

MACIEJ KAŁA¹
MATEUSZ PRZYBOROWSKI¹
BOGUSŁAWA ŁUGOWSKA²
SEBASTIAN GASPARIS¹
ANNA NADOLSKA-ORCZYK¹

¹ Zakład Genomiki Funkcjonalnej, Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — Państwowy Instytut Badawczy w Radzikowie

² DANKO Hodowla Roślin Sp. z o.o. z/s w Choryni, Choryń 27, 64-000 Kościan

Charakterystyka białek glutenu w materiałach hodowlanych pszenicy*

Characteristics of gluten proteins in breeding lines of wheat

Jakość wypiekowa uzyskiwanego materiału hodowlanego jest jednym z ważniejszych kierunków w pracach nad udoskonalaniem pszenicy. Prowadzono badania białek gluteninowych i gliadynowych, które wchodzi w skład glutenu wpływającego między innymi na elastyczność, zwartość i rozciągliwość ciasta. Badano podjednostki glutenin wielkocząsteczkowych (HMW-GS) i ω -gliadyny w odmianach i rodach pszenicy ozimej i jarej z 2016 roku, pochodzących z trzech spółek hodowlanych: Hodowla Roślin Danko Sp. z o.o., Hodowla Roślin Smolice Sp. z o.o. i Hodowla Roślin Strzelce Sp. z o.o. Analizę wykonano w żelach poliakrylamidowych metodą SDS-PAGE i A-PAGE. Wśród testowanych obiektów najczęściej była reprezentowana podjednostka 7+9 kodowana w locus *Glu-B1* (około 45% obiektów). Podjednostki *Glu-D1*(5+10) i *Glu-D1*(2+12) występowały po równo we wszystkich obiektach. Na podstawie uzyskanych wyników określono występowanie podjednostek gluteninowych HMW a także ω gliadyn i zróżnicowanie badanych linii hodowlanych pochodzących z trzech spółek zajmujących się hodowlą pszenicy w Polsce.

Słowa kluczowe: A-PAGE, frekwencje, gluteniny, gliadyny, SDS-PAGE, pszenica, zróżnicowanie

Bread-making quality traits are very important parameters in wheat improvement. Gluten regulates viscoelastic properties of dough i.e. elasticity and extensibility. We examined high molecular weight glutenin subunits (HMW-GS) and ω -gliadins from breeding stocks and cultivars of winter and spring wheat, provided by three Polish breeding companies: HR Danko, HR Smolice and HR Strzelce. Proteins were separated on polyacrylamide gels using SDS-PAGE and A-PAGE methods. Among examined objects the most frequently represented (about 45%) subunit was *Glu-B1*(7+9). Subunits *Glu-D1*(5+10) and *Glu-D1*(2+12) were represented equally in all pools. The results provide the information about HMW-GS and ω -gliadins frequencies and diversity of the breeding lines in breeding companies.

* Badania są finansowane z Programu Wieloletniego MRiRW, zad. 2.1.

Redaktor prowadzący: Danuta Boros

Key word: A-PAGE, frequentation, diversity, glutenin, gliadins, SDS-PAGE, wheat

WSTĘP

Gluten jest mieszaniną białek gliadynowych i gluteninowych, który powstaje podczas mieszania śrutu lub mąki z wodą. W ziarnach pszenicy najpowszechniej występującymi białkami (ok. 45%) są gluteniny (Huebner i Wall, 1976), składające się głównie z glutaminy i proliny. Wyróżnia się dwie frakcje glutenin: wielkocząsteczkowe (HMW) o masie 65–90 KDa oraz niskocząsteczkowe (LMW) o masie 30–40 KDa (Aghagholizadeh i in., 2017). Ze względu na mobilność elektroforetyczną w żelu poliakrylamidowym gluteniny dzielą się na cztery podjednostki: HMW — A, LMW — B, C i D. Białka HMW i LMW połączone są mostkami disulfidowymi i mogą tworzyć polimery. U heksaploidalnych pszenic podjednostki HMW są kodowane przez geny znajdujące się na dłuższych ramionach chromosomów 1A, 1B i 1D, odpowiednio w *loci Glu-A1*, *Glu-B1* i *Glu-D1*. Białka wysokocząsteczkowe, które stanowią 10% wszystkich białek zapasowych, mają największy wpływ na elastyczność i zwartość ciasta (Burnouf i Bouriquet, 1980; Franaszek i in., 2013). Spośród około 30 podjednostek białka HMW, tylko te świadczą o wysokiej jakości wypiekowej, które wpływają na wysoką wartość wskaźnika sedymentacji SDS. Suma punktacji poszczególnych podjednostek z trzech loci (*Glu1-A*, *B*, *D*) dostarcza informacji na temat wartości wypiekowych, które opisano w tabeli 1 (Payne, 1987; Rogers, 1989). Ustalono m.in. że podjednostki 5+10 i 7+9 wpływają korzystnie na jakość wypiekową ziarna w przeciwieństwie do 2+12 i 6+8 (Waga i Winiarski, 1996). Tym samym analiza elektroforetyczna umożliwia wyselekcjonowanie ziarna o wysokiej jakości technologicznej (Nawracała i Brzeziński, 2004).

Tabela 1

Skala numeryczna umożliwiająca określenie jakości wypiekowej na podstawie opisanych podjednostek (za Payne, 1987; Rogers, 1989, Cornish i in. 2006) oraz odpowiadające im nazewnictwo wg. National BioResource Project (NBRP) (McIntosh i in., 2003)

A numeric scale to evaluate bread-making quality as a function of the described subunits (according to Payne, 1987; Rogers, 1989, Cornish et al. 2006) and corresponding terminology according to the National BioResource Project (NBRP) (McIntosh et al. 2003)

Punktacja — Score	Chromosom — Chromosome			Nazewnictwo wg NBRP Nomenclature according to NBRP
	1A	1B	1D	
4	-	-	5+10	Glu-D1d
3	1	-	-	Glu-A1a
3	2*	-	-	Glu-A1b
3	-	17+18	-	Glu-B1i
3	-	7+8	-	Glu-B1b
3	-	13+16	-	Glu-B1f
3	-	14+15	-	Glu-B1h
2	-	7+9	-	Glu-B1c
2	-	-	2+12	Glu-D1a
1	null	-	-	Glu-A1-1a
1	-	7	-	Glu-B1a
1	-	6+8	-	Glu-B1d
1	-	20	-	Glu-B1-le

Ponadto, podjednostki HMW i LMW ze względu na stopień rozgałęzienia i długość polimerów, mają istotny wpływ na zwartość ciasta (Kasarda, 1999). Polimorfizm glutenin umożliwia badanie zróżnicowania genotypów pszenicy (Fang i in., 2009; Waga i in., 2009). Drugą składową glutenu są monomeryczne gliadyny, które podobnie jak gluteniny należą do prolamin. Ze względu na wielkość wyróżnia się trzy frakcje gliadyn: bogatych w siarkę α -, β - γ - (30–45 kDa) i charakteryzująca się niską zawartością siarki frakcja ω - (50–75 kDa) (Langer i Salamanowicz, 2011). Większość podjednostek γ i ω jest kodowanych w locus *Gli-1* natomiast podjednostki α i β w locus *Gli-2* (Porceddu i in, 1998). Gliadyny odpowiadają za rozciągliwość ciasta. Mogą też służyć jako marker zróżnicowania genetycznego.

MATERIAŁY I METODY

Objektami do badań były podjednostki białka HMW-GS badane w 40 odmianach z HR Strzelce oraz w 66 odmianach i 49 mieszańcach z HR Smolice. Wyrównanie w tych obiektach weryfikowano przez analizę podjednostek z sześciu ziarniaków. Do badania HMW-GS i ω -gliadyny wykorzystano 619 obiektów pochodzących z Danko HR. Było to 19 mieszańców, z których wyprowadzono 100 linii F₅, i z każdej przetestowano po sześć roślin. Wszystkie objekty pochodziły z 2016 roku. Rozdział podjednostek HMW wykonano metodą SDS-PAGE (Laemmli, 1970) według modyfikacji Brzezińskiego (1993). Białka gluteninowe izolowano w buforze ekstrakcyjnym składającym się z 0,02 g błękitu bromofenolowego, 10 ml Tris-HCl, 16 ml 10% SDS, 8 ml glicerolu i 40 ml H₂O z dodatkiem 5% β -merkaptotetanolu przez około 1 godzinę. Rozdział prowadzono w żelu poliakrylamidowym o stężeniu T=8% przez około 4 godziny pod napięciem 300V. Gliadyny ekstrahowano 70% alkoholem etylowym przez 12 h i rozdzielano metodą A-PAGE w buforze zawierającym kwas mrówkowy o pH=3 w żelu o stężeniu T=7% i pod napięciem 500V (Bushuk i Zillman, 1987; mod. Brzeziński, 1993). Elektroforezę prowadzono w aparacie DESAGA VA. Żele barwiono roztworem Roti®-Blue firmy Carl ROTH według zaleceń producenta. Wyrównanie podjednostek w poszczególnych krzyżówkach liczono sumując liczbę występowania podjednostek z danego genotypu, które w poszczególnych *loci* były identyczne. Uzyskany wynik dzielono przez zakładane 100% wyrównanie, następnie sumowano rezultat z genotypami z danej krzyżówki. Analizę wzorów prążkowych gliadyn wykonano w programie GelAnalyzer 2010 (Lazar, 2010). Do wizualizacji i analizy statystycznej zastosowano program R v. 3.3.1. Do porównania rozkładu podjednostek gluteninowych zastosowano test Kruskala Wallisa. Analizę głównych współrzędnych (PCoA) wykonano w programie XLSTAT v. 19.02.

WYNIKI I DYSKUSJA

Częstotliwość występowania podjednostek gluteninowych w ziarniakach badanych obiektów z trzech spółek hodowlanych przedstawiono w tabeli 2 i na rys. 1. Przeważająca liczba ziarniaków (410 obiektów) posiadała w locus *Glu-A1* niekodujący wariant null. Podobny wynik potwierdzają wcześniejsze doniesienia (Payne i Lawrence, 1983;

Oslovičová i in., 2010). Udział procentowy podjednostki 1 wahał się od 16,3 do 35,0% i był najwyższy w odmianach z HR Strzelce. Podjednostka 2* występowała tylko w 10% w odmianach ze Strzelce oraz w 1% w pokoleniu F₅ z Danko HR. *Locus Glu-B1* charakteryzował się największą zmiennością. Dominującymi podjednostkami były podjednostki 7+9, które występowały w zależności od pochodzenia w 42,4 do 47,5% obiektów. Kolejnymi pod względem częstości występowania w obiektach z HR Strzelce i HR Smolice były podjednostki 6+8 (20–35%), które w porównaniu do wyżej punktowanych (tab. 1) podjednostek 7+8 mogą warunkować korzystniejsze cechy wypiekowe u pszenicy (Tang i in., 2008). Z kolei w pokoleniu F₅ mieszańców z Danko HR udział tych podjednostek (6+8) wynosił tylko 2,7%. Obserwowano natomiast znacznie wyższą niż w pozostałych materiałach frekwencję podjednostki 7+8, która wynosiła 21%.

Tabela 2

Frekwencje glutenin w materiałach hodowlanych z trzech spółek hodowlanych
Glutenin frequencies in breeding stocks from three breeding companies

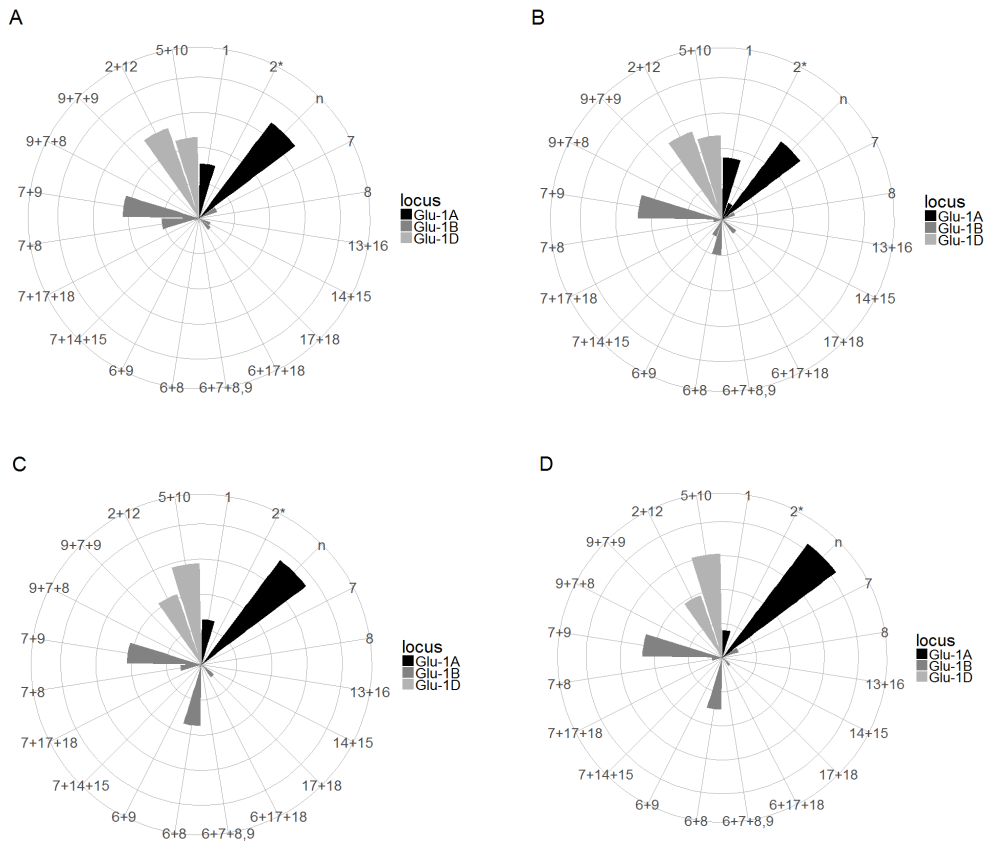
Podjednostki w loci Subunits in loci	Odmiany Strzelce Cultivars from Strzelce	Odmiany Smolice Cultivars from Smolice	Krzyżówki Smolice Crosses from Smolice	Pokolenie F ₅ Danko F ₅ generation from Danko
<i>Glu-A1</i>				
1	35,00%	25,80%	16,30%	31,00%
2*	10,00%			1,00%
n	55,00%	74,20%	83,70%	68,00%
<i>Glu-B1</i>				
7	7,50%		10,20%	10,80%
8				0,20%
13+16				0,30%
14+15				7,00%
17+18	10,00%	9,10%	6,10%	8,30%
6+17+18				1,00%
6+7+8,9				0,30%
6+8	20,00%	34,90%	30,60%	2,70%
6+9	10,00%	1,50%		0,30%
7+14+15				0,30%
7+17+18				2,50%
7+8	5,00%	12,10%	6,10%	21,30%
7+9	47,50%	42,40%	46,90%	43,30%
9+7+8				1,20%
9+7+9				0,50%
<i>Glu-D1</i>				
2+12	52,50%	42,40%	38,80%	54,10%
5+10	47,50%	57,60%	61,20%	45,90%

2* - podjednostka o mobilności plasującej się między podjednostką 2 i 3 (za Payne, Lawrence, 1983)

2* - subunit with mobility in between subunits 2 and 3 (after Payne and Lawrence, 1983)

U mieszańców F₅ obiekty o punktacji 2 i 3 (tab. 1), które są skorelowane z wysoka jakością wypieku, stanowią 80,2% wszystkich podjednostek kodowanych na *locus Glu-B1*. Rozkład podjednostek kodowanych w *locus Glu-D1* wahał się od 38,8 do 54,1% dla 2+12 oraz od 45,9 do 61,2% dla 5+10. Udział pierwszej podjednostki był najwyższy w

liniach pokolenia F₅ z Danko a drugiej w materiale mieszańcowym i odmianach ze Smolic.



Rys. 1. Frekwencje podjednostek glutenin w pokoleniu F₅ mieszańców z HR Danko (A), w odmianach z HR Strzelce (B), w odmianach z HR Smolice (C), w krzyżówkach z HR Smolice (D)

Fig. 1. Glutenin subunit frequencies in F₅ generation from HR Danko (A), breeding stocks from HR Strzelce (B), cultivars from HR Smolice (C), hybrids from HR Smolice (D)

Linie mieszańcowe pokolenia F₅ przedstawione w tabeli 3 zbadano w sześciu powtórzeniach i pogrupowano ze względu na rośliny rodzicielskie. Krzyżówka L*H przy największej liczbie powtórzeń była jednocześnie najbardziej jednorodna. Podjednostki 7+9 występowały w 83% a 2+12 w 90% obiektów. Największe zróżnicowanie (11 grup podjednostek) przy niskich liczebnościach podjednostek kodowanych w *Glu-B1* wykazały linie mieszańcowe (I*J)*G. W nielicznych ziarniakach zaobserwowano również nietypowe kombinacje HMW-GS: 9,7+8; 6,7+8,9; 7,14+15; 6,17+18; 7,17+18. Wartości „wyrównanie wewnątrz krzyżówek” obliczono dla sześciu powtórzeń linii F₅ zestawiając dane o podjednostkach z danymi rodziców. Zsumowano punktacje wartości

wypiekowych poszczególnych podjednostek mieszańców z HR Danko (niektóre nietypowe kombinacje podjednostek zostały wyłączone z obliczeń z powodu braku w literaturze danych o ich wartościach).

Tabela 3

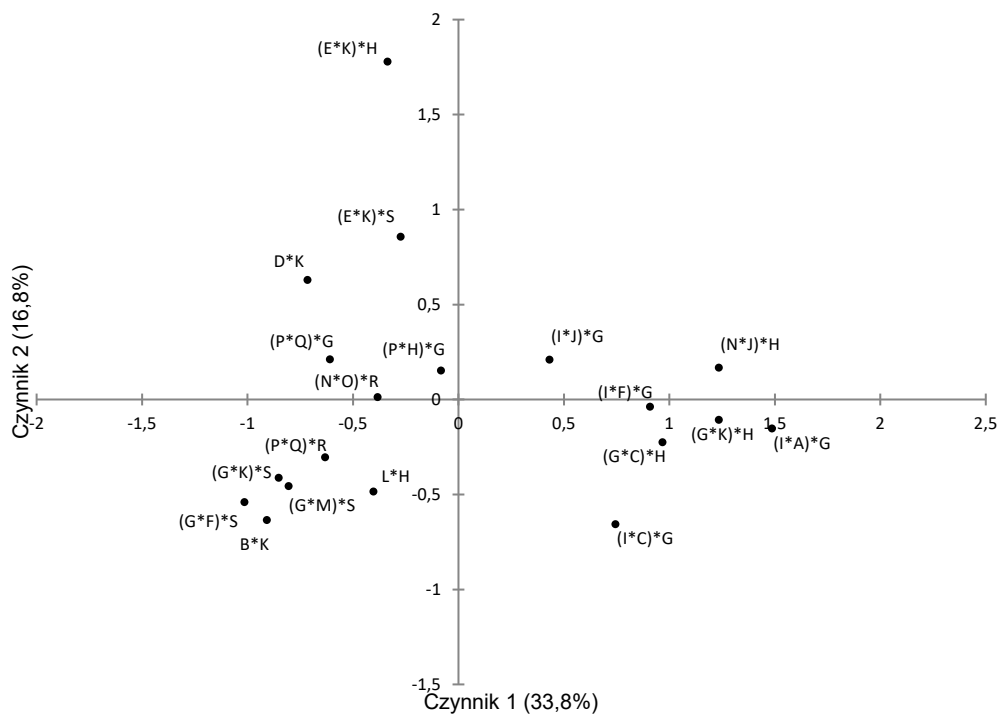
Szczegółowe frekwencje podjednostek gluteninowych i ω -gliadyn w mieszańcach F₅ z HR Danko
HMW-GS and ω -gliadins frequencies in F₅ lines from HR Danko

	Mieszańce F ₅ — Hybrids F ₅																			
	L*H	D*K	B*K	(I*A)*G	(I*J)*G	(E*K)*H	(E*K)*S	(I*F)*G	(N*J)*H	(G*K)*H	(P*Q)*R	(I*C)*G	(P*H)*G	(G*C)*H	(G*M)*S	(G*K)*S	(N*O)*R	(G*F)*S	(P*Q)*G	
Liczebności Number of plants	72	18	24	18	12	12	18	54	18	24	30	48	42	30	18	42	48	30	42	
Wartość wypiekowa Baking value	6,3	6,0	5,0	8,8	8,8	8,5	8,3	7,8	7,4	7,3	7,3	7,2	7,1	6,7	6,6	6,4	6,4	5,8	5,7	
Wyrównanie ω -gliadyn wewnątrz krzyżówek Uniformity of ω -gliadins within crosses	0,5	0,7	0,9	1,0	0,9	0,8	0,9	0,5	0,8	0,8	0,9	0,6	0,6	0,6	0,9	0,7	0,6	0,9	0,6	
Wyrównanie glutenin wewnątrz krzyżówek Uniformity of glutenins within crosses	0,9	0,9	0,9	0,8	0,5	1,0	0,6	0,8	0,4	0,9	0,8	1,0	0,5	0,9	0,9	1,0	0,8	0,7	0,7	
Locus	podjednostki subunits	Frekwencje podjednostek gluteninowych — frequencies of glutenin subunits																		
<i>Glu-A1</i>	1	0,2	0,5	0,7	1,0	1,0	0,7	0,5	0,6	0,5	0,3	0,3	0,2	0,4			0,3	0,1	0,1	
	2*		0,2											0,1						
	n	0,8	0,5	0,8	0,3		0,3	0,5	0,4	0,5	0,7	0,8	0,8	0,5	1,0	1,0	0,7	0,9	1,0	
<i>Glu-B1</i>	7	0,2	0,3			0,5	0,1		0,2								0,4	0,4	0,4	
	8				0,1															
	6+8				0,1												0,2	0,1		
	6+9				0,2															
	7+8			0,3	0,1		0,3					0,8	0,4	0,2		0,6		0,2	0,3	
	7+9	0,8	0,3	0,6	0,1	0,5	0,3		0,3	0,9	1,0	0,1	0,6	0,8	0,7	0,4	0,2	0,5	0,2	
	13+16								0,1											
	14+15		0,7	0,8			0,5			0,1										
	17+18				0,3			0,4	0,3						0,3		0,3			
	9+7+8																		0,2	
	9+7+9																		0,1	
	6+7+8,9				0,2															
	7+14+15						0,1													
	6+17+18							0,1						0,1						
	7+17+18			0,1	0,1			0,1	0,1											
<i>Glu-D1</i>	5+10	0,1	0,7	0,3	1,0	0,6	1,0	0,7	0,4	0,5	0,8	0,8	0,4	0,7	0,3	0,6	0,4	0,5	0,1	0,4
	2+12	0,9	0,3	0,8		0,4		0,3	0,6	0,5	0,3	0,2	0,6	0,3	0,7	0,4	0,6	0,5	0,9	0,6

Skład podjednostek w materiale rodzicielskim; Subunits in parent material: A-1; 13+16; 5+10 B- 7+9; 2+12 C- 1; 7+9; 2+12 D- 1; 7+9; 5+10 E- 2*; 13+16; 5+10 F- 7+9; 2+12 G- 7+9; 2+12 H- 1; 7+9; 5+10 I- 7+9; 2+12 J- 1; 17+18; 2+12 K- 7+8; 5+10 L- 1; 17+18; 5+10 M- 14+15; 5+10 N- 14+15; 5+10 O- 17+18; 2+12 P- 6+8; 5+10 Q- 7+8; 2+12 R- 6+8; 5+10 S- 1; 7+9; 5+10

Najwyższy średni wynik powyżej 8 (tabela 3) uzyskano w potomstwie F₅ krzyżówek trójrodzicielskich: (I*J)*G, (E*K)*H, (E*K)*S i (I*A)*G. Mieszańce (E*K)*H i

(I*A)*G miały jednocześnie najwyższy udział pojedynków o maksymalnych (9 i 10) wartościach wypiekowych. Wynosiły one odpowiednio 50% i 61%. Podobnie, tak wysokie wartości wypiekowe, przekraczające wartości form rodzicielskich, uzyskano w niektórych segregantach pokolenia F₂ wybranych odmian pszenicy ozimej (Nawracała i Brzeziński, 2004). Niską punktację miały linie F₅ pochodzące z krzyżówek dwurodzicielskich a najniższą, poniżej 6, miały linie F₅ z mieszańców dwu- i trójkomponentowych: B*K, (G*F)*S i (P*Q)*G (dane cząstkowe, niewyszczególnione w tabeli 3). Korelacja wartości wypiekowych i wyrównania glutenin i gliadyn wahała się między $r = 0,23$ a $r = 0,3$ i była nieistotna statystycznie. Do badań zróżnicowania rozkładu podjednostek gluteninowych między grupami obiektów zastosowano test Kruskala-Wallisa przy poziomie istotności $\alpha=0,05$. Istotne różnice wykazano między krzyżówkami z HR Smolice i kolejno z mieszańcami z Danko HR ($p = 0,034$), odmianami z HR Smolice ($p=0,036$) i odmianami z HR Strzelce ($p = 0,027$) a także między odmianami z HR Smolice i odmianami z HR Strzelce ($p = 0,021$). Brak różnic zaobserwowano między mieszańcami z Danko HR a krzyżówkami z HR Smolice i odmianami z HR Strzelce.



Rys. 2. Analiza głównych współrzędnych (PCoA) na podstawie zmienności genetycznej w obrębie loci *Glu-1* i *Gli-1* w mieszańcach F₅
 Fig. 2. Principal coordinates analysis (PCoA) based on genetic diversity in loci *Glu-1* i *Gli-1* of F₅ populations

Zidentyfikowano 51 kombinacji prążków w regionie ω -gliadyn. Frekwencje bloków wahają się od 0,17 do 8,53% natomiast wyrównanie wewnątrz krzyżówek od 49 do 100% (tab. 3). Zróżnicowanie genetyczne w obrębie HMW-GS i ω -gliadyn przedstawiono na rys. 2. Te dane mogą stanowić wartościowe źródło informacji na temat zróżnicowania badanych krzyżówek i wspomagać procesy hodowlane (Terasawa i in., 2011; Baloch i in., 2014).

WNIOSKI

1. Istotne statystycznie różnice w rozkładzie podjednostek HMW-GS w materiale hodowlanym pochodzącym z trzech spółek HR świadczą o zróżnicowaniu materiału hodowlanego w tych spółkach.
2. Porównanie wzoru podjednostek w pojedynkach mieszańców F₅ pozwala na wybranie do dalszej selekcji obiektów o najlepszych cechach jakościowych.
3. Zgromadzone informacje na temat występowania, dziedziczenia i podobieństwa podjednostek gliadynowych i gluteninowych mogą służyć jako cenne źródło informacji w procesie hodowlanym.

LITERATURA

- Aghagholizadeh R., Kadivar M., Nazari M., Mousavi F., Azizi M. H., Zahedi M., Rahiminezhad M. R. 2017. Characterization of wheat gluten subunits by liquid chromatography — Mass spectrometry and their relationship to technological quality of wheat. *J. Cereal Sci.* 76: 229–235.
- Baloch A. W., Ali, M., Baloch A. M., Mangan B. U. N., Song W. 2014. Genetic diversity and structure analysis based on hordein protein polymorphism in barley landrace populations from Jordan. *Pak. J. Bot.* 46 (4): 1397 — 1402.
- Brzeziński W. 1993. Katalog elektroforetyczny pszenic polskich. *Wiadomości Odmianoznawcze Z.* 54: 5 — 11.
- Burnouf T., Bouriquet R. 1980. Glutenin subunits of genetically related European hexaploid wheat cultivars: Their relation to bread-making quality. *Theor. Appl. Genet.* 58 (3–4): 107 — 111.
- Bushuk W., Zillman R. R. 1978. Wheat cultivar identification by gliadin electrophoregrams. I. Apparatus. Method and nomenclature. *Can. J. Plant Sci.* 58 (2): 505 — 515.
- Chen S. Y., Ma X., Zhang X. Q., Huang L. K., Zhou J. N. 2013. Genetic diversity and relationships among accessions of five crested wheatgrass species (*Poaceae: Agropyron*) based on gliadin analysis. *Genet Mol. Res.* 12 (4): 5704 — 5713.
- Cornish G. B., Békés F., Eagles H. A., Payne P. I. 2006. Prediction of doughproperties for bread wheats, in Gliadin and Glutenin: the unique balance of wheat quality. Ed. By Wrigley C. W., Békés F., and Bushuk W.A., AAC International, St. Paul, MN: 243 — 280.
- Fang J., Liu Y., Luo J., Wang Y., Shewry P. R., He G. 2009. Allelic variation and genetic diversity of high molecular weight glutenin subunit in Chinese endemic wheats (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 166 (2): 177 — 182.
- Franaszek S., Langner M., Salmanowicz B. 2013. Niskocząsteczkowe białka gluteninowe i ich wpływ na jakość wypiekową pszenicy. *Biul. IHAR* 269: 3 — 13.
- Huebner F. R., Wall J. S. 1976. Fractionation and quantitative differences of glutenin from wheat varieties varying in baking quality. *Cereal Chem.* 53 (2): 258 — 269.
- Kasarda D. D. 1999. Glutenin Polymers: The in vitro to in vivo transition. *Cereal Foods World.* 44 (8): 566 — 571.
- Laemmli U. K. 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* 227 (5259): 680 — 685.

- Langer M., Salamanowicz B. P. 2011. Białka glutenowe i ich wpływ na jakość wypiekową pszenicy. *Postępy Nauk Rolniczych*. 63 (4): 91 — 104.
- Lazar I., GelAnalyzer 2010, dostęp: 17/07/2017, dostępny w Internecie: 17/07/2017 <http://www.gelanalyzer.com>.
- McIntosh R. A., Yamazaki Y., Devos K. M., Dubcowsky J., Rogers W. J., Appels R. 2003. Catalogue of gene symbols for wheat. In: *Grain Genes* [«http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003/»](http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003/).
- Nawracała J., Brzeziński W. 2004. Wczesna selekcja genotypów pszenicy o potencjalnie dobrej jakości wypiekowej. *Biul. IHAR* 231: 19 — 27.
- Oslovičová V., Gálová Z., Chňapek M., Balážová Ž. 2010. Identification of *Triticum aestivum* L., *Triticum spelta* L. and *Triticum durum* DESF. genotypes on the HMW-GS base. *Plant Soil and Environ.* 56 (2): 82 — 86.
- Payne P. I., Lawrence G. J. 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.* 11 (1): 29 — 35.
- Payne P. I., Nightingale M. A., Krattiger A. F., Holt L. M. 1987. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J. Sci. Food Agr.* 40 (1): 51 — 65.
- Porceddu E., Turchetta T., Masci S., D'Ovidio R., Lafiandra D., Kasarda D. D., Impiglia A., Nachit M. M. 1998. Variation in endosperm protein composition and technological quality properties in durum wheat. *Euphytica*. 100 (1): 197 — 205.
- Rogers W. J., Payne P. I., Harinder K. 1989. The HMW glutenin subunit and gliadin compositions of German-grown wheat varieties and their relationship with bread-making quality. *Plant Breeding* 103 (2): 89 — 100.
- Tang, Y., Yang, W., Tian, J., Li, J., Chen, F. 2008. Effect of HMW-GS 6 + 8 and 1.5 + 10 from Synthetic Hexaploid wheat on wheat quality traits. *Agr Sci. China* 7 (10): 1161 — 1171.
- Terasawa Y., Takata K., Hirano H., Kato K., Kawahara T., Sasakuma T., Sasanuma T. 2011. Genetic variation of high-molecular-weight glutenin subunit composition in Asian wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58 (2): 283 — 289.
- Waga J., Stachowicz M., Karska K. 2009. Polimorfizm białek gliadynowych i gluteninowych a zmienność cech technologicznych u mieszańców orkisz i pszenicy zwyczajnej. *Biul. IHAR* 253: 103 — 116.
- Waga J., Winiarski J. 1996. Gliadin and High Molecular Weight (HMW) Glutenin Subunits in the Collection of Polish and Foreign Winter Wheat Cultivars and Their Relation to Sedimentation Value. *Roy Soc. Ch.* 212: 180 — 183.