

KATARZYNA MAJEWSKA

## PODSTAWY KLASYFIKACJI I SYNTEZY BIAŁEK GLUTENOWYCH ZIARNA PSZENICY

### Streszczenie

Postęp w metodach frakcjonowania i badania struktury molekularnej białek glutenowych oraz rozszerzenie wiedzy na ich temat z zakresu genetyki, umożliwiły opracowanie nowej klasyfikacji. Klasyfikacja ta jest oparta bardziej na składzie i strukturze niż różnicach w rozpuszczalności. Zarówno gliadyny jak i gluteniny nazwano prolaminy. Tak zdefiniowane prolaminy podzielono na 3 grupy w oparciu o sekwencję aminokwasów występujących w białkach i chromosomową lokalizację strukturalnych genów kodujących syntezę odpowiednich białek. Należą do nich prolaminy HMW (o wysokiej masie cząsteczkowej), prolaminy ubogie w siarkę i bogate w siarkę. Badania wykazały, że zmienność lokalizacji genów strukturalnych kodujących syntezę białek glutenowych pszenicy ma wpływ na zmiany jej wartości wypiekowej. Próby genetycznej kontroli syntezy tych białek poprzez manipulowanie ekspresją odpowiednich genów mogą służyć polepszeniu wartości wypiekowej pszenicy.

### Wstęp

Charakterystyka biochemiczna i właściwości fizykochemiczne białek zbożowych, a w szczególności białek glutenowych, są podstawą do interpretacji ich interakcji w warunkach swobodnego dostępu do wolnej wody. Interakcje te decydują o unikatowych właściwościach funkcjonalnych, które są uwzględniane w określaniu standardów jakości technologicznej.

Białka glutenowe pszenicy są unikatowe z tego względu, że jako jedyne spośród białek zbożowych zdolne są do formowania mocnego, koherentnego ciasta, które zatrzymuje gaz i z którego można otrzymać różnorodne wyroby piekarskie o delikatnej strukturze.

Współczesna chemia białek zbożowych datowana jest od momentu ukazania się w 1907 roku prac Osborne'a [13]. Do dzisiaj bazuje się na systemie klasyfikacji białek

zaproponowanym przez tego badacza, opartym na różnicach w ich rozpuszczalności. Jednakże metody frakcjonowania białek zostały w międzyczasie zmodyfikowane poprzez zwiększenie liczby stosowanych do rozdziału rozpuszczalników oraz wykorzystywanie różnych technik rozdzielania [13, 24, 28].

Obecnie do izolowania i charakterystyki białek glutenowych najczęściej wykorzystuje się różne modyfikacje elektroforezy na żelu poliakrylamidowym (SDS-PAGE), elektroforezy kapilarnej o wysokiej rozdzielczości (HPCE) oraz chromatografii ciekowej (HPLC) [2, 3, 11, 19]. Najlepsze wyniki uzyskuje się stosując dwukierunkową elektroforezę oraz technikę chromatografii ciekowej o wysokiej rozdzielczości w fazie odwróconej RP-HPLC. Ta ostatnia (rozdzielająca białka na zasadzie różnic w ich hydrofobowości) jest niezwykle wartościową metodą, komplementarną do metod elektroforetycznych. Używana jest ona coraz częściej do identyfikacji odmian pszenicy oraz do badań nad genetycznymi zmianami białek glutenowych [3, 11, 16, 20, 27].

W badaniach struktury molekularnej białek glutenowych zrobiono duże postępy dzięki zastosowaniu nowoczesnych technik spektroskopowych, między innymi: spektroskopii CD (dichroizmu kołowego), spektroskopii ORD (dyspersji skręcalności optycznej), spektroskopii różnicowej UV (bliski i daleki ultrafiolet) oraz spektroskopii NMR (nuklearnego rezonansu magnetycznego) [12, 28]. Bardzo obiecującą metodą badania struktury molekularnej białek glutenowych staje się również mikroskopia skaningowa wykorzystująca efekt tunelowy (STM). W metodzie tej badane białka nie wymagają krystalizacji, jest ona szczególnie przydatna do analizy struktury białek o wysokiej masie cząsteczkowej [28]. Ostatnio w badaniach wykorzystuje się również komputerowe modelowanie struktury molekularnej białek glutenowych z zastosowaniem sieci neuronowych [15].

Dzięki postępowi w metodach frakcjonowania i badaniu struktury molekularnej białek glutenowych oraz rozszerzeniu wiedzy na ich temat z zakresu genetyki możliwe było opracowanie nowej ich klasyfikacji.

### **Współczesna klasyfikacja białek glutenowych pszenicy**

Shewry i wsp. [17, 20, 25, 26, 28] w oparciu o współczesne osiągnięcia genetyki molekularnej zaproponowali nową klasyfikację białek glutenowych pszenicy. Oparta jest ona bardziej na składzie i strukturze tych białek niż na różnicach w ich rozpuszczalności. Według tej klasyfikacji zarówno gliadyny jak i gluteniny nazywane są prolaminami (z powodu wysokiej zawartości proliny i glutaminy). Tak zdefiniowane prolaminy podzielone są na 3 grupy w oparciu o sekwencję aminokwasów występujących w białkach i chromosomową lokalizację strukturalnych genów kodujących syntezę odpowiednich białek [26] (rys. 1). Należą do nich prolaminy o wysokiej masie cząsteczkowej (HMW), prolaminy ubogie w siarkę i bogate w siarkę (tab. 1). Prolaminy HMW (podjednostki gluteniny HMW) i prolaminy ubogie w siarkę ( $\omega$ -gliadyny) wy-

stępują odpowiednio w postaci agregatów i monomerów. Prolaminy bogate w siarkę zawierają komponenty zagregowane (podjednostki gluteniny LMW – o niskiej masie cząsteczkowej) oraz monomery ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -gliadyny). Jakkolwiek gliadyny zostały podzielone na 4 podgrupy na podstawie ich elektroforetycznej ruchliwości w niskim pH, stosunkowo niedawno rozdzielono metodą dwukierunkowej elektroforezy ponad 30 składników tej grupy białek [28]. Wszystkie gliadyny są monomerami albo bez wiązań dwusiarczkowych ( $\omega$ -gliadyny) albo z wewnątrzcząsteczkowymi wiązaniami dwusiarczkowymi ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -gliadyny). Gliadyny typu  $\omega$ , bez wiązań dwusiarczkowych, wyróżniają się spośród innych białek gliadynowych największą masą cząsteczkową (44000–74000 daltonów), brakiem aminokwasów siarkowych i małą ruchliwością elektroforetyczną [27,28]. Ponadto, badania nad strukturą  $\omega$ -gliadyn prowadzone przez Popineau i Pineau [21] wykazały, że nie są one białkami globularnymi. Frakcje  $\alpha$ -,  $\beta$ - i  $\gamma$ -gliadyn charakteryzują się niższymi masami cząsteczkowymi (30000-45000 daltonów) i dużą ruchliwością elektroforetyczną. Gliadyny  $\alpha$ - i  $\beta$ -, ze względu na znaczne podobieństwo w budowie molekularnej, zaliczono do jednej grupy  $\alpha$ -gliadyn [28]. Gliadyny typu  $\alpha$  mają przeważnie nieco niższe masy cząsteczkowe niż  $\gamma$ -gliadyny.

<b>Numer chromosomu</b> Chromosome number	<b>Genom</b> Genome		
	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>D</b>
<b>1</b>	<b>1A</b>	<b>1B</b>	<b>1D</b>
<b>2</b>	<b>2A</b>	<b>2B</b>	<b>2D</b>
<b>3</b>	<b>3A</b>	<b>3B</b>	<b>3D</b>
<b>4</b>	<b>4A</b>	<b>4B</b>	<b>4D</b>
<b>5</b>	<b>5A</b>	<b>5B</b>	<b>5D</b>
<b>6</b>	<b>6A</b>	<b>6B</b>	<b>6D</b>
<b>7</b>	<b>7A</b>	<b>7B</b>	<b>7D</b>

Rys. 1. Struktura chromosomów pszenicy\*.

\*Całkowita liczba chromosomów = 42 dla pszenic heksaploidalnych (pszenice chlebowe),  
 = 28 dla pszenic tetraploidalnych (pszenice *Durum*),  
 = 14 dla pszenic diploidalnych (pszenice prymitywne).

Fig. 1. Chromosome structure of wheat\*.

\*Total number of chromosome = 42 for hexaploid wheats (used for breadmaking),  
 = 28 for tetraploid wheats (*Durum* wheats),  
 = 14 for diploid wheats (primitive wheats).

Tabela 1

Charakterystyka białek glutenowych pszenicy\*  
 Characterization of wheat gluten proteins\*

↓	Prolaminy ubogie w siarkę / Poor in sulfur prolamins	Prolaminy bogate w siarkę / Rich in sulfur prolamins			Prolaminy / Prolamins HMW
	ω-gliadyny	α-gliadyny	γ-gliadyny	podjednostki gluteniny LMW	podjednostki gluteniny HMW
Częściowy skład aminokwasowy (mol %)					
Glutamina	41–53	36–42	39–40	38	34–39
Prolina	20–30	15–16	18–19	15	13–16
Glicyna	0.9–1.4	1.9–2.7	2.7	3.3	14–20
Fenylalanina	8.1–9.0	3.7–3.9	1.4–1.7	4.7	0.3–1.1
Cystyna	0	1.8–1.9	1.9–2.0	2.7	0.4–1.5
Metionina	0–0.1	0.9–1.2	0.9–1.7	0.6	śl. ilości – 0.4
Masy cząsteczkowe (daltony)					
Oznaczone met. SDS-PAGE	44000–74000	32000	38000–42000	36000–44000	95000–136000
Oznaczone met. określenia sekwencji aminokwasów	–	31000	–	33000	64000–70000
Strukturalne miejsce w chromosomie					
Oznaczenie	GLI-1	GLI-2	GLI-1	GLI-1/GLU-2	GLU-1
Lokalizacja	1AS, 1BS, 1DS	6AS, 6BS, 6DS	1AS, 1BS, 1DS	1AS, 1BS, 1DS	1AL, 1BL, 1DL

\* wg Shewry'ego i wsp. [25].

\* according to Shewry et al. [25].

Glutenina jest polimerem białkowym utworzonym z agregatów heterogenicznych polipeptydów o masie cząsteczkowej od ok. 100000 do kilku milionów daltonów [28]. Polimer utworzony z podjednostek jest stabilizowany międzypeptydowymi wiązaniami dwusiarczkowymi. Wiązania dwusiarczkowe występują również wewnątrz poszczególnych łańcuchów polipeptydowych [6]. Zredukowane podjednostki gluteniny zazwyczaj klasyfikowane są jako gluteniny HMW i gluteniny LMW, w oparciu o różnice we względnych masach cząsteczkowych (określone za pomocą elektroforezy SDS-PAGE) [20, 28]. Podjednostki gluteniny LMW mają skład aminokwasowy i masy cząsteczkowe podobne do α- i γ-gliadyn. Podjednostki gluteniny HMW wyróżniają się wysoką zawartością glicyny (tab. 1). Odmiany pszenic chlebowych zawierają od 3 do 5 podjednostek o względnych masach cząsteczkowych od 80000 do 160000 daltonów, zależnie od rodzaju podjednostki i żelu używanego do jej wyodrębnienia [28]. Jak

podaje Tatham [28] za Andersonem i wsp., rzeczywiste masy cząsteczkowe tych podjednostek określone za pomocą oznaczania sekwencji aminokwasów są znacznie mniejsze (69000–88000 daltonów). Białka glutenowe składają się przeważnie w 50% z gliadyn, w 40% z glutenin LMW i w 10% z glutenin HMW [28].

### Biosynteza białek glutenowych pszenicy

Prolaminy (gliadyny i gluteniny) pełnią w ziarnie funkcję białek zapasowych, a w cieście funkcję strukturotwórczą. Niewielkie ilości białek zapasowych wykrywa się w ziarniakach pszenicy w początkowym okresie ich rozwoju [9]. Intensywna synteza prolamin przebiega w stadium dojrzałości mleczej. Według badań Greena i wsp. [8, 9] rozpoczyna się ona około 12 dni po kwitnieniu. Synteza glutenin następuje zwykle wcześniej, jednakże natężenie syntezy gliadyn jest na ogół większe [10]. Najwcześniej pojawiają się w ziarnie  $\alpha$ - i  $\beta$ -gliadyny, a następnie  $\gamma$ - i  $\omega$ -gliadyny. Największe natężenie syntezy komponentów  $\alpha$ -,  $\beta$ -, i  $\gamma$ -gliadyn przypada na stadium dojrzałości mleczej, natomiast komponenty  $\omega$ -gliadyn tworzą się głównie w stadium dojrzałości woskowej.

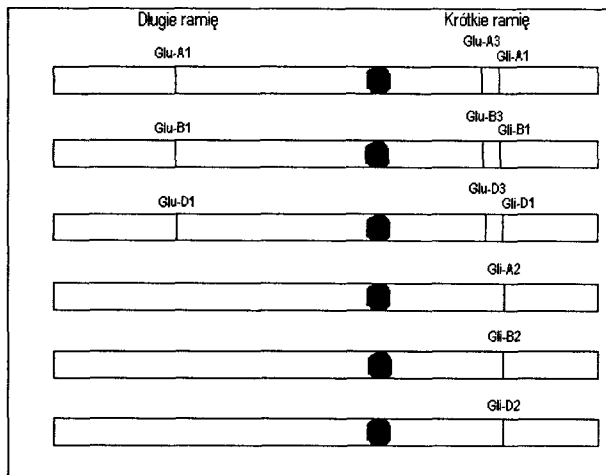
Niedojrzałe ziarniaki pszenicy zebrane np. w stadium dojrzałości mleczej i znajdujące się w ściętych kłosach, dosuszane stopniowo do stanu powietrznie suchego zawierają pełny skład komponentów gliadyn. Świadczy to, że zarówno w ziarnie z dosuszonych kłosów jak i w ziarnie dojrzewającym w roślinie macierzystej przebiegają analogiczne procesy. Przebieg krzywej rozwoju ziarniaków pszenicy, mierzonej jako wzrost suchej masy na jednostkę czasu od zapylenia do dojrzałości, składa się z okresu stałego przyrostu masy w tempie 4–6% na dzień, poprzedzonego i poprzedzającego okres wolniejszego wzrostu [9]. W okresie stałego przyrostu masy i następującego po nim drugiego okresu wolniejszego wzrostu syntetyzowane są gliadyny i gluteniny. Stanowią one do 60–70% suchej masy ziarna [9].

W syntezie białek zapasowych uczestniczą głównie polirybosomy związane z membranami retikulum endoplazmatycznego. Równoległe z namnażaniem się ilości, a także objętości retikulum endoplazmatycznego powstaje w bielmie informacyjny RNA (mRNA) kodujący syntezę białek zapasowych [7, 9, 10]. Poszczególne komponenty białek zapasowych (łańcuchy polipeptydowe) kodowane są przez określone mRNA o różnym stopniu polimeryzacji. W syntezie białek zapasowych uczestniczą głównie mRNA zawierające sekwencje poliadenylanowe poli (A), składające się z około 200 reszt AMP [10]. Ilość białka zapasowego tworzonego w czasie rozwoju ziarniaka pszenicy jest wprost proporcjonalna do ilości gromadzonego mRNA.

Większość białek zapasowych i niewielkie ilości białek enzymatycznych gromadzi się podczas dojrzewania ziarna w sferycznych tworach komórkowych zwanych ciałami białkowymi. Występują one w skrobiowej strefie bielma [9, 10, 20]. Podczas

dojrzewania ziarna zwiększa się w bielmie liczba ciał białkowych, w mniejszej zaś mierze ich rozmiary. Ostatecznie osiągają one do 20  $\mu\text{m}$  średnicy. Synteza białek zapasowych ustaje około 35 dni po kwitnieniu, pomimo obecności substratu (aminokwasów) jak i potencjalnie aktywnego mRNA. Sugeruje się, że przyczyną zahamowania syntezy białek jest obniżanie się zawartości wody w ziarnie. Postępujące dojrzewanie ziarna i związane z tym procesem jego odwodnienie niszczy specyficzną strukturę ciał białkowych [20]. W bielmie dojrzałego ziarna nie stwierdzono ich obecności, ponieważ ulegają degradacji przez szybko rozrastające się granule skrobiowe, tworząc koloidalną matrycę białkową [10]. Jak podaje Pomeranz [20] za Fieldem i Paynem, ciała białkowe izolowane z niedojrzałych ziarniaków pszenicy mają identyczny skład jak białka glutenu mokrego.

Badania wykazały, że strukturalne geny kontrolujące mechanizm syntezy białek glutenowych pszenicy są zgrupowane w postaci ściśle związanych kompletów ulokowanych w specyficznych chromosomach [17, 20, 26, 27] (rys. 1, tab. 1). Geny strukturalne występują jedynie w chromosomach homeologicznych\* grup 1 i 6. Geny kontrolujące syntezę wysokocząsteczkowych glutenin są zlokalizowane na długich ramionach (L) chromosomów grupy 1 (genomy A, B, D), w pobliżu centromeru [20, 23] (rys. 2). Z kolei niskocząsteczkowe gluteniny kodowane są przez geny znajdujące się na krótkich ramionach (S) chromosomów grupy 1 (genomy A, B, D), odległych od centromeru. Są one zlokalizowane w pobliżu grupy genów kontrolujących syntezę wszystkich



Rys. 2. Chromosomowa lokalizacja genów białek glutenowych pszenicy heksaploidalnych.

Fig. 2. Chromosomal location of genes for gluten proteins of hexaploid wheats.

\* chromosomy homeologiczne – chromosomy mające ten sam numer, ale pochodzące z różnych genomów.

$\omega$ -gliadyn, większości  $\gamma$ -gliadyn i części  $\beta$ -gliadyn. Kontrola syntezy wszystkich  $\alpha$ -gliadyn, większości  $\beta$ -gliadyn i części  $\gamma$ -gliadyn odbywa się dzięki genom zlokalizowanym na krótkich ramionach chromosomów grupy 6 (genomy A, B, D).

Zmienność lokalizacji wyżej opisanych genów jaka może mieć miejsce w chromosomach, szczególnie genów Glu-1 kodujących podjednostki gluteniny o wysokiej masie cząsteczkowej HMW, ma wpływ na zmiany wartości wypiekowej pszenicy [23]. Payne [19] przypisuje zmienności allelu\*\* Glu-1 różnice w sprężystości glutenu różnych odmian pszenic. Cecha ta pośrednio wyrażona jest przez liczbę sedymentacyjną [30]. Jak podaje Simmonds [27] za Orthem i Bushukiem, usunięcie genomu D z grupy 1 chromosomów homeologicznych pszenic chlebowych powoduje znaczne obniżenie ich wartości wypiekowej (pogarszają się cechy reologiczne ciasta i zmniejsza się objętość chleba). Jest to rezultat redukcji lub zupełnego braku kilku podjednostek gluteniny o masie cząsteczkowej 45000–152000 daltonów. Szczególne znaczenie mają zmiany jakim podlegają formujące agregaty podjednostki gluteniny HMW (2\*, 5, 10) kodowane przez geny Glu-A1 i Glu-D1 [14,30]. Vapa i wsp. [30], badając za pomocą elektroforezy SDS-PAGE 160 prób ziarna pszenicy ozimej stwierdzili, że duża ilość podjednostek 5+10 (kodowanych przez geny Glu-D1) była istotnie skorelowana z takimi wyróżnikami jakości technologicznej jak: liczba sedymentacji, wyciąg mąki, objętość chleba i jego cechy organoleptyczne.

Jak podaje MacRitchie [17] za Krattigerem i wsp., bardzo ważny wpływ na potencjalną wartość wypiekową pszenicy mają 3 grupy genów. Najważniejszą rolę pełni allel Glu-1, następnie Gli-1 i Gli-2. Tak więc próby genetycznej kontroli syntezy białek glutenowych poprzez manipulowanie ekspresją odpowiednich genów, zwłaszcza tych, które są odpowiedzialne za syntezę glutenin HMW, mogą służyć badaniom nad polepszeniem wartości wypiekowej pszenic. Intensywne badania w tej dziedzinie prowadzone są w wielu krajach [17, 22, 23, 27, 29, 30].

Na syntezę białek glutenowych ma wpływ wiele czynników. Oprócz czynników genetycznych bardzo istotną rolę pełnią warunki panujące podczas uprawy pszenicy. Największe znaczenie mają klimat, gleby, nawożenie oraz stosowanie herbicydów i innych środków ochrony roślin [4, 5, 10, 14]. Długotrwałe deszcze przypadające zwłaszcza na stadium dojrzałości młecznicy i początek dojrzałości woskowej mają niekorzystny wpływ na syntezę białek glutenowych. Przy chłodnej i deszczowej pogodzie hamowane jest gromadzenie się tych białek, szczególnie gliadyn [10, 20]. Rezultatem następujących po sobie okresów deszczowej i słonecznej pogody może być tzw. „zmiękczenie pszenicy”. Friabilina, białko pełniące rolę „zmiękczacza” redukującego siły adhezji między granulami skrobiowymi i białkami matrycy w endospermie, ma niską masę cząsteczkową 15 kDa i występuje w największych ilościach w pszenicach

\*\* allel – dwa geny określające tę samą cechę lub jej brak.

miękkich. Gen kontrolujący syntezę tego polipeptydu ulokowany jest w chromosomie grupy 5D [27]. Tak więc twardość pszenicy, ważny wyróżnik jej jakości technologicznej, jest zdeterminowana działaniem określonych czynników biochemicznych.

Z kolei tzw. stres cieplny (zbyt wysokie temperatury) w czasie wypełniania się ziarniaków powoduje niekorzystne zmiany w proporcjach białek glutenowych. Szczególnie obniża się ilość glutenin. Jak podaje Blumenthal i wsp. [4] wzrasta wtedy koncentracja grupy białek HSP-70 (tzw. białka szoku cieplnego) o masach cząsteczkowych 70 kDa. Możliwe, że wzrost koncentracji tych białek ma niekorzystny wpływ na stopień polimeryzacji tworzących się łańcuchów gluteniny HMW, co prowadzi do obniżenia potencjalnej wartości wypiekowej pszenicy (szczególnie dotyczy to cech reologicznych ciasta) [4].

Poziom azotu w glebie i stosowane nawożenie mają bardzo istotny wpływ na syntezę białek pszenicy. Zmiany dotyczą ogólnej zawartości białka, proporcji białek nieglutenowych i glutenowych oraz ich składu aminokwasowego [5, 14]. Pozytywny wpływ azotu na syntezę białek pszenicy zależy od właściwego wykorzystania jego przez roślinę. Przeważnie efektywne nawożenie azotem prowadzi do wzrostu zawartości białka ogółem i frakcji białek glutenowych [5, 10]. Bardzo ważny jest nie tylko rodzaj stosowanego nawozu i poziom jego dawki, ale również czas jego aplikacji [14]. Pogłównie nawożenie azotem powoduje istotny wzrost zawartości białka ogółem w ziarnie (ok. 2%). Martin i wsp. [18] stwierdzili, że wpływa ono na wzrost frakcji gluteniny przy jednoczesnym obniżeniu frakcji gliadyny. Nawożenie azotowe stosowane w późniejszym stadium rozwoju rośliny ma korzystny wpływ na stopień polimeryzacji glutenin HMW. W rezultacie nawożona w ten sposób pszenica charakteryzuje się lepszymi cechami technologicznymi (jakością glutenu, ilością białka ogólnego, liczbą sedymentacji, cechami reologicznymi ciasta i objętością chleba) [14].

Istotny wpływ na syntezę białek mają zawarte w glebie lub dostarczane z nawozami fosfor, potas, magnez, cynk, miedź i siarka [5]. Na szczególną uwagę zasługuje zawartość siarki w glebie, ma ona bowiem bardzo istotny wpływ na proporcje w syntezie ubogich i bogatych w siarkę prolamin pszenicy [17, 27]. Siarka stanowi składnik aminokwasów cysteiny, cystyny i metioniny [27]. Dzięki odpowiedniej jej zawartości możliwe jest tworzenie mostków dwusiarczkowych (-S-S-) w łańcuchu polipeptydowym. Deficyt siarki sprzyja syntezie ubogich w siarkę  $\omega$ -gliadyn. Jak podaje MacRitchie [17] za Wrigleyem i wsp., w przypadku deficytu siarki następuje gwałtowny spadek stosunku (z 3:1 do 0,6:1) gliadyn bogatych w siarkę do ubogich w siarkę ( $\omega$ -gliadyn). Jednocześnie notuje się pogorszenie cech reologicznych ciasta otrzymanego z badanych mąk [23].

Większość stosowanych herbicydów wpływając na gospodarkę azotową roślin ingeruje w syntezę białka [5]. Stosowane środki ochrony roślin nie zawsze korzystnie wpływają na zawartość i proporcje frakcji białek glutenowych. Wiele zależy tu od



charakterystyki chemicznej grupy aktywnej stosowanego środka, odmiany pszenicy poddanej jego działaniu oraz przebiegu pogody. Niektórzy autorzy uważają, że wpływ herbicydów na syntezę białek pszenicy jest raczej niepowtarzalny i zależy od licznych czynników współdziałających [5].

Dzięki coraz lepszemu poznaniu uwarunkowań syntezy białek glutenowych, przed inżynierią genetyczną otwierają się możliwości wprowadzenia do genomu pszenic chlebowych genów kodujących te grupy białek, które są pożądane z technologicznego punktu widzenia. W jakim stopniu współczesna biotechnologia, a w szczególności jej dziedzina dotycząca roślin i żywności transgenicznej, będzie oddziaływała na tworzenie odmian w obrębie gatunku o ukierunkowanej charakterystyce białek zbożowych odpowiedzą badania wykonane w najbliższych latach, a ich zapowiedzią są ostatnie doniesienia [1, 22, 29].

## LITERATURA

- [1] Baenziger P.S.: Opportunities in cereals: preserving our future with biotechnology. „Cereal Science - Its Contribution to Health and Well Being”. 16<sup>th</sup> ICC Conference, Vienna, Austria, 1998, 48.
- [2] Bean S.R., Lookhart G.L.: Separation of wheat proteins by two-dimensional RP-HPLC plus Free Zone Capillary Electrophoresis (FZCE). *Cereal. Chem.*, **74** (6), 1997, 758.
- [3] Bietz J.A.: HPLC: how proteins look in cereals. *Cereal Chem.*, **62** (3), 1985, 201.
- [4] Blumenthal C., Stone P.J., Gras P.W., Bekes F., Clarke B., Barlow E.W.R., Appels R., Wrigley C.W.: Heat Shock Protein 70 and dough - quality changes resulting from heat stress during grain filling in wheat. *Cereal Chem.*, **75** (1), 1998, 43.
- [5] Czuba R., Mazur T.: Wpływ nawożenia na jakość plonów. PWN, Warszawa, 1988.
- [6] Ewart J. A. D. : Studies on disulfide bonds in glutenin. *Cereal Chem.*, **65** (2), 1988, 95.
- [7] Forde J., Mifflin B. J.: Isolation and identification of mRNA for the high-molecular weight storage proteins of wheat endosperm. *Planta*, **157**, 1983, 567.
- [8] Greene F.C.: Expression of storage protein genes in developing wheat (*Triticum aestivum* L.) seeds. *Plant Physiol.*, **71**, 1983, 40.
- [9] Greene F.C., Anderson O.D., Litts J.C., Gautier M.F.: Control of wheat protein biosynthesis. *Cereal Chem.*, **62** (5), 1985, 398.
- [10] Grzesiuk S., Kulka K.: *Biologia ziarniaków zbóż*. PWN, Warszawa, 1988.
- [11] Huebner F.R., Bietz J.A.: Rapid and sensitive wheat protein fractionation and varietal identification by Narrow-Bore RP-HPLC. *Cereal Chem.*, **72** (5), 1995, 504.
- [12] Jakubke H.D., Jeschkeit H.: *Aminokwasy, peptydy, białka*. PWN, Warszawa, 1989.
- [13] Jankiewicz M.: *Białka w technologii zbóż*. WPL i S, Warszawa, 1968.
- [14] Jia Y.-Q., Masbou V., Aussenac T., Fabre J.-L., Debaeke P.: Effects of nitrogen fertilization and maturation conditions on protein aggregates and on the breadmaking quality of Soissons, a common wheat cultivar. *Cereal Chem.*, **73** (1), 1996, 123.
- [15] Kohler P., Gassenmeier B.-K., Wieser H., Kasarda D.: Molecular modeling of the N-terminal regions of HMW glutenin subunits 7 and 5 in relation to intramolecular disulfide bond formation. *Cereal Chem.* **74** (2), 1997, 154.

- [16] Lookhart G.L., Bietz J.A.: Practical wheat varietal identification in the United States. *Cereal Foods World*, **35** (4), 1990, 404.
- [17] MacRitchie F., du Cros D.L., Wrigley C.W.: Flour polipeptides related to wheat quality. In: *Advances in Cereal Science and Technology*, Ed. Pomeranz Y., AACC, St. Paul, MN, USA, 1990, vol.10, 79.
- [18] Martin R.J., Sutton K.H., Moyle T.N., Hay R.L., Gillespie R.N.: Effect of nitrogen fertilizer on the yield and quality of six cultivars of autumn-sown wheat. *New Zealand J. Crop. and Horticult. Sci.*, **20**, 1992, 273.
- [19] Payne P.I., Holt L.M., Jarvis M.G., Jackson E.A.: Two-dimensional fractionation of the endosperm proteins of bread wheat (*Triticum aestivum*): biochemical and genetic studies. *Cereal Chem.*, **62** (5), 1985, 319.
- [20] Pomeranz Y.: *Wheat: Chemistry and technology*, AACC, St. Paul, MN, USA, vol. 1, 1988.
- [21] Popineau Y., Pineau F.: Changes of conformation and surface hydrophobicity of gliadins. *Lebensm. Wiss. Technol.*, **21**, 1988, 113.
- [22] Rathmell W., Bekes F.: Strategy of breeding programs, including genetic transformation, approach and results in Australia. „Cereal Science - Its Contribution to Health and Well Being”. 16<sup>th</sup> ICC Conference, Vienna, Austria, 1998, 52.
- [23] Redaelli R., Pogna N.E., Ng P.K.: Effects of prolamins encoded by chromosomes 1B and 1D on the rheological properties of dough in near-isogenic lines of bread wheat. *Cereal Chem.*, **74** (2), 1997, 102.
- [24] Sapirstein H.D., Fu B.X.: Intercultivar variation in the quantity of monomeric proteins, soluble and insoluble glutenin, and residue protein in wheat flour and relationships to breadmaking quality. *Cereal Chem.* **75** (4), 1998, 500.
- [25] Shewry P.R., Tatham A.S., Forde J., Kreis M., Mifflin B.J.: The classification and nomenclature of wheat gluten proteins: a reassessment. *J. Cereal Sci.*, **4**, 1986, 97.
- [26] Shewry P.R., Kreis M., Burrell M.M., Mifflin B.J.: Improvement of processing properties of crops by genetic engineering. In: *Food Biotechnology-1*. Eds. King R.D., Cheetham P.S.I., Elsevier Applied Science, England, 1988, 72.
- [27] Simmonds D.H.: *Wheat and wheat quality in Australia*. Australian Wheat Board, CSIRO, Australia, 1989.
- [28] Tatham A.S., Shewry P.R., Belton P.S.: Structural studies of cereal prolamins, including wheat gluten. In: *Advances in Cereal Science and Technology*, Ed. Pomeranz Y., AACC, St. Paul, MN, USA, vol. 10, 1990, 1.
- [29] Vallejos R.H., Alvarez M.L., Halford N.G., Heisterborg C.M., Morata M.M., Ravizzini R.A., Shewry P.R.: Wheat transformation as a tool contributing to breeding for quality. 10<sup>th</sup> International Cereal and Bread Congress, Porto Carras (Chalkidiki) Greece, 1996, 8.
- [30] Vapa L., Dencic S., Obrecht D., Tanurdzic M.: Glu-1 genes in relation to BMQ of wheat cultivars. „Cereal Science - Its Contribution to Health and Well Being”. 16<sup>th</sup> ICC Conference, Vienna, Austria, 1998, 160.

**BASIS OF CLASSIFICATION AND SYNTHESIS  
OF WHEAT GRAIN GLUTEN PROTEINS****S u m m a r y**

Progress in fractionation methods, studies on the molecular structure of gluten proteins and enlargement of knowledge about them in the field of genetics enabled the elaboration of their new classification. The new classification of gluten proteins is based on their composition and structure rather than on differences in solubility. According to this classification, gliadins as well as glutenins are called prolamins. Such defined prolamins are divided into 3 groups based on the amino acid sequence and chromosomal location of the structural genes coding the synthesis of the adequate proteins. There are: HMW prolamins, poor in sulfur and rich in sulfur prolamins. The studies proved that variability in location of the structural genes controlling the synthesis of gluten proteins have influence on changes in breadmaking quality of wheat. Trials on genetic control of their synthesis by manipulation and expression of adequate gene may be useful in improving breadmaking quality of wheat. ☒