

JERZY NAWRACAŁA¹**WITOLD BRZEZIŃSKI**²

Katedra Genetyki i Hodowli Roślin

¹ Akademia Rolnicza im. A. Cieszkowskiego w Poznaniu² Stacja Doświadczalna Oceny Odmian, Słupia Wielka

Wczesna selekcja genotypów pszenicy o potencjalnie dobrej jakości wypiekowej

Early selection of wheat genotypes with potentially good breadmaking quality

Wykonano krzyżowanie dialleliczne pomiędzy ośmioma odmianami pszenicy ozimej, należącymi do grup jakościowych A, B i C i różniących się składem HMW-GS. Z roślin pokolenia F₁ rosnących w szklarni, zebrano ziarniaki F₂, na których połówkach przeprowadzono elektroforezę SDS-PAGE. Selekcjonowano segreganty homozygotyczne pod względem wszystkich alleli kodujących HMW-GS. W kombinacjach Zyta × Korweta, Roma × Zyta, Mobela × Begra i Roma × Mobela wyselekcjonowano homozygotyczne segreganty o wysokiej (10 i 9 punktów), wyższej od odmian rodzicielskich, liczbie punktów jakościowych podjednostek gluteninowych.

Słowa kluczowe: gluteniny, pszenica, punkty jakościowe, wczesna selekcja

Diallel crosses between eight winter wheat varieties of A, B and C quality group and differing in HMW-GS composition were made. From F₁ plants growing in greenhouse, F₂ kernels were collected and halves of the kernels were electrophoreses with SDS-PAGE. Segregants homozygotic in all alleles encoding HMW-GS were selected. In cross combinations Zyta × Korweta, Roma × Zyta, Mobela × Begra and Roma × Mobela homozygotic segregants with high quality scores of glutenin subunits (10 and 9 score), exceeding those higher for parental varieties, were selected.

Key words: glutenins, wheat, quality score, early selection

WSTĘP

Białka zapasowe występujące w endospermie ziarniaków pszenicy — gluteniny i gliadyny, są głównie odpowiedzialne za wartość wypiekową. Gluteniny stanowią około 45% całości białek endospermu i dzielą się na wysokocząsteczkowe podjednostki białek gluteninowych (HMW-GS) i niskocząsteczkowe podjednostki białek gluteninowych (LMW-GS) o wielkości od 30 kd do 120 kd (Redaelii i in., 1995). Wysokocząsteczkowe gluteniny stanowią jedynie 10% wszystkich białek zapasowych, ale generują 50–70% zmienności cech technologicznych (Węgrzyn i Waga, 1999). Wielokrotnie wykazano związek pomiędzy obecnością poszczególnych podjednostek białek gluteninowych

a jakością wypiekową ziarna. Stwierdzono, np. że podjednoski 5+10 i 7+9 korzystnie wpływają na jakość, natomiast podjednostki 2+12 i 6+8 niekorzystnie (Waga i Cygankiewicz, 1996). Podobnie Bichoński i Stachowicz (1998) obserwowali, że najwyższe oceny wartości technologicznych w większości przypadków były związane z blokami białkowymi Glu-B1 7+9 i Glu-D1 5+10, natomiast rody charakteryzujące się najniższą ilością punktów w końcowej ocenie jakości powiązane były z blokami Glu-B1 6+8 i Glu-D1 2+12.

Geny kodujące HMW-GS są zlokalizowane w trzech kompleksowych loci Glu A1, Glu B1 i Glu D1 znajdujących się na długich ramionach chromosomów 1A, 1B i 1D. Zasadniczą klasyfikację alleli występujących w tych loci podał (Payne i Lawrence, 1983). Niezależne dziedziczenie podjednostek kodowanych przez allele znajdujące się na różnych chromosomach, oraz stosunkowo łatwa identyfikacja wysokocząsteczkowych glutenin metodą elektroforezy stanowią, że wysokocząsteczkowe gluteniny są dobrymi markerami pomagającymi w selekcji genotypów o dobrej jakości wypiekowej. Galowa i wsp. (1998) stwierdzili, że HMW-GS mogą być wykorzystane jako marker molekularny jakości wypiekowej. Hodowcy coraz częściej wykorzystują markery gluteninowe do przeprowadzenia takiej selekcji. Jednak w hodowli najczęściej najpierw prowadzi się selekcję na cechy rolnicze np. odporność, potencjał plonowania, a następnie wyprowadzone linie sprawdza się dopiero pod względem cech wartości technologicznych ziarna.

Celem pracy była jak najszybsza, przeprowadzona na ziarniakach zebranych z roślin pokolenia F₁ (endosperm i zarodek — pokolenie F₂), identyfikacja segregantów homozygotycznych pod względem wszystkich alleli kodujących HWM-GS, charakteryzujących się korzystnym składem podjednostek.

MATERIAŁ I METODY

Do doświadczenia wybrano osiem odmian pszenicy ozimej Begrę, Korwetę, Zytę, Mobełę, Mikon, Romę Rysę i Almari reprezentujące różne grupy wartości technologicznej A, B i C (Kaczyński, 2001). Odmiany różniły się także (oprócz Korwety i Romy) składem podjednostek białek gluteninowych. Krzyżowanie dialleliczne pomiędzy ośmioma odmianami pszenicy ozimej przeprowadzono w 2001 roku w Rolniczym Gospodarstwie Doświadczalnym Dłóń. Ziarniaki mieszańcowe z piętnastu kombinacji krzyżówkowych, wysiano bezpośrednio po zbiorze. Rośliny pokolenia F₁ prowadzono w szklarni Katedry Genetyki i Hodowli Roślin Akademii Rolniczej w Poznaniu wg metodyki podanej w Instrukcji Wdrożeniowej „Przystosowanie i wdrożenie metody pojedynczych nasion do hodowli pszenicy ozimej” (Nawracała, 2002). Ziarniaki z roślin F₁ zbierano w lutym 2002 roku. Na połówkach ziarniaków zebranych z roślin pokolenia F₁ wykonano w Laboratorium Elektroforetycznym „WIBEX” elektroforezę SDS-PAGE według metodyki podanej przez Brzezińskiego (1993). W obrazach elektroforetycznych identyfikację białek gluteninowych przeprowadzono na podstawie opracowania „Katalog elektroforetyczny odmian zbóż zarejestrowanych w Polsce” (Brzeziński, 2003) Analizowano rozkład białek gluteninowych (HMW-GS) w zależności od kombinacji krzyżowania pod kątem identyfikacji układów homozygotycznych.

WYNIKI

Wyniki analizy elektroforetycznej przedstawiono w tabeli 1. Genotypy homozygotyczne zidentyfikowano w każdej kombinacji krzyżówkowej. Najwięcej homozygot znaleziono w kombinacjach krzyżówkowych (Mikon × Begra, Roma × Begra, Rysa × Mobela, Almari × Rysa), w których komponenty rodzicielskie różniły się pod względem jednej pary alleli (tab. 1).

Tabela 1

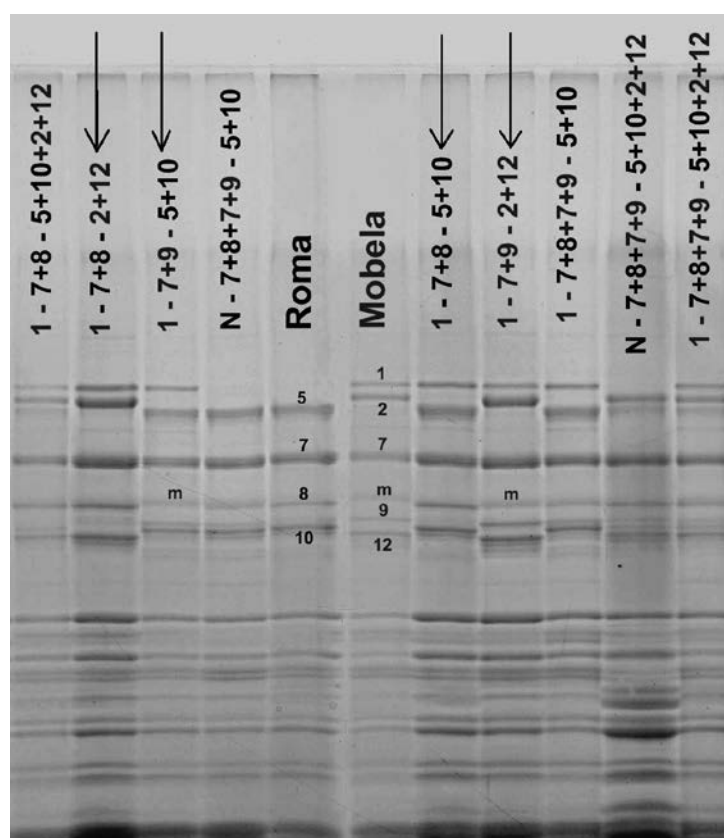
Wyselekcjonowane homozygoty z wybranych kombinacji krzyżówkowych
Homozygots selected from tested cross combinations

Kombinacja krzyżówkowa Cross combination	Liczba ziarniaków wyselekcjonowanych Number of selected kernels	Układ podjednostek gluteninowych na chromosomach HMW-GS loci			Punktacja jakościowa podjednostek gluteninowych Breadmaking quality scores
1	2	3	4	5	6
		1 A	1 B	1 D	
Zyta × Korweta	2	2*	7+8	5+10	10
	3	2*	7+9	5+10	9
	2	null	7+8	5+10	8
	1	null	7+8	5+10	7
Zyta × Begra	2	2*	7+9	5+10	9
	1	2*	7+9	2+12	7
Korweta × Begra	5	null	7+9	5+10	7
Roma × Zyta	1	null	7+8	2+12	6
	1	2*	7+9	2+12	7
	1	null	7+9	5+10	7
Mobela × Begra	5	1	7+9	5+10	9
	4	1	7+9	2+12	7
	2	null	7+9	5+10	7
	1	null	7+9	2+12	5
Mikon × Begra	13	1	7+9	5+10	9
	2	null	7+9	5+10	7
Roma × Begra	8	null	7+8	5+10	8
	7	null	7+9	5+10	7
Zyta × Almari	4	2*	7+9	2+12	7
	2	2*	6+8	2+12	6
Begra × Almari	3	null	7+9	5+10	7
	2	null	6+8	5+10	6
	2	null	7+9	2+12	5
Roma × Mobela ¹	1	null	6+8	2+12	4
	4	1	7+8	5+10	10
	2	1	7+8	2+12	8
	3	1	7+9	5+10	9
	5	1	7+9	2+12	7
	2	null	7+8	5+10	8
	2	null	7+9	5+10	7
Rysa × Mobela	2	null	7+9	2+12	5
	6	1	7+9	2+12	7
Rysa × Mobela	6	null	7+9	2+12	5
	3	1	7+9	5+10	9
Mikon × Rysa	1	1	7+9	2+12	7
	1	null	7+9	5+10	7

1	2	3	4	5	6
Almari × Roma	1	null	7+8	5+10	8
	2	null	7+8	2+12	6
	1	null	6+8	2+12	4
Almari × Rysa	4	null	7+9	2+12	5
	2	null	6+8	2+12	4
Almari × Mikon	3	1	7+9	5+10	9
	1	1	6+8	5+10	8
	1	null	6+8	2+12	4

1 — W kombinacji krzyżówkowej Roma × Mobela analizowano 60 ziarniaków

1 — In Roma × Mobela cross combination 60 kernels were analyzed



Rys. 1. Rozdział elektroforetyczny białek gluteninowych w ziarniakach F₂ i odmianach rodzicielskich.

Liczby przy prążkach oznaczają poszczególne wysokocząsteczkowe podjednostki gluteninowe. Strzałkami zaznaczono ziarniaki homozygotyczne. Prążek m jest nieskatalogowaną podjednostką występującą w odmianie Mobela

Fig. 1. Electrophoretic pattern of HMW-GS in F₂ wheat kernels and parental varieties. The band numbers correspond to high molecular weight glutenin subunits. Homozygotic kernels are marked with arrows. Band m is not catalogued subunit present in cv. Mobela

W takich kombinacjach, teoretycznie układy homozygotyczne typu rodzicielskiego powinny występować w połowie badanych ziarniaków. W związku z małą liczbą analizowanych ziarniaków (20) obserwowano od 6 (Almari $\times$ Rysa) do 15 homozygot (Roma $\times$ Begra). W tego typu kombinacjach krzyżówkowych nie można oczywiście znaleźć segregantów o większej liczbie punktów jakościowych podjednostek gluteninowych niż komponenty rodzicielskie. W kombinacjach krzyżówkowych, w których odmiany rodzicielskie różniły się pod względem dwóch par alleli, możliwe do znalezienia były cztery układy homozygotyczne. Tylko w kombinacji Mobela $\times$ Begra i Begra $\times$ Almari zidentyfikowano wszystkie cztery możliwe układy homozygotyczne (tab. 1). Wśród segregantów kombinacji Mobela $\times$ Begra znaleziono segreganty o większej liczbie punktów jakościowych (9) niż komponenty rodzicielskie. W pozostałych kombinacjach, z czterech możliwych, znaleziono trzy, dwa lub jeden układy homozygotyczne. W kombinacjach Zyta $\times$ Begra, Zyta $\times$ Roma i Mobela $\times$ Begra wyselekcjonowano ziarniaki mające 9 punktów jakościowych. W kombinacjach krzyżówkowych, w których odmiany rodzicielskie różniły się pod względem wszystkich trzech par alleli, możliwych do znalezienia było osiem układów homozygotycznych. Najwięcej, siedem układów homozygotycznych wyodrębniono z kombinacji Roma $\times$ Mobela, w której analizowano 60 ziarniaków. W pozostałych kombinacjach: Zyta $\times$ Korweta, Roma $\times$ Zyta i Almari $\times$ Mikon znaleziono cztery lub trzy układy homozygotyczne (tab. 1). Homozygotyczne segreganty o wysokiej (10 i 9 punktów), wyższej od odmian rodzicielskich, liczbie punktów jakościowych podjednostek gluteninowych zidentyfikowano w kombinacjach Zyta $\times$ Korweta i Roma $\times$ Mobela (rys. 1).

DYSKUSJA

W doświadczeniu przeprowadzono analizy elektroforetyczne na ziarniakach F_2 zebranych w szklarni już w lutym 2002 roku. Tak wczesną selekcję umożliwiło powiązanie analiz elektroforetycznych z metodą pojedynczych nasion, którą prowadzono otrzymany materiał. Ponieważ ekspresja genów kodujących podjednostki białek gluteninowych nie zależy od wpływu środowiska sprawdzenie obecności poszczególnych bloków można było przeprowadzić na ziarniakach zebranych z roślin rosnących w szklarni.

Proste dziedziczenie mendlowskie genów kodujące podjednostki białek gluteinowych sprawia, że identyfikacja układów homozygotycznych w otrzymanych obrazach elektroforetycznych w większości kombinacji krzyżówkowych nie stanowiła problemu. Znając genotyp komponentów rodzicielskich łatwo można przewidzieć, jakie segreganty mogą wystąpić w pokoleniu F_2 , a więc możemy teoretycznie przewidzieć, jakie obrazy elektroforetyczne będziemy obserwować. W niektórych przypadkach jednak obraz elektroforetyczny prążków jest podobny dla różnych genotypów. Z takim problemem spotkano się przy identyfikacji homozygot pod względem podjednostek kodowanych chromosomem 1A, w przypadku kombinacji krzyżówkowych, w których komponenty rodzicielskie miały podjednostki 1 i null lub 2* i null. W takich przypadkach obraz elektroforetyczny heterozygoty null,1 jest podobny do obrazu homozygoty 1,1 a obraz heterozygoty null, 2* jest podobny do obrazu homozygoty 2*, 2*. Należy pamiętać o tym, że przeprowadzana

analiza elektroforetyczna dotyczy białek zapasowych endospermu, dlatego też nawet przy monogenicznym uwarunkowaniu danej podjednostki gluteninowej, w kombinacjach krzyżowania, w których komponenty rodzicielskie różnią się pod względem obecności danego allelu, w pokoleniu F₂ występują cztery różne genotypy (np. AAA, AAa, Aaa i aaa), przekładające się na cztery obrazy prążka. Heterozygotę można by odróżnić po intensywności wybarwienia prążka. Takie rozróżnienie intensywności zabarwienia prążka na podstawie pomiarów densytometrycznych przeprowadzili Autran i wsp. (1975) analizując dziedziczenie białek gliadynowych. Stwierdzili jednak, że identyfikację utrudniał fakt, że względna zmiana intensywności zabarwienia prążka była mniejsza niż by to teoretycznie wynikało z różnicy pomiędzy klasami. Branland (1983) ustalając sposób dziedziczenia białek gliadynowych na podstawie analizy ziarniaków F₂ podzielił intensywność wybarwienia prążków na pięć klas (+++, ++, +, trace, 0) mimo, że teoretycznie możliwe są tylko cztery klasy. Bezpośrednia identyfikacja allelu null jest możliwa przez markery RAPD. Bustos i wsp. (2000) określili startery do identyfikacji genów kodujących podjednostki gluteninowe na chromosomach 1A i 1D, w tym allelu null. W przypadku trudności z rozróżnieniem homozygoty od heterozygoty ostatecznym rozstrzygnięciem będzie analiza ziarniaków zebranych z roślin F₂.

W doświadczeniu wyselekcjonowano ziarniaki homozygotyczne, zawierające korzystne bloki gluteninowe (np. 2*-7+8-5+10, 1-7+9-5+10), o wysokiej liczbie punktów jakościowych podjednostek gluteninowych. Można podać bardzo wiele przykładów prac potwierdzających związek pomiędzy odpowiednim składem podjednostek gluteninowych a dobrą jakością wypiekową. Branland i wsp. (2001) stwierdzili, że na test Zeleny'ego w największym stopniu pozytywnie wpływały podjednostki 2* i 5+10. Ivanov i wsp. (1998) otrzymali statystycznie istotną korelację pomiędzy punktami jakościowymi a niektórymi cechami jakościowymi oraz ustalili, że największy pozytywny wpływ na jakość miały podjednostki 5+10, a następnie 2*. Rodriguez-Quijano i wsp. (2001) przeprowadzając dokładną analizę wpływu HMW podjednostek typu x i y, stwierdzili, że podjednostka 5 ma silniejszy korzystny wpływ na test sedymentacji SDS niż podjednostka 10. Dodatnia korelacja pomiędzy punktami jakościowymi podjednostek gluteninowych a indeksem glutenu została odnotowana przez Jurkovic i wsp. (2000). Tohver i wsp. (2001) badając właściwości wypiekowe otrzymanych z Finlandii 26 linii i 12 odmian stwierdzili, że najlepsze były genotypy zawierające podjednostki gluteninowe 2*, 14+15, 7+8 i 5+10. Bronneke i wsp. (2000) sprawdzili skład HMW-GS w 156 niemieckich odmianach pszenicy. Stwierdzili, że dodatni wpływ na wartość wypiekową miały podjednostki 1, 2*, 7+9, 14+15, 17+18 i 5+10. Najwyższą wartość rapid mix test (RMT) wykazywały odmiany o składzie 1-7+9-5+10. W Polsce szczegółowe badania przeprowadzili Waga (1996) oraz Węgrzyn i Waga (1999). Analizowali oni związek pomiędzy poszczególnymi blokami gluteninowymi a parametrami jakości technologicznej ziarna. Stwierdzili istotny związek pomiędzy blokami gluteninowymi kodowanymi chromosomem 1A a liczbą sedymentacji, elastyczności E1 i E2, rezystencji oraz stałości ciasta. Bloki kodowane chromosomem 1D wpływały na zmienność wszystkich parametrów technologicznych z wyjątkiem czasu rozwoju ciasta. Z najwyższą średnią rozpatrywanych cech technologicznych powiązane były istotnie bloki Glu 1A 1, Glu 1B

7+9 i Glu 1D 5+10. Alleliczne warianty bloków gluteninowych Glu A1 Null, Glu B1 6+8 i Glu D1 2+12 związane były z niskimi średnimi wartościami cech technologicznych. Stwierdzili oni jednocześnie, że bloki Glu A1 1 i Glu D1 5+10 obserwowano u odmian charakteryzujących się niskimi wartościami plonu, plonu ziaren z kłosa oraz liczby ziaren z kłosa. Bloki Glu A1 null i Glu D1 2+12 związane były natomiast z najwyższymi średnimi wartościami parametrów struktury plonu. Świadczy to o tym, że bloki oddziałujące korzystnie na jakość technologiczną są jednocześnie związane z niskimi wartościami parametrów struktury plonu, natomiast bloki oddziałujące na jakość niekorzystnie pozostają w związku z wysoką plennością.

Wyselekcjonowanie homozygoty pod względem alleli kodujących podjednostki gluteninowe posiadającej korzystny skład HMW-GS, o wysokiej liczbie punktów jakościowych nie gwarantuje automatycznie wyprowadzenia linii o bardzo dobrej jakości wypiekowej. Wiadomo z wcześniejszych badań, że skład białek gluteninowych jest odpowiedzialny za jakość ziarna tylko w 40–50% (Bedo i in., 1995). Np. Tohver i wsp. (2001) nie znaleźli istotnej korelacji pomiędzy punktami jakościowymi a testem Zelenego. Linie hodowlane o najkorzystniejszej liczbie punktów — 10 miały wartość testu Zelenego pomiędzy 48 a 68 ml, ale żadna z tych linii nie miała najlepszej wartości wypiekowej. Jost i wsp. (1994) wyprowadzając 21 linii siostrzanych mających ten sam korzystny skład podjednostek gluteninowych (2*-7+9-5+10) obserwował dużą, istotną zmienność pod względem zawartości białka i innych cech jakościowych. Odmiana pszenicy jarej Solitaire, która zawierała optymalną kompozycję podjednostek gluteninowych miała mąkę o optymalnej elastyczności, ale o zbyt małej rozciągliwości (Blackman i Payne, 1987). Przykłady przytoczone powyżej wskazują, że nie zawsze genotypy o korzystnym składzie HMW-GS posiadają dobrą jakość wypiekową. Można stwierdzić jednak, że pośród linii pszenicy posiadających korzystne podjednostki gluteninowe potencjalnie można wyselekcjonować linie o dobrej jakości technologicznej ziarna. Natomiast szansa na znalezienie linii o dobrej jakości wypiekowej pośród linii z niekorzystnym składem podjednostek gluteninowych jest znikoma.

WNIOSKI

1. Selekcja genotypów homozygotycznych, charakteryzujących się korzystnym składem wysokocząsteczkowych glutenin (HMWG) jest możliwa w ziarniakach F₂.
2. W przypadku, kiedy komponenty rodzicielskie różnią się pod względem podjednostek 1 i null oraz 2* i null kodowanych przez GluA1 loci, homozygotyczność wyselekcjonowanych ziarniaków z podjednostką 1 lub 2* wymaga potwierdzenia w potomstwie.
3. W kombinacjach Zyta × Korweta, Roma × Zyta, Mobela × Begra i Roma × Mobela wyselekcjonowano homozygotyczne segreganty o wysokiej, wyższej od odmian rodzicielskich, liczbie punktów jakościowych podjednostek gluteninowych.
4. W kombinacjach krzyżówkowych, w których odmiany rodzicielskie różnią się pod względem trzech par alleli, w celu znalezienia wszystkich możliwych segregantów należy wykonać analizy około 200 ziarniaków.

LITERATURA

- Autran J. C., Bourdet A. 1975. L'identification des varietes de ble: etablisement d'un tableau general de determination fonde sur le diagramme electrophoretique des gliadines du grain. Ann. Amelior. Plantes 25: 288 — 301.
- Bedo Z., Karpati G., Vida J., Kramarik L., Lang L. 1995. Good breadmaking quality wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes with 2 + 12 subunits composition at the Glu-D1 locus. Cereal Res. Commun. 23:283 — 291.
- Bichoński A., Stachowicz M. 1998. Powiązanie białek gliadynowych i gluteninowych z wybranymi cechami technologicznymi rodów i odmian pszenicy ozimej. Biul. IHAR 208: 43 — 46.
- Blackman J. A., Payne P. J. 1987. Grain quality in wheat breeding. Lupton E. G. H. (ed.), Chapman and Hall, London: 454 — 485.
- Branlard G. 1983. Study of genetic determination of 20 gliadyn bands. Theor. Appl. Genet. 64: 155 — 162.
- Branlard G., Dardevet M., Saccomano R., Lagoute F., Gourdon J. 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. Proceedings of the 6th International Wheat Conference, 5–9 June 2000, Budapest, Hungary: 157 — 167.
- Bronneke V., Zimmermann G., Killermann B. 2000. Effect of high molecular weight glutenins and D-zone gliadins on bread-making quality in German wheat varieties. Cereal Res. Commun. 28: 187 — 194.
- Brzeziński W. 1993. Katalog elektroforetyczny pszenic polskich. Wiadomości Odmianoznawcze Z. 54: 5 — 11.
- Brzeziński W. 2003. Katalog elektroforetyczny odmian zbóż zarejestrowanych w Polsce. (w druku).
- de Bustos A., Rubio P., Soler C., Garcia P., Jouve N. 2001. Marker assisted selection to improve HMW-glutenins in wheat. Proceedings of the 6th International Wheat Conference, 5–9 June, 2000. Budapest, Hungary: 188 — 194.
- Galova Z., Smolkowa H., Michalik I., Gregova E. 1998. Prediction of breadmaking quality of wheat grain on the base of electrophoretic spectra of HMW glutenin subunits. Rostl. Výroba 44 (3): 111 — 116.
- Ivanov P., Todorov I., Stoeva I., Ivanova I. 1998. Biochemical and technological characteristics of *Triticum aestivum* lines from two crosses between high and low breadmaking quality cultivars. Cereal Res. Commun. 26 (4): 455 — 461.
- Jost M., Fister R., Vapa L., Javornik B. 1994. Variation of breadmaking quality traits within wheat sister lines having the same HMW glutenin subunits composition. Proc. of Int. Colloquium "Impact of Biotechnology on Agriculture": 273 — 279.
- Jurkovic Z., Sudar R., Drezner G., Horvat D. 2000. The HMW glutenin subunit composition of OS wheat cultivars and their relationship with bread-making quality. Cereal Res. Commun. 28 (3): 271 — 277.
- Kaczyński L. Lista opisowa odmian 2000. Centralny Ośrodek Badania Odmian Roślin Uprawnych. Słupia Wielka 2001: 17 — 33.
- Nawracała J. 2002. Instrukcja Wdrożeniowa. „Przystosowanie i wdrożenie metody pojedynczych nasion do hodowli pszenicy ozimej”. Sprawozdanie z tematu zleconego AWRSP: 1 — 33.
- Payne P., Lawrence G. 1983. Catalogue of alleles for the complex gene loci, Glu-A1, Glu-B1, and Glu-D1 which code for high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. Cereal Res. Commun. Vol. 11, No 1: 29 — 35.
- Redaelli R., Morel M. H., Autran J. C., Pogna N. E. 1995. Genetic analysis of low Mr glutenin subunits fractionated by two-dimensional electrophoresis (A-PAGE × SDS-PAGE). J. Cereal Sci. 21:5 — 13.
- Rodriguez-Quijano M., Nieto-Taladriz M. T., Gomez M., Vazquez J. F. 2001. Quality influence comparison of some x- and y- type HMW glutenin subunits coded by Glu-D1 locus. Proceedings of the 6th International Wheat Conference, 5–9 June 2000, Budapest, Hungary: 188 — 194.
- Thover M., Koppel R., Ingver A. 2001. Characterization of gliadin and HMW glutenin subunit alleles and their relation to bread-making quality in common spring wheat cultivars and breeding lines. Cereal Res. Commun. 29 (3/ 4): 405 — 412.
- Waga J. 1996. Charakterystyka frakcji białek gliadynowych i gluteninowych odmian i rodów pszenicy ozimej z kolekcji IHAR i ich związek z liczbą sedymentacji. Biul. IHAR 197: 3 — 13.

- Waga J., Cygankiewicz A. 1996. Możliwości oszacowania jakości technologicznej ziarna pszenicy na podstawie wyników analizy elektroforetycznej białek gliadynowych i gluteninowych. Biul. IHAR 197: 15 — 20.
- Węgrzyn S., Waga J. 1999. Powiązanie białek gluteninowych ze zmiennością ważniejszych cech użytkowych odmian i rodów pszenicy ozimej. Biul. IHAR 211: 55 — 68.