

СВЯЗЬ МЕЖДУ СОСТАВОМ БЕЛКОВ И ТЕХНОЛОГИЧЕСКИМИ СВОЙСТВАМИ ЗЕРНА МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Н.Н. НОВИКОВ

(Кафедра сельскохозяйственной биотехнологии)

В результате изучения влияния запасных и ферментных белков зерна мягкой пшеницы на его технологические свойства установлено, что при увеличении накопления клейковинных белков улучшается седиментационная характеристика муки и возрастает объем хлеба. Другие качественные показатели зерна зависят от гидротермических условий и уровня азотного питания. Выявлена довольно высокая сопряженность между составом легкорастворимых белков и технологическими свойствами зерна, которая, по-видимому, обусловлена локализацией некоторых генов, кодирующих полипептиды легкорастворимых белков, в геноме D, определяющем высокие хлебопекарные качества мягкой пшеницы.

Технологические свойства зерна пшеницы в значительной степени определяются составом и свойствами запасных белков, а также характером взаимодействия между полипептидами, образующими клейковину [3—5, 8, 15, 21, 22, 30—32]. Выяснено, что формирование высококачественного зерна зависит не только от общего уровня накопления белков и клейковины, но и от удельного соотношения различных белковых фракций в зерновках [1, 6, 14, 18, 24, 26]. Поэтому любые воздействия на растения, связанные с изменением синтеза белков в зерне (действие режима питания, гидротермических условий и др.), оказывают существенное влияние на технологические свойства зерна [7, 10, 16, 17].

В процессе электрофоретических исследований выяснен вклад определенных белковых компонентов в формирование технологических свойств зерна пшеницы. Выявлена также коррелятивная связь между компонентным составом белков и некоторыми показателями, характеризующими свойства муки и теста. Отсюда следует, что сведения о составе белков могут быть использованы в качестве генетических маркеров при селекции пшеницы, проводимой с целью направленного изменения общего набора и соотношения белковых компонентов в зерновках и улучшения таким образом технологических свойств зерна [1, 6, 11, 14, 19, 20, 23, 25, 29].

Цель наших исследований — выяснение влияния запасных и

ферментных белков зерна мягкой пшеницы на его технологические свойства.

Методика

Полевые опыты проводились с сортами яровой мягкой пшеницы Московская 35, Родина, Саратовская 29, Энита, Приокская, Люба на Полевой опытной станции ТСХА (1983 г.) и в учхозе академии «Михайловское» (1990—1991 гг.) на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве с содержанием гумуса 2,1—2,8%. Площадь делянок 1—2 м². Норма высея — 5 млн всхожих семян на 1 га. Удобрения вносили до посева в виде аммиачной селитры, двойного суперфосфата и хлористого калия. В фазу начала формирования зерна проводили некорневую азотную подкормку путем опрыскивания растений 5% раствором мочевины.

В вегетационных опытах (1981—1982 гг.) растения озимой мягкой пшеницы сортов Мироновская 808, ППГ 186, ППГ 347, ПППГ 79 выращивали в сосудах Митчерлиха — Вагнера с 6 кг дерново-подзолистой почвы. После появления всходов в каждом сосуде оставляли по 10 растений. Питательные элементы вносили в виде нитрата аммония и фосфатов калия, почвенную кислотность нейтрализовали путем добавления молотого известняка. Дозы питательных веществ в полевых и вегетационных опытах указаны в таблицах.

Содержание белков и клейковины в зерновках определяли стандартными методами, качество клейковины — по ИДК, число падения — по Хагбергу — Перте-

ну, показатель седimentации — по набухаемости муки в уксусной кислоте [2]. Свойства муки и теста, а также хлебопекарные качества зерна определяли стандартными методами в модификации ВНИИ зерна.

В опытах 1983 г. белковые фракции выделяли из навески цельносмолотого зерна путем последовательной экстракции 1М KCl, 70% этианолом и 0,2% раствором NaOH. В опытах 1990—1991 гг. легкорастворимые белки выделяли путем экстракции 0,06М ТРИС-HCl буфером (pH 6,8), спирторастворимые белки — раствором, содержащим 55% изопропилового спирта, 5% β-меркаптоэтанола и 0,5% ацетата натрия. Соотношение спирторастворимого глютенина и глиадинов изучали разделением этих белков на сепадексе G-100 с использованием колонок 1,5 x 50 см. Активность амилолитических ферментов определяли методом йодкрахмальной пробы [13]. Легкорастворимые белки и изоферменты амилаз разделяли электрофорезом в полиакриламидном геле в щелочной буферной системе (pH 8,9). Субъединичный состав легкорастворимых и спирторастворимых белков определяли электрофорезом в полиакриламидном геле по Laemmli U.K. [28], применяя в качестве диссоциирующих агентов додецилсульфат натрия и дигиотретейол.

Результаты

Накопление белков и клейковины в зерне пшеницы не всегда сопровождалось улучшением их качественного состава. В условиях влажной погоды во время форми-

рования и налива зерна (1991 г., гидротермический коэффициент — 6,5) при внесении азотных удобрений наблюдалось снижение упругости клейковины (увеличение показателя ИДК), хотя общее ее содержание существенно повышалось (табл. 1).

Действие поздней некорневой азотной подкормки на качество клейковины также зависело от погодных условий. При относительно сухой погоде в период созревания зерна (1983 г., гидро-термический коэффициент — 2,5) под влиянием подкормки в зерновках

Таблица 1

**Урожайность и качество зерна яровой мягкой пшеницы в 1990 г. (числитель)
и в 1991 г. (знаменатель) в среднем по 6 сортам**

Показатель	90Р90К (фон)	Фон + 80N	Фон + 160N	Фон + 160N + 40N некорневая подкормка
Урожай зерна, г/м ²	324 320	435 433	479 475	483 472
Сырая клейковина, %	24,7 25,3	26,5 27,2	28,6 29,6	31,7 32,6
ИДК клейковины	77 75	75 83	78 84	79 83
Седиментация муки, мл	4,7 6,8	6,2 8,6	6,8 9,7	6,3 10,2
Удельная седиментация, мл на 100 мг белка	7,6 11,0	9,4 12,8	9,6 13,4	8,2 12,6

пшеницы увеличивалось накопление клейковины (на 1—3%) и одновременно повысилась ее упругость (уменьшение ИДК на 5—15 ст. ед., табл. 2), тогда как при более влажной погоде (1991 г.) содержание клейковины возрастало, а ее физические свойства не улучшались (табл. 1).

Для выяснения причин указанных явлений изучалась связь между составом и свойствами белков зерна и количеством и качеством клейковины. Как видно из табл. 2, общее накопление в зерне клейковины сопровождалось снижением концентрации легкораство-

римых (г от -0,73 до -0,98) и увеличением доли спирторастворимых ($r = 0,81 \div 0,99$) и щелочерастворимых ($r = 0,75 \div 0,98$) белков, образующих клейковинный комплекс, в связи с чем накопление в зерновках этих белков должно положительно влиять на свойства клейковины. Однако ее качество при этом несколько ухудшилось (возрастало значение ИДК, $r = 0,62 \div 0,96$), что, по-видимому, было связано с повышением концентрации спирторастворимого глутенина.

В результате определения аминокислотного состава белков спирторастворимой фракции зер-

Таблица 2

**Состав белков и качество зерна пшеницы при разном уровне
азотного питания (полевой опыт 1983 г.)**

Вариант	Сырая клейко- вины, %	ИДК, ст. ед.	Фракции белка, % к общему			Спирторас- творимый глютенин	Глиа- дины % к их сумме
			легко- раство- римые	спирто- раство- римые	щелоче- раство- римые		
<i>Московская 35</i>							
90Р90К (фон)	28,4	53	29,4	29,3	28,0	18	82
Фон + 90N	29,6	60	28,0	30,7	30,8	20	80
» + 150N	29,7	58	27,0	31,1	31,1	19	81
» + 150N + не- корневая под- кормка	32,4	53	24,3	32,4	32,5	14	86
<i>Саратовская 29</i>							
90Р90К (фон)	20,4	38	28,1	30,7	28,0	38	62
Фон + 90N	24,0	58	24,0	33,3	29,3	47	53
» + 150N	27,6	50	21,6	33,7	31,1	46	54
» + 150N + не- корневая под- кормка	28,4	35	20,3	33,9	33,8	34	66
НСР ₀₅	1,8	5	—	1,5	—	2,0	—

на пшеницы было выяснено [9], что в спирторастворимом глютенине по сравнению с глиадиновыми белками содержится меньше аминокислот с гидрофобными радикалами (валина, лейцина, изолейцина, фенилаланина, пролина) и больше аминокислот с гидрофильными группировками (серина, треонина) [9]. Указанные особенности аминокислотного состава спирторастворимых белков, вероятно, являются причиной снижения упругости клейковины при увеличении концентрации спирторастворимого глютенина в зерновках. Между показателем ИДК и концентрацией спирторастворимого глютенина отмечалась довольно тесная связь ($r = 0,78 \pm 0,99$).

Выявлена также тесная отрица-

тельная связь между показателем ИДК и числом падения (табл. 3, r от $-0,94$ до $-0,99$), свидетельствующая о том, что ухудшение качества клейковины под влиянием влажной погоды или при внесении азотных удобрений связано с повышением в зерновках активности гидролитических ферментов, под действием которых происходит частичная деградация структур клейковинных белков, вследствие чего понижается упругость клейковины (увеличение ИДК).

Тесная положительная связь наблюдается между содержанием в зерновках клейковины и показателем седиментации муки ($r = 0,88 \pm 0,96$). В полевых опытах 1990—1991 гг. в результате оптимизации азотного питания содержание сырой клейковины в зер-

Таблица 3

Качество клейковины (ИДК, ст.ед. — числитель) и автолитические свойства муки (число падения, с — знаменатель) при разном уровне азотного питания в полевом опыте 1991 г.

Вариант	Сорт		
	Родина	Приокская	Эннита
90Р90К (фон)	75 209	75 226	82 216
Фон + 80N	90 197	75 182	90 164
» + 160N	92 188	80 197	85 149
» + 160N + 40N некорневая	96 189	72 189	84 175
подкормка			
HCP ₀₅	5 10		

новках яровой мягкой пшеницы повышалось в среднем на 3,9—4,3%, а показатель седиментации возрастал на 2,1—2,9 мл (табл. 1).

Сопоставление показателей общей и удельной седиментации позволило выяснить, что при дозах азота, обеспечивающих повышение урожайности пшеницы, улучшение седиментационной характеристики муки происходит в основном за счет изменения состава белков, а при последующем усилении азотного питания — преимущественно за счет увеличения накопления белков и клейковины в зерне. Так, в опыте 1991 г. (табл. 1) в варианте с 80N улучшение седиментационных свойств муки было обусловлено примерно на 40% повышением в зерновках концентрации белков и на 60% изменением их состава. В то же время при повышении дозы азота до 160N показатель седиментации муки в основном возрастал за счет увеличения общего количества белков в зерне.

Некорневая азотная подкормка пшеницы в фазу начала формирования зерна повышала накопление клейковины в зерне и поэтому улучшала седиментационную характеристику муки. Однако при влажной погоде подкормка снижала удельную седиментацию муки (1991 г.), вследствие чего показатель общей седиментации не возрастал, хотя накопление клейковины в зерновках заметно увеличивалось. В условиях влажной погоды в период созревания зерна (1991 г.) увеличение показателя седиментации муки под влиянием азотных удобрений сопровождалось снижением упругости клейковины и понижением числа падения, что указывает на повышение активности гидролитических ферментов в зерновках. Существенные различия по седиментационным свойствам муки отмечены между сортами мягкой пшеницы, и они в основном обусловлены сортовой спецификой состава белков.

У слабой (сорт Родина) и средней (сорт Московская 35) по качеству пшеницы количество клейковины в зерне тесно связано с показателем, выражющим удельный объем хлеба ($r = 0,84 \div 0,97$), который существенно возрастал при внесении азотных удобрений (табл. 4). Как и накопление клейковины, этот показатель положительно коррелирует с содержанием спирторастворимых ($r = 0,72 \div 0,84$) и щелочерастворимых ($r = 0,76 \div 0,80$) белков, тогда как

между объемом хлеба и концентрацией легкорастворимых белков установлена тесная отрицательная связь (r от $-0,83$ до $-0,85$).

У сильной пшеницы (Саратовской 29) в результате усиления азотного питания и повышения концентрации клейковинных белков в зерновках также происходит увеличение объема хлеба, однако такая закономерность наблюдается при значениях ИДК не ниже 50—60 ст. ед., в ином случае образуется чрезмерно упругая клей-

Таблица 4

Технологические свойства зерна мягкой пшеницы при различных условиях азотного питания (Полевая опытная станция ТСХА, 1983 г.)

Вариант	Сырая клей- кови- на, %	ИДК, ст. ед.	Объем хлеба, мл	Водопогло- тительная способность муки, %	Время образова- ния теста, мин	Сопротив- ляемость теста, мин	Устойчи- вость теста, мин
<i>Родина</i>							
90Р90К (фон)	28,1	70	630	65,4	4,5	5,5	1,0
Фон + 90N	31,2	75	670	63,5	4,3	4,6	0,3
» + 150N	33,6	55	700	63,1	3,3	4,1	0,8
» + 150N + 40N подкормка	34,4	58	825	65,5	5,3	6,6	1,3
<i>Московская 35</i>							
90Р90К (фон)	28,4	53	650	69,3	5,3	6,3	1,0
Фон + 90N	29,6	60	710	66,7	5,0	5,5	0,5
» + 150N	29,7	58	680	63,1	3,5	4,3	0,8
» + 150N + 40N подкормка	32,4	53	780	62,5	4,0	5,0	1,0
<i>Саратовская 29</i>							
90Р90К (фон)	20,4	38	750	69,5	4,5	5,5	1,0
Фон + 90N	24,0	58	790	69,1	5,5	6,8	1,3
» + 150N	27,6	50	810	66,6	4,5	5,8	1,3
» + 150N + 40N подкормка	28,4	35	710	68,6	5,3	8,8	3,5
HCP ₀₅	1,8	5	25	1,0	0,5	0,5	0,3

ковина, которая снижает объем хлеба.

При внесении азотных удобрений у слабой и средней пшениц

ухудшаются свойства муки и теста (снижается водопоглотительная способность муки, время образования, сопротивляемость и устойчивость теста). Поздняя некорневая азотная подкормка, как правило, улучшает эти показатели у всех сортов пшеницы.

Статистический анализ показывает, что изменение водопоглотительной способности муки и сопротивляемости теста существенно не связано ни с количеством, ни с качеством клейковины, а показатель устойчивости теста в определенной степени зависит от состава спирторастворимых белков и свойств клейковины. Выяснено, что устойчивость теста имеет довольно выраженную тенденцию к возрастанию при повышении упругости клейковины (уменьшение ИДК, г от -0,55 до -0,95) и понижении концентрации глютенина во фракции спирто-растворимых белков (г от -0,56 до -0,74). Полученные данные свидетельствуют о том, что снижение устойчивости теста при внесении азотных удобрений в определенной степени связано с увеличением в зерновках содержания спирторастворимого глютенина, вызывающего ослабление клейковины.

Как выясняется в наших опытах, снижение водопоглотительной способности муки, времени образования и сопротивляемости теста в вариантах с азотными удобрениями, по-видимому, связано с повышением активности гидролитических ферментов, которые ухудшают свойства белково-углеводного комплекса, вследствие чего снижается число падения.

Изучение амилолитических

ферментов зерна пшеницы показало, что при усиливании азотного питания растений, как правило, возрастает активность α -амилаз (табл. 5), которая, видимо, зависит от концентрации легкорастворимых белков, имеющих в своем составе ингибиторы амилолитических ферментов. Под действием азотных удобрений в зерновках снижается содержание легкорастворимых белков, в том числе и белков-ингибиторов, в связи с чем меньше ферментных белков связывается ингибиторами в неактивные комплексы и больше остается свободных форм α -амилаз. Поздняя некорневая азотная подкормка вызывает определенные сдвиги в ходе физиолого-биохимических процессов в растениях, при которых уровень α -амилазной активности в созревающих зерновках существенно понижается.

В результате электрофоретических исследований ферментных белков установлено, что повышение активности α -амилаз в зрелом зерне пшеницы, вызванное внесением азотных удобрений, при относительно сухой погоде в период созревания зерновок (1981 г.) обусловлено α -амилазами «созревания», которые не полностью переходят в связанную форму (рис. 1). Из сопоставления электрофореграмм изоферментных спектров амилаз зрелого и прорастающего зерна следует, что высокий уровень α -амилазной активности в зерновках, сформировавшихся во влажных условиях (1982 г.), в значительной степени связан с ферментными белками, которые идентифицированы в прорастающем зерне.

Таблица 5

**Активность α -амилаз (мг гидролизованного крахмала за 1 ч на 1 г белка — числитель, % от общей амилазной активности — знаменатель)
в зерне озимой мягкой пшеницы в зависимости от уровня азотного питания
(вегетационный опыт 1981 г.)**

Вариант	Генотип			
	ПППГ 79	ППГ 347	ППГ 186	Мироновская 808
РК	4,1 17,0	3,0 12,7	3,6 13,0	5,8 21,6
NPK*	8,2 22,9	3,8 14,6	6,6 29,7	8,2 32,0
NPK + некорн. подкормка	6,5 23,1	1,2 4,5	2,4 7,2	4,6 14,9

НСР₀₅ 0,6 мг

* Доза N 1,4 г/сосуд, некорневая подкормка — 0,3 г; дозы P₂O₅ и K₂O — по 0,8 г/сосуд.

Электрофоретические исследования белкового комплекса зерна различных сортов пшеницы показали, что последние заметно различаются по составу легкорастворимых белков (рис. 2), причем сорта, имеющие сходный состав легкорастворимых белков, довольно близки и по качеству зерна. Так, близкие по составу легкорастворимых белков сорта Московская 35 и Любя отличаются повышенным накоплением в зерне клейковинных белков и более высокой упругостью клейковины, большим числом падения, а у сортов Родина и Энита — более низкое содержание клейковины, обладающей слабыми реологическими свойствами, меньшее число падения (табл. 6). Сорт Приокская, который по составу легкорастворимых белков ближе к пшенице Саратовской 29, характеризуется подобно последней упругой клейковиной и высоким показателем седиментации. Из полученных

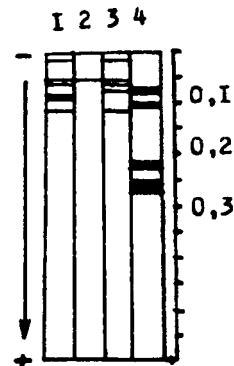


Рис. 1. Электрофорограммы α -амилаз зерна пшеницы сорта Мироновская 808.

1 — созревающее зерно в фазу молочно-восковой спелости, 2 — зрелое зерно в опыте 1981 г. (гидротермический коэффициент в период созревания зерновок 2,5), 3 — зрелое зерно в опыте 1982 г. (гидротермический коэффициент в период созревания зерновок 4,4), 4 — зерно трехсуточных проростков. Справа дана шкала относительной электрофоретической подвижности.

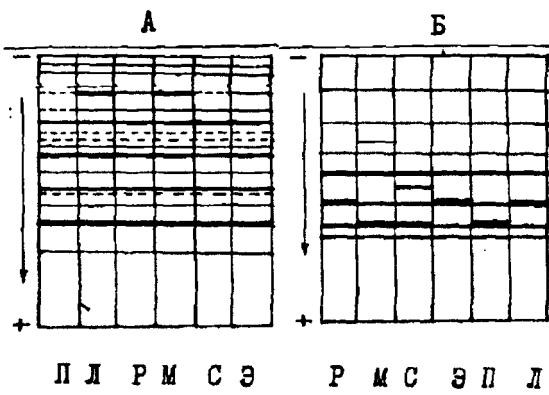


Рис. 2. Электрофореграммы недиссоциированных молекул легкорастворимых белков (А) и субъединиц спирторастворимых (Б) белков зерна яровой пшеницы.

P, M, П, Э, Л, С — сорта пшеницы: Родина, Московская 35, Приокская, Энита, Люба, Саратовская 29.

данных следует, что электрофоретические спектры легкорастворимых белков можно использовать как маркерные признаки при селекционных отборах генотипов пшеницы с улучшенными технологическими свойствами зерна.

При изучении спирторастворимых белков у сортов яровой мягкой пшеницы выяснено, что у этих генотипов между составом глиадинов и качественными показателями зерна не всегда существует тесная связь. Так, было установлено, что сорта Родина, Энита и Люба довольно близки по субъединичному составу спирторастворимых белков (рис. 2), однако существенно различаются по свойствам клейковины (ИДК), показателю седиментации, уровню активности гидролитических ферментов (числу падения) в зерне, вследствие чего электрофорети-

ческие спектры спирторастворимых белков у этих сортов не могут быть использованы в качестве генетических маркеров в селекции пшеницы на улучшение технологических свойств зерна.

Как известно, высокие хлебопекарные качества зерна мягкой пшеницы определяются геномом D [30—32]. И поскольку между составом легкорастворимых белков и технологическими свойствами зерна выявлена связь, нами вы-

полнены исследования, в задачу которых входило выяснение локализации генов, кодирующих эти белки, в хромосомах генома D. В опытах использовали гекса- и тетраплоидные формы пшеницы и их гибриды с различной дозой генома D в эндосперме, полученные на кафедре генетики, селекции и семеноводства полевых культур Тимирязевской академии (В.А. Пухальский, 1979).

При сопоставлении электрофореграмм легкорастворимых белков зерна разных генотипов установлено, что добавление генома D тетраплоидным формам пшеницы не увеличивает общего набора электрофоретических компонентов, но оказывает влияние на количественную выраженность некоторых из этих компонентов (рис. 3). Так, с увеличением дозы генома D возрастила концентра-

Таблица 6

Технологические свойства зерна различных сортов яровой мягкой пшеницы
(средние данные в опытах 1991—1992 гг.)

Сорт	Сырая клейковина, %	ИДК, ст.ед.	Число падения, с	Показатель седиментации, мл
Родина	27,6	88	196	7,6
Московская 35	29,1	78	234	8,1
Приокская	28,3	75	199	9,3
Энита	28,2	85	176	8,3
Люба	28,8	74	224	9,2
Саратовская 29	27,6	75	215	10,6
НСР ₀₅	1,5	5	10	0,8

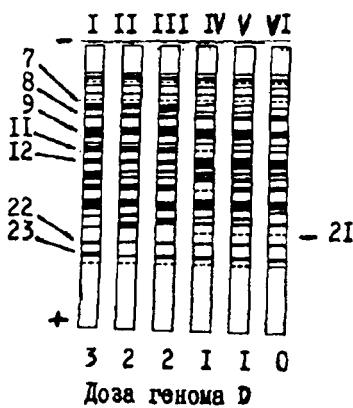


Рис. 3. Электрофорограммы легкорастворимых белков зерна генотипов пшеницы с различной дозой генома D в эндосперме.

I — сорт Canthatch (AAABBBDDDD); II — гексаплондная линия RL-5404 x тетраформа Canthatch (AAABBBDD); III — гексаплондная форма Canthatch x тетраформа Canthatch (AAABBBD); IV — тетраформа Canthatch x RL-5404 (AAABBBD); V — тетраформа Canthatch x гексаплондная форма Canthatch (AAABBBD); VI — тетраформа Canthatch (AAABBB); 7—21 — белковые компоненты.

ция белковых компонентов 7 ($r = 0,94$), 9 ($r = 0,99$), 11 ($r = 0,84$), 22 ($r = 0,63$), 23 ($r = 0,73$) и снижалась концентрация компонентов 8 ($r = -0,75$), 12 ($r = -0,74$), 21 ($r = -0,71$).

Таким образом, на основе полученных данных выявлено, что геном D мягкой пшеницы не только контролирует синтез определенных белковых компонентов (концентрация которых возрастает при увеличении дозы генома D), но и специфически взаимодействует с другими геномами, изменения экспрессию локализованных в них генов легкорастворимых белков.

Выводы

1. При увеличении накопления клейковинных белков в зерновках мягкой пшеницы улучшается седиментационная характеристика муки и возрастает объем хлеба (при значениях ИДК не ниже 50—60 ст.ед.). Однако при высокой влажности в период созревания зерна (гидротермический коэффициент выше 4—5) наблюдается ослабление клейковины, а также снижение водопоглотительной

способности муки, времени образования, устойчивости и сопротивляемости теста.

2. Снижение упругости клейковины, ухудшение свойств муки и теста под влиянием азотных удобрений происходит вследствие повышения в зерновках активности гидролитических ферментов и содержания спирторастворимого глютенина, имеющего в своем составе большое количество гидрофильных радикалов.

3. При благоприятных гидротермических условиях во время созревания зерна (гидротермический коэффициент не более 4) возрастание активности амилолитических ферментов, вызванное внесением азотных удобрений, связано с амилазами созревания, которые не полностью переходят в связанный форму, а при более влажной погоде у пшеницы может инцициироваться синтез амилаз прорастания.

4. В результате некорневой азотной подкормки, проведенной через неделю после цветения, в зерновках пшеницы, как правило, уменьшается концентрация спирторастворимого глютенина и возрастает накопление глиадиновых белков, снижается активность α -амилаз, вследствие чего повышается упругость клейковины и увеличивается объем хлеба (при значениях ИДК не менее 50—60 ст.ед.), улучшаются свойства муки и теста. Однако в условиях высокой влажности в период созревания зерна поздняя некорневая азотная подкормка не улучшает технологических свойств зерна, так как в нем повышается активность гидролитических ферментов.

5. У сортов яровой мягкой пшеницы установлена связь между

составом электрофоретических компонентов легкорастворимых белков и технологическими свойствами зерна, которая может быть использована для направленного отбора генотипов пшеницы с улучшенным качеством зерна.

6. Выявленная связь между составом легкорастворимых белков и технологическими свойствами зерна, по-видимому, обусловлена тем, что некоторые гены, кодирующие полипептиды легкорастворимых белков, локализованы в геноме D, определяющем высокие хлебопекарные качества мягкой пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бебякин В.П. Проблема повышения содержания и качества белка в зерне пшеницы и некоторые пути ее решения. — Науч. техн. бюл. СибНИИ растениеводства и селекции. Новосибирск, 1980, вып. 56, с. 9—17.
2. Беркутова Н.С. Методы оценки и формирования качества зерна. М.: Росагропромиздат, 1991.
3. Богданов В.П. Сравнительные исследования глютенинов пшеницы с различными хлебопекарными свойствами. — В кн.: Повышение производительности и устойчивости зерновых культур. Алма-Ата: Наука, 1983, с. 149—153.
4. Вакар А.Б. Клейковина пшеницы. М.: Изд-во АН СССР, 1961.
5. Вакар А.Б. Белковый комплекс клейковины. — В сб.: Растительные белки и их биосинтез. М.: Наука, 1975, с. 38—58.
6. Вакар А.Б., Колтакова В.В. Роль глиадина и глютенина в формировании качества клейковины. — В кн.: Проблема повышения качества зерна. М.: Колос, 1977, с. 56—65.
7. Вертий С.А., Ветрукова А.М. и др.

Влияние уровня азотного питания на компонентный состав глиадина озимой пшеницы в связи с ее хлебопекарными свойствами. — Докл. ВАСХНИЛ, 1972, № 4, с. 8—10. — 8. Козьмина Н.П. Биохимия зерна и продуктов его переработки. М.: Колос, 1976. — 9. Кокурин Н.Л., Новиков Н.Н., Шатилова Т.И., Плешков А.С. Качество зерна и состав клейковинных белков яровой пшеницы в зависимости от сорта и условий азотного питания. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 2, с. 58—68. — 10. Минеев В.Г., Лукин В.Ю. Влияние удобрений на химический состав зерна различных сортов озимой пшеницы. — В кн.: Повышение качества зерна озимой пшеницы. М.: Колос, 1972, с. 230—235. — 11. Митрофанова О.П. Анализ исследования электрофоретических компонентов глиадина мягкой пшеницы. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1979, т. 63, вып. 3, с. 9—23. — 12. Неттеевич Э.Д., Беркутова Н.С., Князьков В.В., Щеглова Н.С. Внутрисоровая изменчивость яровой пшеницы Родина по качеству зерна. — Науч.тр. НИИСХ ЦРНЗ, 1984, с. 150—158. — 13. Плешков Б.П. Практикум по биохимии растений. М.: Колос, 1985. — 14. Попереля Ф.А., Созинов А.А. Биохимическая генетика глиадина и селекция пшеницы. — В кн.: Проблема повышения качества зерна. М.: Колос, 1977, с. 65—79. — 15. Рядчиков В.Г., Зима В.Г., Жимкина О.А. и др. Изучение глютенинов и глиадинов пшеничной муки. — Прик. биохим. и микробиол., 1981, т. 17, вып. 1, с. 25—35. — 16. Созинов А.А. Проблемы улучшения качества зерна пшеницы. — Селекц. и семен., 1978, № 1, с. 9—13. — 17. Стрельникова

М.М., Опанасенков И.Н. Качество клейковины в зависимости от удобрений и условий произрастания пшеницы. — Агрохимия, 1978, № 4, с. 70—76. — 18. Bietz J.A., Wall J.S. — Cer. Chemistry, 1972, vol. 49, N 2, p. 416—430. — 19. Bietz J.A., Shepherd K.W., Wall J.S. — Cer. Chemistry, 1975, vol. 52, N 4, p. 513—532. — 20. Bushuk W., Khan K., Mc Master G. — Ann. technol., 1974, vol. 29, N 2, p. 279—294. — 21. Chen C.H., Bushuk W. — Can. J. plant sci., 1970, vol. 50, N 1, p. 9—14. — 22. Chung K.H., Pomeranz Y. — Cer. Chemistry, 1978, vol. 55, N 2, p. 230—243. — 23. Huebner F.R., Wall J.S. — Cer. Chemistry, 1974, vol. 51, N 2, p. 228—240. — 24. Huebner F.R., Wall J.S. — Cer. Chemistry, 1980, vol. 28, N 4, p. 433. — 25. Kasarda D.D., Qulset G.O., Platt S.G. — Proc. 4 th Int. wheat genet. symp. Columbia, 1973, p. 811—815. — 26. Kasarda D.D., Bernardin J.E., Nimmo C.C. — Advances in cereal science and technology, USA, Amer. Ass. Cereal Chem. St. Paul, Minn. 1976, p. 158—236. — 27. Kosner J., Sasek A., Bares J. — Wheat inform. serv., 1976, N 41—42, p. 36—39. — 28. Laemmli U.K. — Nature (L.), 1970, vol. 277, p. 680. — 29. Mislin B.J., Field F.M., Shewry P.R. — Mosse J. a. Vaughan J. (eds) seed proteins academic Press, 1983, p. 255—319. — 30. Orth R.A., Bushuk W. — Cer. Chemistry, 1973, vol. 50, N 1, p. 106—114. — 31. Orth R.A., Bushuk W. — Cer. Chemistry, 1973, vol. 50, N 2, p. 191—197. — 32. Orth R.A., Bushuk W. — Cer. Chemistry, 1973, vol. 50, N 6, p. 680—687. — 33. Wrigley C.W. — Cer. Sci. Today, 1972, vol. 17, N 12, p. 370—375.

Статья поступила 1 сентября
1997 г.