



Agricultura Técnica en México
Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias
contacto@agriculturarecnica.net.mx
ISSN (Versión impresa): 0568-2517
MÉXICO

2008

Eduardo Espitia Rangel / Eliel Martínez Cruz / Roberto Javier Peña Bautista / Héctor
Eduardo Villaseñor Mir / Julio Huerta Espino
POLIMORFISMO DE GLUTENINAS DE ALTO PESO MOLECULAR Y SU RELACIÓN CON
TRIGOS HARINEROS PARA TEMPORAL

Agricultura Técnica en México, enero-abril, año/vol. 34, número 001
Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias
Texcoco, México
pp. 57-67

Red de Revistas Científicas de América Latina y el Caribe, España y Portugal

Universidad Autónoma del Estado de México

<http://redalyc.uaemex.mx>



POLIMORFISMO DE GLUTENINAS DE ALTO PESO MOLECULAR Y SU RELACIÓN CON TRIGOS HARINEROS PARA TEMPORAL*

POLIMORPHISM OF HIGH MOLECULAR WEIGHT GLUTENINS AND ITS RELATIONSHIP WITH IN RAINFED BREAD WHEAT

Eduardo Espitia Rangel^{1§}, Eliel Martínez Cruz², Roberto Javier Peña Bautista³, Héctor Eduardo Villaseñor Mir¹ y Julio Huerta Espino¹

¹Programa de Trigo y Avena, Campo Experimental Valle de México, INIFAP. Apartado Postal 10, C. P. 56230. Chapingo, Estado de México, México. ²Departamento de Ingeniería Agroindustrial, Universidad Autónoma Chapingo. ³Laboratorio de Química, Bioquímica y Calidad Industrial del Trigo, CIMMYT, Texcoco, México. [§]Autor para correspondencia: espitia.eduardo@inifap.gob.mx.

RESUMEN

Con el fin de identificar las gluteninas de alto peso molecular y relacionarlas con la calidad panadera, así como caracterizar la calidad panadera del grupo de genotipos de trigos harineros (*Triticum aestivum* L.), se sembraron 130 genotipos bajo condiciones de temporal en Santa Lucía de Pías, Estado de México, 2001. En el análisis de calidad de las propiedades físicas y químicas se consideraron características de calidad: peso hectolítrico (kg hL^{-1}), dureza de grano (%), proteína en grano y harina (%), y volumen de sedimentación (mL). En el análisis reológico se incluyeron las variables tiempo de mezclado (min), mixograma-altura (cm), tolerancia al sobremezclado (mm), mixograma-estabilidad (min), alveograma-W (10^{-4} J), alveograma-P/L con escala de 0.1 a 6 y alveograma-P/G (escala de 1.5 a 14). En el análisis de panificación se consideró volumen de pan (mL) y textura de la miga (escala de 1-6). La identificación de gluteninas de alto peso molecular se realizó por electroforesis en gel SDS-Poliacrilamida (SDS-PAGE). Los alelos 2* y 1 del genoma A, 17+18 y 7+8 del genoma B y 5+10 del genoma D, mostraron un efecto positivo sobre la calidad de panificación, el alelo 7+9 del genoma B mostró un efecto intermedio y los alelos, nulo (0) del genoma A y 2+12 del genoma D mostraron un efecto negativo, siendo todos estos alelos los de mayor frecuencia en los genotipos. Las combinaciones con mayor frecuencia fueron 2*-7+9-5+10, 2*-17+18-5+10 y

1-17+18-5+10, con 28.6%, 22.7% y 12.6% respectivamente, siendo estas dos últimas las que presentaron los mayores volúmenes de pan 867 y 883 mL, respectivamente.

Palabras clave: Calidad de panificación, gluteninas de alto peso molecular, trigo harinero.

ABSTRACT

In order to identify the high molecular weight glutenins subunits and its relationship with the bread-making quality, as well as to characterize the bread quality of the group of genotypes of bread wheat (*Triticum aestivum* L.), 130 genotypes were seeded under rainfed conditions at Santa Lucía de Pías, Estado de México in 2001. In the analysis of physical and chemical quality the traits considered were test weight (kg hL^{-1}), grain hardness (%), grain and flour protein (%) and sedimentation volume (mL). The rheological analysis was based on the basis of mixed time (min), mixogram-height (cm), Overmixing tolerance (mm), mixogram-stability (min), alveogram-W (10^{-4} J), alveogram-P/L with scale from 0.1 to 6 and alveogram-P/G (scale from 1.5 to 14). In the bread-making analysis bread loaf volume (mL) and bread crumb texture (1-6 scale) were considered.

* Recibido: Agosto de 2006
Aceptado: Noviembre de 2007

The identification of high molecular weight glutenins was made by electrophoresis in SDS-Polyacrylamida (SDS-PAGE) gel. The alleles 2* and 1 of the genome A, 17+18 and 7+8 of genome B and 5+10 of genome D, showed a positive effect on the bread-making quality, allele 7+9 of genome B showed an intermediate effect and the alleles, null (0) of the genome A and 2+12 of genome D showed a negative effect, all these alleles showed the highest frequency in genotypes. The combinations most frequently found were 2*-7+9-5+10, 2*-17+18-5+10 and 1-17+18-5+10, with 28.6%, 22.7% and 12.6% respectively; the last two combinations presented the best bread volume with 867 and 883 mL, respectively.

Keys words: Bread-making quality, high molecular weight glutenins, bread wheat.

INTRODUCCIÓN

El trigo harinero (*Triticum aestivum* L.) es el más difundido y apto para la elaboración de productos panificables. Dentro de esta especie existe una amplia gama de variedades que difieren en cuanto a la calidad panadera, ya sea por dureza del grano, contenido de proteína o características de gluten (Hoseney, 1991). La calidad de grano es importante para que los productores siembren trigo con las características que demanda el mercado. Por estas razones, la calidad adquiere mayor importancia en los programas de mejoramiento de trigo. Sobre todo en estos tiempos, en que México ha adoptado una economía de libre mercado, existe una demanda real de variedades de trigo que ofrecen los tipos de calidad requerida por la industria de alimentos elaborados a partir de este cereal. Incrementar el potencial de rendimiento sin afectar la calidad de procesamiento es difícil, particularmente por el hecho de que los aumentos en rendimiento de grano van acompañados generalmente por una disminución de contenido de proteína y, consecuentemente, por una reducción de calidad de panificación (Peña *et al.*, 2007). Por esta razón, es necesario que los programas de fitomejoramiento den a los aspectos de calidad la misma importancia que se otorga al rendimiento de grano y a la resistencia a enfermedades (Peña *et al.*, 2002).

El mejoramiento genético permitirá la obtención de nuevas variedades que además de ser resistentes a enfermedades y tolerantes a factores ambientales y de alto rendimiento de grano deberán ser de mayor calidad molinera y panadera dado que los parámetros de calidad se encuentran bajo control genético (Branlard *et al.*, 2003; Shan *et al.*, 2007). En los últimos años se ha incrementado la importación de trigo de Canadá y de

Estados Unidos de América y se ha reducido el consumo de trigo nacional, esto se debe principalmente a que la industria molinera puede adquirir en el mercado internacional lotes de trigo con mayor contenido de proteína, características de calidad específica y, sobre todo, con mayor uniformidad de calidad entre lote y lote que lo que ofrece el mercado nacional (Peña, 2002; Peña *et al.*, 2007).

Entre las proteínas de trigo que forman el gluten (gluteninas y gliadinas), y que determinan la calidad de panificación, las gluteninas de alto peso molecular son las de mayor importancia, ya que son las que alta influencia ejercen sobre la fuerza de gluten (Weegels *et al.*, 1996). Las gluteninas se separan en dos grupos; las subunidades de bajo peso molecular y las de alto peso molecular. Las subunidades de gluteninas de alto peso molecular son codificadas por genes en tres *loci* genéticamente diferentes, *Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1*, los cuales se localizan en los cromosomas 1A, 1B y 1D, respectivamente. Cada locus exhibe variación alélica, la cual determina las propiedades de fuerza del gluten (Branlard *et al.*, 2001).

Algunas combinaciones alélicas son más favorables para producir un gluten con gran fuerza, mientras que lo contrario se obtiene con otras combinaciones alélicas (Payne y Lawrence, 1983; He *et al.*, 2005; Liu *et al.*, 2005). Entre las gluteninas que tienen un efecto conocido sobre las características de la fuerza de gluten se encuentran las subunidades 1, 2*, 7+8, 7+9, 13+16, 17+18 y 5+10, con efecto positivo; las subunidades 7+9 y 2+12, con efecto intermedio; y las subunidades 0, 7, 20, 13+19, 3+12 y 4+12, con efecto negativo (Payne y Lawrence, 1983; Pogna *et al.*, 1992; Peña *et al.*, 2002; Ram, 2003; Peña *et al.*, 2004).

En un programa de mejoramiento genético una premisa importante es conocer el germoplasma utilizado en los cruzamientos para generar variabilidad. El presente trabajo tuvo como principal objetivo, identificar las gluteninas de alto peso molecular y relacionarlas con la calidad panadera, así como caracterizar la calidad panadera del grupo de genotipos de trigos harineros mexicanos (*Triticum aestivum* L.), utilizados como progenitores en el programa nacional de trigo de temporal, del Campo Experimental Valle de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material y condiciones experimentales

El material vegetal utilizado consistió en un grupo de 130 progenitores de la especie *Triticum aestivum* L., cultivados

en ciclo primavera-verano de 2001, en Santa Lucía de Prías, Estado de México, del Campo Experimental Valle de México, bajo condiciones de temporal utilizando un diseño experimental de bloques completos al azar con dos repeticiones. La unidad experimental consistió en cuatro surcos de 3 m de Longitud con una separación de 30 cm entre ellos.

Los análisis de calidad fueron efectuados en el laboratorio de calidad de trigo del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT), empleando los métodos establecidos por la American Association of Cereal Chemists (AACC, 1995). Estas variables se agruparon en análisis físico, químico, reológico y panificación. En el análisis físico y químico se consideraron características de calidad como peso hectolítrico, dureza de grano, proteína en grano y harina, y volumen de sedimentación. En el análisis reológico se incluyeron las variables consideradas en un mixograma (tiempo de mezclado, mixograma-altura, tolerancia al sobremezclado y mixograma-estabilidad) y en un alveograma (alveograma-W, alveograma-P/L y alveograma-P/G). En el análisis de panificación se consideraron las características volumen-pan y textura de miga.

El peso hectolítrico (kg hL^{-1}) se determinó en una muestra de 500 mL en una balanza volumétrica (Seedburo Equipment CO., Chicago, IL.). El índice de dureza (%) fue determinada con un analizador por reflectancia en el espectro infrarrojo cercano (NIR, por sus siglas en inglés) infralyzer 300 (Technicon, N. Y.) calibrado (método 39-70A; AACC, 1995) con base en el índice de tamaño de partícula (método 55-30; AACC, 1995), en el cual una mayor proporción (%) de partículas finas presentes en una muestra de harina integral indica mayor suavidad de grano.

La harina refinada se obtuvo de muestras de grano acondicionado a 14% de humedad, con reposo de 24 a 36 h previo a la molienda, la cual fue efectuada en un molino Brabender Quadrumat Sr. (Brabender, Alemania).

El contenido de proteína en grano y harina (%) se midió con el analizador NIR infralyzer 300 (método 39-10; AACC, 1995). El volumen de sedimentación (mL) se determinó por el método de Dick y Quick modificado por Peña *et al.* (1990) en una muestra de 1 g de harina mediante dodecil sulfato de sodio, que indica la capacidad de hidratación y expansión de proteína de gluten en un medio ligeramente ácido y mide la fuerza general de masa; a mayor volumen mayor fuerza. El

tiempo de mezclado (min), mixograma-altura, tolerancia al sobremezclado (mm) y mixograma-estabilidad (min), fueron determinadas en un mixógrafo (Nacional Manufacturing Co., Lincoln, NE), en 35 g de harina (a 14% de humedad), que utilizan la absorción de agua de acuerdo con el contenido de proteína (Método 54-40; AACC, 1995). A mayor tiempo de amasado mayor fuerza de gluten y viceversa.

Los alveogramas se realizaron en un alveógrafo de Chopin (Trippette & Renaud, París, Francia) en una muestra de 50 g de harina, de acuerdo con el método 54-30 de la AACC (AACC, 1995). La variable alveograma-W es una medida de la fuerza de la masa (10^{-4} J); a mayores valores mayor fuerza: valores menores a 200 caracterizan a trigos de gluten débil, valores entre 200 y 300 corresponden a trigos de gluten medio fuerte, y valores mayores a 300 caracterizan a trigos de gluten fuerte. El alveograma-P/L, que es la relación entre la altura y longitud del alveograma, se determinó mediante una escala adimensional de 0.1 a 6, donde la mayor extensibilidad corresponde a valores menores. La variable alveograma-P/G es una relación entre altura e índice de expansión con valores de 1.5 a 14. (tenacidad/extensibilidad), se midió sobre la base de la escala adimensional de 1.5 a 14, donde la mayor extensibilidad corresponde a valores menores.

La variable volumen de pan (cm^3) se realizó mediante el método de masa directa (método 10-09, AACC, 1995) evaluándose criterios de absorción de agua y tiempo de amasado, bajo condiciones estrictas de temperatura y humedad relativa, la cual se determinó en una hogaza obtenida a partir de 100 g de harina (14% de humedad). El volumen se determinó por desplazamiento de semilla de colza (*Brassica sp.*), la textura de miga se evaluó mediante una escala de 1=muy pobre, 2=pobre, 3=regular, 4=buena, 5= muy buena y 6= excelente (Peña, 2002).

Los alelos que codifican las gluteninas de alto peso molecular, *locus Glu-A1* (Genoma A), *Glu-B1* (genoma B) y *Glu-D1* (Genoma D), se identificaron con base a la nomenclatura propuesta por Payne y Lawrence (1983). Se molieron 40 g de grano para obtener harina integral en un molino Cyclotec Tecator Mod. 1093. La separación de las subunidades de proteína se obtuvo a partir de 40 mg de harina integral, usando geles al 14% de acrilamida a un pH 8.5 en presencia del agente reductor dodecil sulfato de sodio (SDS, por sus siglas en inglés). La separación electroforética se realizó aplicando 9 mA por gel durante 17 h (utilizando equipos de BIO-RAD equipment. Bio-Rad Laboratories, Richmond, California). El procedimiento se basó en el protocolo de

electroforesis usado por el laboratorio de química y calidad industrial de trigo del CIMMYT (Peña, 2002).

Análisis estadístico

Se realizó el análisis de varianza general en cada clase de dureza para las variables estudiadas mediante el procedimiento GLM del SAS (SAS, 1994). La fuente de variación genotipos se agrupó y se realizó el análisis de varianza general, además se agruparon para obtener los cuadrados medios respectivos para combinaciones, es decir, el *locus Glu-A1* (Genoma A), *Glu-B1* (genoma B) y *Glu-D1* (Genoma D), así como por cada *locus*, genoma A, B y D. Previo al análisis de varianza de dureza, proteína en grano y harina se realizó una transformación logarítmica de los datos porcentuales. Se efectuó la comparación de medias, utilizando la prueba de Tukey a una probabilidad de 0.05.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La identificación y nomenclatura de las variantes alélicas de los 130 progenitores para cada uno de los *loci*, se muestran en la Figura 1. Los diferentes alelos, señalados por flechas, del *locus Glu-A1* se muestran en a) *Glu-B1* en, b) y *Glu-D1* en c). Se encontraron doce alelos que codifican para gluteninas de alto peso molecular. En el *locus Glu-A1* se encontraron los alelos 1, 2* y nulo (0), este último se caracteriza por ausencia de banda. En el *locus Glu-D1* se caracterizaron tres alelos, 5+10, 1.5+10 y 2+12. Mientras que el *locus Glu-B1* fue el de mayor diversidad identificándose seis alelos 6+8, 13+19, 7+8, 7+9, 20 y 17+18.

En el Cuadro 1 se presentan los cuadrados medios del análisis de varianza por genotipos y descomposición en combinación, genoma A, B y D respectivamente. Puede observarse que para genotipos y combinaciones se encontraron diferencias altamente significativas para todas las variables estudiadas. Lo cual indica que los genotipos y las diferentes combinaciones de gluteninas presentan un comportamiento diferencial en todas las variables de calidad. Cuando se consideraron los tres alelos (0, 1 y 2*) del genoma A, se encontraron diferencias altamente significativas para proteína en grano, volumen de sedimentación, tiempo de amasado, mixograma-estabilidad, alveograma W, alveograma P/L y volumen de pan; lo cual significa que los alelos de este genoma expresan un efecto diferente sobre estas variables.

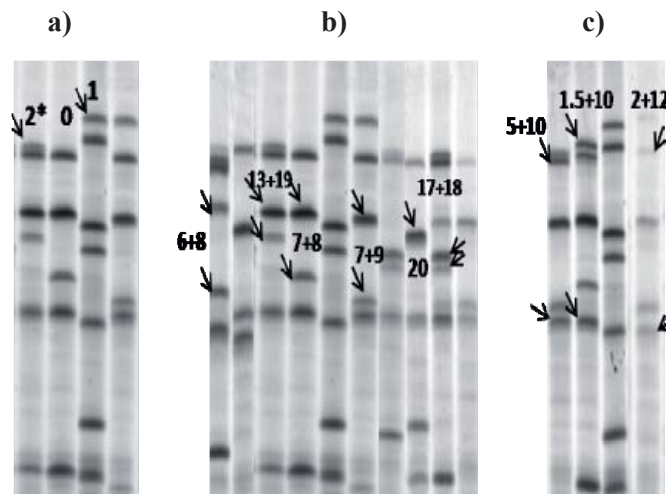


Figura 1. Polimorfismo de gluteninas de alto peso molecular, en gel de poliacrilamida de progenitores trigo. Primavera-verano 2001. a) *locus Glu-A1*, b) *locus Glu-B1* y c) *locus Glu-D1*.

Para el genoma B se encontraron diferencias altamente significativas para peso hectolítrico, dureza, volumen de sedimentación, mixograma-tiempo de amasado, mixograma-estabilidad, alveograma-W, alveograma-P/L, alveograma P/G, volumen de pan y textura de miga. Esto indica que los seis alelos (20, 13+19, 17+18, 6+8, 7+8 y 7+9) del genoma B tienen un efecto diferencial sobre estas variables. En el genoma D se encontraron diferencias altamente significativas para proteína en grano, proteína en harina, volumen de sedimentación, mixograma-tiempo de amasado, mixograma-altura, mixograma-tolerancia al sobreamasado, mixograma-estabilidad, alveograma-W, alveograma-P/G, volumen de pan y textura de miga; esto significa que el efecto que ejercen cada uno de los alelos (1.5+10, 2+12, 5+10) del genoma D es diferente.

El Cuadro 2 muestra las combinaciones con mayor frecuencia, *locus Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1* correspondientes al genoma A, B y D, respectivamente, del germoplasma evaluado. Las combinaciones 2*-7+9-5+10, 2*-17+18-5+10 y 1-17+18-5+10 fueron las más frecuentes con el 28.6%, 22.7% y 12.6%, respectivamente, del total de genotipos estudiados. Las combinaciones 1-17+18-5+10, 1-7+9-5+10, y 2*-7+9-5+10 estuvieron presentes en el 4.2, 6.7 y 7.6% respectivamente. Las combinaciones en las que aparece el alelo nulo (0) del genoma A; los alelos 20, 13+19 y 6+8 del genoma B; y los alelos 2+12, 1.5+10 del genoma D presentaron una frecuencia muy baja.

Cuadro 1. Cuadrados medios de análisis de varianza por genotipos, combinación y genoma de 130 progenitores de trigos harineros para temporal. Santa Lucía de Prías, Estado de México, México. Primavera-verano 2001.

Variable/Fuente de variación	Genotipos	Combinación	Genoma A	Genoma B	Genoma D
G. L.	129	18	2	6	2
Peso Hectolítrico	8.01**	13.68**	6.61 ns	12.70**	4.40 ns
Proteína en grano	1.12**	1.84**	2.45**	1.30 ns	4.80**
Dureza	43.86**	55.05**	7.06 ns	59.65**	12.44 ns
Proteína en harina	1.86**	2.35**	2.34 ns	2.10 ns	9.60**
Volumen de sedimentación	14.08**	25.65**	42.20**	33.90**	23.90*
Tiempo de mezclado	0.69**	2.35**	2.30**	1.90**	8.20**
Mixograma-altura	0.27**	0.42**	0.25 ns	0.14 ns	1.50**
Tolerancia al sobremezclado	21.30**	56.33**	19.70 ns	24.80 ns	265.10**
Mixograma-estabilidad	2.23**	5.70**	5.30**	4.10**	21.70**
Alveograma-W	16267.81**	55247.58**	66176.95**	45309.30**	146791.50**
Alveograma-P/L	0.13**	0.22**	0.32**	0.30**	0.15ns
Alveograma-P/G	1.25**	2.11**	1.10 ns	2.33**	3.70**
Volumen de pan	23013.71**	40028.40**	46453.17**	47811.00**	109575.40**
Textura de miga	1.59**	3.25**	3.00 ns	4.70**	8.60**

ns= no significativo; * Significativo con $\alpha=0.05$; ** Altamente significativo con $\alpha=0.01$.

Cuadro 2. Frecuencia de combinaciones de 130 progenitores de trigos harineros para temporal. Santa Lucía de Prías, Estado de México, México. Primavera-verano 2001.

Núm. de combinación	Combinación de GAPM			Frecuencia
	Genoma A	Genoma B	Genoma D	
19	2*	7+9	5+10	34
14	2*	17+18	5+10	27
8	1	17+18	5+10	15
18	2*	7+9	2+12	9
10	1	7+9	5+10	8
9	1	7+8	5+10	5
7	1	17+18	2+12	3
13	2*	17+18	2+12	3
4	0	7+8	5+10	2
5	0	7+9	2+12	2
6	0	7+9	5+10	2
12	2*	13+19	5+10	2
1	0	20	5+10	1
2	0	17+18	5+10	1
9	1	7+9	2+12	1
11	2*	13+19	2+12	1
15	2*	6+8	5+10	1
16	2*	7+8	1.5+10	1
17	2*	7+8	5+10	1

En el Cuadro 3 se presentan las frecuencias relativas y absolutas por genoma, y grupo de calidad. Para el genoma A, el alelo 2* fue el más representativo, con presencia en 65.3% del germoplasma, seguido por el alelo 1 con 27.6%. El grupo de calidad 1 fue el de mayor número de genotipos, dentro de los cuales el 58.2% presentaron el alelo 2* y el 40.3% presentó el alelo 1; el alelo nulo sólo estuvo presente en un genotipo y su porcentaje se va incrementando del grupo 1 hasta el grupo 4, en todos los grupos de calidad el alelo de mayor frecuencia es 2*. En el genoma B el grupo 1 fue el más representativo seguido del grupo 2. En este genoma los alelos 7+9 y 17+18 fueron los más frecuentes con 46.3 y 40.7% de presencia en el germoplasma evaluado. En el grupo 1 el alelo 17+18 con 56.7% y el alelo 7+9 con 32.8% de los genotipos fueron los alelos más frecuentes. Estos mismos alelos fueron los más frecuentes en los grupos 2, 3 y 4. En el grupo 3 se presentó el alelo único 20 y en el grupo 1 se presentó el alelo único 7+6. En el genoma D el grupo 1 fue el más frecuente con 68 genotipos, seguido por el grupo 2 con 38 genotipos. En el grupo 1 el 95.6% de los genotipos presentaron el alelo 5+10; este alelo fue el más frecuente en

todos los grupos, con excepción del grupo 3 donde 80% de los genotipos presentó el alelo 2+12; fue en este grupo de calidad donde se presentó el alelo único 1.5+10.

De las combinaciones con mayor número de genotipos 2*-7+9-5+10, 2*-17+18-5+10 y 1-17+18 -5+10, fueron estas dos últimas las que presentaron los volúmenes de pan más altos 867 y 883 mL en promedio con una calidad de miga (4.6) muy buena, además estas combinaciones también presentaron los valores más altos de alveograma-W, tiempo de amasado, menor alveograma-P/L y P/G; lo cual indica que son las que presentan mayores valores de fuerza y extensibilidad, características determinantes de las propiedades viscoelásticas que dan buena calidad panadera, esto fue observado por Pogna *et al.* (1992), Johansson y Svensson (1995), Branlard *et al.* (2001), Ram, (2003) y Martínez *et al.* (2007) quienes asocian un efecto positivo sobre la fuerza de gluten y consecuentemente sobre calidad panadera las combinaciones anteriormente mencionadas. En el Cuadro 4 se presentan las medidas para las diferentes combinaciones de alelos.

Cuadro 3. Frecuencias relativa y absoluta por alelo de 130 progenitores y grupos de calidad de trigos harineros para temporal. Santa Lucía de Prías, Estado de México, México. Primavera-verano 2001.

Genoma A	(n)	(%)	Grupo 1	(%)	Grupo 2	(%)	Grupo 3	(%)	Grupo 4	(%)
0	9	7.1	1	1.5	3	8.1	2	11.7	3	42.9
1	35	27.6	27	40.3	4	10.8	5	29.4	0	0
2*	83	65.3	39	58.2	3	83.7	10	58.8	4	57.1
Total	127		67		38		17		7	
Genoma B										
20	1	0.8	0	0	0	0	1	5.9	0	0
13+19	3	2.4	0	0	2	5.6	1	5.9	0	0
17+18	50	40.7	38	56.7	9	25	3	17.6	2	33.3
6+8	1	0.8	0	0	1	2.8	0	0	0	0
7+8	10	8.1	6	8.9	3	8.3	1	5.9	0	0
7+9	57	46.3	22	32.8	21	58.3	11	64.7	4	66.7
7+6	1	0.8	1	1.5	0	0	0	0	0	0
Total	123		67		36		17		6	
Genoma D										
1.5+10	1	0.8	0	0	0	0	1	6.3	0	0
2+12	19	14.7	3	4.4	6	15.8	8	50.0	2	28.6
5+10	109	84.5	65	95.6	32	84.2	7	43.7	5	71.4
Total	129		68		38		16		7	

Cuadro 4. Medias por combinación de alelos de 14 variables de calidad en 130 progenitores de trigos harineros para temporal. Santa Lucía de Prías, Estado de México, México. Primavera-verano 2001.

Combinación	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	DMS
Genoma A	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2*	2*	2*	2*	2*	2*	2*	2*	2*	2*
Genoma B	20	17+18	7+8	7+9	7+9	17+18	17+18	7+8	7+9	7+9	13+19	13+19	17+18	17+18	6+8	7+8	7+8	7+9	7+9	
Genoma D	5+10	5+10	5+10	2+12	5+10	2+12	5+10	5+10	2+12	5+10	2+12	5+10	2+12	5+10	5+10	1.5+10	5+10	2+12	5+10	
n	1	1	2	2	2	3	15	5	1	8	1	2	3	27	1	1	1	9	34	
PHE (Kg hL ⁻¹)	76.4	77.3	76.4	75.6	74.4	75.2	74.4	76.2	76.1	74.2	68.4	74.3	75.5	74.8	78.0	76.2	69.7	73.8	84.6	5.5
PGR (%)	13.2	14.7	14.5	14.2	13.8	13.5	13.3	13.2	14.6	13.8	14.3	13.6	12.7	13.3	13.7	15.8	13.8	13.3	13.6	1.9
DUR (%)	50.7	46.5	55.6	46.5	55.5	50.6	53.4	48.2	50.5	52.9	62.8	56.3	49.6	51.1	48.5	50.8	47.0	53.0	51.7	11.8
PHA (%)	11.6	13.1	13.5	12.8	12.0	12.4	11.8	12.0	13.3	12.2	12.3	12.0	11.2	12.0	12.3	15.0	12.1	11.8	12.2	2.5
VSD (mL)	12.6	14.7	18.3	12.2	15.2	19.1	18.5	18.6	12.9	17.1	16.5	18.5	14.6	17.9	15.9	18.5	18.3	16.4	16.2	6.6
TMZ (min)	1.7	1.9	2.0	1.6	2.1	2.5	3.0	2.6	1.9	2.6	1.4	2.1	1.9	2.9	2.1	1.7	3.1	1.8	2.5	1.2
MIXAL (cm)	5.6	5.4	6.3	5.7	5.4	6.1	5.8	5.8	6.6	5.9	5.9	5.9	6.0	5.8	6.2	6.6	5.8	6.1	5.7	1.0
TOLSMZ (mm)	13.5	9.8	15.0	14.3	10.1	11.2	9.1	9.1	21.3	11.6	14.3	13.1	14.1	9.6	11.8	18.5	7.5	13.9	10.1	7.3
MIXEST (min)	1.9	2.7	2.4	1.5	2.7	3.0	4.0	4.0	1.5	3.0	1.9	2.7	2.1	3.8	2.3	1.7	4.5	2.4	3.4	2.4
ALVW (J)	176	248	282	131	217	352	372	345	185	320	173	239	174	355	226	167	356	204	287	200
ALVP/L	1.05	0.7	0.6	1.1	1.5	0.9	0.7	0.8	1.0	0.8	0.5	0.7	0.8	0.9	0.7	0.4	0.9	0.8	0.9	0.6
ALVP/G	4.1	3.2	2.8	3.8	5.4	4.0	3.6	3.8	4.0	3.8	2.4	3.1	3.2	4.0	3.0	2.0	4.0	3.3	3.8	2.1
VOLPAN (ml)	586	842	912	742.5	786	920	883	826	823	861	644	821	759	867	883	720	949	737	823	272
TEXT	1	5.0	4.5	3.5	3.5	4.8	4.6	4.4	4.0	4.6	2.0	4.0	3.7	4.6	4.5	3.5	5.0	3.9	4.2	2.3

PHE= Peso Hectolítico; PGR= Proteína en grano; DUR= Dureza de grano; PHA= Proteína en harina; VSD= Volumen de sedimentación; TMZ= Tiempo de mezclado; MIXAL= Mixograma-altura; TOLSMZ= Tolerancia al sobremezclado; MIXEST= Mixograma-estabilidad; ALVW= Alveograma-W; ALVP/L= Alveograma-P/L; ALVP/G= Alveograma-P/G; VOLPAN= Volumen de pan; TEXT= Textura de miga. DMS= Diferencia mínima significativa.

Esto se confirma con la combinación 2*-7+9-5+10 que presentó menor valor de alveograma-W y consecuentemente menor volumen de pan, esto se debe a la presencia de la subunidad 7+9 del genoma B que se asocia a un efecto intermedio sobre la fuerza del gluten, lo cual concuerda con lo reportado por Pogna *et al.* (1992), Johansson y Svensson (1995), Nagamine *et al.* (2000), Peña *et al.* (2004), Liu *et al.* (2005) y Martínez *et al.* (2007). Genotipos característicos de esta combinación son los cultivares Batán F96 y Juchi F2000. Genotipos típicos de la combinación 2*-17+18-5+10 son Náhuatl F2000, Pavón F76 y Temporalera M87. Mientras que, las variedades Gálvez M87, Zacatecas VT74, Romoga F96, Rebeca F2000 y Tlaxcala F2000 son típicas de la combinación 1-17+18-5+10, conocidos por su mayor calidad intrínseca.

Las combinaciones 2*-7+8-2+12, 1-7+8-5+10 y 1-7+9-5+10 fueron menos frecuentes; de éstas las dos últimas presentaron altos valores de volumen de pan y calidad de miga; presentan también valores altos de alveograma y valores aceptables de tiempo de amasado, el cultivar Culiacán F90 representa la última combinación; en relación a la primera combinación presentó valores bajos de volumen de pan, baja calidad de miga, así como valores bajos de alveograma-W y tiempos de amasado.

El alelo 2+12 del genoma D es el más frecuente en el grupo de calidad 3. Según Peña (2002), Peña *et al.* (2004) y De la O *et al.* (2006) donde líneas que poseen la subunidad 5+10

superan en fuerza y volumen de pan a aquellas que contienen la subunidad 2+12. Genotipos con este último alelo son utilizados primordialmente en la industria galletera. Dentro de las combinaciones de baja frecuencia se encuentra 2*-7+8-1.5+10 de alto contenido de proteína, 2*-7+8-5+10 con alto volumen de pan, alta calidad de miga y fuerza alveograma-W; 2*-13+19-2+12 y 0-20-5+10, ambas combinaciones con volumen de pan bajo y textura de miga muy pobre, Payne y Lawrence (1983), Pogna *et al.* (1992) y Peña (2002), donde líneas que presentan las subunidades 13+19, 2+12, 0 y 20 afectan negativamente la fuerza de gluten y volumen de pan.

Las medias de los genotipos que contienen cada uno de los alelos del genoma A (*locus Glu-A1*). El alelo 1 se caracteriza por alto volumen de pan, buena textura de miga, alto alveograma-W y alveograma P/L menor a la unidad. El alelo 2* se caracteriza por valores intermedios de volumen de pan, buena textura de miga y fuerza intermedia. El alelo nulo (0) se caracteriza por valores bajos de volumen de pan, textura de miga regular, alveograma-P/L mayor a la unidad y alto contenido de proteína. En el caso de los alelos del genoma A se puede concluir que el alelo 1 tiene un efecto positivo en la calidad de panificación, el alelo 2* un efecto intermedio y el alelo 0 (nulo) tiene un efecto negativo; de acuerdo a los resultados del germoplasma evaluado, Payne *et al.* (1987), Pogna *et al.* (1992), Peña *et al.* (2002), Peña *et al.* (2004) y Martínez *et al.* (2007) (Cuadro 5).

Cuadro 5. Medias por alelo en el Genoma A de 14 variables de calidad en 130 progenitores de trigos harineros para temporal. Santa Lucía de Prías, Estado de México, México. Primavera-verano 2001.

Variable/Alelos	0	1	2*	DMS
Núm. genotipos	9	35	83	
Peso Hectolítrico (kg hL ⁻¹)	75	75	79	3.5
Proteína en grano (%)	14.2	13.5	13.5	1.2
Dureza (%)	51	52	52	8
Proteína en harina (%)	12.7	12.0	12.1	1.6
Volumen de sedimentación (mL)	14.9	17.8	16.8	4.2
Tiempo de mezclado (min)	2.0	2.7	2.5	0.9
Mixograma-altura (cm)	5.7	5.9	5.8	0.6
Tolerancia al sobremezclado (mm)	12.3	10.5	10.8	5.4
Mixograma-estabilidad (min)	2.4	3.6	3.3	1.7
Alveograma-W (10 ⁻⁴ J)	221	341	293	143.2
Alveograma-P/L	1.1	0.8	0.9	0.4
Alveograma-P/G	4.1	3.7	3.7	1.4
Volumen de pan (ml)	794	868	824	175.5
Textura de miga	3.7	4.5	4.3	1.6

DMS= diferencia mínima significativa.

Como se observa en el Cuadro 6 se presentan las medias de las variables de los genotipos que poseen los diferentes alelos. Los alelos más comunes en el germoplasma avaluado fueron 7+9 y 17+18; seguidos por el alelo 7+8 y los alelos poco frecuentes (únicos) 20, 6+8 y 13+19. De los alelos más frecuentes 17+18 presentó un alto volumen de pan y buena textura de miga; así mismo este alelo está ligado a altos valores de alveograma -W y alveograma P/L menor a la unidad. El alelo 7+9 mostró valores medios de volúmenes de pan, buena textura de miga, valores medios de alveograma -W; al parecer existe un cierto efecto negativo de este alelo en la calidad de panificación (Payne *et al.*, 1987; Pogna *et al.*, 1992; Peña *et al.*, 2002; Martínez *et al.*, 2007).

El alelo 7+8 presentó valor alto de volumen de pan, muy buena textura de miga, alta fuerza de alveograma-W, de acuerdo con lo anterior se puede decir que tiene un efecto positivo en la calidad de panificación. De los alelos poco frecuentes 20 y 13+19 presentaron en general un efecto negativo en la calidad de panificación; en relación al alelo único 6+8 el efecto fue positivo, Payne *et al.* (1987) y Pogna *et al.* (1992).

Las medias de las variables de calidad para genotipos que contienen el genoma D. El alelo de mayor frecuencia fue 5+10, el cual se caracterizó por conferir alto volumen de pan, buena textura de miga, valores altos de alveograma-W y alveograma-P/L menor a la unidad; por lo que se puede decir, que este alelo tiene un efecto positivo sobre la calidad panadera. En relación al alelo 2+12 estuvo asociado a volumen de pan bajo, textura de miga regular, valores intermedios de alveograma-W y

tiempos de amasado corto, por lo que se infiere que el efecto sobre la calidad panadera es negativo (Payne *et al.*, 1987; Pogna *et al.*, 1992; Peña *et al.*, 2002; Peña *et al.*, 2004; He *et al.*, 2005; De la O *et al.*, 2006), (Cuadro 7). El alelo único 1.5+10 confirió alto contenido de proteína, valores de volumen de pan, alveograma-W y tiempos de amasado fueron bajos por lo que se puede decir que el efecto fue negativo.

En general las variedades que se han liberado para siembras en temporal presentan alta calidad *per se* (Cuadro 8), se puede ver que éstas presentan los alelos 1 y 2* indistintamente; en el genoma A, ningún genotipo ofrece presenta el alelo nulo asociado a un efecto negativo sobre la calidad, el progenitor Bow "s" es un ejemplo de esto. En el genoma B domina el alelo 17+18, asociado a un efecto positivo en calidad y en menor frecuencia se tiene el alelo 7+9, el cual está asociado a un efecto intermedio. En el genoma D invariablemente el alelo presente en las variedades para panificación fue 5+10, cuando el alelo 2+12 está presente como en Coridón se pierde mucha fuerza de la masa y consecuentemente volumen de pan. Por consiguiente en el mejoramiento genético para la obtención de variedades de alta calidad panadera se deberá seleccionar líneas con subunidades de gluteninas de alto peso molecular que tengan un efecto positivo y se deberán evitar los alelos asociados a efectos negativos (0, 13+19, 2+12, 0 y 20, 7+9, 20,); en el genoma A se deberán tener los alelos 1 y 2*, en el genoma B se deberán buscar los alelos 17+18, 7+8 y 7+6, mientras que en el genoma D invariablemente se deberá buscar el alelo 5+10, que es uno de los que mayor efecto positivo tienen sobre la calidad panadera.

Cuadro 6. Medias de genotipos con alelos del genoma B de 14 variables de calidad en 130 progenitores de trigos harineros para temporal. Sta. Lucía de Prías, Estado de México, México. Primavera-verano 2001.

Variable/Alelos	20	13+19	17+18	6+8	7+8	7+9	DMS
Núm. genotipos	1	3	50	1	1	57	
Peso Hectolítrico (kg hL ⁻¹)	76.4	72.3	74.8	78.0	75.4	80.5	5.3
Proteína en grano (%)	13.3	13.8	13.3	13.7	13.9	13.6	1.9
Dureza (%)	50.8	58.4	51.7	48.5	50.0	51.9	11.4
Proteína en harina (%)	11.7	12.1	11.9	12.3	12.7	12.2	2.5
Volumen de sedimentación (ml)	12.7	17.8	17.9	15.9	18.7	16.1	6.3
Tiempo de mezclado (min)	1.8	1.9	2.8	2.1	2.5	2.3	1.4
Mixograma-altura (cm)	5.6	5.9	5.8	6.2	5.9	5.8	1.0
Tolerancia al sobremezclado (mm)	13.5	13.5	9.8	11.8	11.1	11.4	8.2
Mixograma-estabilidad (min)	2.0	2.4	3.7	2.3	3.4	3.0	2.5
Alveograma-W (J)	176.6	217.2	346.8	225.6	322.2	267.1	213.4
Alveograma-P/L	1.1	0.6	0.8	0.7	0.7	0.9	0.6
Alveograma-P/G	4.2	2.8	3.8	3.0	3.4	3.8	2.0
Volumen de pan (ml)	586.0	762.2	869.5	883.0	855.7	807.2	262.0
Textura de miga	1.0	3.3	4.6	4.5	4.5	4.1	2.3

DMS: diferencia mínima significativa.

Cuadro 7. Medias de genotipos que poseen alelos del Genoma D de 14 variables de calidad en 130 progenitores de trigos harineros para temporal. Santa Lucía de Prías, Estado de México, México. Primavera-verano 2001.

Variable/Alelos	1.5+10	2+12	5+10	DMS
Núm. genotipos	1	19	109	
Peso Hectolítrico (kg hL ⁻¹)	76.2	74.3	77.9	4.2
Proteína en grano (%)	15.8	13.5	13.5	1.4
Dureza (%)	50.8	51.8	52.1	9.0
Proteína en harina (%)	15.0	12.0	12.1	1.8
Volumen de sedimentación (mL)	18.5	15.9	17.2	5.1
Tiempo de mezclado (min)	1.7	1.9	2.7	1.0
Mixograma-altura (cm)	6.6	6.0	5.8	0.7
Tolerancia al sobremezclado (mm)	18.5	13.9	10.0	5.5
Mixograma-estabilidad (min)	1.7	2.3	3.5	1.8
Alveograma-W (J)	166.8	212.2	320.2	160.8
Alveograma-P/L	0.4	0.8	0.9	0.5
Alveograma-P/G	2.0	3.4	3.8	1.6
Volumen de pan (ml)	720.0	769.4	851.0	201.2
Textura de miga	3.5	3.9	4.4	1.8

DMS= diferencia mínima significativa.

Cuadro 8. Medias por variables de calidad y combinación de GAPM en progenitores de trigos harineros para temporal. Santa Lucía de Prías, Estado de México, México. Primavera-verano 2001.

Genotipo	Combinación Genoma: A-B-D	Proteína en grano (%)	Tiempo de amasado (min)	Alveograma-W (10 ⁻⁴ J)	Alveograma- P/L (0-6)	Volumen de pan (ml)
Náhuatl F2000	2*-17+18-5+10	13.6	3.8	544.5	1.0	1015
Gálvez M87	1-17+18-5+10	13.6	2.8	429.4	0.7	1011
Juchi F2000	2*-7+9-5+10	12.4	3.3	410.4	0.7	949
Culiacán F90	1-7+9-5+10	13.6	2.9	340.1	1.2	949
Pavón F76	2*-17+18-5+10	13.2	2.9	379.4	1.0	937
Milán	2*/1-7+6-5+10	14.3	3.1	409.4	0.7	935
Temporalera M87	2*-17+18-5+10	13.3	3.1	388.5	0.7	933
Zacatecas VT74	1-17+18-5+10	13.2	2.5	348.3	0.8	914
Pastor "s"	1-17+18-5+10	13.2	4.1	432.3	0.7	906
Tlaxcala F2000	1-17+18-5+10	12.7	4.1	480.7	1.0	899
Rebeca F2000	1-17+18-5+10	12.4	4.0	355.8	0.8	889
Romoga F96	1-17+18-5+10	12.3	2.9	327.1	0.7	881
Batán F96	2*-7+9-5+10	12.5	3.0	310.0	0.9	879
Tinamou	1-7+9-5+10	14.6	2.4	328.7	1.0	864
Bow "s"	0-7+9-5+10	13.8	1.7	212.6	1.3	747
Coridón	1-7+9-2+12	15.0	1.5	188.7	0.9	631
DMS		1.3	0.9	162	0.4	234

DMS: diferencia mínima significativa.

CONCLUSIONES

Las combinaciones 2*-7+9-5+10, 2*-17+18-5+10 y 1-17+18+5+10 fueron las de mayor frecuencia en los 130 genotipos evaluados. En el genoma A los alelos 2* y 1 fueron los de mayor frecuencia, ambos asociados a un efecto positivo en la calidad panadera. El alelo nulo (0) fue el de menor presencia y asociado a un efecto negativo en la calidad panadera. En el genoma B los alelos 7+9 y 17+18 fueron los que presentaron alta frecuencia, y el alelo 7+8 estuvo presente en sólo en 8% de los genotipos. Los alelos 17+18 y 7+8 están asociados a un efecto positivo, 7+9 a un efecto intermedio, y la presencia de los alelos 20 y 13+19 están asociados a un efecto negativo en la calidad panadera. En el genoma D el alelo 5+10 fue el de superior frecuencia, el cual está asociado con un efecto positivo sobre la calidad panadera, mientras que los alelos 2+12 y 1.5+10 fueron los menos presentes y estuvieron asociados a un efecto negativo. Las combinaciones 2*-17+18-5+10 y 1-17+18+5+10 son las que mostraron mejor calidad panadera.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al CONACYT (Proyecto 067698) el financiamiento parcial otorgado para la realización de la presente investigación.

LITERATURA CITADA

- American Association of Cereal Chemist (AACC). 1995. Approved methods of the AACC. 9th ed. St. Paul, MN, USA. (s/p).
- Branlard, G.; Dardevet, M.; Saccomano, R.; Lagoutte, F. and Gourdon, J. 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica* 119:59-67.
- Branlard, G.; Dardevet, M.; Amiour, N. and Igrejas, G. 2003. Allelic diversity of HMW and LMW glutenin subunits and omega-gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Gen. Res. Crop Evol.* 50:669-679.

- De la O, O. M.; Espitia, R. E.; Molina, G. J. D.; Peña, B. R. J.; Santacruz, V. A. y Villaseñor, M. H. E. 2006. Efecto de diferentes subunidades de gluteninas-APM sobre la calidad panadera en trigos harineros mexicanos. *Rev. Fitotec. Mex.* 29:291-297.
- He, Z. H.; Liu, L.; Xia, X. C.; Liu, J. J. and Peña, R. J. 2005. Composition of HMW and LMW glutenin subunits and their effects on dough properties, pan bread, and noodle quality of chinese bread wheats. *Cereal Chem.* 82:345-350.
- Hoseney, R. 1991. Principios de ciencia y tecnología de los cereales. Ed. Acribia. Zaragoza, España. 321p.
- Johansson, E. and Svensson, G. G. 1995. Contribution of the high molecular weight glutenin subunit 21* to breadmaking quality of Swedish wheats. *Cereal Chem.* 72(3):287-290.
- Liu, L., He, H. Z.; Yan, Y.; Xia, X. C. and Peña, R. J. 2005. Allelic variations 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.
- Martínez, C. E.; Espitia, R. E.; Benítez, R. I.; Peña, B. R. J.; Santacruz, V. A. y Villaseñor, M. H. E. 2007. Efecto de gluteninas de alto peso molecular de los genomas A y B sobre propiedades reológicas y volumen de pan en trigos harineros. *Agrociencia* 41:153-60.
- Nagamine, T.; Kai, Y.; Takayama, T.; Yanagisawa, T. and Taya, S. 2000. Allelic variation at the *Glu-1* and *Glu-3* loci in southern japanese wheats, and its effects on gluten properties. *J. Cereal Sci.* 32:129-135.
- Payne, P. I. and Lawrence, C. J. 1983. Catalogue of the alleles for the complex gene loci, *GluA1*, *GluB1*, and *GluD1*, Which code for the high-molecular-weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. *Cereal Res. Commu.* 11:29-35.
- Payne, P. I.; Nightingale, M. A.; Krattiger, A. F. and Holt, L. M. 1987. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. *J. Sci. Food Agricul.* 40:51-65.
- Peña, R. J.; Amaya, A.; Rajaram, S. and Mujeeb-kazi, A. 1990. Variation in quality characteristics associated with some spring 1B/1R translocation wheats. *J. Cereal Sci.* 12:105-112.
- Peña, R. J. 2002. Wheat for bread and other foods. *In:* Curtis, B. C.; Rajaram, S. and Macpherson G. H. (eds.). Bread wheat improvement and production. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome. p. 483-542.
- Peña, R. J.; Trethowan, R.; Pfeiffer, W. H. and Van-Ginkel, M. 2002. Quality (end-use) improvement in wheat: compositional, genetic and environmental factors. *In:* Basra, A. S. and Randhawa, L. S. (eds.). Quality Improvement in Field Crops. Food Products Press, an imprint of the Haworth Press, New York. p. 1-37.
- Peña, B. R. J.; González, H. S. and Cervantes, F. 2004. Relationship between *Glu-D1/GluB-3* allelic combinations and breadmaking quality-related parameters commonly used in wheat breeding. p. 156-157. *In:* Masci S. and Lafiandra D. (eds). Proceedings of the 8th Gluten Workshop.
- Peña, B. R. J.; Pérez H. P.; Villaseñor, M. H. E.; Gómez, V. M. M.; Mendoza, L. M. A. y Monterde, R. G. 2007. Calidad de la cosecha del trigo en México. Ciclo otoño-invierno 2005-2006. Publicación especial Consejo Nacional del Sistema Producto Trigo (CONASIST). México. 24 p.
- Pogna, N. E.; Radaelli, R.; Dackevitch, T.; Curioni, A. and Perufo, A. D. B. 1992. Benefits from genetics and molecular biology to improve the end use properties of cereals. *In:* Feillet, P. (ed.). Cereal chemistry and technology: a long past and a bright future. INRA. Montpellier, France. p. 83-93.
- Ram, S. 2003. High molecular weight glutenin subunit composition of Indian wheats and their relationships with dough strength. *J. Plant Biochem. & Biotech.* 12:151-155.
- Shan, X.; Clayshulte, S. R.; Haley, S. D. and Byrne, P. F. 2007. Variation for glutenin and waxy alleles in the US hard winter wheat germplasm. *J. Cereal Sci.* 45. 199-208.
- Statistical Analysis System Institute (SAS Institute). 1994. SAS/STAT User's Guide: GLM VARCOMP. 6.04. 4th. ed. Cary, NC, USA. p. 891-996.
- Weegels, P. L.; Hamer, R. J. and Schofield, J. D. 1996. Critical review: functional properties of wheat glutenin. *J. Cereal Sci.* 23:1-18.