

Białka glutenowe i ich wpływ na jakość wypiekową pszenicy

Monika Langner, Bolesław P. Salmanowicz

Instytut Genetyki Roślin PAN

ul. Strzeszyńska 34, 60-479 Poznań

e-mail: mlan@igr.poznan.pl

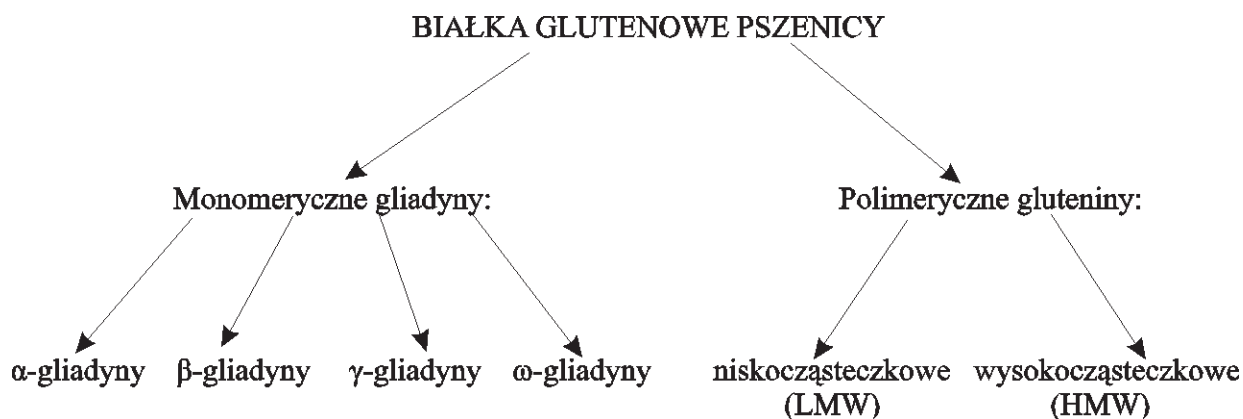
Słowa kluczowe: pszenica, białka glutenowe, HMW – podjednostki gluteninowe, jakość wypiekowa

Wprowadzenie

Wartość wypiekowa pszenicy w dużym stopniu zależy od kompleksu białek zapasowych (glutenin i gliadyn) wchodzących w skład glutenu. Szczególną rolę w wytwarzaniu pieczywa i jego jakości przypisuje się właściwościom fizykochemicznym białek gluteninowych. Obecność tej frakcji białek, jej skład i udział ilościowy w znacznym stopniu wpływa na jakość mąki pszennej, a tym samym na właściwości reologiczne (siłę, rozciągliwość) ciasta pszennego. Rozróżnianie i charakterystyka poszczególnych wysokocząsteczkowych (HMW) i niskocząsteczkowych (LMW) podjednostek gluteninowych odgrywa istotną rolę w ocenie wartości wypiekowej pszenicy. Znajomość składu jakościowego i udziału ilościowego poszczególnych podjednostek gluteninowych w ziarnie pszenicy stanowi cenną wskazówkę dla hodowców, pozwalającą dokonać wyboru genotypów charakteryzujących się określonymi właściwościami wypiekowymi już na wczesnych etapach selekcji hodowlanej. W rękach hodowców jest to bardzo cenne narzędzie zarówno ze względów ekonomicznych jak i dokładności w osiąganiu założonych celów.

Klasyfikacja białek glutenowych

Gliadyny i gluteniny zaliczane do prolamin, należą do białek zapasowych pszenicy i pełnią rolę magazynu aminokwasów potrzebnych roślinie w czasie kiełkowania. Zlokalizowane są w bielmie ziarniaków i stanowią około 80% całości białek endospermu. Charakteryzują się niezwykle wysokim składem aminokwasowym, który rzutu-



Rysunek 1. Podział białek glutenowych pszenicy.

je na ich rozpuszczalność. Obfitują w kwas glutaminowy i glutaminę oraz prolinę i aminokwasy hydrofobowe, natomiast są ubogie w lizynę, histydyne, asparagine, treoninę i tryptofan. Złożone są z podjednostek (pojedynczych łańcuchów polipeptydowych) o masie cząsteczkowej od 40 kDa do 3500 kDa, utrzymywanych wiązaniami disulfidowymi (-S-S-) i wodorowymi [40]. Gluteniny i gliadyny dzięki swoim wyjątkowym właściwościom fizykochemicznym, zdolne są do formowania glutenu w postaci lepko-sprężystych błon, które utrzymują właściwą konsystencję i strukturę wyrobionego ciasta, dlatego też często występują pod wspólną nazwą białek glutenowych (rys. 1).

Gluten jest podstawowym elementem struktury ciasta pszennego i odgrywa istotną rolę w procesach technologicznych związanych z wyrabianiem ciasta i wypiekiem chleba. Jest artefaktem powstałym przy udziale białek i innych składników tworzącego się ciasta pszennego przy istotnym oddziaływaniu środowiska i zastosowanych zabiegów [59, 60, 62, 68]. Wymyty z ciasta gluten ma postać ciągliwej, lepkiej i sprężystej masy o żółtawej barwie, która spaja ziarna skrobi i pozostałe składniki mąki w jedną całość, a jego masa może sięgać wielu milionów Da. Na poziomie cząsteczkowym gluten pszenny stanowi przestrzennie ciągłą sieć łańcuchów polipeptydowych, stabilizowaną wiązaniami disulfidowymi i jonowymi oraz oddziaływaniami hydrofobowymi [47]. Udział, rozmieszczenie i wytrzymałość tych wiązań, rzutują na stopień jego usieciowania i właściwości fizyczne. Podstawowe znaczenie w wytwarzaniu struktury glutenowej mają także procesy hydratacyjne, które decydująco wpływają na właściwości reologiczne ciasta i cechy jakościowe pieczywa [40]. Model budowy glutenu jest ciągle przedmiotem kontrowersji. Jeden z bardziej prawdopodobnych modeli organizacji przestrzennej cząsteczek gliadyn i glutenin przedstawił Ewart [25].

Gliadyny pszenicy, są białkami monomerycznymi, które na podstawie elektroforetycznej mobilności możemy podzielić na cztery frakcje określane jako: α - (najszybsze), β - i γ - (średnie) oraz ω -gliadyny (najwolniejsze). α -, β - i γ -gliadyny charakteryzują się zbliżoną masą cząsteczkową (30–45 kDa) i podobnym składem

aminokwasowym. Zbudowane są z krótkiej terminalnej domeny N-, powtarzalnej domeny centralnej i terminalnej domeny C-. Obie domeny terminalne są bogate w cysteinę dzięki czemu są zdolne do formowania 3–4 wewnątrzcząsteczkowych wiązań dwusiarczkowych w obrębie jednego łańcucha. Czwarta frakcja – ω -gliadyny, ma największą masę cząsteczkową (50–75 kDa) i całkowicie odmienny skład aminokwasowy od pozostałych gliadyn. Jest uboga w aminokwasy siarkowe i wyróżnia się największą hydrofilnością wśród białek glutenowych [23]. Poziom syntezy ω -gliadyny w roślinie, zwiększa się wraz z niedoborem siarki w glebie.

Gluteniny w przeciwieństwie do gliadyn, są białkami polimerycznymi o masie cząsteczkowej do kilkunastu milionów daltonów i zaliczane są do największych białek występujących w naturze. Zbudowane są z wielu łańcuchów polipeptydowych utrzymywanych nie tylko przez wewnątrzcząsteczkowe, ale i międzyłańcuchowe wiązania disulfidowe. W wyniku redukcji tych wiązań uzyskuje się szereg podjednostek, które można podzielić na dwie grupy: gluteniny wysokocząsteczkowe (HMW) i niskocząsteczkowe (LMW), przy czym udział tych ostatnich jest około trzykrotnie wyższy [69].

HMW białka gluteninowe, o masie 65–90 kDa [21] zbudowane są z wysoce konserwatywnych domen terminalnych N- i C-, zawierających większość reszt cysteinowych. Reszty te zdolne do tworzenia wiązań disulfidowych łączą łańcuchy polipeptydowe między sobą oraz z innymi białkami glutenowymi, tworząc strukturę glutenu [71]. Hydrofobowy koniec N- rozpoczyna się po polipeptydzie sygnałnym składającym się z 21 reszt aminokwasowych i jest podobny we wszystkich gluteninach. Zbudowany jest z 86 aminokwasów (AA) w podjednostkach typu x oraz ze 104 AA w przypadku podjednostek typu y. Koniec C- ma 42 reszty aminokwasowe i kończy się sekwencją aminokwasów Ala-Ser-Gln w obu typach podjednostek. Powtarzalna domena centralna tej grupy białek ma strukturę helikalną (podobną do β -helisy elastyny), nadającą HMW białkom gluteninowym zdolność do silnych deformacji podczas rozciągania bez rozrywania wiązań [63]. Hydrofilowy region centralny tworzy zbiór powtarzających się motywów: tripeptydowych, heksapeptydowych, nonapeptydowych oraz dodapeptydowych, które mogą stanowić nawet do 76% peptydu [16].

LMW białka gluteninowe, o masie 20–45 kDa [21], reprezentują około jedną trzecią wszystkich białek zapasowych ziarniaków pszenicy. Występują znaczne trudności w identyfikacji tej grupy białek ze względu na powinowactwo do α -, γ -, ω -gliadyn, które mają fragmenty polipeptydowe o podobnych sekwencjach. Białka te w zależności od elektroforetycznej mobilności można podzielić na podgrupy: B, C i D [64], gdzie podjednostki typu B i C zdolne są do tworzenia odpowiednio 1 i 2 wiązań międzycząsteczkowych. Pogłębione badania nad tą frakcją białek zostały podjęte wraz z rozwojem technik analitycznych: elektroforezy w żelu poliakrylamidowym w obecności siarczanu dodecylosodowego (SDS-PAGE), wysokosprawnej chromatografii ciekowej (HPLC), ogniskowania w punkcie izoelektrycznym (IEF) oraz wysokosprawnej elektroforezy kapilarnej (HPCE).

Genetyka białek glutenowych

Gliadyny i gluteniny w pszenicy kodowane są przez geny zlokalizowane na chromosomach homeologicznych pierwszej i szóstej grupy. Białka te dziedziczą się w sposób prosty w stosunku 1:2:1, a ich zmienność jakościowa nie zależy od warunków środowiskowych. Rekombinacje pomiędzy genami kodującymi poszczególne grupy białek są bardzo rzadkie [65].

Gliadyny kodowane są przez ściśle sprzężone geny zlokalizowane na krótkim ramieniu pierwszej pary chromosomów w loci *Gli-1* (γ - i ω -gliadyny) oraz szóstej pary chromosomów homeologicznych w loci *Gli-2* (α - i β -gliadyny) [52]. W każdym locus znajdują się serie alleli wielokrotnych, których rekombinacje mimo ścisłego sprzężenia genów mogą tworzyć nowe układy alleliczne. W zależności od liczby badanych genotypów, opisano dotychczas 170 alleli białek gliadynowych. Największy polimorfizm stwierdza się dla locus *Gli-2* determinujący α -, β - i niektóre γ -gliadyny [56, 57].

LMW białka gluteninowe kodowane są przez geny leżące na krótkich ramionach pierwszej grupy chromosomów w loci: *Glu-A3*, *Glu-B3* i *Glu-D3*, które są ściśle związane z loci *Gli-1* [30]. Bloki LMW glutenin w obrazach elektroforetycznych lokują się między gliadynami, a HMW gluteninami i ciężko je rozdzielić, stąd jednoznaczne ustalenie ich dziedziczenia jest dość trudne, a dokładne poznanie tej frakcji białek jest wciąż przedmiotem wielu badań i dyskusji. Przeprowadzone analizy elektroforetyczne ujawniły 20 różnych schematów LMW glutenin występujących w odmianach pszenicy, których największy polimorfizm (9 schematów) kontroluje gen *Glu-B3* [30].

HMW białka gluteninowe, są kodowane przez policistronowe loci zlokalizowane w pobliżu centromerów na długim ramieniu chromosomów grupy 1. Wszystkie loci: *Glu-A1*, *Glu-B1* i *Glu-D1* mają charakter ściśle sprzężonych kompleksów (częstotliwość rekombinacji na poziomie 0,11%) składających się z dwóch genów kodujących dwa typy podjednostek HMW, które występują w parach: x+y [66]. Podjednostki typu x charakteryzują się większą masą cząsteczkową i wolniejszą mobilnością niż podjednostki typu y [75]. Stanowią one również wyższy procentowy udział ilościowy w stosunku do podjednostek typu y [81].

Analizy elektroforetyczne ujawniły genotypy, które nie mają podjednostek x i/lub y. U pszenic heksaploidalnych brak ekspresji jednego lub dwóch genów najczęściej obserwuje się w loci *Glu-A1* i *Glu-B1* co oznacza, że odmiany pszenicy mają najczęściej od 3 do 5 HMW podjednostek gluteninowych [28]. Gen kodujący podjednostkę *Glu-A1-2* u pszenic heksaploidalnych jest nieaktywny, natomiast u gatunków diploidalnych *T. monococcum* i *T. urartu* [83] oraz u pszenicy tetraploidalnej *T. turgidum* ssp.

dicoccoides ulega ekspresji [13]. Znane są także mutanty pszenic chlebowych z Nepalu, które nie mają podjednostek kodowanych przez chromosom 1D [4].

Geny kodujące HMW białka gluteninowe są źródłem olbrzymiej zmienności genetycznej. Na świecie znanych jest około 140 alleli wysokocząsteczkowych podjednostek gluteninowych występujących w loci *Glu-1* pszenic diploidalnych (AA), tetraploidalnych (AA BB) i heksaploidalnych (AA BB DD), a ich liczba ciągle wzrasta [56, 57]. Tworzą one setki kombinacji, które mają zróżnicowany wpływ na wartość wypiekową pszenicy [28, 72, 76]. Wynika on z dwóch niezależnych czynników, tj. z różnicy w liczbie allelicznych podjednostek 3, 4 lub 5 oraz z efektów jakościowych i ilościowych tych podjednostek. Proste mendlowskie dziedziczenie genów kodujących HMW gluteniny sprawia, że można łatwo przewidzieć, jaki będzie układ tych białek w potomstwie. Najczęściej identyfikowane allele HMW podjednostek gluteninowych w polskich odmianach pszenicy, przedstawiono w tabeli 1.

Tabela 2. Klasyfikacja HMW podjednostek gluteninowych w polskich odmianach pszenicy zwyczajnej

Chromosom	Locus	Gen*	Allel*	Podjednostki typu x i y	Ogólna liczba alleli**
1AL	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-A1-1</i> (x)	<i>Glu-A1-1a</i>	Null	14
			<i>Glu-A1-1b</i>	1	
			<i>Glu-A1-1c</i>	2*	
		<i>Glu-A1-2</i> (y)	–	–	1
1BL	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-B1-1</i> (x)	<i>Glu-B1-1a</i>	7, 7*	25
			<i>Glu-B1-1b</i>	7 ^{bE}	
			<i>Glu-B1-1d</i>	6	
			<i>Glu-B1-1g</i>	14	
			<i>Glu-B1-1h</i>	17	
		<i>Glu-B1-2</i> (y)	<i>Glu-B1-2a</i>	8	26
			<i>Glu-B1-2b</i>	9	
			<i>Glu-B1-2e</i>	15	
			<i>Glu-B1-2f</i>	18	
			<i>Glu-B1-2o</i>	8*	
1DL	<i>Glu-D1</i>	<i>Glu-D1-1</i> (x)	<i>Glu-D1-1a</i>	2	15
			<i>Glu-D1-1b</i>	3	
			<i>Glu-D1-1c</i>	4	
			<i>Glu-D1-1d</i>	5	
		<i>Glu-D1-2</i> (y)	<i>Glu-D1-2a</i>	12	10
			<i>Glu-D1-2b</i>	10	

* Klasyfikacja wg McIntosha i in. [49].

** Liczba alleli HMW glutenin zidentyfikowanych w pszenicach heksaploidalnych na świecie wg McIntosha i in. [50, 51].

Warianty podjednostki Bx7

W obrębie pszennego genomu największy polimorfizm HMW białek gluteninowych występuje w genomie B ze względu na obecność wielu allelicznych wariantów obu genów. Szczególnie interesujące z uwagi na szereg kombinacji podjednostek Bx7 i By8 są allele: *Glu-B1-1a* (Bx7/7*), *-1b* (Bx7^{OE}) oraz *Glu-B1-2a* (By8) i *-2o* (By8*), które korzystnie wpływają na końcową jakość wypiekową pszenicy [11, 15, 27, 38].

W 1991 Sutton zaobserwował zwiększoną ekspresję genu *Glu-B1-1* kodującego podjednostkę Bx7 w odmianie 'Otane' z Nowej Zelandii. Wnioskował, że wzrost w proporcji podjednostki Bx7 może być czynnikiem determinującym dobrą jakość tej odmiany [77]. Następnie wykazano, że nadekspresji podjednostki Bx7 zawsze towarzyszy podjednostka By8* (allel *Glu-B1-2o*) [54].

Obecnie coraz więcej światowych odmian mda zestaw HMW glutenin Bx7+By8* wykazujący nadekspresję podjednostki Bx7 oznaczanej powszechnie symbolem ^{OE} (ang. **o**verexpression) [55]. Na podstawie licznych badań odmian i linii amerykańskich, australijskich i węgierskich silny związek między obecnością tej podjednostki, a wysoką siłą i elastycznością ciasta wykazało wielu autorów [10, 11, 37, 69]. Powszechnie znane genotypy z podwyższoną ekspresją allelu *Glu-B1-1b* pochodzą z Kanady (odmiany 'Glenlea', 'Glenavon', 'AC Corine', 'Roblin', 'Bluesky'), USA (odmiana 'Red River 68'), Argentyny ('Klein Universall'), Australii ('Kukri', 'Chara'), Węgier ('Bankuti 1201') i Izraela (linia TAA36). Zwiększona ekspresja tego białka u odmiany 'Red River 68' i linii TAA36 prawdopodobnie wynika z duplikacji genu kodującego podjednostkę Bx7 [14, 20, 54]. W badaniach nad odmianą 'Glenlea' stwierdzono natomiast bardziej wydajny mechanizm translacji tego białka lub bardziej efektywną transkrypcję [28, 54]. Od 1970 roku 'Glenlea' jest specjalną kanadyjską odmianą pszenicy dającą ekstra silne ciasto. W 1993 roku sektor jakości CWES (Canada Western Extra Strong) na podstawie odmiany 'Glenlea' ustanowił wymagania, jakie powinna spełniać pszenica, z której można otrzymać ekstra silne ciasto [81]. W Polsce jedyną odmianą pszenicy wykazującą zwiększoną ekspresję genu *Glu-B1-1* kodującego podjednostkę Bx7 jest jara odmiana 'Nawra' (Null/7^{OE}+8*/5+10) [43]. Należy dodać, że podjednostka Bx7 zidentyfikowana w genotypach pszenic diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych jest dotychczas jedyną podjednostką wykazującą nadekspresję.

Metody identyfikacji białek glutenowych

W identyfikacji białek gliadynowych i gluteninowych, rutynowo stosowana jest kwaśna elektroforeza w żelu poliakrylamidowym (A-PAGE) oraz klasyczna elektroforeza w obecności siarczanu dodecylosodowego (SDS-PAGE). Metody rozdzielania elektroforetycznego pozwalają obserwować zmienność w obrębie poszczególnych loci oraz charakteryzować różne warianty białkowe. Wykorzystanie wzorów elektro-

foretycznych jako źródła obiektywnych informacji znalazło szerokie zastosowanie w hodowli zbóż. Jednak w miarę upływu lat identyfikacja tymi metodami stała się ograniczona do podstawowych tylko frakcji białkowych ze względu na zbyt duży polimorfizm oraz podobną mobilność elektroforetyczną i własności hydrofobowe wielu podjednostek [7, 43].

Alternatywą tych metod, stała się reakcja PCR z zastosowaniem allelospecyficznych markerów molekularnych typu AS-PCR, która umożliwiła szybką identyfikację poszczególnych podjednostek białkowych z fragmentu jednego liścia [73]. Technika ta jest w ostatnich latach coraz szerzej wykorzystywana w identyfikacji HMW podjednostek gluteninowych we wczesnych etapach selekcji hodowlanej pszenicy do typowania genotypów o pożądanym własnościach wypiekowych [43, 46, 73, 89]. Należy jednak podkreślić, że jej zastosowanie jest ograniczone do identyfikacji tych alleli, dla których dotychczas opracowano określone zestawy starterów.

Bardzo użytecznymi w identyfikacji jakościowej i ilościowej powyższych podjednostek białkowych, okazały się techniki wysokosprawnej chromatografii cieczowej z odwróconą fazą (RP-HPLC) [7, 46] oraz w szczególności wysokosprawnej elektroforezy kapilarnej (HPCE) [43, 72, 74]. Rozdział i identyfikacja poszczególnych frakcji białkowych wynika z różnej hydrofobowości podjednostek białkowych oraz różnicy w czasach retencji (RP-HPLC) lub różnicy w czasach migracji w przypadku metody wolnostrefowej elektroforezy kapilarnej (CZE). Metody te przyczyniły się do poszerzenia wiedzy na temat udziału ilościowego poszczególnych frakcji białek gluteninowych i gliadynowych w stosunku do ogólnej zawartości białka w ziarnie pszenicy oraz proporcji i stosunku poszczególnych podjednostek względem siebie z uwzględnieniem interakcji genotypowo-środowiskowej [43, 74, 81]. W ostatnich kilku latach rozwinęły się metody charakteryzacji białek glutenowych za pomocą zmodyfikowanych metod rozdziału kapilarnego i mikroprzepływowego [72] lub przy zastosowaniu spektrometrii masowej w połączeniu z wcześniejszym rozdziałem poszczególnych peptydów techniką HPLC lub HPCE [45, 49, 87].

Wpływ białek glutenowych na jakość wypiekową pszenicy

Wartość wypiekowa pszenicy zwyczajnej kształtowana jest przede wszystkim przez właściwości białek glutenowych, których zróżnicowanie jest wypadkową oddziaływania genotypu pszenicy i czynników zewnętrznych podczas wegetacji roślin, obróbki późniejszej ziarna i jego przetwarzania [35, 59, 60, 62]. Na jakościowo-ilościowej ocenie glutenu opiera się klasyfikacja jakościowa mąki pszennej. Przyjmuje się, że z pszenicy wysokiej jakości otrzymuje się elastyczne ciasto o dużej wodochłonności, długim czasie rozwoju i stałości oraz chleb o dużej objętości z równomiernie porowatym i elastycznym mięksizem. Cechy te w znacznym stopniu determinowane są składem jakościowym i ilościowym glutenin oraz gliadyn. Według Wrigley'a [86] mniej rozciągliwe, za to o dużej sprężystości włókniste gluteniny sprawiają, że gluten

pochłania więcej wody, staje się bardziej sprężysty i stawia większy opór przy rozciąganiu, natomiast za jego spójność i rozciągliwość odpowiadają globularne frakcje gliadynowe. Interakcje tych białek z innymi składnikami glutenu (węglowodanami, lipidami) wpływają na cechy reologiczne ciasta oraz jego zdolność do zatrzymywania gazów podczas fermentacji i wypieku. Na temat lepkości sprężystej natury glutenu [22, 24, 42, 61, 68], roli frakcji gliadynowych i gluteninowych [38, 43] oraz ich interakcji ze skrobią [67] powstało wiele prac. Białka glutenowe występują również w życie, pszenzycie i jęczmieniu, jednak nie tworzą glutenu w normalnych warunkach między innymi ze względu na odmienny stosunek gliadyn do glutenin. Nieobecność jednej z tej klasy białek silnie wpływa na pogorszenie jakości formowanego ciasta [33, 36]. Tylko dzięki zachowaniu odpowiedniej równowagi między ilością białek glutenowych ciasto może zatrzymywać pęcherzyki CO₂ podczas fermentacji i wypieku, a chleb zyskuje zwiększoną objętość i równomiernie porowatą strukturę miękiszu [79]. Wielokrotnie wykazano, że frakcje gluteninowe znacznie silniej niż gliadyny oddziałują na jakość technologiczną pszenicy [78, 79, 84]. Jednoznacznie stwierdzono, że wyższy udział HMW białek gluteninowych podnosi wytrzymałość ciasta i objętość chleba [51, 82], a także oporność na rozciąganie [2] i wydłużenie czasu rozwoju ciasta [51]. Wielu autorów wykazało wysokie korelację między obecnością specyficznych podjednostek gluteninowych o wysokiej masie cząsteczkowej, a właściwościami wypiekowymi pszenicy [25, 84, 91]. HMW gluteniny stanowią jedynie 10% wszystkich białek zapasowych, ale głównie od typu allelicznych wariantów genów kodujących te białka zależy 50–70% zmienności cech technologicznych pszenicy [70].

Gupta i in. [31] uszeregowali loci *Glu-1* ze względu na ich pozytywny wpływ na elastyczno-sprężyste własności ciasta w następującej kolejności: *Glu-D1*>*Glu-B1*>*Glu-A1*. Badania Uthayakumarana i in. [80] potwierdziły, że podjednostki kodowane przez gen *Glu-A1* w heksaploidalnej pszenicy w mniejszym stopniu przyczyniają się do poprawy funkcjonalności ciasta niż podjednostki kodowane w genomie B i D. Gupta i in. [31] wykazali że wśród podjednostek kontrolowanych przez genom A, badane linie pszenicy z podjednostką Ax2* charakteryzują się największymi wartościami maksymalnego czasu rozwoju krzywej i tolerancją na miesienie. Również Boggini i in. [6] potwierdzili, że głównym efektem ekspresji genu *Glu-A1* w liniach pszenicy durum było podniesienie rozciągliwości mierzonej alweograficznie, co przekładało się na lepszą jakość wypiekową i większą objętość chleba. Podobne wyniki otrzymali Liang i in. [46] oraz Meng i Cai [58] podkreślając udział podjednostki Ax2*. Wpływ alleli *Glu-A1-1b* i *Glu-A1-1c* był analizowany przez innych autorów, którzy dowiedli, że pszenice o tych podjednostkach mają gluten o wyższej sile [18, 32], podczas gdy obecność allelu *Glu-A1-1a* powoduje znaczną redukcję elastyczności ciasta oraz maksymalnego czasu rozwoju krzywej miksograficznej [74]. Również Witkowski i in. donoszą, że wariant AxNull (allel *Glu-A1-1a*), który dominuje wśród polskich odmian i rodów pszenicy ozimej pogarsza parametry cech jakościowych i ma silny związek z mrozoodpornością [85, 86].

Szczególnie silny, pozytywny efekt w oddziaływaniu na jakość wypiekową, wykazuje obecność genów kodujących gluteninowe podjednostki Dx5+Dy10 [44, 45, 46, 58]. W większości przypadków niską jakością wykazują pszenice zawierające bloki białkowe Bx6+By8 i Dx2+Dy12 [1, 44, 58]. Ivanov i in. [34] oraz Branlard i in. [8] stwierdzili, że podjednostki Dx5+Dy10, a następnie Ax1 i Ax2* mają największy wpływ na kształtowanie się cech jakościowych. Meng i Cai [58] wykazali, istotną korelację między obecnością podjednostek Ax1 i Dx5+Dy10, a wysoką zawartością białka i rozciągliwością ciasta w przeciwieństwie do podjednostek AxNull i Dx2+Dy12. Według Leóna i in. [45] udział pary podjednostek Dx5+Dy10 korzystnie wpływa na stabilność i czas rozwoju ciasta. Badania Blechla i in. [5] oraz Zhanga i in. [90] wskazują na korzystny wpływ podjednostek Dx5+Dy10 na wybrane parametry miksograficzne. Badania kolejnych autorów [44, 58] dowodzą, że pszenice zawierające podjednostki Dx2+Dy12 zazwyczaj charakteryzują się niższą opornością ciasta na rozciąganie w odróżnieniu od pszenic z podjednostkami Dx5+Dy10. Z kolei Khan i in. [42] wykazali, że odmiany pszenicy z podjednostką Ax2* i By9 odznaczają się wyższą wodochłonnością mąki w porównaniu z odmianami zawierającymi podjednostki Ax2* i By8. W badaniach przeprowadzonych przez Bronneke'a i in. [9] stwierdzono, że dodatni wpływ na wartość wypiekową badanych odmian pszenicy miały podjednostki: Ax1, Ax2*, Bx7+By9, Bx14+By15, Bx17+By18, Dx5+Dy10. Thover i in. [78] wykazali, że najlepsze genotypy pszenicy zawierały podjednostki Ax2*, Bx14+By15, Bx7+By8, Dx5+Dy10. Liu i in. [48] wskazali, że obecność podjednostek Ax1, Bx7+By8 lub Bx14+By15 oraz Dx5+Dy10 mogą przyczynić się do poprawy jakości wypiekowej chleba. Analizy farinograficzne i ekstensograficzne przeprowadzone przez Denga i in. [17] wykazały wyższe wartości parametrów reologicznych ciasta w przypadku występowania podjednostek Bx14+By15, Dx5+Dy10 w porównaniu z podjednostkami Bx7+By9, Dx5+Dy10. Wyniki prac przeprowadzonych przez Figuero i in. [26] wskazują na pozytywny związek podjednostek Bx17+By18 i Bx7+By8 z jakością wypiekową w porównaniu z podjednostkami Bx7+By9 i Bx6+By8 lub Bx7 w locus *Glu-B1*.

Spośród podjednostek kodowanych w loci *Glu-B1* duże znaczenie przypisuje się podjednostce Bx7, której zwiększona ekspresja w niektórych odmianach korzystnie wpływa na poprawę jakości wypiekowej przez wzrost elastyczności i siły ciasta [12, 15, 81, 84]. Istnienie pozytywnej zależności między nadekspresją podjednostki Bx7 a jakością wypiekową pszenicy stwierdziło wielu autorów [11, 29, 38, 50, 81]. Wzrost oporności ciasta na rozciąganie oraz wzrost zawartości HMW glutenin w powiązaniu z obecnością nadekspresyjnej podjednostki Bx7 potwierdzają wyniki przedstawione przez Marchylo i in. [53] Suttona [77] oraz Vawsera i Cornischa [81]. Analizy miksograficzne przeprowadzone przez Wangą i Khana [84] wykazały, że za wysokie wartości parametrów reologicznych podczas miesienia ciasta odmiany 'Glenlea' (2*/7OE+8*/5+10) odpowiadają przede wszystkim podjednostki Ax2*, Dx5 i Bx7^{OE}. Zhang i in. [91] donoszą, że obecność podjednostek Bx7+By8, znacznie przewyższa

występowanie samej podjednostki Bx7 pod względem jakości wypiekowej. Należy dodać, że przez wiele lat sukces hodowli argentyńskich pszenic o wyjątkowych właściwościach wypiekowych można przypisać wysokiej frekwencji podjednostek Bx7^{OE}+By8* (35,9%) w połączeniu z podjednostkami Dx5+Dy10 (88%) i niskim udziałem podjednostki AxNull (1,1%) [29, 81]. Na podstawie badań własnych krajowych rodów/linii i odmian pszenicy możemy stwierdzić, że silny pozytywny wpływ na jakość technologiczną pszenicy wywierają kombinacje następujących alleli: *Glu-A1-1c*, *Glu-B1-1a*, *b*, *h*; *Glu-B1-2a*, *b*, *f*, *o*; *Glu-D1-1d* oraz *Glu-D1-2b*, a także *Glu-B1-1g* i *Glu-B1-2e* w przypadku pszenic jarych [19, 43, 74].

Podsumowanie

Znaczenie jakości zbóż we współczesnej hodowli ciągle wzrasta. Szczególnie dużą uwagę zwraca się na wybór odmian produkowanych na cele piekarnicze. W tej sytuacji selekcjonowanie w kierunku wysokiej jakości cech użytkowych zaczyna stawać się kierunkiem priorytetowym w procesie hodowlanym. Dotyczy to zwłaszcza pszenicy zwyczajnej, gatunku pod tym względem najbardziej zróżnicowanego. Wartość wypiekowa pszenicy w dużym stopniu determinowana jest ilością i kompozycją białek zapasowych (glutenin i gliadyn) wchodzących w skład glutenu. Pogłębianie wiedzy na temat polimorfizmu białek glutenowych i poznanie jego genetycznych uwarunkowań oraz opracowanie metod szybkiej i sprawnej ich identyfikacji pozwala typować rody i linie pszenicy o dobrych parametrach technologicznych już we wczesnych etapach selekcji, co znacznie przyspieszy postęp hodowlany.

Literatura

- [1] Atanasova D., Tsenov N., Todorov I., Ivanova I. 2009. Glutenin composition of winter wheat varieties bred in Dobrudzha Agricultural Institute. *Bulgarian J. Agric. Sci.* 15: 9–19.
- [2] Berot S., Chiron H., Nicolas M., Gautier S., Godon B., Papineau Y. 1996. Pilot scale preparation of wheat gluten protein fractions. II. Technological properties of the fractions. *Inter. J. Food Sci. Technol.* 31: 77–83.
- [3] Bhattacharya M. 1993. Slit rheometer studies of wheat flour dough. *J. Text. Stud.* 24: 391–409.
- [4] Bietz J. A., Shepherd K. W., Wall J. S. 1975. Single-kernel analysis of glutenin: Use in wheat genetics and breeding. *Cereal Chem.* 52: 513–532.
- [5] Blechl A., Lin J., Nguyen S., Chan R., Anderson O.D., Dupont F.M. 2007. Transgenic wheats with elevated levels of Dx5 and/or Dy10 high-molecular-weight glutenin subunits yield dough with increased mixing strength and tolerance. *J. Cereal Sci.* 45: 172–183.
- [6] Boggini G., Tusa P., Pogna N.E. 1995. Bread making quality of durum wheat genotypes with some novel glutenin subunit compositions. *J. Cereal Sci.* 22: 105–113.
- [7] Bradova J., Stockova L. 2010. Evaluation of winter wheat collection in terms of HMW- and LMW-glutenin subunits. *Czech J. Gen. Plant Breed.* 46: S96–S99.
- [8] Branlard G., Dardevet M., Saccomano R., Lagoute F., Gourdon J. 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. Proceedings of 6th International Wheat Conference, 5–9 June 2000, Budapest, Hungary: 157–167.
- [9] Bronneke V., Zimmerman G., Killermann B. 2000. Effect of high molecular weight glutenins and D-zone gliadins on breadmaking quality in German wheat varieties. *Cereal Res. Commun.* 28: 187–194.

- [10] Butow B.J., Gras P.W., Haraszi R., Bekes F. 2002. Effects of different salts on mixing and extension parameters on a diverse group of wheat cultivars using a 2-g mixograph and extensograph methods. *Cereal Chem.* 79: 826–833.
- [11] Butow B.J., Ma W., Gale K.R., Cornish G.B., Rampling L., Larroque O.R., Morell M.K., Bekes F. 2003. Molecular discrimination of Bx7 alleles demonstrates that a highly expressed high molecular weight glutenin allele has a major impact on wheat flour dough strength. *Theor. Appl. Genet.* 107: 1524–1532.
- [12] Butow B.J., Gale K.R., Ikea J., Juhász A., Bedő Z., Tamás L., Gianibelli M.C. 2004. Dissemination of the highly expressed Bx7 glutenin subunit (*Glu-B1a1* allele) in wheat as revealed by novel PCR markers and RP-HPLC. *Theor. Appl. Genet.* 109: 1525–1535.
- [13] Ciaffi M., Benedettelli S., Giorgi B., Porceddu E., Lafiandra D. 1991. Seed storage proteins of *Triticum turgidum* ssp. *dicocoides* and their effect on the technological quality durum wheat. *Plant Breed.* 107: 309–319.
- [14] Cloutier S., Banks T., Nilmalgoda S. 2005. Molecular understanding of wheat evolution at the *Glu-B1* locus. Proceeding of the International Conference on Plant Genomics And Biotechnology: challenges and opportunities, Raipur, India: 40.
- [15] Cornish G.B., Békés F., Allen H.M., Martin D.J. 2001. Flour proteins linked to quality traits in an Australian doubled haploid wheat population. *Aust. J. Agric. Res.* 52: 1339–1348.
- [16] De Bustos A., Rubio P., Jouve N. 2001. Characterization of two gene subunits on the 1R chromosome of rye as orthologus of each of the *Glu-1* genes of hexaploid wheat. *Theor. Appl. Genet.* 103: 733–742.
- [17] Deng Z.Y., Tian J.C., Sun G.X. 2005. Influence of high molecular weight glutenin subunit substitution on rheological behaviour and bread-baking quality of near isogenic lines developed from Chinese wheats. *Plant Breed.* 124: 428–431.
- [18] Dhaliwal H.S., Garg M., Singh H., Chhuneja P., Kaur H. 2002. Transfer of HMW-glutenin subunits from wild wheats into *Triticum durum* and improvement of quality. *Cereal Res. Commun.* 30: 173–180.
- [19] Dobraszczyk B., Salmanowicz B.P. 2008. Comparison of predictions of baking volume using large deformation rheological properties. *J. Cereal Sci.* 47: 292–301.
- [20] D'Ovidio R., Masci S., Porceddu E., Kasarda D. 1997. Duplication of the high molecular weight glutenin subunit gene in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivar 'Red River 68'. *Plant Breed.* 116: 525–531.
- [21] D'Ovidio R., Masci S. 2004. The low-molecular-weight glutenin subunits of wheat gluten. *J. Cereal Sci.* 39: 321–339.
- [22] Dreese P.C., Hoseney R.C. 1990. The effect of water-extracted solubles from gluten on its baking and rheological properties. *Cereal Chem.* 67: 400–404.
- [23] DuPont F.M., Vensel W.H., Chan R., Kasarda D.D. 2000. Characterization of the 1B-type ω -gliadins from *Triticum aestivum* cultivar Butte. *Cereal Chem.* 77: 607–614.
- [24] Eliasson A.C., Lundh G. 1989. Rheological and interfacial behaviour of some wheat protein fractions. *J. Texture Stud.* 20: 431–441.
- [25] Ewart J.A.D. 1988. Studies on disulfide bonds in glutenin. *Cereal Chem.* 65: 95–100.
- [26] Figueroa J.D.C., Maucher T., Reule W., Pena R.J. 2009. Influence of high molecular weight glutenins on viscoelastic properties of intact wheat kernel and relation to functional properties of wheat dough. *Cereal Chem.* 86: 139–144.
- [27] Gale K.R. 2005. Diagnostic DNA markers for quality traits in wheat. *J. Cereal Sci.* 41: 181–192.
- [28] 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: 635–646.
- [29] Gianibelli M.C., Echaide M., Larroque O.R., Carrillo J.M., Dubcovsky J. 2002. Biochemical and molecular characterisation of *Glu-1* loci in Argentinean wheat cultivars. *Euphytica* 128: 61–73.
- [30] Gupta R.B., Shepherd K.W. 1990. Two-step one-dimensional SDS-PAGE analysis of LMW subunits of glutenin. I. Variation and genetic control of the subunits in hexaploid wheats. *Theor. Appl. Genet.* 80: 65–74.
- [31] Gupta R.B., Popineau Y., Lefebvre J., Cornec M., Lawrence G.J., MacRitchie F. 1995. Biochemical basis of flour properties in bread wheats. II. Changes in polymeric protein formation and dough gluten properties associated with the loss of low Mr glutenin subunits. *J. Cereal Sci.* 21: 103–116.
- [32] 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.
- [33] Inakuma T., Aibara S., Morita Y. 1989. The role of glutenin and gliadin in physical dough properties of wheat flour. Comparison of farinograph properties of durum and bread wheat flours. *J. Japan. Soc. Food Sci. Technol.* 36: 437–447.

- [34] Ivanov P., Todorov I., Stoeva M.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: 455–461.
- [35] Jankiewicz M. 2003. Białka w technologii zbóż. W: Jankiewicz M., Kędzior Z. (red.). Metody pomiarów i kontroli jakości w przemyśle spożywczym i biotechnologii, Wydawnictwo AR w Poznaniu, wyd. 2: 42–48.
- [36] Jood S., Schofield J.D., Tsiami A.A., Bollecker S. 2000. Effect of composition of glutenin subfractions on rheological properties of wheat. *J. Food Biochem.* 24: 275–298.
- [37] Juhász A., Larroque O.R., Tamás L., Vida G., Zeller F.J., Békés F., Bedo. 2000. Biochemical and molecular genetic background of the traditional Bankút breadmaking quality. Proceedings of the 11th International Cereal and Bread Congress, Gold Coast, Australia: 669–702.
- [38] Juhász A., Gárdoni M., Tamás L., Bedő Z. 2003. Characterisation of the promoter region of *Glu-1Bx7* gene from overexpressing lines of an old Hungarian wheat variety. *Grain quality* 3: 1348–1350.
- [39] Kawka A., Kędzior Z. 2003. Białka pochodzenia roślinnego ich charakterystyka i znaczenie w żywności. W: Gawęcki J. (red.) Białka w żywności i żywieniu, Wydawnictwo AR Poznaniu: 42–57.
- [40] Khatkar B.S., Bell A.E., Schofield J.D. 1995. The dynamic rheological properties of gluteins and gluten sub-fractions from wheats of good and poor breadmaking quality. *J. Cereal Sci.* 22: 29–44.
- [41] Kokelaar J.J., Vliet T., Prins A. 1996. Strain hardening properties and extensibility of flour and gluten doughs in relation to breadmaking performance. *J. Cereal Sci.* 24: 199–214.
- [42] Khan K., Tamminga G., Lukow O. 1989. The effect of wheat flour proteins on mixing and baking correlations with protein fraction and high molecular weight glutenin subunit composition by gel electrophoresis. *Cereal Chem.* 66: 391–396.
- [43] Langner M. 2010. Badanie ekspresji alleli loci *Glu-1* kodujących HMW podjednostki gluteninowe w powiązaniu z jakością technologiczną pszenicy (*Triticum aestivum* L.). Praca doktorska wykonana w IGR PAN w Poznaniu.
- [44] Leon E., Marin S., Gimenez M.J., Piston F., Rodriguez-Quijano M., Shewry P.R., Barro F. 2009. Mixing properties and dough functionality of transgenic lines of a commercial wheat cultivar expressing the 1Ax1, 1Dx5 and 1Dy10 HMW glutenin subunit genes. *J. Cereal Sci.* 49: 148–156.
- [45] Leon E., Aouni R., Piston F., Rodriguez-Quijano M., Shewry P.R., Martin A., Barro F. 2010. Stacking HMW-GS transgenes in bread wheat: Combining subunit 1Dy10 gives improved mixing properties and dough functionality. *J. Cereal Sci.* 51: 13–20.
- [46] Liang D., Tang J.W., Pena R.J., Singh R., He X.Y., Shen X.Y., Yao D.N., Xia X.C., He Z.H. 2010. Characterization of CIMMYT bread wheats for high- and low-molecular weight glutenin subunits and other quality-related genes with SDS-PAGE, RP-HPLC and molecular markers. *Euphytica* 172: 235–250.
- [47] Lindsay M.P., Skerrit J.H. 1999. The gluten macropolymer of wheat flour doughs: structure-function perspectives. *Trends Food Sci. Technol.* 10: 247–253.
- [48] Liu L., He Z.H., Yan J., Zhang Y., Xia X.C., Pena R.J. 2005. Allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci, presence of the 1B.1R translocation, and their effects on mixographic properties in Chinese bread wheats. *Euphytica* 142: 197–204.
- [49] Liu L., Wang A.L., Appels R., Ma J.H., Xia X.C., Lan P., He Z.H., Bekes F., Yan Y.M., Ma W.J. 2009. A MALDI-TOF based analysis of high molecular weight glutenin subunits for wheat breeding. *J. Cereal Sci.* 50: 295–301.
- [50] Lukow O.M., Preston K.R., Watts B.M., Malcolmson L.J., Cloutier S. 2002. Measuring the influence of wheat protein in bread making: From damage control to genetic manipulation of protein composition in wheat. 1st edn. Am. Asso. Cereal Chem.: 50–64.
- [51] Lundh G., McRitchie F. 1989. Size exclusion HPLC characterization of gluten protein fractions varying in breadmaking potential. *J. Cereal Sci.* 10: 247–253.
- [52] MacRitchie F., Lafiandra D. 1997. Structure-Function relationships of wheat proteins. Food Prot. Their Appl.: 293–324.
- [53] Marchylo B.A., Kruger J.E., Hatcher D.W. 1989. Quantitative reversed-phase high performance liquid chromatographic analysis of wheat storage proteins as a potential quality prediction tool. *J. Cereal Sci.* 9: 113–130.
- [54] Marchylo B. A., Lukow O. M., Kruger J. E. 1992. Quantitative variation in high molecular weight glutenin subunit 7 in some Canadian wheats. *J. Cereal Sci.* 15: 29–37.
- [55] McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Appels R. 2003. Catalogue of gene Symbols for Wheat. W: Grain Genes <<http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003/>>.

- [56] McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubkovsky J., Rogers J., Morris C., Somers D.J., Appels R., Devos K.M. 2008. Catalogue of gene symbols for wheat. 11th International Wheat Genetics Symposium: 1–166.
- [57] McIntosh R.A., Dubkovsky J., Rogers W.J., Morris C., Appels R., Xia X.C. 2009. Catalogue of gene symbols for wheat. Supplement 2009. <<http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/macgene/supplement2009.pdf>>.
- [58] Meng X.G., Cai S.X. 2008. Association between glutenin alleles and Lanzhou alkaline stretched noodle quality of northwest China spring wheats. II. Relationship with the variations at the *Glu-1* loci. *Cereal Res. Commun.* 36: 107–115.
- [59] Miś A. 2000. Wpływ stadium dojrzałości ziarna pszenicy i terminu zbioru na właściwości glutenu mokrego. *Acta Agrophys.* 37: 131–144.
- [60] Miś A. 2001. Wpływ temperatury suszenia ziarna pszenicy i jego wilgotności na właściwości fizyczne glutenu mokrego. *Acta Agrophys.* 46: 115–125.
- [61] Miś A., Rusinek R. 2004. Pomiar właściwości mechanicznych błon glutenowych podczas obróbki termicznej. *Acta Agrophys.* 4(2): 419–429.
- [62] Miś A. 2005. Wpływ wybranych czynników na wodochłonność i właściwości reologiczne glutenu pszenicy zwyczajnej (*Triticum aestivum* L.). *Acta Agrophys.* 128: 1–120.
- [63] Parchment O., Shewry P.R., Tatham A.S., Osguthorpe D.J. 2001. Molecular modeling of unusual spiral structure in elastomeric wheat seed protein. *Cereal Chem.* 78: 658–662.
- [64] Payne P.I., Corfield K.G. 1979. Subunit composition of wheat glutenin protein, isolated by gel filtration in a dissociating medium. *Planta* 145: 83–88.
- [65] Payne P.I., Jackson E.A., Holt L.M., Law C.N. 1984. Genetic linkage between endosperm storage protein genes on each of the short arms of chromosomes 1A and 1B of wheat. *Theor. Appl. Genet.* 67: 235–243.
- [66] Payne P.I. 1987. Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 38: 141–153.
- [67] Petrofsky K.E., Hosney R.C. 1995. Rheological properties of dough made with starch and gluten from several cereal sources. *Cereal Chem.* 72: 53–58.
- [68] Pruska-Kędzior A. 2006. Zastosowanie metod reologii fenomenologicznej do kwantyfikacji właściwości lepkościowych glutenu pszennego. Rozprawy naukowe 373, Wydawnictwo AR w Poznaniu: 1–138.
- [69] Radovanovic N., Cloutier S., Brown D., Humphreys D. G., Lukow O. M. 2002. Genetic variance for gluten strength contributed by high molecular weight glutenin proteins. *Cereal Chem.* 79: 843–849.
- [70] Rakszegi M., Bekes F., Lang L., Tamas L., Shewry P.R., Bedo Z. 2005. Technological quality of transgenic wheat expressing an increased amount of HMW glutenin subunit. *J. Cereal Sci.* 42: 15–23.
- [71] Rhazi L., Cazalis R., Aussenac T. 2003. Sulfhydryl-disulfide changes in storage proteins of developing wheat grain: influence of SDS-unextractable glutenin polymer. *J. Cereal Sci.* 38: 3–13.
- [72] Rhazi L., Bodard A.L., Fathollahi B., Aussenac T. 2009. High throughput microchip-based separation and quantitation of high-molecular-weight glutenin subunits. *J. Cereal Sci.* 49: 272–277.
- [73] Salmanowicz B.P., Dylewicz M. 2007. Identification and characterization of high-molecular-weight glutenin genes in Polish triticale cultivars by PCR-based DNA markers. *J. Appl. Genet.* 48: 347–357.
- [74] Salmanowicz B.P., Surma M., Adamski T., Rębarz M. 2008. Effect of amounts of HMW glutenin subunit determined by capillary electrophoresis on technological properties in wheat doubled haploids. *J. Sci. Food Agric.* 88: 1716–1725.
- [75] Shewry P.R., Halford N.G., Tatham A.S. 1992. The high molecular weight subunits of wheat glutenin. *J. Cereal Sci.* 15: 105–120.
- [76] Shewry P.R., Popineau Y., Lafandra D., Belton P. 2001. Wheat glutenin subunits and dough elasticity: findings of the EUROWHEAT project. *Trends Food Sci. Technol.* 11: 433–441.
- [77] Sutton K.H. 1991. Qualitative and quantitative variation among high molecular weight subunits of glutenin detected by reversed-phase high-performance liquid chromatography. *J. Cereal Sci.* 14: 25–34.
- [78] Thover M., Koppel R., Ingver A. 2001. Characterization of gliadin and HMW glutenin subunits alleles and their relation to bread-making quality in common spring wheat cultivars and breeding lines. *Cereal Res. Commun.* 29: 405–412.
- [79] Uthayakumaran S., Gras P., Stoddard F.L., Bekes F. 1999. Effect of varying protein content and glutenin-to-gliadin ratio on the functional properties of wheat dough. *Cereal Chem.* 76: 389–394.
- [80] Uthayakumaran S., Newberry M., Phanthien N., Tanner R. 2002. Small and large strain rheology of wheat gluten. *Rheol. Acta* 41: 162–172.
- [81] Vawser M.J., Cornish G.B. 2004. Overexpression of HMW glutenin subunit *Glu-B1 7x* in hexaploid wheat varieties (*Triticum aestivum*). *Austral. J. Agric. Res.* 55: 577–588.

- [82] Verbruggen I.M., Veraverbeke W.S., Delcour J.A. 2001. Significance of LMW-GS and HMWGS for dough extensibility: 'addition' versus 'incorporation' protocols. *J. Cereal Sci.* 33: 253–260.
- [83] Waines J.G., Payne P.I. 1987. Elektrophoretic analysis of the high-molecular-weight glutenin subunits of *Triticum monococcum*, *Triticum urartu* and the A genome of bread wheat (*T. aestivum*). *Theor. Appl. Genet.* 74: 71–76.
- [84] Wang W., Khan K. 2009. Effect of the molecular weight distribution of glutenin protein from an extra-strong wheat flour on rheological and breadmaking properties through reconstitution studies. *Cereal Chem.* 86: 623–632.
- [85] Witkowski E., Waga J., Bielawska A., Witkowska K., Luber H. 2005. Inheritance of glutenin proteins coded by the locus on chromosome 1A in F2 hybrid genotypes of winter wheat. *Biuletyn I HAR* 235: 57–64.
- [86] Witkowski E., Waga J., Witkowska K., Rapacz M., Gut M., Bielawska A., Luber H., Lukaszewski A.J. 2008. Association between frost tolerance and the alleles of high molecular weight glutenin subunits present in Polish winter wheats. *Euphytica* 159: 377–384.
- [87] Wrigley C.W. 1996. Giant proteins with flour power. *Nature (Lond.)* 381: 738–739.
- [88] Yan YM; Jiang Y; An XL; Pei YH; Li XH; Zhang YZ; Wang AL; He Z; Xia X; Bekes F; Ma W. 2009. Cloning, expression and functional analysis of HMW glutenin subunit 1By8 gene from Italy pasta wheat (*Triticum turgidum* L. ssp *durum*). *J. Cereal Sci.* 50: 398–406.
- [89] Yang F.P., Wang L.H., Wang J.W., He X.Y., Zhang X.K., Shang X.W., Yang W.X., Xia X.C., He Z.H. 2010. Characterization of high- and low-molecular-weight glutenin subunit genes in Chinese winter wheat cultivars and advanced lines using allele-specific markers and SDS-PAGE. *Crop Pasture Sci.* 61: 84–91.
- [90] Zhang Y., An X., Li X., Chen S., Gao L., Wang K., Wang S., Yan Y. 2009. Isolation and expression of a new high molecular weight glutenin subunit gene at the *Glu-D-1-2* locus from *Aegilops tauschii*. *Cereal Res. Commun.* 37: 449–457.
- [91] Zhang L.L., Zhang Y.B., Li J.L. 2010. Quality differences between NILs of wheat variety Long 97-586 possessing HMW-GS 7+8 and 7. *Sci. China Life* 53(2): 286–291.

Wheat gluten proteins and their influence on bread-making quality

Key words: wheat, gluten proteins, HMW-GS, breadmaking quality

Summary

A great deal of research attention has been focused on the study of wheat gluten proteins at the genetic, biochemical and molecular levels in the past two decades. This is indicated in the literature citations included in this review. Gluten is widely recognized as a water-insoluble network containing a complex physico-chemical system of flour components composed of polymeric glutenins and monomeric gliadins. The bread-making quality of wheat flour is largely determined by gluten proteins. The protein polypeptides, in particular the high -molecular-weight (HMW) subunits of glutenin and the low-molecular-weight (LMW) subunits of glutenin, make a major contribution on the gluten macropolymer. The rheological behavior of particular wheat dough depends on the interaction of the genotype with the environment (G x E).