

EDWARD WITKOWSKI¹**JACEK WAGA**²**AMELIA BIELAWSKA**³**KRYSTYNA WITKOWSKA**¹**HELENA LUBER**³¹ Hodowla Roślin Smolice Sp. z o.o.² Zakład Oceny Jakości i Metod Hodowli Zbóż, IHAR w Krakowie³ Hodowla Roślin Rolniczych „Nasiona Kobierzyc” Sp. z o.o.

Wpływ selekcji na częstotliwość występowania podjednostek glutenin kodowanych chromosomem 1A w populacjach mieszańcowych pszenicy ozimej*

The influence of selection on the frequency of HMW glutenin subunits coded by chromosome 1A in winter wheat hybrid populations

Podjęto próbę oceny zmian w częstotliwości alleli (locus *Glu A1*) warunkujących syntezę glutenin HMW, jakie mogą zachodzić pod wpływem selekcji prowadzonej we wczesnych etapach hodowli. Okazało się, że selekcja intuicyjna ogranicza udział genotypów zawierających warianty kodujące wśród mieszańców o najwyższej masie 1000 ziaren – jednej z podstawowych cech selekcji w procesie hodowlanym. Wynik taki do pewnego stopnia tłumaczy, dlaczego wśród polskich odmian i rodów występuje tak znaczna liczba form zawierających wariant *Glu A1*-null. Prawdopodobnie obserwowany efekt jest wynikiem sprzężenia pomiędzy genami kontrolującymi gluteniny HMW a genami odpowiedzialnymi za różne cechy rolnicze będące podstawą selekcji w procesie hodowlanym. Zjawisko to utrudnia selekcję form o wysokiej MTZ i zawierających jednocześnie korzystne z punktu widzenia technologii warianty *Glu A1*-1 i *Glu A1*-2. Zależności takich nie zaobserwowano w przypadku plonu ziarna z kłosa.

Słowa kluczowe: pszenica ozima, gluteniny wielkocząsteczkowe, wpływ selekcji, parametry struktury plonu

The influence of early selection on changes of the frequencies of alleles (locus *Glu A1*) responsible for HMW glutenin synthesis was estimated. It was found that the intuitional selection reduced the participation of genotypes with subunits *Glu A1*-1 and *Glu A1*-2 among the hybrids with the highest

* Praca wykonana w ramach projektu badawczego własnego Nr 3 p06A 022 25 pt: Zmienność podjednostek białek gluteninowych pod wpływem selekcji na wybrane cechy użytkowe w populacjach mieszańcowych pszenicy ozimej (*Triticum aestivum* L), finansowanego przez Komitet Badań Naukowych PAN

weight of 1000 grains, known to be one of the main criteria applied in a breeding process. To some extent, this result explains why among the Polish varieties and breeding lines there occur so many forms with *Glu A1*-null variant. This might be due to the linkages between genes controlling HMW glutenins and genes governing various agronomic characters which are selected for in a breeding program. Such a dependence was not found case of grain yield per ear.

Key words: HMW glutenin subunits, influence of selection, winter wheat, yield parameters

WSTĘP

Gluteniny wysokocząsteczkowe (HMW) są jednym z ważniejszych składników biochemicznych ziarna pszenicy (Kączkowski, 2002). Wykazano, iż różne podjednostki tych białek są silnie powiązane ze zmiennością cech jakościowych (McRitchie i in., 1990; Payne i Rhodes, 1982; Payne i in. 1987; Popineau i in., 1994). Ponadto badania odmian i rodów pszenicy ozimej zgromadzonych w kolekcjach roboczych sugerują ich związek również z takimi cechami użytkowymi jak: plon ziaren z kłosa, liczba ziaren z kłosa czy odporność na mączniaka (*Erysiphe graminis*) (Węgrzyn i Waga, 1999).

Każdy z trzech genów warunkujących syntezę glutenin HMW (zlokalizowanych na chromosomach *1A*, *1B* i *1D*) tworzy serię alleli wielokrotnych. Poszczególne allele kodują jedną lub dwie podjednostki, które na obrazie elektroforetycznym tworzą pary prążków bądź pojedyncze frakcje białkowe (Payne i in., 1984). Liczba ich allelicznych wariantów nie jest tak znaczna jak gliadyn. Katalog Payne'a z 1983 roku opisuje trzy bloki dla chromosomu *1A*, jedenaście dla chromosomu *1B* i sześć dla chromosomu *1D* (Payne i Lawrence, 1983). Stąd też mniejsza ich przydatność do identyfikacji materiałów hodowlanych w porównaniu z białkami gliadynowymi (Waga, 2002). Jednakże gluteniny HMW są silniej niż gliadyny powiązane z jakością, dlatego hodowcy chętnie wykorzystują je w procesie selekcji jako markery biochemiczne cech jakościowych (Gianibelli i in., 2001).

Analiza polimorfizmu glutenin HMW dla polskich materiałów hodowlanych wykazała, że frakcje kodowane chromosomami *1B* i *1D* występują w zbliżonych liczebnie grupach odmian i rodów, natomiast znaczne dysproporcje stwierdzono dla podjednostek kodowanych chromosomem *1A* (Waga, 1997). Gen na chromosomie *1A* warunkuje syntezę trzech allelicznych wariantów — dwóch podjednostek (*Glu A1*-1 oraz *Glu A1*-2) oraz tzw. wariantu null (*Glu A1*-null), określanego też jako wariant niekodujący (Halford i in., 1992). Powstał on prawdopodobnie na skutek zablokowania genów struktury w obrębie locus *Glu A1* (Lafiandra i in., 1995). Wśród polskich odmian i rodów pszenicy ozimej *Glu A1*-null dominuje liczebnie nad allelicznymi wariantami z chromosomu *1A*, tj. *Glu A1*-1 oraz *Glu A1*-2 (Waga, 1997). Z punktu widzenia cech jakościowych jest to zjawisko niekorzystne, bowiem obecność null wariantu pogarsza właściwości technologiczne genotypu w przeciwieństwie do podjednostek 1 i 2, które mogą poprawiać wartości tych cech (Payne i in., 1987; Węgrzyn i Waga, 1999). Dotychczas nie stwierdzono, co jest przyczyną ilościowej dominacji wariantu null nad wariantami kodującymi. Można przypuszczać, że geny warunkujące gluteniny HMW są sprzężone z genami innych ważnych cech użytkowych, np. odpowiedzialnymi za plenność, a selekcja preferująca wysokie wartości

parametrów struktury plonu eliminuje podjednostki 1 i 2 już na wczesnych etapach hodowli. Pogląd ten jest hipotezą, której słuszność należy sprawdzić i udowodnić.

Celem pracy jest stwierdzenie, jak zmienia się częstotliwość alleli (locus *Glu A1*) warunkujących syntezę glutenin HMW pod wpływem selekcji na najwcześniejszym etapie procesu hodowlanego.

MATERIAŁ I METODY

Materiał roślinny

W 2001 roku wykonano sześć kombinacji krzyżowań pomiędzy odmianami Begra i Euris (komponenty mateczne), a odmianami Astron, Mikon i rodem MIB 496 (komponenty ojcowskie). W 2003 roku zebrano pojedynki roślinne należące do pokolenia F₂ sześciu populacji mieszańcowych, które wykorzystano jako materiał badawczy w niniejszej pracy. Łącznie zebrano 1300 roślin stosując dwa sposoby selekcji. W pierwszej kolejności dokonano wyboru pojedynków pod kątem cech fenotypowych, ważnych z punktu widzenia hodowcy (wysokość i pokrój rośliny, odporność na choroby), a następnie podobną liczbę pojedynków wybrano w sposób losowy. Dla każdej wybranej rośliny oznaczono: masę tysiąca ziaren (MTZ), plon ziarna z kłosa (PZK), procentową zawartość białka ogółem (PZBO) oraz liczbę sedymantacji (LS). Wszystkie prace związane z przygotowaniem materiału roślinnego do badań wykonano w HR Smolice Sp. z o.o.

Analizy biochemiczne

PZBO oznaczono metodą NIR (w bliskiej podczerwieni) z wykorzystaniem analizatora Infratec 1255. Liczbę sedymantacji określono na podstawie testu Zeleny'ego (Zeleny i in., 1960). Skład podjednostek białek gluteninowych (frakcje wysokocząsteczkowe) analizowano metodą elektroforezy zasadowej z dodatkiem soli sodowej siarczanu dodecyłu wg standardowej metody Laemmli (Laemmli, 1970). Obrazy elektroforetyczne interpretowano na podstawie katalogu Payne'a (Payne i Lawrence, 1983). Analizy biochemiczne wykonano w Zakładzie Oceny Jakości i Metod Hodowli Zbóż IHAR w Krakowie.

Opracowanie wyników

Na podstawie analizy elektroforetycznej dla każdej populacji mieszańcowej utworzono dwie grupy osobników różniących się pod względem glutenin HMW kodowanych chromosomem 1A:

- genotypy zawierające kodujący wariant białkowy (podjednostki *GluA1-1* i *Glu A1-2*);
- genotypy zawierające wariant niekodujący (*Glu A1-null*).

Grupa pierwsza obejmowała zarówno homozygoty pod względem genu w locus *Glu A1* (intensywnie wybarwiony prążek) jak i heterozygoty (słabiej wybarwiony prążek). W obrębie każdej kombinacji i metody selekcji określono procentowy udział roślin należących do poszczególnych grup genotypów.

W następnej kolejności populacje mieszańcowe podzielono na trzy klasy (A, B i C) pod względem wartości każdej z czterech badanych cech użytkowych. Do klasy A zaliczano rośliny o najniższych, do klasy B o średnich natomiast do klasy C o najwyższych wartościach poszczególnych cech. W obrębie utworzonych klas określono procentowy

udział wariantów kodujących i niekodujących uzyskanych drogą wyboru losowego i selekcji.

WYNIKI

Dla każdej kombinacji krzyżowań utworzono po dwie populacje mieszańcowe: pierwsza z nich obejmowała pojedynki roślinne wybrane w sposób losowy, a druga w wyniku zastosowania presji selekcyjnej. Określono procentowy udział osobników zawierających wariant kodujący glutenin HMW (podjednostki *Glu A1-1* lub *Glu A1-2*) oraz zawierających wariant null (tab. 1).

Tabela 1

Częstotliwość alleli: *Glu A1-1* lub 2 i *Glu A1-null* w badanych populacjach mieszańcowych (%)
The frequency (%) of alleles *Glu A1-null* and *Glu A1-1* or 2 in the investigated hybrids of winter wheat

Kombinacja Combinations	Wybór losowy Random choice		A1-Null/A1	Selekcja Selection		A1- Null/A1
	Glu A1- Null	Glu A1-1 lub 2		Glu A1-Null	Glu A1-1 lub 2	
Begra × Mikon	5,7	94,3	0,06	17,5	82,5	0,21
Begra × Astron	18,7	81,3	0,23	17,8	82,2	0,22
Begra × MIB 496	24,7	75,3	0,33	17,7	82,3	0,22
Euris × Mikon	0,0	100,0	0,00	0,0	100,0	0,00
Euris × Astron	50,7	49,3	1,03	14,5	85,5	0,17
Euris × MIB 496	29,4	70,6	0,42	22,9	77,1	0,30
Średnio dla kombinacji z allelem <i>Glu A1-1</i> Average of combinations with <i>Glu A1-1</i>	18,8	81,2	0,33	12,5	87,5	0,15
Średnio dla kombinacji z allelem <i>Glu A1-2</i> Average of combinations with <i>Glu A1-2</i>	27,1	72,9	0,38	20,3	79,7	0,26
Średnio dla wszystkich kombinacji Average of all combinations	21,5	78,5	0,35	15,1	84,9	0,19

Wśród pojedynków wybranych losowo obserwowano zróżnicowanie liczebności osobników z gluteninami typu 1 i 2, których procentowy udział wahał się w przedziale od 50 do 100%. Zastosowanie presji selekcyjnej ustabilizowało ich częstotliwość na poziomie 80%. Wyjątek stanowiła kombinacja Euris × Astron, w której ponownie warianty kodujące wyparły całkowicie formy typu null, co z punktu widzenia właściwości technologicznych wydaje się być zjawiskiem korzystnym, jednakże trudnym do jednoznacznej interpretacji.

Kierunek modyfikacji puli genowej w populacjach wybranych losowo i poddanych selekcji odzwierciedlają zmiany wskaźnika N/K (stosunek liczebności wariantów niekodujących: kodujących). Zmniejszenie jego wartości odzwierciedla korzystny trend zmian, do jakich należy zaliczyć zwiększenie liczebności wariantów kodujących. Znaczący korzystny wpływ selekcji obserwowano w przypadku kombinacji Euris × Astron — tutaj udział osobników z wariantem kodującym zwiększył się prawie dwukrotnie — natomiast obniżenie ich liczebności odnotowano dla kombinacji Begra × Mikon. W pozostałych kombinacjach selekcja spowodowała nieznaczne zwiększenie liczebności genotypów zawierających wariant kodujący.

W następnej kolejności analizowano populacje mieszańcowe pod kątem czterech cech użytkowych: MTZ, PZK, PZBO i LS. Określono udział wariantów kodujących i nie kodujących w trzech klasach: wysokiej, średniej i niskiej wartości każdej cechy (tab. 2).

Tabela 2

Częstotliwość (%) występowania wariantów Glu A1-1, Glu A1-2 oraz Glu A1-null w 3 klasach wartości (A, B, C) analizowanych cech użytkowych populacji F₃ pszenicy ozimej
The frequency (%) of Glu A1-1, GLU A1-2 and GLU A1-null variants in 3 classes (A, B, C) of the analyzed traits in F₃ winter wheat hybrids

Kombinacja Combinations	Wybór Choice	Wariant Variant	Białko Protein			Liczba sedymentacji Number of sedimentations			Plon ziarna z kłosa Grain yield per ear			Masa 1000 ziaren Weight of 1000 grains		
			A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Begra × Mikon	losowy	Null	3,8	1,9	0,0	0,0	6,0	0,0	0,0	1,9	3,8	1,9	3,8	0,0
	random	A1	50,0	34,6	9,7	10,0	70,0	14,0	21,2	46,2	26,9	25,0	38,5	30,8
	selekcja	Null	6,0	9,6	1,9	7,7	7,7	1,9	3,8	9,7	3,8	1,9	11,5	3,8
Begra × Astron	selekcja	A1	51,7	26,8	3,8	3,8	63,2	15,6	11,5	42,3	28,9	9,7	63,5	9,6
	losowy	Null	3,1	12,5	3,1	1,6	12,3	4,7	6,3	10,8	1,8	6,3	10,9	1,6
	random	A1	17,4	48,4	15,5	9,6	53	18,8	31,3	45,1	4,7	25,0	34,3	21,9
Begra × MIB 496	selekcja	Null	6,5	9,7	1,6	6,5	9,7	1,6	4,8	11,3	1,6	1,6	12,9	3,2
	selekcja	A1	45,1	32,3	4,8	32,3	45,1	4,8	24,2	45,2	12,9	25,8	45,2	11,3
	losowy	Null	13,4	10,3	1,0	3,1	18,6	3,1	3,1	19,6	2,0	4,1	13,4	7,2
Euris × Mikon	random	A1	33,0	37,1	5,2	5,2	45,3	24,7	10,3	52,6	12,4	17,5	40,3	17,5
	selekcja	Null	5,9	10,8	1,0	0,0	12,7	4,9	1,0	10,8	5,9	1,0	11,8	4,9
	selekcja	A1	26,4	51,0	4,9	1,0	53,9	27,5	3,9	48,0	30,4	16,7	51,9	13,7
Euris × Astron	losowy	Null	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	random	A1	41,7	54,2	4,1	22,4	49,0	28,6	12,0	56,0	32,0	16,0	46,0	38,0
	selekcja	Null	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euris × MIB 496	selekcja	A1	51,0	46,9	2,1	24,5	61,2	14,3	12,0	41,1	46,9	14,3	65,6	20,1
	losowy	Null	20,5	24,4	5,1	16,5	32,9	1,3	15,0	17,5	18,8	6,3	34,2	10,1
	random	A1	14,1	29,5	6,4	10,0	35,4	3,9	18,8	22,4	7,5	2,5	40,6	6,3
Euris × MIB 496	selekcja	Null	9,2	3,9	1,3	6,6	6,6	1,3	0,0	3,9	10,5	0,0	7,9	6,6
	selekcja	A1	42,2	35,6	7,8	13,2	63,2	9,1	1,3	27,6	56,7	0,0	59,2	26,3
	losowy	Null	8,8	18,4	2,2	19,1	8,1	2,2	1,5	11,0	16,9	6,6	16,9	5,9
Euris × MIB 496	random	A1	14,7	49,3	6,6	41,2	28,7	0,7	0,0	28,7	41,9	14,0	41,2	15,4
	selekcja	Null	5,3	16,8	0,8	14,5	8,4	0,0	0,8	9,2	13,0	1,5	19,1	2,3
	selekcja	A1	18,3	54,2	4,6	39,7	36,6	0,8	4,6	39,7	32,7	18,3	52,7	6,1

A — niska; low

B — średnia; medium

C — wysoka; high

Równocześnie zwrócono szczególną uwagę jak selekcja zmienia wzajemne proporcje w poszczególnych klasach wartości cechy. Porównanie struktury populacji osobników wybranych losowo i uzyskanych na drodze selekcji pozwala stwierdzić zarysowujący się ukierunkowany wpływ selekcji na częstotliwość genów warunkujących podjednostki 1 i 2 w przypadku MTZ, PZK i PZBO. Zarówno dla MTZ jak i PZBO obserwowano zmniejszenie udziału wariantów kodujących w grupie osobników o najwyższych wartościach cech we wszystkich kombinacjach z wyjątkiem Euris × Astron. W przypadku MTZ efekt równoważenia tego trendu był widoczny w klasie średnich wartości cechy, w których liczebność osobników z wariantem kodującym wyraźnie wzrosła, natomiast

w przypadku PZBO efekt taki obserwowano zarówno w klasie niskich jak i średnich wartości cechy.

Inaczej zachowują się badane populacje mieszańcowe pod względem PZK. W czterech spośród sześciu badanych kombinacji obserwowano wzrost liczebności wariantów kodujących w klasie o najwyższej wartości, a spadek w klasach o niskich i średnich wartościach cechy.

Trudno byłoby natomiast wnioskować o jednoznacznie ukierunkowanym wpływie selekcji na częstotliwość genów warunkujących gluteniny HMW w przypadku LS. Obserwując zmiany pod wpływem selekcji stwierdzono w przypadku jednej kombinacji krzyżowań wzrost, w dwóch spadek a w trzech brak zmiany liczebności genotypów z wariantem kodującym w klasie najwyższych wartości cechy.

DYSKUSJA

Związek bloków białek zapasowych z cechami użytkowymi pszenicy był przedmiotem wielu prac badawczych. Ich strategia najczęściej polegała na określeniu zróżnicowania średnich wartości badanych cech pomiędzy grupami genotypów, w których uprzednio identyfikowano odmienne warianty białkowe kodowane genami należącymi do jednej serii alleli wielokrotnych (Branlard i Dardevet, 1985; Payne i in. 1987; Węgrzyn i Waga, 1999). Podobne zależności badano w opisanym doświadczeniu jednakże zastosowano odmienne podejście do tego problemu. Badane populacje mieszańcowe poddano selekcji według kryteriów stosowanych na najwcześniejszym etapie hodowli zbóż (pokrój rośliny, odporność na choroby). W następnej kolejności oceniano jak presja selekcyjna wpływa na częstotliwość allelicznych wariantów glutenin HMW kodowanych chromosomem 1A. Analizowano więc zmiany w strukturze populacji mieszańcowych i stwierdzono, że modyfikacje puli genowej mogą wynikać ze związku między białkami a cechami użytkowymi. Uzyskano także informacje jak zmienia się częstotliwość wariantów kodujących podjednostki *Glu A1-1* i *Glu A1-2* w grupach mieszańców o niskich, średnich i wysokich wartościach rozpatrywanych cech użytkowych.

Okazało się, że selekcja na wczesnych etapach hodowli ogranicza udział genotypów zawierających warianty kodujące wśród mieszańców o najwyższej MTZ i PZBO. Wynik taki do pewnego stopnia tłumaczy, dlaczego wśród polskich odmian i rodów występuje znaczna przewaga form zawierających wariant *Glu A1-null*. Wczesny wybór genotypów o korzystnych wartościach tych dwóch cech może — w późniejszych etapach hodowli — automatycznie ograniczać ilościowy udział genotypów zawierających warianty kodujące. Obserwowany efekt jest prawdopodobnie wynikiem sprzężenia, a to utrudnia selekcję form o wysokiej MTZ i PZBO oraz zawierających jednocześnie korzystne z punktu widzenia technologii warianty *Glu A1-1* i *Glu A1-2*. Przypuszczalnie uzyskanie takich genotypów jest możliwe na drodze identyfikacji rekombinantów, w których nastąpiło połączenie korzystnych genów w wyniku crossing-over.

Takie ograniczenia nie powinny występować w przypadku PZK, co sugeruje fakt zwiększenia procentowego udziału podjednostek 1 i 2 w grupie mieszańców o najwyższych wartościach tej cechy.

Warto podkreślić, iż nie zawsze obecność wariantu *Glu A1*-null jest czynnikiem pogarszającym właściwości technologiczne. Bardzo mocny gluten i duża energia ciasta pogarszają niekiedy jego właściwości elastyczne, co w znacznym stopniu utrudnia wypiek. Wprowadzenie null wariantu białek gluteninowych do form pszenicy o takich właściwościach reologicznych może przyczyniać się do ukształtowania właściwości fizykochemicznych glutenu na optymalnym poziomie, co wyraźnie poprawia przydatność mąki dla potrzeb produkcji (Rogers i in., 2001).

Wartość uzyskanych informacji jest tym większa, iż doświadczenie prowadzono zgodnie z metodą stosowaną w praktycznym procesie hodowlanym, stąd uzyskane wyniki wydają się być silniej osadzone w realiach praktycznej hodowli niż badania realizowane wcześniej. Można przypuszczać, iż kontynuacja tych badań pozwoli w przyszłości opracować nową strategię hodowli z wykorzystaniem bloków białek zapasowych jako markerów biochemicznych cech użytkowych, w której istotnym elementem będą: ocena biometryczna, biochemiczna i elektroforetyczna.

WNIOSKI

1. Presja selekcyjna u większości kombinacji mieszańcowych spowodowała nieznaczne zwiększenie liczebności genotypów zawierających wariant kodujący. Wyraźnie korzystny wpływ selekcji odnotowano dla kombinacji Euris × Astron.
2. Selekcja ograniczyła udział genotypów zawierających warianty kodujące wśród mieszańców o najwyższej masie 1000 ziaren i wysokiej zawartości białka ogółem.
3. Wpływ selekcji na częstotliwość wariantów kodujących powiązanych z liczbą sedimentacji nie jest jednoznaczny i zależy od kombinacji mieszańcowej.
4. Stwierdzono brak istotnego wpływu selekcji na częstotliwość *Glu A1*-1 lub 2 oraz *Glu A1*-null w przypadku plonu ziarna z kłosa. Dla obu grup pojedynków (losowych i selekcionowanych) odnotowano znaczny udział wariantów kodujących.

LITERATURA

- Branlard G., Dardevet M. 1985. Diversity of grain protein and bread wheat quality. II. Correlation between high molecular subunits and flour quality characteristics. *J. Cereal Sci.* 3: 345 — 354.
- Gianibelli M. C., Larroque O. R., MacRitchie F., Wrigley C. W. 2001. Biochemical, genetic and molecular characterization of wheat glutenin and its component subunits. *Cereal Chem.* 78 (6): 635 — 646.
- Halford N. G., Field J. M., Blair H., Urwin P., Moore K., Robert L., Thompson R., Flavell R. B., Tatham A. S., Shewry P. R. 1992. Analysis of HMW glutenin subunits encoded by chromosome 1A of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) indicates quantitative effects on grain quality. *Theor. Appl. Genet.* 83: 373 — 378.
- Kączkowski J. 2002. Nowe poglądy na strukturę i funkcje białek zapasowych zbóż na przykładzie pszenicy (*Triticum aestivum* L.). *Biul. IHAR* 223/224: 3 — 31.
- Lafiandra D., Splendido R., Tomassini C., Porceddu E. 1985. Lack of expression of certain storage proteins in bread wheats; distribution and genetic analysis of null forms. In: Laszity R., Bekes F. (eds.). *Proceedings from 3rd International Workshop on Gluten Proteins*. Singapore: World Scientific Publishing: 71 — 90.
- Laemmli V. K. 1970. Cleavage of structural proteins during assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* 227: 680 — 685.
- MacRitchie F., du Cros D. L., Wrigley C. W. 1990. Flour polypeptides related to wheat quality. *Adv. Cereal Sci. Technol.* 10: 79 — 145.

- Payne P. I., Lawrence G. J. 1983. Catalogue of alleles for the complex gene loci *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*, which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Res. Commun.* 11/1: 29 — 35.
- Payne P. I., Holt L. M., Jackson E. A., Law C. N. 1984. Wheat storage proteins: Their genetics and their potential for manipulation by plant breeding. *Phill. Trans. Royal. Soc. London B* 304: 259 — 371.
- Payne P. I., Nightingale M. A., Krattiger A. F., Holt L. M. 1987. The relationship between HMW glutenin subunits composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J. Sci. Food Agric.* 40: 51 — 65.
- Popineau Y., Cornec M., Lefebvre J., Marchylo B. 1994. Influence of high *Mr* glutenin subunits on gluten polymers and rheological properties of glutes and gluten sub-fractions of near-isogenic lines of wheat Sicco. *J. Cereal Sci.* 19: 231 — 241.
- Rogers W. J., Sayers E. J., Ru K. L. 2001. Deficiency of individual high molecular weight glutenin subunits affords flexibility in breeding strategies for bread-making quality in wheat *Triticum aestivum* L. *Euphytica* 117: 99 — 109.
- Waga J. 1997. Polimorfizm białek gliadynowych i gluteninowych a jakość pszenicy ozimej (*Triticum aestivum* L.). *Biul. IHAR* 204: 205 — 218.
- Waga J. 2000. Syntetyczna metoda klasyfikacji białek gliadynowych. *Biul. IHAR* 215:35 — 60.
- Węgrzyn S., Waga J. 1999. Powiązanie białek gluteninowych ze zmiennością ważniejszych cech użytkowych odmian i rodów pszenicy ozimej. *Biul. IHAR* 211: 55 — 69.
- Zeleny L., Greenway W. T., Gurney G. M., Fifield C. C., Lebsock K. L. 1960. Sedimentation value as the index of dough mixing characteristics in early-generation wheat selections. *Cereal Chem.* 37: 67.