ژنتیک نوین
دوره دهم، شماره ۱، بهار ۱۳۹۴
صفحه ۱۰۶-۹۹

بررسی مولکولی زیرواحدهای سنگین گلوتنین در گندم نان

Molecular study of high molecular weight glutenin subunits in Iranian wheat

تینا کیهانی[۱]، علی اکبر شاه نجات بوشهری*[۱]، محمدرضا نقوی[۱]

۱- کارشناسی ارشد، استادان، دانشگاه تهران، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی،کرج، ایران

Keyhani T[1], Shahnejat-Bushehri AA*[1], Naghavi MR[1]

1. Msc Student, Professors, College of Agricultural and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran

* نویسنده مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: ashah@ut.ac.ir

(تاریخ دریافت: ۹۲/۷/۲۷- تاریخ پذیرش: ۹۳/۶/۲۳)

چکیده

در این تحقیق تنوع زیرواحدهای سنگین گلوتنین (HMW-GS) در مکان‌های ژنی *Glu-1* در ۱۵۴ نمونه از گندم‌های نان بومی موجود در بانک ژن دانشگاه تهران با استفاده از روش SDS-PAGE بررسی شد. مجموعا ۱۴ ترکیب آللی و ۱۲ آلل تشخیص داده شد که مکان ژنی *GluB1* با تنوع ژنتیکی ۰/۲۷۴ بیشترین فراوانی را در میان سایر مکان‌های ژنی *Glu-1* دارا بود. میانگین کلی امتیاز کیفی گندم‌های نان بر اساس زیر واحدهای گلوتنین با وزن مولکولی بالا در دامنه‌ای بین ۴ تا ۱۰ قرار گرفت. بیشتر نمونه‌های گندم نان مورد بررسی دارای ترکیب آللی به صورت نول، ۷+۸ و ۲+۱۲ در مکان‌های ژنی *Glu-1* بودند. با توجه به نقش مهم زیر واحدهای گلوتنین سنگین به عنوان نشانگر در شناسایی تنوع ترکیبات آللی، نتایج تحقیق حاضر می‌تواند به عنوان یک برآورد ژنتیکی از کیفیت گندم بومی موجود در ایران تلقی شود.

واژه‌های کلیدی

تنوع ژنتیکی
گلوتنین با وزن مولکولی بالا
گندم نان
SDS-PAGE

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.1.10.6]

مقدمه

تنوع ژنتیکی اساس موفقیت در بهبود خواص غذایی غلات است و می‌توان با روش های گوناگونی همچون بررسی مورفولوژیکی صفات و نشانگرهای مولکولی به سادگی آن را شناسایی کرد (He et al. 1992; Metakovsky et al. 1991). دسته‌ای از نشانگرها که می‌توانند در بررسی تنوع ژنتیکی استفاده شوند گلوتنین‌ها هستند. گلوتنین‌ها گروه بزرگی از پروتئین‌های ذخیره در گندم هستند که پلی‌مری متشکل از زیر واحدهای سنگین و سبک است، این گروه از پروتئین‌ها نقش به سزایی در فرایند پخت نان و پاستای حاصل از گندم ایفا می‌کنند (Shewry et al. 1989) و سبب قدرت کشسانی خمیر می‌شوند که این کار را با به دام انداختن حباب های هوای تشکیل شده توسط مخمرها انجام می‌دهند (Pogna et al. 1989). گلوتنین‌ها با وزن مولکولی بالا مسئول خاصیت کشسانی و استحکام خمیر هستند Kozub et al. 2009; Afshan et al. 2010). زیرواحدهای پروتئینی با وزن مولکولی بالا، توسط مکان *GLu1* واقع بر روی بازوی بلند کروموزوم‌های گروه یک کد می‌شوند که هر مکان شامل دو ژن کد کننده برای تیپ زیر واحد *x* و تیپ زیرواحدی نوع *y* می‌باشد. به دلیل احتمال تظاهر نیافتن دو زیر واحد *x* و *y* در مکان ژنی *GLuA1* و زیر واحد *y* در مکان ژنی *GLuB1* تنها سه ژن از پنج ژن *HMW-GS* در گندم‌های هگزاپلوئید با کمک روش SDS-PAGE قابل شناسایی و بررسی است (Lawrence et al. 1981; Shewry et al. 2002). تنوع آللی HMW-GS تاثیر مهمی بر روی کیفیت آرد دارد، برای مثال زیر واحدهای *1Ax2** و *1Dx5* و *1Dy10* رابطه نزدیکی با کیفیت خمیر به خصوص استحکام آن دارند (Payne 1987; Payne et al. 1983). گندم‌هایی با زیر واحدهای *1Bx17* و *1By18* استحکام و قدرت بیشتری نسبت به گندم‌هایی با زیر واحدهای *1Bx20x* و *1By20y* دارا می‌باشند Marchylo et al. 1992; Butow et al. (2003). علاوه بر این خصوصیات زیرواحدهای سنگین گلوتنین نشانگرهای مناسبی برای تخمین تنوع ژنتیکی موجود در بین لاین‌ها و گونه‌های مختلف است (Gupta et al. 1994). اخیرا تحقیقات وسیعی در زمینه ترکیبات زیرواحدهای سنگین گلوتنین گندم‌های آسیایی از جمله ایران، پاکستان، افغانستان، چین و تبت صورت گرفته است (Margiotta et al. 1993; Wang et al. 2008; Yan et al. 2008; Kozub et al. 2009; Terasawa et al. 2009; Afshan et al. 2010).

هدف از این تحقیق مطالعه تنوع ژنتیکی نمونه‌های بومی گندم نان با کمک پروتئین‌های ذخیره بود لذا تنوع آللی HMW-GS های مربوط به ۱۵۴ نمونه گندم هگزاپلوئید بومی ایرانی مورد بررسی قرار گرفت، تا اطلاعات حاصل از این بررسی بتواند در جهت استفاده بهتر از ژرم پلاسم مفید واقع شود.

مواد و روش‌ها

مواد گیاهی

۱۵۴ ژنوتیپ گندم نان بومی ایران به عنوان نمونه در این تحقیق مورد بررسی قرار گرفت. ژنوتیپ‌ها از موسسه تحقیقات نهال بذر و بانک ژن دانشگاه تهران بدست آمدند. پروتئین کل ۶ تک دانه از هر ژنوتیپ برای بررسی استخراج شد. واریته‌هایی همانند: ناز (۱۰+۵ و ۱۶+ ۱۳ و ۱)، بزوستایا-۱ (۱۰+۵ و ۹+ ۷ و۲*)، چاینیز اسپرینگ (۱۲+ ۲و ۸+ ۷ و null)، سان استار (۱۰+۵ و ۸+۷ و۱)، سان الگ (۱۲+ ۲و ۸ +۷ و۲*)، گرب (۱۰+۵ و ۹+۷ و null)، گابو (۱۲+۲و۱۸+۱۷و۲*) و کوک (۱۲+۲ و ۸+۷ و null) به عنوان شاهد در نظر گرفته شدند (Payne et al. 1983).

آنالیزهای الکتروفورز و روش‌های آماری

بذور بعد از جدا شدن جنین (۶ تک بذر از هر ژنوتیپ) خرد شده و با 62.5 mM بافر استخراج شامل ۱۲ درصد گلیسرول، دو درصد سدیم دو دسیل سولفات، ۰/۰۳ درصد برموفنول بلو و ۵ درصد از دو مرکاپتو اتانول مخلوط شدند. سپس نمونه‌ها به مدت پنج دقیقه در دمای ۶۰ درجه سانتی گراد در بن ماری قرار داده شدند و سپس به مدت ۵ دقیقه با g ×۱۰۰۰۰ سانتریفیوژ شدند. در نهایت ۱۵ ml از هر یک از نمونه‌ها بر روی ژل SDS-PAGE بر طبق روش Laemmli et al. (1970) همراه با اندک تغییرات لود شدند. زیر واحدهای سنگین پروتئین (HMW-GS) بر طبق سیستم شماره‌گذاری Payne et al. (1983) معین شد و تنوع ژنتیکی هر یک از مکان های ژنی بر طبق فرمول نی (Nei 1973) $H = 1-\sum Pi^2$ محاسبه شد، که در این فرمول H عبارت است از تنوع ژنتیکی و Pi بیانگر فراوانی آلل خاص در مکان‌های ژنی است.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.1.10.6]

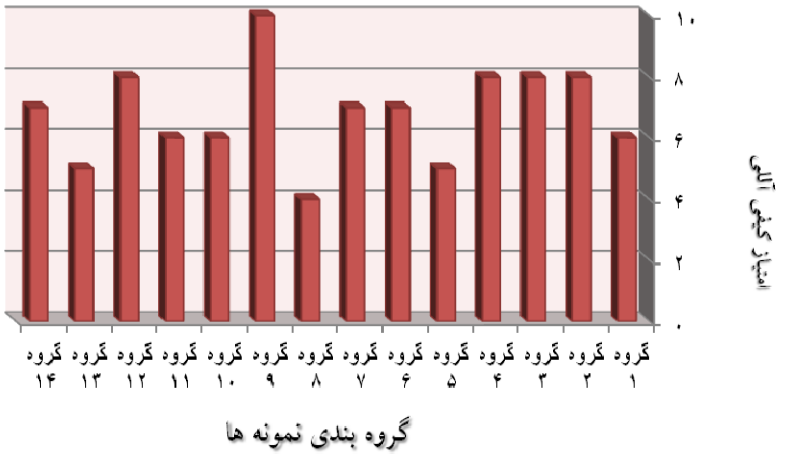
نتایج و بحث

ترکیبات آللی مکان ژنی زیرواحدهای سنگین گلوتنین در هر یک از ۱۵۴ نمونه گندم بومی ایرانی در جدول ۱ نشان داده شده است. نمونه‌های مورد مطالعه در این تحقیق از نظر ترکیبات آللی به ۱۴ گروه تقسیم شدند (شکل۱). چهار گروه تنها دارای یک ژنوتیپ بودند و این در حالی بود که بیش‌ترین فراوانی ترکیبات HMW، مربوط به ترکیب زیر واحدهای N، ۸+۷، ۱۲+۲ و *۲، ۸+۷، ۱۲+۲ بود که به ترتیب در ۱۱۷ و ۷ نمونه بومی مشاهده شدند (جدول۱). در کل ۱۲ آلل متفاوت برای مکان ژنی *Glu1* شناسایی شد که ۳ آلل متعلق به مکان *Glu-A1*، ۶ آلل متعلق به مکان *Glu-B1* و ۳ آلل متعلق به مکان *Glu-D1* بود. در مکان *Glu-A1* فراوانی زیر واحدهای Null، *۲ و ۱ به ترتیب ۸۸، ۵/۱ و ۶/۴ درصد بود. در مکان *Glu-B1* زیر واحدهای ۸+۷، ۹+۷، ۱۹+۱۳، ۱۶+۱۳، ۸+۶ و ۱۵+۱۴ شناسایی شدند که به ترتیب دارای فراونی ۸۵، ۳/۸، ۱/۹، ۱/۹، ۳/۸ و ۳/۲ درصد در گندم‌های بومی مورد بررسی بودند. در مکان ژنی *Glu-D1* زیر واحدهای ۱۲+۲، ۱۰+۵ و ۱۰ شناسایی شدند که دارای فراوانی ۹۳/۵، ۵/۱ و ۱/۲ درصد بودند. در شکل ۲ آلل‌ها با بیش‌ترین فراوانی نشان داده شده‌اند. ارزش کیفی زیر واحدهای سنگین گلوتنین در نمونه‌های بومی مورد بررسی در این تحقیق بر اساس روش Payne et al. (1987) نمره داده‌شده که در جدول ۱ آورده شده است. ارزش کیفی نمونه‌های مورد بررسی این تحقیق در دامنه بین ۱۰-۴ قرار گرفتند. میانگین امتیازات کیفی داده شده به نمونه‌های بومی این تحقیق برابر ۷ بود که ۱۵/۵ درصد از نمونه‌ها امتیازی بالاتر از میانگین و ۸۴/۵ درصد از نمونه‌ها امتیازی کمتر از میانگین را داشتند. دلیل اصلی پایین بودن ارزش کیفی در این دسته از نمونه-ها بالا بودن فراوانی زیر واحد ۱۲+۲ در مکان ژنی *Glu-D1* با مقدار ۹۳/۵ درصد و آلل نول در مکان ژنی *Glu-A1* با فراوانی ۸۸ درصد است. آلل‌ها ۸+۷ در مکان ژنی *Glu-B1* که با بهتر شدن کیفیت پخت نان در ارتباط است در بیش از ۸۰ درصد نمونه‌های مورد بررسی حضور داشتند.

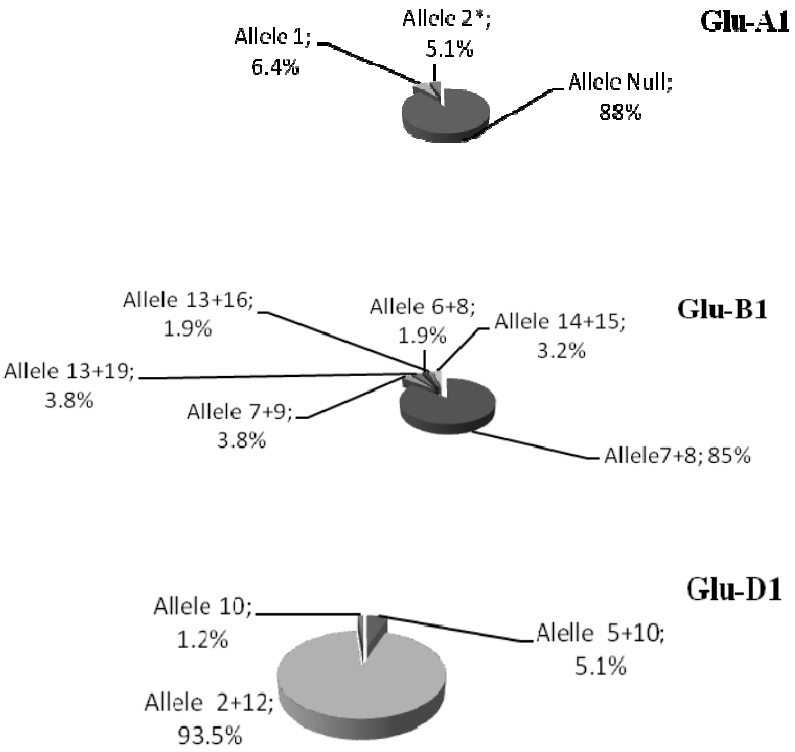
چهار گروه از ۱۴ گروه شناسایی شده در این تحقیق دارای ترکیبات زیر واحدی منفردی بودند که شامل یک ژنوتیپ در هر گروه و الگوی باند دهی متفاوتی با بقیه گروه‌ها می‌شد. در تحقیق حاضر شاخص تنوع ژنتیکی برای سه مکان ژنی گلوتنین به طور کلی H=۰/۲۰۸ بود (جدول۲). تنوع ژنتیکی برای مکان های ژنی *Glu-A1*، *Glu-B1*، *Glu-D1* به ترتیب عبارت بود از ۰/۲۴۴، ۰/۲۷۴، ۰/۱۲۸ که تنوع ژنتیکی در مکان ژنی *Glu-D1* همان طور که مشاهده می‌شود در مقایسه با سایر مکان‌های ژنی پایین‌تر است. در این مکان زیر واحد ۱۲+۲ در بیش از ۹۰ درصد نمونه‌ها مشاهده شد.

ترکیبات پروتئین‌های ذخیره‌ای یکی از عناصر پایدار و غیرقابل تغییر در ارقام به شمار می‌آید که به صورت مستقیم می‌تواند بیان گر خصوصیاتی از ژنوتیپ‌ها باشد. ارقام گندم مورد استفاده در ایران که برای پخت نان به کار می‌روند به طور کلی از کیفیت پایینی از نظر ترکیبات آللی HMW-GS برخوردارند که این موضوع بر اساس الگوی امتیاز دهی Payne et al (1987) نشان داده شده است. به طور کلی آلل نول در اکثر ارقام گندم حالتی غالب را داراست (Payne et al. 1983; Tahir et al. 1996; Bushehri et al. 2006; Fang et al. 2009; Sramkova et al. 2009) این در حالی است که در مکان ژنی *Glu-A1* زیر واحدهای ۱ و *۲ که با بهبود کیفیت پخت ارتباط نزدیکی دارند در کلیه ارقام آمریکایی و کانادایی، ۹۸ درصد از ارقام آرژانتینی، ۹۱ درصد از ارقام روسی و ۷۵ درصد از ارقام یوگسلاوی، حضور دارند (Rabinovich et al. 1989; Knežević et al. 1993; Bushuk et al. 1997). این نتایج کاملا با نمونه‌های مورد بررسی در این تحقیق که آلل نول در بیش‌تر نمونه‌ها (۸۸ درصد) شناسایی شده مغایرت دارد. تحقیقات گذشته نشان دادند که ارقام تجاری ایران دارای فراوانی ۴۶ درصدی از آلل نول هستند (Bushehri et al. 2006). با این وجود این اطلاعات می‌توان دلیل متوسط بودن استحکام و کشسان خمیر را در هنگام پخت گندم های نان ایرانی اثبات کرد (Dong et al. 1991; Margiotta et al. 1993; Branlard et al. 2003). بیش‌ترین فراوانی HMW-GS در مکان ژنی *Glu-B1* نمونه‌های بومی مورد بررسی مربوط به زیر واحدهای ۸+۷ و ۹+۷ با مقادیر ۸۵ درصد و ۳/۸۹ درصد بود که قابل مقایسه با نتایج گزارش شده از گندم‌های چینی هستند (Fnag et al. 2009).

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.1.10.6]



شکل۱- نتایج مربوط به گروه بندی ترکیبات آللی و ارزش کیفی آلل ها در هر گروه از گندم نان



شکل۲- فراوانی نسبی زیرواحدهای مکان ژنی *Glu1* ۱۵۴ نمونه گندم نان مورد بررسی.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.1.10.6]

جدول ۱- نتایج مربوط به کیفیت آللی ۱۵۴ نمونه گندم نان مورد بررسی

امتیاز کلی	تعداد نمونه	*Glu-D1*	*Glu-B1*	*Glu-A1*
۶	۱۱۷	۲+۱۲	۷+۸	N
۸	۷	۲+۱۲	۷+۸	۲*
۸	۶	۲+۱۲	۷+۸	۱
۸	۱	۱۰	۷+۸	۱
۵	۴	۲+۱۲	۷+۹	N
۷	۱	۲+۱۲	۷+۹	۱
۷	۱	۱۰	۷+۹	۱
۴	۳	۲+۱۲	۶+۸	N
۱۰	۱	۵+۱۰	۱۳+۱۶	۲*
۶	۲	۲+۱۲	۱۳+۱۶	N
۶	۲	۲+۱۲	۱۳+۱۹	N
۸	۴	۵+۱۰	۱۳+۱۹	N
۵	۲	۲+۱۲	۱۴+۱۵	N
۷	۳	۵+۱۰	۱۴+۱۵	N

زیر واحدهای ۱۹+۱۳، ۱۵+۱۴ و ۸+۶ در نمونه‌های بومی به ترتیب دارای فراوانی ۳/۸۹، ۳/۲۴ و ۱/۹ درصد بودند که نادر بودن زیر واحدهای مذکور یک مزیت است زیرا همبستگی بالایی با پایین بودن کیفیت پخت دارند (Payne 1987; Fnag et al. 2009). بالا بودن فراوانی آلل ۲+۱۲ در مکان *Glu-D1* در این بررسی قابل تایید با گزارشات بدست آمده از واریته‌های مطالعه شده در آسیای شرقی است (Nakamura et al. 2000; Branlard et al. 2003; Bushehri et al. 2006; Fang et al. 2009; Li et al. 2009; Afshan et al. 2010) و در تضاد با نتایج بدست آمده از بررسی ارقام گندم نان اتیوپی می‌باشد (Dessalegn et al. 2011). زیر واحد ۵+۱۰ که بیش‌ترین ارتباط را با خوب بودن کیفیت پخت نان داراست (Lookhart et al. 1993; Lafiandra et al. 1998) در بیش‌تر از ۹۵ درصد ارقام کانادایی، ۸۵ درصد از ارقام آمریکایی (Bushuk1997; Rabinovich 1989)، ۷۵ درصد از ارقام اسلواکی (sramkova et al. 2009)، ۵۰ درصد ارقام روسی۴۶ درصد ارقام اوکراینی (Bushuk1997; Rabinovich 1989 و ۷۳ درصد از ارقام گندم نان اتیوپی، به اثبات رسیده است (Dessalegn et al. 2011). این در حالی است که این نتایج در تقابل با نتایج بدست آمده در تحقیق حاضرند. پایین بودن ارزش کیفی بدست آمده از ژنوتیپ‌های بومی ایرانی غیرقابل انتظار نیستند زیرا عمده نان مورد استفاده در ایران به صورت مسطح است. نان‌های مسطح در مقایسه با نان‌های حجیم نیازمند خمیری با استحکام و کشسانی متوسط‌تری هستند. به علاوه بیش ترین برنامه‌های اصلاحی و تحقیقاتی انجام شده بر روی گندم های نان در ایران، تنها بر روی عملکرد و مقاومت گیاه در مقابل تنش‌های زنده و غیر زنده استوار است. این تحقیق و تحقیقات مشابه گذشته (Bushehri et al. 2006) بیان‌گر تنوع آللی در پروتئین‌های ذخیره‌ای دانه در گندم است. با مورد توجه قرار دادن ضایعات بالای نان‌های مسطح در ایران، می‌بایست روش‌های

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.1.10.6]

جدول۲- فراوانی آللی ۱۵۴ نمونه گندم نان مورد بررسی

مکان ژنی	شماره آلل	آلل	فراوانی	فراوانی نسبی	تنوع ژنتیکی	میانگین تنوع ژنتیکی (H)
GLU-A1	۱	a	۱۰	۰/۰۶۴	۰/۲۲۴	۰/۲۰۸
	۲	b(۲*)	۸	۰/۰۵۱		
	۳	c(نول)	۱۳۶	۰/۸۸		
GLU-B1	۱	b(۷+۸)	۱۳۱	۰/۸۵	۰/۲۷۴	
	۲	c(۷+۹)	۶	۰/۰۳۸		
	۳	d(۶+۸)	۳	۰/۰۱۹		
	۴	f(۱۳+۱۶)	۳	۰/۰۱۹		
	۵	i(۱۳+۱۹)	۶	۰/۰۳۸		
	۶	h(۱۴+۱۵)	۵	۰/۰۳۲		
GLU-D1	۱	a(۲+۱۲)	۱۴۴	۰/۹۳۵	۰/۱۲۸	
	۲	d(۵+۱۰)	۸	۰/۰۵۱		
	۳	i(۱۰)	۲	۰/۰۱۲		

پخت مکانیزه و پیدا کردن راهکارهایی برای افزایش تولید را ضروری دانست. اصلاح‌گران ایرانی از این پس باید ترکیبات HMW-GS را به منظور بهبود کیفیت پخت در انتخاب والدین مورد توجه قرار دهند. اطلاعات موجود در این تحقیق هم چنین ممکن است مورد توجه اصلاح کنندگان سایر کشورها که مایل به داشتن اطلاعاتی در مورد ژرم‌پلاسم گندم‌های نان ایران هستند، قرار بگیرد. همچنین بانک ژن دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران حاوی مجموعه‌ای غنی از ذخایر توارثی ارزشمند می‌باشد که به جز معدودی اطلاعات مورفولوژیکی هیچ گونه اطلاعات مولکولی جامع و منسجمی در خصوص آنها وجود ندارد به طوری که عملا استفاده از آنها را در کارهای اصلاحی ارقام زارعی با محدودیت مواجه می کند. این پروژه که از طریق انگشت نگاری مولکولی (از جمله پروتئین) به آن پرداخته شده است، بخشی از پروژه جامعی است که هدف آن شناسایی صفات مولکولی این ذخایر بومی می-باشد و از طریق تدوین آنها در یک کاتالوگ ژنی برنامه‌های اصلاحی ارقام زراعی، می‌تواند مورد استفاده اصلاح‌گران قرار گیرد.

منابع

Afshan S, Naqavi FN (2010) Allelic Variation in high molecular Weight Glutenin Subunits in Pakistani Bread Wheat Genotypes. Journal of Cereal Research Communications 39:109 -119.

Bahraei S, Saidi A, Alizadeh D (2004) High molecular weight glutenin subunits of current bread wheats grown in Iran. Euphytica 137: 173-179.

Branlard G, Dardevet M, Amiour N, Igrejas G (2003) Allelic diversity ofHMW and LMW glutenin subunits and omega-gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum L.*). Genetic resources and Crop Evolution 50: 669-679.

Bushehri AAS, Gomarian M, Yazdi-Samadi B (2006) The high molecular weight glutenin subunit composition in old and modern bread wheats cultivated in Iran. Australian Journal of Agricultural Resources 57:1109-1114.

Bushuk W (1997) Wheat breeding for end poduct use. In: Wheat: Prospects for global imrovments. Developments in Plant Breedind. 6: 203-211. The Netherland:Kluwer Academic Publishers.

Butow BJ, Ma W, Gale KR, Cornish GB, Rampling L, Larroque O, Morell MK, Békés 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. Theoretical and Applied Genetics 107:1524-1532.

Dessalegn T, Devente CS Van, Labuschagne MT, Martens H (2011) Allelic variation of HMW glutenin subunits of Ethiopian bread wheat cultivars and their quality. African Crop Science Journal 19: 55-63.

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.1.10.6]

Dong H, Cox TS, Sears RC, Lookhart GL (1991) High molecular weight glutenin genes: effect on quality in wheat. Crop Science 31: 974-979.
Fang, J, Liu Y, Luo J, Wang Y, Shewry PR, He G (2009) Allelic variation and genetic diversity of high molecular weight glutenin subunit in Chinese endemic wheats (*Triticum aestivum L.*). Euphytica 166 :177-182.
Fufa, H, Baenziger PS, Beecher I, Dweikat V, Graybosch RA, Eskridge KM (2005) Comparison of phenotypic and molecular marker-based classifications of hard red winter wheat cultivars. Euphytica 145:133-146.
Gupta RB, MacRitchie F (1994) Allelic variation at glutenin subunit and gliadin loci, Glu-1, Glu-3 and Gli-1 of common wheats. II. Biochemical basis of the allelic effects on dough properties. Journal of Cereal Science 19:19-29.
He ZH, Pena RJ, Rajaram S (1992) High molecular weight glutenin subunit composition of Chinese bread wheat. Euphytica 64: 11-20.
Knežević D, Šurlan-Momirović G, Ćirić D (1993) Allelic variation at Glu-1 loci in some Yugoslav wheat cultivars. Euphytica 69 :89-94.
Kozub NA, Sozinov IA, Sobko TA, Kolyuchii VT, Kuptsov SV, Sozinov AA (2009) Variation at storage protein loci in winter common wheat cultivars of the central forest-steppe of Ukraine. Cytology and Genetics 43 :55-62.
Laemmli VK (1970) Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. Nature 227: 680-685.
Lafiandra D, Masci S, Margiotta B, De Ambrogio E (1998) Development of durum and bread wheat with increased number of high molecular weight glutenin subunits. In: Slinkard, A. E. (ed.), Proc. 9th International Wheat Genetics Symposium, Grain Quality. University of Saskatchewan, Saskatoon, Canada 4: 261-264.
Lawrence GJ, Shepherd KW (1981) Chromosomal location of genes controlling seed protein in species related to wheat, Theoretical and Applied Genetics 59:25-31.
Li Y, Huang Ch, Sui X, Fan Q, Li G, Chu X (2009) Genetic variation of wheat glutenin subunits between landraces and varieties and their contributions to wheat quality improvement in China. Euphytica 169 :159-168.
Lookhart GL, Hagman K, Kasarda DD (1993) High-molecular-weight glutenin subunits of the most commonly grown wheat cultivars in the U.S. in 1984. Journal of Plant Breeding 110:48-62.
Marchylo BA, Lukow OM, Kruger EJ (1992) Quantitative variation in high molecular weight glutenin subunit 7 in some Canadian wheats. Journal of Cereal Science 15:29-31.
Margiotta B, Colaprico G, D'Ovidio RD, Lafiandra D (1993) Characterization of high Mr subunits of glutenin by combined chromatographic (RP-HPLC) and electrophoretic separations and restriction fragment length polymorphism (RFLP) analyses of their encoding genes. Journal of Cereal Science 17:221-236.
Metakovsky EV (1991) Gliadin allele identification in common wheat. II. Catalogue of gliadin alleles in common wheat. Journal of Genetics and Breeding 45:325-344.
Nakamura H (2000) The association between high-molecular-weight glutenin subunit composition and bread-making quality of Chinese and Japanese hexaploid wheat. Australian Journal of Agricultural Research 51: 371-375.
Nei M (1973) Analysis of gene diversity in subdivided population. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 70: 3321-3323.
Payne PI, Lawrence GJ (1983) Catalogue of alleles for the complex gene loci, Glu-A1, Glu-B1 and Glu-D1 which code for high molecularweight subunits of glutenin in hexaploid wheat. Cereal Research Communications Journal 11: 29-35.
Payne PI (1987) Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variation on bread-making quality. Annual Review of Journal of Plant Physiology 38:141-153.
Payne PI, Nightingale MA, Krattiger AF, Holt LM (1987) The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. Journal of the Science of Food and Agriculture 4: 51-65.
Pogna NE, Mellini F, Beretta A, Dal Belin PA (1989) The high-molecular weight glutenin subunits of common wheat cultivars grown in Italy. Journal of Genetics and Breeding 43: 17-24.
Rabinovich SV (1989) Composition of high molecular weight glutenin subunits connected with good quality in spring wheats nd its distribution in different countries of world in: A.E. Slinkard (ed), Proc. 9th Intl. Wheat Genetics Symp. Proc. 9th Intl. 4: 254-256.
Shewry PR, Halford NG, Tatham AS (1989) The high-molecular-weight subunits of wheat, barely and rye: genetics, molecular biology, chemistry and role in wheat gluten structure and functionality. Oxford Surveys Plant Molecular Cell Biology 6:163-219.
Shewry PR, Halford NG (2002) Cereal seed storage proteins: structures, properties and role in grain utilization. Journal Expert Botanic 53:947-958.
Šramkova Z, Gregova E, Šlikova S, Sturdika E (2009) Wheat Varieties Released in Slovakia and their Bread-Making Quality. Cereal Research Communications Journal 38: 386-394.
Tahir M, Turchetta T, Anwar R, Lafiandra D (1996) Assessment of genetic variability in hexaploid wheat landraces of Pakistan based on polymorphism for HMW-glutenin subunits. Genetic Resources and Crop Evolution 43:211-220.
Terasawa Y, Kawahara T, Sasakuma.T, Sasanuma T (2009) Evaluation of the genetic diversity of an Afghan

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]
[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.1.10.6]

Wheat Genetics Symposium. Sydney University Press, Australia.
Yan ZH, LIU DC, ZHNG YL (2007) Isolation and charactrization of a novel HMW-GS Glu-Dx allele from tibet bread whaet landrace, Cereal Research Communications Journal 36: 523-531.

wheat collection based on morphological variation, HMW glutenin subunit polymorphisms and AFLP. Breeding Science Journal 4:361-371.
Wang L, Zhao X, He Z, Xia X (2008) Characterization of low-molecular-weight glutenin subunitgenes at Glu-B3 and GluD3 loci and development of functional markers in common wheat. In: Proceedings of the 11th International

[Downloaded from mg.genetics.ir on 2026-11-02]

[DOR: 20.1001.1.20084439.1394.10.1.10.6]