

## Les bases génétiques et l'utilisation des marqueurs associés à l'amélioration de la qualité des blés

Gérard Branlard

Inra  
UMR 1095 génétique, diversité  
et écophysologie des céréales  
234, av. du Brézet  
63100 Clermont Ferrand  
France  
<branlard@clermont.inra.fr>

### Résumé

Le blé tendre est principalement utilisé en panification. L'évolution de celle-ci a entraîné des modifications des aptitudes technologiques des blés qui ont été satisfaites grâce à la mise en évidence de marqueurs génétiques associés à plusieurs caractéristiques rhéologiques. La diversité des protéines de réserve et principalement celle des sous unités de haut et de faible poids moléculaires des gluténines (codées respectivement aux 3 locus Glu-1 et aux 3 locus Glu-3) joue un rôle essentiel dans la variation génétique des propriétés du gluten ; ces marqueurs génétiques sont donc largement utilisées en sélection. La dureté du grain, caractérisée par le degré d'adhésion de la matrice protéique aux granules d'amidon, a une importance considérable dans les orientations d'utilisation des blés et leurs aptitudes technologiques. Les sélectionneurs disposent de marqueurs génétiques (non fonctionnels) du locus majeur Ha/ha de la dureté. Des caractéristiques technologiques liées à la valeur en panification sont aussi influencées, dans une moindre mesure, par les arabinoxylanes. Leur teneur est déterminante sur le collant de la pâte et sa rétention d'eau. Un QTL (*Quantitative Trait Locus*) majeur a été mis en évidence et la sélection dispose de moyens pour réduire la teneur en arabinoxylanes pour les blés destinés à la biscuiterie et à l'alimentation des monogastriques. Ces progrès dans les aptitudes à la transformation du blé tendre sont aujourd'hui poursuivis par la recherche des facteurs associés à la valeur nutritionnelle et à la santé du consommateur. Des approches d'analyse du transcriptome et du protéome conduites avec cet objectif au cours du développement de l'albumen ou encore de la couche à aleurone - partie du grain particulièrement riche en vitamines et minéraux -, devraient permettre d'identifier de futurs marqueurs pour l'amélioration du blé.

**Mots clés :** amélioration des qualités nutritives ; blé tendre ; marqueur génétique.

**Thèmes :** amélioration génétique ; métabolisme ; productions végétales.

### Abstract

#### Genetic bases and use of markers associated with improvement in wheat quality

Bread making is the major use of wheat. Changes in bread making processes have therefore resulted in changes in the technological properties of the wheat required. These requirements have been met thanks to genetic markers associated with the rheological characteristics of dough. The diversity of storage proteins, and mainly that of high and low molecular weight glutenin subunits (encoded at 3 Glu-1 locus and 3 Glu-3 locus, respectively), plays a major role in genetic differences in gluten properties and is widely used in wheat breeding. Grain hardness, which is characterised by adhesion of the protein matrix to the starch granules, determines the major wheat uses and their technological value. Breeders dispose of genetic markers (non-functional markers) of the major locus Ha/ha influencing grain hardness. The value of the technological characteristics of wheat for bread making is also, to a lesser extent, influenced by arabinoxylanes. The amount of arabinoxylanes strongly influences dough stickiness and its water retention capacity. One major QTL has been identified and breeders have tools to use in reducing the amount of arabinoxylanes in wheats for biscuit-making and mono gastric feed. Today the search for progress in the processability of bread wheat is oriented towards factors associated with nutrition and consumer health. To this end, approaches

based on transcriptomics and proteomics of the developing endosperm or the aleurone layer - the part of the grain that is particularly rich in vitamins and minerals - should enable identification of markers for further improvement of bread wheat.

**Key words:** Biological markers (molecular); bread wheat; nutrient improvement.

**Subjects:** genetic improvement; metabolism; vegetal productions.

Le blé tendre *Triticum aestivum* est la seconde céréale dans le monde, cultivée sur plus de 200 millions d'hectares et assurant une production qui dépasse 620 millions de tonnes en 2008. Le blé est principalement utilisé dans l'alimentation humaine, sous forme de produits cuits : pains, biscuits, biscottes, *chappattis*, etc. Il rentre aussi dans l'alimentation animale (volailles) et, enfin, ses constituants sont extraits notamment comme source de carbone (amidon, glucose, sorbitol) ou de protéines (gluten, émulsifiants, plastiques). Depuis des millénaires, le blé demeure l'aliment de base de l'homme et son évolution, géographique et génétique, est étroitement liée aux activités humaines. Les améliorations génétiques apportées au blé ne sont pas indépendantes des modifications sociales et sociétales. La mécanisation des pétrins révéla l'hétérogénéité variétale et environnementale ; l'absence de connaissances sur les aptitudes de transformation des farines eut aussi pour conséquence l'apparition d'appareils et de méthodes empiriques pour évaluer les caractéristiques technologiques de la qualité des blés. Longtemps négligée au profit des facteurs de régularité du rendement et de l'amélioration de la productivité (nécessité de répondre à l'exigence de suffisance alimentaire), la variabilité de la qualité d'usage ne suscita des recherches en génétique qu'à partir des années 1970. La qualité, mesurée à partir de plusieurs tests indirects – tels que le test de sédimentation de Zeleny, l'alvéographe ou le farinographe – dépend de nombreux paramètres, dont l'héritabilité est généralement assez faible. De sorte qu'obtenir un très bon blé panifiable était considéré, dans les années 1970, comme un heureux hasard. Les recherches sur les bases biochimiques et génétiques de la valeur d'utilisation ont alors été entreprises pour accroître l'efficacité de la sélection des blés de qualité. Or, à cette époque, on savait qu'une large part des différences génétiques de qualité était due au gluten.

## Quelques rappels sur les protéines du gluten

Les protéines du gluten ont fait l'objet d'une importante bibliographie. Le lecteur pourra consulter avantageusement une synthèse récente proposée par Wrigley *et al.* (2006). Deux familles de protéines, les gliadines et les gluténines, sont présentes dans le gluten. Respectivement solubles dans un alcool (éthanol 70 %) et un acide (ou un détergent), ces deux familles représentent chacune environ 40 % des protéines de l'albumen du grain. Les gliadines ont un poids moléculaire compris entre 25 et 80 kDa (kilos Dalton), tandis que celui des gluténines est compris entre  $10^3$  et  $2 \times 10^4$  kDa. L'emploi d'un réducteur permet de séparer les gluténines en deux groupes : les sous-unités gluténines de haut et faible poids moléculaires (respectivement SG-HPM et SG-FPM). Ces protéines, dites de réserve, sont accumulées dans des corpuscules protéiques de quelques microns de diamètre. Ceux-ci, formés près du réticulum endoplasmique entre 9 et 35 jours après anthèse, libèrent ensuite leur contenu protéique dans la cellule lors de la déshydratation du grain.

Six chromosomes portent les gènes des protéines de réserve. Les locus *Glu-1*, *Glu-3* codant respectivement pour les SG-HPM et SG-FPM, et *Gli-1* pour les  $\omega$ -gliadines, sont situés sur les chromosomes 1A, 1B et 1D, tandis que les locus *Gli-A2*, *Gli-B2* et *Gli-D2* codant pour les  $\alpha$ -  $\beta$ - et  $\gamma$ -gliadines sont sur les bras courts des chromosomes 6A, 6B et 6D. Chacun de ces douze locus est complexe puisque la traduction de ses acides ribonucléiques (ARN) transcrits peut donner jusqu'à une douzaine de protéines différentes par leur séquence primaire. Les plus simples sont les locus *Glu-1* formés de deux gènes situés à environ 90 000 paires de bases codant chacun pour une SG-HPM lorsqu'il

n'y a pas un *codon stop* dans l'ORF<sup>1</sup>. Chacun des locus *Glu-3*, *Gli-1*, et *Gli-2*, est en fait formé de plusieurs dizaines de gènes (jusqu'à près de 90) dont les séquences sont identiques ou légèrement différentes. Chaque *cluster* de gènes est généralement hérité en bloc allélique, car les recombinaisons à l'intérieur d'un bloc sont très rares (probabilité =  $10^{-3}$  à  $10^{-4}$ ) (Metakovsky *et al.*, 2006). Ces gènes, dépourvus d'intron, sont transcrits en ARN qui, à eux seuls, représentent 60 à 65 % des ARN de l'albumen du grain entre 10 et 30 jours après la fécondation.

## Les protéines du gluten : marqueurs fonctionnels de la qualité technologique

Dans les années 1980, ces gènes n'étaient pas séquencés, mais l'analyse de leurs produits d'expression a été à la base des progrès en génétique de la qualité des blés. Sur les deux dernières décennies, l'analyse de la diversité des gliadines et des gluténines a été conduite dans la plupart des pays où le blé est cultivé. L'analyse des gliadines de 939 blés tendres provenant de 28 pays<sup>2</sup> (Metakovsky *et al.*, 2006) permet de dénombrer au total 174 variants alléliques aux locus *Gli-1* et *Gli-2* O. L'origine de cette imposante diversité génétique réside d'une part dans le fait que ces protéines correspondent à des familles multigéniques. D'autre part, les gliadines ayant pour unique rôle

<sup>1</sup> ORF (*Open Reading Frame*) : portion du génome d'un organisme qui contient une séquence pouvant potentiellement coder une protéine.

<sup>2</sup> <http://www.aacnet.org/>

celui de réservoir d'acides aminés à fonction amine supplémentaire et de proline (résistance au stress hydrique lors de gel à la germination), les mutations apparues au cours de l'évolution n'ont sans doute pas été contre sélectionnées, comme le sont les mutations affectant les gènes des protéines de type enzymatique. Ces mutations, analysées au niveau des séquences nucléiques, révèlent un polymorphisme encore plus important que celui qui est obtenu par électrophorèse des protéines. De même pour les SG-HPM, on a pu dénombrer respectivement 22, 56 et 66 allèles aux locus *Glu-A1*, *Glu-B1* and *Glu-D1* (McIntosh *et al.*, 2003). La diversité des SG-FPM révélée par électrophorèse monodimensionnelle est moins importante : 16, 25 et 5 allèles respectivement codés aux locus *Glu-A3*, *Glu-B3* et *Glu-D3* (McIntosh *et al.*, 2003). Bien évidemment, dans la population des blés français, ces allèles sont moins nombreux (Branlard *et al.*, 2003), mais leur diversité demeure relativement élevée, par comparaison à une collection mondiale de blés tendres.

Malgré cette imposante diversité et l'impossibilité de tester toutes les interactions entre les variants alléliques, l'analyse des relations entre les protéines de réserve et la valeur d'utilisation des blés a révélé plusieurs points majeurs (Branlard *et al.*, 2001, Luo *et al.*, 2001, Shewry *et al.*, 2003, Gobaa *et al.*, 2008) :

1- les locus *Glu-1* des SG-HPM ont un effet additif majeur par rapport aux autres locus sur les caractéristiques technologiques de la pâte. Des indices de qualité calculés sur les effets additifs des principaux allèles des SG-HPM ont été proposés et largement utilisés en sélection ;  
 2- de nombreux allèles des SG-FPM ont aussi un effet significatif sur la variation des caractères rhéologiques de la pâte. En plus des effets additifs, certaines interactions avec des allèles des locus *Glu-1* peuvent être exploitées (Rousset *et al.*, 1990) ;

3- les effets des variants alléliques des gliadines ont aussi été mis en évidence et sont, pour certains, associés à une meilleure extensibilité de la pâte (Branlard et Metakovsky, 2006) ;

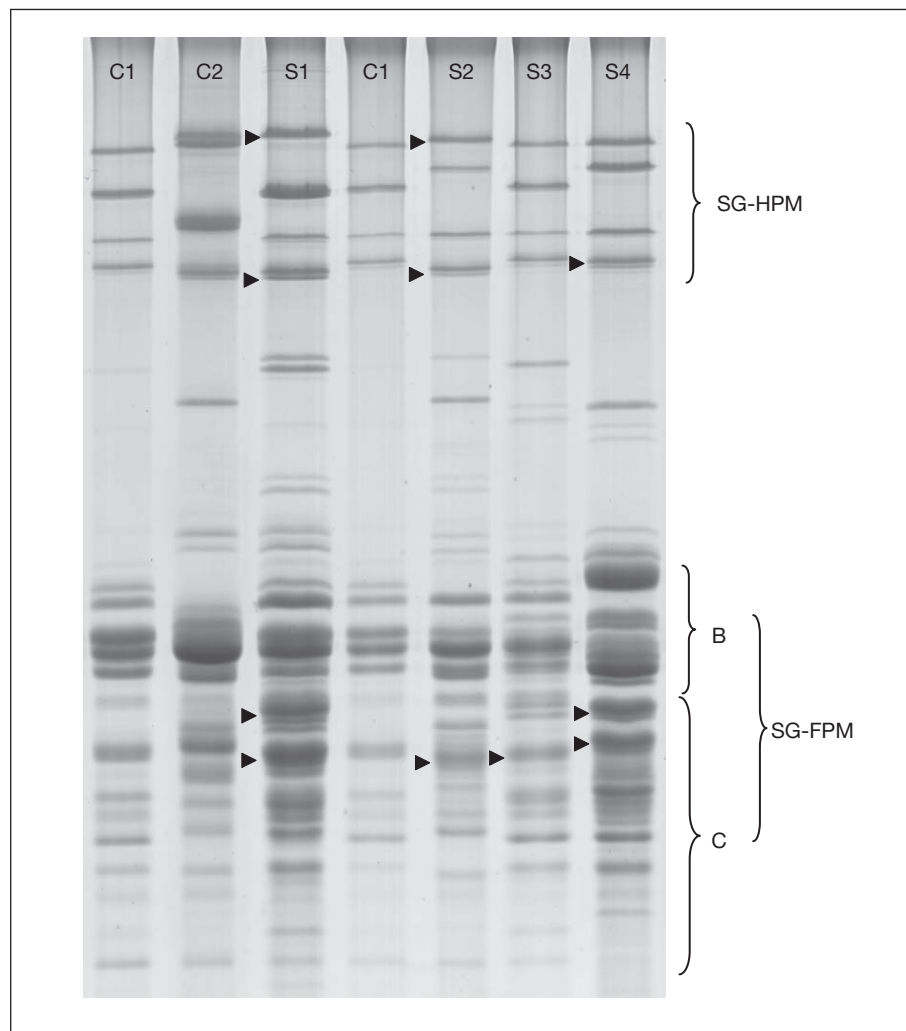
4- les SG-HPM et SG-FPM, de par les liaisons disulfures qui sont engagées entre ces sous-unités, ont une forte influence sur la taille des polymères et, par conséquent, sur la force et la ténacité de la pâte. Les gliadines – qui sont des protéines monomériques – agissent comme agent de viscosité et leur proportion influence

l'extensibilité (Popineau *et al.*, 1994, Gupta *et al.*, 1995, Aussenac *et al.*, 2001). Les connaissances génétiques et biochimiques sur ces marqueurs furent transmises aux sélectionneurs qui peuvent les utiliser dans 1) les choix des parents avant croisement ; 2) la réalisation de rétrocroisements ; 3) la création de populations ; 4) l'analyse des descendance ; 5) la création de blés synthétiques (figure 1). La diversité des protéines de réserve des espèces proches du blé tendre telles que le triticale, le blé dur et les espèces diploïdes a aussi été analysée.

L'utilisation de ces protéines dans des applications industrielles, notamment comme agent émulsifiant ou plastifiant, est possible et d'importants développements sont envisageables.

## La dureté de l'albumen

De nombreuses autres recherches sur les bases biochimiques, génétiques et moléculaires de la qualité des blés sont

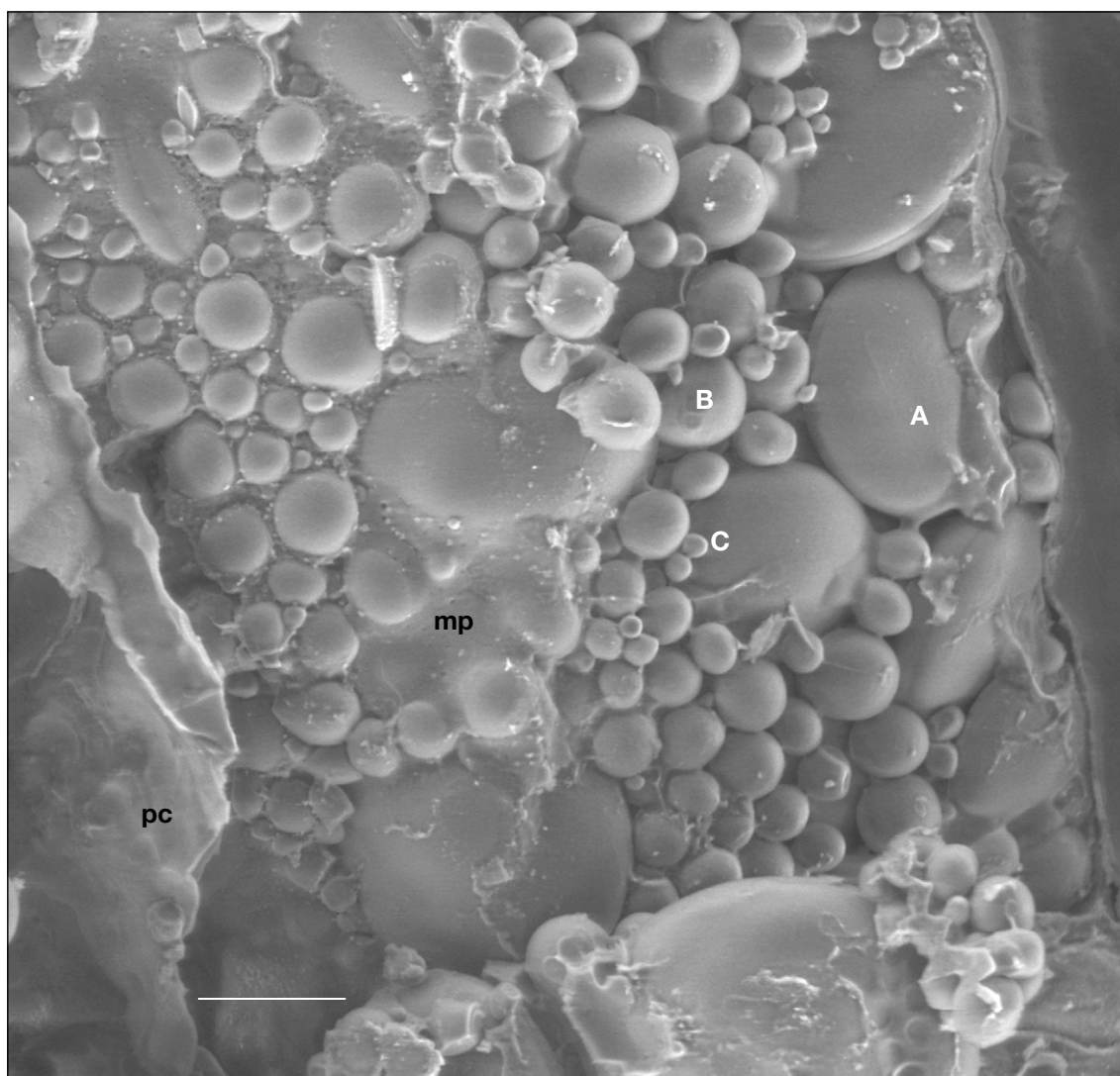


**Figure 1.** Diversité des sous-unités de gluténines de hauts et faibles poids moléculaire (SG-HPM et SG-FPM) de blés synthétiques (S1 à S4) obtenus par croisement d'un blé tétraploïde (génom AB) avec différentes accessions de *Triticum tauschii* (génom D).

**Figure 1.** Diversity of the high and low molecular weight glutenin subunits (HMW-GS and LMW-GS) of synthetic wheats (S1 to S4) issued from crossing tetraploid wheat (genome AB) with different *Triticum tauschii* (genome D) accessions. Cn: Control hexaploid wheats (ABD).

Cn : blés hexaploïdes (ABD) témoins ; les flèches indiquent plusieurs nouvelles sous-unités des gluténines apportées par ces blés synthétiques obtenus par Joseph Jahier, Inra.

Arrows are new glutenin subunits brought by these synthetic wheats made by Jahier J, INRA.



**Figure 2.** Cellule d'un albumen de blé vue au microscope électronique à balayage « environmental » (F.E.I. Co Eindhoven Holland) montrant les granules d'amidon de type A (> 10 microns), B (2-10 microns) et C (< 2 microns), plus ou moins insérées dans la matrice protéique (mp). pc : paroi cellulaire (échelle : 10 microns).

**Figure 2.** Environmental scanning electron microscopy (F.E.I. Co Eindhoven Holland) of endosperm cell showing starch granules of A type (> 10 microns), B type (2-10 microns) and C type (< 2 microns), more or less entrapped in protein matrix (mp). pc: cell wall (bar scale: 10 microns).

Photo : Brigitte Gaillard-Martinie, Inra.

conduites dans le but d'identifier des marqueurs associés à la valeur d'utilisation des blés. Ainsi en est-il pour la dureté du grain. Celle-ci peut être définie comme sa résistance à l'écrasement. La dureté n'est pas liée à la teneur en protéines du grain, mais elle est fonction de l'adhésion qu'ont les grains d'amidon à la matrice protéique qui les insère (*figure 2*). Cette matrice protéique est principalement formée des protéines de réserve qui sont libérées des corpuscules protéiques lors de la déshydratation du grain. Les gènes des puroindolines *PinA*

et *PinB* situés au locus majeur de la dureté *Ha/ba*, sur le bras court du chromosome 5D, présentent une diversité allélique qui permet d'approcher la dichotomie « *hard/soft* » (voir, pour revue, Mikulíková, 2007). De nombreux allèles ont été trouvés pour ces puroindolines. À ce jour, aucune étude portant sur la fonction de ces variants alléliques et/ou sur leur variation quantitative (Igrejas *et al.*, 2001) n'a été suffisamment convaincante pour admettre que les puroindolines soient directement impliquées dans l'adhésion de la matrice

protéique aux granules d'amidon. Cependant ces marqueurs offrent pour l'instant une possibilité de distinction entre l'albumen de type « *hard* » de celui de type « *soft* », très utile dans l'analyse génétique des blés. Les variations de dureté de l'albumen (observables par exemple entre les « *very soft* » et les « *medium soft* », ou entre les « *soft* » et les « *medium hard* ») sont aussi dues à de nombreux autres facteurs génétiques, dont certains semblent influencés par l'environnement (facteurs agro-climatiques) (Igrejas *et al.* 2002). Ainsi,

les marqueurs de ce gène majeur *Ha/ba* sont à ce jour principalement utilisés pour orienter les grandes classes d'utilisation, mais largement insuffisants pour préciser la valeur de dureté de l'albumen telle que mesurée par spectrométrie infrarouge, soit sur grain entier, soit à travers la granulométrie de la farine.

## Les arabinoxylanes

En plus de la dureté du grain, les arabinoxylanes ont fait l'objet de recherches qui ont révélé leur influence sur les caractéristiques technologiques et alimentaires de la farine. Ces composés pariétaux, qui représentent en masse respectivement moins de 3 % et 7 % de la farine et du grain, ont une grande aptitude à retenir l'eau. Ces arabinoxylanes sont formés d'une chaîne de xylose sur laquelle peuvent être branchés des arabinoses. Ils présentent une fraction soluble dans l'eau, un rapport arabinose/xylose et une variation quantitative qui sont fortement héréditaires. Un QTL<sup>3</sup> majeur a été trouvé sur le bras long du chromosome 1B (Martinant *et al.*, 1998). D'autres travaux ont montré que ces pentoses pariétaux étaient polymorphes et sous le contrôle de nombreux autres gènes (voir, pour synthèse, Saulnier *et al.*, 2007). Demain, il sera possible d'utiliser des marqueurs moléculaires permettant de suivre leur variation dans des descendance. Depuis une décennie, l'Institut national de recherche agronomique (Inra) utilise la mesure des arabinoxylanes par viscosimétrie capillaire, pour améliorer l'efficacité de la sélection des blés destinés à la biscuiterie et à l'alimentation des monogastriques (Oury *et al.*, 1998). Une quantité optimale en arabinoxylanes est à préconiser pour la panification. En effet, un cultivar ayant une teneur trop élevée en arabinoxylanes aura une pâte collante impropre à la panification, en raison de leur capacité à retenir l'eau. Une teneur trop faible n'est cependant pas recommandable, car les arabinoxylanes ont une action hypocholestérolémiant (Lopez *et al.*, 1999) qu'il convient de maintenir dans les produits panifiés.

<sup>3</sup> Quantitative Trait Loci.

## D'autres marqueurs en perspective

La recherche de marqueurs moléculaires pour de nombreux caractères est activement poursuivie chez le blé tendre, notamment pour sélectionner des génotypes développant des résistances aux maladies (Keller *et al.*, 2008), maîtriser l'efficacité de l'absorption azotée et de sa remobilisation vers le grain (Laperche *et al.*, 2007) et améliorer la réponse de la plante au stress hydrique (Richards *et al.*, 2008) ou encore celle du grain au stress thermique (Majoul *et al.*, 2004). En dehors des caractéristiques rhéologiques de la pâte, aujourd'hui assez bien maîtrisées par le recours à plusieurs des marqueurs ci-dessus évoqués, des paramètres très complexes tels que le volume du pain et la note totale en panification sont encore dépourvus de marqueurs pertinents. Les recherches sur l'amélioration de la qualité des blés s'orientent également aujourd'hui vers les bases moléculaires de la composition nutritionnelle du grain et de sa valeur pour la santé du consommateur. La teneur en minéraux du grain, largement influencée par la richesse naturelle du sol en ces éléments, n'est que partiellement accessible à l'amélioration génétique (Oury *et al.*, 2006). Néanmoins, pour certains de ces minéraux (magnésium et zinc) et pour de nombreuses vitamines, des avancées sont possibles, notamment par l'analyse de la couche à aleurone. La recherche de marqueurs associés à la valeur santé du blé n'en est qu'à ses débuts (Nakamura *et al.*, 2005 ; Laurière *et al.*, 2007, Snégaroff *et al.*, 2006). En plus de la maladie cœliaque, plusieurs pathologies telles que des allergies (dermatose, eczéma, rhinite), des troubles intestinaux, ainsi que l'asthme du boulanger – principale maladie professionnelle –, sont dues à des constituants de la farine. Ces pathologies affecteraient au total environ 1 % de la population française. Les analyses protéomiques des fractions protéiques solubles de l'albumen, mais aussi de la couche à aleurone (Laubin *et al.*, 2008), vont apporter de nouvelles perspectives d'identification de marqueurs associés à ces pathologies et, ultérieurement, permettre de rechercher des variants moins inductibles. Ainsi, le facteur essentiel responsable du choc anaphylactique observé

après une ingestion de produit à base de farine suivie d'un effort physique a été identifié et une sélection génétique de blés dépourvus de ces protéines est désormais possible (Denery-Papini *et al.*, 2007). D'autres marqueurs sont en cours d'identification et, même si certains allergènes ne peuvent être retirés sans modifier profondément les propriétés technologiques de la farine, l'obtention de blés moins allergéniques est désormais envisageable. ■

### Remerciements

Brigitte Gaillard-Martinie et Joseph Jahier sont vivement remerciés pour leur participation à la production respectivement des figures 2 et 1.

### Références

- Aussenac T, Carceller JL, Kleiber D. Changes in SDS solubility of glutenin polymers during dough mixing and resting. *Cereal Chem* 2001 ; 78 : 39-45.
- Branlard G, Dardevet M, Amiour N, Igrejas G. Allelic diversity of HMW and LMW glutenin subunits and omega-gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genet Resour Crop Evol* 2003 ; 50 : 669-79.
- Branlard G, Dardevet M, Saccomano R, Lagoutte F, Gourdon J. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica* 2001 ; 119 : 57-9.
- Branlard G, Metakovsky EV. Some *Gli* alleles related to common-wheat dough quality. In: C. Wrigley F. Békés and W. Bushuk, eds. *Gliadin and Glutenin. The unique balance of wheat quality*. St Paul (Minnesota): AACC, 2006.
- Denery-Papini S, Laurière M, Branlard G, *et al.* Influence of the Allelic Variants Encoded at the Gli-B1 Locus, Responsible for a Major Allergen of Wheat, on IgE Reactivity for Patients Suffering from Food Allergy to Wheat. *J Agric Food Chem* 2007 ; 55 : 799-805.
- Gobaa S, Bancel E, Branlard G, Kleijer G, Stamp S. Proteomic analysis of wheat recombinant inbred lines: variations in prolamins and dough rheology. *J Cereal Sci* 2008 ; 47 : 610-9.
- Gupta RB, Popineau Y, Lefebvre J, Cornec M, MacRitchie F. Biochemical basis of flour properties in bread wheats. II. Changes in polymeric protein formation and dough/gluten properties associated with the loss of low *Mr* or high *Mr* glutenin subunits. *J Cereal Sci* 1995 ; 21 : 103-6.
- Igrejas G, Gaborit T, Oury FX, Chiron H, Marion D, Branlard G. Genetic and environmental effects on puroindoline-a and puroindoline-b and their technological properties in French bread wheats. *J Cereal Sci* 2001 ; 34 : 37-47.

- Igrejas G, Leroy P, Charmet G, Gaborit T, Marion D, Branlard G. Mapping QTLs for grain hardness and puroindoline contents in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* 2002 ; 106 : 19-27.
- Keller B, Krattinger S, Yahiaoui N, *et al.* *Molecular analysis of fungal disease resistance in wheat*. 11th International Wheat Genetics Symposium, Brisbane, 24-29 August 2008. Brisbane : IPB ; University of Zurich, 2008.
- Laperche A, Brancourt-Hulmel M, Heumez ME, *et al.* Using genotype x nitrogen interaction variables to evaluate the QTL involved in wheat tolerance to nitrogen constraints. *Theor Appl Genet* 2007 ; 115 : 399-405.
- Laubin B, Lullien-Pellerin V, Nadaud I, Gaillard-Martinie B, Chambon C, Branlard G. Isolation of the wheat aleurone layer for 2D electrophoresis and proteomics analysis. *J Cereal Sci* 2008 ; 48 : 709-14. Doi : 10.1016/j.jcs.2008.03.004.
- Laurière M, Pecquet C, Boulenc E, *et al.* Genetic differences in omega-gliadins involved in two different immediate food hypersensitivities to wheat. *Allergy* 2007 ; 62 : 890-6.
- Lopez HW, Levrat MA, Guy C, Messenger A, Demigné C, Rémésy C. Effects of soluble corn bran arabinoxylans on cecal digestion, lipid metabolism, and mineral balance (Ca, Mg) in rats. *J Nutritional Biochemistry* 1999 ; 10 : 500-9.
- Luo C, Griffin WB, Branlard G, McNeil DL. Comparison of low- and high molecular-weight glutenin allele effects on flour quality. *Theor Appl Genet* 2001 ; 102 : 1088-98.
- Majoul T, Bancel E, Triboi E, Ben Hamida J, Branlard G. Proteomic analysis of the effect of heat stress on hexaploid wheat grain: characterisation of heat responsive proteins from non prolamins fraction. *Proteomics* 2004 ; 2004 : 4 : 505-13.
- Martinant JP, Cadalen T, Billot A, *et al.* Genetic analysis of water extractable arabinoxylans in bread wheat endosperm. *Theor Appl Genet* 1998 : 97 : 1069-75.
- McIntosh RA, Yamazak Y, Devos KM, Dubcovsky J, Rogers J, Appels R. *Catalogue for gene symbols for wheat*. 10th International Wheat Genetics Symposium. Paestum (Italie), 2003.
- Metakovsky EV, Branlard G, Graybosch RA. Gliadins of common wheat Polymorphism and Genetics. In : Wrigley C, Békés F, Bushuk W, eds. *Gliadin and Glutenin. The unique balance of wheat quality*. St Paul (Minnesota) : AACC, 2006.
- Mikulíková D. The effect of friabilin on wheat grain hardness. *Czech J Genet Plant Breed* 2007 ; 73 : 33-5.
- Nakamura A, Tanabe S, Watanabe J, Makino T. Primary screening of relatively less allergenic wheat varieties. *J Nutr Sci Vitaminol* 2005 ; 51 : 204-6.
- Oury FX, Carré B, Pluchard P, Berard P, Nys Y, Leclercq B. Genetic variability and stability of poultry feeding related characters in wheat, in relation to environmental variation. *Agronomie* 1998 ; 18 : 139-40.
- Oury F, Leenhardt F, Rémésy C, Chanliaud E. Genetic variability and stability of grain magnesium zinc and iron concentrations in bread wheat. *European J Agronomy* 2006 ; 25 : 175-7.
- Popineau Y, Cornec M, Lefebvre J, Marchylo B. Influence of high Mr glutenin subunits on the glutenin polymers and the rheological properties of gluten subfractions on near-isogenic lines of wheat Sicco. *J Cereal Sci* 1994 ; 19 : 231.
- Richards RA, Rebetzke GJ, Condon AG, *et al.* *Genetic improvement of wheat for dry environments – a trait based approach*. 11th International Wheat Genetics Symposium, Brisbane, 24-29 August 2008. Canberra (Australie): CSIRO Plant Industry, 2008.
- Rousset M, Carrillo JM, Qualset CO, Kasarda DD. Use of recombinant inbred lines of wheat for study of associations of high-molecular-weight glutenin subunit alleles to quantitative traits. *Theor Appl* 1990 : 79 : 321-30.
- Saulnier L, Sado PE, Branlard G, Charmet G, Guillon F. Wheat arabinoxylans: Exploiting variation in amount and composition to develop enhanced varieties. *J Cereal Sci* 2007 : 46 : 261-81. doi : 10.1016/j.jcs.2007.06014.
- Shewry PR, Halford NG, Tatham AS, Popineau Y, Lafiandra D, Belton PS. The high molecular weight subunits of wheat glutenin and their role in determining wheat processing properties. *Adv Food Nutr res* 2003 ; 45 : 219-302.
- Snégaroff J, Bouchez-Mahiout I, Pecquet C, Branlard G, Laurière M. Study of IgE Antigenic Relationships in Hyper sensitivity to Hydrolyzed Wheat Proteins and Wheat-Dependent Exercise-Induced Anaphylaxis. *Int Arch Allergy Immunol* 2006 ; 139 : 201-8.
- Wrigley CW, Békés F, Bushuk W. *Gliadin and Glutenin: The unique balance of wheat quality*. St Paul (Minnesota) : AACC, 2006.