

Relaciones entre las subunidades de gluteninas de alto peso molecular y los parámetros alveográficos de calidad panadera en el trigo pan (*Triticum aestivum* L.).

Julia Lúquez

Cátedra de Principios de Mejoramiento Genético, Facultad de Ciencias Agrarias, UN de Mar del Plata. CC 272, 7620 Balcarce, Argentina.

Recibido: 1 de Junio de 1994. Aceptado: 20 de Diciembre de 1994.

RESUMEN

Se determinaron las subunidades de gluteninas de alto peso molecular, por electroforesis en geles de poliacrilamida, con dodecil sulfato de sodio (SDS-PAGE) en 25 genotipos argentinos de trigo pan. Se relacionó su presencia con los parámetros alveográficos «fuerza total del gluten» (W) e «índice de estabilidad de la masa» (P/G). La mitad de los genotipos muestreados mostraron valores aceptables de W y P/G.

En general, la relación observada entre el patrón electroforético y la calidad panadera de cada genotipo coincidió con lo indicado por la literatura (Payne *et al* 1987, Branlard y Dardevet 1985). Los genotipos Buck Chamamé y Buck Bagual, a pesar de tener una fórmula electroforética óptima (2*:7+8:5+10) presentaron valores alveográficos indicadores de pobre calidad panadera. Los genotipos Cargill Trigo 800 (fórmula 2*:7+9:5+10), Pigüé INTA y Genaro 81 (fórmula 1:7+9:5+10), también presentaron valores alveográficos no aceptables a pesar de poseer, según la literatura, fórmulas electroforéticas asociadas con buena calidad panadera. Estas deficiencias predictivas de la calidad panadera que presenta la fórmula electroforética de las gluteninas de alto peso molecular se deben, probablemente, a la influencia del ambiente, de las gluteninas de bajo peso molecular y de las gliadinas.

Palabras clave: Trigo, calidad panadera, gluteninas de alto peso molecular, electroforesis, alveograma.

Relationships between high molecular weight subunit glutenin and alveographic parameters of bread-making quality in bread wheat (*Triticum aestivum* L.).

SUMMARY

The different high molecular weight (HMW) subunits of glutenin were determined by polyacrilamide gel electrophoresis, with sodium dodecyl sulfate (SDS-PAGE) for 25 genotypes of bread wheat. The presence of the subunits was related to the alveographic parameters: «total strenght of the gluten» (W) and «stability index of the dough» (P/G). Half of the genotypes sampled showed acceptable values of W and P/G. The relationship observed between electrophoretic pattern and bread-making quality of each genotype was generally coincident with reports from the literature (Payne *et al* 1987, Branlard and Dardevet 1985). Some exceptions were observed.

Lúquez, *Relaciones entre gluteninas de alto peso molecular y alveograma.*

however, like the genotypes Buck Chamamé and Buck Bagual, that presented poor alveographic values in spite of having an optimum electrophoretic formula (2*:7+8:5+10). The genotypes Cargill Trigal 800 (fórmula 2*:7+9+5+10), Pigüé INTA and Genaro 81 (formula 1:7+9:5+10) also showed poor alveographic values in spite of electrophoretic formulas that were associated with good bread-making quality in the literature. These predictive deficiencies of the bread-making quality presented by the electrophoretic patterns of HWM glutenins were probably due to the influence of the environment to the gliadins and to low molecular weight (LMW) glutenins.

Key words: wheat, bread-making quality, high weight molecular glutenin, electrophoresis, alveogram.

INTRODUCCION

La aptitud panadera del trigo depende, tanto del contenido total de proteínas, como de los distintos tipos de ellas que contiene el grano. En el endosperma, la fracción proteica representa del 7 al 15 % de su peso. Dentro de esta fracción, la parte insoluble en agua es el gluten, que tiene gran importancia en el proceso de panificación, debido a su influencia en la viscoelasticidad de la harina. El gluten es una mezcla compleja de dos tipos de proteínas: las gluteninas y las gliadinas, por lo tanto, la descripción del tipo y de la cantidad de estas proteínas permite estimar la calidad panadera.

Sin embargo, existen otros factores que intervienen en la definición de la calidad panadera de un trigo, como es la heterogeneidad existente dentro de estos dos tipos de proteínas. En efecto, las gluteninas presentes en el grano se dividen en dos grupos, de acuerdo a su peso molecular. De ellas, las más estudiadas son las de alto peso molecular, que están codificadas por factores genéticos localizados en el locus glu-1 de los brazos largos de los cromosomas 1A, 1B y 1D (Payne *et al* 1987). Existen tres alelos para el locus glu-A, (a,b y c), uno de los cuales es nulo (c), dieciseis para el locus glu-B, (desde a hasta p), y cinco para el locus glu-D, 1 (a,b,c,d,y e) (Branlard *et*

al 1990) que pueden detectarse mediante electroforesis de la fracción proteica total del grano, en geles de poliacrilamida con dodecilsulfato de sodio (SDS-PAGE). Se distinguen de 3 a 5 bandas principales de proteínas en los geles para cada genotipo, codificadas dos de ellas por el locus glu-D, una o dos por el locus glu-B, y una o ninguna por el locus glu-A, (Lawrence y Sheperd 1981, Payne *et al* 1981), que se denominan con números del 1 al 23, según la nomenclatura propuesta por Payne y Lawrence (1983). Se han hallado correlaciones significativas entre calidad panadera y subunidades de gluteninas de alto peso molecular en los trigos de varios países (Sontag *et al* 1986, Payne *et al* 1987, 1988, Rogers *et al* 1989, Lukow *et al* 1989, Uhlen 1990). Payne *et al* (1987) le adjudicaron un valor de calidad a cada subunidad de glutenina de acuerdo a la relación que guardaban con la prueba reológica de sedimentación del dodecilsulfato de sodio. Así, a la fórmula óptima, asociada con excelente calidad panadera (2*:7+8:5+10 ó 1:7+8:5+10) se le otorgaban diez puntos, y a la peor fórmula, asociada con calidad panadera pobre (0:7:4+12 ó 0:6+8:4+12), tres puntos. Branlard y Dardevet (1985) encontraron una correlación positiva y significativa entre la presencia de las



subunidades 5+10 y la subunidad 9, con los parámetros energía (W) y tenacidad (P) del alveograma, que es una determinación reológica utilizada para estimar la calidad panadera del trigo. También encontraron una correlación negativa entre estos parámetros de calidad panadera y las subunidades 2+12. A la vez, las subunidades 1 y 2^a correlacionaron positivamente con los parámetros grado de hinchazón de la masa (G) y W, respectivamente.

Sin embargo, varios estudios alertaron acerca de las limitaciones de las subunidades de gluteninas de alto peso molecular para predecir la calidad panadera (Graybosch *et al* 1990, Khan *et al* 1989), a la vez que Branlard y Dardevet (1985) observaron una interacción entre gliadinas y gluteninas de alto peso molecular, que determinaba finalmente las correlaciones con los parámetros reológicos del alveograma.

Muchas veces se ha dicho que la calidad panadera de los trigos argentinos se ha perdido con el transcurso del tiempo, a la vez que se ha aumentado el rendimiento. Lo cierto es que el mejorador cuenta con una serie de pruebas tradicionales para determinar la calidad del trigo en el proceso de mejoramiento (Pelshenke, Zeleny, alveograma) que son poco eficientes. Esto se debe a que resultan de una interacción entre la cantidad y la calidad de la proteína, requieren de una gran cantidad de grano en generaciones en que se dispone poco de él y son destructivas. La técnica de la identificación y separación de las subunidades de gluteninas por electroforesis (PAGE) es reproducible, versátil, requiere una muestra pequeña, no está influenciada por el ambiente (Bietz *et al* 1975) y está relacionada con parámetros de calidad (Payne *et al* 1981, Branlard y Dardevet 1985).

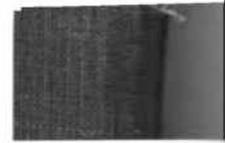
Existen pocos estudios de las relaciones entre subunidades particulares de

gluteninas y características reológicas surgidas de un alveograma, tales como W, P y G, criterios ampliamente usados en países como Francia y la Argentina. Estas características son importantes, porque permiten una mejor comprensión del comportamiento de la harina durante el amasado.

En este trabajo se determinaron las subunidades de gluteninas de alto peso molecular de 25 genotipos argentinos de trigo pan y se relacionaron con la calidad industrial. Esta fue estimada por el alveograma, para así considerar la posibilidad de utilizar el análisis electroforético para descartar material poco promisorio, en cuanto a calidad panadera, en las generaciones tempranas de un programa de mejoramiento.

MATERIALES Y METODOS

En los años 1988 y 1989 se condujeron dos ensayos de trigo pan, uno en la localidad de La Dulce, provincia de Buenos Aires, y otro en el predio central de la Unidad Integrada por la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Mar del Plata y la Estación Experimental Agropecuaria del INTA en Balcarce, provincia de Buenos Aires. Cada uno de los ensayos constaba de 25 genotipos: Buck Poncho, Buck Ombú, Buck Ñapucá, Buck Bagual, Buck Manantial, Buck Cencerro, Buck Pucará, Buck Chamamé, Buck Patacón, Buck Ñandú, las líneas restauradoras de la fertilidad R-113 y R-122, las líneas n° 6629 y 1285 provenientes de cruza primaverales x invernales, Don Ernesto INTA, Pampa INTA, Granero INTA, La Paz INTA, Pigué INTA, Klein Dorado, Klein Criollo, Cooperación Nanihue, Bonaerense Pasuco, Cargill Trigal 800 y Genaro 81. Cada ensayo fue dispuesto según un diseño en bloques completos aleatorizados con cuatro repeticiones.



Lúquez, Relaciones entre gluteninas de alto peso molecular y alveograma.

Análisis reológico

En el momento de la cosecha se realizó el análisis alveográfico estándar (Chopin 1927) con 250 g de semilla de cada parcela. Se hicieron las siguientes mediciones: altura de la curva (H) que mide la presión aplicada durante la inflación e indica la tenacidad de la masa (P), el trabajo mecánico o energía en ergios/g de masa, usado para inflar la burbuja, que indica la fuerza total del gluten (W), y el grado de hinchazón de la masa, dado por la raíz cuadrada del volumen de aire, usado para inflar la burbuja hasta su ruptura (G). Se calculó, luego, el cociente P/G que indica la estabilidad de la masa. Se consideraron valores aceptables para este parámetro aquéllos entre 4 y 6, y para W aquéllos entre 300 y 480. Un mínimo de cinco determinaciones fueron realizadas antes de aceptar los valores antes citados.

Análisis electroforético

Se tomó una muestra de semilla de cada variedad y se molió en un mortero manual. Las proteínas totales de la harina de los granos enteros (20 mg de 8-10 granos) fueron extraídas por más de 2 h, mezclando con un vórtex, a temperatura ambiente con 500 ml de buffer de extracción: 62,5mM Tris-HCl (pH=6,8) con 12% de glicerol (p/v), 2,5% de SDS (p/v), 0,003% de azul de bromofenol (p/v) y 5% de 2-mercaptoetanol. Las muestras fueron calentadas durante 5 min y luego centrifugadas por 5 min a 12000 rpm. Las condiciones electroforéticas fueron de 15 mA por gel, a temperatura ambiente, con corriente continua hasta que el frente de la corrida alcanzó la parte inferior del gel (alrededor de 4 h). Aproximadamente 15 ml de cada muestra de proteínas totales fueron cargados en los minigeles. Las proteínas fueron fraccionadas por electroforesis en geles de poliacrilamida, en presencia de SDS (SDS-PAGE) de acuerdo a Laemmli

(1970), modificado por Payne *et al* (1981) y Peña (1992). Se usaron geles concentrador y separador, que contuvieron 4% de acrilamida, 0,1% de SDS y 0,125 M Tris- HCl (pH= 6,8), y 8,7% de acrilamida, 0,3% de bisacrilamida, 0,1% de SDS y 0,38M Tris-HCl (pH=8,8) respectivamente. Los minigeles fueron teñidos con 0,13% de azul brillante de Coomassie, metanol y ácido acético durante 1 ó 2 h, en agitación y a 50°C y desteñidos en solución de metanol y ácido acético, hasta que la base azul desapareciera. Las subunidades de gluteninas de alto peso molecular, fueron identificadas y numeradas de acuerdo a Payne y Lawrence (1983).

RESULTADOS Y DISCUSION

En la Tabla 1 se presentan los siguientes datos: los valores de los parámetros alveográficos W y P/G (promedio de los dos años de ensayos); la fórmula electroforética de las subunidades de gluteninas de alto peso molecular; el valor de calidad atribuido a la misma por Payne *et al* (1987) y los alelos participantes en la determinación de las subunidades de gluteninas de alto peso molecular. La frecuencia de estos alelos puede observarse en la Figura 1. En la Tabla se observa que existe una amplia dispersión de valores para los parámetros alveográficos W y P/G, lo que indica la variabilidad existente entre los cultivares para la calidad panadera. Se destacan, por los valores de ambos parámetros, los cultivares: Buck Cencerro, Buck Poncho, Buck Ombú, Buck Manantial, Buck Pucará, Buck Patacón, Buck Ñandú, Buck Ñapucá, Klein Criollo, Klein Dorado, Don Ernesto INTA, SWM6629 y Bonaerense Pasuco.

Más de la mitad de los 25 genotipos estudiados se destacan por sus parámetros alveográficos, indicando la buena aptitud pa-

Tabla 1: Parámetros alveográficos, fórmula electroforética de las subunidades de gluteninas de alto peso molecular, valor de calidad atribuido por Payne *et al* (1987) y designación de los alelos correspondientes en los loci glu-A₁, glu-B₁ y glu-D₁ en 25 genotipos de trigo pan.

Alveographic parameters, electrophoretic formula of high weight molecular glutenin subunit, score quality given by Payne *et al* (1987) and name of the aleles corresponding at loci glu-A₁, glu-B₁, and glu-D₁ for 25 genotypes in bread wheat.

Genotipos	Parámetros alveográficos		Fórmula electroforética	Valor de calidad	Alelos ¹
	W	P/G			
Cooperación Nanihue	276,0	3,48	0:7+8:2+12	6	c:b:a
Buck Chamamé	270,5	4,06	2*:7+8:5+10	10	b:b:d
Buck Cencerro	360,9	4,73	2*:7+9:5+10	9	b:c:d
Buck Bagual	294,0	5,80	2*:7+8:5+10	10	b:b:d
Buck Poncho	328,0	4,03	2*:7+8:5+10	10	b:b:d
Buck Ombú	339,0	4,94	1:7+8:5+10	10	a:b:d
Buck Manantial	322,0	6,65	2*:7+8:5+10	10	b:b:d
Buck Pucará	301,2	4,80	1:7+8:5+10	10	a:b:d
Buck Patacón	326,6	4,45	1:17+18:5+10	10	a:l:d
Buck Nandú	386,9	4,50	1:7+8:5+10	10	a:b:d
Buck Napucá	364,0	4,84	1:7+8:5+10	10	a:b:d
Klein Criollo	366,6	5,40	2*:7+8:5+10	10	b:b:d
Klein Dorado	303,0	4,30	2*:7+9:5+10	9	b:c:d
Granero INTA	280,0	4,60	2*:7+9:2+12	7	b:c:a
Pampa INTA	281,2	3,73	1:7+8:2+12	8	a:b:a
Pigüé INTA	193,7	4,75	1:7+9:5+10	9	a:c:d
Don Ernesto INTA	337,0	5,10	2*:7+9:5+10	9	b:c:d
La Paz INTA	271,0	3,58	1:7+9:2+12	7	a:b:a
Genaro 81	262,5	3,86	1:7+9:5+10	9	a:c:d
SWM nº 1285	257,0	3,73	0:7+9:2+12	5	c:c:a
SWM nº 6629	325,0	4,90	0:7+8:5+10	8	c:b:d
Bonaerense Pasuco	408,7	4,60	2*:7+8:2+12	8	b:b:a
Cargill Trigal 800	270,0	4,10	2*:7+9:5+10	9	b:c:d
R-122	297,0	3,40	0:7:5+10	6	c:a:d
R-113	224,0	3,27	1:7+9:5+10	9	c:c:d

¹= glu-A₁; glu-B₁; glu-D₁

nadera tradicional de los trigos argentinos. Sin embargo, algunos cultivares como Genaro 81, La Paz INTA, R-113, R-122, Cooperación Nanihue, Pampa INTA y SWM 1285, presentaron valores fuera de los límites aceptables para los parámetros alveográficos. Posiblemente, si la semilla fuera producida en otras condiciones ambientales, estos cultivares pre-

sentarían valores diferentes.

En cuanto a la fórmula electroforética, ésta presenta de 3 a 5 bandas en los genotipos muestreados, que pueden observarse en la Figura 2. Se encontraron todos los alelos existentes para el locus glu-A₁ (subunidades 0, 1 y 2*). La ausencia (alelo c, nulo) de la subunidad codificada por el locus glu-A₁ aparece

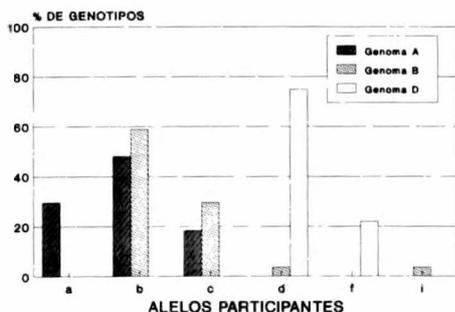


Figura 1: Frecuencia de alelos que codifican las gluteninas de alto peso molecular en el trigo.

Frequency of alleles that codify for glutenins of high molecular weight in wheat.

asociada a una pobre calidad panadera (Cooperación Nanihue y SWM n° 1285), tal como encontraron Payne *et al* (1987). En el caso de la banda 2*, ésta no parece estar asociada, en este estudio, a valores aceptables de W, como Branlard y Dardevet (1985) sugirieron, ya que existen cultivares que presentan esta banda y también muestran valores bajos de W: Buck Chamamé, Granero INTA y Cargill Trigal 800.

Para el locus B, se encontraron sólo 4 de los 16 alelos posibles (b, c, l y a). El 69% de los materiales que presentaron las bandas 7+8 fueron de buena calidad panadera. La presencia de la las bandas 7+9, en cambio, estuvo asociada con mala calidad panadera. En los tres casos en que estaban estas bandas presentes y la calidad panadera fue buena (K.Dorado, B.Cencerro y Don Ernesto I.), se debió a las bandas 2* y 5+10. Se deduce, entonces, que los alelos de glu-B, no parecen, por sí solos, estar asociados a buena o mala calidad, sino que su influencia estaría modificada por el genotipo en los otros dos loci.

Para el locus glu-D, se encontraron sólo 2 de los 7 alelos posibles (a y d), el alelo a (bandas 2+12) está asociado en general a pobre calidad y el alelo d a valores aceptables

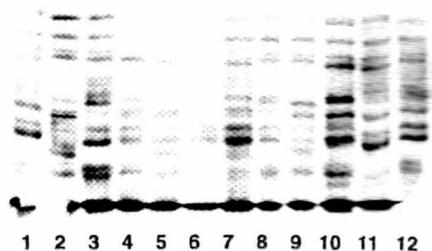


Figura 2: Patrones de gluteninas de alto peso molecular obtenidos por electroforesis. De izquierda a derecha: 1:Pampa INTA, 2:Buck Chamamé, 3:Klein Criollo, 4:SWM n° 1285, 5:Buck Patacón, 6:Cooperación Nanihue, 7:Granero INTA, 8:Buck Napucá, 9:Buck Pucará, 10:Bonaerense Pasuco, 11:Pampa INTA, 12:SWM n° 6629.

High weight molecular glutenin subunit patterns obtained by electrophoresis. Left to right: 1:Pampa INTA, 2:Buck Chamamé, 3:Klein Criollo, 4:SWM n° 1285, 5:Buck Patacón, 6:Cooperación Nanihue, 7:Granero INTA, 8:Buck Napucá, 9:Buck Pucará, 10:Bonaerense Pasuco, 11:Pampa INTA, 12:SWM n° 6629.

del alveograma, tal como sugieren Branlard y Dardevet (1985). Las excepciones las presentan los cultivares Buck Chamamé, Buck Bagual, Pigué INTA, Genaro 81, Cargill Trigal 800, R-122 y R-113, en los que la presencia del alelo d está asociada a una pobre calidad, y Bonaerense Pasuco, donde el alelo a está asociado a buena calidad.

En la Tabla 2 pueden observarse las frecuencias de las distintas subunidades de gluteninas de alto peso molecular en los materiales muestreados. Esto afirma el concepto anteriormente vertido, acerca de la buena calidad panadera de los trigos argentinos, ya que sólo un 16% de ellos presenta el alelo nulo de glu-A, asociado a mala calidad. El 24% presenta el alelo a de glu-D, también asociado a calidad panadera pobre, y el 76% presenta el alelo d de glu-D, relacionado con valores aceptables del alveograma (las excepciones ya han sido mencionadas).

Tabla 2: Frecuencia de las subunidades de gluteninas de alto peso molecular y valor de calidad atribuido a cada una de ellas por Payne *et al.* (1987) en 25 genotipos de trigo pan.

Frequency of high weight molecular glutenin subunit and score quality given to each of them by Payne *et al.* (1987) for 25 genotypes in bread wheat.

Locus	Subunidad de glutenina	Valor de calidad ¹	Frecuencia (%)
glu-A1	1	3	40
	2*	3	44
	ausente	1	16
glu-B1	7	1	4
	7+8	3	52
	7+9	2	40
	17+18	3	4
glu-D1	2+12	2	24
	5+10	4	76

¹ = Según Payne *et al.* 1987.

CONCLUSIONES

Aunque los genotipos estudiados no fueron numerosos, la técnica de la electroforesis de las subunidades de gluteninas de alto peso molecular, resultó de valor indicativo de la calidad panadera del

trigo pan. Sin embargo, las excepciones halladas hacen pensar que estas proteínas no explican la variación total en la variable de interés. Resulta necesario, por lo tanto, seguir estudiando la interacción de éstas con las gliadinas y las gluteninas de bajo peso molecular, como ha sido referido por otros investigadores citados antes.

Si se dispusiera de la fórmula electroforética de los genotipos parentales, podrían realizarse cruces entre los que presentan subunidades o bandas proteicas asociadas con buena calidad, predecir la misma en generaciones tempranas del mejoramiento con la sola observación del patrón electroforético y deshechar material no promisorio, con bajo porcentaje de error.

AGRADECIMIENTOS

La autora desea agradecer al Ing. Agr. Lisardo González del Criadero José Buck S.A. por proveer los resultados de las pruebas alveográficas y a los Dres. María Teresa Salaberry y Juan Carlos Suárez por la lectura crítica del manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

- Branlard G, JC Autran, M Rousset, M Dardevet et J Koening (1990) Catalogue des sous unités de haut poids moléculaire des gluténines des blés (*T. aestivum* et *T. durum*). AIP Qualité des blés. INRA. 56 pp
- Branlard G and M Dardevet (1985) Diversity of grain proteins and bread wheat quality. II- Correlation between high molecular weight subunits of glutenin and flour quality characteristics. *J of Cereal Sc* 3: 345-354
- Bietz JA, KW Sheperd and JS Wall (1975) Single-kernel analysis of glutenin: use in wheat genetics and breeding. *Cereal Chem* 52: 513-532.
- Chopin M (1927) Determination of baking value of wheat by measure of specific energy of deformation of dough. *Cereal Chem* 4: 1.
- Graybosch RA, CJ Peterson, LE Hansen and PJ Mattern (1990) Relationships between protein solubility characteristics, 1BL/1RS, high molecular weight, glutenin composition and end-use quality in winter germplasm. *Cereal Chem* 67: 342-349.
- Khan K, G Tamminga and O Lukow (1989) The effect of wheat flour proteins on mixing and baking- correlations with protein fractions and high molecular weight glutenin subunit *loci* in determining the bread-making quality of breeding lines of wheat. *Euphytica* 55: 277-285
- Laemmli UK (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*

Lúquez, Relaciones entre gluteninas de alto peso molecular y alveograma.

227:680-685.

- Lawrence GJ and R Sheperd** (1981) Chromosomal location of genes controlling seed proteins in species related to wheat. *Theor Appl Genet* 59: 25-31.
- Lukow OM, PI Payne and R Tkachuk** (1989) The HMW glutenin subunit composition of Canadian wheat cultivars and their association with bread-making quality. *J Sci Food Agric* 46: 451-460.
- Payne PI, L M Holt and C N Law** (1981 b) Structural and genetical studies of the high molecular weight subunits of wheat glutenin. 1. Allelic variation in subunits amongst varieties of wheats (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 60: 229-236
- Payne PI and GJ Lawrence** (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: 29-35.
- Payne PI, M Nightingale, A Krattiger and L Holt** (1987) The relationship between HMW glutenin subunit composition and the breadmaking quality of British-grown wheat varieties. *J Sci Food Agric* 40: 51-65.
- Payne PI, LM Holt, AF Krattiger and JM Carillo** (1988) Relationship between seed quality and HMW glutenin subunit composition determined using wheat grown in Spain. *J Cer Sci* 7: 229-235.
- Rogers WJ, PI Payne and K Harinder** (1989) The HMW glutenin subunit and gliadin composition of German-grown wheat varieties and their relationship with bread-making quality. *Plant Breed* 103: 89-100.
- Sontag T, H Salovaara and PI Payne** (1986) The high-molecular weight glutenin subunit compositions of wheat varieties bred in Finland. *J Agric Sci in Finland* 58: 151-156.
- Uhlen AK** (1990) The composition of high molecular weight glutenin subunits in Norwegian wheats, and their relation to bread-making quality. *Norw Agric Sci* 4: 1-17.