

4 . 特別寄稿

4 - 1 小麦の製パン性の改良について

北海道農業研究センター・畑作研究部・麦育種研究室 高田 兼 則

1 . はじめに

現在わが国は500万トンを超えるコムギを輸入しているが、このうち硬質小麦(CW(Canada Western Red Spring), DNS(Dark Northern Spring), HRW(Hard Red Winter), デュラム小麦)は約6割, 軟質小麦(ASW(Australian Standard White), WW(Western White))が約4割を占める。一方, 国産小麦の生産量は70万トンあまりである。北海道は全国の約6割の小麦を生産し, このうちうどん用途の秋播小麦品種ホクシンが9割を占め, パン用として要望の強い硬質系の春播小麦品種ハルユタカはわずかに数%にすぎない。パンや中華麺の需要は国産小麦の主要用途であるうどんよりも多いが, その多くは輸入された硬質小麦が使用されており, パンや中華めん等への国産小麦の使用は極めて限られている。

北海道農業研究センターでは, 平成3年度~7年度の「高品質輪作」から, 平成8年度~10年度「新用途畑作」, 平成11年度~13年度「麦緊急開発」のプロジェクト研究を通して, 秋播硬質のパン用小麦品種の育成に取り組んできた。その結果これまでの秋播小麦よりも製パン性に優れる北海257号が育成されている。またパン用小麦品種の育成にあわせて小麦の製パン性についても研究を進めてきた。

2 . 製パン性の評価法

小麦の製パン性は小麦粉中のタンパク質の量と質に大きく影響される。タンパク質含量は製パン性の重要な要因であり, 一般にはタンパク質含量とパン容積は高い相関を示すが, 同一のタンパク質含量でも品種間でパン容積が異なることが報告されている。製パン性の評価には, 製パン試験による評価のほか, 小麦粉生地の物理性の測定から推定するファリノグラフ, エキステンソグラフ, ミキソグラフおよびアルベオグラフや, 小麦粉の化学的性状から推定するPelshenkeテスト, Zelenyテスト(セディメンテーションテスト)やSDS-セディメンテーションテストがある。

現在, わが国では小麦の主用途がうどんなどの日本めんであることから, 育種試験における製パン性の評価法が十分には確立されていない。パン用途に適する小麦の育種を効率的に進めるには製パン性の簡便な評価法の開発が不可欠である。SDS-セディメンテーションテスト(以下SDS沈降テスト)は, 現在欧米での育種試験や製パン性の研究の指標として広く使用されているが, パン容積との間に相関が認められない事例も報告されている。また, 製パン性は大きく異なるが沈降量は同程度の品種間で膨潤時間を延長することでその沈降量に差が認められたとの報告もある。そこで, SDS沈降テストをもとにして製パン性をより正確に推定できる方法について検討した。すなわちSDS沈降テストの膨潤時間を24時間に延長した改良方法について製パン性との関連を調査した。まず, パン容積と強い相関のある不溶性タンパク質含量と沈降量の関係を調べたところ, タンパク質含量と不溶性蛋白質含量との相関係

数 $r=0.697^{***}$ に対し、SDS 沈降テストは $r=0.754^{***}$ 、SDS 沈降テスト改良法は $r=0.937^{***}$ の高い相関係数であった。さらに、SDS 沈降テスト改良法、SDS 沈降テスト、タンパク質含量および高分子量グルテニン（以下 HMWG）サブユニット構成に基づく *Glu-1* スコアーとパン比容積との関係を調査したところ、SDS 沈降テスト改良法は、SDS 沈降テストやタンパク質含量および *Glu-1* スコアーよりもパン比容積との相関係数が高く製パン性の推定に優れていることが確認された（表 1）。SDS 沈降テスト改良法は、測定が簡便であることから育種試験における製パン性の推定法として有効な手法と考えられた。

小麦の製パン性の向上を効率的に進めるためには、育種試験の初期世代からの製パン性の評価が重要と考えられる。初期選抜とくに個体選抜試験においては個体当りの採種量が限られていることから少量かつ原麦での評価が前提となる。SDS 沈降テストは全粒粉での評価が可能であり、さらに少量の全粒粉によるマイクロ SDS - セディメンテーションテストがデュラム小麦のパスタ適性の評価法として報告されている。そこで、マイクロ SDS - セディメンテーションテスト（以下マイクロ SDS 法）および膨潤時間を 24 時間に延長した改良法とパン比容積の関係を検討したところ、マイクロ SDS 法の沈降量とパン比容積との相関係数は $r=0.696^{***}$ であり、マイクロ SDS 改良法とパン比容積との相関係数は $r=0.755^{***}$ であった（図 1）。すなわち少量の全粒粉でも小麦粉と同様にパン比容積を推定できることが確認された。少量・原麦での製パン性の推定は、タンパク質含量、硝子率、硬質結晶粒子の多少、電気泳動によるタンパク質サブユニットの確認（*Glu-1* スコアー等）などその手法は限られるが、マイクロ SDS 改良法はタンパク質含量や *Glu-1* スコアーよりもパン比容積との相関が高く製パン性の推定に優れていると考えられた。さらに、この方法は収穫・脱穀から播種までが 1 ヶ月余りしかない寒地における選抜個

表 1 . パン比容積とタンパク質含量、*Glu-1* スコアー、SDS 沈降テスト (SDSS) および SDS 沈降テスト改良法 (PSS) との相関係数

	年度	n=	タンパク質 含量	<i>Glu-1</i> スコアー	SDSS	PSS
パン比容積	1996	26	0.613 ^{***}	0.475 ^{**}	0.610 ^{***}	0.725 ^{***}
	1997	33	0.413 [*]	0.693 ^{***}	0.621 ^{***}	0.756 ^{***}

*, **, ***は各々 5%, 1% および 0.1% 水準で有意。

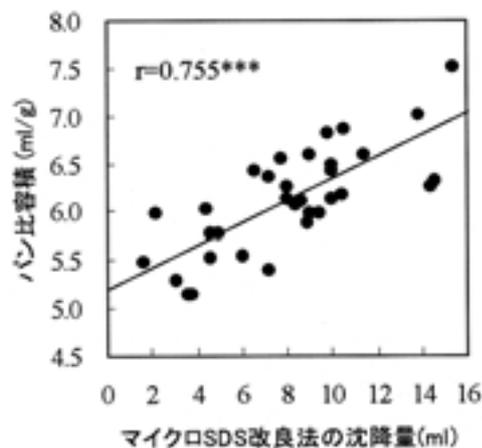


図 1 . マイクロ SDS 改良法の沈降量とパン比容積との関係

体・選抜系統の1次スクリーニングにも十分対応が可能であり、選抜個体・系統を絞り込むことによる栽培上の作業効率の軽減および品質評価を一代早めることによる育種操作上の効率化に大きく寄与すると考えられた。

製パン性の指標の選抜効果については、タンパク質含量、Zeleny テスト、硝子率、硬質結晶粒子の多少や小麦粉生地の特性等の報告がある。タンパク質含量の遺伝率は供試材料や試験方法が結果に大きく影響することが指摘されており、その遺伝率として0.15 ~ 0.83までの広範囲にわたる値が報告されている。Zeleny テスト沈降量やミキソグラム等の物性値は、タンパク質含量よりも選抜効果が高いとされている。しかし、Zeleny テストや物性値は小麦粉による測定しか行えないため製粉の必要があり、迅速な評価や個体選抜などの少量試料の評価には使用できないなどの欠点がある。一方、SDS 沈降テストは全粒粉で測定できるため、煩雑な製粉が不要で少量試料での測定が可能であるという利点がある。SDS 沈降テストは欧米の育種試験に取り入れられているものの、選抜効果に関する報告は見られない。そこでマイクロ SDS 改良法による選抜効果について、2組の交配組合せの集団を材料として検討を行ったところ、タンパク質含量の遺伝率が0.3前後であったのに対して、マイクロ SDS 改良法の遺伝率は0.7前後と高かった(表2)。このことから、まず原麦によるマイクロ SDS 法や SDS 沈降テストにより個体レベルでの製パン性の選抜を行い、次世代で物性等をもとに絞り込んでいくことにより品質育種の効率化が期待された。当麦育種研究室では、個体選抜試験や穂別系統選抜試験の選抜個体や系統について原麦によるマイクロ SDS 改良法によって品質選抜を行い、次世代の材料について小麦粉を調製しタンパク質含量、SDS 沈降テストや小麦粉生地のミキシング特性を調べている。さらに十分な小麦粉が得られた場合は製パン試験による評価を行っている。

3. タンパク質組成と製パン性

製パン性に関するタンパク質については、小麦粉の物理・化学特性からの研究が行われる一方で小麦グルテンの構成成分と製パン性の関連についての研究も進められた。Osborn (1905) は、小麦粉中のタンパク質の溶媒への溶解度の差を利用してアルブミン、グロブリン、グリアジン、グルテニンに分画し、グルテニンはさらに希酢酸での抽出により可溶性グルテニンと不溶性グルテニンに分類した。Payne ら (1979) は SDS - ポリアクリルアミドゲル電気泳動法 (SDS-PAGE) によりグルテンタンパク質を分子量によって分画し、高分子量グルテニン (HMWG) サブユニットが製パン性に関連している

表2. 選抜差(S)と遺伝獲得量(R)から算出したマイクロ SDS 改良法(MPS), マイクロ SDS 法(MSV)およびタンパク質含量(PC)の遺伝率(h^2)

交配組合せ		上方向			下方向			両方向		
		S	R	h^2	S	R	h^2	S	R	h^2
札系 159/KS831957//月系 9509	MPS	1.87	1.31	0.70	1.61	1.04	0.65	3.48	2.35	0.68
	MSV	1.90	0.97	0.37	1.65	0.88	0.53	3.54	1.57	0.44
	PC	1.77	0.68	0.38	0.79	0.18	0.10	3.57	0.86	0.24
札系 159/Karl//ホクシン/Atlas 66	MPS	1.89	1.16	0.62	1.38	1.23	0.90	3.26	2.39	0.74
	MSV	1.68	0.98	0.58	1.65	1.02	0.62	3.33	1.99	0.60
	PC	1.76	0.74	0.42	1.65	0.35	0.22	3.41	1.09	0.32

ことを明らかにした。HMWG サブユニットは第1同祖群染色体の長腕上の遺伝子 *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* によって支配されており, *Glu-A1* は 1, 2* サブユニットおよび null を, *Glu-B1* は 7+9 や 17+18 等の多数のサブユニットを, *Glu-D1* は 2+12 や 5+10 等の数種類のサブユニットをコードしている。このうち *Glu-D1* の 5+10 サブユニットは 2+12 よりも製パン性への寄与が大きく, 製パン性に優れる品種の多くは 5+10 サブユニットをもつことが確認された。さらに *Glu-A1*, *Glu-B1*, *Glu-D1* の各 HMWG サブユニットの製パン性への寄与度に基づいて製パン性を評価する *Glu-1* スコア-が提案された。日本の小麦品種の HMWG サブユニット構成については中村ら (1990) の報告があるが, 日本の小麦品種の多くがうどん用のため HMWG サブユニットと製パン性の関連についての報告は少なく, 製パン性についての詳細な報告は行われていない。

各サブユニットの製パン性への寄与については *Glu-A1* の 1 および 2* が null よりも高く, *Glu-D1* の 5+10 が 2+12 よりも高い点は一般的に同様の結果が得られているが, 1 と 2* や *Glu-B1* サブユニット間においては異なった結果が得られている。製パン性には HMWG 以外にも, 低分子量グルテニン (LMWG) やグリアジン, さらに脂質やペントサン等が関連しておりこれら成分が複雑に影響している。準同質遺伝子系統は置換した特性以外の遺伝的背景が同一であることから HMWG サブユニットが製パン性に与える効果の解析に有用な材料である。そこで HMWG サブユニットと製パン性の関係を詳細に分析するため, パン用小麦品種春のあけぼの (HMWG サブユニット 2*, 7+9, 5+10) に, 日本の小麦品種の HMWG サブユニット導入した準同質遺伝子系統 (NIL) を育成し解析を行った。HMWG サブユニットの供与親としてはハルユタカ, 農林 61 号, タクネコムギ, チホクコムギを用い, *Glu-A1* の 2* に対し 1, *Glu-B1* の 7+9 に対し 7+8, 6+8, 20 および 17+18, *Glu-D1* の 5+10 に対し 2+12, 4+12, 2.2+12 を置換した (図 2)。 *Glu-A1* のサブユニット 1 と 2* の SDS-テスト沈降量やミキシング特性値であるピ-クタイムおよびブレイクダウン, 破断強度解析から得られる破断応力と破断変形量は有意な差はなかった。 *Glu-B1* ではサブユニット 17+18 の物性をもっとも強く, ついでサブユニット 7+8, サブユニット 7+9 であり, サブユニット 6+8 は少し製パン性が低い, さらにサブユニット 20 はこれらよりも明らかに製パン性への寄与が小さかった。 *Glu-D1* のサブユニット 2+12 やサブユニット 4+12 およびサブユニット 2.2+12 は日本の小麦品種の大部分に存在し, 一方 5+10 をもつ品種は少ない。これまでの

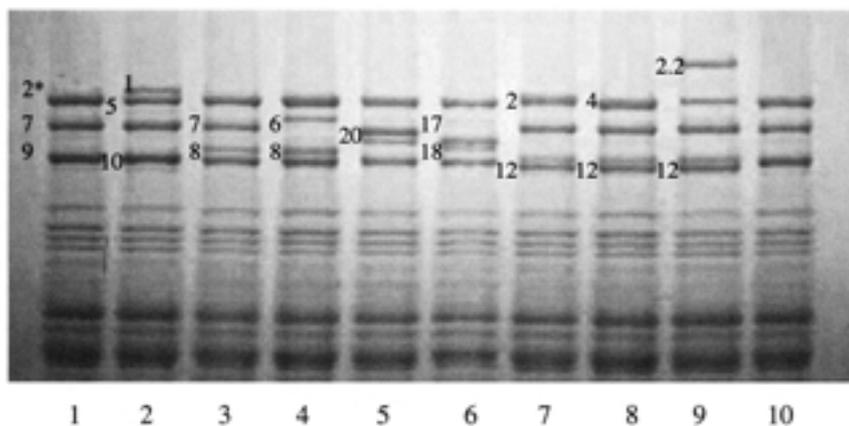


図 2 . 春のあけぼのと HMWG サブユニットの準同質遺伝子系統 (NIL) の SDS-PAGE パターン
 レーン 1 から 10 : 春のあけぼの, NIL1, NIL7+8, NIL6+8, NIL20, NIL17+18, NIL2+12, NIL4+12, NIL2.2+12, 春のあけぼの

多くの報告と同様にサブユニット 5+10 はサブユニット 2+12 よりも製パン性への寄与が大きく、さらに 4+12 や 2.2+12 のサブユニットも同様に製パン性への効果が低かった。これらのサブユニットのうち 2.2+12 は最も製パン性への寄与が小さいと考えられた(表3)。

また製パン性にはタンパク質含量も影響していることから、異なるタンパク質含量において HMWG サブユニットが製パン性に与える効果について同様に NIL を用いて試験を行ったところ、タンパク質含量の増加が製パン性に与える効果はいくつかのサブユニット間で異なっていた。特に *Glu-B1* のサブユニット 20 や *Glu-D1* の 2+12, 4+12, 2.2+12 はタンパク質含量の増加に対して物性を改善する効果が小さく、サブユニット 2+12, 4+12, 2.2+12 はタンパク質含量を高めても 5+10 の物性にはおよばなかった(図3)。さらに、HMWG サブユニット間の相加効果もサブユニットの組合せによって大きく異なっている。例えば、*Glu-B1* のサブユニット 7+9 や 17+18 の製パン性への寄与は *Glu-D1* サブユニットとの組合せによりその効果が異なる。また *Glu-B1* のサブユニット 20 と *Glu-D1* のサブユニット 2.2+12 の組合せは製パン性に大きな負の効果を示す。こうしたサブユニットが製パン性に与える効果の差異は、各サブユ

表3 . 高分子量サブユニットの準同質遺伝子系統における製パン性の特性値

NIL	HMWG サブユニット			FP (%)	SDSS (ml)	ミキシング特性		破断力解析	
	<i>Glu-A1</i>	<i>Glu-B1</i>	<i>Glu-D1</i>			PT (min)	BD _w (A)	BF (N)	BDf (mm)
春のあけぼの	2 *	7+9	5+10	13.5 a	51.2 a	2.57 ab	0.15 a	2.22 ab	67.9 a
NIL 1	1	7+9	5+10	13.5 a	52.2 a	2.80 ab	0.19 ab	2.27 a	83.0 abc
NIL 7+8	2 *	7+8	5+10	13.7 a	53.0 a	2.70 ab	0.17 a	2.08 ab	68.9 a
NIL 6+8	2 *	6+8	5+10	13.5 a	50.0 ab	2.47 b	0.16 a	1.93 b	74.3 abc
NIL 20	2 *	20	5+10	13.3 a	43.5 bc	2.03 c	0.22 abc	1.58 c	81.3 abc
NIL 17+18	2 *	17+18	5+10	13.9 a	53.5 a	2.83 a	0.17 a	2.28 a	69.5 ab
NIL 2+12	2 *	7+9	2+12	13.7 a	38.2 cd	1.57 d	0.28 cd	1.44 c	96.2 c
NIL 4+12	2 *	7+9	4+12	13.7 a	40.0 cd	1.67 d	0.25 bc	1.51 c	89.6 bc
NIL 2.2+12	2 *	7+9	2.2+12	13.5 a	35.5 d	1.47 d	0.33 d	1.33 c	89.4 bc

下線を付した HMWG サブユニットが置換したサブユニットを示す。

FP : タンパク質含量, SDSS : SDS 沈降テスト沈降量, PT : ミキシングピークタイム, BD_w : ブレイクダウン, BF : 破断力, BDF : 破断変形量。同じアルファベットを付した数値は 5% 水準で有意差がないことを示す。

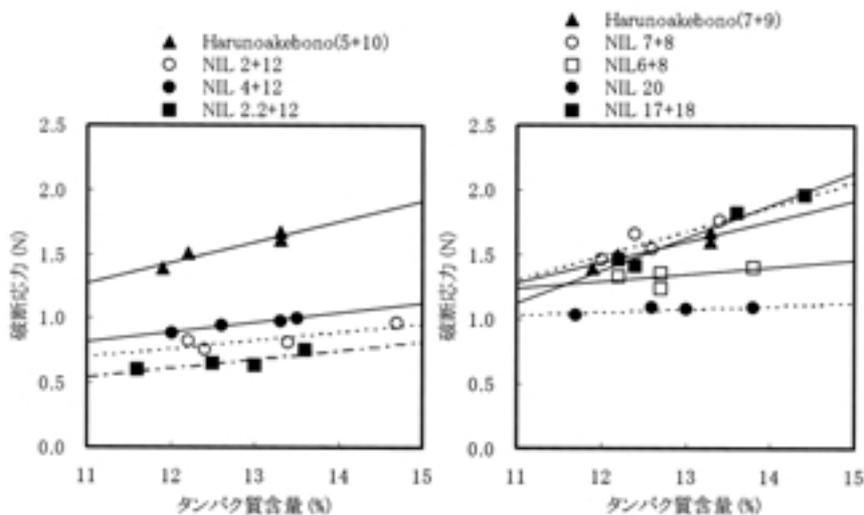


図3 . HMWG サブユニットとタンパク質含量および破断応力との関係

ニットの量的な差によるとされている。近年，HMWG サブユニットをはじめとして各種タンパク質組成について分子レベルでの解析もすすめられており，これらサブユニットの構造解析が進めばグルテンネットワーク形成への各サブユニットの機作の差異が明らかになると期待される。

4．超強力小麦

カナダの小麦銘柄 No.1 Canada Western Red Spring (1CW) は最も製パン性の評価が高い小麦銘柄でありパン用小麦品種の製パン性の目標であるが，1CW より強い物性を示す小麦銘柄として Canada Western Extra-Strong Red Spring (CWESRS) がある。市販されている強力粉よりも強い物性をもつ CWESRS はカナダにおいて加工利用の研究が進められており，以下のような加工特性が明らかにされている。1) ブレンドによる製パン性の改善効果が強力粉よりも高い，2) 穂発芽時の製パン性の低下が強力粉よりも小さい，3) 近年急速に普及している冷凍生地製パン法における製パン性の低下が強力粉よりも小さい。しかしながらこの小麦銘柄は日本に輸入されていないため国内での研究は進んでいない。CWESRS のもつ極めて強い物性は HMWG サブユニット 5+10 だけでは説明できず，HMWG サブユニット 7+8 の過剰発現やグリアジン組成の関連が示唆されている。ところで，グリアジンは電気泳動度の違いから α ， β ， γ ， δ に分類されるが，このうち β -グリアジンと δ -グリアジンをコードする遺伝子は第一同祖群染色体の短腕に座乗し *Gli-1* と命名されている。さらに *Gli-1* は低分子量グルテニン (LMWG) をコードする *Glu-3* 遺伝子と強く連鎖していることが明らかになっている。一方， α -グリアジンおよび γ -グリアジンは第六同祖群染色体の短腕に座乗する遺伝子 *Gli-2* に支配されている。

CWESRS のように極めて強い物性を持つ小麦（以下超強力小麦）の特性の解明と育種への利用は，物性の弱い国産小麦の改善とそれに伴う用途拡大が期待される。そこで，超強力小麦の特性評価として，穂発芽時の製パン性の变化およびブレンドによる製パン性の改善効果について検討した。穂発芽に対する超強力小麦の製パン性の試験は平成 10 年度科学技術振興調整費による重点基礎研究課題の中で行った。穂発芽による品質の低下は小麦の加工適性上大きな問題であり，わが国ではアミログラムの最高粘度が 300B.U. 以下の小麦粉は低アミロ小麦とされ，うどんの加工適性が著しく低下することが知られている。また，小麦の穂発芽被害は澱粉の損傷とグルテンの軟化を引き起こし製パン性を低下させるが，超強力小麦 (CWESRS) はその極めて強い物性のため適度な発芽処理によりその製パン性が向上するとの報告がある。そこで穂発芽が加工適性，特に製パン性におよぼす影響について超強力小麦と強力小麦を用いて，成熟期収穫さらに成熟期から 10 日あまり後に収穫した小麦およびそれらの発芽処理により低アミロの程度の異なる小麦粉を調製して試験を行った。穂発芽は収穫期前後の着生種子の発芽とともに α -アミラーゼが活性化し胚乳中の澱粉を分解する，結果的に澱粉の糊化特性が劣化しアミログラム最高粘度の低下として測定される。また発芽と同時にエンドプロテアーゼの活性も高まり胚乳中のグルテンを分解し生地物性を軟化させる。強力小麦は一般的な穂発芽被害でみられるように発芽処理とともに酵素活性の増加に対応してその物性が軟化し，パン容積が減少した。超強力小麦では健全粒よりもアミログラムの最高粘度が 300B.U. を大きく下回る低アミロの小麦粉でパン容積が増加し，Lukow ら (1984) の報告と同様の結果を示した (図 4)。このときの製パン試験の作業性は健全な小麦よりも生地は軟化していたものの良好であった。ただし，著しい低アミロの状態ではやはり製パン性が大きく

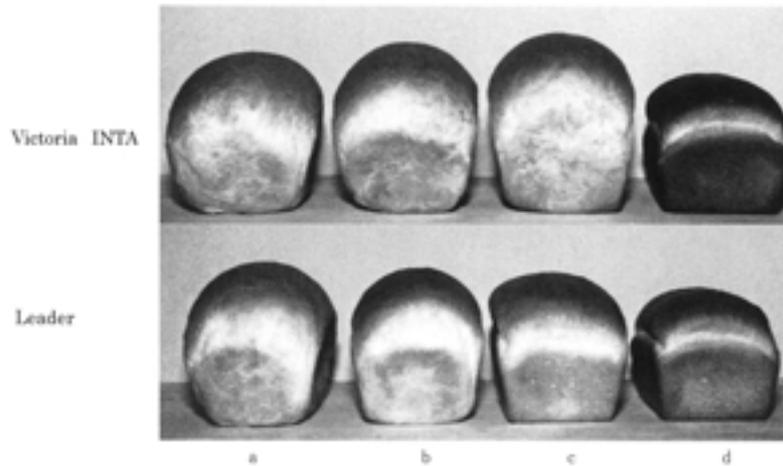


図4．超強力小麦品種 Victoria INTA と強力小麦品種 Leader の穂発芽程度の変化とパン
 a: 成熟期収穫（健全）, b: 成熟期の約 10 日後に収穫, c: 試料 a を 24 時間の発芽処理, d: 試料 b を 48 時間発芽処理

低下した。低アミロ小麦では α -アミラーゼにより澱粉は損傷をかなり受けているが、超強力小麦ではエンドプロテアーゼによるグルテンの損傷により超強力小麦のもつ極めて強いグルテンの物性が製パンに最適な強さに低下したためパン容積が向上したと考えられた。発芽にともなう α -アミラーゼ活性の増加は生地粘着性をもたらして作業性を低下させるが、製パン性にはエンドプロテアーゼ活性の増加によるグルテン分解にともなう物性の軟化の影響が α -アミラーゼ活性の影響よりも大きいようであった。穂発芽は製粉性などの 1 次加工適性にも影響するため低アミロ小麦を健全な小麦と同等に取り扱うことはできないが、超強力粉はアミログラムの最高粘度が 300B.U. 以下においても高い製パン性を維持していることが確認された。

現在日本で栽培されている小麦品種のほとんどは主用途をうどんとする軟質小麦（中力粉）であるが、栽培条件によってはうどん用途よりも高いタンパク質含量になる場合があり、パンへの加工も試みられている。しかしながら本来の製パン性が低いいため加工上の問題が指摘されている。Bushuk（1980）は超強力小麦および強力小麦の軟質小麦へのブレンドによる製パン性の改善について報告している。そこでタンパク質含量の高い軟質小麦（ホクシン）と超強力小麦をブレンドし、国産小麦の製パン性の改善効果について検討した結果、ブレンド粉のファリノグラムの吸水率は超強力小麦のブレンド比率に応じて直線的に増加し、ヴァロリーメーターバリュー（VV）や破断応力などの物性値も同様に直線的に増加した（図5）。超強力粉の 25%ブレンド粉のタンパク質含量は 1CW よりも低いにも関わらず、破断応力は 1CW と同値であった。また 25%および 50%のブレンドは各々 HRW および 1CW と同じタンパク質含量に相当したが、パン容積も同程度に高くなりパンの品質もホクシンに較べて著しく向上した（図5）。超強力小麦のブレンドは国産の軟質小麦の製パン性を改善し、国産小麦の用途拡大に大きく寄与すると期待される。

こうした超強力小麦の極めて強い物性は何によるものかを明らかにするために、CWESRS の構成品種 Glenlea の低分子量グルテニン（LMWG）を置換した春のあけぼのの準同質遺伝子系統を育成して分析を試みた。置換した LMWG サブユニットをもつ系統は、タンパク質含量は同じであったが、SDS 沈降テストの沈降量が春のあけぼのよりも高く、小麦粉生地のミキシング時間も極めて長かった。小麦粉

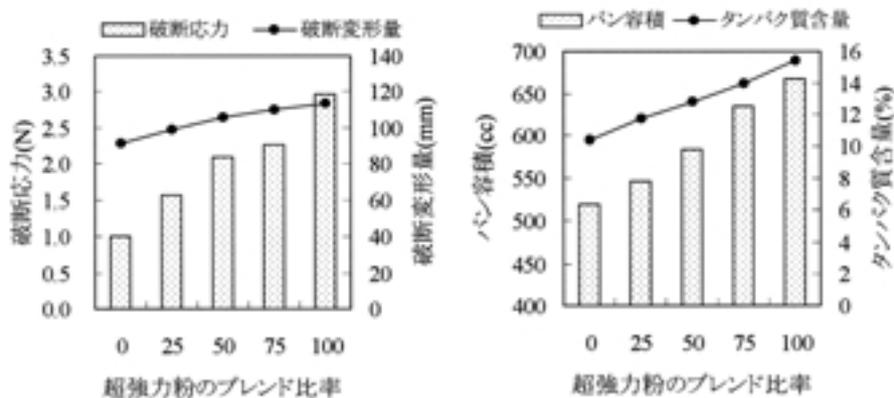


図5．ホクシンと超強力小麦 Victoria INTA のブレンド粉における製パン性の特性値の変化

表4．春のあけぼのと LMWG を置換した準同質遺伝子系統(NIL)の製パン性の特性値

	FP (%)	SDSS (ml)	ミキシング特性		破断力解析		パン比容積 (ml/g)
			PT (min)	BD (A)	BF (N)	BDf (mm)	
春のあけぼの	13.4	49	2.6	0.12	2.20	68.3	5.48
NIL	13.4	60	4.0	0.10	3.00	57.6	6.38

FP: タンパク質含量, SDSS: SDS 沈降テスト沈降量, PT: ミキシングピークタイム, BD_w: ブレイクダウン, BF: 破断力, BDf: 破断変形量。

生地の破断応力も強く、パン比容積も高いなどの超強力小麦の特性を示した(表4)。また、米国カンザス州立大学の育成系統の KS831957 は超強力小麦の特性を示し、これを交配母本に使用して、秋播の超強力小麦系統勝系33号を育成した。勝系33号と姉妹系統および親品種との比較から、KS831957 に由来する LMWG が HMWG サブユニット 5+10 と同様に小麦粉生地物性へ極めて大きな効果をもつことが示唆された(図6)。これらの超強力小麦の物性に関わるタンパク質組成についても HMWG サブユニットと同様に解析をすすめていく必要がある。超強力小麦は現在その評価が定まっておらず、国内での栽培も行われていないが、国産小麦へのブレンドによりパン以外にも中華麺や即席麺の加工適性を改善する効果が確認されており、国産小麦の需要拡大に貢献するものと期待されている。



図6．勝系33号の種子貯蔵タンパク質の2次元電気泳動像
 ↓: KS831957 由来の超強力小麦特性に関与するとみられる LMWG サブユニット

参考文献

- Axford, D. W. E., E. McDermott and D. G. Redman (1979) *Cereal Chem.* 56: 582-584.
- Bushuk, W. (1980) *Can. J. Plant Sci.* 60: 737-739.
- Davis, W. H., G. K. Middleton and T. T. Hebert (1961) *Crop Sci.* 1: 235-238.
- Dick, J. W. and J. S. Quick (1983) *Cereal Chem.* 60: 315-318.
- 江口昭彦・後藤虎男・平野寿助 (1967) *中国農業試験場報告* A14: 23-37.
- Finney, K. F. and M. A. Barmore (1948) *Cereal Chem.* 5: 291-312.
- Gupta, R. B., N. K. Singh and K. W. Shepherd (1989) *Theor. Appl. Genet.* 77: 57-64.
- Inoue, Y. and W. Bushuk (1992) *Cereal Chem.* 69: 423-428.
- Jackson, E. A., L. M. Holt and P. I. Payne (1983) *Theor. Appl. Genet.* 66: 29-37.
- Lawrence, G. J. and K. W. Shepherd (1980) *Aust. J. Biol. Sci.* 33: 221-33.
- Lawrence, G. J. and K. W. Shepherd (1981) *Theor. Appl. Genet.* 60: 333-337.
- Lawrence, G. J., F. MacRitchie and C. W. Wrigley (1988) *J. Cereal Sci.* 7: 109-112.
- Lebsock, K. L., C. C. Fifield, G. M. Gurney and W. T. Greenaway (1964) *Crop Sci.* 4: 171-174.
- Lukow, O. M. and W. Bushuk (1984) *Cereal Chem.* 64: 336-339.
- Moonen, J. H. E., A. Scheepstra and A. Graveland (1982) *Euphytica* 31: 677-690.
- Moonen, J. H. E., A. Scheepstra and A. Graveland (1983) *Euphytica* 32: 735-742.
- Morrison, W. R., C. N. Law, L. J. wylie, A. M. Coventry and J. Seekings (1989) *J. Cereal Sci.* 9: 41-45.
- 中村洋・佐々木宏・平野 久・山下 淳 (1990) *育雑* 40: 485-494.
- Osborn, T. B. (1905) *Publications of the Carnegie Institution Washington* No. 84, Judd and Detweiler, Washington, USA.
- Payne, P. I., K. G. Corfield and J. A. Blackman (1979) *Theor. Appl. Genet.* 55: 153-159.
- Payne, P. I., C. N. Law nad E. E. Mudd (1980) *Theor. Appl. Genet.* 58: 113-120.
- Payne, P. I., L. M. Holt and C. N. Law (1981) *Theor. Appl. Genet.* 60: 229-236.
- Payne, P. I., K. G. Corfield, L. M. Holt and J. A. Blackman (1981) *J. Sci. Food Agric.* 32: 51-60.
- Payne, P. I., L. M. Holt, A. J. Worland and C. N. Law (1982) *Theor. Appl. Genet.* 63: 129-138.
- Payne, P. I. M. A. Nightingale, A. F. Krattiger and L. M. Holt (1987) *J. Sci. Food Agric.* 40: 51-65.
- Payne, P. I., L. M. Holt, K. Hardinger, D. P. McCartney and G. J. Lawrence (1987) In: Lasizity, R. and F. Bekes (eds) *Proc. 3rd Int. workshop gluten proteins. Budapest, Hungary.* World Scientific, Singapore. pp: 216-226.
- Perron, C. E., O. M. Lukow and F. Townley-Smith (1998) In: *Proceedings of 9th International Wheat Genetics Symposium (Saskatoon, Canada), vol. 4, pp: 248-250.* University Extension Press, Univ. of Saskatchewan, Saskatoon.
- Preston, K. R., P. R. March and K. H. Tipples (1982) *Can. J. Plant Sci.* 62:545-553.
- Roeles, S. P., G. Cleemput, X. Vandewalle, M. NYS and J. A. Delcour (1993) *Cereal Chem.* 70:318-323.
- 佐々木宏・長内俊一 (1970) *北海道立農試集報* 20:61-72.
- Schelhuber, A. M., D. C. Abbott, B. R. Jackson and B. C. Curtis (1967) *Crop Sci.* 7:13-16.
- Silvera, L., M. C. Ayuso, L. G. Gol-Delgado and L. Salacices (1993) *Theor. Appl. Genet.* 86:889-894.
- Sozinov, A. A. and F. A. Poperelya (1980) *Ann. Technol. Agric.* 29:229-245.
- Sunderman, D. W., M. Wise and E. M. Sneed (1965) *Crop Sci.* 5: 537-540.
- Wesley, A. S., O. M. Lukow, N. Ames, M. I. P. Kovacs, R. I. H. Mckenzie and D. Brown (1999) *Cereal Chem.* 76: 743-747.
- Wrigley, C. W. and K. W. Shepherd (1973) *Ann. Technol. Agric.* 29: 207-212.