 活性差异达显著水平($P < 0.05$)。Because only three varieties were from Shanxi province, multiple-comparison tests were not performed for this region. Different letters indicate significant differences in POD activity among regions at $P < 0.05$.

麦品种(系) POD 活性较低, 国外($671.51 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$)和安徽($645.06 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$)小麦品种(系) POD 活性处于中等水平。山西小麦品种 POD 活性平均为 $602.71 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 由于该地区仅 3 个品种, 所以未进行多重比较分析。

2.6 不同地区小麦品种(系) *POD* 基因等位变异及其组合分布频率

由表 7 可知, 不同地区小麦品种(系) *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点等位变异及其组合分布频率

存在明显差异。优异等位变异 *Pod-A1b* 在不同地区小麦品种(系)的分布频率从高到低依次为山东(83.33%) > 河南=安徽(50.00%) > 国外(47.37%) > 河北(42.86%) > 陕西(34.78%); *Pod-D1b* 的分布频率依次为河南(62.50%) > 河北(57.14%) > 山东(53.33%) > 国外(52.63%) > 陕西(47.83%) > 安徽(42.86%); *Pod-2D-GG* 的分布频率依次为山东(76.67%) > 河南(58.33%) > 国外(42.11%) > 陕西(30.43%) > 河北(28.57%) > 安徽(21.43%)。

表 7 不同地区小麦品种(系) *POD* 基因等位变异及其组合分布频率
Table 7 Distribution frequencies of *POD*-gene alleles and allelic combinations in wheat varieties from different regions

等位变异及其组合 Allele or allelic combination	分布频率 Distribution frequencies (%)						
	总的 All	国外 Foreign	安徽 Anhui	河北 Hebei	河南 Henan	山东 Shandong	陕西 Shaanxi
<i>Pod-A1a</i>	47.68	52.63	50.00	57.14	50.00	16.67	65.22
<i>Pod-A1b</i>	52.32	47.37	50.00	42.86	50.00	83.33	34.78
<i>Pod-D1a</i>	43.54	47.37	57.14	42.86	37.50	40.00	47.83
<i>Pod-D1b</i>	56.46	52.63	42.86	57.14	62.50	53.33	47.83
<i>Pod-2D-AA</i>	37.09	42.11	35.71	42.86	29.17	16.67	65.22
<i>Pod-2D-AG</i>	14.57	15.79	42.86	28.57	12.50	6.67	4.35
<i>Pod-2D-GG</i>	48.34	42.11	21.43	28.57	58.33	76.67	30.43
<i>Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-GG</i>	10.89	5.26	0.00	7.14	16.67	21.43	0.00
<i>Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-GG</i>	23.81	10.53	7.14	14.29	25.00	46.43	22.72
<i>Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-GG</i>	8.84	26.32	0.00	7.14	12.50	0.00	4.55
<i>Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-GG</i>	4.76	0.00	14.29	0.00	4.17	7.14	4.55
高 POD 活性等位基因组合类型 High POD activity allelic combination type	48.30	42.11	21.43	28.57	58.34	75.00	31.82
<i>Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-AG</i>	4.76	0.00	7.14	14.29	8.33	0.00	0.00

(续表 7)

等位变异及其组合 Allele or allelic combination	分布频率 Distribution frequencies (%)						
	总的 All	国外 Foreign	安徽 Anhui	河北 Hebei	河南 Henan	山东 Shandong	陕西 Shaanxi
<i>Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-AG</i>	2.04	5.26	14.29	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-AG</i>	5.45	5.26	14.29	7.14	4.17	3.57	4.55
<i>Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-AG</i>	2.72	5.26	7.14	7.14	0.00	3.57	0.00
中 POD 活性等位基因组合类型 Medium POD activity allelic combination type	14.97	15.78	42.86	28.57	12.50	7.14	4.55
<i>Pod-A1b/Pod-D1b/Pod-2D-AA</i>	4.76	5.26	7.14	0.00	6.25	3.57	4.55
<i>Pod-A1b/Pod-D1a/Pod-2D-AA</i>	8.16	15.79	14.29	14.29	2.08	7.14	9.09
<i>Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-AA</i>	11.56	5.26	14.29	14.29	10.42	3.57	18.18
<i>Pod-A1a/Pod-D1a/Pod-2D-AA</i>	12.25	15.79	0.00	14.29	10.42	3.57	31.82
低 POD 活性等位基因组合类型 Low POD activity allelic combination type	36.73	42.10	35.72	42.87	29.17	17.85	63.64

由于山西仅 3 个小麦品种, 因此未进行相关分析。

Because only three varieties were from Shanxi province, the corresponding analysis was not performed.

河南(58.34%)和山东(75.00%)小麦品种(系)含有较多的高 POD 活性基因组合类型(总体平均 48.30%); 安徽(42.86%)和河北(28.57%)小麦品种(系)具有较多的中 POD 活性基因组合类型(总体平均 14.97%); 陕西(63.64%)、河北(42.87%)和国外(42.10%)小麦品种(系)低 POD 活性基因组合类型占比较高(总体平均 36.73%)。山西小麦品种基因组合均为 *Pod-A1a/Pod-D1b/Pod-2D-AA*, 由于仅 3 个品种, 因此未进行比较分析。

3 讨论

3.1 POD 活性分子标记辅助选择的可行性

小麦籽粒 POD 活性通过调控面筋网络结构形成和面制品色泽氧化代谢, 直接影响面粉加工适应性和终端产品品质。高 POD 活性品种因能增强面筋强度、改善面制品色泽, 已成为小麦品质育种的重要目标^[33-34]。籽粒 POD 活性属于多基因控制的数量性状, 传统表型选择效率较低, 分子标记辅助选择可显著提升其育种效率^[35]。

本研究通过对 151 份国内外小麦品种(系)的 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点进行系统解析, 明确了 3 个位点均对小麦籽粒 POD 活性具有显著或极显著调控作用, 其中, 等位基因 *Pod-A1b*、*Pod-D1b* 和 *Pod-2D-GG* 与高 POD 活性相关, 等位基因 *Pod-A1a*、*Pod-D1a* 和 *Pod-2D-AA* 与低 POD 活性相关, 这与王丽丽等^[30]和陈杰等^[31]分别对新疆和黄淮麦区(南片)小麦品种 *Pod-A1*、*Pod-D1* 位点的研究结

果一致。同时, 本研究首次将 *Pod-2D* 与 *Pod-A1*、*Pod-D1* 位点联合分析, 为小麦籽粒 POD 活性多基因协同选择提供依据。

本研究中供试小麦材料籽粒 POD 活性存在广泛变异, 变幅为 431.30~954.81 U g⁻¹ min⁻¹, 变异系数达 15.52%。这一丰富的变异是遗传因素与环境因素共同作用的结果。151 份小麦品种(系) *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点存在不同的等位变异, 且不同等位变异组合的遗传效应差异显著, 携带低 POD 活性基因组合类型的材料平均活性仅为 572.75 U g⁻¹ min⁻¹, 而携带高 POD 活性基因组合类型材料平均活性达到 758.14 U g⁻¹ min⁻¹。此外, 环境及环境与基因型互作对 POD 活性呈极显著影响, 表明种植地点、年份等环境因子对 POD 活性具有一定的调控作用。丰富的表型与基因型变异, 为小麦籽粒 POD 活性的遗传改良提供了坚实的材料基础。不同地区小麦品种(系)籽粒 POD 活性与 *POD* 基因等位变异及其组合分布频率高度吻合, 山东和河南小麦品种(系)高 POD 活性基因组合类型分布频率(总体平均 48.30%)达 75.00%和 58.34%, 其 POD 活性分别为 742.24 U g⁻¹ min⁻¹ 和 688.34 U g⁻¹ min⁻¹, 高于其他地区小麦品种(系); 而河北和陕西小麦品种(系)低 POD 活性基因组合类型分布频率(平均 36.73%)分别为 42.87%和 63.64%, 其 POD 活性最低(615.43 U g⁻¹ min⁻¹ 和 620.23 U g⁻¹ min⁻¹)。该结果进一步证实了 *POD-3A1/POD-3A2*、*POD-7D1/POD-7D6* 和 *Excalibur_c95720_329-KASP* 标记辅助选择的有效性, 表明通

过 3 个位点等位变异的联合分析,可精准预测籽粒 POD 活性,为小麦 POD 活性定向改良提供可靠的分子标记辅助选择技术。

3.2 小麦 POD 活性改良的方向与策略

151 份供试材料中优异等位变异 *Pod-A1b*、*Pod-D1b* 和 *Pod-2D-GG* 的分布频率分别为 52.32%、56.46% 和 48.34%; 高 POD 活性基因组合类型占比 48.30%, 低 POD 活性基因组合类型占比 36.73%, 这与王丽丽等^[30]和陈杰等^[31]的研究结果基本一致,表明我国小麦品种 POD 基因优异等位变异及优势组合的分布频率偏低,籽粒 POD 活性存在较大的遗传改良潜力和提升空间。这可能与早期育种目标侧重产量性状、对品质相关的 POD 活性改良的重视程度不足有关;其次,前期研究多聚焦单一 POD 基因位点,缺乏对多基因协同效应的系统解析,导致在育种实践中难以实现 POD 活性的精准选择。因此,未在来小麦育种工作中,应加大对 POD 活性的选择压力,结合分子标记辅助选择技术,进行 POD 活性多基因协同选择,提高优异等位变异及优势组合的分布频率,从而实现高 POD 活性小麦品种的高效选育。

本研究证实,小麦籽粒 POD 活性与优异等位基因数目呈极显著正相关($R^2 = 0.9681$, $P < 0.05$); 聚合 2 个和 3 个优异基因的小麦品种(系)籽粒 POD 活性显著高于聚合 0 个和 1 个优异基因的材料($P < 0.05$),表明通过 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 3 个位点的联合选择,能有效地筛选出高 POD 活性材料,弥补单一位点选择的局限性,显著提升育种选择效率。这一结论与前人研究结果一致,即利用功能标记进行多重选择可有效提高选择效率^[24,32]。进一步分析发现,聚合 2 个和 3 个优异等位基因小麦品种(系)平均 POD 活性分别为 $712.23 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 和 $747.73 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 分布频率为 31.29% 和 26.53%; 携带高 POD 活性基因组合类型材料平均 POD 活性为 $758.14 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 分布频率为 48.30%。因此,可将聚合 2 个和 3 个优异等位基因且 POD 活性大于 $750 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 作为 POD 活性改良的育种目标。

面制品色泽不仅受 POD 活性调控,还与黄色素含量、多酚氧化酶(polyphenol oxidase, PPO)、脂肪氧化酶(lipoxygenase, LOX)活性等密切相关^[36]。因此,为实现 POD 活性改良与面制品色泽的协同提升,建议采取以下育种策略:首先,以本研究筛选出的良星 66、兰考 24 和济麦 22 等 9 份聚合 3 个优异等位变异(*Pod-A1b*、*Pod-D1b* 和 *Pod-2D-GG*)且 POD 活

性大于 $800 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 的优异种质为核心亲本,配置杂交组合;其次,在育种早期世代(F_2/F_3)利用分子标记进行联合选择,筛选携带 2~3 个优异 POD 基因、*Psy-A1b* (低黄色素)、*Ppo-A1b* (低 PPO 活性)和 *Lox-B1a* (高 LOX 活性)等优异基因的单株;最后,结合 POD 活性(大于 $750 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$)、面筋指数、面团稳定时间、面制品白度等表型鉴定,实现小麦 POD 活性与加工品质、面制品色泽的协同改良。此外,本研究发现 *Pod-2D* 位点对 POD 活性的调控效应最为显著(*Pod-2D* > *Pod-A1* > *Pod-D1*), 且 *Pod-2D-GG* 等位变异是高 POD 活性基因组合类型的核心特征,因此,在育种实践中可优先选择携带 *Pod-2D-GG* 的材料,再逐步聚合 *Pod-A1b* 和 *Pod-D1b* 等位变异,进一步提高育种选择效率。

3.3 小麦内源 POD 替代外源添加剂的潜力分析

食品工业中,POD 添加剂(如辣根过氧化物酶)通常以高比活形式($> 1000 \text{ U mg}^{-1}$)微量添加,用量仅为面粉质量的 0.001%~0.010%。前人研究发现,100 g 面粉中添加 250~400 U 的外源 POD 可显著改善面团流变学特性^[12,16]。基于本研究 POD 活性测定方法,供试材料最高 POD 活性达 $954.81 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$, 换算为 1591.67 U g^{-1} 全麦粉,远高于 POD 添加剂的常规用量。然而 Fraignier 等^[13]研究表明,小麦籽粒 POD 活性具有明显的组织特异性,从糊粉层到胚乳中心活性逐渐降低,面粉 POD 活性仅为麸皮的 5%~60%。此外,外源酶制剂经过纯化和稳定性处理,在面粉加工过程中其 pH 适应性、热稳定性及催化效率均优于内源酶^[37]。因此,本研究筛选出的高 POD 活性材料,其内源 POD 能否有效替代外源 POD 添加剂,还需通过加工过程中内源 POD 活性动态监测及面制品品质系统评价等进一步验证。

4 结论

Pod-A1、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点均对小麦籽粒 POD 活性具有显著影响,且遗传效应依次为 *Pod-2D* > *Pod-A1* > *Pod-D1*, *Pod-A1b*、*Pod-D1b* 和 *Pod-2D-GG* 为优异等位变异。供试材料中共检测到 12 种等位变异组合,依据籽粒 POD 活性将其划分为高、中、低 POD 活性基因组合类型,3 种类型间 POD 活性差异均达到显著水平,而每类内 4 种组合间差异不显著。小麦籽粒 POD 活性与优异等位基因聚合数目呈极显著正相关,将 *Pod-A1*、*Pod-D1* 和 *Pod-2D* 位点联合使用,可精准筛选出高 POD 活性材料,提升育种

效率。筛选出良星 66、兰考 24 和济麦 22 等 9 份同时聚合 3 个优异等位变异且 POD 活性大于 $800 \text{ U g}^{-1} \text{ min}^{-1}$ 的优异种质, 可作为选育籽粒高 POD 活性小麦品种的核心亲本。

References

- [1] 王晨, 张文博, 王济民. 我国粮食供给时空变迁及产能提升路径分析. 中国农业资源与区划, 2024, 45(9): 29–41.
Wang C, Zhang W B, Wang J M. The path analysis of spatial-temporal changes and productivity improvement of grain supply in China. Chin J Agric Resour Reg Plan, 2024, 45(9): 29–41 (in Chinese with English abstract).
- [2] 杨建仓, 雷水玲, 王戈. 小麦生产的重心演变路径及偏移分析. 中国农学通报, 2008, 24: 504–509.
Yang J C, Lei S L, Wang G. Analysis of the track and variation of wheat production gravity centre of China from 1949 to 2005. Chin Agric Sci Bull, 2008, 24: 504–509 (in Chinese with English abstract).
- [3] 张爱民, 李欣, 刘冬成, 等. 品质支撑农作物产业与未来发展. 中国农业科学, 2016, 49: 4265–4266.
Zhang A M, Li X, Liu D C, et al. Quality-the future of crop production. Sci Agric Sin, 2016, 49: 4265–4266 (in Chinese with English abstract).
- [4] Xiao J, Liu B, Yao Y Y, et al. Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China. Sci China Life Sci, 2022, 65: 1718–1775.
- [5] Marijan J, Samobor V, Mužić M, et al. Improving global competitiveness of China in wheat export by increasing wheat quality. Agric Stud, 2019, 3: 135–145.
- [6] 路辉丽, 彭星星, 尹豪, 等. 河南省小麦生产现状及优质小麦发展对策研究. 粮油食品科技, 2024, 32(1): 185–192.
Lu H L, Peng X X, Yin H, et al. Research on the current situation of wheat production and development strategies for high quality wheat in Henan province. Sci Technol Cereals Oils Foods, 2024, 32(1): 185–192 (in Chinese with English abstract).
- [7] Žilić S, Dodig D, Šukalović V H, et al. Bread and durum wheat compared for antioxidants contents, and lipoxygenase and peroxidase activities. Int J Food Sci Technol, 2010, 45: 1360–1367.
- [8] Maksimov I V, Cherepanova E A, Kuzmina O I, et al. Molecular peculiarities of the chitin-binding peroxidases of plants. Russ J Bioorg Chem, 2010, 36: 293–300.
- [9] Delcros J F, Rakotozafy L, Boussard A, et al. Effect of mixing conditions on the behavior of lipoxygenase, peroxidase, and catalase in wheat flour doughs. Cereal Chem, 1998, 75: 85–93.
- [10] Borrelli G M, De Leonardis A M, Fares C, et al. Effects of modified processing conditions on oxidative properties of semolina dough and pasta. Cereal Chem, 2003, 80: 225–231.
- [11] Rodriguez-Mateos A, Millar S J, Bhandari D G, et al. Formation of dityrosine cross-links during breadmaking. J Agric Food Chem, 2006, 54: 2761–2766.
- [12] Revanappa S B, Salimath P V, Prasada Rao U J S. Effect of peroxidase on textural quality of dough and arabinoxylan characteristics isolated from whole wheat flour dough. Int J Food Prop, 2014, 17: 2131–2141.
- [13] Fraignier M P, Michaux-Ferrière N, Kobrehel K. Distribution of peroxidases in durum wheat (*Triticum durum*). Cereal Chem, 2000, 77: 11–17.
- [14] Garcia R, Rakotozafy L, Telef N, et al. Oxidation of ferulic acid or arabinose-esterified ferulic acid by wheat germ peroxidase. J Agric Food Chem, 2002, 50: 3290–3298.
- [15] Hemalatha M S, Manu B T, Bhagwat S G, et al. Protein characteristics and peroxidase activities of different Indian wheat varieties and their relationship to chapati-making quality. Eur Food Res Technol, 2007, 225: 463–471.
- [16] Takasaki S, Kato Y, Murata M, et al. Effects of peroxidase and hydrogen peroxide on the dityrosine formation and the mixing characteristics of wheat-flour dough. Biosci Biotechnol Biochem, 2005, 69: 1686–1692.
- [17] Suzuki T, Kim S J, Mukasa Y, et al. Effects of lipase, lipoxygenase, peroxidase and free fatty acids on volatile compound found in boiled buckwheat noodles. J Sci Food Agric, 2010, 90: 1232–1237.
- [18] 单丽伟. 小麦种子过氧化物酶 WP1 的研究及其对面团流变学特性的影响. 西北农林科技大学博士学位论文, 陕西杨凌, 2010.
Shan L W. Study on Wheat Seed Peroxidase WP1 and Its Effects on the Mixing Properties of Dough. PhD Dissertation of Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi, China, 2010 (in Chinese with English abstract).
- [19] Feillet P, Autran J C, Icard-Vernière C. Pasta brownness: an assessment. J Cereal Sci, 2000, 32: 215–233.
- [20] Borrelli G M, De Leonardis A M, Platani C, et al. Distribution along durum wheat kernel of the components involved in semolina colour. J Cereal Sci, 2008, 48: 494–502.
- [21] Li W L, Faris J D, Chittoor J M, et al. Genomic mapping of defense response genes in wheat. Theor Appl Genet, 1999, 98: 226–233.
- [22] Zhou Z F, Guan H Y, Liu C C, et al. Identification of genomic regions affecting grain peroxidase activity in bread wheat using genome-wide association study. BMC Plant Biol, 2021, 21: 523.
- [23] Liu X Y, Cheng Y K, Geng H W, et al. Development of functional markers for peroxidase activity genes *TaPod-7AS* and *TaPod-4AL* in wheat. BMC Genom, 2025, 26: 538.
- [24] Wei J X, Geng H W, Zhang Y, et al. Mapping quantitative trait loci for peroxidase activity and developing gene-specific markers for *TaPod-A1* on wheat chromosome 3AL. Theor Appl Genet, 2015, 128: 2067–2076.
- [25] 时佳, 翟胜男, 刘金栋, 等. 普通小麦籽粒过氧化物酶活性全基因组关联分析. 中国农业科学, 2017, 50: 4212–4227.
Shi J, Zhai S N, Liu J D, et al. Genome-wide association study of grain peroxidase activity in common wheat. Sci Agric Sin, 2017, 50: 4212–4227 (in Chinese with English abstract).
- [26] Geng H W, Shi J, Fuerst E P, et al. Physical mapping of peroxidase genes and development of functional markers for *TaPod-D1* on bread wheat chromosome 7D. Front Plant Sci, 2019, 10: 523.
- [27] 翟胜男, 刘建军, 李豪圣, 等. 一种检测与小麦籽粒 POD 活性相关的 KASP 标记的引物组、试剂盒及应用. 中国专利: ZL202011356893.5, 2022-07-26.
Zhai S N, Liu J J, Li H S, et al. Primer set and kit for detecting KASP marker associated with wheat grain peroxidase (POD)

- activity, and use thereof. Chinese Patent: ZL202011356893.5, 2022-07-26 (in Chinese).
- [28] 耿洪伟, 白璐, 于月华, 等. 新疆小麦过氧化物酶活性基因 *TaPod-A1* 等位变异检测及其分布规律. 新疆农业大学学报, 2015, 38(3): 193–199.
- Geng H W, Bai L, Yu Y H, et al. Molecular identification and distribution of peroxidase (POD) gene *TaPod-A1* in Xinjiang wheat cultivars. J Xinjiang Agric Univ, 2015, 38(3): 193–199 (in Chinese with English abstract).
- [29] 谢磊, 战帅帅, 王丽丽, 等. 新疆冬小麦过氧化物酶基因 *TaPod-D1* 和 *TaPod-A1* 的等位变异及分布. 麦类作物学报, 2019, 39: 262–267.
- Xie L, Zhan S S, Wang L L, et al. Molecular identification and distribution analysis of peroxidase gene *TaPod-D1* and *TaPod-A1* in Xinjiang winter wheat. J Triticeae Crops, 2019, 39: 262–267 (in Chinese with English abstract).
- [30] 王丽丽, 战帅帅, 谢磊, 等. 新疆小麦籽粒过氧化物酶(POD)活性检测及其基因等位变异检测. 新疆农业科学, 2020, 57: 1765–1774.
- Wang L L, Zhan S S, Xie L, et al. Detection of peroxidase activity in Xinjiang wheat cultivars and allelic detection of related genes. Xinjiang Agric Sci, 2020, 57: 1765–1774 (in Chinese with English abstract).
- [31] 陈杰, 张星宇, 白冬, 等. 黄淮麦区(南片)小麦籽粒过氧化物酶活性分析及其等位基因检测. 麦类作物学报, 2021, 41: 1073–1080.
- Chen J, Zhang X Y, Bai D, et al. Detection of the peroxidase activity and allelic genes of wheat varieties from Huanghuai southern region. J Triticeae Crops, 2021, 41: 1073–1080 (in Chinese with English abstract).
- [32] 刘鑫源, 程宇坤, 王丽丽, 等. 新疆小麦过氧化物酶活性基因 *TaPod-A1*、*TaPod-A3* 和 *TaPod-D1* 等位变异及分布规律. 作物学报, 2025, 51: 68–78.
- Liu X Y, Cheng Y K, Wang L L, et al. Allelic variation and distribution of peroxidase activity genes *TaPod-A1*, *TaPod-A3*, and *TaPod-D1* of wheat in Xinjiang, China. Acta Agron Sin, 2025, 51: 68–78 (in Chinese with English abstract).
- [33] Gélinais P, Poitras E, McKinnon C M, et al. Oxido-reductases and lipases as dough-bleaching agents. Cereal Chem, 1998, 75: 810–814.
- [34] 何中虎, 夏先春, 陈新民, 等. 中国小麦育种进展与展望. 作物学报, 2011, 37: 202–215.
- He Z H, Xia X C, Chen X M, et al. Progress of wheat breeding in China and the future perspective. Acta Agron Sin, 2011, 37: 202–215 (in Chinese with English abstract).
- [35] 杜晓霖, 何瑞, 展宗冰, 等. 甘肃冬小麦品种(系)面粉品质性状相关基因分析. 麦类作物学报, 2024, 44: 36–45.
- Du X L, He R, Zhan Z B, et al. Analysis of genes related to flour processing quality traits in winter wheat varieties (lines) of Gansu province. J Triticeae Crops, 2024, 44: 36–45 (in Chinese with English abstract).
- [36] Zhai S N, Liu J D, Xu D A, et al. A genome-wide association study reveals a rich genetic architecture of flour color-related traits in bread wheat. Front Plant Sci, 2018, 9: 1136.
- [37] Motta J F G, de Freitas B C B, de Almeida A F, et al. Use of enzymes in the food industry: a review. Food Sci Technol, 2023, 43: e106222.