Изследвания върху полските култури, 2004, Том I - 1
Field Crops Studies, 2004, Vol. I - 1

ПРОУЧВАНИЯ ВЪРХУ ГЕНЕТИЧНОТО РАЗНООБРАЗИЕ НА СОРТОВЕ ПШЕНИЦА (*Tr. aestivum* L.) ЧРЕЗ ИЗПОЛЗВАНЕ НА БИОХИМИЧНИ МАРКЕРИ

Иван Тодоров, Петър Иванов, Иринка Иванова, Емил Пенчев
Добруджанския земеделски институт - Генерал Тошево

Ðåçþìå

Тодоров И., П.Иванов, И.Иванова, Е.Пенчев, 2004. Проучвания върху генетичното разнообразие на сортове пшеница (Tr. aestivum L.), чрез използване на биохимични маркери.

Обект на изследването са български сортове хлебна пшеница, създадени през периода 1967-2004 г. Направена е характеристика с помощта на електрофореза на запасните белтъци. Общият брой на високомолекулните алели е 11. Експресираните от тях субединици формират три алелни конфигурации в *Glu A1,* пет в *Glu B1* и три в *Glu D1* локуси. Средният *Glu 1* скор на анализираните сортове е 7.7, което ги характеризира като такива с много добри хлебопекарни качества. Основен дял при формирането на това качество има сорт Безостая 1. Наличието на пшенично-ръжена транслокация е установено в 10 сорта. Тя е резултат от използването в хибридизацията на сортовете Аврора и Кавказ. Новост в представеното изследване е идентифицирането на нискомолекулните глутенини и на глиадините. Направен е опит за осмисляне на техния принос върху качеството на проучваните сортове. Посочени са сходствата и различията между високомолекулния фракционен състав на българските сортове и тези, създадени в други страни.

Ключови думи: Запасни белтъци, Глутенини, Глиадини, Субединици, Фракционен състав, Качество

Abstract

Todorov I., P. Ivanov, I. Ivanova, E. Penchev, 2004. Investigation on genetic diversity of Bulgarian varieties (T. aestivum L.) using biochemical markers.

This study investigated Bulgarian bread wheat varieties developed during the period 1967-2004. They were characterized with the help of storage proteins electrophoresis. The total number of the high molecular alleles was 11. The subunits expressed by them formed three allele configurations in *Glu A1*, five in *Glu B1* and three in *Glu D1* loci. The mean *Glu 1* score of the analyzed varieties was 7.7, which characterized them as varieties with very good bread-making quality. Variety Bezostaya had the main share in the formation of such a quality. The presence of wheat-rye translocation was determined in 10 varieties. It resulted from the use of hybridization of the varieties

Avrora and Kavkaz. A novelty of this study was the identification of the low molecular glutenins and gliadins. An attempt was made to estimate their contribution to the quality of the investigated varieties. The similarities and differences between the high molecular subunit composition of the Bulgarian and the foreign varieties were pointed out.

Key words: Storage proteins, Glutenins, Gliadins, Subunit composition, Quality

УВОД

Експресията на запасни белтъци (ЗП) на пшеницата - глутенините (Глу) и глиадините (Гли), е непосредствен резултат от действието на наследствените фактори и не се влияе от външните условия. Тези белтъци са подходящи за проучването на генетичното разнообразие на различни групи пшенични образци. Глутенините и глиадините са главни съставки на пшеничния глутен и основно определят неговото качество, а оттук - и хлебопекарните качества на пшеницата (Payne et al., 1979; Gupta et al., 1995)

Глутенините са представени от две групи - високо- и нискомолекулни (ВМГ и НМГ) главно въз основа на тяхното молекулно тегло и генетична обусловеност. Експресията на ВМГ се обуславя от гени, локализирани в локусите *Glu 1*, разположени в дългите рамена на хромозомите от първа хомеоложна група. В късите рамена на същите хромозоми се намират локусите *Glu 3*, в които са локализирани гените, обуславящи експресията на НМГ. Глиадините се подразделят на четири групи - α, β, γ и ω. Гените, кодиращи γ- и ω-глиадините, са локализирани в локусите *Gli 1* в късите рамена на хромозомите от първа хомеоложна група близко до *Glu 3* локусите. В късите рамена на хромозомите от шеста хомеоложна група се намират локусите *Gli 2*, в които са локализирани гените, обуславящи експресията на α- и β-глиадините (Payne et al., 1987; Pogna et al., 1990),

Характерна особеност на ЗП е техния полиморфен строеж, чиято генетична основа е множественият алелизъм. Те се състоят от отделни фракции (субединици). Полиморфният характер на ЗП и тяхната връзка с качеството на пшеницата обуславят нейното голямото разнообразие по този признак. Това ги прави атрактивни като биохимични маркери за оценка на селекционните материали. Най-тясно свързани с качеството на пшеницата са глутенините, особено високомолекулните. Връзката на глиадините с качеството все още не е проучена в достатъчна степен. Някои автори посочват наличието на генетична връзка на тази група белтъци с редица морфологични и стопански признаци (Metakovsky & Branland, 1998).

В тази статия са изложени резултатите от проучването върху генетичното разнообразие на районираните през периода 1967-2004 г. сортове обикновена пшеница в Добруджанския земеделски институт (ДЗИ) с помощта на биохимичните генетични маркери.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИ

Проучени са 63 сорта обикновена пшеница, признати и районирани през 1967-2004 г.. Семената за анализ са получени от авторите на сортовете или от колекционния питомник на Института. От отделните сортове са анализирани от 15 до 50 зърна. За стандартен сорт при идентифициране на различните Глу- и Гли-

субединици е използван сорт Безостая 1.

Екстракцията на ВМГ и НМГ е извършена по метода на Singh et al. (1991), а фракционирането им - по метода на Laemmli (1970). Фракционирането на ВМГ е извършено и по метода на Konig. За фракционирането на глиадините е използван методът на Khan et al. (1989).

Идентифицирането на ВМГ е извършено по метода на Payne & Lawrence (1983), на НМГ - по метода на Gupta & Shepherd (1990), модифициран от Jackson et al. (1996), а на глиадините - по методиката на Metakovsky (1991).

РЕЗУЛТАТИ И ОБСЪЖДАНЕ

Резултатите от електрофоретичния анализ на 63-те сорта пшеница показват, че 34 от тях са хомогенни, а 29 - хетерогенни, т.е. състоят се от отделни биотипове (18 сорта са съставени от 2 биотипа, 5 - от 3 биотипа, 4 - от 4 биотипа, 1 - от 6 биотипа и 1- от 8 биотипа). При проучването на фракционния състав на горепосочените сортове всеки биотип се възприема като отделен сорт или общият брой на анализираните образци пшеница е 115. Степента на хетерогенност при отделните сортове е различна. При някои от сортовете тя е незначителна, т.е. отнася се само до различия по отношение на отделни алели.

Таблица 1. Честота (%) на ВМГ-алели и субединици

Локус	Алел	Фракция	Сортове	
			Брой	%
Glu-A1	a	1	28	24.3
	b	2*	42	36.5
	c	*null*	45	39.1
Glu-B1	a	7	5	4.3
	b	7+8	19	16.5
	c	7+9	76	66.1
	d	6+8	14	12.2
	-	6+9	1	0.9
Glu-D1	a	2+12	26	22.6
	d	5+10	85	73.9
	-	5+12	4	3.5

В трите *Glu 1* локуса са идентифицирани 10 високомолекулни субединици (Таблица 1). В *Glu A1* локус, субединиците *1* и *2**, свързани с високо качество на глутена, присъстват общо в 60.8 % от сортовете, а алел *c,* който не експресира високомолекулна субединица и е свързан с ниско качество, е с честота 39.1 %.

В *Glu B1* локус основен дял - 66.1% - заема фракционната двойка *7+9*, осигуряваща добро качество; *7+8,* свързана с високо качество, е със сравнително по-ниска честота - 16.5 %. Останалите субединици, свързани с ниско качество, заемат общо 17.4 % от генетичния потенциал на локуса. В един от биотиповете на сорт Скития е идентифицирана нетипична фракционна двойка *6+9,* вероятно възникнала като естествена мутация. Такава алелна комбинация е установена и в китайски сорт пшеница (Mao et al. (1993).

В *Glu D1* локус фракционната двойка *5+10*, с най-висок качествен скор, заема

голям дял - 73.9 %, докато *2+12*, свързана с ниско качество, присъства в 22.6 % от сортовете. В четири биотипа на сорт Левент е идентифицирана нетипичната фракционна двойка *5+12,* донор на която е италианският сорт Fiorello, който е една от родителските форми на сорт Левент (Ivanov et al., 2000).

В анализираните сортове са установени 23 ВМГ-конфигурации (Таблица 2), *Glu 1* скорът на които варира от 4 до10, а средният скор е 7.7. Наличието на пшенично-ръжена транслокация *1BL/1RS* в 10 сорта (16 биотипа) води до известни промени в скора на сортовете. След направената корекция (по методиката на Bullrich et al., 1998) средният скор спада на 7.3, а варирането при отделните сортове е от 3 до 10.

Таблица 2. ВМГ- фракционен състав и Глу-1 скор

Локус и алели	Фракционен състав			Глу-1 скор	Сортове	
Glu-A1,B1,D1	A1	B1	D1		Брой	%
a,b,d	1	7+8	5+10	10	7	6.1
b,b,d	2*	7+8	5+10	10	6	5.2
a,c,d	1	7+9	5+10	9	8	7.0
b,c,d	2*	7+9	5+10	9	25	21.7
b,b,a	2*	7+8	2+12	8	1	0.9
c,b,d	N	7+8	5+10	8	4	3.5
b,d,d	2*	6+8	5+10	8	2	1.7
a,a,d	1	7	5+10	8	2	1.7
c,c,d	N	7+9	5+10	7	22	19.1
a,c,d	1	7+9	2+12	7	6	5.2
b,c,a	2*	7+9	2+12	7	6	5.2
a,d,a	1	6+8	2+12	6	1	0.9
b,d,a	2*	6+8	2+12	6	1	0.9
a,a,a	1	7	2+12	6	1	0.9
c,a,d	N	7	5+10	6	1	0.9
c,d,d	N	6+8	5+10	6	7	6.1
c,c,a	N	7+9	2+12	5	7	6.1
c,d,a	N	6+8	2+12	4	2	1.7
c,a,a	N	7	2+12	4	1	0.9
b,b,-	2*	7+8	5+12	-	1	0.9
a,c,-	1	7+9	5+12	-	2	1.7
a,d,-	1	6+8	5+12	-	1	0.9
c,-,d	N	6+9	5+10	-	1	0.9

Jackson et al. (1996) създават стандартна методика за едновременно отчитане на НМГ и глиадините от група *Gli 1* на основата на съществуващата генетична връзка между тях. На базата на този подход за идентификация на *Glu 3* и *Gli 1* алелите е установен фракционният състав на НМГ и глиадините от група *Gli 1* на проучваните сортове пшеница (Таблици 3 и 4).

В резултат на комбинирането на алелите от трите *Glu 3* локуса, в анализираните сортове са идентифицирани 28 НМГ-конфигурации. Най-голям дял заемат конфигурациите "*a,b,c"*- 23.3 % и "*e,b,c"* - 9.6 %, донори на които са съответно сортовете Безостая 1 и Янтър.

При глиадините от група *Gli 1* са установени 56 алелни конфигурации. Най-висока честота имат конфигурациите "*b,b,b"*-10.4 % и "*a,b,b"*-7.0 %, първата от

които е свързана изцяло, а втората - частично с Безостая 1. Както при НМГ, така и при глиадините от тази група, основен дял заемат малък брой алелни конфигурации, а останалите имат символично присъствие от порядъка на 1-3 %.

Таблица 3. Честота (%) на НМГ-алели

Локус	Алел	Сортове	
		Брой	%
Glu-A3	a	74	64.3
	e	22	19.1
	d	10	8.7
	f	9	7.8
Glu-B3	b	50	43.5
	j	16	13.9
	i	14	12.2
	f	13	11.3
	h	13	11.3
	g	7	6.1
	d	2	1.4
Glu-D3	c	92	80.0
	a	23	20.0

Локализираните в хромозомите от шеста хомеоложна група *Gli 2* глиадини, се унаследяват независимо от останалите запасни белтъци. Алелите, установени в трите *Gli 2* локуса на анализираните сортове, са посочени в таблица 4. В резултат от тяхното комбиниране са идентифицирани 44 алелни конфигурации, две от които се отличават с относително висока честота - "*b,b,b"*-22.2 % и "*b,g,b"*-13.9 %. И в този случай първата конфигурация е свързана изцяло, а втората - частично с Безостая 1.

Въпреки че ВМГ основно определят качеството на глутена, НМГ и глиадините имат съществен дял за формиране хлебопекарните качества на пшеничните сортове. Metakovsky et al. (1997), Uhlen (1990[a]), Flaete (2000), Branland et al. (2001) установяват връзка на нискомолекулни и глиадинови алели с редица качествени показатели. Получените от горепосочените автори резултати показват,че алелите *Glu A3a,Gli A1b*, *Gli B1b,* са свързани с много добро качество на глутена. Тези алели заемат основен дял от наследствения потенциал на анализираните сортове (Таблици 3 и 4) и очевидно играят съществена роля при формиране на тяхното качество.

Въз основа на своя произход анализираните сортове пшеница могат да бъдат обособени в две групи. Първата група включва сортовете, признати през периода 1967-1979 г., а втората - през периода 1980-2004 г. Сортовете от първата група, с малки изключения, включват в своя произход руския сорт Безостая 1, а другият родител обикновено е италиански, югославски и в отделни случаи френски сорт. Сортовете от втората група се различават значително от тези от първата по своя произход. Основна тяхна характеристика е участието в техния произход на руските сортове Аврора и Кавказ, носители на пшенично-ръжената транслокация *1BL/ 1RS.* Това дава отражение върху генетичния потенциал на техните запасни белтъци, изразяващ се най-общо в следното:

Таблица 4. Честота (%) на Гли 1 и Гли 2 алели

Локус	Алел	Сортове		Локус	Алел	Сортове	
		Брой	%			Брой	%
Gli-A1	b	46	40.0	Gli-A2	b	76	66.1
	a	26	22.6		a	14	12.2
	m	22	19.1		p	12	10.4
	o	10	8.7		g	10	8.7
	f	9	7.8		e	2	1.7
	d	1	0.9		v	1	0.9
	h	1	0.9				
				Gli-B2	b	40	34.8
Gli-B1	b	50	43.5		g	27	23.5
	l	16	13.9		c	6	5.2
	d	13	11.3		i	6	5.2
	g	13	11.3		r	6	5.2
	m	11	9.6		n	5	4.3
	e	7	6.1		o	5	4.3
	k	3	2.6		a	4	3.5
	h	2	1.7		h	4	3.5
					f	4	3.5
Gli-D1	b	59	51.3		v	3	2.6
	j	16	13.9		p	3	2.6
	a	16	13.9		l	1	0.9
	l	6	5.2		k	1	0.9
	d	5	4.3				
	h	5	4.3	Gl1-D2	b	56	48.7
	f	4	3.5		m	16	13.9
	k	2	1.7		c	11	9.6
	g	2	1.7		a	10	8.7
					n	6	5.2
					r	6	5.2
					g	5	4.3
					l	2	1.7
					j	1	0.9
					q	1	0.9
					h	1	0.9

1. При ВМГ настъпват положителни промени. Повишава се значително дялът на фракциите, свързани с високо качество - *1* и *2** от локус *Glu A1, 7+8* от *Glu B1* и *5+10* от *Glu D1*, а намалява дялът на всички субединици, свързани с ниски хлебопекарни качества. В резултат на тези промени във фракционния състав на проучваните сортове се повишава дялът на всички ВМГ-конфигурации с висок *Glu 1* скор (8-10), а намалява дялът на конфигурациите с нисък скор (4-7).

2. Промените в алелния състав на НМГ и на глиадините са противоположни по своя характер. От генетичния потенциал на сортовете от втората група отпада алелната комбинация *Glu B3i/Gli B1m*, свързана с ниско качество, която е присъствала в 33.3 % от сортовете от първата група. В същото време се повишава дялът на сортовете с алелна комбинация *Glu A3e/Gli A1m*, свързана също с ниско качество (Branland et al., 2001; Ikeda et al., 2003). Особено неблагоприятна

промяна, влияеща върху качеството, е появата на ръжената транслокация *1BL/1RS (Glu B3j/Gli B1l)* в 21.9 % от сортовете от втората група.

В резултат на тези и на други промени, настъпили във фракционния състав на ЗП на сортовете пшеница, признати през периода 1980-2004 г., *Glu 1* скорът е повишен на 8.0 (7.6, след корекция поради наличие на *1BL/1RS*), при скор 7.1 за сортовете, признати преди 1980 г.

Подобни проучвания върху генетичното разнообразие на сортове обикновена пшеница, с помощта на биохимичните генетични маркери, са провеждани и от редица други изследователи (Sontag et al., 1986, с финландски образци; Vapa & Savic, 1988 и Knezevic et al., 1993, с югославски образци; Lukow et al., 1989, с канадски образци; Metakovsky et al., 1990, с австралийски образци; Morgunov et al., 1990, с образци от бившия СССР; Uhlen, 1990[b] и Flaete, 2000, с норвежки образци; Mao et al., 1993, с китайски образци; Lookhart et al., 1993 и Redaelli et al., 1997, с образци от САЩ; Todorov et al., 1998 с румънски, молдовски, югославски, турски и чешки образци и образци от бившия СССР; Nagamine et al., 2000, с японски образци; Todorov et al., 2000, с румънски, унгарски, югославски, чешки, италиански образци и образци от Западна европа и бившия СССР; Gianibelli et al., 2002, с аржентински образци). С оглед установяване на сходствата и различията между генетичния потенциал на сортовете на ДЗИ с тези, създадени в други селекционни центрове, е извършен кластерен анализ. Чрез определяне на показателя Евклидово разстояние е установена генетичната дистанция между проучваните сортове и тези, създадени в други селекционни центрове.

Най-близки (Евкл. разстояние 43-47) по отношение фракционния състав на ВМГ до българските сортове пшеница, са сортовете от Югославия, Унгария и Турция (създадени в института в Одрин), а най-отдалечени (Евкл. разстояние 76-131) са сортовете от Япония, Китай, Австралия, Норвегия и Аржентина. Голямата дистанция на японските и китайските сортове от българските се дължи основно на високата честота в техния ВМГ-фракционен състав на субединици, свързани с ниско качество (*Glu 1* скор - 6.5). Обратно, при сортовете от Австралия, Норвегия и Аржентина, тази дистанция е резултат от високото съдържание на субединици свързани с много добро качество на пшеничния глутен (*Glu 1* скор - 8.0-9.6).

Като генетични източници на субединици от *Glu A1* локус *(1* или *2*),* свързани с високо качество, могат да послужат сортове пшеница от Норвегия, САЩ, Аржентина, Канада, Австралия, бившия СССР и Молдова, на субединици от *Glu B1*локус - Аржентина и Австралия - на *7+8* и *17+18,* Норвегия - на *7+8* и *13+16* и Румъния - на *7+8.* Добър генетичен източник на алелната двойка *7+8* са и японските сортове, но в съчетание с неблагоприятен за качеството на пшеницата фракционен състав в останалите *Glu 1* локуси. Подходящи генетични източници на изключително ценната за хлебопекарните качества фракционна двойка *5+10* са пшеничните сортове от Молдова, САЩ, бившия СССР, Румъния и Аржентина.

ИЗВОДИ

1. Българските сортове пшеница се характеризират със значително генетично разнообразие на представените в тях субединици на запасните белтъци.
2. Установени са сортове пшеница, съдържащи много рядко срещаните алелни конфигурации *6+9* в *Glu B1* и *5+12* в *Glu D1*.
3. Установеният фракционен състав на ВМГ и среден *Glu 1* скор 7.7, определят

хлебопекарните качества на проучените сортове пшеница като много добри.

4. Пшенично-ръжената транслокация *1BL/1RS* е установена в 14 % от изследваните сортове.

5. За пръв път в нашата страна са идентифицирани алелите, кодиращи експресията на нискомолекулните глутенини.

6. Установена е тясна връзка между фракционния състав на запасните белтъци и широко използваните пшенични образци в селекцията на пшеницата през различни периоди от нейното развитие.

ЛИТЕРАТУРА

Branland, G., Dardevet, M., Saccomono, R., Lagoutte, F. & Gourdon, J., 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread making quality. Euphitica, 119: 59-67.

Bullrich, L., Tranquilli, G., Pfluger, L. A., Suares, E. Y. and Barneix, A. J., 1998. Bread-making quality and yield performance of 1BL/!RS wheat isogenic lines. Plant Breeding 117; 119-122.

Flaete, N.E.S., 2000. Allelic variation at the storage protein loci Glu - 1, Glu - 3 and Gli - 1 in Norwegian wheats (*Triticum aestivum* L.). Genetic and breeding 54: 283-291.

Gianibelli, M.C., Echaide, M., Larroque, O.R., Carrilo, J. M. & Dubcovsky, J., 2002. Biochemical and molecular characterisation of Glu-1 loci in Argentinean wheat cultivars. Euphitica, 128: 61-73.

Gupta, R.B. & Shepherd, K.W., 1990. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutenin.Theor. Appl. Genet., 80: 65-74.

Gupta, R.B., Popinean, Y., Lefebvre, J., Cornee, M., Lawrence, G.J. & Mac Ritchie, F., 1995. Biochemical Basis of Flour Properties in Bread Wheat. II. Changes in Polymeric Protein Formation and Dough/Gluten Properties Assocated with the Loss of Low Mr or High Mr Glutenin Subunits. Journal of Cereal Science, 21: 103-116.

Ikeda, T.M., Nakamichi, K., Nagamine, H., Yano, H. & Yanagisawa, A., 2003. Identification of Spesific Low-Molecular-Weght- Clutenin Subunits Related to Gluten Quality in Bread Aheats. JARQ 37(2), 99-101.

Ivanov, P., Todorov, I. & Ivanova, I., 2000. The high molecular weight glutenin subunitcomposition of Bulgarian bread wheat (*Triticum aestivum L.*) varieties bred at the Dobroudja agricultural institute. Genetics and breeding., vol. 30, № 3-4, pp 3-9.

Jackson, E.A., Morel, M.H., Sontag Strohm, T., Branland, G., Metakovsky, E.V. & Redaelli, R., 1996. Proposal for combining the classification systems of alleles of Gli-1 and Glu-3 loci in bread wheat (Triticum aestivum L.). J. Genetic & Breed. 50: 321-336.

Khan, K., Tamminga, G. & Lokow, O., 1989. The effect of wheat flour proteins on mixing and baking correlations with protein fractions and high molecular weight glutenin composition by gel electrophoresis. Cereal Chem. 66:391-396.

Knezevic, D., Surlan-Momirovic, L. & Ciric, D., 1993. Allelic variation of Glu-1 loci in some Yugoslavian wheat cultivars. Euphytica, 69, 89-94.

Laemmli, U.K., 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of bacteriophage T4 Nature 227, 680-685.

Lookhart, G.L., Hagman, K. & Kasarda, D.D., 1993. High-Molecular-Weight Glutenin Subunits of the Most Commonly Grown Wheat Cultivars in the U.S. in 1984. Plant Breeding110, 48-62.

Lukow, O.M., Payne, P.I. & Tkachuk, R., 1989. The HMW Glutenin Subunit Composition of Canadian Wheat Cultivars and their Association with Bread-Making Quality. J.Sci. Food Agric., 46, 541-560.

Mao, P., Li, Z.Z., Lu, J.L., He, Z. & Liu, S.Y., 1993. The Composition of High-Molecular Weight Glutenin Subunits of Bread Wheat Germplasms and Their Relationship with Bread-Making Quality. Proc. of th Inter.Wheat Genet. Symposium, Beijing, China, Vol.

2, 1197-1202.

Metakovsky, E.V., Wrigley, C.W., Bekes , F. & Gupta, R. B., 1990. Gluten Polypeptides as Useful Genetic Markers of Dough Quality in Australian Wheats. Aust. J. Agric. Res. 41: 289-306.

Metakovsky, E.V., 1991. Gliadin allele identification in common wheat. II. Catalogue of gliadin alleles in common wheat. J. Genet. & Breed. 45: 325-344.

Metakovsky, E.V., Annicchiarico, P., Boggini, G. & Pogna, N.E., 1997. Relationship between Gliadin Alleles and Dough Strenght in Italian Bread Wheat Cultivars. Journal of Cereal Science 25: 229-226.

Metakovsky, E.V. & Branland, G., 1998. Genetic diversity of French common wheat germplasm based on gliadin alleles. Teor Appl Genet 96:209-218.

Morgunov, A.I., Rogers, W.J., Sayers, E.J., & Metakovsky, E.V., 1990. The high-molecular weight glutenin subunit composition of Soviet Wheat varieties. Euphitica, 51, 41-52.

Nagamine, J., Kai, Y., Tacayama, T., Yanagisowa, T. & Taya S., 2000. Allelic Variation at Glu-1 and Glu-3 loci Southern Japanes Wheats, and its Effects on Gluten Properties. Journal of Cereal Science 32: 129-135.

Payne, P.I., Cornfeld, K.G. & Blackman, J.A., 1979. Identification of a high-molecular weight subunit of glutenin whose presence correlated with bread-making quality in wheat of related pedigree. Theor. Appl. Genet., 55, 153-159.

Payne, P.I. & Lawrence, G.J., 1983. Cataloque of alleles for the complex gene loci, Glu - A1, Glu - B1 and Glu - D 1 which code for high-molecular-weight subunit in hexaploid wheat. Cereal Research Communication, 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 Agric., 40,51-65.

Payne, P.I., 1987. Genetics of Wheat Storage Proteins and the Effect of Allelic Variation on Bread-Making Quality. Ann. Rev. Physiol. 38, 141-153.

Pogna, N., Mellini, F., Redaelli, R., Bianchi, A., 1990. Genetic Aspects of Proteins Affecting Technological and Nutritionan Quality in Wheat. Proceedings of International Symposium. Wheat breeding - Prospects and Future Approaches, June 4-8,Albena, 103-112.

Redaelli, R., Ng, P.K.V. & Pogna, N.E., 1997. Allelic variation at the storage protein loci of 55 US-groun white wheats. Plant breeding 116:429-436.

Singh, N.K., Shepherd, K.W. & Cornish, G.B., 1991. A Simplified SDS-PAGE Procedure for Separating LMW Subunits of Glutenin. Jurnal of Cereal Science,14, 203-208.

Sontag, T., Salovaara, H. & Payne, P.I., 1986. The high-molecular-weight glutenin subunit compositions of wheat varieties bred in Finland. Journal of Agricultural Science in Finland, Vol. 58: 151-156.

Todorov, I., Ivanov, P., Ivanova, I., 1998. The HMW-GS Composition of Wheat Genotypes from Eastern Europe. Proceeding of 2nd Balkan Symposium on Field Crops, Novi Sad, Yugoslavia, 16-20

Todorov, I., Ivanov, P., Kostov, K. & Ivanova, I., 2000. HMW glutenin subunit composition of wheat varieties and lines from different origin. Bulg. J. Agric. Sci. 6, 617-626.

Uhlen, A.K., 1990[a]. Identification of quality-related gliadins and prediction of bread-making quality of wheat from the electrophoresis patterns of gliadins and high molecular weight subunit of glutenin. Norwegian Jurnal of Agricultural Sciences, Vol. 4, №1, 27-45.

Uhlen, A.K., 1990[b]. The composition of high molecular weight glutenin subunits and their relation to bread-making quality. Norwegian Jurnal of Agricultural Sciences, Vol. 4, №1, 1-17.

Vapa, L. & Savic M., 1988. The HMW glutenin subunit cimposition of wheat varieties bred in Yugoslavia. 7th IWGS, Cambridge , vol 2, 1919-1023.