

2. 特別寄稿

2-1 小麦穂発芽に係る種子休眠性と製パン適性の劣化について

作物研究所 麦類研究部 一ノ瀬 靖 則

1. はじめに

1999年度の国内におけるコムギ総需要は628万トンで、このうちの食用は525万トンである。食用の主な用途のうち、パン用は162万トン、麺用は68万トンとなっている。そのうち国産コムギの需要全体に占める割合は10%程度に過ぎないが、その主な用途である麺用においては、31万トンで需要のおよそ50%を占めている。

国内における主なコムギ生産地帯は、北海道、関東及び九州地方であり、そのなかでも北海道におけるコムギ生産量は毎年30万トンを越え、国内総生産量の5割以上を占める（農林統計協会2000）。北海道では、うどん用小麦粉原料となる軟質秋播コムギが全体の9割以上栽培されており、パン用小麦粉の原料である硬質春播コムギの栽培は1割程度に過ぎないが、道産のパン用コムギに対する評価は高いことから、麺用、パン用を問わず、実需者から高品質で安定したコムギ生産への要望は強い。しかし、国産コムギ生産には不安定な要素が多く、品質を大きく劣化させる要因の一つに穂発芽がある。

コムギの穂発芽は種子の休眠性と密接に関連した性質であり、穂発芽を回避するためには休眠性の強化が重要な課題となる。種子休眠性には様々な要因が関与しており、種皮・胚・胚乳それぞれの遺伝要因が相互にかつ複雑に影響し合っている（Gale 1990）。一方、外的要因として、コムギ種子の登熟期間における気象条件も休眠性に影響し、特に気温と湿度の影響が大きい。この時期の気温が低いと休眠性は深くなり、逆に高いと浅くなる傾向がある（桑原・前田 1979）。また、収穫期前後には吸水が低温で起こるほど、休眠が打破されやすい（Osanai and Amano 1993, 1996, 1999）。

穂発芽により低アミロ化したコムギは特にうどん適性への影響が大きく、煮くずれ、ゆで汁への澱粉の溶出、歩留まりの低下などが指摘されている（食糧庁管理部検査課 1988）。このようなコムギの低アミロ化は、子実中の α -アミラーゼの増加による胚乳澱粉の分解によって引き起こされる（安永ら 1963, 平野 1971）。

一方、穂発芽による製パン性の劣化は、子実中の α -アミラーゼとエンドプロテアーゼの増加によって起こることが示唆されている（Preston and Kruger 1979, Meredith and Pomeranz 1985, Salomonsson et al. 1989）。しかし、製パン性の劣化機構については不明な部分も多く、両酵素の役割も明らかになっていない。このため、今後さらに製パン適性に優れた硬質コムギを育成するためには、製パン性の劣化機構について、両酵素の役割を含めて解明を進める必要がある。

国産コムギ生産の安定化を図り、自給率を向上させる上で、穂発芽被害の克服は重要な課題であり、対応が迫られている。ここでは、北海道農業研究センターにおいて「高品質輪作」、「新用途畑作物」の2つのプロジェクト研究および平成10年度重点基礎研究「降雨被害麦類の品質評価法とその食品利用

に関する基礎的研究」で進めたコムギ種子の休眠性および製パン性の劣化機構に関する試験研究について紹介する。

2. 種子の休眠性と ABA 感受性

コムギ種子の休眠性は検定温度によって異なり、20℃以上での発芽率は低いが、16℃以下になると発芽率が急激に上昇する (Oda and Seko 1993, Bewley and Black 1994)。

一方、コムギ種子中に含まれる植物ホルモンであるアブシジン酸 (ABA) に対する種子胚の感受性は、種子の休眠性の程度と平行関係にあることから、種子の休眠性の変化を上手く説明することができる休眠性機構の一つとして働いていると考えられている (Walker-Simmons 1987)。また、種子胚の ABA 感受性も休眠性と同様に温度に依存し、30℃の高温では感受性は強く維持されるが、15℃では弱くなる (Walker-Simmons 1988)。しかし、それらの ABA 感受性の研究では限られた品種しか評価しておらず、低温発芽性と胚の ABA 感受性の遺伝的関係は明確でない。そこで、秋播きおよび春播きの 30 品種系統を対象に低温吸水処理による休眠打破と ABA 感受性の遺伝的変異を検討した。

糊熟期 (dough-ripe stage) に採取したコムギ種子の 20℃での発芽試験の結果は、穂発芽耐性の品種間差と非常に良く一致しており、多くの穂発芽耐性品種は完熟期まで休眠性を維持した。しかし、16℃および 12℃での発芽試験の結果から、穂発芽耐性品種においても種子休眠性の程度は温度に依存しており、品種間差が大きいこと、すなわち低温発芽性には明らかな遺伝変異のあることが分かる (表 1)。種子発芽に対する ABA 処理の影響も吸水温度によって異なった。ほとんどの品種で、20℃における種

表 1. 供試品種・系統の糊熟期における発芽率

Winter wheat	20	16	12	PHS ¹⁾	Spring wheat	20	16	12	PHS
Red-grained									
		-%-					-%-		
Kitami 72	6	28	96	T	Norin 61	0	54	96	T
Hokkai 251	8	24	48	T	Park	0	14	54	T
Lancer	8	42	76	T	RL 4137	2	14	32	T
Satanta	12	38	90	T	Nishikazekomugi	2	18	76	T
Kitakei 1354	22	22	58	T	Zenkouji komugi	8	10	46	T
Hokushin	32	82	96	T	Haruminori	8	64	98	T
Horoshiri	32	72	94	T	Harunoakebono	28	72	80	T
Chihokukomugi	34	34	94	S	Haruyutaka	40	82	68	S
Lewis	86	94	88	S					
White-grained									
		-%-					-%-		
Norin 8	2	34	46	T	AUS 1408	0	0	10	T
Clarks Cream	6	26	56	T	CHI	8	30	42	T
Recital	12	48	60	T	Kanto 74	36	40	80	S
Norin 17	12	94	88	T	Gamenya	36	48	56	S
8096A58-1	16	42	52	T	Verry S	62	84	52	S
Hokkai 253	22	68	100	T					
Satsukei 67	34	72	88	S					
Hokkai 252	50	92	94	S					

1) 北海道における穂発芽耐性の程度を示す；T：耐性，S：穂発芽易。

子の発芽はABAによって抑制された。しかし、16 および12 においては、ABA感受性の品種間差が大きくなった。ほとんどの穂発芽耐性品種では、この温度処理でABAによる発芽抑制効果が強く表れたものの、なかには穂発芽易品種と同様にABA感受性を減少させる品種・系統も認められた(図1)。

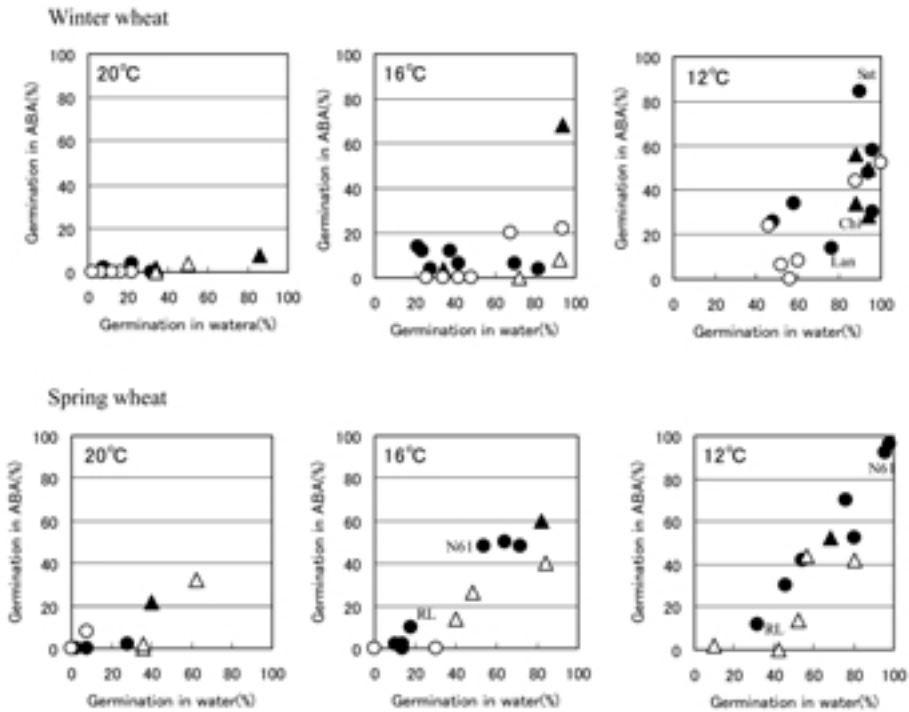


図1. アブシジン酸が糊熟期のコムギ種子の発芽へ及ぼす影響

* 糊熟期に採取した50粒の種子を蒸留水または50 μ M ABAに浸し、7日後に発芽率を調査した。
 ● : 穂発芽耐性, 赤粒 ▲ : 穂発芽易, 赤粒 ○ : 穂発芽耐性, 白粒 △ : 穂発芽易, 白粒
 Sat : Satanta, Lan : Lancer, Chi : Chihokukomugi, N61 : Norin 61, RL : RL4137

ここでは種子そのもののABA感受性を調査したため、種子胚のABA感受性と種子休眠性の両方を合わせて評価したことになるが、種子のABA感受性は休眠性および種子胚のABA感受性と同等に吸水温度の影響を強く受けることが確認できた。したがって、種子の登熟が低温で湿度の高い状態で進む場合には、耐性品種に分類されるものでも糊熟期のような種子登熟の早い時期に種子の休眠性やABA感受性が破れる可能性がある。

Osanai and Amano (1993) は、低温での種子の発芽性をもとにした系統選抜が、低温・高湿条件下での穂発芽耐性の強化に有効であることを報告している。そして、実際にこの方法により選抜されたOSおよびOW系統は、ゼンコウジコムギや北系1354といったわが国のトップレベルの耐性品種を凌駕する極強品種を育成するための育種素材として有望視されている。

3. 種子の発芽と アミラーゼ, エンドプロテアーゼ活性の関係

コムギ穂発芽で大きな問題となる品質の劣化は、コムギ子実中の貯蔵物質である胚乳澱粉および蛋白質がそれぞれアミラーゼ, エンドプロテアーゼにより分解されることによって引き起こされる (MacGregor and Matsuo, 1972, Prestone and Kruger 1978, MacGregor and Dushnicky, 1989,)

そこで次に、小麦子実中の α -アミラーゼとエンドプロテアーゼについて、穂発芽耐性の異なるチホクコムギと Satanta を対象に、2 つの異なる成熟期（黄熟期、糊熟期）と完熟期において低温（12℃）で吸水させた時の活性の変化を解析し、穂発芽耐性と両酵素活性の関係を検討した。

20℃ においては、穂発芽耐性品種である Satanta の発芽率は易品種であるチホクコムギに比べて、完熟期まで常に低く推移した。一方、12℃ においても黄熟期および糊熟期には Satanta の発芽率はチホクコムギに比べて低かったが、完熟期になると両者の差異は見られなくなった（図 2）。

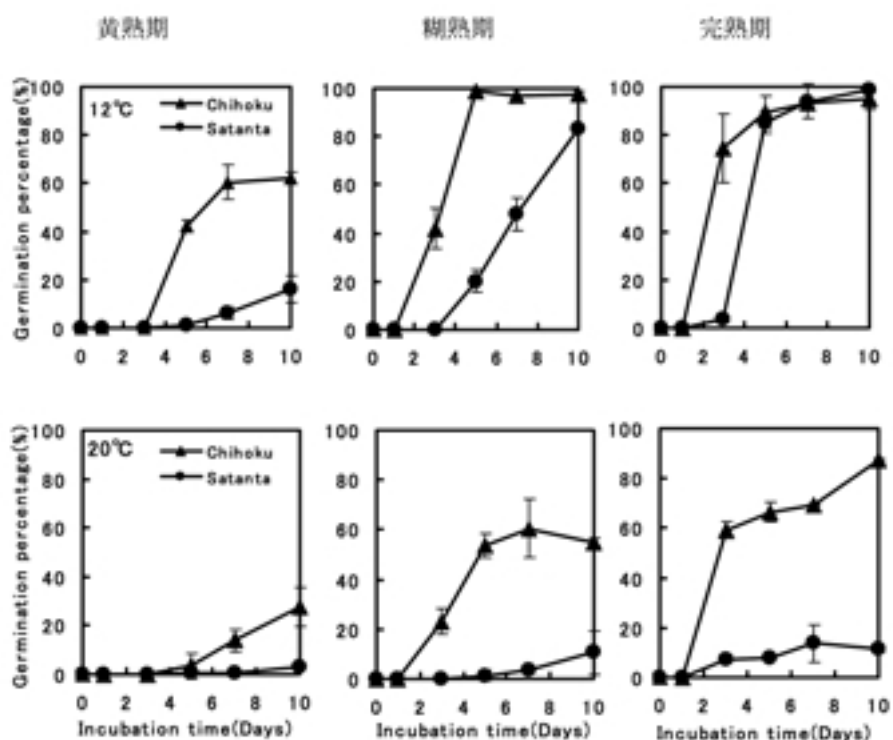


図 2 . 登熟にともなう発芽率の推移

* 黄熟期、糊熟期、完熟期に採取したチホクコムギおよびサタンタ種子を 12℃、20℃ で発芽率を調査した。

一方、黄熟期に採取した種子の α -アミラーゼ活性は両品種ともに 12℃の方が 20℃に比べて高く推移した。しかし、糊熟期および完熟期と種子の発進が進むにつれ、チホクコムギの 20℃における活性は 12℃と同じレベルまで増加した。一方、Satanta の 20℃における α -アミラーゼ活性は、種子の採取時期に関わらず、12℃に比べて低く推移した（図 3）。未発芽種子の α -アミラーゼ活性は 3.52U から 5.97U の広い範囲に分布した。さらに、わずかな発芽に伴って活性は急増し、発芽率が 5% 以上になると活性は 8U 以上となった（図 4）。このことから、形態的にはまだ発芽に至っていない未発芽種子であっても高いレベルの α -アミラーゼ活性がすでに誘導されていることが分かる。

一方、小麦粉の品質を表す指標であるアミログラム最高粘度はコムギ種子中の α -アミラーゼ活性と非常に相関が高い。修飾オリゴ糖を基質に用いる CERALPHA 法により測定した α -アミラーゼ活性とアミロ値との回帰式から、自然対数値で表した全粒粉の α -アミラーゼ活性値でおよそ 5.97U (290mU/g) が低アミロ小麦の基準となるアミロ値 300 B.U. に相当する（中津ら 1997）。これを当てはめてみると、

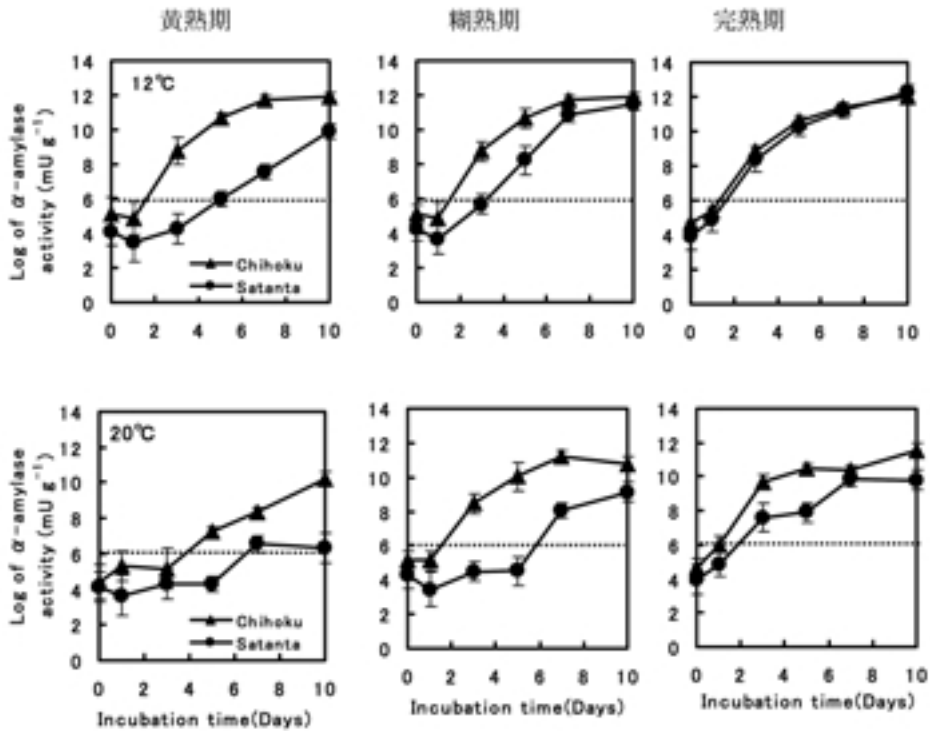


図3. 登熟にともなう α -アミラーゼ活性の推移

* 黄熟期, 糊熟期, 完熟期に採取したチホクコムギおよびサタンタ種子を 12, 20 で α -アミラーゼ活性を調査した。

図中の波線はアミロ粘度 300BU に相当する α -アミラーゼ活性値を示す

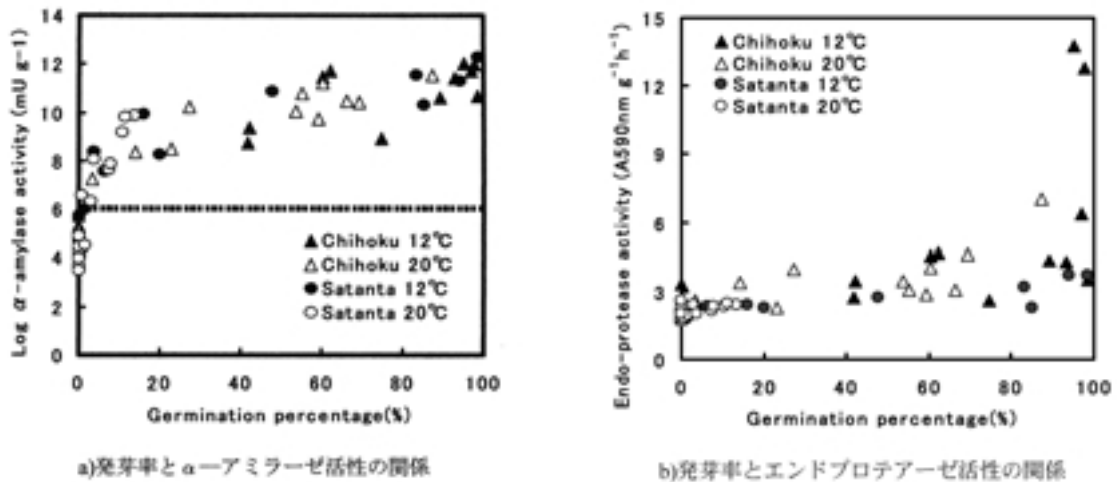


図4. 発芽率とエンドプロテアーゼ活性の関係

* 図中の波線はアミロ粘度 300BU に相当する α -アミラーゼ活性値を示す

α -アミラーゼ活性がアミロ値 300 B.U. に相当する活性値よりも低い値となるのは発芽率が 0% の場合のみであり, 12 では両品種ともに糊熟期および完熟期では, わずか 1 ~ 2 日の吸水でアミロ値は 300 B.U. 以下のレベルとなる。

このことは, 特に低温・高湿な気象条件のもとで種子の登熟が進む北海道において問題になってくることから, 北海道におけるコムギ収穫期の気象条件を考えると, 低温条件下での穂発芽耐性と低アミロ耐

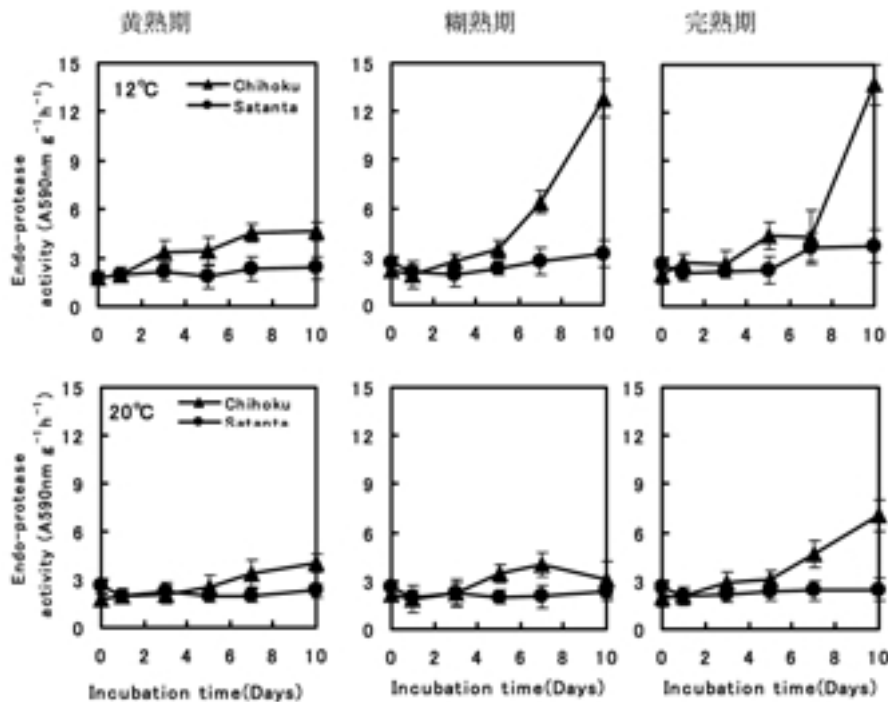


図5. 登熟にともなうエンドプロテアーゼ活性の推移

*黄熟期, 糊熟期, 完熟期に採取したチホクコムギおよびサタンタ種子を12, 20℃でエンドプロテアーゼ活性を調査した。

性を付与することが重要な課題となる。

次に, 採取時期の異なるチホクコムギとSatantaの種子を20℃および12℃で吸水させたときのエンドプロテアーゼ活性の変化を検討した。エンドプロテアーゼ活性の増加レベルはα-アミラーゼに比べると小さく, 穂発芽耐性の違いによる品種間差も大きかった。すなわち, チホクコムギのエンドプロテアーゼ活性は12℃および20℃ともに, 種子の置床7日目以降の増加が大きかった。また, 3つの採取時期ともに12℃におけるエンドプロテアーゼ活性は20℃に比べて高く推移した。一方, Satantaのエンドプロテアーゼ活性は種子の採取時期および吸水時の温度に関わりなく, 総じて低く推移した(図5)。エンドプロテアーゼ活性は発芽率が90%までほとんど変化は見られないが, 90%以上になって上昇した(図4)。以上のように, α-アミラーゼ活性は発芽のかなり初期段階から高いレベルで誘導されるのに対して, エンドプロテアーゼ活性は発芽のかなり進んだ段階になってから誘導され始めることが示唆された。

4. 穂発芽による製パン性の劣化

硬質コムギの製パン適性には従来から, コムギ子実中の貯蔵蛋白質の質と量の影響が大きく, 穂発芽によって起こる製パン性の劣化は, 子実中のエンドプロテアーゼの増加による蛋白質分解とα-アミラーゼの活性化による種子貯蔵澱粉の分解が協調的に連動している可能性があるものの(Kruger 1971, Lukow et al. 1984, Preston and Kruger 1979, Jones and Wrobel 1993), 両酵素の役割については十分明らかになっていない。

そこで, 穂発芽によって製パン性が劣化するメカニズムを両酵素の変動をもとにして明らかにする目

的で、材料に小麦粉中のグルテン強度の異なる3品種（VictoriaINTA, Leader および春のあけぼの）を用い、人為的に発芽処理した子実から小麦粉を調製し、澱粉、蛋白質品質について解析した。また、製パン性と関連の深い生地の物理的性質ならびにこれらと α -アミラーゼおよびエンドプロテアーゼ活性との関係について解析を行った。

糊熟期に収穫した3品種の α -アミラーゼ活性は小麦粉、全粒粉ともに低く、この時のアミロ値は3品種ともに健全なアミロ粘度の範囲であった。一方、完熟期収穫および糊熟期+発芽処理を行った3品種の α -アミラーゼ活性は、小麦粉、全粒粉ともに高く、アミロ値は完熟期収穫、さらに糊熟期収穫後の発芽処理ではいずれも低アミロ化した（表2）。

小麦粉中の蛋白質含量は発芽が進行してもほとんど含量の変化はなかった。また、小麦粉中のエンドプロテアーゼ活性は発芽に伴いほとんど変化しなかったが、全粒粉中のそれは糊熟期収穫後の発芽処理により、1.2倍（春のあけぼの）～1.7倍（Leader）まで増加した（表3）。

表2. 供試材料の α -アミラーゼ活性とアミロ値

材 料	α -amylase activity (mUg ⁻¹)		アミロ値 (B. U.)
	60%粉	全粒粉	
Victoria INTA			
成熟期収穫	115	589	500
完熟期収穫	830	4011	70
発芽処理	3821	24645	30
春のあけぼの			
成熟期収穫	159	218	620
完熟期収穫	404	1610	170
発芽処理	536	3679	140
Leader			
成熟期収穫	119	345	715
完熟期収穫	1383	3542	70
発芽処理	2515	7365	55

表3. 供試材料の蛋白質含量，エンドプロテアーゼ活性，沈降価

材 料	60%粉の蛋白 質含量 (%)	エンドプロテアーゼ活性 (A ₅₉₀ g ⁻¹ h ⁻¹)		SV ¹⁾ (cm ³)
		60%粉	全粒粉	
Victoria INTA				
成熟期収穫	12.4	1.67	2.28	68
完熟期収穫	12.6	1.83	3.22	70
発芽処理	12.4	1.88	3.92	63
春のあけぼの				
成熟期収穫	10.3	1.45	3.22	34
完熟期収穫	10.5	1.64	3.49	35
発芽処理	10.3	1.70	3.70	34
Leader				
成熟期収穫	14.1	1.73	2.67	46
完熟期収穫	15.1	1.88	3.63	38
発芽処理	14.8	1.68	4.13	31

¹⁾ SDS-sedimentation volume

小麦粉の SDS 沈降価は品種によって異なり、超強力粉である Victoria INTA は春のあけぼのおよび Leader に比べて非常に高い値を示した。完熟期収穫および糊熟期収穫後の発芽処理により、SDS 沈降価は低下したが、Leader に比べて Victoria INTA および春のあけぼのの低下は小さく、特に Victoria INTA は発芽処理後も高い値を維持した。この結果から発芽の進行により、子実中のエンドプロテアーゼ活性が増加し、粉中の蛋白質成分も劣化するが、その程度はコムギ子実中のグルテンの強さにも関係しており、超強力的性質を持つ Victoria INTA の蛋白質の劣化は Leader と比較して少ないことが示唆された。

発芽がパンの比容積に及ぼす影響は、小麦粉中のグルテンの強さにより異なった。超強力コムギである Victoria INTA の比容積は、既に低アミロ化している完熟期の比容積が最も高い値となった。一方、春のあけぼのおよび Leader の比容積は発芽の進行に伴って低下した。

製パン適性を表す指標の中では、生地真空膨張量とパンの比容積の間に正の有意な相関関係 ($r=0.77$, $P<0.05$) が認められた。また、発芽の進行に伴い、ミキシングピークまでの時間および生地破断力は低下し、破断変形量は増加した。しかし、Victoria INTA の変化量は他の 2 品種に比べて小さく、比較的高い製パン適性を維持した (表 4, 図 6)。以上のように、生地真空膨張量と関連しているパンの比容積は、製パン適性の指標である生地破断力、およびミキシングピークまでの時間との関連が認められた。これら有意な正の相関から、発芽によるパン比容積の低下は、生地破断力およびミキシングピークまでの時間の低下で表される生地の弱化によって引き起こされることが示唆された。

表 4. 供試材料のパン比容積と各種生地物性

材 料	パン比容積 (cm^3g^{-1})	真空膨張量 (cm^3)	ミキシング ピークタイム (min)	破断力 (N)	破断変形 (mm)
Victoria INTA					
成熟期収穫	6.89	143	6.4	3.30	38.5
完熟期収穫	7.10	158	4.6	2.75	49.3
発芽処理	6.26	149	3.7	2.67	52.7
春のあけぼの					
成熟期収穫	5.83	125	2.9	2.06	42.2
完熟期収穫	5.78	123	2.8	2.32	44.8
発芽処理	6.10	130	2.5	1.98	42.3
Leader					
成熟期収穫	7.00	130	1.9	2.17	55.0
完熟期収穫	5.65	123	1.3	1.47	63.5
発芽処理	5.15	117	1.2	0.98	67.8

次に、小麦粉および全粒粉中の酵素活性とパンの比容積の関係では、春のあけぼのおよび Leader の強力粉について、パンの比容積と小麦粉および全粒粉中の α -アミラーゼ活性、および全粒粉中のエンドプロテアーゼ活性の間には高い負の相関関係が認められたが、小麦粉中のエンドプロテアーゼ活性との間に相関関係は認められなかった ($r=0.07$)。一方、3 品種全てを込みにした場合には、パンの比容積と全粒粉中のエンドプロテアーゼ活性との間に正の相関関係が認められた ($r=0.77$) のに対して、小麦

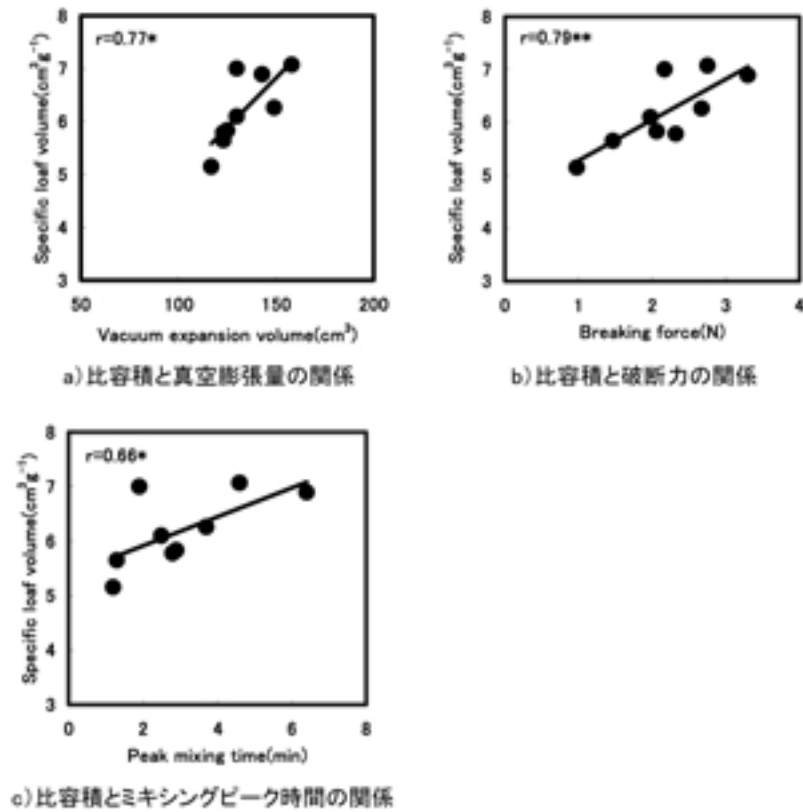
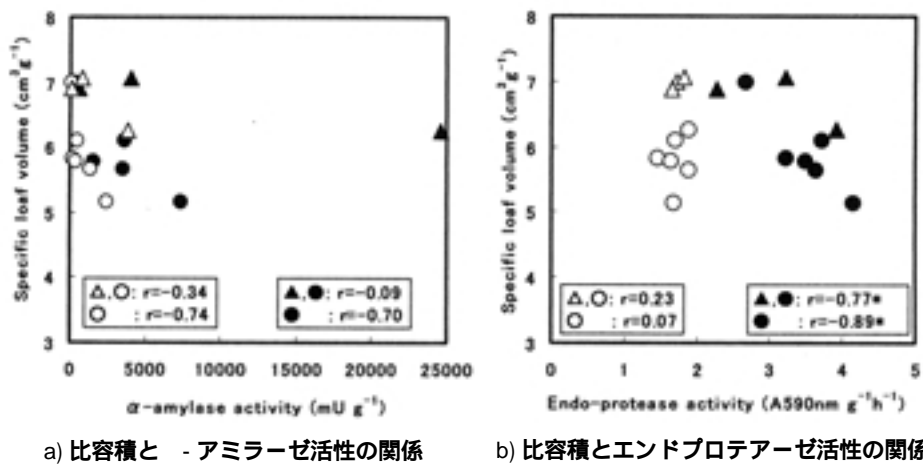


図6. パン比容積と各種生地物性の関係

粉および全粒粉中の α -アミラーゼ活性との間には相関関係は認められなかった ($r = -0.34, -0.09$, 図7)。

これらの酵素と製パン適性の関係についてさらに明確にするために、糊熟期に収穫した春のあけぼのの小麦粉に、 α -アミラーゼ粗抽出液を完熟期収穫および糊熟期収穫後の発芽処理の活性と同じレベルまで添加して、製パン試験を行った(表5)。 α -アミラーゼ粗抽出液の添加により、春のあけぼののアミロ値はそれぞれ完熟期収穫で350 B.U. および糊熟期収穫後の発芽処理で240 B.U. まで低下した。これ



△, ○: 小麦粉: VictoriaINTA ; ●, ○: 小麦粉: 春のあけぼの, Leader;
 △, ○: 全粒粉: VictoriaINTA ; ●, ○: 全粒粉: 春のあけぼの, Leader

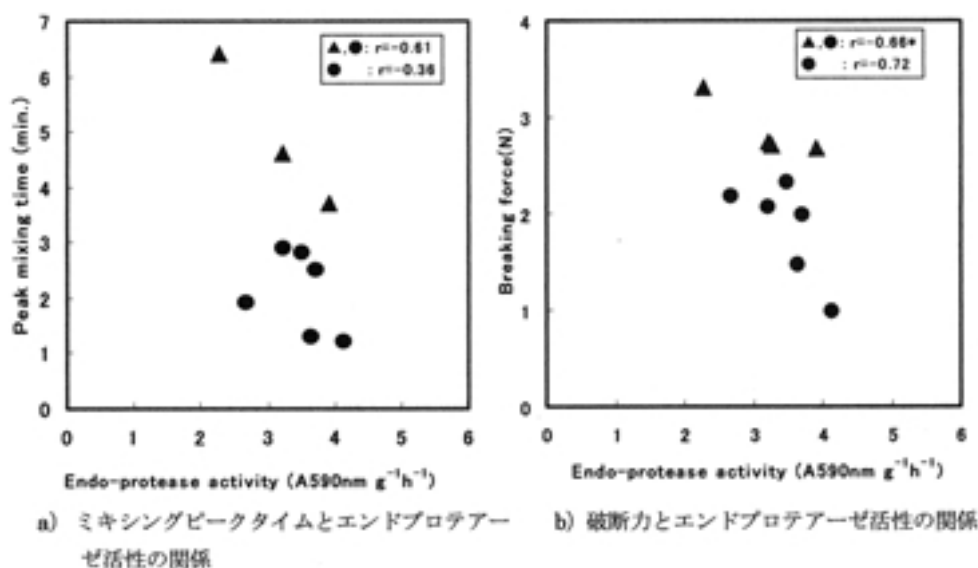
図7. パン比容積と α -アミラーゼ, エンドプロテアーゼ活性の関係

表 5 . 成熟期収穫春のあけぼのの 60%粉に α -アミラーゼ抽出液を添加後の製パン性

α -amylase 抽出液の添加レベル	アミロ値 (B. U.)	パン比容積 (cm^3g^{-1})	真空膨張量 (cm^3)	ミキシングピークタイム (min)	破断力 (N)	破断変形 (mm)
成熟期収穫	620	5.83	2.9	125	2.06	42.2
完熟期収穫	350	6.16	2.7	115	2.22	44.2
発芽処理	240	6.42	2.7	117	1.81	41.5

に対して、 α -アミラーゼ活性が増加しても、製パン適性の指標となる各種生地特性に影響は見られないことから、 α -アミラーゼによる胚乳澱粉の分解は製パン性劣化の主要因ではないと考えられた。

そこで、全粒粉中のエンドプロテアーゼ活性と生地物性との関係を見ると、全粒粉中のエンドプロテアーゼ活性とミキシングピークまでの時間および生地の破断力との間には負の相関関係が認められ、特に生地破断力との間の相関関係が高かった (図 8)。



△, ●: 全粒粉: VictoriaNNTA ; ○, □: 全粒粉: 春のあけぼの, Leader

図 8 . 子実のエンドプロテアーゼ活性と生地物性の関係

これらの結果から、エンドプロテアーゼの増加による子実中の蛋白質の分解が生地物性の劣化に強く関係していると考えられた。したがって、穂発芽による製パン性の劣化においては、エンドプロテアーゼ活性の増加によって起こるコムギ子実中のグルテンの分解が主要因となり、このために生地破断力、ミキシングピークまでの時間および生地のガス保持力の低下で表される生地の軟化が引き起こされ、これによって比容積の低下が起こることが示唆された。

以上より、穂発芽による製パン性の劣化はエンドプロテアーゼ活性の増加によるグルテンの分解が主要因であると結論できる。従って、硬質小麦の育種段階における製パン性の評価には、成熟期における全粒粉中のエンドプロテアーゼ活性の測定が有効であると考えられた。

参考文献

- Bewley, J.D. and Black, M. 1994. Dormancy and the control of germination. In: *Seeds : Physiology of Development and Germination*. Plenum Press, New York.
- Bushuk, W. and Lukow, O.M. 1987. *Proceeding of Fourth International Symposium on Pre-harvest Sprouting in Cereals*, Westview Press, Boulder, CO, USA, pp 188-196.
- Gale, M.D. 1990. Pre-harvest field sprouting in cereals, CRC Press Inc., FL, USA, pp 85-110.
- 平野寿助 1971 . 中国農試報告 A20: 27-70.
- Jones, B.L. and Wrobel, R. 1993 Pre-harvest sprouting in cereals 1992. AACC, MN, USA, pp 262-269.
- Kruger, J.E. 1971. *Cereal Chem.* 48: 121-132.
- 桑原達雄・前田浩敬 1979 . 育雜 29(別 1) 26-27.
- Lukow, O.M. and Bushuk, W. 1984. *Cereal Chem.* 61: 336-339.
- MacGregor, A.W. and Matsuo, R.R. 1972. *Cereal Chem.* 59: 210-216.
- MacGregor, A.W. and Dushnicky, L. 1989. *J. Inst. Brew.* 95: 321-325.
- Meredith, P., and Pomeranz, Y. 1985. Sprouted grain. In: Pomeranz, Y. (ed), *Advances in cereal science and technology*, vol.7, AACC, StPaul, MN, USA, pp 239-320.
- 中津智史・埜村朋之・今井 徹 1997 . 日作紀 66: 35-41
- 農林統計協会 2000 . 平成 10 年産作物統計 (普通作物・飼料作物・工芸作物) pp 174-175.
- Oda, S. and Seko, H. 1993. Pre-harvest sprouting in cereals 1992. AACC, St.Paul, MN, USA, pp 69-75.
- Osanai, S. and Amano, Y. 1993. Pre-harvest sprouting in cereals 1992. AACC, St. Paul, MN, USA, pp 76-82.
- Osanai, S. and Amano, Y. 1996. Pre-harvest sprouting in cereals 1995. CASJO, Osaka, Japan, pp 239-247.
- Osanai, S. and Amano, Y. 1999. Pre-harvest sprouting in cereals 1998. *Assoc Cereal Res*, Detmold, Germany, pp 57-66.
- Preston, K.R., Dexter, J.E. and Kruger, J.E. 1978. *Cereal Chem.* 55: 877-888.
- Preston, K.R. and Kruger, J.E. 1979. *Plant Physiol.* 64: 450-454.
- Salomonsson, L., Heneen, K., L-Raznikiewicz, M., Carlsson, M. and Karlsson, R. 1989. *Starch* 41: 340-343.
- 佐藤暁子・小幡美環子・中村信吾・渡辺 満 1999 . 日作紀 68: 306-309.
- 食糧庁管理部検査課 1988 . 小麦のアミロをめぐると問題 . pp 1-288.
- Walker-Simmons, M.K. 1987. *Plant Physiol.* 81: 61-66.
- Walker-Simmons, M.K. 1988. *Plant Cell Environ.* 11: 769-775.
- 安永 隆・丸山順子・上村光男・福永公平 1963 . 日作紀 32: 152-156.