

# Composição proteica de grãos

## *Capítulo 1*

*Osmar Rodrigues, Agostinho Dirceu  
Didonet, Mauro Cesar CelaroTeixeira*

**A** composição proteica dos grãos de trigo assume extrema importância, uma vez que 80% dessa proteína constitui o glúten, principal determinante da qualidade dos produtos de panificação e de pastificação. O conteúdo de proteína dos grãos é influenciado por práticas culturais (manejo do solo, fertilidade, tratamentos fitossanitários, época de semeadura, época de colheita) e, em menor grau, pela herança genética da cultivar. Por outro lado, a variação da qualidade proteica entre variedades é uma característica genética. Essas proteínas, localizadas no endosperma do grão de trigo, após a sua síntese no retículo endoplasmático, são depositadas na estrutura proteica durante o crescimento de grãos (PAYNE, 1986), sendo a maioria delas formadoras do glúten e constituem as proteínas de armazenamento. Outras proteínas, cerca de 20% (albuminas e globulinas) do conteúdo total de proteínas dos grãos, possuem funções metabólicas e estruturais, são solúveis em água e estão localizadas no embrião e na periferia do endosperma.

As proteínas encontram-se em maior concentração no em-

brão (30%) e na camada de aleurona (19,7%), do que no endosperma e pericarpo (4,4%). No endosperma sua concentração aumenta do centro em direção a periferia, cuja concentração média é de 6,2% no endosperma interno, 8,8% no endosperma médio e 13,7% no endosperma externo. Se considerarmos o total de proteína da semente em cada parte do grão (pericarpo, aleurona, endosperma e embrião), o pericarpo possui cerca de 4%, a aleurona 15,5%, o endosperma 72,5% e o embrião 8% do peso total.

A avaliação da qualidade de trigo é realizada verificando-se os potenciais qualitativos e quantitativos de suas proteínas, principalmente das do glúten. O glúten é o responsável pela absorção de água e pela retenção de gás carbônico, conferindo à farinha propriedades que tornarão o produto final de bom volume, textura interna sedosa e granulometria aberta (TIPPLES et al., 1982), características estas que classificam o trigo como de boa qualidade.

Para a obtenção de produtos derivados da farinha de trigo, tais como pães, bolos, bolachas e biscoitos, torna-se importante a avaliação da combinação entre a qualidade e a quantidade de proteínas presente na farinha de trigo. Para a fabricação do pão francês, por exemplo, o teor de proteína ideal, calculado em base seca, situa-se na faixa de 10,5% a 13%; para o pão de forma, a quantidade de proteína é de 11,5% a 14%; para bolachas do tipo crackers, de 8% a 10,5%; para os demais tipos de bolacha, de 7,5% a 9%; para bolos, de 5% a 7,5%; para extração de glúten vital, de 14% a 17%; e para massas curtas, de 8,5% a 10,5% (SCHILLER, 1984). Portanto, o uso está associado ao teor de proteína e, conseqüentemente, os trigos podem ser assim classificados.

Os trigos podem também ser separados quanto à dureza. A dureza de grãos é definida como a dificuldade de desintegração dos grãos quando sobre eles é exercida uma pressão (SIMMONDS, 1974). Assim podem ser classificados como duro (hard), pelo requerimento de mais energia para quebrar o endosperma o que produz um maior número de grânulos de amido fisicamente danificados, durante o processo de moagem. Trigo brando (soft), ao contrário, produz farinha com menor nível de danos no amido. Grânulos de amido danificados absorvem mais água, o que explica a maior absorção de água por farinha de trigo “hard” comparativamente ao trigo “Soft”, para o mesmo nível de proteína no trigo. Assim, esse arranjo de constituintes do grão, como proteínas e amido, bem como seu grau de interação molecular, que confere essas características que permitem classificá-lo dessa forma (POMERANZ & WILLIAMS, 1990; HUEBNER & GAINES, 1992).

Os trigos hexaploides (*Triticum aestivum*) podem também ser classificados em duros, semiduros e brandos, quanto a aptidão para panificação. Assim, os trigos duros e semiduros possuem aptidão para panificação, enquanto os brandos são usados para produção de biscoito. Por outro lado, os trigos tetraploides (*Triticum durum*) são conhecidos como “duros” ou “candeal” com aptidão para produção de macarrão “massas” e possuem o endosperma muito duro “cristalino”. Pela composição química, os trigos duros originam farinhas com alto teor de proteínas, superior ao de trigo brando, sendo este último mais indicado para bolachas e bolos (BORGHI et al., 1997). A diferença entre o trigo duro e o vitroso se deve ao grau de interação entre os componentes químicos do grão (POMERANZ & WILLIAMS, 1990). As fortes ligações

moleculares do trigo verdadeiramente “duro” dificultam a sua ruptura, enquanto grãos apenas vitrosos podem ser rompidos sob pressão, com relativa facilidade. Essa vitrosidade é resultado do índice de refração da luz, influenciado por ligações do tipo “*pontes de hidrogênio*” que ocorrem entre as moléculas componentes do grão (POMERANZ & WILLIAMS, 1990; JIA et al., 1996a). Segundo os mesmos autores, altas doses de nitrogênio e altas temperaturas na fase de maturação dos grãos fazem com que os grãos de trigo adquiram o estado de vitrosidade, independente de o trigo ser brando ou duro.

Estudos da qualidade de proteína de trigo iniciaram por volta de 1745, com o isolamento e a caracterização do glúten de trigo. Contudo, somente a partir de 1924 as proteínas foram classificadas quanto a sua solubilidade em: *albuminas* (baseando-se na sua extração seqüencial em água), *globulinas* (baseando-se na sua extração em solução salina diluída), *prolaminas* (baseando-se na sua extração em mistura álcool-água) e *glutelinas* (baseando-se na sua extração em ácido ou em base diluída). Os termos prolaminas e glutelinas são genéricos aplicáveis pela similaridade na extração da fração de proteínas de todos os cereais. Essa classificação foi, naturalmente, estabelecida antes de se conhecer detalhadamente a estrutura das proteínas.

As *prolaminas*, que ocorrem somente em cereais e em outras gramíneas, são as principais proteínas de reserva nessas plantas, à exceção de aveia e de arroz. Dependendo do tipo de cereal, as *prolaminas* recebem nomes triviais, baseados no nome em latim da planta, como é o caso da *hordeína* da cevada.

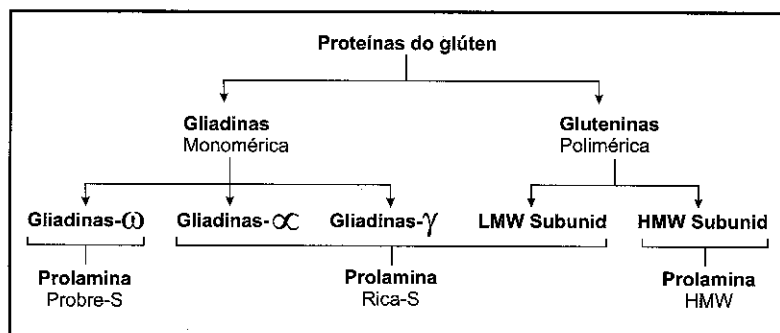
As *prolaminas* podem ser extraídas em duas frações, na ausência e na presença de agentes redutores. A primeira fração

(sem agente redutor) corresponde a *prolaminas* definidas quanto a solubilidade. A segunda fração (com agente redutor) consiste em polipeptídios, que não são solúveis em meio álcool-água devido à presença de “*pontes de enxofre*” (pontes de dissulfeto) intercadeias. Embora esse grupo tenha sido inicialmente definido, quanto a solubilidade como *glutelinas*, é atualmente aceito que elas constituem parte da fração das *prolaminas*. Em trigo, especificamente, essas duas frações são chamadas *gliadinas* e *gluteninas* e juntas formam o glúten, uma massa coesiva e viscoelástica (FINNEY et al., 1987; SHEWRY, 1995). Mais precisamente, glúten é o nome genérico dado ao conjunto dessas proteínas insolúveis que possuem a capacidade de formar massa, isto é, quando são misturadas farinha de trigo e água, pode-se observar a formação de uma massa constituída da rede proteica do glúten ligada aos grânulos de amido. No processo de panificação, o glúten retém o gás carbônico produzido durante a fermentação e faz com que o pão aumente de volume. Uma farinha de trigo forte possui, em geral, maior capacidade de retenção de gás carbônico, e uma farinha fraca, por sua vez, apresenta deficiência nessa característica (KENT, 1983; RAO, 1989).

A qualidade do glúten depende da combinação entre elasticidade e extensibilidade e de um preciso balanço dessas propriedades para uma boa panificação. Essa característica (elasticidade) está associada à fração de gluteninas, as quais consistem em subunidades de alto peso molecular (HMW-prolaminas) e subunidades de baixo peso molecular (LMW-prolaminas) ligadas por pontes de dissulfeto intermoleculares. A quantidade desses macropolímeros está também correlacionada com a qualidade de panificação (FIELD et al., 1983). Por outro lado, a viscosidade (extensibilidade) está associa-

da às gliadinas (Gliadinas- $\Omega$ ) pobres em enxofre e às gliadinas (Gliadinas  $\alpha$  e  $\gamma$ ) ricas em enxofre, as quais interagem entre si e com polímeros de gluteninas (RAWSON & EVANS, 1970; SUTTON et al., 1990; PRESTON et al., 1991; POPINEAU et al., 1994; STONE et al., 1995) por pontes de hidrogênio e interações hidrofóbicas. A Fig. 1 apresenta um esquema de classificação das proteínas do glúten, baseando-se na sua homologia estrutural e genética.

As prolaminas são caracterizadas pelo alto nível de prolina e glutamina, que junto representam mais da metade do total de nitrogênio do grão. As prolaminas são classificadas em três grupos: a) ricas em enxofre; b) pobres em enxofre; e c) de alto peso molecular (HMW=High molecular weight) (SHEWRY, 1995). Em trigo pão (hexaploide), existem 3, 4 ou 5 subunidades de prolaminas de alto peso molecular, também chamadas subunidades de *gluteninas de alto peso molecular* (SHEWRY, 1995).



**Fig. 1:** Classificação funcional e molecular das proteínas do glúten.

*As subunidades de alto peso molecular de gluteninas têm*

merecido grande atenção, pois a variação alélica em sua composição está associada a diferenças na qualidade de panificação (PAYNE et al., 1987). Devido ao seu alto peso molecular e às suas fortes ligações intermoleculares e interações não covalentes envolvendo pontes de hidrogênio e ligações hidrofóbicas, a *glutenina* é praticamente insolúvel em água (RAO, 1989; CIAFFI et al., 1996). Parece existir uma relação direta entre a insolubilidade das proteínas com o volume do pão (DUPUIS et al., 1996). Os polímeros de glutenina compreendem subunidades proteicas classificadas em dois grupos: um de alto peso molecular e outro de baixo peso molecular, ligadas por pontes sulfidrílicas (McGUIRE & McNEAL, 1974; PRESTON et al., 1991; SHEWRY & TATHAM, 1997). As subunidades de alto peso molecular, e também as inter-relações físico-químicas entre elas, estão relacionadas com a qualidade para panificação. Essa relação pode ser atribuída às diferenças quantitativas entre as subunidades de alto peso molecular ou às diferenças estruturais que influenciam as suas propriedades funcionais (LUKOW & McVETTY, 1991; STONE & NICOLAS, 1996a, 1996b).

Tanto as gliadinas quanto as gluteninas podem ser identificadas através de eletroforese (HUEBNER & BIETZ, 1988). Esses dois tipos de proteínas compreendem aproximadamente 80% do conteúdo proteico da farinha de trigo e, portanto, conferem a estrutura básica da massa. Elas são classificadas de acordo com sua mobilidade eletroforética em gliadinas e em gluteninas de alto e baixo peso molecular (METAKOVSKY et al., 1997; SHOMER et al., 1998).

As subunidades de glutenina de alto peso molecular desempenham um papel importante na formação do glúten e de suas propriedades e portanto, no processo de panificação

(SHEWRY, 1995; SHEWRY & TATHAM, 1997). Porém não é suficiente caracterizar as subunidades de alto peso molecular do ponto de vista qualitativo. É necessário, também, conhecer suas quantidades absolutas e suas proporções relativas para se determinar a qualidade da farinha (SCHROPP & WIESER, 1996). Assim, variações na qualidade de panificação podem ocorrer mesmo para farinhas com iguais conteúdo de glúten. Tais variações podem ser decorrentes do desequilíbrio entre as frações de gliadinas e gluteninas, bem como da presença de determinadas “bandas” de gliadinas e gluteninas.

Payne et al.(1987) identificaram subunidades de gliadinas e gluteninas associadas com a qualidade de panificação:

- a) gluteninas de alto peso molecular (APM), cujos genes que a codificam localizam-se no braço longo (BL) dos cromossomas 1A, 1B e 1D nos locus *Glu A1*, *Glu B1* e *Glu D1*;
- b) gluteninas de baixo peso molecular (BPM) e Gliadinas ( $\alpha$  e  $\gamma$ ) cujos genes que a codificam localizam-se no braço curto (BC) dos cromossomas 1A, 1B e 1D no locus *Gli A<sub>1</sub>*, *Gli B<sub>1</sub>*, e *Gli C<sub>1</sub>*, e
- c)  $\alpha$ -gliadinas e  $\beta$ -gliadinas cujos genes que a codificam estão localizados no braço curto (BC) do cromossoma 6A, 6B e 6C no locus *Gli A<sub>2</sub>*, *Gli B<sub>2</sub>* e *Gli D<sub>2</sub>*. Assim, tais proteínas podem ser manipuladas e recombinadas geneticamente para obtenção de variedades de trigo com melhor qualidade de panificação.

Outros genes, como é o caso do gene localizado nos cromossomas 2D e 7D, têm sido apontados (UHART, 1998) pelo seu efeito melhorador na qualidade de panificação. Por outro



lado, em algumas variedades de trigo outros processos podem ter efeito negativo na qualidade de panificação, como é caso da presença da translocação 1BL/1RS (centeio-trigo), usada no passado como estratégia de incorporação de resistência à ferrugem.

Além das proteínas que compõem o glúten, a qualidade depende também de outras proteínas, lipídios, amido e carboidratos. Dessa forma, as condições de ambiente e de manejo onde se desenvolve a cultura interferem marcadamente na qualidade, através de alterações nas proporções desses componentes (STONE & NICOLAS, 1995b). Assim, nas condições de cultivo de trigo, principalmente na região sul, onde os problemas de qualidade são intensos, em virtude da instabilidade do ambiente, torna-se imprescindível:

- a) o desenvolvimento de tecnologias que amenizem tais problemas e,
- b) o conhecimento do comportamento temporal da deposição dessas proteínas em função dos principais fatores de ambiente que condicionam a qualidade.

Em geral, as condições de ambiente que influenciam a qualidade do grão (STONE et al., 1997) influenciam também na expressão da constituição genética das cultivares (RAO et al., 1993; STONE & NICOLAS, 1996b). Assim, trigo crescido em ambiente favorável produz bom rendimento e boa qualidade de farinha, ocorrendo o contrário quando crescido em ambiente desfavorável, independente de que as cultivares tenham constituição genética similares. Portanto, cultivares classificadas como superiores ou melhoradoras do ponto de vista genético, quando cultivadas em campo, podem não ter capacidade de produzir farinha com características superio-

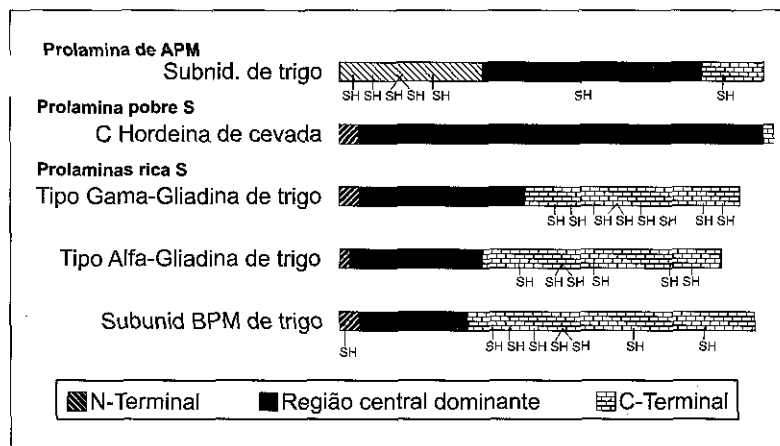
res para panificação. Esse é o grande problema enfrentado nos últimos anos pela triticultura brasileira e um dos principais motivos de instabilidade nos padrões de qualidade e de prejuízos diretos ao produtor na comercialização.

De maneira geral, a possibilidade de interação entre cultivares e ambiente pode afetar até a moagem e, conseqüentemente, o produto final (FOWLER et al., 1990; HUEBNER & GAINES, 1992; STEVENSON & PRESTON, 1996; METAKOVSKY et al., 1997). Mesmo que as condições do ambiente sejam frequentemente consideradas como fator primário na determinação da qualidade do produto final (GRAYBOSCH & MORRIS, 1990; RAO et al., 1993; STEVENSON & PRESTON, 1996; METAKOVISKY et al., 1997), as variações mais significativas na qualidade se devem às interações do genótipo com o ambiente.

## **Natureza das gliadinas e gluteninas**

A seqüência de aminoácidos nas diferentes cadeias de polipeptídios de gliadinas e de gluteninas, apresentam uma certa similaridade. Estes polipepetídios se apresentam com uma região central dominante contendo uma seqüência repetitiva de aminoácidos, ladeados por seqüências não-repetitivas (N-terminal e C-terminal) (Fig. 2). O comprimento dessas seqüências centrais dominantes, varia entre os tipos de subunidade de proteínas. O N ou C-terminal nessas proteínas podem ser formados por poucos aminoácidos ou por um volume maior de polipeptídios. A seqüência característica

repetitiva na porção central dominante, esta associada com os tipos de subunidades: alfa e gama-gliadinas, LMW-glutenina (Prolaminas de trigo ricas-S), ômega-gliadinas (Prolaminas pobres-S), representada na Fig. 2 pela C-Hordeína de cevada (molécula similar estruturalmente). A porção não-repetitiva C-terminal da alfa e gama-gliadina e LMW-Gliadina são estreitamente relacionadas e compostas por resíduos de cisteína (-SH). Por outro lado, na porção N-terminal apenas a LMW-Gliadina entre as prolaminas ricas em enxofre, contém um resíduo de cisteína que poderia explicar a capacidade desse polipeptídeo para formar polímeros. O C-terminal das prolaminas ricas em enxofre, são longos e constituem cerca de 1/3 a 1/2 das cadeias de polipeptídeos, enquanto o N-terminal é composto por cerca de 5 a 14 aminoácidos de comprimento.



**Fig. 2.** Característica estrutural de gluteninas e gliadinas destacando o comprimento da região central dominante e a presença de resíduos de aminoácidos de cisteína na porção C e N-terminal.

Fonte: Adaptada de Schofield, 1994.

## Referências Bibliográficas

ALTENBACH, S. B.; DUPONT, F. M.; KOTHARI, K. M.; CHAN, R.; JOHNSON, E. L.; LIEU, D. Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat. **Journal of Cereal Science**, London, v. 37, p. 9-20, 2003.

AUSTIN, R. B.; BINGHAM, J.; BLACKWELL, R. D.; EVANS, L. T.; FORD, M. A.; MORGAN, C. L.; TAYLOR, M. Genetic improvements in winter wheat yield since 1900 and associated physiological changes. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 94, p. 675-689, 1980.

AUSTIN, R. B.; EDRICH, J. A.; FORD, M. A.; BLACKWELL, R. D. The fate of dry matter, carbohydrates and  $^{14}\text{C}$  lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. **Annals of Botany**, London, v. 41, p. 1309-1321, 1977.

AUSTIN, R. B.; FORD, M. A.; MORGAN, C. L. Genetic improvement in the yield of winter wheat: A further evaluation. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 112, p. 295-301, 1989.

BARNEIX, A. J.; FATTA, N.; KADE, M.; PFLÜGER, L.; SUAREZ, E. Y. The short arm of chromosome 7B effects grain protein concentration in wheat. **Cereal Research Communications**, Szeged, v. 26, p. 101-106, 1998.

BARNEIX, A. J.; GUITMAN, M. R. Leaf regulation of the nitrogen concentration in the grain of wheat plants. **Journal Experimental Botany**, London, v. 44, p. 1607-1612, 1993.

BARNEIX, A. J. Physiology and biochemistry of source-regulated protein accumulation in the wheat grain. **Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 164, p. 581-590, 2007.

BASSOI, M. C.; FLINTHAM, J.; RIEDE, C. R. Analysis of preharvest sprouting in three Brazilian wheat populations. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 41, n. 4, p. 583-590, 2006.

BEWLEY, J. D.; BLACK, M. **Seeds physiology of development and germination**. 2. ed. New York: Plenum Press, 1994. 445 p.

BHATIA, C. R.; RABSON, R. Bioenergetic consideration in cereal breeding for protein improvement. **Science**, Washington, DC, v. 194, p. 1418-1421, 1976.

BLANCO, A.; GIOVANNI, C. de; LADDOMADA, B.; SCIANCALEPORE, A.; SIMEONE, R.; DEVOS, K. M.; GALE, M. D. Quantitative trait loci influencing grain protein content in tetraploid wheats. **Plant Breeding**, Berlin, v. 115, p. 310-316, 1996.

BORGHI, B.; CORBELLINI, M.; MINOIA, C.; PALUMBO, M. M.; DI FONZO, N.; PERENZIN, M. Effects of Mediterranean climate on wheat bread-making quality. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 6, p. 145-154, 1997.

BOUWMEESTER, H. J.; KARSSSEN, C. M. The effect of environmental condition on the annual dormancy patterns of seeds of *Spergula arvensis*. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 71, p. 64-73, 1993.

CANTAMUTTO, M. A.; MOKEL, F. E.; GALLEZ, L. M.; GULLACE, G. D. Influencia de la fertilización nitrogenada sobre el "lavado" del grano de trigo. **Revista de la Facultad de Agronomía**, Buenos Aires, v. 61/62, p. 131-141, 1985/1986.

CAPUTO, C.; FATTA, N.; BARNIEX, A. J. The export of amino acid to the floem is altered in wheat plants lacking the short arm of chromosome 7B. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 52, p. 1761-1768, 2001

CIAFFI, M.; TOZZI, L.; BORGHIT, B.; CORBELLINI, M.; LAFIANDRA, D. Effect of heat shock during grain filling on the gluten protein composition of bread wheat. **Journal of Cereal Science**, London, v. 24, p. 91-100, 1996.

CIHA, A. J.; GOLDSTEIN, W. A. Effects of fertility and rain simulation during grain fill on protein content, starch quality, and alpha-amylase activity in winter wheat. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 3., 1983, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westview-Press, 1983. p. 72-78.

CONFORD, C. A.; BLACK, M.; DAUSSANT, J.; MURDOCH, K. M. Alfa amylase production by premature wheat (*Triticum aestivum*). **Journal of Experimental Botany**, London, v. 38, p. 277-285, 1987.

COX, C. M.; QUALSET, C. O.; RAINS, D. W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. I. Dry matter and nitrogen accumulation. **Crop Science**, Madison, v. 25, p. 430-435, 1985.

COX, T. S.; SHROYER, J. P.; BEM-HUI, L.; SEARS, R. G.; MARTIN, T. J. Genetic improvement in agronomic traits of hard red winter wheat cultivars from 1919 to 1987. **Crop Science**, Madison, v. 28, p. 756-760, 1988.

DALLING, M. J. The physiological basis of nitrogen redistribution during grain filling in cereal. In: SCRADER, L.; HOWEL, R. (Ed.). **Exploration of physiological and genetic variability to enhance crop productivity**. Rockland Madison: American Society of Plant Physiologists, 1985. p. 55-71.

DALLING, M. J.; BOLAND, G.; WILSON, J. H. Relation between acid proteinase activity and redistribution of nitrogen during grain development in wheat. **Australian Journal of Plant Physiology**, Stuttgart, v. 3, p. 721-730, 1976.

DANIEL, C.; TRIBOI, E. Changes in wheat protein aggregation during grain development: effects of temperatures and water stress. **European Journal of Agronomy**, Amsterdam, v. 16, p. 1-12, 2002.

DAY, G. E.; PULSEN, G. M.; SEARS, R. G. Nitrogen relation in winter wheat cultivars differing in grain protein percentage and stature. **Journal of Plant Nutrition**, New York, v. 8, p. 555-566, 1985.

DERERA, N. F.; NOLL, J. S. Genetic improvement for sprouting tolerance in white wheats. In: INTERNATIONAL CEREAL AND BREAD CONGRESS, 6., 1978, Winnipeg. **Abstracts...** St. Paul: American Association of Cereal Chemists, 1978.

DESAI, R. M.; BHATIA, C. R. Nitrogen uptake and nitrogen harvest index in durum wheat cultivars varying in their grain protein concentration. **Euphytica**, Wageningen, v. 27, p. 561-566, 1978.

DOMINGUEZ, F.; CEJUDO, F. J. Characterization of the endoproteases appearing during wheat grain development. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 112, p. 1211-1217, 1996.

DUPUIS, B.; BUSHUK, W.; SAPIRSTEIN, H. D. Characterization of acetic acid soluble and insoluble fractions of glutenin of bread wheat. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 73, n. 1, p. 131-135, 1996.

ENTZ, M. H.; FOWLER, D. B. Critical stress periods affecting productivity of no-till winter wheat in western Canada. **Agronomy Journal**, Madison, v. 80, p. 987-992, 1988.

EVANS, M.; BLACK, M.; CHAPMAN, J. Induction of hormone sensitivity by dehydration is one positive role for drying in cereal seed. **Nature**, London, v. 258, p. 144-145, 1975.

FIELD, J. M.; SHEWRY, P. R.; MIFLIN, B. J. Solubilization and characterization of wheat gluten proteins: correlations between the amount of aggregated proteins and baking quality. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 34, p. 370-377, 1983.

FINNEY, K. F.; YAMAZARI, W. T.; JOUNGS, V. L.; RUBENTHALER, G. L. Quality of hard, soft and durum wheats. In: HEYNE, E. G. (Ed.). **Wheat and wheat improvement**. 2. ed. Madison: American Society of Agronomy - Crop Science Society of America - Soil Science Society of America, 1987.



p. 677-748. (ASA. Agronomy, 13).

FORDE, B. G. The role of long-distance signalling in plants responses to nitrate and other nutrients. **Journal Experimental Botany**, London, v. 53, p. 39-43, 2002.

FOWLER, D.B.; BRYDON, J. DARROCH, B.A ; ENTZ, M.H.; JOHNSTON, A M. Environmental and genotype influence on grain protein concentration of wheat and rye. **Agronomy Journal**, v.82, p.655-664, 1990.

FRANCO, F. de A.; PINTO, R. J. B.; SCAPIM, C. A.; SCHUSTER, I.; VIGANO, J.; MARCHIORO, S.; BRACCINI, A. de L. Pré-esfriamento para superação da dormência de sementes de trigo colhidas na época da aturidade. **Revista Brasileira de Sementes**, Brasília, DF, v. 31, n. 2, p. 245-252, 2009.

GALE, M. D.; FLINTHAM, J. E.; MARES, P. Applications of molecular and biochemical markers in breeding for low alpha-amylase wheats. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 5., 1990, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westvie Press, 1990. p. 167-175.

GALE, M. D.; LAW, C. N.; CHOJECKI, A. J.; KEMPTON, R. A. Genetic control of alfa-amylase production in wheat. **Theoretical and Applied Genetics**, New York, NY, v. 64, p. 309-316, 1983.

GALE, M. D.;SALTER, A. M.; LENTON, J. R. The induction of germination alpha-amylase during wheat grain development in unfavourable weather conditions. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN

CEREALS, 4., 1987, Boulder, CO, USA. **Proceedings...**  
Boulder: Westvie Press, 1987. p. 273-282.

GALLAGHER, L. W.; SOLIMAN, K. M.; RAINS, D. W.;  
QUALSET, C. O.; HUFFAKER, R. C. Nitrogen assimilation  
in comon wheat differing in potential nitrate reductase  
activity and tissue nitrate concentration. **Crop Science**,  
Madison, v. 23, p. 913-919, 1983.

GARCIA-MAYA, M.; CHAPMAN, J. M.; BLACK, M. Regulation  
of alfa-amylase formation and gene expression in the  
developing wheat embryo. Role of abscisic acid, on the  
osmotic environment and gibberelin. **Planta**, New York, v.  
181, p. 296-303, 1990.

GLASS, A. D. M.; BRITTO, D. T.; KAISER, B. N.;  
KINGHORN, J. R.; KRONZUCKER, H. J.; KUMAR, A. The  
regulation of nitrate and ammonium transport systems in  
plants. **Journal Experimental Botany**, London, v. 53, p.  
855-864, 2002.

GRAYBOSCH, R. A.; MORRIS, R. An improved SDS-PAGE  
method for the analysis of wheat endosperm storage  
proteins. **Journal of Cereal Science**, London, v. 11, p. 201-  
212, 1990.

HAGBERG, S. A rapid method for determining alpha-  
amylase activity. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 37, p. 218,  
1960.

HAGBERG, S. Simplified method for determining alpha-  
amylase activity. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 38, p. 202-  
203, 1961.

HARPER, L. A.; SHARPE, R. R.; LANGDALE, G. W.,  
GIDDENS, J. E. Nitrogen cycle in a wheat crop: soil, plant  
and aerial nitrogen transport. **Agronomy Journal**, Madison,  
v. 79, p. 965-973, 1987.

HEITHOLT, J. J.; CROY, L. I.; MANESS, N. O.; NGUYEN, H.  
T. Nitrogen partitioning in genotypes of winter wheat differing  
in grain N concentration. **Field Crops Research**,  
Amsterdam, v. 23, p. 133-144, 1990.

HUEBNER, F. R.; BIETZ, J. A. Quantitative variation among  
gliadins of wheats grown in different environments. **Cereal  
Chemistry**, St. Paul, v. 65, n. 4, p. 362-366, 1988.

HUEBNER, F. R.; GAINES, C. S. Relation between wheat  
kernel hardness, environment, and gliadin composition.  
**Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 69, n. 2, p. 148-151, 1992.

JACOBSEN, J. V.; CLOSE, T. J. Control of transient  
expression of chimaeric genes by gibberellic acid and  
abscisic acid in protoplast prepared from mature barley  
aleurone layers. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 16,  
p. 713-724, 1991.

JIA, Y. Q.; FABRE, J. L.; AUSSÉNAC, T. Effects of growing  
location on response of protein polymerisation to increased  
nitrogen fertilisation for the common wheat cultivar Soissons:  
relationship with some aspects of the breadmaking quality.  
**Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 73, p. 526-532, 1996a.

JIA, Y. Q.; MASBOU, V.; AUSSÉNAC, T.; FABRE, J. L.;  
DEBAEKE, P. Effects of nitrogen fertilisation and maturation  
conditions on protein aggregates on the breadmaking quality

of Soissons, a common wheat cultivar. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 73, p. 123-130, 1996b.

JIANG, D.; YUE, H.; WOLLENWEBER, B.; TAN, W.; MU, H.; BO, Y.; DAI, T.; JING, Q.; CAO, W. Effects of post-anthesis drought and waterlogging on accumulation of high-molecular-weight glutenin subunits and glutenin macropolymers content in wheat grain. **Journal of Agronomy and Crop Science**, Madison, v. 195, p. 89-97, 2009.

JOHNSON, V. A.; MATTERN, P. J.; SCHMIDT, J. W. Nitrogen relations during spring growth in varieties of *Triticum aestivum* L. differing in grain protein content. **Crop Science**, Madison, v. 7, p. 664-667, 1967.

KADE, M.; BARNIEX, A. J.; OLMOS, S.; DUBCOVSKY, J. Nitrogen uptake and remobilization in tetraploid langdon durum wheat and a recombinant substitution line with the high grain protein gene *Gpc-B1*. **Plant Breeding**, Berlin, v. 124, p. 343-349, 2005.

KARSSSEN, C. M. Hormonal regulation of seed development, dormancy, and germination studied by genetic control. In: KIGEL, J.; GALILI, G. (Ed.). **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 1995. p. 333-350.

KENT, N. L. **Technology of cereals on introduction for students of food science and agriculture**. 3. ed. Oxford: Pergamon Press, 1983. 221 p.

KERMODE, A. R. Regulatory mechanisms in the transition from seed development to germination: interactions between the embryo and the seed environment. In: KIGEL,

J.; GALILI, G. (Ed.). **Seed development and germination**. New York: Marcel Dekker, 1995. p. 273-332.

KETTLEWEL, P. S.; COOPER, J. M. Field studies on alpha-amylase activity of wheat grain in the absence of sprouting: relationship with grain drying rate and with nitrogen fertilizer application. In: WALKER-SIMMONS, M. K.; RIED, J. L. (Ed.). **Pre-harvest sprouting in cereal**. St. Paul: American Association of Cereal Chemists, 1993. p. 354-361.

KIBITE, S.; EVANS, L. E. Causes of the negative correlation between grain yield and grain protein concentration in common wheat. **Euphytica**, Wageningen, v. 33, p. 801-810, 1984.

KING, R. W. Abscisic acid in developing wheat grain and its relationship to grain growth and maturation. **Planta**, New York, v. 132, p. 43-51, 1976.

KING, R. W.; CHADIN, H. Ear wetting and pre-harvest sprouting of wheat. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 3., 1983, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westview-Press, 1983. p. 36-42.

KIRKMAN, M. A.; SHEWRY, P. R.; MIFLIN, B. J. The effect of nitrogen nutrition on the lysine content and protein composition of barley seeds. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, London, v. 33, p. 115-127, 1982.

KRAMER, T. Environmental and genetic variation for protein content in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). **Euphytica**, Wageningen, v. 28, p. 209-218, 1979.

KUCERA, B.; COHN, M. A.; LEUBNER-METZGER, G. Plant hormone interaction during seed dormancy release and germination. **Seed Science Research**, Oxon, v. 15, p. 281-307, 2005.

LADO, P.; RASI-CCALDOGNO, F.; COLOMBO, R. Promoting effect of usicoccin on seed germination. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, v. 31, p. 149-152, 1974.

LAWLOR, D. W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. **Journal Experimental Botany**, London, v. 53, p. 789-799, 2002.

LÖFFLER, C. M.; BUSCH, R. H. Selection for grain protein, grain yield, and nitrogen partitioning efficiency in hard red spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 22, p. 591-595, 1982.

LÖFFLER, C. M.; RAUCH, T. L.; BUSCH, R. H. Grain and plant protein relationships in hard red spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 25, p. 521-524, 1985.

LUKOW, O. M.; McVETTY, P. B. E. Effect of cultivar and environment on quality characteristics of spring wheat. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 68, n. 6, p. 597-601, 1991.

LUO, C.; BRANLARD, G.; GRIFFIN, W. B.; MCNEIL, D. L. The effect of nitrogen and sulfur fertilization and their interaction with genotype on wheat glutenins and quality parameters. **Journal of Cereal Science**, London, v. 31, p. 185-194, 2000.

MARES, D. J.; GALE, M. D. Control of alpha-amylase synthesis in weath grain. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 5., 1990, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westvie Press, 1990. p. 183-194.

MARES, D. J.; MRVA, K. Late maturity alpha-amylase in wheat. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 6., 1992, Coeur d'Alene, Idaho, USA. **Pre-harvest sprouting in cereals 1992.** St Paul: American Association of Cereal Chemists, 1993. p. 178-184.

MARES, D.; MRVA, K. Late-maturity alpha-amylase: low falling number in wheat in the absence of preharvest sprouting. **Journal of Cereal Science**, London, v. 47, p. 6-17, 2008.

McGRATE, A. J.; NIELSEN, M. T.; PAULSEN, G. M.; HEYNE, E.G. Preharvest sprouting and (alfa-amylase activity in hard red and hard white winter wheat cultivars. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 58, n. 5, p. 424-428, 1981.

McGUIRE, C. F.; McNEAL, F. H. Quality response of 10 hard red spring wheat cultivars to 25 environments. **Crop Science**, Madison, v. 14, p. 175-178, 1974.

McNEAL, F. H.; BERG, M. A.; BROWN, P. L.; McGUIRE, C. F. Productivity and quality response of five spring wheat genotypes, *Triticum aestivum*, L., to nitrogen fertilizer. **Agronomy Journal**, Madison, v. 63, p. 908-910, 1971.

McNEAL, F. H.; BERG, M. A.; McGUIRE, C. F. Grain and planta relationships in eight spring wheat crosses, *Triticum*

MARES, D. J.; GALE, M. D. Control of alpha-amylase synthesis in weath grain. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 5., 1990, Boulder, CO, USA. **Proceedings...** Boulder: Westvie Press, 1990. p. 183-194.

MARES, D. J.; MRVA, K. Late maturity alpha-amylase in wheat. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PRE-HARVEST SPROUTING IN CEREALS, 6., 1992, Coeur d'Alene, Idaho, USA. **Pre-harvest sprouting in cereals 1992.** St Paul: American Association of Cereal Chemists, 1993. p. 178-184.

MARES, D.; MRVA, K. Late-maturity alpha-amylase: low falling number in wheat in the absence of preharvest sprouting. **Journal of Cereal Science**, London, v. 47, p. 6-17, 2008.

McGRATE, A. J.; NIELSEN, M. T.; PAULSEN, G. M.; HEYNE, E.G. Preharvest sprouting and (alfa-amylase activity in hard red and hard white winter wheat cultivars. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 58, n. 5, p. 424-428, 1981.

McGUIRE, C. F.; McNEAL, F. H. Quality response of 10 hard red spring wheat cultivars to 25 environments. **Crop Science**, Madison, v. 14, p. 175-178, 1974.

McNEAL, F. H.; BERG, M. A.; BROWN, P. L.; McGUIRE, C. F. Productivity and quality response of five spring wheat genotypes, *Triticum aestivum*, L., to nitrogen fertilizer. **Agronomy Journal**, Madison, v. 63, p. 908-910, 1971.

McNEAL, F. H.; BERG, M. A.; McGUIRE, C. F. Grain and planta relationships in eight spring wheat crosses, *Triticum*



*aestivum*, L. **Crop Science**, Madison, v. 12, p. 599-601, 1972.

McNEAL, F. H.; McGUIRE, C. F.; BERG, M. A. Recurrent selection for grain protein content in spring wheat. **Crop Science**, Madison, v. 18, p. 779-782, 1978.

METAKOVSKY, E. V.; ANNICCHIARICO, P.; BOGGINI, G.; POGNA, N. E. Relationship between gliadin alleles and dough strength in Italian bread wheat cultivars. **Journal of Cereal Science**, London, v. 25, p. 229-236, 1997.

MIEZAN, K.; HEYNE, E. G.; FINNEY, K. F. Genetic and environmental effects on the grain protein content in wheat. **Crop Science**, Madison, v. 17, p. 591-593, 1977.

MIGUEZ, F.; SIQUIER, A. M.; CAYOL, M.; DOMINGUEZ, M.; MARTINEZ, H. M.; ROGER, A. F.; FIRPO, L.; LAFUENTE, M.; LUZURIAGA, L.; MARIANI, F.; MAYER, F.; NEGRI, R.; VAGO, M.; ZAPIOLA, A. Efecto de la fertilización nitrogenada tardía sobre el contenido de proteínas en grano de trigo. **Revista de Ciencias Agraria y Tecnologia de los Alimentos**, Buenos Aires, v. 15, p. 4-8, 1997.

MILLET, E.; ZACCAI, M.; FELDMAN, M. Paternal and maternal effects on grain wheat and protein percentages in crosses between hexaploid and tetraploid high protein and low protein wheat genotypes. **Genome**, Ottawa, v. 35, p. 257-260, 1992.

MONAGHAN, J. M.; SNAPE, J. W.; CHOJECKI, A. J. S.; KETTLEWELL, P. S. The use of grain protein deviation for identifying wheat cultivars with high grain protein concentration and yield. **Euphytica**, Wageningen, v. 122, p. 309-317, 2001.

MORRIS, C. F.; ANDERBERG, R. J.; GOLDMARK, P. J.; WALKER-SIMMONS, M. K. Molecular cloning and expression of abscisic acid-responsive genes in embryos of dormant wheat seeds. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 95, p. 814-821, 1991.

MOSS, H. J. ; WRIGLEY, C.W.; MacRITCHIE, F.; RANDALL, P.J. Sulphur and nitrogen fertilizer effects on wheat. III- Influence on grain quality. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.32, p.213-226, 1981.

MOU, B.; KRONSTAD, W. E.; SAULESCU, N. N. Grain filling parameters and protein content in selected winter wheat populations: II. Associations. **Crop Science**, Madison, v. 34, p. 838-841, 1994.

NERSON, H.; SIBONY, M.; PINTHUS, J. M. A scale for the assessment of the developmental stage of the wheat spike. **Annals of Botany**, London, v. 45, p. 203-204, 1980.

NICHOLLS, P. B. Induction of sensitivity to gibberellic acid in developing wheat caryopses: effect of rate of dissection. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 6, p. 229-240, 1979.

NISHIKAWA, K.; WATANABE, Y. Change in activity of alpha-amylase in developing and germinating wheat seed. In: INTERNATIONAL WHEAT GENETICS SYMPOSIUM, 7., 1988, Cambridge. **Proceedings...** Cambridge: Institute of Plant Science Research, 1988. p. 597-602.

NODA, K.; KAWABATA, C.; KAWAKAMI, N. Response of wheat grain to ABA and imbibition at low temperature. **Plant**

**Breeding**, Berlin, v. 113, p. 53-57, 1994.

PAYNE, P. I. Varietal improvement in the bread-making quality of wheat contributions from biochemistry and genetics, and future prospects from molecular biology. In: DAY, P. (Ed.). **Biotechnology and crop improvement and protection**. Cambridge: British Crop Protection Council, 1986. p. 69-81. (BCPC Monograph n. 34).

PAYNE, P. I.; NIGHTINGALE, N. A.; KRATTINGER, A. F.; HOLT, L. The relationship between HMW glutenin subunit composition and the bread-making quality of British-grown wheat varieties. **Journal of the Science and Food Agriculture**, London, v. 40, p. 51-65, 1987.

PERRY, M. W.; D'ANTUONO, M. F. Yield improvement and associated characteristics of some Australian spring wheat cultivars introduced between 1860 and 1982. **Australian Journal of Agricultural Research**, Victoria, v. 40, p. 457-472, 1989.

PERTEN, H. Application of the falling number method for evaluating alpha-amylase activity. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 41, p. 127-140, 1964.

POMERANZ, Y.; WILLIAMS, P. C. Wheat hardness: its genetic, structural, and biochemical background, measurement and significance. **Advances in Cereal Science and Technology**, St. Paul, v. 10, p. 471-544, 1990.

POPINEAU, Y.; CORNEC, M.; LEFEBVRE, J.; MARCHYLO, B. Influence of high Mr glutenin subunits on glutenin polymers and rheological properties of glutens and gluten

subfraction of near-isogenic lines of wheat Sicco. **Journal of Cereal Science**, London, v. 19, p. 231-241, 1994.

PRESTON, K. R.; KILBORN, R. H.; MORGAN, B. C.;  
BABB, J. C. Effects of frost and immaturity on the quality of  
a Canadian hard red spring wheat. **Cereal Chemistry**, St.  
Paul, v. 68, n. 2, p. 133-138, 1991.

RAHMAN, S.; KREIS, M.; FORDE, B. G.; SHEWRY, P. R.;  
MIFLIN, B. J. Hordein-gene expression during development  
of the barley endosperm. **Biochemistry Journal**, Ottawa, v.  
223, p. 315-322, 1984.

RAO, A. C. S.; SMITH, J. L.; JANDHYALA, V. K.; PAPENDICK,  
R. I.; PARR, J. F. Cultivar and climatic effects on the protein  
content of soft white winter wheat. **Agronomy Journal**,  
Madison, v. 85, p. 1023-1028, 1993.

RAO, S. C. Regional environment and cultivar effects on the  
quality of wheat straw. **Agronomy Journal**, Madison, v. 81,  
p. 939-943, 1989.

RAWSON, H. M.; EVANS, L. T. The pattern of grain growth  
within the ear of wheat. **Australian Journal of Biological  
Sciences**, Victoria, v. 23, p. 753-764, 1970.

REDDY, L. V.; METZGER, R. J.; CHING, T. M. Effect of  
temperature on seed dormancy of wheat. **Crop Science**,  
Madison, v. 25, p. 455-458, 1985.

RODRIGUES, O. **Ecofisiologia para manutenção da  
qualidade do trigo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2003.  
Não paginado. (Embrapa Trigo. Projeto Manejo para manu-

tenção da qualidade do trigo visando os diversos usos.  
Subprojeto 04.1999.368.01. Relatório Final.

RODRIGUES, O.; DIDONET, A. D.; ADIERS, R. C.;  
MINUSSI, I. C. P. Atividade da redutase do nitrato em trigo. II.  
Efeito da temperatura ambiente. In: REUNIÃO NACIONAL  
DE PESQUISA DE TRIGO, 17., 1994, Passo Fundo. **Resu-  
mos...** Passo Fundo: EMBRAPA-CNPT, 1994. p. 47.

RODRIGUES, O.; DIDONET, A. D.; GOUVEA, J. A. A.; SOARES,  
R. de C. Nitrogen tranlocation in wheat inoculated with  
*Azospirillum* and fertilized with nitrogen. **Pesquisa Agropecuária  
Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, n. 7, p. 1473-1481, 2000.

RODRIGUES, O.; LHAMBY, J. C. B.; DIDONET, A. D.;  
MARCHESE, J. A. Fifty years of wheat breeding in Southern  
Brazil: yield improvement and associated changes. **Pesqui-  
sa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 42, n. 6, p.  
817-825, 2007.

SAVIN, R.; SLAFER, G. A. Shading effects on the yield of an  
Argentina wheat cultivar. **Journal of Agricultural Science**,  
Cambridge, v. 116, p. 1-7, 1991.

SCHILLER, G. W. Bakery flour specifications. **Cereal  
Foods World**, St. Paul, v. 28, p. 647-651, 1984.

SCHOFIELD, J. D. Wheat protein: structure and functionality  
in milling and breadmaking. In: BUSHUK, W.; RASPER, V. F.  
(Ed.). **Wheat production, properties and quality**. London:  
Chapman & Hall, 1994. p. 73-106.

SCHROPP, P.; WIESER, H. Effects of high molecuclar  
weight subunits of glutenin on the rheological properties of

wheat gluten. **Cereal Chemistry**, St. Paul, v. 73, n. 3, p. 410-413, 1996.

SEO, M.; KOSHIBA, T. Complex regulation of ABA biosynthesis in plantas. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 7, p. 41-48, 2002.

SHEWRY, P. R. Cereal seed storage protein. In: KIGEL, J.; GALILI, G. **Seed development and germination**. New York: Marcel Deckker, 1995. p. 45-72.

SHEWRY, P. R.; TATHAM, A. S. Disulphide bonds in wheat gluten proteins. **Journal of Cereal Science**, London, v. 25, p. 207-227, 1997.

SHOMER, I.; LOOKHART, G. L.; VASILIVER, R.; BEAN, S. Ultrastructure of consecutively extracted and flocculated gliadins and glutenins. **Journal of Cereal Science**, London, v. 27, p. 27-36, 1998.

SIMMONDS, D. H. Chemical basis of hardness and vitreosity in the wheat kernel. **Baker's Digest**, Beloit, v. 63, p. 16-129, 1974.

SLAFER, G. A.; ANDRADE, F. H. Genetic improvement in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) yield in Argentina. **Field Crops Research**, Amsterdam, v. 21, p. 289-296, 1989.

SMIKA, D. E.; GREB, B. W. Protein content of winter wheat grain as related to soil and climatic factors in the semiarid central great plains. **Agronomy Journal**, Madison, v. 65, p. 433-436, 1973.

STEVENSON, S. G.; PRESTON, K. R. Flow field-flow fractionation of wheat proteins. **Journal of Cereal Science**, London, v. 23, p. 121-131, 1996.

STONE, P. J.; GRAS, P. W.; NICOLAS, M. E. The influence of recovery temperature on the effects of a brief heat shock on wheat. II. Grain protein composition and dough properties. **Journal of Cereal Science**, London, v. 25, p. 129-141, 1997.

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E. Comparison of sudden heat stress with gradual exposure to high temperature during grain filling in two wheat varieties differing in heat tolerance. I. Grain growth. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 22, p. 935-944, 1995a.

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E. Effect of timing of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance. I. Grain growth. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 22, p. 927-934, 1995b.

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E. Effect of timing of heat stress during grain filling on two wheat varieties differing in heat tolerance. II. Fractional protein accumulation. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 23, p. 739-749, 1996a.

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E. Varietal differences in mature protein composition of wheat resulted from different rates of polymer accumulation during grain filling. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 23, p. 727-737, 1996b.

STONE, P. J.; NICOLAS, M. E.; WARDLAW, I. F. The influence of recovery temperature on the effects of a brief heat shock on wheat. II. Fractional protein accumulation during grain growth. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 23, p. 605-616, 1995.

STRAND, E. Studies on seed dormancy in small grain species. **Journal of Agricultural Science**, Cambridge, v. 3, p. 85-99, 1989.

SUTTON, K. H.; HAY, R. L.; MOUAT, C. H.; GRIFFIN, W. B. The influence of environment, milling and blending on assessment of the potential breadbaking quality of wheat by RP-HPLC of glutenin subunits. **Journal of Cereal Science**, London, v. 12, p. 145-153, 1990.

TERMAN, G. L. Yields and protein content of wheat grain as affected by cultivar, N, and environmental growth factors. **Agronomy Journal**, Madison, v. 71, p. 437-440, 1979.

TIPPLES, K. H.; PRESTON, K. R.; KILBORN, R. H. Implications of the term "strength" as related to wheat and flour quality. **Baker's Digest**, Beloit, p. 16-20, 1982.

TRIBOI, E.; TRIBOI-BLONDEL, A. M. Productivity and grain or seed composition: a new approach to na old problem. **European Journal Agronomy**, Amsterdam, v. 16, p. 1630-186, 2002.

TURNER, A. S.; BRADBURNE, R. P.; FISH, L.; SNAPE, J. W. New quantitative trait loci influencing grain texture and protein content in bread wheat. **Journal of Cereal Science**, London, v. 40, p. 51-60, 2004.



UHART, S. A. Trigo pan. In: AGUIRREZÁBAL, L. A. N.; ANDRADE, F. H. (Coord.). **Calidad de productos agrícolas: bases ecofisiológicas, genéticas y de manejo agronómico**. Balcarce: INTA, 1998. p. 28-70.

VIERSTRA, R. D. Proteolysis in plants: mechanisms e function. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 32, p. 275-302, 1996.

WALKER-SIMMONS, M. ABA levels and sensitivity in developing wheat embryos of sprouting resistant and susceptible cultivar. **Plant Physiology**, Bethesda, v. 84, p. 61-66, 1987.

WALKER-SIMMONS, M. Enhancement of ABA sensitivity in wheat embryos by high temperature. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 11, p. 769-775, 1988.

WARDLAW, I. F.; MONCUR, L. The response of wheat to high temperature following anthesis. I. The rate and duration of kernel filling. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 22, p. 391-397, 1995.

WRIGLEY, C. W.; DU CROS, D. L.; ARCHERE, M. J.; DOWNIE, P. G.; ROXBURG, C. M. The sulfur content of wheat endosperm proteins and its relevance to grain quality. **Australian Journal of Plant Physiology**, Victoria, v. 7, p. 55-766, 1980.

YUE, H.; JIANG, D.; DAI, T.; QIN, X.; JING, Q.; CAO, W. Effect of nitrogen application rate on content of glutenin macropolymer and high molecular weight glutenin subunits in grains of two winter wheat cultivars. **Journal of Cereal Science**, London, v. 45, p. 248-256, 2007.