

## ГЕНЕТИЧНО РАЗНООБРАЗИЕ И СЪСТАВ НА ВИСОКОМОЛЕКУЛНИТЕ ГЛУТЕНИНИ В СИНТЕТИЧНИ ПШЕНИЦИ

Соня Донева<sup>1</sup>, Дияна Йорданова<sup>1</sup>, Надя Даскалова<sup>2</sup>, Пенко Спецов<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Добруджански Земеделски Институт – Генерал Тошево, България  
<sup>2</sup>Технически Университет, катедра „Растениевъдство” – Варна, България  
<sup>3</sup>Шуменски Университет „Епископ Константин Преславски” – Колеж – Добрич, България

### Резюме

Обект на настоящото проучване са синтетични пшеници, селектирани в ДЗИ-Генерал Тошево чрез кръстосване на тетраплоидни пшеници и хибриди с диплоидния вид *Aegilops tauschii* (2n=14, DD) и тетраплоидната пшеница *T. timopheevi* (2n=28). Те са обособени в две групи: първата група включва линии №106, 107, 32, 531, 83/27, 530 и 532 с D-геном от *Ae. tauschii*, а втората група включва амфидиплоиди H-68/44 и H-69/36 с G-геном, наследен от тетраплоидния родител. Генетичното разнообразие в *Glu-D1* локуса е по-голям в сравнение с обикновената пшеница и се дължи на диплоидния родител *Ae. tauschii*. В пет от синтетичните форми е идентифицирана фракционна двойка *IDx1.5+IDy10*, която не е характерна за спектъра на *T. aestivum*. Анализът на глутенините разкрива две линии в №530 и 532. В шест форми е установена 1Ax субединица *I.1*, която не се среща в A-генома на обикновената пшеница и представлява важен резерв за обогатяване на наследствената основа при качеството на пшеницата, съвместно с гените от D-генома. Интересни за селекцията във връзка с резервните протеини са идентифицираните нови алели в локус *Glu-G1* на амфиплоидите H-68/44 и H-69/36.

**Ключови думи:** синтетични пшеници, *Aegilops tauschii*, *Triticum aestivum*, HMW-GS -SDS-PAGE, генетично разнообразие

### Abstract

Doneva S., D. Yordanova, N. Daskalova, P. Spetsov, 2014. Genetic diversity and composition of high molecular weight glutenins in synthetic wheats

The objective of this study was the synthetic wheats obtained in Dobroudja Agricultural Institute, General Toshevo by crossing tetraploid wheats and hybrids with *Aegilops tauschii* (2n=14, DD) and *T. timopheevi* (2n=28). They were divided in two groups: the first group included lines №106, 107, 32, 531, 83/27, 530 and 532 with D-genome from diploid species *Ae. tauschii*, and the second group comprised amphidiploids H-68/44 and H-69/36 with G-genome inherited from the tetraploid parent. Diversity at the *Glu-D1* was found to be greater than common wheat due to the influence of diploid parent *Ae. tauschii*. The subunit *IDx1.5+IDy10* was predominantly observed in five synthetics. This subunit is different from the *T. aestivum* genome and may affect the wheat quality to some extent. The analysis of glutenins revealed two lines in Nos. 530 and 532. Six progenies showed subunit *1Ax1.1*, uncommon for bread wheat, that could be an example of expanding allelic diversity for HMW-GS along with the D-genome derived genes. The identified new alleles at the *Glu-G1* loci of amphidiploids H-68/44 and H-69/36 are promising traits for breeding in relation to grain quality of wheat.

**Key words:** synthetic wheat, *Aegilops tauschii*, *Triticum turgidum*, HMW-GS – SDS-PAGE, genetic diversity

## УВОД

В хода на еволюцията разнообразието от гени при културната пшеница е силно редуцирано в сравнение с нейните прародители, участвали в кръстоските. В тази връзка чрез използването на отдалечената хибридизация като селекционен метод за прехвърляне на ценни признаци от диви видове в културните растения са извършени успешни кръстоски и генетични трансфери в обикновената пшеница (Спецов, 2004).

Синтетичните хексаплоидни пшеници са геномни амфидиплоиди ( $2n=42$ ,  $BBA^uA^uDD$ ), получени в резултат на кръстосване между тетраплоидни форми пшеница *Triticum turgidum* L. ( $2n=28$ ,  $BBA^uA^u$ ) и диплоидния прародител *Aegilops tauschii* Coss. ( $2n=14$ , DD, синоними: *Aegilops squarrosa*, *Triticum tauschii*), последвано от удвояване на хромозомите на получените  $F_1$  хибриди (Trethowan, Ginkel, 2009; Plamenov, Spetsov, 2011). Според плоидността и геномния състав дивите родственици на обикновената пшеница (*Aegilops* и *Triticum*) се разделят на първични, вторични и третични източници. Единствено *Aegilops tauschii* от род *Aegilops* се причислява към първичните източници, тъй като е донор на D-генома в хексаплоидната пшеница (Спецов, 2004). Останалите видове от род *Aegilops* се отнасят към вторичните и третични ди- и полиплоидни форми, притежаващи най-малко един хомеоложен на пшеницата геном. Видовете от двата рода са потенциален източник на разнообразни гени за повишаване на качеството и подобряване на стресовата адаптация на хексаплоидната пшеница.

Известно е, че най-важният ендоспермов протеин, глютенът е съставен от glutенини и gliadini, свързани с хлебопекарните характеристики на брашното (Branlard, Dardevet, 1985; Rasheed et al., 2012). Високомолекулните glutенинови субединици се означават като *Glu-A1*, *Glu-B1* и *Glu-D1* и са кодирани от мултиалелни гени, локализирани в дългите рамена на хромозоми 1A, 1B и 1D. Всеки от тези локуси кодира една x- и една y-тип субединица. Локусите са силно полиморфни и не се влияят от факторите на околната среда (Payne et al., 1981). От това следва, че алелното разнообразие се дължи на различно комбиниране на високомолекулни субединици от различни генотипове. Получените комбинации получават Glu-1 скор, който може да се използва като предварителна оценка на хлебопекарните качества (Payne, 1987). Глутенините, включващи високо- и нискомолекулни glutенинови субединици (HMW-GS и LMW-GS) формират дълга верига от полипептиди, свързани помежду си посредством дисулфидни връзки и придават вискозоеластичност на тестото. Въпреки, че високомолекулните glutенини съставляват само 5-10% от общите протеини в зърното, около 67% от варирането на хлебопекарните параметри между пшеничните сортове се дължи на различия във високомолекулния им състав (Payne et al., 1984).

Основна цел на настоящото изследване е да се проучи алелното вариране на запасните белтъци в синтетични пшеници, които са разделени в две групи. Първата група включва линии №106, 107, 32, 530, 531, 532 и 83/27 с D-геном от *Ae. tauschii*, а втората група включва амфидиплоиди H-68/44 и H-69/36 с G-геном, наследен от тетраплоидната пшеница *T. timopheevi*. Изследванията по отношение на резервните белтъци в семената на амфидиплоидите е от значение за по-пълната им селекционна характеристика като потенциални нови източници на гени, свързани с подобряване на качеството в обикновената пшеница (*Triticum aestivum* L.).

## МАТЕРИАЛИ И МЕТОДИ

**Материали:** Материалите включват 9 синтетични амфидиплоида №106, 107, 32, 530, 531, 532, 83/27, Н-69/36 и Н-68/44 (Таблица 1). Сортовете Безостая 1 и Китайска пролетна са използвани като стандарти при биохимичните анализи.

Таблица 1. Произход и геномна формула на синтетичните пшеници  
Table 1. Origin and genome formula of synthetic wheats

Селекционен номер Breeding No	К р ъ с т о с к а C r o s s	Геномна формула <sup>1</sup> Genome formula (2n)
106	F <sub>2</sub> (44961x Загорка x 45432) x <i>Ae. tauschii</i> № 22744	BBA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> DD
107	45398 x <i>Ae. tauschii</i> № 22744	BBA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> DD
32	F <sub>1</sub> (44961x Загорка x 45432) x <i>Ae. tauschii</i> № 19089	BBA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> DD
530	510F1 (45390 x 45398) x x <i>Ae. tauschii</i> № 19089	BBA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> DD
531	510F1 (45390 x 45398) x x <i>Ae. tauschii</i> № 30422	BBA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> DD
532	510F1 (45390 x 45398) x x <i>Ae. tauschii</i> № 22744	BBA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> DD
83/27	<i>T. dicoccum</i> Khapli-III x <i>Ae. tauschii</i>	BBA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> DD
Н-69/36	<i>T. turanicum</i> x <i>T. timopheevii</i>	BBA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> A <sup>u</sup> GG
Н-68/44	<i>T. timopheevii</i> v. <i>typica</i> x <i>Ae. tauschii</i>	GGA <sup>u</sup> A <sup>u</sup> DD

<sup>1</sup>, Геномните формули са представени по Goncharov et al., 2009; Образците *T. dicoccum* № 44961, 45390, 45398 и 45432 са получени от ICARDA, Сирия, а образците на *Aegilops tauschii* – от ИПГР – Садово.

<sup>1</sup>, Genome formulae are according Goncharov et al. (2009); *T. dicoccum* accessions Nos.44961, 45390, 45398 and 45432 originated from ICARDA-Syria; *Aegilops tauschii* accessions – from IPGR-Sadovo.

### Методи: Екстракция на протеини и SDS-PAGE

От всяка синтетична пшеница са анализирани по 50 зърна, за да бъде установена тяхната степен на хомогенност. Те се стриват на фино брашно, като предварително се отстраняват зародишите им. Екстракцията на високомолекулните глутенини е извършена по метода на Singh et al., 1991. Електрофорезата е осъществена на вертикален апарат в два варианта: а) класическа едномерна полиакриламидна гелна електрофореза на 12% разделящ гел (Laemmli, 1970) и б) едномерна SDS – PAGE с добавка на 4М урея в съставите на разделящия и концентриращия гел (Lafandra et al., 1993).

Алелната класификация в *Glu-A1* и *Glu-B1* локусите и номерирането на HMW-глутенинови субединици се основава на класификацията на Payne, Lawrence (1983). Алелите в *Glu-D1* локуса са идентифицирани по William et al. (1993). Гените и кодираните от тях субединици в *Glu-G1* на две от синтетичните пшеници са означени като *g1*, *g2*, *g3* и *g4* поради липса на номенклатура за тяхната идентификация. Позицията на всяка една от експресираниите субединици на *Glu-G1*-локуса се регистрира спрямо съответните субединици от *Glu-B1*.

**Качественият скор** се изчислява по метода на Payne et al. (1980) чрез сумиране на индивидуалните скорове на отделните високомолекулни глутенинови субединици.

**Генетичното разнообразие** във всеки локус се изчислява чрез индекса на Nei (Nei, 1973) с помощта на формулата:  $H = 1 - \sum Pi^2$ , където *H* и *Pi*

означават индекса на генетично вариране и съответно честотата на броя на алелите в локуса. Алелните честоти се изчисляват чрез сумиране на честотите на алелите на отделните образци, и се разделят на получения сбор от броя на образците.

## РЕЗУЛТАТИ И ОБСЪЖДАНЕ

Резултатите, получени от извършеното изследване за HMW-глутенини и честотата, с която се срещат отделните алели в синтетичните амфидиплоиди са представени в Таблица 2 и на Фигури 1 и 2.

Идентифицирани са шестнадесет различни *Glu-1* алела, четири от които в *Glu-A1*, шест в *Glu-B1*, четири в *Glu-D1* и два в *Glu-G1* локуса. Те се комбинират в десет високомолекулни глутенинови конфигурации, представени в Таблица 3.

В *Glu-A1* локуса са установени четири х-тип субединици в единадесет от анализирания амфилоиди: *1*, *2\**, *1.1* и *null*, кодирани от алели *Glu-A1a*, *Glu-A1b*, *Glu-A1x* и *Glu-A1c*. С най-голяма честота е установен алел *x*, кодиращ субединица *1.1* в 6 (54.5%) генотипа, следван от алели *a* (18.2%), *c* (18.2%) и *b* (9.1%), кодиращи съответно субединици *1*, *null* и *2\**. *1x* субединица *1.1*, която не се среща в А-генома на обикновената пшеница,

Таблица 2. Вариране на високомолекулните глутенини в Glu-1 локусите на 11 синтетични пшеници (включващи 2 линии от № 530 и 532).

Table 2. HMW allelic variation in loci Glu-1 of 11 synthetic wheats (including 2 lines in No.530 and 532)

Локус Locus	Алели Alleles	Субединици Subunits	Glu1 скор Glu1 score	Брой линии No of lines	Честота % Frequency	H*
<i>Glu-A1</i>	a	1	3	2	18.2	
	b	2*	3	1	9.1	
	x	1.1	-	6	54.5	
	c	null	1	2	18.2	0.63
<i>Glu-B1</i> **	b	7+8	3	4	40.0	
	f	13+16	3	1	10.0	
	i	17+18	3 <sup>b</sup>	1	10.0	
	h	14+15	3 <sup>a</sup> , 2 <sup>b</sup>	2	20.0	
	k	22	1	1	10.0	
	a	7	1	1	10.0	0.60
<i>Glu-D1</i> **	ah	1.5+10	-	5	50.0	
	-	2+11	-	2	20.0	
	-	4+10.1	-	2	20.0	
	-	2+12.4	-	1	10.0	0.66
<i>Glu-G1</i> ***	g1+g2	-	-	1	50.0	
	g3+g4	-	-	1	50.0	0.50

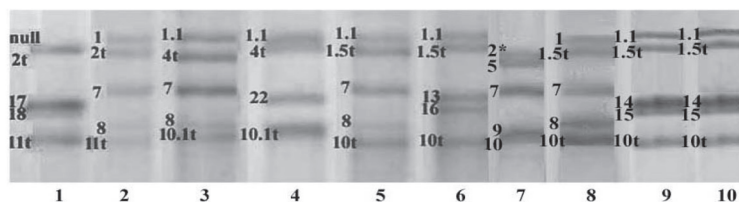
<sup>a</sup> Branlard & Dardevet, 1985; <sup>b</sup> Bahraei et al., 2004

\* Показател за генетично разнообразие (индекс на Nei), Nei, 1973

\* Indicator for genetic variability (Nei's index), Nei 1973

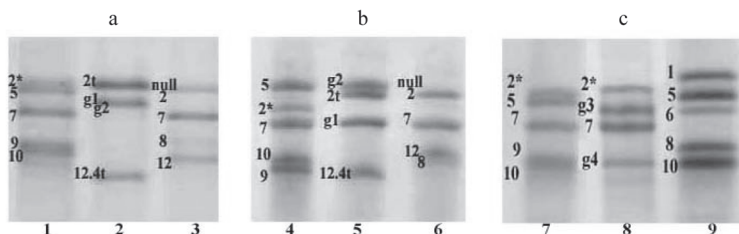
\*\* В *Glu-B1* и *Glu-D1* честотите на алелите са установени спрямо 10 от анализирания линии, защото Н- 68/44 не притежава В-геном, а Н-69/36 не съдържа D-геном.

\*\*\* Н-68/44 и Н-69/36 имат G-геном, наследен от тетраплоидния родител *T. timopheevi*.



Фигура 1. HMW-GS профили на 12% SDS-PAGE. 1: 83/27, 2: 531, 3: 530-1, 4: 530-2, 5: 532-1, 6: 532-2, 7: Безостая 1 (стандарт), 8: 107, 9: 106, 10: 32

Figure 1. HMW-GS profiles with 12% SDS-PAGE, 1: 83/27, 2: 531, 3: 530-1, 4: 530-2, 5: 532-1, 6: 532-2, 7: Vezostaya 1 (standard), 8: 107, 9: 106, 10: 32



Фигура 2. HMW-GS профили на: а/ 12% SDS-PAGE 1: Безостая 1 (стандарт), 2: Н-68/44, 3: К. пролетна (КП) (стандарт); б/12% SDS-PAGE с урея, 4: Безостая 1, 5: Н-68/44, 6: КП; в/ 12% SDS-PAGE, 7: Безостая 1, 8: Н-69/36, 9: КП

Figure 2. HMW-GS profiles with: а/ 12% SDS-PAGE 1: Bezostaya 1 (standard), 2: H-68/44, 3: Chinese Spring (CS) (standard); б/12% SDS-PAGE with urea, 4: Bezostaya 1, 5: H-68/44, 6: CS; в/ 12% SDS-PAGE, 7: Bezostaya 1, 8: H-69/36, 9: CS

Таблица 3. Високомолекулен фракционен състав на 11 синтетични пшеници  
Table 3. HMW composition of glutenins in 11 synthetic wheats

Локус Locus	HMW- конфигурации HMW-configuration	Алели Alleles	Брой линии Number of lines
1	N, 17+18, 2+11	c, i, -	1
2	N, g1+g2, 2+12.4	c, -, -	1
3	1, 7+8, 2+11	a, b, -	1
4	1, 7+8, 1.5+10	a, b, -	1
5	1.1, 7+8, 1.5+10	x, i, ah	1
6	1.1, 7+8, 4+10.1	x, i, -	1
7	1.1, 13+16, 1.5+10	x, f, ah	1
8	1.1, 14+15, 1.5+10	x, h, ah	2
9	1.1, 22, 4+10.1	x, k, -	1
10	2*, 7, g3+g4	b, a, -	1

представлява важен резерв за обогатяване на наследствената основа на качеството при обикновената пшеница (Донева, Спецов, 2013). Субединици *1Ax1* и *1Ax2\** се свързва с високи качествени характеристики на хляба за разлика от *null* алелът, който има нисък *Glu-1* скор и влияе негативно. В



изследваните синтетични форми липсват у-тип субединици в *Glu-A1* локуса, които според редица автори (Ciuffi et al., 1995) оказват значителен ефект върху хлебопекарните качества. Алелното разнообразие в този локус е 0.63.

Високомолекулните глутенинови фракции от В-генома са много на брой, срещат се с по-малка честота и не оказват съществено влияние върху варирането на качествените показатели (Годоров, 2006). В десет от анализирания синтетични пшеници са идентифицирани пет х-тип субединици: 7, 13, 14, 17 и 22 и четири у-тип субединици и са установени шест алелни комбинации между тях. С най-малка честота (10.0%) се срещат алели *f*, *i*, *k* и *a* кодиращи съответно субединици 13+16, 17+18, 22 и 7. С най-голяма честота е установен алел *b*, кодиращ субединица 7+8 в 4 (40.0%) линии, следван от алел *h*, кодиращ фракционна двойка 14+15 в 2 (20.0%) синтетика. Редица изследвания показват, че субединица 7+8, чийто качествен скор е 3, осигурява много добра разтегливост на тестото (Rayne, 1987). Генетичното разнообразие, изчислено чрез индекса на Nei в този локус е 0.60.

Върху технологичните показатели на брашното най-съществено е влиянието на D-генома и значителното генетично разнообразие в този локус е ценен резерв за подобряване на качеството на хлебната пшеница. В *Glu-D1* локуса на десет от синтетичните образци са идентифицирани три х-тип субединици подредени според тяхната електрофоретична подвижност в реда: 1.5*t*, 2*t*, 4*t* и четири у-тип субединици: 10*t*, 10.1*t*, 11*t*, 12.4*t*, които формират четири различни алелни комбинации. С най-голяма честота (50.0%) се среща алел *ah*, кодиращ субединица 1.5*t*+10*t*. Редица проучвания (Pesa et al., 1995; Tang et al., 2008) доказват нейното положително влияние върху крайните хлебопекарни качества. Установено е, че синтетични пшеници, които притежават фракционна двойка 1.5*t*+10*t* в комбинация със субединица 7+8 в *Glu-B1* локуса и субединица 1 в *Glu-A1* са с по-добри качествени показатели (Pesa et al., 1995; Tang et al., 2008) в сравнение с амфиплоиди, които притежават в *Glu-D1* локуса си алел *d*, кодиращ фракционна двойка 5*t*+10*t*, която според редица автори (Li et al., 2009) е най-ценна за качеството в сравнение с всички други субединици в този локус. Все още не е доказано влиянието на срещаните се с по-малка честота алели, кодиращи фракционни двойки 2*t*+11*t*, 4*t*+10.1*t*, 2*t*+12.4*t* върху технологичните характеристики от една страна, заради лимитираната им честота в проучените образци, а от друга страна, защото редица синтетични с еднакъв фракционен състав в *Glu-D1* показват качествени различия, свързани с алелното вариране в *Glu-A1*, *Glu-B1* и/или *Glu-B3* локуси (Pesa et al., 1995). Индексът на Nei в *Glu-D1* локуса е 0.66. Генетичното разнообразие в този локус е по-високо в сравнение с другите два локуса, което се дължи на разпределението на честотите в десетте синтетични амфиплоида.

Локусът *Glu-G1* е наследен в синтетичните пшеници Н-68/44 и Н-69/36 от тетраплоидния родител *Triticum timopheevii* (GGA<sup>uA</sup>). В този локус са идентифицирани два алела, които са комбинация от х- и у-тип субединици. Техните позиции са определени спрямо тези на х- и у- субединиците от фракционни двойки 6+8 и 7+9 от *Glu-B1* локуса на обикновената пшеница, поради установената хомеоложност между G- и B- геномите. В *Glu-G1* локуса на Н-68/44, субединиците *g1* и *g2* се препокриват и разделянето им бе осъществено чрез SDS-PAGE с добавка на 4М урея. Въпреки, че уреята

променя позициите на белтъчните фракции върху гела тя дава възможност те да бъдат разделени в случаите, когато се препокриват и не могат да бъдат фракционирани с помощта на класическата система на Laemmli. Субединици *g3* и *g4*, формиращи фракционната двойка в *Glu-G1* локуса на синтетичния октаплоид Н-69/36 са разделени чрез *SDS-PAGE* без урея (Фигура 2). Генетичното разнообразие в този локус е 0.5.

## ИЗВОДИ

Идентифициран е един генотип в синтетичната пшеница №107, който притежава фракционната двойка *1.5t+10t* в комбинация със субединица *7+8* в *Glu-B1* и субединица *1* в *Glu-A1* локуса. Вероятността амфидиплоидът да проявява много добри качествени показатели е голяма.

В *Glu-A1* локуса на синтетичните пшеници с №106, 32, 530 и 532 е идентифицирана субединица *1.1*, която не се среща в А-генома на обикновената пшеница и е важен резерв за обогатяване на наследствената основа в селекцията за високо качество на хляба.

Анализът на глутенините диференцира две линии в синтетици №530 (530-1, 530-2) и 532 (532-1, 532-2) поради присъствието на различни алели в В-генома.

Идентифицирани са нови алели във високомолекулярния глутенинов състав на амфидиплоиди Н-68/44 и Н-69/36, притежаващи генома G, наследен от тетраплоидния вид *Triticum timopheevii*.

## ЛИТЕРАТУРА

- Донева, С., П. Спецов, 2013. Състав на резервните белтъци в три синтетични пшеници (2N=42, ВВА<sup>u</sup>A<sup>u</sup>DD). Годишник на Технически университет – Варна, 2, 23-29.
- Тодоров, И., 2006. Проучване на запасните белтъци на зърното и използването им като генетични маркери в селекцията на пшеницата. Дисертация, НЦАН, София.
- Спецов, П., 2004. Приложни резултати на отдалечената хибридизация при обикновената пшеница (*T. aestivum* L.) в ДЗИ – Генерал Тошево. Изследвания върху полските култури, I-1, 43-50.
- Bahraei, S., A. Saidi, D. Alizadeh, 2004. High molecular weight glutenin subunits of current bread wheats grown in Iran. *Euphytica*, 137, 173-179.
- Branlard, G., M. Dardevet, 1985. Diversity of grain proteins and bread wheat quality. Correlation between high molecular-weight subunits of glutenin and flour quality characteristics. *J Cereal Sci.*, 3, 345-354.
- Ciaffi, M., B. Margiotta, G. Colaprico, E. De-Stafanis, D. Sgrulletta, D. Lafiandra, 1995. Effect of high temperatures during grain filling on the amount of insoluble proteins in durum wheat. *J. Genet Breed*, 49, 285-296.
- Goncharov, N. P., K. A. Golovina, E. Y. Kondratenko, 2009. Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species. *Breeding Science*, 59, 492-498.
- Laemmli, U. K., 1970. Clavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* 227, 680-685.

- Lafiandra, D., R. D'Ovodio, E. Porceddu, B. Margiotta, G. Colaprico, 1993.** New data supporting high mol glutenin subunit 5 as the determinant of quality differences among the pairs 5+10 and 2+12. *J. Cereal Sci.*, 18, 197-205.
- Li, Y., H. Chengyan, S. Xinxia, F. Qionqi, L. Genying, C. Xiusheng, 2009.** Genetic variation of wheat glutenin subunits between landraces and varieties and their contributions to wheat quality improvement in China. *Euphytica*, 169, 159-168.
- Nei, M., 1973.** Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 70, 3321-3323.
- Payne, P. I., 1987.** Genetics of wheat storage proteins and the effect of allelic variations on bread – making quality. *Ann Rev. Plant Physiol.*, 38, 141-153.
- Payne, P. I., M. Holt, E. A. Jackson, C. N. Law, 1984.** Wheat storage proteins: their genetics and potential for manipulation by plant breeding. *Philos Trans R Soc Lond B*, 304, 359-371.
- Payne, P. I., G. J. 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, P. I., L. M. Holt, C. N. Law, 1981.** Structural and genetical studies of the high-molecular weight subunits of wheat glutenin. 1. Allelic variation in subunits amongst varieties of wheat (*Triticum aestivum*). *Theor. Appl. Genet.*, 60, 229-236.
- Payne, P. I., C. N. Law, E. E. Mudd, 1980.** Control by homeologous group 1 chromosomes of the high-molecular-weight subunits of glutenin, a major protein of wheat endosperm. *Theor. Appl. Genet.*, 58, 113-120.
- Peña, R. J., J. Zarco-Hernandez, A. Mujeeb-Kazi, 1995.** Compositions and bread-making quality characteristics of synthetic hexaploid wheats derived from *Triticum turgidum* x *Triticum tauschii* (Coss.) Schmal. crosses. *J. Cereal Sci.*, 21, 15-23.
- Plamenov, D., P. Spetsov, 2011.** Synthetic hexaploid lines are valuable resources for biotic stress resistance in wheat improvement. *J. Plant Pathology*, 93 (2), 251-262.
- Rasheed, A., T. Safrad, A. Gul-Kazi, T. Mahmood, Z. Akram, A. Mujeeb-Kazi, 2012.** Characterization of HMW-GS and evaluation of their diversity in morphologically elite synthetic hexaploid wheats. *Breeding Science*, 62, 365-370.
- Singh, N. K., K. W. Shepherd, G. B. Cornish, 1991.** A simplified SDS-PAGE procedure for separating LMW subunits of glutenins. *J. Cereal Sci.*, 14, 203-208.
- Tang, Y., W. Yang, J. Tian, J. Li, F. Chen, 2008.** Effect of HMW-GS 6+8 and 1.5+10 from synthetic hexaploid wheat on wheat quality traits. *Agricultural Science of China*, 7, 1161-1171.
- Trethowan, R. M., M. van Ginkel, 2009.** Synthetic wheat – an emerging genetic resource. In: Carver B. (ed.). *Wheat – Science and Trade*, Wiley-Blackwell, Ames, IO, USA, 369-386.
- William, M. D. H., R. J. Peña, A. Mujeeb-Kazi, 1993.** Variation of seed proteins and isozymes in the *T. tauschii* (*Ae. squarrosa* 2n = 2x = 14, DD). *Theor. Appl. Genet.*, 87, 257-263.