CONTRIBUCIÓN DE COMBINACIONES DE GLUTENINAS A LAS CARACTERÍSTICAS DEL GLUTEN EN POBLACIONES RECOMBINANTES DE TRIGO

CONTRIBUTION OF COMBINATIONS OF GLUTENINS TO THE GLUTEN CHARACTERISTICS OF WHEAT RECOMBINANT POPULATIONS

Nayelli Hernández Espinosa¹, Gabriel Posadas Romano¹, Fausto Cervantes López¹, Héctor I. González Santoyo¹, Amalio Santacruz Varela², Ignacio Benítez Riquelme² y Roberto J. Peña Bautista^{1*}

¹Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo. Km. 45 Carr. México-Veracruz. 56130, El Batán, Texcoco, Edo. de Méx. Tel. (595) 952 1900 Ext. 1244 ó 2236. ²Colegio de Posgraduados, Campus Montecillo. Km 36.5 Carr. México-Texcoco. 56230, Montecillo, Texcoco, Edo. de Méx.

*Autor para correspondencia (j.pena@cgiar.org)

RESUMEN

Las características visco-elásticas del gluten, la fuerza y extensibilidad de las masas de panificación, y consecuentemente la calidad panadera del trigo harinero (Triticum aestivum L.), son mayormente influenciadas por combinaciones de sub-unidades alélicas de gluteninas. Para determinar el efecto de diferentes combinaciones de gluteninas sobre las características visco-elásticas de la masa, se analizaron 201 líneas procedentes de poblaciones recombinantes resultantes de seis cruzamientos entre la variedad 'Avocet' como progenitor materno común y las líneas experimentales 'Attila', 'Pastor', 'Amadina', 'Parula', 'Tonichi' y 'Pavón'. El material genético fue cultivado bajo riego en Cd. Obregón, Sonora, México. Se analizó la composición de gluteninas de alto (G-APM) y bajo (G-BPM) peso molecular y se estimó el efecto de cada variante alélica de los loci Glu-A1, Glu-B1 y Glu-D1 y de sus combinaciones alélicas, sobre las características reológicas de la masa medidas con mixógrafo y alveógrafo. Dentro del locus Glu-A1 la presencia del alelo 1 se relacionó con mayor fuerza de gluten; en Glu-B1 los alelos 7+8 y 17+18 produjeron efectos similares en las variables de calidad, y en el locus Glu-D1 el alelo 5+10 indujo mayor fuerza y extensibilidad. En las seis poblaciones se encontraron 12 combinaciones alélicas de gluteninas entre los loci Glu-A1, Glu-B1 y Glu-D1. Las combinaciones alélicas 2*, 17+18, 2+12; 2*, 7+8, 2+12; y 2*, 17+18, 5+10 mostraron la mayor influencia positiva sobre las características asociadas con fuerza y extensibilidad de masa, en comparación con el resto de combinaciones.

Palabras clave: *Triticum aestivum*, trigo harinero, calidad panadera, gluteninas, propiedades visco-elásticas.

SUMMARY

The visco-elastic properties of the gluten are largely influenced by glutenin sub-units combinations that enhance dough strength and extensibility in the bread-baking process, and consequently improve the end-use quality of the wheat (*Triticum aestivum L.*). A set of 201 recombinant inbred lines from six different crosses having a common female parent ('Avocet') and the experimental lines 'Attila', 'Pastor', 'Amadina', 'Parula', 'Tonichi' and 'Pavón' as male parents were analyzed to determine the effect of different glutenin combinations on the visco-elastic properties. The lines were grown under irrigation in Cd. Obregón, Sonora, México. The protein composition was analyzed for both high (HMW) and low (LMW) molecular weight glutenins, and the effect of each allelic variant and allelic combinations (*loci Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1*) on the rheological characteristics was evaluated

using mixograph and alveograph equipment. At the Glu-A1 locus, the presence of allele 1 was related to larger gluten strength; at locus Glu-B1 alleles 7+8 and 17+18 produced similar effects on the quality traits, while at locus Glu-D1 allele 5+10 induced larger strength and extensibility. Twelve glutenin allelic combinations were found throughout the six populations at loci Glu-A1, Glu-B1 and Glu-D1. Allelic combinations 2*, 17+18, 2+12; 2*, 7+8, 2+12; and 2*, 17+18, 5+10, showed higher positive influence on traits associated with dough strength and extensibility, compared to the other combinations.

Index words: *Triticum aestivum*, bread wheat, baking quality, viscoelastic properties, glutenins.

INTRODUCCIÓN

El gluten de trigo (*Triticum aestivum* L.) se compone de polipéptidos, divididos en subunidades de gluteninas con alto (G-APM) y bajo peso molecular (G-BPM), y gliadinas (prolaminas); estas proteínas se encuentran bajo control genético, que al interaccionar forman el gluten y expresan propiedades físicas y químicas (visco-elásticas) de gran interés en la elaboración de diversos alimentos (Anderson y Bekes, 2011).

Las G-APM son codificadas por genes en los loci *Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1* localizados en el brazo largo de los cromosomas 1A, 1B y 1D, respectivamente (Payne *et al.*, 1984), mientras que las G-BPM son codificadas por genes en los loci *Glu-A3*, *Glu-B3* y *Glu-D3* localizados en el brazo corto de los cromosomas 1A, 1B, y 1D, respectivamente (Weegels *et al.*, 1996). Los loci *Gli-1* poseen genes que controlan la presencia de las variantes de las ω-gliadinas, que están fuertemente ligados (Luo *et al.*, 2001) a los loci *Glu-3* correspondientes, lo que complica la identificación de los alelos de G-BPM y ω-gliadinas y la determinación de sus efectos individuales en las características visco-elásticas del gluten (Martínez *et al.*, 2007).

Diversas investigaciones han confirmado la importancia de algunas variantes alélicas, por ejemplo, trigos que

Recibido: 25 de Febrero del 2011 Aceptado: 8 de Enero del 2013 combinan los alelos 2* (*Glu-A1*) con 17+18 ó 7+8 (*Glu-B1*) y con 5+10 (*Glu-D1*), poseen fuerza de gluten y calidad panadera aceptable (De la O *et al.*, 2006; Martínez *et al.*, 2007). He *et al.* (2005) indicaron que la combinación de G-APM 1, 7+8 y 5+10 con G-BPM en *Glu-A3 d*, podría contribuir al mejoramiento de la calidad del gluten. Así mismo, Flæte y Uhlen (2003) sugirieron que las interacciones entre los alelos de gliadinas con G-BPM y G-APM, influyen directamente en las características de fuerza del gluten.

Sin embargo, se han observado líneas de trigo que poseen las mismas combinaciones de gluteninas, pero sus características de visco-elasticidad han sido contrastantes (De la O *et al.*, 2010; Martínez-Cruz *et al.*, 2010). La determinación de la relación existente entre las propiedades visco-elásticas de la harina con las características del pan sigue siendo un reto para los investigadores (Barak *et al.*, 2012), y su estudio es técnicamente difícil debido a la escases en la cantidad de grano de genotipos contrastantes en composición de gluteninas para la elaboración de diversos alimentos (Anderson y Bekes, 2011).

En este contexto, y por la necesidad de generar conocimiento más puntual sobre la influencia de las variantes alélicas de gluteninas en las características viscoelásticas de gluten y su manipulación más eficaz en los programas de fitomejoramiento, el objetivo del presente trabajo fue determinar la composición de genes de G-APM y de BPM que favorecen la expresión de parámetros de calidad específicos en varias poblaciones de líneas recombinantes de trigo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material vegetal

Las cruzas comprendieron a la variedad 'Avocet' como progenitor materno común, combinada con seis líneas experimentales ('Attila', 'Pastor', 'Amadina', 'Parula', 'Tonichi' y

'Pavón'). Los alelos de gluteninas de alto y bajo peso molecular de los progenitores se muestran en el Cuadro 1.

La progenie se derivó por descendencia de una sola semilla hasta F6, cultivada bajo riego en Cd. Obregón, Sonora cuya última generación se hizo en el ciclo otoño-invierno 2005-2006. Las líneas fueron sembradas en surco doble de 2 m con 0.75 cm de espacio en cada surco doble; se aplicó fungicida y nitrógeno sin limitaciones.

'Avocet' destaca por su resistencia a la roya amarilla causada por el hongo *Puccinia striiformis*; las seis líneas experimentales son variedades de alto potencial de rendimiento pero contrastantes en calidad, vigentes en el programa de fitomejoramiento del Centro Internacional de Mejoramiento de Maíz y Trigo (CIMMYT). De estas cruzas resultaron 400 líneas con repetición de campo, lo que refleja su contraste en todos los alelos analizados; sin embargo, sólo se examinaron las propiedades reológicas de 201 líneas, por poseer los genotipos contrastantes en *Glu-1* y *Glu-3* que pudieran expresar propiedades visco-elásticas de interés.

Determinación alélica y de propiedades reológicas

Todos los análisis se hicieron en el Laboratorio de Química y Calidad de Cereales del CIMMYT.

La determinación alélica se efectuó con base en la separación de subunidades en gel de poliacrilamida con dodecil sulfato de sodio (SDS-PAGE, por sus siglas en inglés) mediante el método descrito por Peña *et al.* (2004); y se aplicó la nomenclatura propuesta por Payne y Lawrence (1983) para identificar las G-APM, y las de Jackson *et al.* (1996) y de Branlard *et al.* (2001) para las G-BPM.

Para extraer harina refinada, muestras de 500 g de grano previamente acondicionadas a niveles de humedad entre 14 y 16 %, de acuerdo con la dureza del grano, fueron molidas en un molino Brabender Quadrumat Jr® (C. W. Brabender OHG, Germany) y cernidas en malla 8xx.

Cuadro 1. Variantes alélicas de los loci *Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1* para gluteninas de alto (G-APM) y bajo (G-BPM) peso molecular, de los progenitores estudiados de trigo.

Progenitores		G-APM		G-BPM				
	Glu-A1	Glu-B1	Glu-D1	Glu-A3	Gli-B3	Glu-D3		
'Avocet'	0	7+8	2+12	С	b	b		
'Attila'	2*	<i>7</i> *	5+10	С	h	b		
'Pastor'	1	17+18	5+10	С	g	b		
'Amadina'	1	<i>7</i> +9	5+10	e	j	С		
'Parula'	2*	<i>7</i> +9	2+12	d	b	b		
'Tonichi'	1	<i>7</i> +9	5+10	С	h	b		
'Pavón'	2*	17+18	5+10	b	h	b		

El contenido de proteína en harina (FLRPRO) se estimó con espectrofotometría NIR en el equipo INFRATEC 1255® (FOSS-TECATOR, Suecia). El volumen de sedimentación (FLRSDS) se obtuvo en 1 g de harina refinada con la metodología descrita por Peña *et al.* (1990).

Las propiedades de desarrollo de masa se determinaron con el mixógrafo de Swanson® (National Mfg., USA) mediante el método 54-40A (AACC, 2000) con 35 g de harina refinada. Las variables medidas fueron: tiempo de desarrollo de la masa (MIXTD) y torque al tiempo de desarrollo (MIXTQ), el cual se define como el trabajo necesario para incorporar el agua con la harina y lograr el desarrollo óptimo de la masa.

Las propiedades de fuerza y extensibilidad de la masa se determinaron en el alveógrafo Chopin® (Trippette & Renaud, Francia) con el método 54-30A (AACC, 2000), en una muestra de 60 g de harina refinada; se determinaron tanto la fuerza general del gluten (W x 10⁻⁴ J) como la relación tenacidad/extensibilidad (P/L).

Análisis estadístico

Se hizo un análisis de varianza y una prueba de comparación de medias de Tukey ($\alpha = 0.05$) con el programa estadístico SAS versión 9.0 (SAS Institute, 2002). Con un análisis comparativo se determinó el efecto individual de todos los alelos de los loci Glu-A1, Glu-B1, Glu-D1 y Glu-B3 sobre las características de calidad.

Para determinar el efecto del grupo genotípico de acuerdo con las variantes alélicas en cada locus, se hizo un análisis de componentes principales y un análisis de conglomerados con el paquete pcaMethods del paquete estadístico R versión 2.15.2, programa libre bajo los términos de GNU General Public License.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis de las 201 líneas elegidas permitió observar que dentro de cada cruzamiento existe una amplia varia-

bilidad en características de calidad, variabilidad asociada, entre otros factores, con la capacidad de recombinación de genes de calidad, su ubicación en cromosomas diferentes, y a la composición genética diferencial de los progenitores involucrados en el cruzamiento. Se trata pues de poblaciones contrastantes, con gran amplitud de valores en fuerza, extensibilidad y diferentes características de gluten. El Cuadro 2 muestra los alelos de interés elegidos por cruza.

El análisis con base en las variaciones alélicas de cada locus, y sin considerar los cruzamientos que les dieron origen (Cuadro 3), muestra que para el locus Glu-A1 (variantes alélicas 0, 1 y 2^*), existen diferencias significativas (P \leq 0.05 o P \leq 0.01) para la mayoría de las variables, con excepción de FLRPRO. Es decir, dentro del locus Glu-A1 la presencia de un alelo específico modifica tanto la fuerza como la extensibilidad del gluten (He et al., 2005). Para las variantes alélicas de Glu-B1 (7+8 y 17+18) se demuestran diferencias para tres variables (FLRSDS, W, VOLPAN). Según De la O et al. (2006), en trigos suaves a semi-duros los alelos 7+8 y 17+18 tienen efectos similares sobre la calidad de panificación y contenido de proteína. Generalmente la presencia del alelo 7+8 se asocia a masas balanceadas que favorecen la extensibilidad (Martínez et al., 2012).

Para *Glu-A1* se observó que la presencia del alelo 2* (Cuadro 4), se asoció con una mayor cantidad de proteína pero

Cuadro 2. Variantes alélicas de los loci *Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1* de trigo, para gluteninas de alto (G-APM) y bajo (G-BPM) peso molecular, comparadas dentro de cada cruza.

· · · · · ·	-					
Cruza de progenitores	Glu-A1	Glu-B1	Glu-D1	Glu-A3	Glu-B3	Glu-D3
'Avocet' x 'Attila'	0, 2*	7+8	2+12, 5+10	С	h, b	b
'Avocet' x 'Pastor'	0, 1	7+8, 17+18	2+12, 5+10	С	g, b	b
'Avocet' x 'Amadina'	0, 1	7+8	2+12, 5+10	С	b	b
'Avocet' x 'Parula'	0, 2*	7+8	2+12	С	b	b
'Avocet' x 'Tonichi'	0, 1	7+8	2+12, 5+10	С	h, b	b
'Avocet' x 'Pavón'	0, 2*	7+8, 17+18	2+12, 5+10	С	h, b	b

también con menores valores de fuerza de gluten, comparado con el resto de alelos del mismo locus. El alelo 1 destaca por su fuerza (MIXTQ, VOLPAN). Los valores del alelo nulo (0) mostraron similitud con los valores de 2*. Al respecto, mientras que Espitia et al. (2008) observaron que en presencia del alelo 1 se obtiene mayor volumen de pan y valores altos de W, Barak et al. (2012) y Martínez et al. (2007) encontraron efectos similares para 1 y 2*.

Para el locus *Glu-B1* se observó que los alelos *7+8 y 17+18* presentaron diferencias mayores pero no importantes en FLRSDS y VOLPAN, que confirma lo encontrado en los análisis de varianza. En el locus *Glu-D1* el alelo *5+10* indujo menor contenido de proteína, y mayor fuerza de gluten y tenacidad. El mismo efecto de este alelo ya había sido reportado (Barak *et al.*, 2012; Martínez *et al.*, 2012; Peña *et al.*, 2004; Branlard *et al.*, 2001). Luo *et al.* (2001) recomendaron

la incorporación del alelo 5 + 10 por producir altos volúmenes de sedimentación y mejor calidad de panificación.

En el locus *Glu-B3* se observaron diferencias entre los tres alelos analizados. En *Glu-B3g* se presentaron altos valores de FLRSDS y VOLPAN. Meng *et al.* (2007) recomendaron a este alelo como mejorador de fuerza de la masa. Al respecto, los alelos *Glu-B3b* y *Glu-B3g* aquí actuaron con relativa similitud en cuanto a efectos, los cuales se asocian con valores de fuerza de gluten en mixógrafo (MIXTQ) y con fuerza y extensibilidad en alveógrafo (W, P/L). Luo *et al.* (2001) también mostraron que la posesión del alelo *Glu-B3b* representa una buena alternativa por incrementar ligera y relativamente las características de calidad de las harinas de panificación. Así mismo, la presencia del alelo *Glu-B3h* aquí se asoció a menor fuerza de gluten pero mayor extensibilidad (P/L), lo que ratifica lo reportado por

Cuadro 3. Análisis de varianza de las características de calidad evaluadas en las combinaciones alélicas seleccionadas de los loci *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* y *Glu-B3* en trigo.

		Loci y alelos						
Variable	Glu-A1 0, 1 y 2*	Glu-B1 7+8 y 17+18	Glu-D1 2+12 y 5+10	Glu-B3 b, h, g				
FLRPRO	0.09	0.06	0.01 **	0. 68				
FLRSDS	0.01*	0.01 **	0. 0.93	0. 01 **				
MIXTD	0.01 *	0.15	7.85 e-13 **	0. 01 **				
MIXTQ	1.29 e-06 **	0.18	0.01 **	7. 18 e-05**				
W	0.01*	0.03 *	1.913 e-07 **	1. 05 e-05 **				
P/L	0.01 *	0.58	0.01 **	0. 05				
VOLPAN	0.0001**	0.03*	0.03*	0. 04*				

^{*,**} Significancia a $P \le 0.05$ y $P \le 0.01$, respectivamente. FLRPRO = proteína en harina; FLRSDS = volumen de sedimentación en harina; MIXTD = tiempo de desarrollo de la masa; MIXTQ = torque al tiempo de desarrollo de la masa; W = fuerza general de la masa (W x 10^4 J); P/L = índice tenacidad/extensibilidad; VOLPAN = volumen de pan.

Cuadro 4. Comparación de medias de variables evaluadas para cada uno de los alelos de gluteninas encontrados en seis poblaciones de trigo.

Locus -		Glu-A1			Glu-B1		Glu-D1		Glu-B3		
	0 (nulo)	1	2*	7+8	17+18	2+12	5+10	b	h	g	
FLRPRO	9.9 ab	9.7 b	10.0 a	9.8 b	10.1 a	10.0 a	9.7 b	9.9 a	9.9 a	9.7 a	
FLRSDS	10.1 b	10.7 a	10.4 ab	10.1 b	10.9 a	10.3 a	10.3 a	10.2 b	10.1 b	11.1 a	
MIXTD	2.3 b	2.9 a	2.2 b	2.4 a	2.6 a	2.2 b	2.8 a	4.1 b	2.1 a	2.8 a	
MIXTQ	94.8 b	115.4 a	90.9 b	98.3 a	104.4 a	88.8 b	113.1 a	101.8 a	84.5 b	110.6 a	
W	233.1 b	279.8 a	217.3 b	236.4 b	261.6 a	219.2 b	272.7 a	252.9 a	196.0 b	260.5 a	
P/L	1.6 a	1.4 b	1.3 b	1.4 a	1.5 a	1.3 b	1.6 a	1.5 a	1.3 b	1.6 a	
VOLPAN	621.2 c	676.9 a	652.2 b	639.0 b	665.2 a	633.6 b	660.5 a	642.8 b	634.2 b	675.2 a	

Medias con la misma letra en cada columna, son estadísticamente iguales (Tukey, 0.05). FLRPRO = proteína en harina; FLRSDS = volumen de sedimentación en harina; MIXTD = tiempo de desarrollo de la masa; MIXTQ = torque al tiempo de desarrollo de la masa; W = fuerza general de la masa (W x 10^{-4} J); P/L = índice tenacidad/ extensibilidad; VOLPAN = volumen de pan.

Martínez-Cruz *et al.* (2010) y por Maucher *et al.* (2009), por lo que queda así demostrada la contribución de este alelo sobre la extensibilidad de la masa de trigo.

En las seis poblaciones analizadas se encontraron 12 grupos genotípicos con combinaciones de diferentes alelos en *Glu-A1*, *Glu-B1* y *Glu-D1* (Figura 1). En el análisis de componentes principales, la componente principal (CP1) estuvo relacionada con MIXTD, al explicar más de 50 % de la variabilidad total (R² acumulado = 0.598); en cambio, la segunda componente principal (CP2) se asoció con P/L al explicar 90 % de la variabilidad. Se detectó que las variables MIXTQ y W están relacionadas con la fuerza de gluten (R² = 0.59). En contraste, las variables FLRPRO, FLRSDS y VOLPAN (leyenda central, Figura 1) no fueron estadísticamente significativas en la caracterización de estos genotipos, lo que muestra que los genotipos son similares para estas variables.

El análisis de componentes principales (Figura 1) mostró a los genotipos que contienen a los alelos 0, 7+8, 5+10 y 0 17+18 5+10 como los más alejados, genotipos que corresponden a las combinaciones con los valores más altos de P/L (*i.e.*, de menor extensibilidad). Es de destacar que estos genotipos conforman un grupo en el dendrograma (Figura 2), lo que indica una alta relación entre ellos en cuanto a sus características de calidad. Las combinaciones que poseen

los alelos 0 y 5+10 tuvieron los más altos valores del índice de extensibilidad (P/L) en el alveógrafo (Cuadro 4). La combinación genotípica 1, 7+8, 5+10 tuvo el valor más alto en W y MIXTQ, en concordancia con la descripción hecha por Espitia et al. (2008); sin embargo, en este grupo también se ubica el genotipo 1, 17+18, 5+10 (Figura 2, Cuadro 4) con el mismo comportamiento, al compartir los alelos 1 (Glu-A1) y 5+10 (Glu-D1) responsables de impartir fuerza (Martínez et al., 2007; He et al., 2005).

Un grupo pequeño de genotipos con las combinaciones 2*, 17+18, 2+12; 2*, 17+18, 5+10 y 2*, 7+8, 2+12 (Figura 1), mostraron capacidad para equilibrar la fuerza y la extensibilidad, características altamente deseables en la industria de panificación (Barak et al., 2012; Martínez et al., 2012; Espitia et al., 2008; Martínez et al., 2007). Al respecto, la Figura 2 destaca la relación entre 0, 7+8, 2+12; 0, 17+18, 2+12 y 2*, 7+8, 2+12, al presentar valores bajos en fuerza de gluten; para la variable MIXTQ la media de estos genotipos fue de 86.3 tq/min, mientras que la media del resto de genotipos fue 105.6 tq/min; lo mismo puede decirse para la variable W, cuya media para este grupo de genotipos fue de 206.1 (W x 10-4 J) y para el resto de genotipos fue de 260.7 (W x 10⁻⁴ J). Diversos autores (De la O et al., 2006; Branlard et al., 2001; Luo et al., 2001) concuerdan en que la presencia del gen 2+12 (Glu-D1) contribuye a disminuir considerablemente la fuerza de gluten.

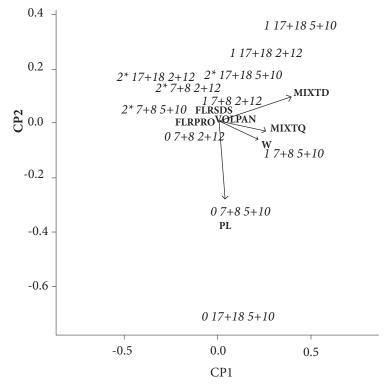


Figura 1. Dispersión de combinaciones alélicas con base en análisis de dos componentes principales, CP1 vs. CP2.

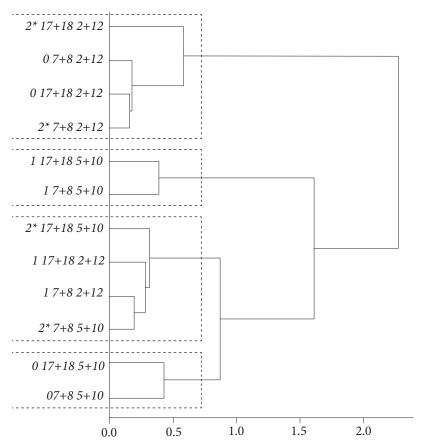


Figura 2. Agrupación de genotipos con base en su composición de gluteninas de alto peso molecular (G-APM). En el dendrograma las líneas punteadas (- - -) marcan los grupos resultantes.

El estudio de las proteínas presentes en el grano de trigo así como de sus interacciones con diversos factores (cruza, ambiente o combinación de alelos), contribuye parcialmente a definir las características visco-elásticas y la calidad de panificación. De manera general, puede afirmarse que la caracterización de gluteninas de alto y bajo peso molecular (G-APM y G-BPM), el análisis de sus combinaciones y el efecto de éstas dentro de sus cruzas, tiene un amplio potencial como herramienta de selección en fitomejoramiento.

Sapirstein y Fu (1998) encontraron que la fracción rica en glutenina está fuertemente asociada con la extensibilidad de las masas, mientras que Uthayakumaran *et al.* (1999) mostraron que la variación en la proporción gluteninas/gliadinas contribuye al incremento o disminución del tiempo de mezclado, extensibilidad y volumen de pan. El siguiente paso entonces, es determinar si existen variaciones en la distribución de gliadinas, gluteninas solubles y gluteninas insolubles, y estudiar el efecto de cada una de éstas en la fuerza y la extensibilidad de la masa.

CONCLUSIONES

Existen diferencias en los efectos de algunas variantes alélicas, en especial el alelo 5+10 que se asocia con la fuerza del gluten; sin embargo, estos efectos, aunque importantes, son parciales. Algunas líneas que poseen el gen 2+12 muestran características aceptables de fuerza (W) y buena extensibilidad (P/L), por su capacidad para contrarrestar o modular la fuerza excesiva contribuida por otros alelos dentro de sus combinaciones, lo cual hace útil la presencia de esta subunidad en panificación semi-mecanizada.

La presencia de la subunidad 1 aporta mayor fuerza de gluten a las líneas que la poseen, y también de las subunidades 7+8 y 17+18 poseen efectos similares. Los genotipos con las combinaciones 2*, 17+18, 2+12; 2*, 17+18, 5+10 y 2*, 7+8, 2+12 tienen la capacidad de equilibrar la fuerza y extensibilidad de la masa, características altamente deseables en la industria de panificación.

En general, las líneas resultantes de las seis cruzas evaluadas presentaron gluteninas de bajo peso molecular cuyas tres variantes, *Glu-B3b*, *Glu-B3g* y *Glu-B3h*, contribuyen de

manera similar y positiva sobre la fuerza del gluten, sobre todo las dos primeras, y la última tiene mejor efecto sobre la extensibilidad.

AGRADECIMIENTOS

Al equipo del Laboratorio de Química y Calidad de Cereales de CIMMYT y a la colaboración conjunta de investigadores del CIMMYT y del Colegio de Postgraduados (CP). Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado (Proyecto: 211425).

BIBLIOGRAFÍA

- AACC (2000) Approved Methods of the AACC. 10th Ed. American Association of Cereal Chemists. St. Paul, MN, USA. 1268 p.
- Anderson O, F Bekes (2011) Incorporation of high-molecular-weight glutenin subunits into doughs using 2 gram mixograph and extensigraphs. J. Cereal Sci. 54:288-295.
- Barak S, D Mudgil, B S Khatkar (2012) Relationship of gliadin and glutenin proteins with dough rheology, flour pasting and bread making performance of wheat varieties. Food Sci. Technol. 51:211-217.
- Branlard G, M Dardevet, R Saccomano, F Lagoutte, J Gourdon (2001)
 Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat
 quality. Euphytica 119:59-67.
- De la O O M, E Espitia R, J D Molina G, R J Peña B, A Santacruz V, H E Villaseñor M (2006) Efecto de diferentes subunidades de gluteninas-APM sobre la calidad panadera en trigos harineros mexicanos. Rev. Fitotec. Mex. 29:291-297.
- De la O O M, E Espitia R, J D Molina G, H E Villaseñor M, H López S, R J Peña B, A Santacruz V (2010) Estabilidad a través de ambientes de las propiedades reológicas de trigos harineros en función de sus gluteninas de alto peso molecular. Rev. Fitotec. Mex. 33:125-131.
- Espitia R E, E Martínez C, R J Peña B, H E Villaseñor M, J Huerta E (2008) Polimorfismo de gluteninas de alto peso molecular y su relación con trigos harineros para temporal. Agric. Téc. Méx. 34:57-67.
- Flæte N E S, A K Uhlen (2003) Association between allelic variation at the combined *Gli-1*, *Glu-3 loci* and protein quality in common wheat (*Triticum aestivum* L.). J. Cereal Sci. 37:129-137.
- He Z H, L Liu, X C Xia, J J Liu, R J Peña (2005) Composition of HMW and LMW glutenin subunits and their effects on dough properties, pan bread, and noodle quality of Chinese bread wheats. Cereal Chem. 82:345-350.
- Jackson E A, M H Morel, T Sontag-Strohm, G Branlard, E V Metakovsky, R Redaelli (1996) Proposal for combining the classification systems of alleles of Gli-1 and Glu-3 loci in bread wheat (Triticum aestivum L.). J. Genet. Breed. 50:321-336.

- Luo C, W B Griffin, G Branlard, D L McNeil (2001) Comparison of lowand high molecular- weight wheat glutenin allele effects on flour quality. Theor. Appl. Genet. 102:1088-1098.
- Martínez C E, E Espitia R, I Benítez R, R J Peña B, A Santacruz V, H E Villaseñor M (2007) El complejo *Gli-1/Glu-3* y las propiedades reológicas y volumen de pan de trigos harineros. Rev. Fitotec. Mex. 30:167-172.
- Martínez-Cruz E, E Espitia-Rangel, H E Villaseñor-Mir, J D Molina-Galán, I Benítez- Riquelme, A Santacruz-Varela, R J Peña-Bautista (2010) Diversidad genética de gluteninas y gliadinas en trigos harineros (*Triticum aestivum* L.) mexicanos. Agrociencia 44:187-195.
- Martínez Cruz E, E Espitia Rangel, H E Villaseñor Mir, R J Peña Bautista (2012) Contribución de los loci *Glu-B1, Glu-D1 y Glu-B3* a la calidad de la masa del trigo harinero. Rev. Fitotec. Mex. 35:135-142.
- Maucher T, J D Figueroa, W Reule, R J Peña (2009) Influence of low molecular weight glutenins on viscoelastic properties of intact wheat kernels and their relation to functional properties of wheat dough. Cereal Chem. 86:372-375.
- Meng X G, F Xie, X W Shang, L Z An (2007) Association between allelic variations at the Glu-3 loci and wheat quality traits with Lanzhou alkaline stretched noodles quality in northwest China spring wheats. Cer. Res. Comm. 35:109-118.
- Payne P I, L M Holt, E A Jackson, C N Law (1984) Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding. Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B, Biol. Sci. 304:359-371.
- Payne P I, G J Lawrence (1983) Catalogue of alleles for the complex loci, Glu-A1, Glu-B1 and Glu-D1 which code for high molecular weight subunits of glutenin in hexaploid wheat. Cer. Res. Comm. 11:29-35.
- Peña R J, A Amaya, S Rajaram, A Mujeeb-Kazi (1990) Variation in quality characteristics associated with some spring 1B/1R translocation wheats. J. Cereal Sci. 12:105-112.
- Peña R J, H González-Santoyo, F Cervantes (2004) Relationship between Glu-D1/Glu-B3 allelic combinations and bread-making quality-related parameters commonly used in wheat breeding. In: The Gluten Proteins. D Lafiandra, S Masci, R D'Ovidio (eds). Special Publication No. 295. Royal Soc. Chem. Cambridge, U.K. pp:156-157.
- R version 2.15.2. Software libre en internet. Disponible en : http://www.r-project.org.
- Sapirstein H D, B X Fu (1998) Intercultivar variation in the quantity of monomeric proteins, soluble and insoluble glutenin, and residue protein in wheat flour and relationship to breadmaking quality. Cereal Chem. 75:500-507.
- SAS Institute (2002) SAS/STAT User's Guide, Software version 9.0. Cary, N. C, USA. 4424 p.
- Uthayakumaran S, P W Gras, F L Stoddard, F Bekes (1999) Effect of varying protein content and glutenin-to-gliadin ratio on the functional properties of wheat dough. Cereal Chem. 76:389-394
- Weegels P L, R J Hamer, J D Schofield (1996) Critical review: functional properties of wheat glutenin. J. Cereal Sci. 23:1-18.