

コムギの一次加工適性改良
に関する育種学的研究

小田 俊介

緒論	1
第1章 穂発芽性について	6
第1節 穂発芽性の品種間差と遺伝	9
1. 穂発芽性の品種間差	9
1) 材料および方法	9
2) 結果	11
3) 考察	11
2. 低温(12℃)と高温(20℃)での穂発芽性の品種間差	18
1) 材料および方法	19
2) 結果	20
3) 考察	31
3. 低温(12℃)と高温(20℃)での穂発芽性の遺伝	36
1) 材料および方法	36
2) 結果	37
3) 考察	46
第2節 α -アミラーゼアイソザイムの品種間差	55
1. 登熟中の α -アミラーゼアイソザイムの品種間差	55
1) 材料および方法	55
2) 結果	57
3) 考察	62
2. 発芽中の α -アミラーゼアイソザイムの品種間差	64
1) 材料および方法	64
2) 結果	65
3) 考察	65

第2章 硬軟質性について	76
第1節 硬軟質性とフライアビリン及び グルテニン・サブユニット2、2との関係	78
1) 材料および方法	79
2) 結果	80
3) 考察	87
第2節 硬軟質性の遺伝	90
1) 材料および方法	90
2) 結果	93
3) 考察	98
第3節 コムギ近縁種のフライアビリン	100
1) 材料および方法	100
2) 結果	101
3) 考察	104
第4節 フライアビリンの特性	112
1) 材料および方法	112
2) 結果	113
3) 考察	114
総合討論	119
摘要	127
謝辞	133
引用文献	134

結 論

戦後の国内でのコムギ生産量は、昭和20年代後半から昭和30年代にかけて約150万トンでピークを示したが、その後大幅な減少を続け、昭和40年代後半には約20万トンまで減少し、「安楽死時代」と呼ばれていた。しかし、昭和49年度以降の生産振興対策の強化に加えて、昭和52年には麦生産振興奨励金の麦価織り込み、さらに昭和53年からの水田利用再編対策において特定作物に指定されたことなどにより、国内のコムギ生産は再び増加に転じ、最近では作付面積28万ヘクタール、生産量は98万トンとなっている（農林水産省統計情報部 1989）。

現在食料用コムギのなかで国内産コムギが占める比率（内麦率）は15%程度である。コムギの食用用途はパン、日本めん、中華めん、各種の菓子製品等であるが、国内産コムギの主用途は日本めんであり、その他の用途の原料はいずれも輸入コムギに依存している。さらに、日本めん用としての国内産コムギの約半分はオーストラリアの銘柄Australian Standard White（A S W）等をブレンドして用いられている。

コムギはイネと違い食用とするためには、コムギ粒から小麦粉への製粉（一次加工）、小麦粉から製品への加工（二次加工）と多くの加工過程が必要である。さらに、コムギの用途はパン、日本めん、中華めん、各種の菓子製品等多彩なため、その加工適性に関連した形質（製粉特性、小麦粉の色相、パン適性、うどん適性等）も多い。この様な多くの加工適性について、現在の国内産コムギは満足のゆくものではなく、実需者（製粉会社）から以下の様な問題点の指摘

を受けている（農林水産技術会議事務局 1991）。

1. 製粉特性：上質粉が効率よく多量に採れることが望ましい。この特性は、「皮ばなれ」（粉になる胚乳部分とふすまになる種皮とのはなれ易さ）と挽砕された粉を篩分けする際の「篩抜け」等に左右される。国内産コムギはこの皮ばなれ、篩抜けともに輸入コムギには及ばず、迅速な改善を必要とする。

2. 小麦粉及びめんの色相：A S Wのような「明るくクリーミーな白さ」が求められているが、国内産コムギはA S Wに比べ「くすみ」が著しい。色相は小麦粉粒子のサイズが大きい程良く、製粉特性の向上により色相を改善できる可能性がある。

3. 低アミロ：コムギの場合、アミログラフ（Brabender社製の精密に温度制御された糊化装置を持つ外筒回転式粘度計で、糊化状態を自記する装置）によって小麦粉の最高粘度を測定し、アミラーゼ活性の指標としている。穂発芽などによってアミラーゼが活性化しアミログラム（アミログラフによって記録された澱粉の糊化特性曲線）の最高粘度が低いコムギが「低アミロ」と呼ばれている。低アミロのコムギは活性化したアミラーゼによって澱粉が分解されるため小麦粉のレオロジー特性が著しく劣化しており実需者（製粉会社）からは敬遠されている。この問題の抜本的な対策としては高度穂発芽抵抗性品種の育成が求められている。

これらの問題点の改善は緊急を要する研究課題であり、農林水産省でも総合的開発研究「小麦を主体とする水田畑作物の高品質化及び生産性向上技術の開発」という研究プロジェクトを1991年から開始し、国内産コムギの高品質化に積極的に取り組んでいる。

本研究では、この改善を要する形質の中で低アミロの根本的な原

因である穂発芽性と、製粉特性及び小麦粉の色相と関連する硬軟質性を取り上げた。

穂発芽とは、成熟期の降雨などにより穂に着粒中の穀類種子が圃場で発芽する現象である。穂発芽した種子中では様々な酵素が活性化されるが、特にコムギの場合、^{デンプン}アミラーゼ（~~澱粉~~分解酵素）の活性化が大きな問題となる。アミラーゼが活性化すると胚乳中の^{デンプン}~~澱粉~~が分解され、その特性が大きく変化する。^{デンプン}~~澱粉~~の特性、特に糊化特性の変化は小麦粉のレオロジー特性を低下させ、日本めんへの使用を考えた場合、製めん作業性の低下、ゆで溶出の増加、めんのお味の劣化などを引き起こす（柴田 1981）。

日本ではコムギの成熟・収穫時期が梅雨と重なるため、日本で栽培されるコムギは穂発芽抵抗性を持っていないてはならない。そのため、日本でのコムギの穂発芽の研究は和田・秋浜（1934）に始まり、現在でも穂発芽抵抗性の研究と抵抗性品種の育成が精力的に行なわれている。

近年国外においても、穂発芽は重要な問題となっている。日本のように成熟・収穫時期に降雨と遭遇する地域はもちろん、特に赤粒コムギ（種皮色が赤色のコムギ）より穂発芽抵抗性が一般的に弱い白粒コムギ（種皮色が白色のコムギ）を栽培している地域では、穂発芽の危険性がさらに高くなる。オーストラリア・アメリカ・カナダ等のコムギ輸出国では、商品価値として品質問題の重要性が高く、穂発芽も品質問題のなかで重要視されている。

硬軟質性とは、コムギ粒の物理的なかたさを示すものであり、製粉した粉の粒度と関係がある。コムギ粒を製粉すると硬質コムギからは粒度の大きい（粗い）粉が取れ、軟質コムギからは粒度の小さ

い（細かい）粉が取れる。この粉の粒度の大小は製粉過程での篩抜けと関係があり、粉の粗いものほど篩抜けがよく製粉歩留が高くなる。従って、硬質コムギは一般に製粉歩留が高い傾向があり、硬軟質性の研究は製粉歩留を向上させるうえで重要である。国内産コムギは輸入麦に比べて製粉特性が劣っており（製粉歩留が低く、粉がくすんでいる）、国内産コムギの製粉特性改善のためには硬軟質性の研究は必要である。日本における硬軟質性に関する研究は、国内産コムギでパン適性の高い硬質コムギを育成しようとする試みから、池田（1961）により精力的に行なわれたが、その後のコムギ生産量の減少とともに硬軟質性についての研究は停滞していた。近年先に述べた国内産コムギの高品質化の要請の中、特定タンパク質と硬軟質性の関係が報告され（Greenwell and Schofield 1986, Nakamura *et al.* 1990a）硬軟質性の機構を物質（特にタンパク質）面から解明しようとする試みが行なわれるようになり、硬軟質性に関する研究は新しい局面を迎えようとしてゐる。

本研究では、実需者から問題点の指摘を受けているコムギの一次加工適性（製粉特性、小麦粉及びめんの色相、低アミロ）と関係の深い前述の穂発芽性と硬軟質性について品種間差を中心とした遺伝解析を行なう。穂発芽性については穂発芽抵抗性品種育成のために有用な遺伝子源や選抜方法を明らかにすることを目的に、穂発芽抵抗性の品種間差、低温（12℃）・高温（20℃）での発芽粒率を指標とした穂発芽抵抗性の品種間差の調査と遺伝解析を行なう。また、低アミロの原因であるアミラーゼについては等電点電気泳動で分離した α -アミラーゼアイソザイムの品種間差を調査し、穂発芽性との間に穂発芽抵抗性品種育成での選抜に利用できるような関係が存

在するか否かを調査する。硬軟質性については^{デンアッ}澱粉表層付着タンパク質が硬軟質性の直接要因であるか否かを明らかにすることを目的に、^{デンアッ}澱粉表層付着タンパク質と硬軟質性の関係について品種間差の調査と遺伝解析を行なう。さらに、コムギ近縁種（Aegilops属とTriticum属）での^{デンアッ}澱粉表層付着タンパク質の変異と、^{デンアッ}澱粉表層付着タンパク質の性質についても調査を行なう。

第 1 章 穂発芽性について

穂発芽とは、成熟期の降雨などで、穀粒の種子が穂に着粒中に発芽してしまう現象のことである。日本はコムギの成熟・収穫期が梅雨時期と重なるため、穂発芽が起こりやすい気象条件にある。そのため、日本で栽培されるコムギは高度の穂発芽抵抗性を持っていない。

コムギでは、種子が本来ならば発芽する条件（水分、温度条件）に置かれても成熟期直後の種子の場合、発芽しないことがある。この現象は休眠性と呼ばれている。休眠性は時間が経過すると共に解け、休眠が解けた種子は正常な発芽性を示すようになる。穂発芽抵抗性は種子の休眠によって発芽が抑えられることと深い関係があるため、穂発芽抵抗性の検定は休眠性の程度を検定することと同等とされている。休眠性の検定には、大別して以下の2つの方法がある（Belderek 1968）。

①成熟期の休眠種子の発芽抑制程度を検定する方法：成熟直後の休眠種子を発芽最適条件に置いた場合の発芽粒率で評価する。

②休眠が解けてゆく速さを検定する方法：成熟後、定期的に発芽最適条件での発芽粒率を調査し、発芽粒率が一定値（通常は50%）を越えるのに要した日数で評価する。

②の方法は検定するためには数回の調査が必要だが、①の方法は1回の調査で行えるので、穂発芽抵抗性育種では通常簡便な方法として①の方法が用いられている。

実際の穂発芽抵抗性育種では、成熟期の穂又はコムギ粒を発芽しやすい人工条件下（多湿）に置き、穂の発芽程度の外観や穂又はコ

ムギ粒での発芽粒率を指標として穂発芽抵抗性検定を行なうのが一般的である。この方法で穂発芽抵抗性検定を行う場合、温度条件が重要である。なぜなら、コムギ種子は温度が比較的高い場合のみ休眠性を発揮し、14℃以下では発芽抑制が起こらないからである

(Gosling *et al.* 1981, Mares 1984)。北海道でのコムギ収穫期は7月下旬であるが、この時期でも降雨があれば最低気温10℃以下、平均気温で15℃前後に低下することもめずらしくはない(土屋 1982)。このような環境条件では休眠種子の高温での発芽粒率より低温での発芽粒率の方が穂発芽性を支配していると考えられる。従って、低温での発芽粒率についても品種間差や遺伝様式を明らかにすることは穂発芽抵抗性育種を行なううえで重要である。

一部の粒が穂発芽を示すとき、同一穂内の他の外見上穂発芽を起こしていない粒も生理的变化を起こしている場合が多い。穂発芽が大きな問題となるのは、このような粒を製粉した場合製粉性が低下し、さらに製粉で得られた小麦粉のレオロジー特性の変化が製めん作業性の低下、ゆで溶出の増加、めんの食感の低下を招き(うどんへの使用を考えた場合)、その商品価値が失われるからである(柴田 1981)。このレオロジー特性の変化の原因は、^{デンプン}澱粉分解酵素のアミラーゼの活性化である。コムギの場合、アミログラフ(Brabender社製の精密に温度制御された糊化装置を持つ外筒回転式粘度計で、糊化状態を自記する装置)によって小麦粉の最高粘度を測定し、アミラーゼ活性の指標としている。穂発芽などによってアミラーゼが活性化しアミログラム(アミログラフによって記録された^{デンプン}澱粉の糊化特性曲線)の最高粘度が低いコムギは「低アミロ小麦」と呼ばれ、実用者からは敬遠されている。

実際の圃場での穂発芽現象は登熟中に発生する現象である。本研究では、まず登熟期間中の穂が内在的に保持している穂発芽性の品種間差を検討した。そして、穂発芽抵抗性品種育成に有用な遺伝子源や選抜方法を明らかにすることを目的として、成熟期の休眠種子の低温（12℃）と高温（20℃）での発芽粒率について品種間差の調査と遺伝解析を行なった。また低アミロの原因であるアミラーゼについては α -アミラーゼアイソザイムの品種間差を調査し、穂発芽性との間に穂発芽抵抗性品種育成での選抜に利用できるような関係が存在するか否かを調査した。

第1節 穂発芽抵抗性の品種間差と遺伝

1. 穂発芽抵抗性の品種間差

発芽粒率で評価した穂発芽性程度は開花後日数の増加と共に高くなった (Gosling *et al.* 1981, 西川 1988)。しかし, 星野ら (1988) は登熟期間中の穂発芽性程度は出穂期後30~35日に高く, その後減少し出穂期後45日 (成熟期) 前後に最低となり, 再び高くなるV字型の推移パターンを示すと報告している。この様に登熟期間中の穂発芽性の変化には品種間差のあることが推察される。

本実験では, 穂発芽性に差があると報告されている10品種・系統を供試材料にして農林水産省農業研究センター小麦育種研究室で従来から行われている17℃の温度条件で穂発芽検定を行い, 登熟期間中の穂発芽性の変化の品種間差を調査した。

1) 材料および方法

供試材料:

供試材料は以下の10品種・系統を用いた。

品 種 名	由 来
農林61号	福岡小麦18号 / 新中長, 日本の主要品種
白ダルマ	在来種
シラサギコムギ	新中長 / 農林59号 (農林番号95号)

トヨホコムギ	アオバコムギ（農林番号81号）／農林61号 （農林番号119号）
フクホコムギ	ウシオコムギ（農林番号105号）／ （農林番号124号） D. W. sel No. 71／／ヒヨクコムギ（農林番号 107号）
ゼンコウジコムギ	伊賀筑後オレゴンに ⁶⁰ Co処理をした突然変異 （農林番号109号） 体
伊賀筑後オレゴン	伊賀筑後／オレゴン
関東99号	関系w 291／オマセコムギ（農林番号106号）
一号熊本小麦	毛ブンブより純系淘汰
Gamenya	オーストラリアの主要品種

これらの材料を、農林水産省農業研究センター（茨城県つくば市）畑圃場に1986年10月に播種し、施肥条件・栽培管理は慣行法にもとづいて行なった。1987年4月、止葉展開前に圃場からポットに株上げを行い、登熟期間中に降雨の影響を受けないようにガラス室でポット栽培した。開花後10日目から50日目まで5日間隔で採取した3穂を直ちに穂発芽性検定に用いた。

穂発芽性の検定方法：

穂発芽性の検定は、穂を気温17℃・湿度80%以上の条件の穂発芽検定装置内におき、穂が乾燥しないように随時水を噴霧して行なった。穂発芽検定装置は人工気象室（温度調節可能）内に人工降雨装置を取り付け1時間当り10分間（1日当り雨量85mm）雨を室内に降らせ多湿状態を維持できるようにした装置である。検定開始後7日目の1穂当りの全着粒数に対する発芽粒率を穂発芽性程度とした。

2) 結果

各品種・系統について開花後10日目から50日目までの穂発芽性程度の変化を示したのがFig. 1-1, 1-2, 1-3である。穂発芽性の登熟期間中の変化は以下の3タイプに分類できた。

① 穂発芽性程度が開花後10日目から高くなるが、登熟期間途中に一時的に低下する時期があり、その後90%以上まで高くなる品種・系統（関東99号, Gamenya, 一号熊本小麦）（Fig. 1-1）。

② 穂発芽性程度が開花後30日目までは低く、その後70~80%まで高くなる品種・系統（農林61号, 白ダルマ, シラサギコムギ, フクホコムギ）（Fig. 1-2）。

③ 穂発芽性程度が開花後30日目までは低く、その後40~50%まで高くなる品種・系統（トヨホコムギ, ゼンコウジコムギ, 伊賀筑後オレゴン）（Fig. 1-3）。

3) 考察

星野ら（1988）は供試材料20品種・系統の内18品種・系統で登熟期間中の穂発芽性程度は出穂期後30~35日に高く、その後減少し出穂期後45日（成熟期）前後に最低となり、再び高くなるV字型の推移パターンを示すと報告している。本実験でもタイプ①に属する品種・系統は登熟期間中に穂発芽性程度が一時的に低くなる挙動を示した。しかし、星野ら（1988）の報告では、出穂後60日の最終的な穂発芽程度が低い場合でも登熟期間中の穂発芽性程度はV字型の推移パターンを示していたが、本実験では開花後50日目の穂発芽性程度が90%以上に高くなる品種・系統のみが登熟期間中に穂発芽性程度が一時的に低くなる挙動を示した。星野ら（1988）も一号熊本小麦, 農林61号, シラサギコムギ, フクホコムギ, トヨホコムギ, ゼ

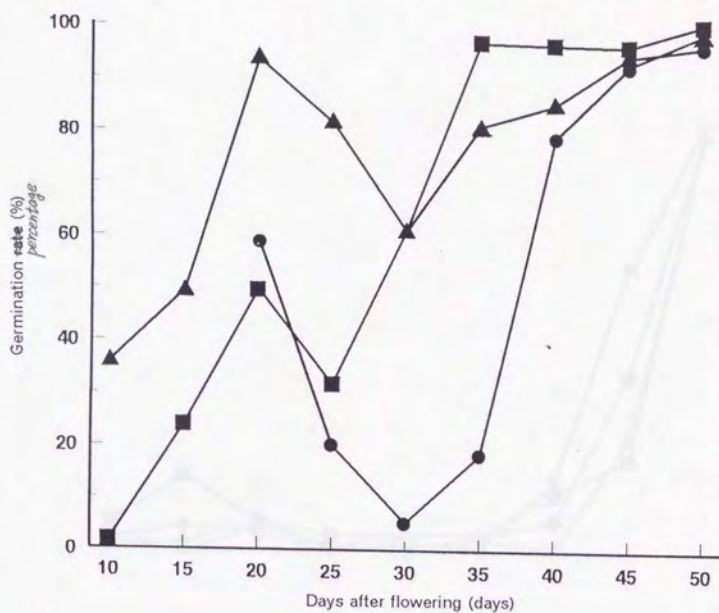


Fig. 1-1. The change of germination rate during the ripening period.

closed circle : Kanto 99
 closed triangle : Gamenya
 closed square : Ichigou kuma

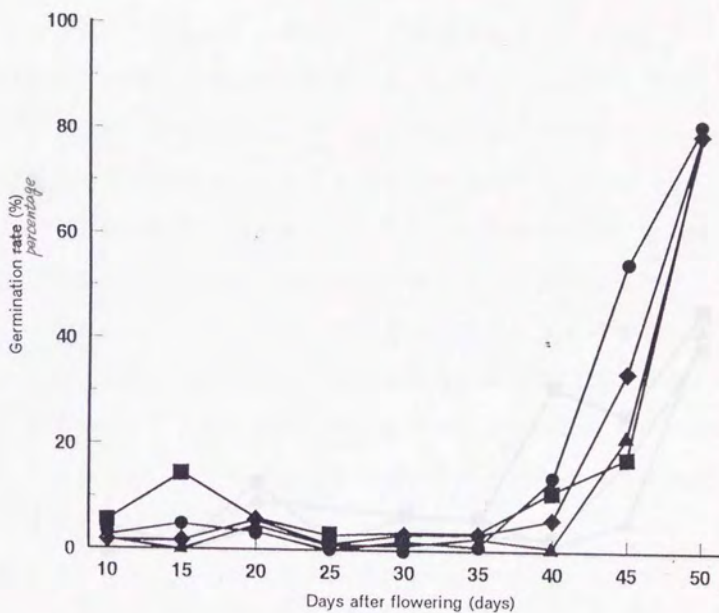


Fig. 1-2. The change of germination rate during the ripening period.

closed circle : Norin 61
 closed triangle : Shirodaruma
 closed square : Shirasagi komugi (Norin 95)
 closed diamond : Fukuho komugi (Norin 124)

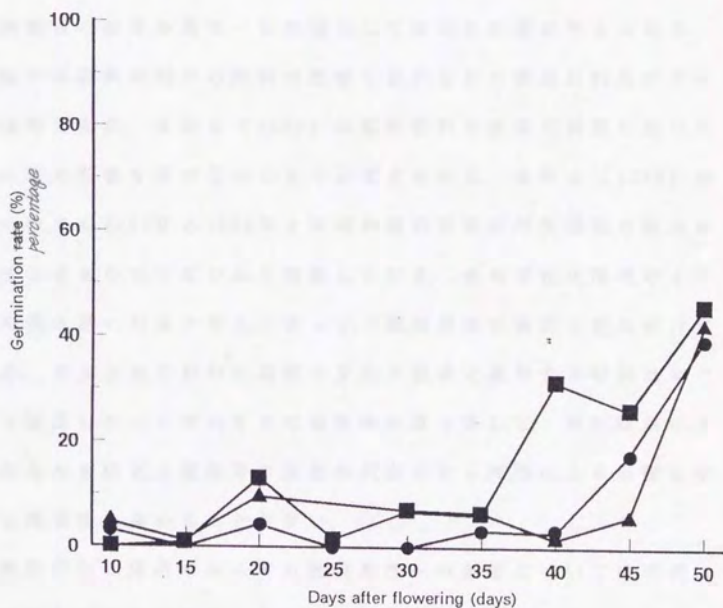


Fig. 1-3. The change of germination rate during the ripening period.

closed circle : Toyoho komugi (Norin 119)
 closed triangle : Zenkouji komugi (Norin 109)
 closed square : Igachikugo oregon

ンコウジコムギを供試材料に用いており、いずれも登熟期間中の穂発芽性程度はV字型の推移パターンを示すと報告している。しかし、本実験では、一号熊本小麦を除く5品種は開花後30日目までは穂発芽性程度が低く保たれており、星野ら(1988)の報告とは違っていた。両実験の結果が異なった原因として降雨の影響が考えられる。本実験では登熟期間中の降雨の影響を避けるため供試材料はガラス室で栽培したが、星野ら(1988)は供試材料を圃場で栽培したため降雨による影響を受けているものと考えられる。星野ら(1988)の報告の中でも1983年と1984年2年間の穂発芽性の年次間差は降雨の影響によるものではないかと指摘している。穂発芽性は環境による影響を受け易い形質である。従って、穂発芽性の検定・研究を行う場合、ガラス室で材料を栽培する又は圃場で栽培する材料はビニールを被覆したパイプハウスで植物体を覆う等して、穂が降雨にさらされるのを防ぎ、穂発芽の直接の引金となる降雨による影響を少なくし再現性を高めることが多い。

登熟期間中の降雨のコムギの穂発芽性への影響についての研究は今まで行なわれていない。しかし、登熟期間中の水ストレスの *Sorghum bicolor* L. の穂発芽性への影響の研究はある (Arnold *et al.* 1991)。Arnold *et al.* (1991) によると、登熟期間中に *S. bicolor* (品種名 IS-1054) に乾燥ストレスを与えると登熟期間中の発芽力が高くなると報告している。登熟期間中の水ストレスと発芽力との関係について *S. bicolor* での結果がコムギに当てはまるかは不明であり、今後の研究課題として残されている。

登熟期間のコムギ粒の外観の変化を観察すると、開花後30日までは種皮色が緑色で水分含量が高い乳熟期、開花後35日以降は種皮色

が褐色を帯びるよになり水分含量が減少してゆく黄熟期に当たる。タイプ①のコムギで登熟期間中に穂発芽性程度が低下する時期は、乳熟期後半から黄熟期前半に当たっている。登熟期間中の穂発芽性程度の低下は、乳熟期から黄熟期への種子の生理的变化を反映したものであることは十分考えられるが、その機構などは不明である。

西川（1988）は岩手白、Chinese spring、はつほこむぎ、岐阜小麦1号の登熟期間中の穂発芽性程度の変化を調査した結果、開花後21日までは穂発芽性程度（16℃、関係湿度100％での7日目の発芽粒率）は低いが、その後上昇し、開花後49日には70％以上になった。これは、本実験のタイプ②と同じ穂発芽性の挙動を示すものである。

穂発芽抵抗性育種では17℃での発芽小穂率（発芽小穂数の全小穂数に対する割合）で評価した穂発芽抵抗性によって品種・系統を5つに分類していた（麦類育種基礎試験成績書 1967）。

- I. 黄熟期から穂発芽しやすい品種（極易）。
- II. 黄熟期には穂発芽しやすいが、成熟後しばらく比較的穂発芽しにくい品種（易－やや難）
- III. 成熟期から穂発芽しやすくなる品種（易）
- IV. 成熟後10日間程度まで、比較的穂発芽しにくい品種（やや難）
- V. 穂発芽しにくい品種（難）

本実験のタイプ①はこの分類ではI、タイプ②はIIIとIV、タイプ③はVに相当すると考えられる。IIの分類に該当するものは本実験では明らかにならなかったが、これはタイプ①とタイプ②の中間的なものであると考えられる。しかし、IIの分類に該当するものは黄熟期での穂発芽性程度がすでに50％以上を示しており、穂発芽抵抗性育種では有用な品種とは言い難い。従来から強い穂発芽抵抗性を持

つと言われている品種（例えば伊賀筑後オレゴン等）は本実験のタイプ③のように登熟期間を通じて穂発芽性程度が低く保たれ、開花後35日以降穂発芽性程度の上昇が比較的低い（40～50％）品種のことである。本実験では開花後50日目に穂発芽性程度が低い品種・系統（40～50％）は登熟期間を通じても穂発芽性程度が低く保たれており、開花後50日目の穂発芽性程度が低い品種・系統を選抜すること、簡便に登熟期間を通じて穂発芽性程度が低く保たれ、開花後35日以降穂発芽性程度の上昇が比較的低い理想的な穂発芽抵抗性品種・系統を選抜できることが示唆された。もし、确实性を増すならば、開花後50日目の穂発芽性程度で選抜した品種・系統の後代について登熟期間中の穂発芽性程度を調査し、真に理想的な穂発芽抵抗性品種・系統であるかを再度確認するという方法が穂発芽抵抗性品種育種では効率的であると考えられる。

2. 低温（12℃）と高温（20℃）での穂発芽性の品種間差

前節で登熟期間を通じて穂発芽性程度が低く保たれ、開花後35日以降穂発芽性程度の上昇が比較的低い理想的な穂発芽抵抗性品種・系統を選抜する簡便な方法として開花後50日目の穂発芽性程度で選抜する方法が有用であることが示された。

穂発芽性は休眠による発芽抑制と深い関係があるため穂発芽性の検定は休眠の程度を検定することと同等とされている。コムギの休眠の程度を検定する場合、検定の温度条件が重要である。なぜなら、コムギの休眠性は温度が比較的高い場合のみ発揮され（Mares 1984）14℃を越えたとき（コムギ品種 Sappo）に起こる発芽抑制を high temperature dormancyと表現しているからである（Gosling *et al.* 1981）。高橋（1938）、菅原（1949）もコムギ休眠種子の発芽適温は休眠の解けたものより低いことを報告している。George（1967）は、20℃での発芽試験では休眠による品種間差があったが、10℃での発芽試験には品種間差が無かったと報告している。また、前述のように北海道では成熟期に低温・多湿という気象条件に遭遇することも珍しくなく、この気象条件のために穂発芽が北海道では特に起こりやすいと考えられる（土屋 1982）。

本実験は、高温（20℃）での発芽粒率と従来は品種間差が無いと言われていた低温（12℃）での発芽粒率を指標として穂発芽性の品種間差を調査し、低温（12℃）での発芽粒率に品種間差が存在するか否かと穂発芽抵抗性品種育成にとって重要な遺伝子源を明らかにする目的で行なった。

1) 材料および方法

供試材料:

供試材料1: 農林水産省農業研究センター小麦育種研究室で保存していた農林登録品種133品種(農林1号~コユキコムギ(農林番号133号))を, 1988年10月~1989年6月(以下89年栽培と略称)に農林水産省農業研究センター(茨城県つくば市)畑圃場で栽培し, 施肥条件・栽培管理は慣行法にもとづいて行なった。

供試材料2: 伊賀筑後オレゴンと農林水産省農業研究センター小麦育種研究室で育成した有望系統の内の関東番号系統64系統(関東51号~関東113号)を, 1988年10月~1989年6月(以下89年栽培と略称)と1989年10月~1990年6月(以下90年栽培と略称)の2年間, 農林水産省農業研究センター(茨城県つくば市)畑圃場で栽培し, 施肥条件・栽培管理は慣行法にもとづいて行なった。関東101号は89年栽培のみである。

いずれの材料も, 出穂前に圃場にビニールで被覆されたパイプハウスを建て植物体をおおい, 穂が降雨にさらされるのを防いだ。開花後50日目に各品種・系統とも8~10穂を採取し, 直ちに穂発芽性検定の材料とした。

穂発芽性の検定方法:

穂発芽性は前述の穂発芽検定装置(湿度80%以上)での発芽試験で検定した。低温(12℃)と高温(20℃)の温度条件で各条件4~5穂づつを供試し, 検定開始後7日目の1穂当りの発芽粒率を調査した。

発芽粒率の統計計算においては逆正弦変換して0%または100%に近い発芽粒率の分散を大きくするように広げて行なった。データ

の散布図およびヒストグラムについても逆正弦変換した値で表示した。

2) 結果

供試材料1の低温区(12℃)と高温区(20℃)での発芽粒率(逆正弦変換値)を示したのがFig. 1-4とTable 1-1である。低温区(12℃)と高温区(20℃)での発芽粒率(逆正弦変換値)の間の相関係数は0.64(1%水準有意)であった。低温区(12℃)と高温区(20℃)での発芽粒率(逆正弦変換値)を比較すると、133品種中3品種が高温区(20℃)での発芽粒率の方が高く(5%水準有意)、109品種が低温区(12℃)での発芽粒率の方が高く(5%水準有意)残り21品種では差が無かった。高温区(20℃)での発芽粒率の方が高かった3品種は、農林6号、農林31号、農林58号であった(Table 1-1)。

供試材料2の内89年栽培の低温区(12℃)と高温区(20℃)での発芽粒率(逆正弦変換値)を示したのがFig. 1-5とTable 1-2である。低温区(12℃)と高温区(20℃)での発芽粒率(逆正弦変換値)の間の相関係数は0.73(1%水準有意)であった。低温区(12℃)と高温区(20℃)での発芽粒率(逆正弦変換値)を比較すると、65品種・系統中高温区(20℃)での発芽粒率の方が高い品種・系統は無く、51品種・系統が低温区(12℃)での発芽粒率の方が高く(5%水準有意)、残り14品種・系統では差が無かった。この実験では、関東69号と伊賀筑後オレゴンが低温(12℃)・高温(20℃)両条件で低い発芽粒率を示した(Fig. 1-5)。

供試材料2の内90年栽培の低温区(12℃)と高温区(20℃)での発芽粒率(逆正弦変換値)を示したのがFig. 1-6とTable 1-2であ

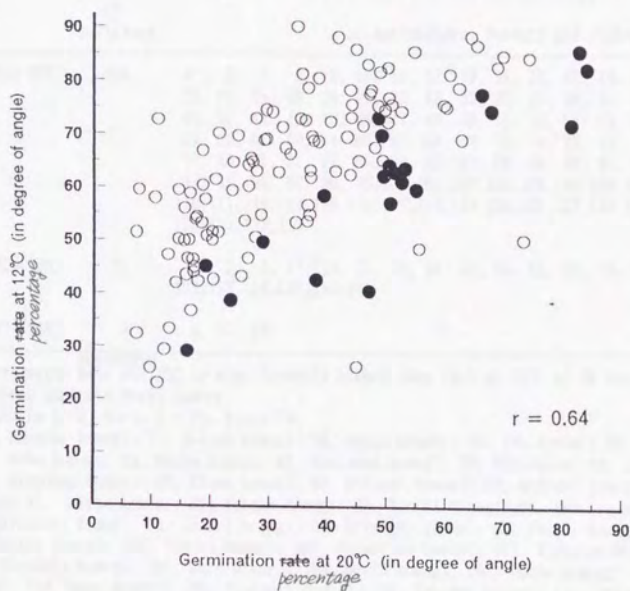


Fig. 1-4. Germination rate at 12°C and 20°C in 1989 (Material 1).

open circle : There is 5% significant difference between 12°C and 20°C.

closed circle : There is no 5% significant difference between 12°C and 20°C.

Germination rate is transformed to $\arcsin(\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

Table 1-1. Germination ^{percentage} rate at 12°C and 20°C (Material 1)

	Number of cultivars	Norin cultivars (wheat cultivars registered by the Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries)
12°C > 20°C*	109	4 ^b , 5, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 45, 46, 47, 48, 49, 51, 52, 53, 54, 55, 57, 59, 60, 61, 63, 64, 65, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 76, 77, 78, 80, 81, 82, 83, 84, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 110, 111, 112, 114, 115, 116, 117, 118, 119, 120, 121, 122, 124, 127, 128, 129, 131, 132, 133
12°C = 20°C	21	1, 2, 3, 17, 18, 22, 27, 44, 50, 56, 62, 66, 75, 79, 85, 109, 113, 123, 125, 126, 130
12°C < 20°C	3	6, 31, 58

*: Germination ^{percentage} rate at 12°C is significantly higher than that at 20°C at 5% level.

^b: Numbers indicate Norin number.

1, Norin 1; 2, Norin 2 - 75, Norin 75;
76, Yuuyake komugi; 77, Susono komugi; 78, Mutsu benkei; 79, Iyo komugi; 80, Hata masari
; 81, Aoba komugi; 82, Nanbu komugi; 83, Akatsuki komugi; 84, Yukichabo; 85, Hikori komugi
; 86, Miyokou komugi; 87, Ebisu komugi; 88, Hitsumi komugi; 89, Kokeshi komugi; 90, Oku
komugi; 91, Sakyuu komugi; 92, Yutaka komugi; 93, Danchi komugi; 94, Furutsu masari;
95, Shirasagi komugi; 96, Junrei komugi; 97, Kitakami komugi; 98, Fujimi komugi;
99, Hayato komugi; 100, Mikuni komugi; 101, Shimofusa komugi; 102, Miyagino komugi;
103, Nichirin komugi; 104, Haru hikari; 105, Ushio komugi; 106, Omase komugi; 107, Hiyoku
komugi; 108, Muka komugi; 109, Zenkouji komugi; 110, Kobushi komugi; 111, Haruminori;
112, Sakigake komugi; 113, Hachiman komugi; 114, Horoshiri komugi; 115, Takune komugi;
116, Hanagasa komugi; 117, Shirogane komugi; 118, Gogatsu komugi; 119, Toyoho komugi;
120, Seto komugi; 121, Chikushi komugi; 122, Shirowase komugi; 123, Asakaze komugi;
124, Fukuho komugi; 125, Minamino komugi; 126, Chihoku komugi; 127, Wakamatsu komugi;
128, Fukuwase komugi; 129, Nishikaze komugi; 130, Haruyutaka; 131, Shirane komugi;
132, Aira komugi; 133, Koyuki komugi

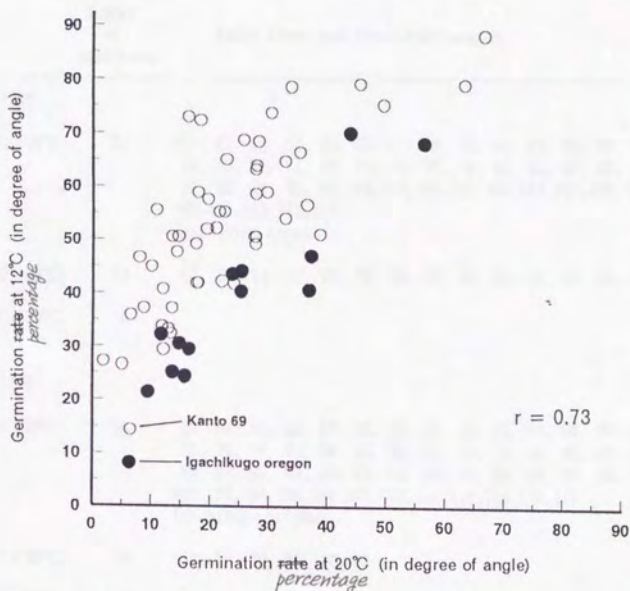


Fig. 1-5. Germination rate at 12°C and 20°C in 1989 (Material 2).

open circle : There is 5% significant difference between 12°C and 20°C.
 closed circle : There is no 5% significant difference between 12°C and 20°C.
 Germination rate is transformed to arcsin (germination percentage/100)^{1/2}.

Table 1-2. Germination ~~rate~~^{percentage} at 12°C and 20°C (Material 2)

	Number of cultivars	Kanto lines and Igachikugo oregon
in 1989		
12°C>20°C ^a	51	51 ^b , 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 66, 67, 68, 70, 71, 72, 73, 76, 77, 79, 81, 84, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 94, 96, 97, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113 Igachikugo oregon
12°C=20°C	14	65, 69, 74, 74, 75, 78, 80, 82, 83, 85, 86, 93, 95, 98
12°C<20°C	0	
in 1990		
12°C>20°C	58	52, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 61, 62, 63, 64, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 80, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112, 113 Igachikugo oregon
12°C=20°C	6	51, 53, 60, 65, 74, 81
12°C<20°C	0	

^a: Germination ~~rate~~^{percentage} at 12°C is significantly higher than that at 20°C at 5% level.

^b: Numbers indicate Kanto number. Kanto lines are wheat breeding lines of National Agriculture Research Center.

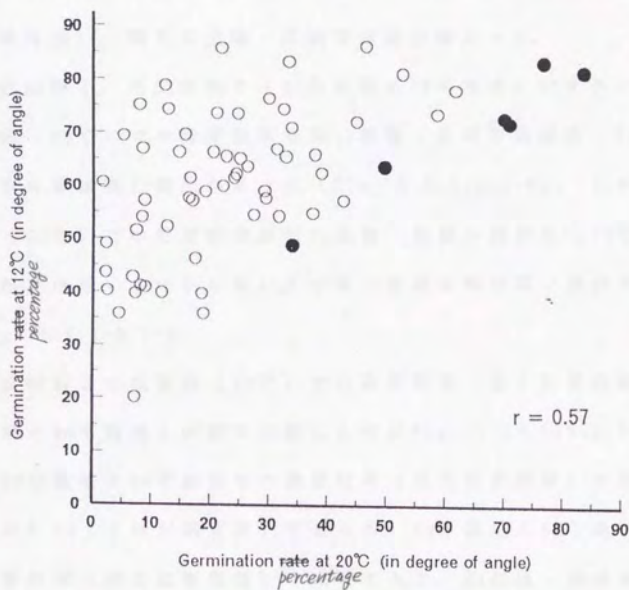


Fig. 1-6. Germination rate at 12°C and 20°C in 1990 (Material 2).

open circle : There is 5% significant difference between 12°C and 20°C.
 closed circle : There is no 5% significant difference between 12°C and 20°C.
 Germination rate is transformed to arcsin (germination percentage/100)^{1/2}.

る。低温区（12℃）と高温区（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）の間の相関係数は0.57（1%水準有意）であった。低温区（12℃）と高温区（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）を比較すると、64品種・系統中高温区（20℃）での発芽粒率の方が高い品種・系統は無く、58品種・系統が低温区（12℃）での発芽粒率の方が高く（5%水準有意）、残り6品種・系統では差が無かった。

供試材料1、供試材料2（89年栽培と90年栽培）いずれの場合も、高温区（20℃）での発芽粒率が高い品種・系統の低温区（12℃）での発芽粒率は高い傾向があった（Fig. 1-4, 1-5, 1-6）。しかし、高温区（20℃）での発芽粒率が低い品種・系統の低温区（12℃）での発芽粒率は低いものから高いものまで変異の幅が広い傾向があった（Fig. 1-4, 1-5, 1-6）。

供試材料2の低温区（12℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）を89年栽培と90年栽培との間で比較したのがFig. 1-7とTable 1-3である。89年栽培と90年栽培での発芽粒率（逆正弦変換値）の間の相関係数は0.34（1%水準有意）であった。89年栽培と90年栽培との間で発芽粒率（逆正弦変換値）を比較すると、64品種・系統中2品種・系統が89年栽培の方が高く（5%水準有意）、24品種・系統が90年栽培の方が高く（5%水準有意）、残り38品種・系統では栽培年次間で差が無かった。

供試材料2の高温区（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）を89年栽培と90年栽培との間で比較したのがFig. 1-8とTable 1-4である。89年栽培と90年栽培での発芽粒率（逆正弦変換値）の間の相関係数は0.62（1%水準有意）であった。89年栽培と90年栽培との間で発芽粒率（逆正弦変換値）を比較すると、64品種・系統中6品種

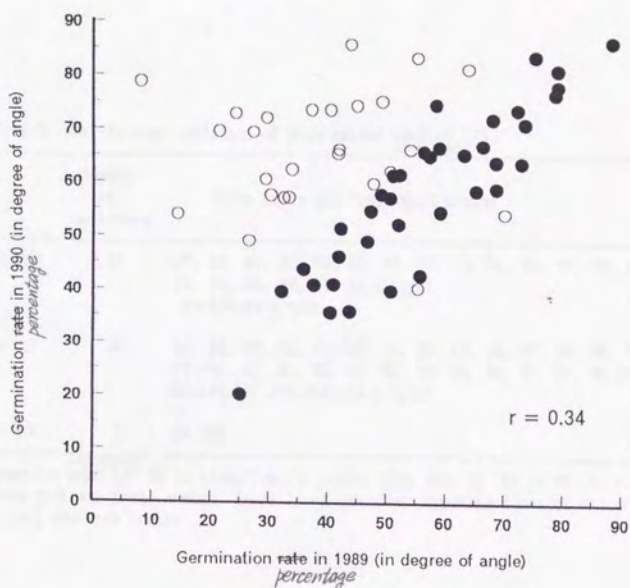


Fig. 1-7. Germination rate at 12°C in 1989 and in 1990 (Material 2).

open circle : There is 5% significant difference between 1989 and 1990.

closed circle : There is no 5% significant difference between 1989 and 1990.

Germination rate is transformed to $\arcsin(\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

Table 1-3. Year-to-year variation of germination ~~rate~~^{percentage} at 12°C

	Number of cultivars	Kanto lines and Igachikugo oregon
'90 > '89 ^a	24	51 ^b , 52, 61, 62, 64, 65, 69, 72, 73, 74, 76, 77, 78, 79, 80, 84, 85, 86, 88, 91, 92, 104, 112 Igachikugo oregon
'90 = '89	38	53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 63, 66, 67, 68, 70, 71, 74, 75, 81, 82, 83, 87, 89, 90, 93, 94, 95, 96, 97, 99, 102, 103, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 113
'90 < '89	2	98, 100

^a: Germination ~~rate~~^{percentage} in '90 is significantly higher than that in '89 at 5% level.

^b: Numbers indicate Kanto number. Kanto lines are wheat breeding lines of National Agriculture Research Center.

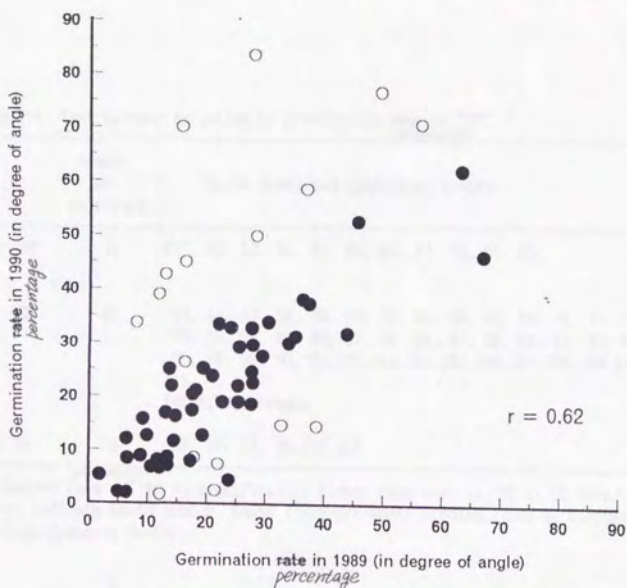


Fig. 1-8. Germination rate at 20°C in 1989 and in 1990 (Material 2).

open circle : There is 5% significant difference between 1989 and 1990.

closed circle : There is no 5% significant difference between 1989 and 1990.

Germination rate is transformed to $\arcsin(\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

Table 1-4. Year-to-year variation of germination ~~rate~~ ^{percentage} at 20°C

	Number of cultivars	Kanto lines and Igachikugo oregon
'90 > '89 ^a	11	51 ^b , 52, 53, 60, 61, 65, 67, 74, 74, 81, 85,
'90 = '89	47	54, 56, 57, 58, 59, 62, 63, 64, 66, 68, 69, 70, 71, 72, 73, 75, 78, 79, 80, 82, 83, 84, 86, 87, 88, 89, 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 98, 99, 102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112 Igachikugo oregon
'90 < '89	6	55, 76, 77, 90, 100, 113

^a: Germination ~~rate~~ ^{percentage} in '90 is significantly higher than that in '89 at 5% level.

^b: Numbers indicate Kanto number. Kanto lines are wheat breeding lines of National Agriculture Research Center.

・系統が89年栽培の方が高く（5%水準有意），11品種・系統が90年栽培の方が高く（5%水準有意），残り47品種・系統では栽培年次間で差が無かった。

上記の低温区（12℃）と高温区（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）と登熟期間中の12.5℃以上の積算温度の関係を示したのが Fig. 1-9, 1-10である。90年栽培の積算温度はいずれの品種・系統も250℃×day以上であり，89年栽培より著しく高かった。低温区（12℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）は，積算温度が250℃×dayを越えると（90年栽培），発芽粒率（逆正弦変換値）の低い品種・系統が少なくなる傾向があった（Fig. 1-9）。一方，高温区（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）は，積算温度が250℃×dayを越えると（90年栽培），発芽粒率（逆正弦変換値）の高い品種・系統が多くなる傾向があった（Fig. 1-10）。関東69号は積算温度が373.6℃×dayでありながら，高温区（20℃）で発芽粒率（逆正弦変換値）12.3度を示した。

3) 考察

コムギ休眠種子は十分な水分条件でも20℃での発芽粒率は低いが，14℃以下になると急激に発芽粒率が上昇する（Gosling *et al.* 1981, Mares 1984）。Hagemann and Ciha（1987）も，コムギ休眠種子では30℃より15℃での発芽粒率の方が高くなることを報告している。本実験の結果でも，高温区（20℃）より低温区（12℃）の方が発芽粒率の高い品種・系統が多かった。本実験の全材料のなかで高温区（20℃）での発芽粒率の方が高かった（5%水準有意）品種・系統は，農林6号，農林31号，農林58号の3品種のみであった。農林31号と農林58号はいずれも農林6号／本育49号の交配後代から

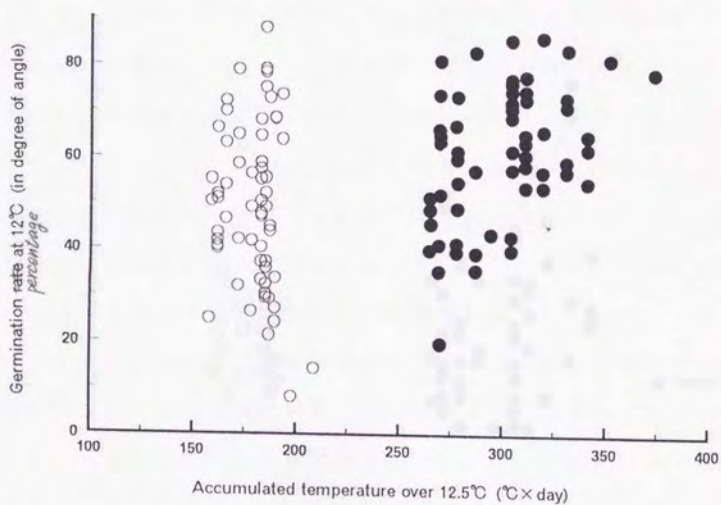


Fig. 1-9. Relation between germination ~~rate~~_{percentage} at 12°C and accumulated temperature.

open circle : Material 2 in 1989.

closed circle : Material 2 in 1990.

Germination ~~rate~~_{percentage} is transformed to $\arcsin(\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

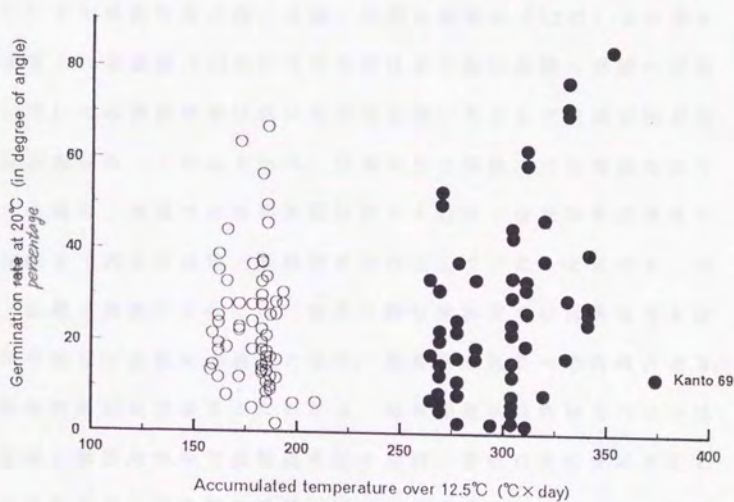


Fig. 1-10. Relation between germination ~~rate~~_{percentage} at 20°C and accumulated temperature.

open circle : Material 2 in 1989.

closed circle : Material 2 in 1990.

Germination ~~rate~~_{percentage} is transformed to $\arcsin (\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

育成された品種であり、この3品種だけが高温（20℃）での発芽粒率の方が高かったことは何らかの遺伝的要因も考えられ、注目される。

George (1967) は10℃での発芽試験には品種間差が無かったと報告しているが、本実験の結果では高温区（20℃）と同様に低温区（12℃）での発芽粒率にも品種・系統間差が存在した。また、高温区（20℃）での発芽粒率が高い品種・系統の低温区（12℃）での発芽粒率は高く、高温区（20℃）での発芽粒率が低い品種・系統の低温区（12℃）での発芽粒率は低いものから高いものまで変異の幅が広い傾向があった。このことから、従来の様に高温でのみ検定を行っていた場合、高温では穂発芽抵抗性でも低温では穂発芽感受性から抵抗性まで大きな品種・系統間差が存在していたことになる。つまり、品種・系統によっては、従来の穂発芽検定では抵抗性でも自然条件で低温・多湿に遭遇した場合、穂発芽を起こす危険性がある。このような危険性を回避するためには、穂発芽抵抗性育種を行なう場合、高温・低温両条件で抵抗性を示す品種・系統の育成をめざすことが必要である。本実験の供試材料（89年栽培）の中では、伊賀筑後オレゴンと関東69号が高温（20℃）・低温（12℃）両条件で発芽粒率が低く、穂発芽抵抗性育種上の重要な遺伝子源であると推定される。

成熟期のコムギの休眠による発芽抑制は登熟期間中の積算温度が高い場合は弱くなり、逆に低い場合は強くなる（桑原・前田 1979）。また、登熟期間中の積算温度が高い場合、Buraas and Skinnies (1985) は低温（10℃）での発芽粒率の方が高温（20℃）より上昇しやすく、Reddy *et al.* (1985) は低温（15℃）での発芽粒率だけが

上昇したと報告している。これは、本実験でも供試材料2の89年栽培と90年栽培を比較すると、登熟期間中の積算温度が著しく高かった90年栽培の方が発芽粒率の高くなった品種・系統数は低温（12℃）の方が高温（20℃）より多かった結果と一致している。従って、品種・系統の持つ低温（12℃）での発芽粒率の低い特性を充分に発揮させるためには、登熟期間中の積算温度を出来る限り低くする工夫が必要になってくる。そのためには、登熟期間後期の高温を出来る限り避けられるように、登熟期間の早い品種・系統が理想的ではないかと推察される。さらに、登熟期間が早い特性は、成熟・収穫期が梅雨と重なることを最小限にするという穂発芽抵抗性品種育成のうえで重要な効果も持っている。

Belderok（1968）は、穂発芽抵抗性の品種を常に抵抗性を示す品種と通常は抵抗性だが登熟期間中の積算温度が高くなると感受性を示す品種の2種類に分類している。関東69号は登熟期間中の積算温度が高くても高温（20℃）での発芽粒率が低く、Belderok（1968）の分類によれば常に穂発芽抵抗性を示す系統である。前述したように穂発芽抵抗性育種では高温・低温両条件で抵抗性を示す品種・系統が重要であり、関東69号のような系統は特に重要な遺伝子源であろう。

3. 低温（12℃）と高温（20℃）での穂発芽性の遺伝

前節では低温（12℃）と高温（20℃）での穂発芽性には品種・系統間差があり、伊賀筑後オレゴン、関東69号などの低温（12℃）・高温（20℃）両条件で抵抗性を示す品種・系統を明らかにすることができた。穂発芽抵抗性品種を育成する場合、穂発芽性の遺伝様式を知っておくことが是非とも必要である。そこで、本節では、伊賀筑後オレゴンの穂発芽抵抗性の遺伝解析を中心に、感受性の品種としてユキチャボ、中間の系統として関東67号を加えて低温（12℃）と高温（20℃）での穂発芽性の遺伝様式の解析を行なった。

1) 材料および方法

供試材料:

抵抗性品種として伊賀筑後オレゴン、感受性品種としてユキチャボ（農林番号84号）、中間の系統として関東67号を交配親として選んだ。低温（12℃）と高温（20℃）での穂発芽性の遺伝様式の解析にはユキチャボ／伊賀筑後オレゴン（105個体）、関東67号／ユキチャボ（89個体）、伊賀筑後オレゴン／関東67号（94個体）の3組合せの雑種第2代集団を用いた。材料は1991年10月～1992年6月に、農林水産省農業研究センター（茨城県つくば市）畑圃場で栽培し、施肥条件・栽培管理は慣行法にもとづいて行なった。ユキチャボ／伊賀筑後オレゴン、関東67号／ユキチャボ、伊賀筑後オレゴン／関東67号の雑種第1代個体も雑種第2代集団と同じ条件で栽培した。

いずれの材料も、出穂前に圃場にビニールで被覆されたパイプハウスを建て植物体をおおい、穂が降雨にさらされるのを防いだ。開

花後50日目の穂を採取し、穂発芽性検定の材料とした。採取した穂は手もみで脱穀し、脱穀した種子は休眠性を保持するために -20°C に保存した (Mares 1983)。

穂発芽性の検定方法:

手もみで脱穀した種子30~50粒をシャーレで発芽させ、7日目の発芽粒率を3反復で調査した。発芽調査の温度条件は低温(12°C)と高温(20°C)で行なった。

発芽粒率の統計計算においては逆正弦変換して0%または100%に近い発芽粒率の分散を大きくするように広げて行なった。データの散布図およびヒストグラムについても逆正弦変換した値で表示した。

遺伝子数の推定は農林水産省農林水産研究計算センター農林ライブラリー計算プログラム (Ishige 1979) を用い、最尤法によって行なった。

2) 結果

ユキチャボ / 伊賀筑後オレゴン雑種第2代集団の低温区(12°C)と高温区(20°C)での発芽粒率の逆正弦変換値の散布図がFig. 1-11である。また、低温区(12°C)と高温区(20°C)での発芽粒率の逆正弦変換値のヒストグラムが各々Fig. 1-12 とFig. 1-13 である。低温区(12°C)と高温区(20°C)での発芽粒率(逆正弦変換値)の間の相関係数は0.56(1%水準有意)であった。低温区(12°C)と高温区(20°C)での発芽粒率(逆正弦変換値)の関係をみると、高温区(20°C)より低温区(12°C)でのほうが発芽粒率(逆正弦変換値)の高い側(図の左上側)に分布していた (Fig. 1-11)。低温区(12°C)での発芽粒率(逆正弦変換値)は 18.4° から 90.0° 度、

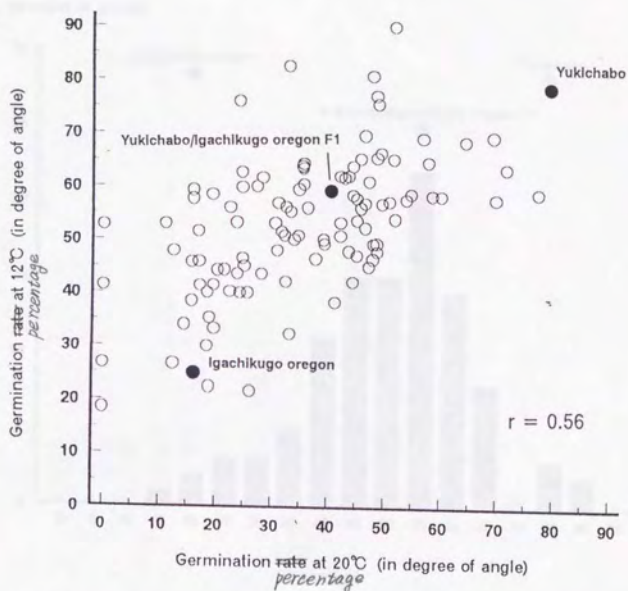


Fig. 1-11. Germination rate at 12°C and 20°C in Yukichabo/Igachikugo oregon F2 population.

Germination rate is transformed to $\arcsin(\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

Number of plants

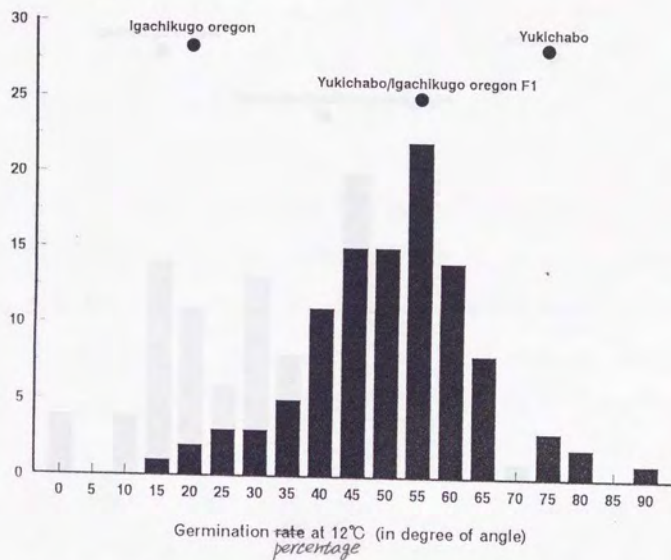


Fig. 1-12. Frequency distribution of germination rate at 12°C in Yukichabo/Igachikugo oregon F2 population.

Germination rate is transformed to arcsin (germination percentage/100)^{1/2}.

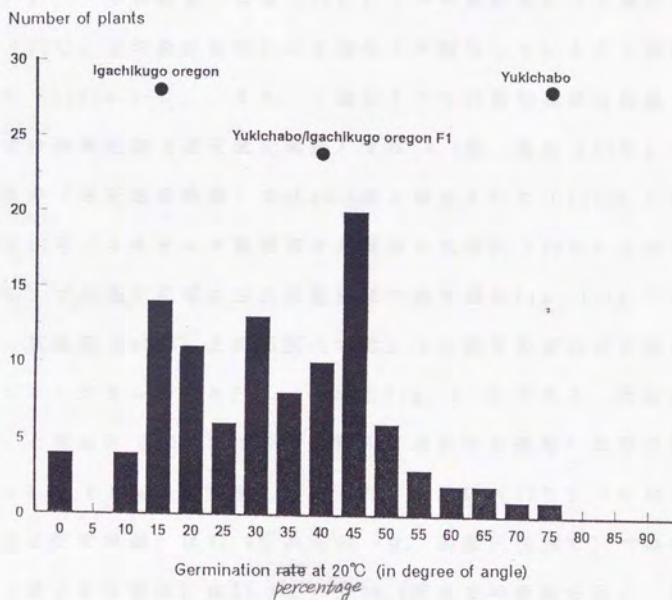


Fig. 1-13. Frequency distribution of germination rate at 20°C in Yukichabo/Igachikugo oregon F2 population.

Germination rate is transformed to arcsin (germination percentage/100)^{1/2}.

高温区（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）は 0.0度から 77.3度までの変異を示した。雑種第2代集団での発芽粒率（逆正弦変換値）の分散は低温区（12℃）は 5%水準有意、高温区（20℃）は 2%水準有意であったので最尤法により遺伝子数の推定を行なった（Table 1-5）。その結果、低温（12℃）での発芽粒率には 3 遺伝子、高温（20℃）での発芽粒率には 2 遺伝子が関与していることが推定された（Table 1-5）。また、1 遺伝子当りの相加効果は低温（12℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）では 9.4度、高温（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）では 14.8度と推定された（Table 1-5）。

関東67号／ユキチャボ雑種第2代集団の低温区（12℃）と高温区（20℃）での発芽粒率の逆正弦変換値の散布図が Fig. 1-14 である。また、低温区（12℃）と高温区（20℃）での発芽粒率の逆正弦変換値のヒストグラムが各々 Fig. 1-15 と Fig. 1-16 である。低温区（12℃）と高温区（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）の間の相関係数は 0.55（1%水準有意）であった。低温区（12℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）は 51.6度から 90.0度、高温区（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）は 21.0度から 90.0度までの変異を示し、低温区（12℃）では発芽粒率（逆正弦変換値）の低い個体は出現しなかった。雑種第2代集団での発芽粒率（逆正弦変換値）の分散は低温区（12℃）、高温区（20℃）とも 2%水準有意であったので最尤法により遺伝子数の推定を行なった（Table 1-5）。その結果、低温（12℃）での発芽粒率には 2 遺伝子、高温（20℃）での発芽粒率には 1 遺伝子が関与していることが推定された（Table 1-5）。また、1 遺伝子当りの相加効果は低温（12℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）では 6.0度、高温（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）では

Table 1-5. Estimation of gene number and additive effect in the F2 populations

Crosses	Temperature	F2 population		Estimated number of genes	Estimated additive effect
		variance	F-value		
Yukichabo /Igachikugo oregon	12°C	166.6	6.29*	3	9.4
	20°C	262.8	7.70**	2	-14.8
Kanto 67 /Yukichabo	12°C	75.2	10.33**	2	6.0
	20°C	285.3	9.14**	1	20.4
Igachikugo oregon /Kanto 67	12°C	66.2	4.69 ^{ns}	-	--
	20°C	65.0	1.47 ^{ns}	-	--

* : Significant at 5% level.

** : Significant at 2% level.

^{ns} : Not significant.

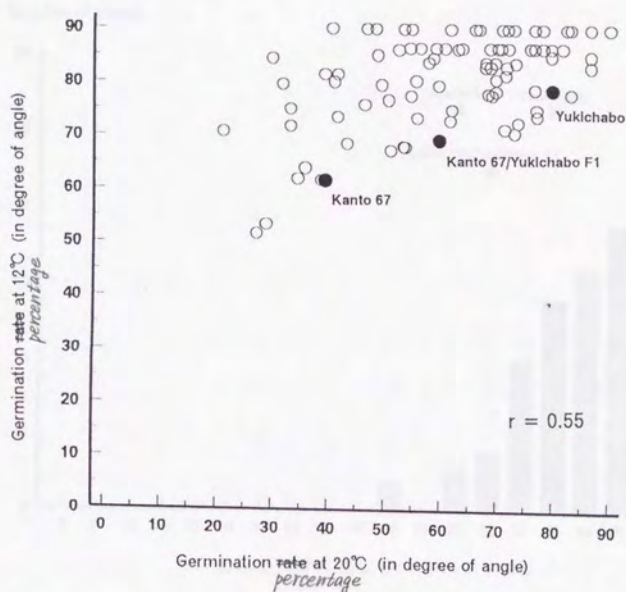


Fig. 1-14. Germination rate at 12°C and 20°C in Kanto 67/Yukichabo F2 population.

Germination rate is transformed to $\arcsin(\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

Number of plants

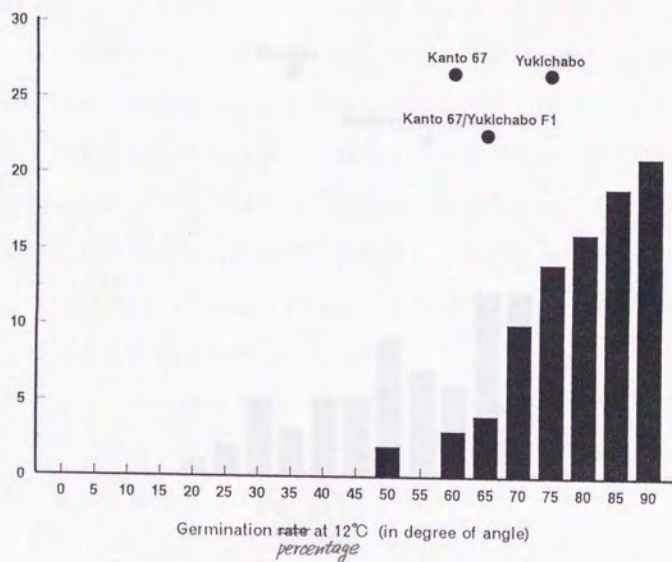


Fig. 1-15. Frequency distribution of germination rate at 12°C in Kanto 67/Yukichabo F2 population.

Germination rate is transformed to $\arcsin(\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

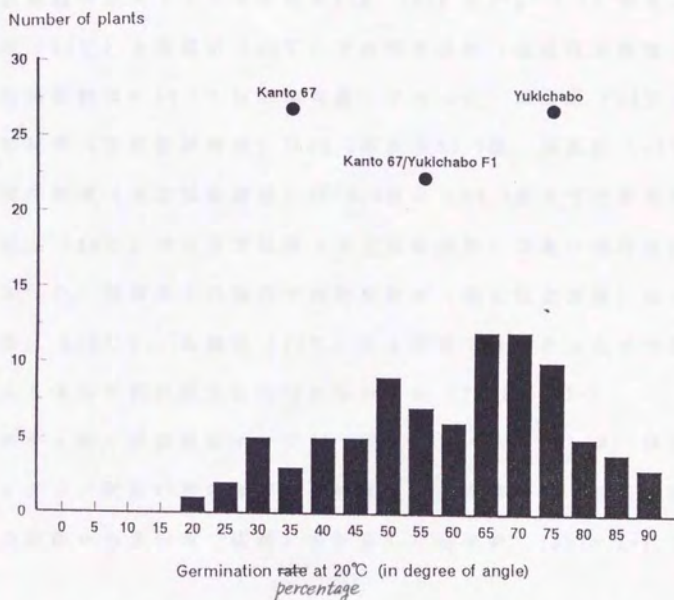


Fig. 1-16. Frequency distribution of germination rate at 20°C in Kanto 67/Yukichabo F2 population.

Germination rate is transformed to $\arcsin (\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

20.4度と推定された (Table 1-5)。

伊賀筑後オレゴン／関東67号雑種第2代集団の低温区 (12℃) と高温区 (20℃) での発芽粒率の逆正弦変換値の散布図が Fig. 1-17 である。また、低温区 (12℃) と高温区 (20℃) での発芽粒率の逆正弦変換値のヒストグラムが各々 Fig. 1-18 と Fig. 1-19 である。低温区 (12℃) と高温区 (20℃) での発芽粒率 (逆正弦変換値) の間の相関係数は 0.33 (1%水準有意) であった。低温区 (20℃) での発芽粒率 (逆正弦変換値) は 26.1度から 70.7度、高温区 (12℃) での発芽粒率 (逆正弦変換値) は 0.0度から 54.8度までの変異を示し高温区 (20℃) では発芽粒率 (逆正弦変換値) の高い個体は出現しなかった。雑種第2代集団での発芽粒率 (逆正弦変換値) の分散は低温区 (12℃)、高温区 (20℃) とともに有意ではなかったので最尤法による遺伝子数の推定は行なわなかった (Table 1-5)。

ユキチャボ／伊賀筑後オレゴン、関東67号／ユキチャボ、伊賀筑後オレゴン／関東67号の雑種第2代集団での発芽粒率 (逆正弦変換値) の分散から遺伝率 (広義) を計算した結果が、Table 1-6 である。

遺伝率 (広義) は以下の公式を用いて計算した。

$$h^2 = (\sigma^2 F2 - (\sigma^2 P1 \times \sigma^2 P2)^{1/2}) / \sigma^2 F2$$

h^2 : 遺伝率 (広義)

$\sigma^2 F2$: 雑種第2代集団の分散

$\sigma^2 P1$ と $\sigma^2 P2$: 親の分散

伊賀筑後オレゴン／関東67号の高温 (20℃) を除いて、いずれの遺伝率 (広義) も 0.86~0.95 という高い値を示した。

3) 考察

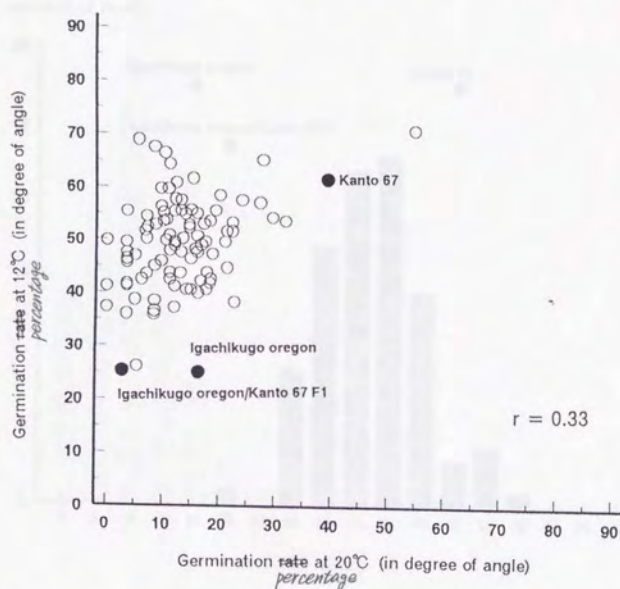


Fig. 1-17. Germination rate at 12°C and 20°C in Igachikugo oregon/Kanto 67 F2 population.

Germination rate is transformed to $\arcsin (\text{germination percentage}/100)^{1/2}$.

Number of plants

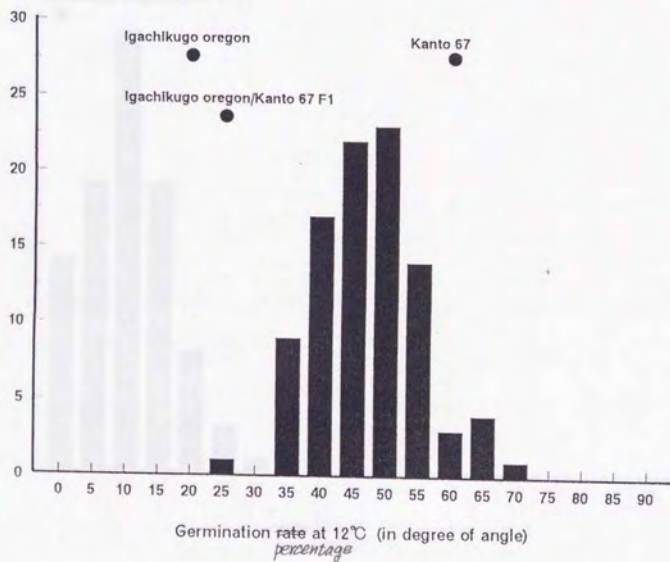


Fig. 1-18. Frequency distribution of germination rate at 12°C in Igachikugo oregon/Kanto 67 F2 population.

Germination rate is transformed to arcsin (germination percentage/100)^{1/2}.

Number of plants

Igachikugo oregon

Kanto 67

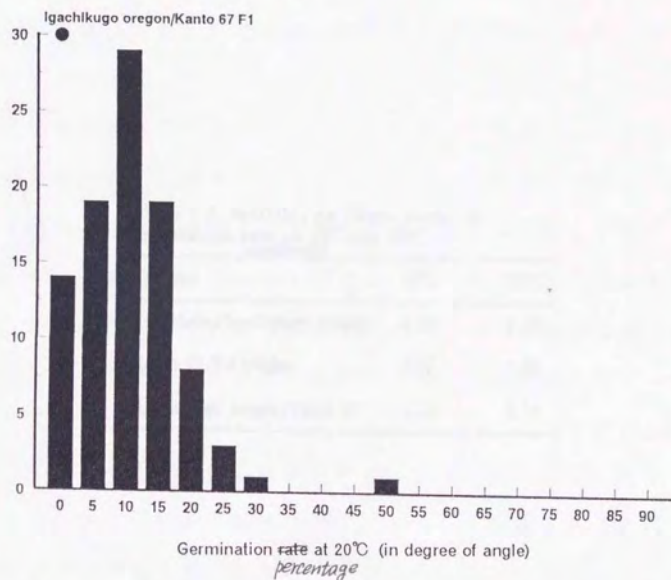


Fig. 1-19. Frequency distribution of germination rate at 20°C in Igachikugo oregon/Kanto 67 F2 population.

Germination rate is transformed to arcsin (germination percentage/100)^{1/2}.

Table 1-6. Heritability (broad sense) of
germination rate at 12°C and 20°C
percentage

Crosses	12°C	20°C
Yukichabo/Igachikugo oregon	0.93	0.95
Kanto 67/Yukichabo	0.91	0.95
Igachikugo oregon/Kanto 67	0.86	0.16

コムギの穂発芽性の遺伝については、いくつかの報告がある。

Bhatt *et al.* (1983) は, Gamut/Kenya 321 sib, Shortim/Kenya 321 sib の雑種第2代と戻し交雑集団について, 22℃での発芽試験で穂発芽性を調査した結果, 穂発芽抵抗性は劣性で2遺伝子に支配されていると報告している。さらに, Shortim/Ford の雑種第2代と戻し交雑集団の解析結果から, 前述の2遺伝子以外に変更遺伝子の存在も示唆している (Bhatt *et al.* 1983)。Hoshino *et al.* (1989) は関東99号/トヨホコムギ, シラサギコムギ/トヨホコムギの雑種第2代集団について, 17℃で穂発芽性を調査した結果, 穂発芽抵抗性が優性で2遺伝子に支配されていると報告している。これら従来の穂発芽性の遺伝に関する研究は, 高温での発芽粒率を指標としたものであり, 本実験のように高温(20℃)と低温(12℃)での発芽粒率を指標として穂発芽性を評価し, 遺伝実験を行なった例はない。

低温(12℃)での発芽粒率の雑種第2代集団での分散はユキチャボ/伊賀筑後オレゴン, 関東67号/ユキチャボで有意になり, 関与する遺伝子数は各々3, 2個と推定された。また, 遺伝率(広義)も各々0.93, 0.91と高い値を示した。これらのことから初期世代で低温(12℃)での発芽粒率が低い個体・系統を選抜することが可能であると考えられる。しかし, 関東67号/ユキチャボの雑種第2代集団のように低温(12℃)での発芽粒率が低い個体が出現しない場合もあるので, 低温(12℃)での発芽粒率で選抜を行なう場合, 交配母本の選抜に注意を払い少なくとも片親には低温(12℃)での発芽粒率の低い品種を選ぶ必要がある。

高温(20℃)での発芽粒率の雑種第2代集団での分散もユキチャ

ボ／伊賀筑後オレゴン，関東67号／ユキチャボで有意になり，関与する遺伝子数は各々2，1個と推定された．この推定された遺伝子数は前述したこれまでの報告とほぼ一致している．Upadhyay and Paulsen (1988) は20℃での発芽粒率で評価した穂発芽性の遺伝率（広義）は0.44～0.56であると報告しているが，本実験の高温（20℃）での発芽粒率の遺伝率（広義）は伊賀筑後オレゴン／関東67号を除いていずれも0.95と高い値を示した．Upadhyay and Paulsen (1988) の用いた材料の発芽粒率（逆正弦変換値）は抵抗性品種（Clark's Cream）が20.4度，感受性品種が33.8～53.1度であった．本実験でも発芽粒率（逆正弦変換値）が16.2度の伊賀筑後オレゴンと39.2度の関東67号の雑種第2代集団での遺伝率（広義）が0.16と低かったことを考えると，Upadhyay and Paulsen (1988) の報告した遺伝率（広義）が本実験より低い原因は用いた，材料間の発芽粒率（逆正弦変換値）の差が小さく，本実験のユキチャボのように発芽粒率（逆正弦変換値）が79.5度というような材料が含まれていなかったためではないかと考えられる．本実験で推定された遺伝子数が少なかったことと遺伝率（広義）が高かったことから，高温（20℃）での発芽粒率も低温（12℃）での発芽粒率と同様に，初期世代での選抜が可能であると推察される．

ユキチャボ／伊賀筑後オレゴンの雑種第2代集団を例にとって実際の初期世代での穂発芽性の選抜を考えてみる．前述のように低温（12℃），高温（20℃）での発芽粒率に関与する遺伝子数は各々3，2個と少なく，遺伝率（広義）は各々0.93，0.95と高いことから，低温（12℃），高温（20℃）での発芽粒率は共に初期世代での選抜が可能であると考えられる．雑種第2代集団での低温（12℃）と高

温（20℃）での発芽粒率の関係をみると低温（12℃）の方が高温（20℃）より発芽粒率が高くなる傾向があり、低温（12℃）での発芽粒率が低い個体を選抜すると同時に高温（20℃）での発芽粒率の低い個体を選抜することになると考えられる。しかし、高温（20℃）での発芽粒率の低い個体を選抜しても必ずしもすべてが低温（12℃）での発芽粒率の低い個体ではない。具体的にユキチャボ／伊賀筑後オレゴンの雑種第2代集団を例として述べる。高温（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）が45度以下の個体を選抜すると105個体中73個体が選抜され、それらの低温（12℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）は18.4～82.5度になる。逆に低温（12℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）が45度以下の個体を選抜すると105個体中27個体が選抜され、それらの高温（20℃）での発芽粒率（逆正弦変換値）は0～47.2度になる。

穂発芽抵抗性品種は低温（12℃）・高温（20℃）両条件で発芽粒率の低いものが望ましい。従って穂発芽抵抗性育種では低温（12℃）・高温（20℃）両条件での発芽粒率が低い品種・系統を選抜することが必要であるが、育種で多数の材料を扱う場合、低温（12℃）・高温（20℃）両条件での発芽粒率で選抜することの簡便法として低温（12℃）条件のみで発芽粒率の低い個体を選抜するという方法が考えられる。そして、低温（12℃）での発芽粒率が低い個体についてさらに高温（20℃）での発芽粒率を調査することが有効ではないかと考えられる。

現在、穂発芽性に関与する遺伝子ではトウモロコシのvp1 (viviparous-1) がABA感受性に関与する遺伝子であることが知られている。このvp1遺伝子は、ABAによってその発現が制御されている一

連の遺伝子のプロモーターに作用する転写制御因子をコードしていることが明かとなってきた (MacCarty *et al.*, 1989, MacCarty *et al.*, 1991). コムギでは穂発芽性の遺伝に関する研究は行なわれているが、その遺伝子の働きについての研究は行なわれていない。コムギの場合もトウモロコシと同様の遺伝子が穂発芽性に関与しているかは今後の研究課題である。

第2節 α -アミラーゼアイソザイムの品種間差

1. 登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムの品種間差

穂発芽感受性のコムギは外見上穂発芽を起こしていなくても生理的变化を起こしている場合がある。穂発芽が大きな問題となるのは、この様な粒を製粉した小麦粉はレオロジー特性が変化し、低アミロ化してしまうからである。この低アミロ化の主な原因は、活性化し^{デンプン}た澱粉分解酵素のアミラーゼである。小麦粉中の^{デンプン}澱粉はアミラーゼで分解されることで、そのレオロジー特性が変化してしまう。

本実験は低アミロの主要因であるアミラーゼについて、登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムを調査し、穂発芽性との間に何らかの関連があるか否かを明かにする目的で行なった。

1) 材料および方法

供試材料:

実験(1): 登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムの変化の調査には Gamanya, 一号熊本小麦, 農林61号, 白ダルマ, シラサギコムギ(農林番号95号), フクホコムギ(農林番号124号), トヨホコムギ(農林番号119号), ゼンコウジコムギ(農林番号109号), 伊賀筑後オレゴンの9品種を用いた。

供試材料は、農林水産省農業研究センター(茨城県つくば市)畑圃場に1986年10月に播種し、施肥条件・栽培管理は慣行法にもとづいて行なった。1987年4月、止葉展開前に圃場からポットに株上げを行い、登熟期間中に降雨の影響を受けないようにガラス室でポッ

ト栽培した。開花後10日目から50日目まで5日間隔で2穂づつ採取し、 -20°C で保存した。

アイソザイム分析用の粒は穂の中央付近の小穂の第1・2穎花を用いた。

実験(2)：登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムの品種・系統間差の調査には、小麦育種研究室で保存していた農林登録品種133品種(農林1号～コユキコムギ(農林番号133号))および農業生物資源研究所より分譲を受けた日本在来品種135品種(Table 1-8)を供試材料とした。供試材料は1987年10月～1988年6月に農林水産省農業研究センター(茨城県つくば市)畑圃場で栽培し、施肥条件・栽培管理は慣行法にもとづいて行なった。出穂期後25～30日の穂を各品種・系統とも2穂づつ採取し、 -20°C で保存した。

アイソザイム分析用の粒は穂の中央付近の小穂の第1・2穎花を用いた。

α -アミラーゼアイソザイムの分析方法：

アイソザイムの分析方法は、Nishikawa and Nobuhara (1971)の等電点電気泳動法をディスクゲルからスラブゲルに改良した方法を用いた(常脇 1984)。抽出方法・泳動条件・ゲル組成は以下の通りである。

抽出方法：

登熟期間中の α -アミラーゼは活性が低いので全粒3粒当たり抽出液(0.0625M トリス塩酸緩衝液(pH6.7)、7%グリセロール、0.02M CaCl_2) 0.5 mlを加え、充分にすりつぶし、30～60分放置した。抽出液を70℃の恒温槽で15分間加熱処理し、 β -アミラーゼを失活させた。その後、抽出液を13,000 rpmで3分間遠心を行い、

上澄液を泳動用試料とした。

泳動方法：

用いたゲル組成，電極液は下記の通りである。

ゲル組成

30% アクリルアミド， 0.8% B I S	5 ml
0.004% リボフラビン	1.5 ml
アンフォライン*	2.25 ml
脱イオン水	11.25 ml

*：アンフォライン（pI 5-8，40%）20mlに蒸留水を加えて100mlにしたもの。

電極液

陽極液 0.2M 酢酸， 0.01M 酢酸カルシウム

陰極液 0.2M エチレンジアミン

電気泳動装置は水平式スラブ電気泳動装置（多用途電気泳動装置 AE-3235型）を使用した。抽出液の上澄液を3×4mmの濾紙に吸収させ，余分な上澄液を除いた後，ゲル表面に濾紙を置いた。400V・1時間，800V・3時間，定電圧条件で泳動は行なった。

アイソザイムの染色には，活性染色法を用いた。2%可溶性でんぶん水溶液に泳動したゲルを浸し，35℃で1時間放置した。その後，ゲルを0.08% KI-I₂ 水溶液に浸し，染色されたゲルにアマラーゼを透明なバンドとして検出した。

2) 結果

Fig. 1-20 は発芽種子の α -アマラーゼアイソザイムの電気泳動の写真である。アイソザイムには-極端から+極端にむけて①から⑫の番号を付った。

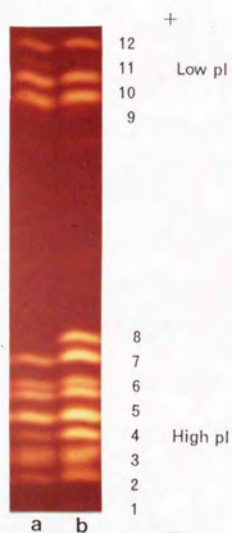


Fig. 1-20. α -amylase isozymes of germinated seed by isoelectricfocusing.

a : Chinese spring

b : Norin 39

コムギの発芽中に現われる α -アミラーゼアイソザイムは等電点が6.7-7.1 (①-⑧ Fig. 1-20) で第6同祖群染色体長腕支配のものと等電点が4.4-5.4 (⑨-⑫ Fig. 1-20) で第7同祖染色体長腕支配のものの2群に分けられる (Nishikawa and Nobuhara 1971)。本実験とNishikawa and Nobuhara (1971) の報告の α -アミラーゼアイソザイムの分類の対応を示したのがFig. 1-21である。

Nishikawa and Nobuhara (1971) が報告した16本の α -アミラーゼアイソザイムバンドの中で、4', 6, 8, 12の4本のバンドは本実験では確認できなかった。その原因としては、

1. Nishikawa and Nobuhara (1971) はディスクゲルを用い、本実験ではスラブゲルを用いている。

2. Nishikawa and Nobuhara (1971) は α -アミラーゼアイソザイムの染色法に、ゲルを澱粉フィルムに密着させ、フィルム中の澱粉を α -アミラーゼで分解し、その後フィルムを染色するという方法を用いている。

という実験方法の違いから、本実験ではNishikawa and Nobuhara (1971) の方法より α -アミラーゼアイソザイムの検出感度が低下してしまい、前述の4本の淡い (minor) アイソザイムバンドは検出できなかったものと思われる。

実験 (1) 9品種の登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムを模式的に示したのがFig. 1-22である。登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムは⑨, ⑩, ⑫の3本で、9品種すべてで同一であった。また、 α -アミラーゼアイソザイムが検出された時期は開花後10日目から30日目までに限られており、35日目以降は検出されなかった。

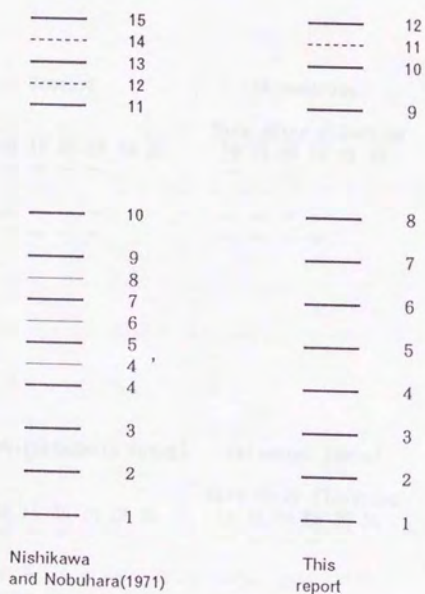


Fig. 1-21. Comparison of α -amylase isozymes of germinated seed by isoelectrofocusing.

α -amylase isozymes						Days after flowering												
	10	15	20	25	30	35	10	15	20	25	30	35	10	15	20	25	30	35
12	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8																		
7																		
6																		
5																		
4																		
3																		
2																		
1																		

	Gamenya					Shirodaruma					Toyoho komugi							
	10	15	20	25	30	35	Days after flowering					10	15	20	25	30	35	
12	—	—	—	—	—	---	10	15	20	25	30	35	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8																		
7																		
6																		
5																		
4																		
3																		
2																		
1																		

	Ichigokumamoto komugi					Shirasagi komugi					Zenkouji komugi							
	10	15	20	25	30	35	Days after flowering					10	15	20	25	30	35	
12	—	—	—	—	—	---	10	15	20	25	30	35	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8																		
7																		
6																		
5																		
4																		
3																		
2																		
1																		

	Norin 61					Fukuho komugi					Igachikugo oregon							
	10	15	20	25	30	35	10	15	20	25	30	35	10	15	20	25	30	35
12	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	---	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8																		
7																		
6																		
5																		
4																		
3																		
2																		
1																		

Fig. 1-22. The change of α -amylase isozymes during the ripening period.

実験(2) 農林登録品種 133品種と日本在来品種 134品種で登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムを調査した結果、すべての品種の α -アミラーゼアイソザイムは⑨、⑩、⑫の3本で、品種間差はなかった。

3) 考察

登熟期間中の α -アミラーゼ活性は開花後の日数とともに低下し、35日目には乾燥種子と同程度になる(Marchylo *et al.* 1980, 西川 1988)。また星野ら(1988)も登熟期間中の α -アミラーゼ活性は登熟の進行とともに減少し、出穂期後45日に最低になると報告している。

西川(1988)は、Chinese springを用いて登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムの変化を調査し、登熟期間中の α -アミラーゼは第7同祖染色体長腕支配の α -アミラーゼアイソザイムのみが存在していると報告している。本実験でも、供試した9品種の登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムは⑨、⑩、⑫の第7同祖染色体長腕支配のもののみで、開花後30日目までしか検出されなかった。この結果は西川(1988)の報告と一致している。

実験(1)で用いた9品種は第1章第1節-1で登熟期間中の穂発芽性に顕著な品種間差のある品種である。しかし、この9品種の登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムに品種間差は認められなかった。また、実験(2)で267品種で調査した結果、登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムには全く品種間差がなかった。これらのことからすると、登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムには品種間差がなく、 α -アミラーゼアイソザイムと穂発芽性の品種間差を関連付けることは困難であると考えられる。桑原・前田(19

79) は登熟期間後期に高温に遭遇すると休眠が弱くなると報告している。つまり、登熟期間後期(黄熟期)の何らかの生理的变化が休眠性に影響を及ぼしている可能性がある。その点からすると、登熟期間前期にしか存在しない α -アミラーゼアイソザイムと穂発芽性との間に関連が見いだせなかったこともある程度は説明がつくと考えられる。

2. 発芽中の α -アミラーゼアイソザイムの品種間差

前節では登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムには品種間差がなく、登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムと穂発芽性の間に関連を見つけ出すことは出来なかった。星野ら(1988)は穂発芽率と発芽種子の α -アミラーゼ活性が一定水準以下の品種・系統では、穂発芽率と α -アミラーゼ活性の間に有意な相関が認められなかった原因は、 α -アミラーゼ活性をアイソザイムをこみにして測定しているためかもしれないので、アイソザイムの品種・系統間差に注目することが必要であると指摘している。

そこで本実験は成熟乾燥種子を発芽させた際の α -アミラーゼアイソザイムと穂発芽性の間に何らかの関連があるか否かを明かにする目的で成熟乾燥種子を発芽させた際の α -アミラーゼアイソザイムの調査を行なった。

1) 材料および方法

供試材料:

発芽時の α -アミラーゼの調査には、農林水産省農業研究センター導入保存研究室より分譲を受けたオーストラリア品種90品種(Table 1-9)、小麦育種研究室で保存していた農林登録品種133品種(農林1号~コムギコムギ(農林番号133号))および農業生物資源研究所より分譲を受けた日本在来品種134品種(Table 1-8)を供試材料とした。コムギ乾燥種子を20℃・暗黒下で発芽させたものをアイソザイム分析用の材料とした。

α -アミラーゼアイソザイムの検出方法:

発芽種子1粒当たり抽出液(0.0625M トリス塩酸緩衝液(pH6.7), 7% グリセロール, 0.02M CaCl_2) 0.5 mlを加え, 充分にすりつぶし, 30~60分放置した。その後, 抽出液を13,000 rpmで3分間遠心を行い, 上澄液を泳動用試料とした。

泳動条件・ゲル組成は前述の方法を用いた。

2) 結果

発芽時の α -アミラーゼアイソザイムを調査し, ①, ⑧, ⑪の3本のアイソザイムの有無に注目して供試材料を分類した結果が, Table 1-7, 1-8, 1-9 である。①, ⑧, ⑪の3本のアイソザイムの頻度は, 農林登録品種と日本在来品種の間に有意な差は無かった(Table 1-10)。そこで農林登録品種と日本在来品種を併せて日本品種とし, オーストラリア品種との間で, ①, ⑧, ⑪の3本のアイソザイムの頻度の比較を行った。その結果, ①, ⑧, ⑪の3本のアイソザイムの頻度には両者の間で1%水準で有意な差があり, ①は日本品種の方が頻度が高く, 逆に⑧と⑪はオーストラリア品種の方が頻度が高かった(Table 1-10)。

農林登録品種を発芽時の α -アミラーゼアイソザイムによって分類した結果に, 第1章第1節-2で調査した低温(12℃)と高温(20℃)での発芽粒率が50%以下であった品種をアンダーラインで示したのがTable 1-11, 1-12である。①, ⑧, ⑪の3本のアイソザイムを持つ品種と持たない品種の間に, 低温(12℃)での発芽粒率が50%以下であった品種の頻度に有意な差はなかった(Table 1-13)。同様に, 高温(20℃)での発芽粒率が50%以下であった品種の頻度にも有意な差はなかった(Table 1-13)。

3) 考察

Table 1-7. Classification of Norin cultivars on α -amylase isozymes during the germination

Band 1	Band 8	Band 11	Number of cultivars	Norin cultivars
Present	Present	Present	2	39*, 90
		Absent	1	88
	Absent	Present	67	2, 3, 8, 19, 20, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 37, 38, 40, 41, 42, 43, 47, 51, 52, 54, 60, 61, 63, 70, 71, 73, 75, 76, 78, 79, 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 89, 91, 93, 94, 95, 96, 98, 103, 108, 111, 113, 116, 123, 125, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 133
		Absent	56	1, 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 25, 35, 44, 45, 46, 48, 49, 50, 53, 55, 56, 57, 58, 59, 62, 64, 65, 66, 68, 69, 72, 74, 77, 92, 97, 99, 100, 101, 102, 106, 107, 109, 110, 112, 114, 117, 118, 120, 122, 126
Absent	Present	Present	0	
		Absent	0	
	Absent	Present	3	67, 104, 105
		Absent	4	115, 119, 121, 124

*:Numbers indicate Norin number. Variety names are same as Table 1-1.

Table 1-8. Classification of Japanese domestic wheat cultivars on α -amylase isozymes during the germination

Band 1	Band 8	Band 11	Number of cultivars	Japanese domestic wheat cultivars
Present	Present	Present	3	Iwate shiro, Shibu shirazu, Gifu komugi 1
		Absent	3	Aka kawa, Ooita komugi 1, Shinano 1
	Absent	Present	75	Kobore hachikoku, Sunekiri 15, Iga chikugo 1, Iga chikugo 3, Sakigake 1, Sotome, Sotome A, Sotome B, Sorachi, Sanjaku, Sanshuu kotake, Shouwa, Terada bouzu, Shounan, Shin chuunaga, Akadaruma sai 1, Akabouzu, Soujuku chinko, Wase nyubai 1, Taikan komugi, Ooita iga chikugo 50, Chikuzen, Chikurin 36, Nakate gunbai, Chuu chinko, Sada bouzu, Tochigi sekitori 1, Nyubai no 1, Shiro kawa shiro 97, Shiro bouzu, Yaebara, Hida wase 1, Ojima wase, Ojima wase sai 1, Fukoku, Kitakantou 48, Mubou chinko, Yuushouki, Yuushouki 247, Inayama komugi, Fuyushiro, Toubara komugi, Honaga, Ichigou haya komugi, Seichiko, Buredorii, Kairyo haya komugi, Konpira, Mihara, Akaboro 1, Akakomugi, Akadaruma 7, Akadaruma, Akabouzu kou 34, Haya komugi, Wase nishiki, Soushuu 58, Nakate souchuu 6, Naka souchuu, Naka souchuu kinai 5, Nagasaki komugi, Nyubai no 2, Shiro boro 1, Shiro komugi, Shiro tobidashi, Shiroye nankin 22, Fukoku ibaragi 1, Hozoroi sai 1, Houtan, Kitakantou 23, Mutsu 1, Hinokawa, Gifu wase komugi, Kinai iga chikugo, Murasaki aka
		Absent	51	Sakobore, Hiraki komugi, Iga chikugo 2, Iga chikugo, Yokozawa, Kairyo haya komugi 1, Maruho komugi, Iwate souchuu 1, Gifu komugi 3, Kinai 108, Kinai 113, Miyagi bouzu 32, Kyouto aka komugi, Nishimura, Eshima chinko 1, Kokubu bouzu, Sunagawa daruma 21, Sanin 42, Shiga wase komugi 1, Kagoshima, Nitta wase, Ishikawa wase komugi, Akachiku 1, Akakawaaka 1, Akabouzu 1, Akage gunbai 22, Akasabi shirazu 1, Soumen komugi, Wase komugi 26, Nagaho komugi, Wase nyubai ibaragi 1, Haya bouzu, Souchuu, Souchuu 2, Chuukou, Azuma nishiki, Tokushima chikuma 29, Nara sanjaku, Nyubai, Shiro kirisu, Shiro kirisu 2, Shiro daruma, Shirosaya 1, Shiro daruma sai 1, Hatakeda komugi 2, Fukoku gawari, Toyokuni, Ronden komugi, Komugi shin 1, Kawabe gawari, Toyama wase 1
Absent	Present	Present	1	Eshima 1
		Absent	0	
	Absent	Present	0	
		Absent	2	Sanjaku 9, Hozoroi

Table 1-9. Classification of Australian wheat cultivars on α -amylase isozymes during the germination

Band 1	Band 8	Band 11	Number of cultivars	Australian wheat cultivars
Present	Present	Present	26	Dundee, Pinnacle, Gamenya, Falcon, Timgalen, Songlen, Kendee, Dirk, Sabre, Mengavi, Mendos, Festiguay, Gamut, Gatcher, Eagle, Madden, Kite, Pusa, Windebri, Tarsa, Koda, Teal, Summit, Zenith, Rel Dep, Claymore
		Absent	0	
	Absent	Present	52	Waratah, Rancee, Ford, Bencubbin, Ghurka, Quadrat, Gabo, Insignia, Heron Halberd, Condor, Federation, Early Gluyas, Free Galliroli, Festival, Yandilla King, Merredin, Bobin, Sword, Charter, Kondut, Glenwari, Spica, Robin, Florence, Warren, Cedric, Seafoam, Flora, Novo, Puora, Puglu, Puseas, Puno, Lawrence, Kenora, Gala, Hopps, Oxley, Cook, Celebration, Bordan, Major, Nizam, Rajah, Marathon, Scimitar, Javelin, Bena, Noongaar, Totadgin, Koorda
		Absent	0	
Absent	Present	Present	3	Currawa, Shepra, Emblem
		Absent	0	
	Absent	Present	10	Nabawa, Gluyas, Warigo, Wongoondy, Ckarendon, Baringa, Beacon, Gliipoli, Raven, Glaive
		Absent	0	

Table 1-10. Frequency of α -amylase isozyme during the germination in Japanese and Australian cultivars

		Norin	Japanese domestic	χ^2	Norin + Japanese domestic	Australian	χ^2
Band 1	Present	126	132	0.98 ^{ns}	258	78	14.44 ^{**}
	Absent	7	3		10	13	
Band 8	Present	3	7	0.88 ^{ns}	10	29	52.67 ^{**}
	Absent	130	128		258	62	
Band 11	Present	72	79	0.36 ^{ns}	151	91	56.96 ^{**}
	Absent	61	56		117	0	

^{ns}:Not significant.

^{**}:Significant at 1% level.

Table 1-11. Relation between α -amylase isozymes during the germination and germination ~~rate~~ ^{percentage} at 12°C in Norin cultivars

Band 1	Band 8	Band 11	Number of cultivars	Norin cultivars
Present	Present	Present	2	39*, 90
		Absent	1	88
	Absent	Present	67	2, 3, 8, 19, 20, 22, 23, 24, 26, 27, 28, 29, 30, <u>31</u> , 32, 33, <u>34</u> , 36, 37, 38, 40, 41, 42, 43, 47, <u>51</u> , <u>52</u> , 54, 60, 61, 63, 70, 71, 73, 75, 76, 78, 79, <u>80</u> , 81, 82, 83, 84, 85, 86, <u>87</u> , 89, 91, 93, 94, 95, 96, 98, 103, 108, 111, 113, 116, 123, 125, 127, 128, 129, <u>130</u> , 131, 132, 133
		Absent	56	<u>1</u> , 4, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 25, 35, 44, 45, 46, <u>48</u> , 49, <u>50</u> , 53, 55, <u>56</u> , 57, 58, <u>59</u> , 62, <u>64</u> , <u>65</u> , 66, <u>68</u> , <u>69</u> , 72, 74, 77, <u>82</u> , 97, 99, <u>100</u> , 101, 102, 106, 107, <u>109</u> , 110, 112, 114, 117, 118, 120, 122, 126
Absent	Present	Present	0	
		Absent	0	
	Absent	Present	3	67, 104, 105
		Absent	4	115, <u>119</u> , 121, 124

*:Numbers indicate Norin number. Variety names are same as Table 1-1.

—:Germination ~~rate~~ ^{percentage} (%) at 12°C \leq 50%

Table 1-12. Relation between α -amylase isozymes during the germination and germination ~~rate~~ ^{percentage} at 20°C in Norin cultivars

Band 1	Band 8	Band 11	Number of cultivars	Norin cultivars
Present	Present	Present	2	<u>39</u> *, 90
		Absent	1	88
	Absent	Present	67	2, 3, 8, <u>19</u> , 20, 22, <u>23</u> , 24, 26, 27, <u>28</u> , <u>29</u> , <u>30</u> , <u>31</u> , 32, 33, <u>34</u> , <u>36</u> , <u>37</u> , 38, <u>40</u> , <u>41</u> , <u>42</u> , 43, <u>47</u> , <u>51</u> , <u>52</u> , <u>54</u> , <u>60</u> , <u>61</u> , <u>63</u> , <u>70</u> , <u>71</u> , <u>73</u> , 75, <u>76</u> , <u>78</u> , 79, <u>80</u> , <u>81</u> , 82, 83, 84, 85, <u>86</u> , <u>87</u> , 89, <u>91</u> , <u>93</u> , <u>94</u> , <u>95</u> , <u>96</u> , <u>98</u> , <u>103</u> , <u>108</u> , <u>111</u> , <u>113</u> , <u>116</u> , 123, 125, <u>127</u> , <u>128</u> , 129, 130, 131, <u>132</u> , <u>133</u>
		Absent	56	<u>1</u> , 4, 5, 6, 7, 9, <u>10</u> , <u>11</u> , 12, 13, <u>14</u> , <u>15</u> , <u>16</u> , 17, <u>18</u> , <u>21</u> , <u>25</u> , 35, 44, <u>45</u> , <u>46</u> , 48, 49, <u>50</u> , <u>53</u> , 55, <u>56</u> , <u>57</u> , 58, <u>59</u> , 62, <u>64</u> , <u>65</u> , 66, <u>68</u> , 69, <u>72</u> , <u>74</u> , <u>77</u> , <u>92</u> , <u>97</u> , <u>99</u> , <u>100</u> , <u>101</u> , 102, 106, <u>107</u> , <u>109</u> , <u>110</u> , <u>112</u> , <u>114</u> , 117, <u>118</u> , <u>120</u> , 122, 126
Absent	Present	Present	0	
		Absent	0	
	Absent	Present	3	<u>67</u> , <u>104</u> , <u>105</u>
		Absent	4	<u>115</u> , <u>119</u> , <u>121</u> , <u>124</u>

*:Numbers indicate Norin number. Variety names are same as Table 1-1.

—:Germination ~~rate~~ ^{percentage} (%) at 20°C ≤ 50%

Table 1-13. Relation between α -amylase isozymes during germination and germination rate (GR) in Norin cultivars ^P
percentage

		12°C		χ^2	20°C		χ^2
		Number of cultivars GR \leq 50% P	50% < GR P		Number of cultivars GR \leq 50% P	50% < GR P	
Band 1	Present	18	108	0.31 ^{ns}	84	42	2.04 ^{ns}
	Absent	1	6		7	0	
Band 8	Present	0	3	0.01 ^{ns}	1	2	0.48 ^{ns}
	Absent	19	111		90	40	
Band 11	Present	7	65	1.92 ^{ns}	48	24	0.08 ^{ns}
	Absent	12	49		43	18	

^{ns}: Not significant.

発芽時の α -アミラーゼアイソザイム⑧の頻度は日本品種では3.7% (268品種中10品種)で、オーストラリア品種の31.9% (91品種中29品種)に比べてはるかに少ない。農林登録品種でアイソザイム⑧を持っていたのは、農林39号、ヒツミコムギ (農林番号88号) オクコムギ (農林番号90号) の3品種であった。ヒツミコムギとオクコムギはいずれも農林39号/東北56号の後代であるので、農林登録品種でのアイソザイム⑧の遺伝子源は農林39号であると考えられる。

日本在来品種でアイソザイム⑧を持っていたのは、岩手白、渋不知、岐阜小麦1号、赤皮、大分小麦1号、信濃1号、江島1号の7品種であった。この中で、信濃1号は渋不知/畠田、大分小麦1号は江島1号/大分伊賀筑後50号の後代である。従って、本実験に供試した日本在来品種の、アイソザイム⑧の遺伝子源としては、岩手白、渋不知、岐阜小麦1号、赤皮、江島1号の5品種が確認できた。

発芽時の α -アミラーゼアイソザイムでオーストラリア品種と日本品種でその出現頻度に差のあったバンド①, ⑧, ⑩は、①が α -Amy-D1, ⑧が α -Amy-B1, ⑩が α -Amy-B2 遺伝子座に各々支配されている (Nishikawa *et al.* 1981, McIntosh 1988)。各アイソザイムが座乗している染色体は①が6DL, ⑧が6BL, ⑩が7BL染色体である (Nishikawa *et al.* 1981, McIntosh 1988)。大きな特徴として、本実験で用いたオーストラリア品種はすべて白粒品種 (種皮色が白い品種)、日本品種は4品種 (農林13号、農林17号、川辺変、空地) を除いて赤粒品種 (種皮色が赤い品種) であった。粒色を支配する遺伝子座は3DL染色体上にR1, 3AL染色体上にR2, 3B染色体上にR3と3つ存在

している (McIntosh 1988)。つまり、粒色を支配する遺伝子座と α -アマラーゼアイソザイムを支配する遺伝子座は異なる染色体に座乗しており連鎖関係にはないので、オーストラリア品種と日本品種での α -アマラーゼアイソザイム ①, ⑧, ⑩ の出現頻度の違いは粒色の違いとは関係がないものと考えられる。現在のところ α -アマラーゼアイソザイム ①, ⑧, ⑩ を支配する遺伝子座と強連鎖関係にある遺伝子座や形質は知られていない (McIntosh 1988)。また、農林登録品種と日本在来品種の間では α -アマラーゼアイソザイム ①, ⑧, ⑩ の出現頻度に差のなかったことを考えると、 α -アマラーゼの遺伝子座の近くには農林登録品種を育成する過程で選抜対象となる重要な農業形質も座乗していないと考えられる。また、直接 α -アマラーゼが選抜対象となったこともない。これらのことから、オーストラリア品種と日本品種で α -アマラーゼアイソザイムの出現頻度に差のある原因は、品種育成の選抜過程で生じたものではなく、オーストラリアまたは日本にコムギが最初に導入された時の品種が偶然に持っていた特徴によるのではないかと考えられる。または、日本品種とオーストラリア品種の育成で、各々が遺伝子源として別のものを使^ていたとも考えられる。

発芽時の α -アマラーゼアイソザイム ①, ⑧, ⑩ を持つ品種と持たない品種の間に、低温 (12℃) と高温 (20℃) での発芽粒率に差は認められず、発芽時の α -アマラーゼアイソザイムの品種間差と穂発芽性の品種間差を関連付けることはできなかった。従って発芽時の α -アマラーゼアイソザイムには穂発芽性を選抜する際に利用できるような穂発芽性との関係は残念ながら見いだすことはできなかった。

Noda et al. (1992) は開花後 40, 50 日の穂発芽抵抗性系統では種子胚は発芽力を持っているが, α -アミラーゼ活性は抑制されていたと報告している。つまり, 種子胚の発芽力と α -アミラーゼ活性は異なる機構で制御されていることを示唆してる。この現象がコムギ全般で成り立っているとしたら, 発芽粒率で検定した穂発芽性と α -アミラーゼ活性・アイソザイムとは直接の関係がなく, 穂発芽抵抗性育種を行なう場合, 発芽粒率による穂発芽性の検定と同時に α -アミラーゼ活性等による検定も必要であることになる。

低アミロの原因は活性化したアミラーゼによる^{デンプン}澱粉の分解である。 α -アミラーゼは無傷^{デンプン}澱粉顆粒を分解するためには, ^{デンプン}澱粉顆粒に吸着することが必須条件である (Sargeant and Walker 1978)。発芽時の α -アミラーゼアイソザイムは, 前述の等電点の高い第 6 同祖染色体長腕支配のもの (グループ I) と, 等電点の低い第 7 同祖染色体長腕支配のもの (グループ II) があるが, この 2 つのグループには等電点の他に無傷^{デンプン}澱粉顆粒に対する吸着性に差があり, グループ I は吸着性が強く, グループ II は吸着性が弱い (Sargeant and Walker 1978)。この様に^{デンプン}澱粉分解作用に必須である^{デンプン}澱粉顆粒への吸着性に α -アミラーゼアイソザイムで差があるとすると, α -アミラーゼによる^{デンプン}澱粉分解に α -アミラーゼアイソザイムの品種間差が影響を及ぼしていることも考えられる。この点については今後の研究課題として残された問題である。

第 2 章 硬 軟 質 性 に つ い て

硬軟質性はコムギ粒の物理的なかたさであり、硬質コムギの全粒粉・小麦粉は粒度が粗く、軟質コムギの全粒粉・小麦粉は粒度が細かい。この硬軟質性は単に粒の形質であるだけでなく、製粉特性や小麦粉の用途にまで影響を及ぼす。例えば、硬質コムギを製粉すると粒度の大きい（粗い）粉に、逆に軟質コムギを製粉すると粒度の小さい（細かい）粉になる傾向がある。膨らんだ生地から作られる製品であるパンなどでは小麦粉の粒度の大小は問題にならないが、そうでないクッキーやクラッカーでは小麦粉の粒度が小さい（細かい）ことが重要であるとされている（Hoseney 1987）。また、小麦粉の粒度は製粉過程での篩抜けと関係があり、粗い小麦粉ほど篩抜けが良く製粉歩留が高くなる。そのため、硬質コムギは一般に製粉歩留が高い傾向がある。現在の国内産コムギの抱える品質問題のひとつに輸入麦に比べた製粉歩留の悪さが挙げられる。この製粉歩留の悪さを改善するためには製粉歩留との関連が指摘されている硬軟質性の研究が必要である。

硬軟質性の測定法には、大別して以下の2種類がある（Anjum and Walker 1991）。

- ① 粒の物理的なかたさを測定する方法：硬ければ硬質、軟らかければ軟質である。測定法には、硬度計で粒を粉碎するのに必要な力を測定する方法、パーリング（pearling、搗精）するのに必要なエネルギーまたは時間を測定する方法などがある。
- ② 全粒粉・小麦粉の粒度を測定する方法：粒度が大きい（粗い）ければ硬質、粒度が小さい（細かい）ければ軟質である。粒度の測定法に

は、篩で全粒粉・小麦粉をふるう方法 (American Association of Cereal Chemists 1983a) ・近赤外分光光度計で測定する方法 (American Association of Cereal Chemists 1983b) ・粒度計を用いる方法などがある。

現在一般的に用いられている方法は、②全粒粉・小麦粉の粒度を測定する方法で、近赤外分光光度計を用いるものである。この方法の利点は、測定に特殊な技能・試薬を必要とせず測定の個人差が無い、測定時間が短いなどの点である。また近赤外分光光度計では硬軟質性と同時にタンパク質含量、水分含量も測定できるという利点もある。欠点としては、近赤外分光光度計が高価であることが挙げられる。本研究でも②全粒粉・小麦粉の粒度を測定する方法を硬軟質性の指標として実験を行なっている。

外国品種を用いた実験で、^{デンプン} ~~澱粉~~ 表層付着タンパク質のひとつが軟質コムギの^{デンプン} ~~澱粉~~ には多量に存在し、硬質コムギの^{デンプン} ~~澱粉~~ には存在しないか又は微量しか存在しないという関係があることが報告された (Greenwell and Schofield 1986)。本研究では、まずこの外国品種で硬軟質性との関係が指摘された^{デンプン} ~~澱粉~~ 表層付着タンパク質 (フライアピリン) と硬軟質性の関係を日本品種について調査を行ない、次に品種比較で示唆されたフライアピリンと硬軟質性の関係について雑種第2代集団を用いて遺伝分析を行なった。そして、コムギ近縁種 (Aegilops 属と Triticum 属) でのフライアピリンの変異と、フライアピリンの性質について調査を行なった。

第1節 硬軟質性とフライアピリン及びグルテニン・サブユニット2.2との関係

硬軟質性についての研究は、日本でも外国でも以前から行なわれており、硬軟質性を支配する主動遺伝子の1つとして5D染色体短腕に座乗しているIIaが報告されている(Law *et al.* 1978)。

小麦粉から精製した^{デンプン}澱粉の表層には分子量5, 8, 15, 19, 30 kDaのタンパク質が付着している(Schofield and Greenwell 1987) Greenwell and Schofield (1986)は、この小麦粉から精製した^{デンプン}澱粉の表層に付着しているタンパク質の内、分子量15kDaのタンパク質が軟質コムギから精製した^{デンプン}澱粉では多量に存在し、硬質コムギから精製した^{デンプン}澱粉では存在しないか又は微量しか存在しないという関係があることを報告してる。硬軟質性との関連が報告されたこのタンパク質はフライアピリンと呼ばれている。

一方、日本コムギには分子量145kDaの高分子量グルテニン・サブユニットが存在し、サブユニット2.2と呼ばれている(Payne *et al.* 1983)。サブユニット2.2は日本コムギに特異的に存在し、遺伝資源を調査した結果でも、東アジア地域のコムギにのみ存在している(Nakamura *et al.* 1990b)。さらにNakamura *et al.*

(1990a)は、農林登録品種についてサブユニット2.2と硬質結晶粒子の関係を調査したところ、サブユニット2.2を持った品種は硬質結晶粒子が少なく軟質であると報告している。

本実験では、コムギ農林登録品種について、小麦粉の粒度を指標とした硬軟質性とフライアピリン及びグルテニン・サブユニット2.2との関連を調査した。

1) 材料および方法

供試材料:

農林水産省農業研究センター小麦育種研究室で保存していた農林登録品種 133品種 (農林1号〜コユキコムギ (農林番号 133号)) を1988年10月〜1989年6月に農林水産省農業研究センター (茨城県つくば市) 畑圃場で栽培し、施肥条件・栽培管理・収穫は慣行法にもとづいて行なった。

測定方法:

小麦粒500gを水分14%に調整後、Brabender Quadrumat Junior試験用製粉機で製粉し、小麦粉を調製した。

小麦粉の粒度は、Blaine法で測定した。Blaine空気透過装置は、「球体粒子よりなる粉末のベットにおいて、その中の空隙を気体が通る経路の全内面積は粉末の全表面積に等しく、また、通路の全容積はベットの空隙容積に等しい」との仮説にもとづき作られたもので、試料粉末を一定の空隙率をもつベット (圧縮体) に成形し、そのベットを透過する一定空気量に対する抵抗の程度 (一定量の空気が透過するのに要する時間) によって比表面積を求めている。

Blaine法による粒度測定はセメントなどの粒度測定には一般的に使われており、安価な装置で測定できるという利点がある。測定値である比表面積 (cm^2/g) は値が大きいほど粒度が小さい (粉が細かい) こと、逆に値が小さいほど粒度が大きい (粒が粗い) ことを意味する。

小麦粉からの^{デンプン}澱粉の調製は以下の手順で行なった。Glutomatic 2200 system (小麦粉生地を機械的にこねることによって、^{デンプン}澱粉とタンパク質を分離する装置) を用いて、小麦粉 (8 g) から^{デンプン}澱粉を洗

いだした。^{デンプン}澱粉を含んだ懸濁液を12,000×gで10分間遠心分離し、
沈^{デンプン}澱した^{デンプン}澱粉の内くすんだ上層を取り除いた残りを^{デンプン}澱粉材料とした。
^{デンプン}澱粉表層付着タンパク質は、^{デンプン}澱粉 180mgに450μlの1%ドデシル
硫酸ナトリウム (SDS) 水溶液を加え、50℃で30分振とう抽出を
行なった。次に15,000回転で3分間遠心分離を行ない、得られた上
澄液とサンプル用緩衝液とを1:1の割合で混合し、最終組成を
0.0625Mトリス塩酸緩衝液 (pH6.8), 2.5% SDS, 10%グリセロ
ールに調製したものを泳動用試料とした。さらにアクリルアミド濃
度勾配5~20%のドデシル硫酸ナトリウム-ポリアクリルアミド電
気泳動 (SDS-PAGE) (Laemmli 1970) を用いて澱粉表層付
着タンパク質を分離し、クーマシーブリリアントブルー R250 で
染色した。

小麦粉からの全タンパク質の抽出と電気泳動による高分子量グル
テニン・サブユニットの分析は、Nakamura *et al.* (1990a) の方法
で行なった。小麦粉5mgに150μlの抽出用緩衝液 (0.0625Mトリス
塩酸緩衝液 (pH6.8), 2.5% SDS, 10%グリセロール, 5% 2-
メルカプトエタノール) を加え、2時間室温振とう抽出を行なった。
次に15,000回転で3分間遠心分離を行い、得られた上澄液を泳動用
試料とした。タンパク質はアクリルアミド濃度10%のSDS-PAGE
(Laemmli 1970) を用いて分離し、クーマシーブリリアントブ
ルー R250 で染色した。

2) 結果

^{デンプン}澱粉表層付着タンパク質の電気泳動ゲルの写真がFig. 2-1である。
白い矢印で示した分子量 15kDaのタンパク質がフライアピリンであ
る。軟質コムギ (農林61号, バンドウワセ, 関東 107号) は濃い (

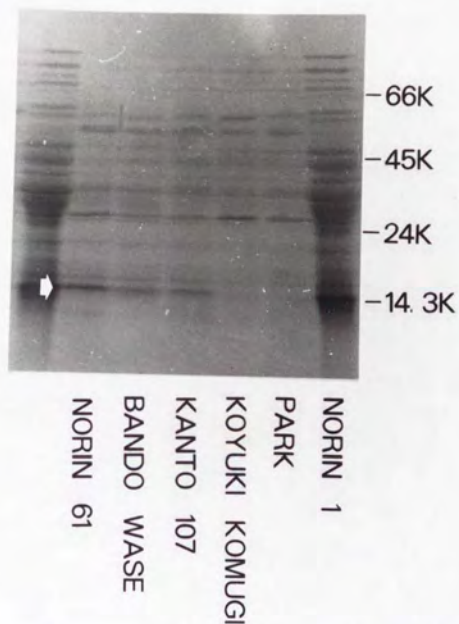


Fig. 2-1. Electrophoregram of starch granule proteins.

Norin 61 : soft wheat
 Bando wase : soft wheat
 Kanto 107 : soft wheat
 Koyuki komugi : hard wheat
 Park (Hard Red Spring) : hard wheat
 Arrow indicates friabilin.

prominent) フライアビリンバンドを持ち、硬質コムギ(コムギコムギ, Park)は淡い(faint)フライアビリンバンドを持っていた(Fig. 2-1)。

小麦粉からの全タンパク質の電気泳動ゲルの写真がFig. 2-2である。矢印で示したタンパク質がサブユニット2. 2であり、高分子量グルテニンの中で最も分子量が大きいサブユニットである。

農林登録品種 133品種のフライアビリンとサブユニット2. 2を調査した結果がTable 2-1である。フライアビリンについては、133品種中、100品種が濃い(prominent)バンドを持ち、33品種が淡い(faint)バンドを持っていた。また、サブユニット2. 2については、47品種がサブユニット2. 2を持ち、86品種が持っていなかった。

フライアビリンバンドの濃い品種群と淡い品種群の間で、小麦粉の比表面積の比較を行なうと、淡い(faint)品種群の平均値のほうが濃い(prominent)品種群の平均値より小さかった(Table 2-2, 1%水準有意)。さらに、両品種群の比表面積の頻度分布を比較すると、一部に重なりはあるものの淡い(faint)品種群は比表面積が小さい側へ、濃い(prominent)品種群は大きい側へ分布していた(Fig. 2-3A)。

硬質コムギから取れる小麦粉は粒度が粗く、比表面積は小さい。逆に軟質コムギから取れる小麦粉は粒度が細かく、比表面積は大きい。つまり、小麦粉の比表面積が小さいと相対的に硬質、大きいと相対的に軟質であると言える。従って、農林登録品種の中でフライアビリンバンドが淡い品種は硬質、濃い品種は軟質であるという明かな傾向があった。

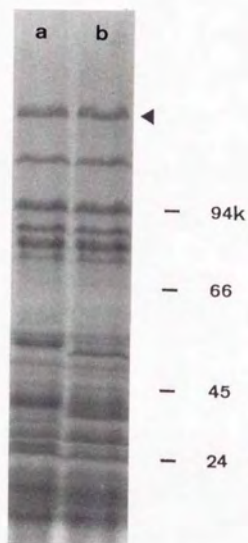


Fig. 2-2. Electrophoregram of proteins extracted from wheat flour.

a : Nichirin komugi (Norin 103)
 b : Ushio komugi (Norin 105)
 Allow indicates subunit 2.2.

Table 2-1. Occurrence of friabilin and subunit 2.2 in Norin cultivars

Subunit 2.2	Prominent	Friabilin band Faint
Present	11*, 19, 20, 22, 23, 26, 28, 43, 49, 50, 53, 54, 57, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 69, 76, 79, 86, 92, 93, 95, 96, 98, 99, 103, 105, 106, 110, 112, 117, 120, 121, 122, 123, 124, 125, 128, 129, 132	30, 100
Absent	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 14, 15, 16, 18, 21, 25, 27, 29, 32, 34, 36, 37, 39, 45, 47, 48, 51, 52, 56, 68, 70, 71, 72, 73, 74, 77, 78, 80, 82, 83, 84, 87, 88, 89, 90, 91, 94, 97, 107, 109, 118, 126, 127, 131	13, 17, 24, 31, 33, 35, 38, 40, 41, 42, 44, 46, 55, 58, 66, 67, 75, 81, 85, 101, 102, 104, 108, 111, 113, 114, 115, 116, 119, 130, 133

*: Number indicate Norin number. Variety names are same as Table 1-1.

Table 2-2 Effect of concentration of friabilin and presence of subunit 2.2 on the specific surface area of flour particle in Japanese wheat cultivars

Friabilin band	Subunit 2.2	Number of cultivars	Specific surface area (mf/g)		
			Maximum	Minimum	Mean
Faint		33	2330	1240	1680**
Prominent		100	4360	1980	3250
	Present	47	4360	1830	3320*
	Absent	86	4150	1240	2610

* :There is 5% significant difference between cultivars with subunit 2.2 and those without subunit 2.2.

** :There is 1% significant difference between cultivars with faint friabilin band and those with prominent friabilin band.

Number of cultivars

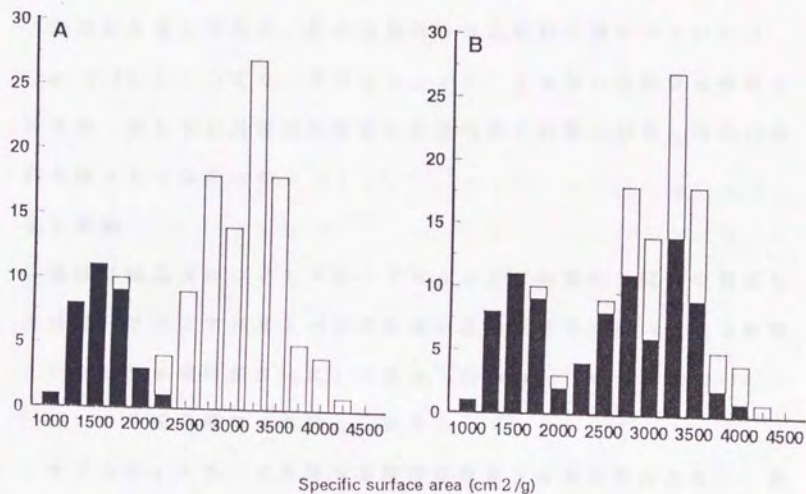


Fig. 2-3. Frequency distribution of specific surface area of flour particle on Norin cultivars.

A black : cultivars with faint friabilin band.
 white : cultivars with prominent friabilin band.
 B black : cultivars lacking subunit 2.2.
 white : cultivars with subunit 2.2.

サブユニット 2. 2 を持つ品種群と持たない品種群の間で、比表面積の比較を行なうと、持たない品種群の平均値のほうが持つ品種群より小さかった (Table 2-2, 5% 水準有意)。また、両品種群の比表面積の頻度分布を比較すると、サブユニット 2. 2 を持つ品種群は比表面積が大きい側に分布しているが、持たない品種群は広い範囲に分布しており、持つ品種群の分布範囲と重なっていた (Fig. 2-3B)。つまり、サブユニット 2. 2 を持つ品種群は軟質であるが、持たない品種群は硬質～軟質の広い範囲に分布し特定の傾向を持っていなかった。

3) 考察

農林登録品種についてフライアビリンと硬軟質性の関連を調査した結果、フライアビリンバンドが淡い品種は硬質、濃い品種は軟質という明かな傾向があった。これは、Greenwell and Schofield (1986) の外国品種での報告と一致する。

サブユニット 2. 2 を持つ品種群は軟質 (比表面積が大きい) 側に分布する傾向は見られた。しかし、持たない品種群は硬質から軟質まで広範囲に分布しており、フライアビリンのようなはっきりとした分布の分離は見られなかった。Nakamura *et al.* (1990a) は、準硬質～硬質のものはサブユニット 2. 2 を持っておらず、軟質～中間質のものはサブユニット 2. 2 を持っているものと持っていないものがあると報告している。Nakamura *et al.* (1990a) の結果と本実験の結果は決して矛盾するものではなかった。両実験の違いは硬軟質性の指標、測定法にあると考えられる。Nakamura *et al.* (1990a) は硬軟質性の指標として硬質結晶粒子を用いている。硬質結晶粒子とは小麦粉を検鏡観察した時に視野中で結晶状に見える粒

子のことである。この硬質結晶粒子が多いものから順に硬質、準硬質、中間質、軟質の4段階に分類している。現在では硬軟質性の評価法として全粒粉または小麦粉の粒度を用いることが一般的であるから、本実験の硬軟質性の測定法のほうがNakamura *et al.* (1990a)のものよりデータに一般性があり今後行なわれる他の硬軟質性に関する研究との比較が容易であると考えられる。

サブユニット2. 2は1D染色体 (Payne *et al.* 1983), 硬軟質性を主に支配する遺伝子座 (*H_a*)は5D染色体短腕 (Law *et al.* 1978)に各々座乗していることから、両者の間に連鎖関係があることは考えられない。サブユニット2. 2を持つ品種群が軟質側に分布している原因としては2つのことが考えられる。つまり、育成過程で使用された交配母本の内サブユニット2. 2を持つものは軟質のものが多かったか、或は逆に硬質の交配母本がサブユニット2. 2を持っていないものが多かったかのいずれかが原因と考えられる。いずれが正しいかは不明であるが、後者のほうが可能性は高いと思われる。なぜならば、元来日本のコムギはめん用として使用されていたので、胚乳は軟質～中間質の傾向を持っており、日本在来種に硬質のものは少ない (池田 1961)。硬質コムギを育成する場合、硬質の遺伝子源として外国品種を用いたとすれば、日本品種に特異的に存在するサブユニット2. 2を硬質の交配母本が持っていなかった可能性が高いからである。

本実験の結果、日本品種でもフライアビリンバンドが淡い品種は硬質、濃い品種は軟質という関係があり、フライアビリンが硬軟質性を支配する主要因のひとつである可能性が高いと推察される。農林登録品種で硬質コムギにサブユニット2. 2が少なかった原因は、

品種育成過程での硬質の遺伝子源がサブユニット2, 2を持っている
なかったため、硬軟質性と直接関係がある可能性は低いと考えら
れる。また、サブユニット2, 2は日本品種に特異的に存在してい
るタンパク質であり、このタンパク質が世界中のコムギが一般的に
持っている硬軟質性の主要因のひとつであるとは考えにくい。

第2節 硬軟質性の遺伝

硬軟質性を支配している遺伝子座 (H_a) は5 D染色体短腕に座乗していることが知られている (Law *et al.* 1978). また, フライアピリンも5 D染色体に座乗していることが報告されている (Schofield and Greenwell 1987). しかし, H_a遺伝子座とフライアピリン遺伝子座との連鎖関係については確認されていない. そこで本実験では, 日本コムギを交配母本にして硬軟質性とフライアピリンの関係について遺伝分析を試みた.

1) 材料および方法

供試材料:

遺伝分析用の交配母本はヒカリコムギ, フルツマサリ, 農林1号の3品種を用いた. 3品種は以下のような特性を持っている.

硬軟質性 フライアピリンバンド

ヒカリコムギ 硬 質 淡い (faint)

(農林番号85号)

フルツマサリ 中間質 濃い (prominent)

(農林番号94号)

農林1号 軟 質 濃い (prominent)

ヒカリコムギ/農林1号, フルツマサリ/農林1号の雑種第1代個体と雑種第2代集団を農林水産省農業研究センター (茨城県つくば市) 畑圃場で栽培した. 1991年10月に播種し, 施肥条件, 栽培管理は慣行法にもとづいて行なった. 1992年6月に個体ごとに収穫し, 脱穀, 調整を行なった.

試験方法:

雑種第1代・第2代1個体からはBrabender Quadrumat Junior試験用製粉機で製粉するのに十分な量のコムギ粒を得ることはできない。そのため雑種第1代・第2代個体の硬軟質性の指標としては、サイクロンミルを用いて粉碎した全粒粉のParticle Size Index (PSI)を用いた。PSIの測定は近赤外分光光度計(Inframatic 8120)による方法を用いた(American Association of Cereal Chemists 1983b)。PSIは値が大きいほど硬質、小さいほど軟質を表わす。

フライアビリン抽出のための^{デンプン}澱粉分離は80% (W/V) CsClを用いた遠心分離法で行なった(Fig. 2-4) (Sulaiman and Morrison 1990, South and Morrison 1990)。Sulaiman and Morrison (1990) とSouth and Morrison (1990)の方法では、押しつぶしたコムギ粒を4℃で一夜脱イオン水に浸しているが、本実験では押しつぶさないコムギ粒を4℃で1~2日脱イオン水に浸し柔らかくなった後、押しつぶしている。本実験の方法の方が、コムギ粒を押しつぶすのがはるかに容易で、多数の材料を扱うのには適している。1個体当たり5粒をサンプルとし、5粒をまとめて^{デンプン}澱粉の分離を行なった。分離した^{デンプン}澱粉からのタンパク質の抽出は前述の方法で行なった。

タンパク質の分離はTricine-SDS-PAGE (Schagger and von Jagow 1987)によって行なった。ゲルは、分離ゲル(16.5% T, 3% C), スペーサーゲル(10% T, 3% C), 濃縮ゲル(4% T, 3% C)からなるものを用いた。タンパク質の染色は、電気泳動用銀染色キットワコーを用いて銀染色で行なった。

注: $T = (a + b) / m \times 100$

$C = b / (a + b) \times 100$

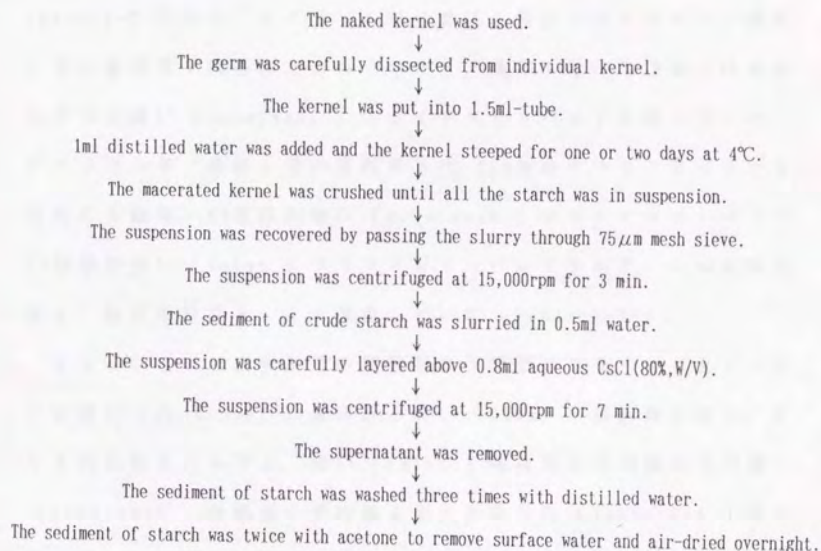


Fig. 2-4. Isolation of starch from single kernel by centrifuging through caesium chloride.

a: ゲル溶液 mml 中に含まれるアクリルアミドのグラム数

b: ゲル溶液 mml 中に含まれる B I S のグラム数

2) 結果

ヒカリコムギ／農林 1 号とフルツマサリ／農林 1 号の雑種第 1 代個体と雑種第 2 代集団のフライアピリンバンドを調査した結果が Table 2-3 である。ヒカリコムギ／農林 1 号とフルツマサリ／農林 1 号の雑種第 1 代個体とフルツマサリ／農林 1 号の雑種第 2 代集団はすべて濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。ヒカリコムギ／農林 1 号の雑種第 2 代 110 個体のフライアピリンを分析した結果、83 個体が濃い (prominent) フライアピリンバンド、27 個体が淡い (faint) フライアピリンバンドを持ち、この分離比は χ^2 検定の結果 3: 1 に適合していた (Table 2-3)。

ヒカリコムギ／農林 1 号の雑種第 2 代集団のフライアピリンバンドの濃い (prominent) 個体群と淡い (faint) 個体群の間で、P S I の比較を行なうと、淡い (faint) 個体群の平均値の方が濃い (prominent) 個体群の平均値より大きかった (Table 2-4, 1%水準有意)。さらに、両個体群の P S I の頻度分布を比較すると、一部に重なりはあるもののフライアピリンバンドが淡い (faint) 個体群は P S I が大きい側へ、フライアピリンバンドが濃い (prominent) 個体群は P S I が小さい側へ分布していた (Fig. 2-5)。フライアピリンバンドが濃い (prominent) 個体群での P S I の頻度分布では、農林 1 号と同程度の P S I を持つ個体の頻度が低かった (Fig. 2-5B)。

フルツマサリ／農林 1 号の雑種第 2 代集団での P S I の頻度分布は、農林 1 号と同程度の P S I を持つ個体の頻度が低かった (Fig.

Table 2-3. Segregation patterns of friabilin band observed in the F1 and F2 population of Hikari komugi/Norin 1 and Furutsu masari/Norin 1

Crosses	Number of plants		Expected	χ^2	Probability
	prominent friabilin	faint friabilin	ratio		
Hikari komugi/Norin 1					
F1	3	0	1:0		
F2	83	27	3:1	0.01	$0.75 \leq P \leq 0.90$
Furutsu masari/Norin 1					
F1	3	0	1:0		
F2	80	0	1:0		

Table 2-4. Effect of concentration of friabilin on the particle size index in Hikari komugi/Norin 1 and Furutsu masari/Norin 1 F2 populations

Population	Friabilin band	Number of plants	Particle size index		
			Maximum	Minimum	Mean
Hikari komugi/ Norin 1 F2	Faint	27	66.5	57.6	61.5**
Hikari komugi/ Norin 1 F2	Prominent	83	60.2	51.7	55.9
Furutsu masari/ Norin 1 F2	Prominent	80	62.3	49.8	56.1

** : Significant at 1% level

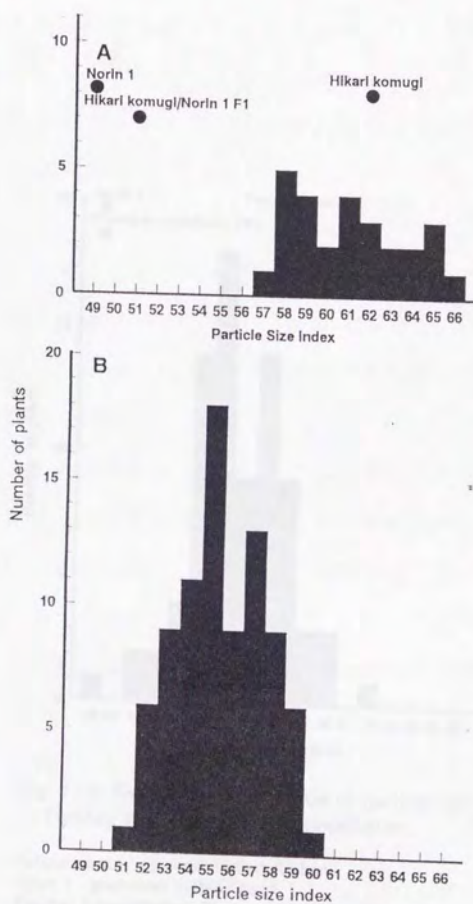


Fig. 2-5. Relation between concentration of friabilin and particle size index in Hikari komugi/Norin 1 F2 population.

A : plant with faint friabilin band.

B : plant with prominent friabilin band.

Hikari komugi : faint friabilin band

Norin 1 : prominent friabilin band

Hikari komugi/Norin 1 F1 : prominent friabilin band

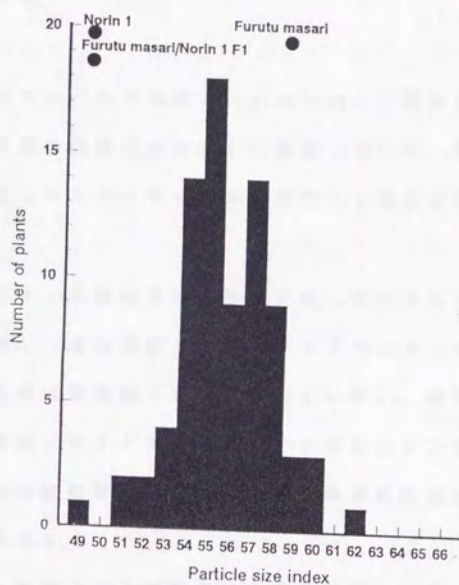


Fig. 2-6. Frequency distribution of particle size index in Furutsu masari/Norin 1 F2 population.

Furutsu masari : prominent friabilin band
 Norin 1 : prominent friabilin band
 Furutsu masari/Norin 1 F1 : prominent friabilin band
 Furutsu masari/Norin 1 F2 : prominent friabilin band

2-6).

ヒカリコムギ／農林1号のフライアビリンバンドが濃い (prominent) 個体群とフルツマサリ／農林1号の雑種第2代集団でのPSIの分散は有意にならなかったのも最尤法による遺伝子数の推定は行なわなかった。

3) 考察

フライアビリンバンドの濃い (prominent) 個体群と淡い (faint) 個体群の分離比は3:1に適合していた。従って、バンドの濃淡で判定したフライアビリンの発現は1遺伝子によって支配されている。

フライアビリンが硬軟質性を直接支配しているか否かは未だ不明である。しかし、遺伝実験の結果、フライアビリンバンドの淡い (faint) 個体群は硬質側 (PSIが大きい側)、濃い (prominent) 個体群は軟質側 (PSIが小さい側) に分布していたことから、フライアビリンと硬軟質性は同一遺伝子か強連鎖関係にある可能性が高いと考えられる。

搗精時間を指標とする硬軟質性の遺伝分析の結果、Glenlea (very hard) とFielder (soft) の間には2遺伝子の差があることが報告されている (Baker and Sutherland 1991)。この2遺伝子のうち1つは本研究と同じくHaである可能性が高いが、それ以外に1遺伝子存在する。また、染色体置換系統を用いた実験から品種Timsteinは5D染色体 (Haが座乗している染色体) 以外にも3Bと7D染色体にコムギ粒を硬質にする要因が存在することも報告されている (Doekes and Belderok 1976)。

今回の遺伝実験の結果からも、フライアビリン以外に硬軟質性に

関与する遺伝子の存在がうかがわれる。なぜならば、ヒカリコムギ／農林1号雑種第2代集団でフライアピリンバンドの濃い（prominent）個体群と淡い（faint）個体群とはP S Iの頻度分布が一部重なっていた。また、ヒカリコムギ／農林1号雑種第2代集団のフライアピリンバンドの濃い（prominent）個体群とフルツマサリ／農林1号の雑種第2代集団のP S Iの分布では、共に農林1号と同程度のP S Iを持つ個体の頻度が低かったからである。P S Iの分散が有意でなかったために残念ながら最尤法による遺伝子数の推定は行えなかったが、本実験で存在が示唆されたフライアピリン以外の遺伝子がBaker and Sutherland (1991)の報告した遺伝子やDoekes and Belderok (1976)の報告した3 Bと7 D染色体に座乗しているコムギ粒を硬質にする要因と同一のものであるかは不明である。なぜならば硬軟質性の測定方法がBaker and Sutherland (1991)は搗精時間、Doekes and Belderok (1976)は損傷^{デンプン}澱粉の割合（製粉した場合、硬質コムギは^{デンプン}澱粉が損傷を受け易く、軟質コムギは^{デンプン}澱粉が損傷を受け難いという現象を硬軟質性の指標としている）、本実験はP S Iとすべて異なっていることと、供試品種が異なっているために直接比較することが出来ないからである。今回の雑種第2代遺伝分析に用いた集団の世代を進めて固定をはかり、硬軟質性の分離の調査を行なうことで、フライアピリン以外の硬軟質性に関与する遺伝子数を明らかにすることが期待できる。

第3節 コムギ近縁種のフライアピリン

フライアピリンは軟質の Triticum aestivum L. の澱粉で最初に存在が報告されたが、フライアピリン様タンパク質が Secale cereale (ライムギ) と Triticale (ライコムギ) にも存在し、

T. aestivum の場合と同じように穀粒の軟質性と関連があるという報告がある (Schofield *et al.* 1991)。また、Triticum 属の2倍体にもフライアピリンが存在する (Morrison *et al.* 1992)。

本実験では、コムギ近縁種 (Triticum 属と Aegilops 属) の倍数体が合成される過程でのフライアピリンの変化を明らかにする目的で、コムギ近縁種 (Triticum 属と Aegilops 属) のフライアピリンの変異について調査した。

1) 材料および方法

供試材料:

Table 2-5 に示した京都大学農学部附属植物生殖研究施設から分譲を受けたコムギ近縁種49種 131系統を材料とした。その内訳は以下の通りである。

<u>Aegilops</u> 属	2 倍体	12 種 34 系統
	4 倍体	10 種 26 系統
	6 倍体	4 種 8 系統
<u>Triticum</u> 属	2 倍体	3 種 12 系統
	4 倍体	13 種 33 系統
	6 倍体	7 種 18 系統

試験方法:

デンプン 澱粉の分離, デンプン 澱粉表層付着タンパク質の抽出・分離は前節の方法

で行なった。皮性の系統は、穎をピンセットで取り除いた後、澱粉分離用の材料とした。

2) 結果

コムギ近縁種 (Triticum属とAegilops属) フライアピリンバンドの濃淡を調査した結果がTable 2-5 である。 Aegilops属の2倍体12種のうち、Ae. umbellulataを除く11種は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。10種の4倍体のうち、Ae. triaristata 4Xを除く9種は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。4種の6倍体はすべて濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。

Triticum属の2倍体3種はすべて濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。13種の4倍体はすべて淡い (faint) フライアピリンバンドを持っていた。Triticum属の6倍体7種のうち、ゲノム構成 A A A G G の1種は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。一方ゲノム構成 A A B B D D の6種には濃い (prominent) フライアピリンバンドを持つ系統と淡い (faint) フライアピリンバンドを持つ系統が存在した。

現在考えられているコムギ近縁種の進化過程 (Miller 1987) と本実験の結果を示したのがFig. 2-7である。BB 2倍体 ($S S$, $S^b S^b$, $S^a S^a$, $S^1 S^1$) と I. urartu (A A 2倍体) は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていたが、それらから合成された A A B B 4倍体はすべて淡い (faint) フライアピリンバンドを持っていた。淡い (faint) フライアピリンバンドを持つ I. dicoccum (A A B B 4倍体) と濃い (prominent) フライアピリンバンドを持つ Ae. squarrosa (D D 2倍体) から合成された A A B B

Table 2-5. Occurrence of fraibilin of wheat related species

Species ^a	Genomes ^a	Prominent Number of strains	Friabilin band Accession ^a number(KU)	Faint friabilin band Number of strains	Accession ^a number(KU)
<i>Ae. aucheri</i>	S	1	1-1 ^a	0	
<i>Ae. speltoides</i>	S	1	2-3	0	
<i>Ae. bicornis</i>	S ^b	3	3-1,3-2,3-3	0	
<i>Ae. longissima</i>	S ¹	3	4-1,4-4,4-5	0	
<i>Ae. searsii</i>	S ^a	3	4-6,4-7,4-8	0	
<i>Ae. sharonensis</i>	S ¹	3	5-1,5-2,5-3	0	
<i>Ae. caudata</i>	C	2	6-1,6-2	0	
<i>Ae. umbellulata</i>	C ^u	0		4	8-1,8-2,8-5,8-7
<i>Ae. squarrosa</i>	D	5	20-1,20-2,20-3, 20-9,20-10	0	
<i>Ae. comosa</i>	M	3	17-1,17-3,17-4	0	
<i>Ae. heldreichii</i>	M	3	18-1,18-2,18-3	0	
<i>Ae. uniaristata</i>	M ^v	3	19-1,19-2,19-3	0	
<i>Ae. cylindrica</i>	CD	3	7-1,7-4,7-5	0	
<i>Ae. ovata</i>	C ^v M ^o	2	9-1,9-3	0	
<i>Ae. triaristata</i> 6x	C ^v M ¹ M ²	2	10-1,10-8	0	
<i>Ae. triaristata</i> 4x	C ^v M ¹	0		2	10-3,10-4
<i>Ae. columnaris</i>	C ^v M ^o	2	11-1,11-3	0	
<i>Ae. biuncialis</i>	C ^v M ^b	2	12-1,12-2	0	
<i>Ae. variabilis</i>	C ^v S ^v	4	13-1,13-2,13-4,13-5	0	
<i>Ae. kotschy</i>	C ^v S ^v	3	13-6,14-1,14-3	0	
<i>Ae. triuncialis</i>	C ^v C	3	15-2,15-3,15-8	0	
<i>Ae. crassa</i> 6x	DDM ^e r	2	21-1,21-4	0	
<i>Ae. crassa</i> 4x	DM ^e r	2	21-2,21-3	0	
<i>Ae. vavilovii</i>	DM ^e rS ^b	2	21-7,21-9	0	
<i>Ae. ventricosa</i>	DM ^v	3	22-1,22-4,22-6	0	
<i>Ae. juvenalis</i>	DC ^v M ^j	2	23-1,23-6	0	
<i>T. urartu</i>	A	5	199-1,199-2,199-3, 199-4,199-5	0	
<i>T. boeoticum</i>	A	3	101-1,102,103	0	
<i>T. monococcum</i>	A	4	104-1,104-2,105, 106	0	
<i>T. dicoccoides</i>	AB	0		5	108-1,108-3,109,110,198
<i>T. dicoccum</i>	AB	0		5	111,112,114,123,124
<i>T. durum</i>	AB	0		5	125,126,127,128-1,136
<i>T. orientale</i>	AB	0		1	137
<i>T. carthlicum</i>	AB	0		3	138,139-1,139-2
<i>T. polonicum</i>	AB	0		2	141,142
<i>T. ispahanicum</i>	AB	0		1	145
<i>T. pyramidale</i>	AB	0		1	146
<i>T. turgidum</i>	AB	0		2	147,148
<i>T. paleocolchicum</i>	AB	0		2	156,190-2
<i>T. abyssinicum</i>	AB	0		2	185,186
<i>T. compactum</i>	ABD	3	150,151,152	0	
<i>T. macha</i>	ABD	1	154	1	155
<i>T. spelta</i>	ABD	3	157,158,159	0	
<i>T. sphaerococcum</i>	ABD	1	161	1	162-1
<i>T. aestivum</i>	ABD	5	163,164-2,165,179, 184-2	0	
<i>T. vavilovii</i>	ABD	(100) ^b 0		(33) ^b 1	192
<i>T. timopheevi</i>	AG	0		2	107-1,107-4
<i>T. araraticum</i>	AG	0		2	196-1,196-2
<i>T. zhukovskii</i>	AAG	2	1822A,1822B	0	

^a: Catalogue of *Aegilops-Triticum* Germ-Plasm Preserved in Kyoto Uni. (1983)^b: Includes results of Norin cultivars.

WILD

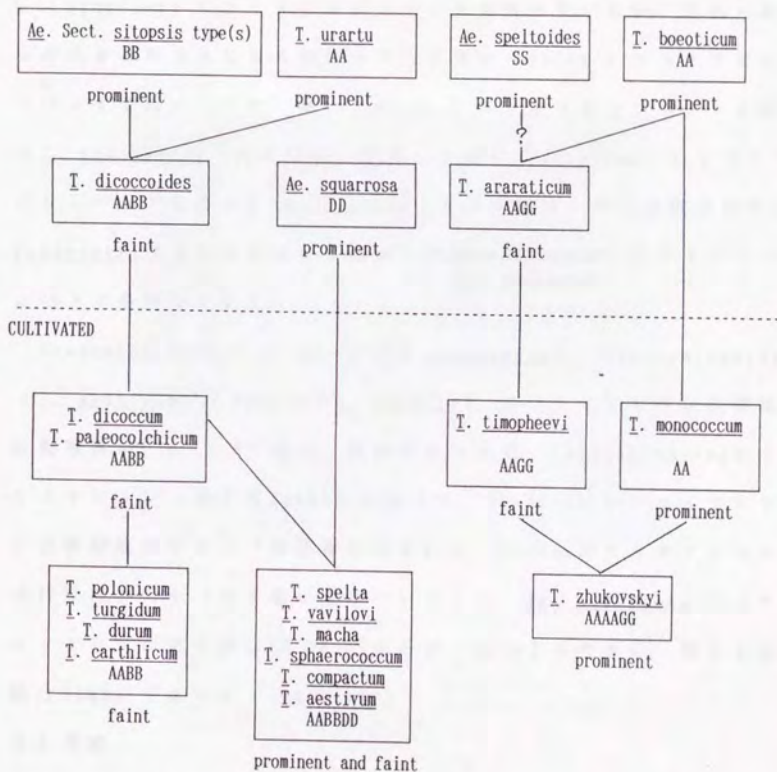


Fig. 2-7. The evolution of the polyploid wheat and occurrence of friabilin.

D D 6 倍体には淡い (faint) フライアピリンバンドを持つ系統と濃い (prominent) フライアピリンバンドを持つ系統が存在した。
Ae. speltoides (S S 2 倍体) と T. boeoticum (A A 2 倍体) は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていたが、それらから合成された A A G G 4 倍体はすべて淡い (faint) フライアピリンバンドを持っていた。淡い (faint) フライアピリンバンドを持つ T. timopheevi (A A G G 4 倍体) と濃い (prominent) フライアピリンバンドを持つ T. monococcum (A A 2 倍体) から合成された T. zhukovskyi (A A A A G G 6 倍体) は ~~淡い (faint)~~ 濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。

Accession number KU 20-10 (Ae. squarrosa), Chinese spring (T. aestivum), Petkus (S. cereale) のフライアピリンの電気泳動写真が Fig. 2-8 である。僅かではあるが、Chinese spring のフライアピリン (分子量 15kDa) に比べて、KU 20-10 のフライアピリンは移動度が小さく (分子量が大きい)、Petkus のフライアピリンは移動度が大きく (分子量が小さい) かった。Ae. squarrosa のフライアピリンの分子量は KU 20-10 のみが 15kDa より大きく、他の 4 系統は 15kDa であった (Table 2-6)。

3) 考察

Ae. umbellulata を除く Aegilops 属の 2 倍体は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた本実験の結果は、Morrison *et al.* (1992) の報告と一致する。Morrison *et al.* (1992) が用いた 4 倍体は Triticum 属のゲノム構成 A A B B, A A G G のもののみだったので 4 倍体は淡い (faint) フライアピリンバンドしか持っていなかった。しかし、本実験の結果では Ae. triar^外iata 4X を除く

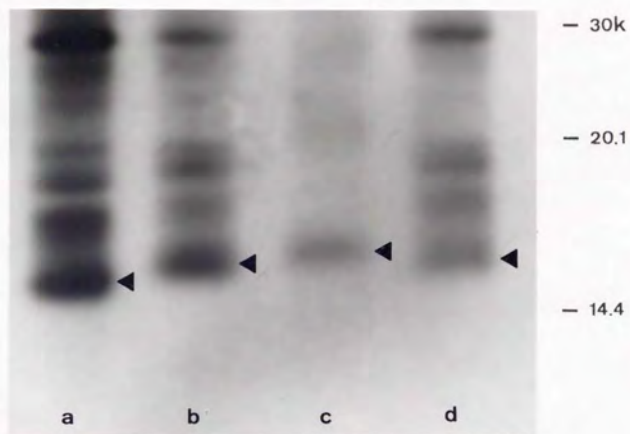


Fig. 2-8. Electrophoregram of friabilin.

Lane a : *Secale cereale* (Pelkus)

Lane b and d : *Triticum aestivum* (Chinese spring)

Lane c : *Aegilops squarrosa* (Accession number 20-10)

Closed triangles indicate friabilin.

Table 2-6. Molecular weight of friabilin in Ae. squarrosa

Molecular weight of friabilin	Number of strains	Accession number (KU)*
<15kDa	0	
=15kDa	4	20-1,20-2,20-3,20-9
15kDa<	1	20-10

*:Accession number(KU) described in Catalogue of Aegilops-Triticum Germ-Plasm Preserved in Kyoto Uni.(1983).

Aegilops属の4倍体は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。従って、4倍体が淡い (faint) フライアピリンバンドを持っているのは、4倍体すべてに共通する現象ではなく、特定のゲノム構成の系統に限られた現象である。

本実験では、A A B B 4倍体は淡い (faint) フライアピリンバンドを持ち、A A B B 4倍体の祖先種と考えられるA A 2倍体とS S 2倍体は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた (Fig. 2-7)。このことから、A A B B 4倍体が淡い (faint) フライアピリンバンドを持つ原因として以下の3つの可能性が考えられる。

① A A B B 4倍体が合成されたとき、A, Bゲノムの祖先種が淡い (faint) フライアピリンバンドを持っていた (Morrison *et al.* 1992)。

② A, Bゲノムの祖先種は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていたが、両者からA A B B 4倍体合成された後、突然変異によりフライアピリン遺伝子が発現しなくなった。

③ A, Bゲノムの祖先種は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていたが、両者から合成されたA A B B 4倍体はゲノム相互の抑制作用によりフライアピリン遺伝子の発現が抑制され、淡い (faint) フライアピリンバンドを持っている (Morrison *et al.* 1992)。

A, Bゲノムの祖先種と考えられる現存する2倍体 (Bゲノムの場合はゲノム構成がS S, $S^b S^b$, $S^s S^s$, $S^l S^l$ の2倍体) は、濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っているので、4倍体が合成されたときの両ゲノムの祖先種が淡い (faint) フライア

ビリンバンドを持っていたという①の可能性は低い。また、②の仮説が正しいとするとA A B B 4倍体のA, B両ゲノムのフライアビリンに突然変異が同時に起こったことになる。なぜならば、一方のゲノムに突然変異が起き、その後他方のゲノムに突然変異が起こったとするとA A B B 4倍体で一方のゲノムにのみ突然変異が生じている濃い (prominent) フライアビリンバンドを持った系統が現存していても不思議ではない。しかし、その様なA A B B 4倍体は見つかっていないからである。A, B両ゲノムのフライアビリンに突然変異が同時に起こる可能性は低いので、②の仮説も考えにくい。すると、A A B B 4倍体が薄い (faint) フライアビリンバンドを持っている原因は、ゲノム相互でフライアビリン遺伝子の発現が抑制されているためであるという③の仮説である可能性が高い。同じことは、A A G G 4倍体についても言える。

コムギのゲノム間で遺伝子の発現が抑制される現象はいくつか知られている。赤さび病抵抗性を抑制する遺伝子が1D, 3D染色体に座乗しており、この遺伝子のために4倍体から6倍体への赤さび抵抗性の導入が妨げられている (Bai and Knott 1992)。また、6倍体ではDゲノムによって貯蔵タンパク質の発現が抑制されている (Galili and Feldman 1984)。しかし、A A B B, A A G G 4倍体でのフライアビリン遺伝子発現が抑制されているとしたら、これらの例とはやや異なると考えられる。なぜなら、フライアビリンの場合2つのゲノムが相互に同質のタンパク質の遺伝子発現を抑制しているからである。A A B B, A A G G 4倍体でのフライアビリン遺伝子発現については今後の研究課題である。

A A G G 4倍体は薄い (faint) フライアビリンバンドを持ち、

A A A A G G 6 倍体は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。A A A A G G 6 倍体は A A G G 4 倍体と *I. monococcum* が自然交雑して出来たものと考えられている (Fig. 2-7)。従って、A A A A G G 6 倍体では *I. monococcum* 由来の A ゲノムのフライアピリンが発現していると考えられる。

*Ae. triarilata*st 4X を除く *Aegilops* 属の異質 4 倍体 9 種は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っている。その中で *Ae. ovata*, *Ae. columnaris*, *Ae. biuncialis*, *Ae. variabilis*, *Ae. kotschyi*, *Ae. triuncialis* の 6 種は, *Ae. umbellulata* (C^u) が淡い (faint) フライアピリンバンドを持っていたことから考えると, 2 種類のゲノムの内 C^u 以外のゲノムのフライアピリンが発現していると考えられる。しかし, *Ae. cylindrica*, *Ae. crassa* 4X, *Ae. ventricosa* の 3 種については, はたして 2 種類のゲノムのフライアピリンが同時に発現しているのか, あるいは片方のゲノムのフライアピリンだけが発現しているのかは判断ができない。

この様に, コムギ近縁種 (*Aegilops* 属と *Triticum* 属) でのフライアピリンの発現についてはコムギ近縁種の進化の過程からは単純に説明できない面や興味を引く現象が多い。これらを解明してゆくためには, 遺伝子レベルでのフライアピリンの発現を知る必要がある。そのためには, フライアピリンタンパク質の単離・精製・構造の解析を行い, フライアピリン構造遺伝子をクローニングすることが必要である。

Morrison *et al.* (1992) は *S. cereale* (ライムギ) のフライアピリンは *I. aestivum* のもの (分子量 15kDa) より, やや分子量が小さいと報告している。本実験でも Petkus (*S. cereale*) は

Chinese spring (*T. aestivum*) よりやや分子量が小さかった。さらに、本実験では、供試した *Ae. squarrosa* 5 系統の中で 1 系統 (KU 20-10) のみが Chinese spring (*T. aestivum*) よりやや分子量が大きかった。 *Ae. squarrosa* は 4 倍体 (A A B B) から 6 倍体 (A A B B D D) に進化したときの、D ゲノムの供給親と考えられている (Fig. 2-7)。その *Ae. squarrosa* の中に、フライアピリンの分子量について系統間差があったことは、6 倍体コムギ (A A B B D D) の D ゲノムの由来を考えるうえで、興味深いことである。

6 倍体コムギ (A A B B D D) では D ゲノムのフライアピリンが発現しているが、品種・系統によってフライアピリンバンドが濃い (prominent) ものと薄い (faint) ものとがあり、この違いが硬軟質性と関係があると考えられている。なぜこのようなフライアピリンバンドの差が 6 倍体コムギ (A A B B D D) で生じるかは未だに不明である。本実験で D ゲノムの祖先種と考えられている *Ae. squarrosa* にフライアピリンの分子量に系統間差があったことを考えると、D ゲノムのフライアピリンには構造等の系統間差があり、その系統間差が 6 倍体コムギ (A A B B D D) でのフライアピリンバンドの差の原因になっていることも考えられる。

Williams (1986) はコムギ近縁種の硬軟質性を調査し、4 倍体 (A A B B) は硬質、2 倍体 (*Ae. monococcum*, *Ae. squarrosa*, *S. cereale*) は軟質であるという結果を得た。材料の数は少ないが Williams (1986) の報告と本実験で調査したフライアピリンバンドの濃淡をあわせて考えると、*T. aestivum* について第 2 章第 1 節、第 2 節で観察されたフライアピリンバンドが濃い (prominent) コムギは軟質、薄い (faint) コムギは硬質であるという関係は、コ

ムギ近縁種 (Aegilops 属と Triticum 属) でも広く成り立っていることが考えられる。

第4節 フライアピリンの特性

フライアピリンは軟質のI. aestivum の^{デンプン}澱粉からSDS水溶液で抽出される分子量15kDaのタンパク質として最初に報告された (Greenwell and Schofield 1986). しかし, その後, SDS-PAGEでは一本のバンドに見えるフライアピリンも, 単一タンパク質ではなく, 複数タンパク質の混合物であるという記述が見られるようになった (Morrison et al. 1992 unpublished results).

もし, フライアピリンが複数タンパク質の混合物であるとしたら, 各タンパク質を各々単離・精製する必要がある. SDS水溶液でフライアピリンを抽出するとSDSとタンパク質が複合体を形成し, クロマトグラフィーによる分画・精製が制限される. 従って, クロマトグラフィーでの分画・精製を効率的に行なおうとするならば, SDS以外の水溶液でフライアピリンを抽出することが望ましい.

本実験では, 軟質コムギの2次元電気泳動によるフライアピリンの分析と, 6種類の水溶液でのフライアピリン抽出の効率を調査し SDS以外の水溶液による^{デンプン}澱粉からのフライアピリン抽出の可能性を探った.

1) 材料および方法

供試材料:

フクホコムギ (農林番号 124号) から調製した^{デンプン}澱粉を供試材料とした.

試験方法:

二次元電気泳動: タンパク質は^{デンプン}澱粉から1% SDS, 50℃, 30分

という条件で抽出後、アセトンで沈澱させた（-20℃、一夜）、沈澱したタンパク質を2-メルカプトエタノールを含まないLysis緩衝液（O'Farrell 1975）に溶かし、電気泳動の試料とした。一次元目の電気泳動は非平衡pH勾配電気泳動法（non-equilibrium pH gradient electrophoresis: NEPHGE）（Pharmalyte, pH3-10, 200V, 3hr）で行なった（O'Farrell *et al.* 1977）。その後、Methanol-Water-Trichloroacetic acid（45: 43: 12, V: V: V）でPharmalyteを溶出、タンパク質を固定後、二次元目の泳動を行なった。二次元目は前節と同じTricine-SDS-PAGEで泳動し、タンパク質はクーマシーブリリアントブルーR250で染色した。

SDS以外の水溶液による^{デンプン}澱粉からのフライアビリンの抽出は室温、2時間振とう条件で行い、溶液は以下の6種類を用いた。

a: 0.05M NaCl

b: 0.1M NaCl

c: 2-Propanol/0.1M NaCl（1: 1, V: V）

d: 2-Propanol

e: 70% Ethanol/0.1M NaCl（1: 1, V: V）

f: 70% Ethanol

前述の6種類の溶液で抽出した残さを蒸留水で2回、アセトンで1回洗浄、風乾後、1% SDS、50℃、30分という条件で残さに残ったタンパク質の抽出を行なった。

前述の6種類の溶液で抽出されたタンパク質及び残さに残ったタンパク質は何れも前節同様Tricine-SDS-PAGEで分離し、クーマシーブリリアントブルーR250で染色を行なった。

2) 結果

今回用いた6種類の抽出溶液のなかでは、2-Propanol/0.1M NaCl (1:1, V:V) 溶液が最もフライアピリン抽出の効率が高く (Fig. 2-9A), 抽出後の残さにはフライアピリンが僅かしか残っていなかった (Fig. 2-9B). 2-Propanol/0.1M NaCl (1:1, V:V) 溶液より抽出効率は劣るが、70% Ethanol, NaCl 溶液でもフライアピリンが抽出されることが明かとなった (Fig. 2-9).

二次元電気泳動によって分析した結果、分子量 15kDa に大きなスポット2つと小さなスポット2つが存在した (Fig. 2-10). また、このスポットは硬質コムギの^{デンプン}澱粉では存在しなかったことからこの4スポットはフライアピリンであることが確認できた。この4スポットの内、最も塩基性のものは、^{デンプン}澱粉付着タンパク質のなかでも最も塩基性のタンパク質であった。

3) 考察

S D S 水溶液で従来は抽出していたフライアピリンが、2-Propanol/0.1M NaCl (1:1, V:V) 溶液でも効率的に抽出できることがわかった。この結果は、Greenblatt *et al.* (1992) の報告と一致する。さらに、効率は劣るが、70% Ethanol, NaCl でもフライアピリンが抽出できることが明かとなった。S D S 水溶液を用いなくともフライアピリンが^{デンプン}澱粉から抽出出来ることで、フライアピリンの分画・精製が行い易くなると考えられる。なぜならば、S D S 水溶液で抽出するとタンパク質とS D S の複合体が形成され、タンパク質の電荷が打ち消されてしまい、イオン交換クロマトグラフィーなどが充分に行えない。しかし、2-Propanol/0.1M NaCl (1:1, V:V) 溶液でフライアピリンが抽出できれば、イオン交換クロマトグラフィーなどによる分画が可能になる。

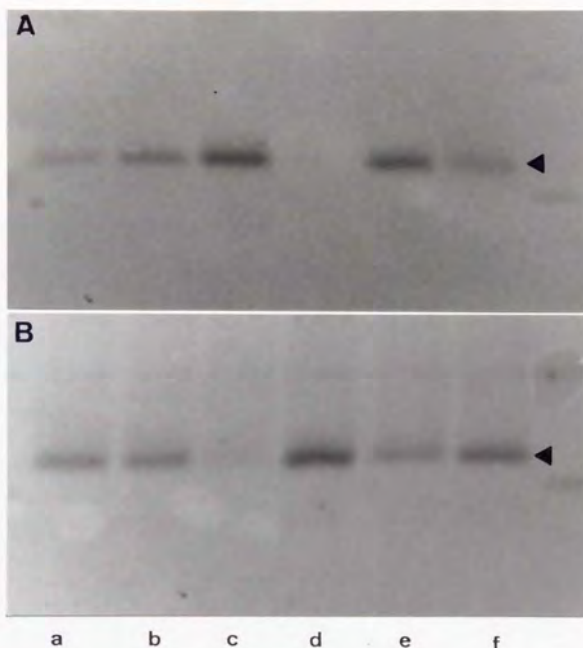


Fig. 2-9. Electrophoregram of starch granule proteins.

- A : lane a : 0.05M NaCl extracted fraction.
 lane b : 0.1M NaCl extracted fraction.
 lane c : 2-propanol/0.1M NaCl (1:1,V:V) extracted fraction.
 lane d : 2-propanol extracted fraction.
 lane e : 70% ethanol/0.1M NaCl (1:1,V:V) extracted fraction.
 lane f : 70% ethanol extracted fraction.
- B : lane a : 1% SDS extracted fraction of 0.05M NaCl extracted residue.
 lane b : 1% SDS extracted fraction of 0.1M NaCl extracted residue.
 lane c : 1% SDS extracted fraction of 2-propanol/0.1M NaCl (1:1,V:V) extracted residue.
 lane d : 1% SDS extracted fraction of 2-propanol extracted residue.
 lane e : 1% SDS extracted fraction of 70% ethanol/0.1M NaCl (1:1,V:V) extracted residue.
 lane f : 1% SDS extracted fraction of 70% ethanol extracted residue.

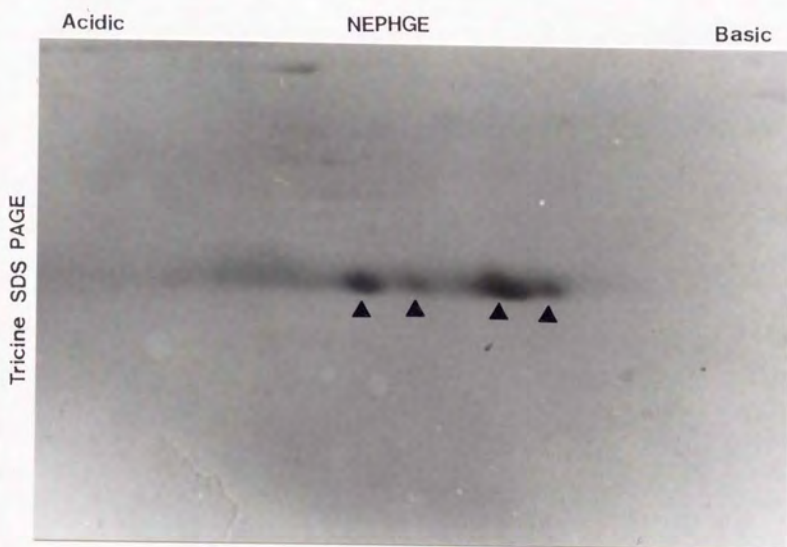


Fig. 2-10. Two-dimensional electrophoresis of friabilin.

Closed triangles indicate friabilin spots.

軟質コムギの^{デンプン}澱粉表層に付着している分子量15kDaのタンパク質が
フライアピリンと呼ばれ、硬軟質性を支配しているのではないかと
考えられている。本実験の二次元電気泳動で明かになったようにフ
ライアピリンが複数タンパク質の混合物だとしたら、各タンパク質
がどのような機能を持ち、真に硬軟質性を支配しているのはどのタン
パク質であるかは興味深い点である。この疑問に答えるためには、
各タンパク質スポットを単離・精製し、アミノ酸一次構造等を比較
することが是非とも必要である。この点からもSDS水溶液を用い
なくともフライアピリンが^{デンプン}澱粉から抽出できたことでフライアピ
リンの分画・精製が行い易くなったことの意味は大きいと言える。

前節の雑種第2代個体を用いた遺伝分析ではフライアピリンは1
遺伝子に支配されていたが、フライアピリンは4つのタンパク質の
混合物である。この現象は、フライアピリンの構造遺伝子が4種類
の異なるタンパク質をコードしているためか、構造遺伝子は1種類
のタンパク質しかコードしていないがタンパク質への翻訳後の修飾
等によって4種類のタンパク質に分かれるためのいずれかである。

農林登録品種についての品種比較と硬質／軟質の雑種第2代集団
を用いた遺伝解析の結果、フライアピリンバンドが濃い（promi-
nent）と軟質、淡い（faint）と硬質であるという関係が成り立つ
ことが示された。この結果、硬軟質性の直接要因とフライアピリン
は少なくとも強連鎖の関係にあることは明らかになったが、同一遺
伝子であるかは未だ不明である。フライアピリンはI. aestivum 以
外のコムギ近縁種（Aegilops属とTriticum属）にも存在した。しか
し、コムギ近縁種の進化の過程とフライアピリンの発現には食い違
う部分が見られ、ゲノム間相互作用によるフライアピリンの発現抑

制の存在が示唆された。一次元電気泳動では1本のバンドとして検出されていたフライアピリンも、二次元電気泳動の結果4つのタンパク質の混合物であることが明かになり、フライアピリンの機能を解析するためには各タンパク質を単離・精製することが今後必要となった。SDS以外の水溶液でフライアピリンが抽出できたことで使用できる分画方法の範囲が広がり、単離・精製が行い易くなったことは、二次元電気泳動で分けられた各タンパク質を単離・精製するうえでとても有益なことである。

総 合 討 論

コムギの場合、その用途と加工過程が多いために、品質に関与する形質も製粉歩留、小麦粉の色相、パン適性、うどん適性等その数は多い。本研究では、コムギの高品質化育種に役立つ知見を得る目的で、実需者から問題点の指摘を受けている一次加工適性（製粉特性、小麦粉及びめんの色相、低アミロ）と関連の深い穂発芽性と硬軟質性について品種間差を中心とした遺伝解析を行なった。

穂発芽性は種子の休眠性によるところが多いため、穂発芽性の研究は休眠性の研究であるとも言える。休眠中のコムギ種子は発芽適温が休眠の解けたものより低いことが知られており、農林水産省農業研究センター小麦育種研究室の穂発芽抵抗性検定でも $16 \pm 1^{\circ}\text{C}$ が検定温度として用いられていた（麦類育種基礎試験成績書 1967）。しかし、休眠中のコムギ種子はさらに低い温度で高い発芽粒率を示す（高橋 1938, 菅原 1949, George 1967）。また、北海道では成熟期に降雨により最低気温が 10°C 以下になることも珍しくなく（土屋 1982）、穂発芽抵抗性品種を育成するためには、従来検定を行っていた 16°C より低温での穂発芽性の研究が必要である。本研究の結果、従来は品種間差がないと思われていた低温（ 12°C ）での発芽粒率にも品種間差があった。また、雑種第2代集団の低温（ 12°C ）での発芽粒率について解析を行なった結果、最尤法で推定した遺伝子数は2又は3個であり、雑種第2代集団の分散から計算した遺伝率（広義）は高かった。これらのことから、低温での発芽粒率による初期世代選抜が穂発芽抵抗性育種で可能であると考えられる。

穂発芽抵抗性育種を行なう場合、高温・低温両条件での選抜・検

定が望ましい。しかし、多数の材料を扱えるように検定を省力化するためには、低温条件だけでの選抜・検定も考えられる。品種比較と雑種第2代集団について高温と低温での発芽粒率の関係を考えると、何れの場合も低温の方が高温より発芽粒率が高い傾向がみられた。つまり、高温で発芽粒率が低くても低温では発芽粒率が高い場合が考えられるが、低温で発芽粒率が低い場合は高温でも発芽粒率が低く、低温条件で選抜・検定を行なうことで低温・高温両条件で発芽粒率の低い系統を得ることができると考えられる。しかし、低温条件でのみ選抜・検定を行なう場合、留意点が2つある。1つ目は、低温での発芽粒率は高温での発芽粒率より登熟期間中の積算温度に影響を受け易い点である。本研究での1990年4～6月のように、登熟期間が異常に高温の場合、発芽粒率が89年栽培より上昇した品種・系統数は高温より低温での発芽粒率の方が多かった。この様に低温での発芽粒率の方が高温での発芽粒率より登熟期間中の積算温度の上昇による影響を受け易い。従って、低温での発芽粒率は高温での発芽粒率より登熟期間中の積算温度を考慮して判断する必要がある。2つ目は、休眠が解けた材料の混入である。高温より低温での発芽粒率が高くなるのは、休眠中の種子についての現象である。休眠が解けたコムギ種子は、低温より発芽適温である高温での発芽粒率が当然高くなる。高温・低温両条件で発芽粒率を検定した場合、休眠が解けている材料は、低温での発芽粒率が低くても、高温での発芽粒率が高いので区別することができるが、低温でのみ検定した場合、休眠が解けているために低温での発芽粒率が低い可能性がある。このような休眠の解けた材料の混入を避けるためには、低温での発芽粒率で一次スクリーニングを行い、一次スクリーニングの結果、

発芽粒率の低かった材料について高温での発芽粒率で二次スクリーニングを行なうという方法が、育種上効率的である。

穂発芽抵抗性品種の育成を行なう場合、以下の条件を持つ品種・系統が望ましい。

1. 低温・高温両条件で発芽粒率の低い品種・系統

高温でのみ発芽粒率が低い場合、成熟期の低温・多湿によって穂発芽を起こす可能性が極めて高い。このような危険を回避するためには、低温・高温両条件での発芽粒率の低い（低温・高温両条件で穂発芽抵抗性を示す）品種・系統が望ましい。

2. 成熟期が早い早生の品種・系統

本研究の結果によると、低温での発芽粒率の方が高温での発芽粒率より登熟期間中の積算温度の上昇による影響を受け易い。1990年の4～6月の登熟期間中の高温は異常であって頻発する気象条件ではないが、登熟期間中の積算温度を出来る限り低くしようとするならば、登熟期間後期の高温が避けられる成熟期が早い品種・系統が望ましい。また成熟期が早いことで、成熟期に梅雨の降雨に遭遇することも回避できる。

休眠中のコムギ種子が低温で高い発芽粒率を示す現象を説明する仮説として、胚のABA感受性（ABAによる発芽抑制効果）の変化が考えられる。休眠の強い品種Brevorの胚は、15℃より30℃のほうがABAによる発芽抑制効果が100倍も高い（Walker-Simmons *et al.* 1988）。また、Noda *et al.* (1990)によれば、休眠の強いコムギ系統は、10℃の92時間吸水で休眠が打破され、同時にABA感受性が消失すると報告している。この様に低温での胚のABA感受性の低下が休眠種子が低温で高い発芽粒率を示す理由ではないか

と考えられる。

発芽時の α -アマラーゼアイソザイム①, ⑧, ⑩の頻度は日本品種（農林登録品種と日本在来品種）とオーストラリア品種の間で有意（1%有意水準）な差があった。しかし、この差は農林登録品種と日本在来品種の間ではなかったことから、品種育成過程での α -アマラーゼアイソザイムまたはそれに連鎖した農業形質の選抜によって生じたものではなく、日本またはオーストラリアに最初に導入されたコムギの特徴により偶然に生じたものか又は日本とオーストラリアでの品種育成で各々が遺伝子源として別のものを使っていたためではないかと考えられる。

本研究で扱った登熟期間中の α -アマラーゼアイソザイムパターンには品種間差が全く無く、穂発芽性との関連は見いだせなかった。また、発芽時の α -アマラーゼアイソザイムパターンと穂発芽性との関連も明確ではなかった。従って当初の目的であった α -アマラーゼアイソザイムと穂発芽性との間に穂発芽抵抗性育種の選抜に利用できるような関連を見いだすことは本研究の範囲では残念ながら出来なかった。 α -アマラーゼが無傷^{デンプン}澱粉顆粒を分解するためにはまず^{デンプン}澱粉顆粒に吸着することが必須である（Sargeant and Walker 1978）。前述のように発芽時の α -アマラーゼアイソザイムは等電点の高い第6同祖群染色体長腕に座乗しているものと、等電点の低い第7同祖群染色体長腕に座乗しているものの2群があり、この2群には無傷^{デンプン}澱粉顆粒に対する吸着性に差がある（Sargeant and Walker 1978）。この様に α -アマラーゼアイソザイムに無傷^{デンプン}澱粉顆粒に対する吸着性に差があるとしたら、その結果 α -アマラーゼアイソザイムパターンの違いにより^{デンプン}澱粉分解作用に違いが起ころ低

アミロ化による小麦粉のレオロジー特性への影響にも差が生じる可能性がある。この点については今後の研究課題である。

^{デンプン}澱粉表層付着タンパク質のひとつであるフライアビリンは軟質コムギから精製された^{デンプン}澱粉には多量に存在し、硬質コムギから精製された^{デンプン}澱粉には存在しないか又は微量しか存在しないという関係のあることがGreenwell and Schofield (1986)によって初めて報告された。このフライアビリンと硬軟質性と関係は、農林登録品種を用いた品種比較の結果、日本品種でも成り立っていた。さらに、硬質／軟質の雑種第2代集団の遺伝分析からも、フライアビリンと硬軟質性は同一遺伝子または強連鎖関係にあることが明かとなった。しかし、フライアビリンが硬軟質性の直接要因であるのか、あるいは硬軟質性の直接要因と強連鎖関係にあるだけなのかは依然として不明である。この問題を解決するためには、まず二次元電気泳動で分離したフライアビリンタンパク質の各スポットを単離・精製し、構造を解析する必要がある。その意味で、フライアビリンがSDS以外の水溶液でも効率的に抽出できたことでタンパク質の単離・精製に使用できるクロマトグラフィーの種類が増えたことはとても有効である。構造解析によってタンパク質の機能が推定できれば硬軟質性との関係も推定できる可能性は多いにある。

最近、小麦粉から錠剤 (tablet) を作り、そのかたさを測定することでコムギ胚乳の物理的なかたさのモデル実験を行なう方法が開発された (Malouf and Hosney 1992)。このモデル実験によると、軟質コムギの小麦粉から^{デンプン}澱粉表層付着タンパク質をすべて除去して作った錠剤 (tablet) はかたくなると報告している (Malouf *et al* 1992)。しかし、この実験ではフライアビリンを含むすべての^{デンプン}澱粉

表層付着タンパク質を除去しているので、錠剤 (tablet) がかたくなったのがフライアピリンだけの効果とは言えない。フライアピリンの各スポットのタンパク質が単離・精製できれば、例えばこのモデル実験を応用して各タンパク質を添加した錠剤 (tablet) を作り、各タンパク質ごとの錠剤 (tablet) のかたさへの影響を測定することが可能になる。そうすればフライアピリンが硬軟質性の直接要因であるのか、あるいは硬軟質性の直接要因と強連鎖関係にあるだけなのかという疑問に対するひとつの答えを得ることができる。

現在、フライアピリンと硬軟質性の関係は、以下のように推定されている (Schofield and Greenwell 1987)。フライアピリンは^{デンプン}澱粉表層に位置し、^{デンプン}澱粉顆粒とその周辺の貯蔵タンパク質マトリックスの接着性に影響を及ぼしている。フライアピリンが存在すると、^{デンプン}澱粉顆粒とタンパク質マトリックスの接着性が弱められる。その結果、胚乳組織が外部からの衝撃によって壊れ易くなり粉碎した場合も細かい粒になる。これが軟質のコムギである。逆に、フライアピリンが存在しない場合、^{デンプン}澱粉顆粒とタンパク質マトリックスの接着性が弱められることがない。その結果、胚乳組織も外部からの衝撃に対して強固になり、粉碎した場合も^{デンプン}澱粉顆粒とタンパク質マトリックスが接着した状態の粗い粒になる。これが硬質のコムギである。この仮説では、フライアピリンが精製した^{デンプン}澱粉から SDS 水溶液で室温抽出できることから、^{デンプン}澱粉表層に付着したタンパク質であると推定しているので、本当にフライアピリンが^{デンプン}澱粉表層付着タンパク質であるかは確実ではない。このことを確かめるためには、フライアピリンに特異性の高い抗体を作成し、組織学的な研究を行なう必要がある。

先にフライアピリンの機能解明のために単離・精製が必要であると述べたが、単離・精製されたフライアピリンをもとに特異性の高い抗体が作成できれば、様々な用途・研究が考えられる。

まず、抗体を用いてフライアピリン構造遺伝子のクローニングが可能になり、コムギ近縁種 (*Aegilops* 属と *Triticum* 属) でのフライアピリン遺伝子の発現様式を解明する手がかりが得られる。コムギ近縁種 (*Aegilops* 属と *Triticum* 属) でのフライアピリンの発現にはゲノム間相互の抑制作用が働いている可能性が高い。現在、ゲノム間での形質発現抑制の事例 (赤さび病抵抗性、貯蔵タンパク質) は幾つか知られているが (Galili and Feldman 1984, Bai and Knott 1992), フライアピリンはこれらの例とはやや異なると考えられる。なぜなら、フライアピリンの場合2つのゲノムが相互に同質のタンパク質の遺伝子発現を抑制しているからである。この発現抑制機構の解明は今後の研究課題である。

次に、高品質化育種でのフライアピリンを指標とする初期世代選抜が抗体を用いた半粒法によって可能となる。すでに特定のタンパク質に対する特異性の高い抗体を選抜に用いている例がある。交配母本に I B (コムギ) / I R (ライムギ) 転座系統を用いる場合、ライムギの耐病性・農業特性は導入したいが、パン特性に悪影響を及ぼすライムギのタンパク質は導入したくない。カナダではこの様な場合、ライムギのタンパク質に特異性の高い抗体を用いた E L I S A (enzyme linked immuno sorbent assay) 法でライムギのタンパク質を持つ個体を半粒 (コムギの半粒のうち胚を持たないもの) で選抜している (Lukow 1991)。硬軟質性は、製粉特性 (特に製粉歩留) と高い相関があり、硬質コムギは一般に製粉歩留が高いこと

が知られている。製粉性を向上させるためには硬軟質性による選抜が最も効果的である。硬軟質性との関係が指摘されているフライアビリンを指標とする初期世代選抜は、たとえフライアビリンが硬軟質性の直接要因ではなく、硬軟質性の直接要因と強連鎖関係にあるだけの場合でも十分にその目的を果たすものと考えられる。

現在国内産コムギの品質改善に対する要望は、急速に高まっている。高品質化育種は、短期間でその成果をあげるのが難しい課題である。なぜなら、品質と一口に言ってもそれに関与する遺伝的形質は多種多様であるからである。そのような品質のなかで、穂発芽性と硬軟質性は実需者から問題点の指摘を受けている一次加工適性（製粉特性、小麦粉及びめんの色相、低アミロ）と関連が深く精力的に研究が行なわれている分野であり、日本のみならず世界的に重要性の高いものである。穂発芽性と硬軟質性について本研究で明らかとなった遺伝学的知見は、現在国内産コムギが直面している高品質化育種に役立つものと期待している。

摘 要

国内産コムギの生産量は一時期の減少から、農業行政の変化により現在は増加に転じている。生産量の増加とともに、食料用コムギの約15%を占める国内産コムギの品質（一次加工適性）に対する実需者からの要求が高まっており、特に「製粉特性」、「小麦粉及びめんの色相」、「低アミロ」への対策は緊急を要する研究課題である。

本研究ではコムギの高品質化育種に有用な知見を得ることを目的として、低アミロに関係する穂発芽性と製粉特性及び小麦粉の色相に関係する硬軟質性について品種間差を中心とした遺伝解析を行った。

1. 穂発芽性について

1) 穂発芽性の品種間差と遺伝

(1) コムギ粒の17℃での発芽粒率で評価した穂発芽性の登熟期間中の推移により、コムギは以下の3タイプに分類された。

タイプ①穂発芽性が開花後10日目から高くなるが、登熟期間途中に一時的に低下する時期があり、その後90%以上まで高くなる品種・系統。

タイプ②穂発芽性が開花後30日目までは低く、その後70~80%まで高くなる品種・系統。

タイプ③穂発芽性が開花後30日目までは低く、その後40~50%まで高くなる品種・系統。

タイプ①で穂発芽性が一時的に低下する時期は、乳熟期から黄熟期

への転換時期に当たっているが、その原因は不明である。穂発芽抵抗性育種上は、タイプ③の品種・系統が望ましい。

(2) 穂発芽性はコムギ種子の休眠性によるところが大きく、穂発芽性の研究は休眠性の研究であるとも言える。コムギ休眠種子は、高温(20℃)より低温(12℃)で高い発芽粒率を表わす傾向があった。従来は品種間差がないと思われていた低温(12℃)での発芽粒率にも、高温(20℃)での発芽粒率と同様に品種間差が存在し、関東69号と伊賀筑後オレゴンが低温(12℃)・高温(20℃)両条件で発芽粒率が低く、穂発芽抵抗性育種上重要な遺伝子源であることが示された。登熟期間中の12.5℃以上の積算温度が上昇した場合、高温(20℃)での発芽粒率よりも低温(12℃)での発芽粒率の方が高くなりやすい傾向があった。

(3) 低温(12℃)での発芽粒率の雑種第2代集団での分散はユキチャボ/伊賀筑後オレゴン、関東67号/ユキチャボで有意になり、関与する遺伝子数は最尤法により各々3, 2個と推定された。また、遺伝率(広義)も各々0.93, 0.91と高い値を示した。これらのことから初期世代で低温(12℃)での発芽粒率が低い個体・系統を選抜することが可能であると考えられた。

高温(20℃)での発芽粒率の雑種第2代集団での分散もユキチャボ/伊賀筑後オレゴン、関東67号/ユキチャボで有意になり、関与する遺伝子数は最尤法により各々2, 1個と推定された。この推定された遺伝子数はこれまでの報告とほぼ一致していた。また、遺伝率(広義)も共に0.95と高い値を示した。これらのことから初期世代で高温(20℃)での発芽粒率が低い個体・系統を選抜することも可能であると考えられた。

品種比較・遺伝分析いずれの場合も低温（12℃）での発芽粒率は高温（20℃）での発芽粒率より高くなる傾向があったことから、発芽粒率による穂発芽性の選抜を行なう場合、低温（12℃）で一次選抜を行い、低温（12℃）での発芽粒率の低かったものについてさらに高温（20℃）での二次選抜を行なうという方法が効率的であることが示唆された。

2) α -アミラーゼアイソザイムの品種間差

(1) 登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムは従来の報告のように第7同祖染色体支配の⑨、⑩、⑪の3本（等電点4.4-5.4）のみが開花後10-30日目に活性を持っていた。また、登熟期間中の α -アミラーゼアイソザイムには全く品種間差がなく、穂発芽性の品種間差と関連付けることはできなかった。

(2) 発芽時の α -アミラーゼアイソザイム①、⑧、⑪の頻度は日本品種（農林登録品種と日本在来品種）とオーストラリア品種の間で有意（1%有意水準）な差があり、①の頻度は日本品種のほうが高く、⑧と⑪の頻度はオーストラリア品種のほうが高かった。この差は、品種育成の選抜過程で生じたものではなく、オーストラリアまたは日本にコムギが最初に導入された時の品種が偶然に持っていた特徴、又は品種の育成過程で各々が遺伝子源として別のものを使っていたためと考えられた。

(3) 農林登録品種では発芽時の α -アミラーゼアイソザイム①、⑧、⑪を持つ品種と持たない品種の間に低温（12℃）、高温（20℃）での発芽粒率に差は認められず、発芽時の α -アミラーゼアイソザイムの品種間差と穂発芽性の品種間差を関連付けることはできなかった。

2. 硬軟質性について

1) 硬軟質性とフライアビリン及びグルテニン・サブユニット 2, 2 との関係

(1) 農林登録品種でも、フライアビリンが軟質コムギの^{デンプン}澱粉には多量に存在し、硬質コムギの^{デンプン}澱粉には存在しないか又は微量しか存在しないという関係が成り立った。

(2) 農林登録品種では、サブユニット 2, 2 を持つ品種群は軟質であったが、持たない品種群は硬質から軟質まで広範囲に分布しており、フライアビリンのようなはっきりとした分布の分離は見られなかった。サブユニット 2, 2 を持つ品種群が軟質である原因は、サブユニット 2, 2 と硬軟質性が遺伝的に連鎖しているからではなく、品種育成で使われた硬質の交配母本がサブユニット 2, 2 を持っていないものが多かったためではないかと考えられた。

2) 硬軟質性の遺伝

ヒカリコムギ／農林 1 号雑種第 2 代集団を用いた遺伝分析の結果、バンドの濃淡で判定したフライアビリンの発現は 1 遺伝子支配であり、フライアビリンと硬軟質性は同一遺伝子または強連鎖関係にあった。

ヒカリコムギ／農林 1 号雑種第 2 代集団でフライアビリンバンドの濃い (prominent) 個体群と淡い (faint) 個体群とは硬軟質性の頻度分布が一部重なっていた。また、ヒカリコムギ／農林 1 号雑種第 2 代集団のフライアビリンバンドの濃い (prominent) 個体群とフルツマサリ／農林 1 号の雑種第 2 代集団の硬軟質性の頻度分布では共に農林 1 号と同程度の P S I を持つ個体の頻度が低かった。これらのことから、フライアビリン以外に硬軟質性に関与する遺伝

子の存在がうかがわれた。

3) コムギ近縁種のフライアピリンの変異

コムギ近縁種 (Aegilops属とTriticum属) 49種 131系統のフライアピリンを調査した。 Aegilops属の Ae. umbellulata を除く2倍体と Ae. triarstiata 4Xを除く4倍体, Triticum属の2倍体は濃い (prominent) フライアピリンバンドを持っていた。 Triticum属の4倍体は淡い (faint) フライアピリンバンドを持ち、6倍体は淡い (faint) フライアピリンバンドを持つ系統と濃い (prominent) フライアピリンバンドを持つ系統とがあった。

Ae. squarrosa の中でフライアピリンの分子量に系統間差があり、Accession number KU20-10だけが T. aestivum よりやや分子量が大きかった。 Ae. squarrosa のフライアピリンの分子量の系統間差は A A B B D D 6倍体のフライアピリンバンドの濃淡の差やDゲノムの由来を考えるうえで興味深い現象である。

4) フライアピリンの特性

一次元目に非平衡pH勾配電気泳動法、二次元目にトリシンードデシル硫酸ナトリウム-ポリアクリルアミドゲル電気泳動法を用いた二次元電気泳動によって軟質コムギのフライアピリンは大きなスポット2つと小さなスポット2つに分かれた。フライアピリンは^{デンプン}澱粉から2-Propanol/0.1M NaClで室温抽出できることが分かり、フライアピリンのクロマトグラフィー等による単離・精製が今後行い易くなった。

本研究により、穂発芽性については低温 (12℃) での発芽粒率による選抜で低温・高温両条件で穂発芽抵抗性の品種・系統の育成が

可能であることが示された。また、硬軟質性については^{デ/アッ}穀粉表層付
着タンパク質のひとつであるフライアビリンが硬軟質性と同一遺伝
子又は強連鎖関係にあることが確認され、フライアビリンを指標と
する選抜によって硬軟質性の改良、製粉特性の改善の可能性が示唆
された。

謝 辞

本研究を実施するに当り、東京大学 武田元吉教授、農林水産省
農業生物資源研究所 石毛光雄博士、農林水産省農業研究センター
安井健博士、小前幸三博士、瀬古秀文博士、農林水産省東北農業
試験場 星野次汪博士、玉川大学 山下淳博士をはじめ多くの方々
から有益な教示をいただいたことに対し厚く感謝の意を表わす。

本研究に用いた材料を提供して頂いた京都大学農学部附属植物生
殖研究施設、農林水産省農業研究センター、農林水産省農業生物資
源研究所の各位、また材料の育成、圃場管理をして頂いた農林水産
省農業研究センター企画調整部業務第二科の各位に対しここに記し
て感謝を表する。

引用文献

American Association of Cereal Chemists 1983a. AACC Method 55-30. Approved methods of the American Association of Cereal Chemists.

American Association of Cereal Chemists 1983b. AACC Method 39-70. Approved methods of the American Association of Cereal Chemists.

Anjum, F. M. and C. E. Walker 1991. Review on the significance of starch and protein to wheat kernel hardness. J. Sci. Food Agric. 56:1-13.

Arnold, R. L. B., M. Fenner and P. J. Edwards 1991. Changes in germinability, ABA content and ABA embryonic sensitivity in developing seeds of Sorghum bicolor (L.) Moench, induced by water stress during grain filling. New Phytol. 118:339-347.

Bai, D. and D. R. Knott 1992. Suppression of rust resistance in bread wheat (Triticum aestivum L.) by D-genome chromosomes. Genome 35:276-282.

Baker, R. J. and K. A. Sutherland 1991. Inheritance of kernel hardness in five spring wheat crosses. Can. J. Plant Sci. 71:179-181.

Belderok, B. 1968. Seed dormancy problems in cereals. Field Crop Abstracts 21:203-211.

Bhatt, G. M., F. W. Ellison and D. J. Mares 1983.

Inheritance studies in dormancy in three wheat crosses. 3rd International Symposium on Pre-Harvest Sprouting in Cereals: 274-278.

Buraas, T. and H. Skinnnes 1985. Development of seed dormancy in barley, wheat and triticale under controlled condition. Acta Agric. Scand. 35:233-244.

Doekes, G. J. and B. Belderok 1976. Kernel hardness and baking quality of wheat - a genetic analysis using chromosome substitution lines. Euphytica 25:565-576.

Galili, G. and M. Feldman 1984. Intergenomic suppression of endosperm protein genes in common wheat. Canadian Journal of Genetical Cytology 26:651-656.

George, D. W. 1967. High temperature seed dormancy in wheat (Triticum aestivum L.). Crop Science 7:249-253.

Gosling, P. G., R. A. Butler, M. Black and J. M. Chapman 1981. The onset of germination ability in developing wheat. Journal of Experimental Botany 32:621-627.

Greenblatt, G. A., H. I. Malkawi and C. F. Morris 1992. Biochemical characterization of friabilin. Cereal Food World 37:569-570.

Greenwell, P. and J. D. Schofield 1986. A starch granule protein associated with endosperm softness in wheat. Cereal Chem. 63:379-380.

Hagemann, M. G. and A. J. Ciha 1987. Environmental \times genotype effects on seed dormancy and after-ripening in wheat.

Agronomy Journal 79:192-196.

Hoseney, R. C. 1987. Wheat hardness. Cereal Foods World 32 :320-322.

星野次汪・松倉潮・小田俊介・平春枝・福永公平 1988. コムギ品種・系統の穂発芽性と α -アミラーゼ活性の推移及びその相関関係. N A R C 研究速報 第5号: 1-5.

Hoshino, T., N. Tomooka, K. Fukunaga and H. Seko 1989. Testing method of pre-harvest sprouting and genealogical pedigree of pre-harvest sprouting resistant cultivars in wheat. Japan. J. Breed. 39:365-372.

池田利良 1961. 日本における硬質小麦の研究. 東海近畿農業試験場特別報告 栽培第1部 第2号:1-55.

Ishige, T. 1979. Estimation of number of genes by maximum likelihood method. Bulletin of the Computer Center for Research in Agriculture, Forestry and Fishery A-15:231-262.

桑原達雄・前田浩敬 1979. コムギの穂発芽抵抗性に関する研究 1, 登熟中の温度条件と休眠形成の関係. 育種学雑誌第29巻(別冊1):26-27.

Laemmli, U. K. 1970. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. Nature 227:680-685.

Law, C. N., C. F. Young, J. W. S. Brown, J. W. Snape and A. J. Worland 1978. The study of grain protein control in wheat using whole chromosome substitution lines. In: Seed protein improvement by nuclear techniques, IAEA, Vienna:483-

502.

Lukow, O. M. 1991. Screening of bread wheats for milling and baking quality - A Canadian perspective. *Cereal Food World* 36:497-501.

McCarty, D. R., C. B. Carson, P. S. Stinard and D. S. Robertson 1989. Molecular analysis of viviparous-1: An abscisic acid-insensitive mutant of maize. *The Plant Cell* 1:523-532.

McCarty, D. R., T. Hattori, C. B. Carson, V. Vasil, M. Lazar and I. K. Vasil 1991. The viviparous-1 developmental gene of maize encodes a novel transcriptional activator. *Cell* 66:895-905.

Malouf, R. B. and R. C. Hosney 1992. Wheat hardness. I. A method to measure endosperm tensile strength using tablets made from wheat flour. *Cereal Chem.* 69:164-168.

Malouf, R. B., W. D. A. Lin and R. C. Hosney 1992. Wheat hardness. II. Effect of starch granule protein on endosperm tensile strength. *Cereal Chem.* 69:169-173.

Marchylo, B. A., L. J. Lacroix and J. E. Kruger 1980. α -amylase isoenzymes in Canadian wheat cultivars during kernel growth and maturation. *Can. J. Plant Sci.* 60:433-443.

Mares, D. J. 1983. Preservation of dormancy in freshly harvested wheat grain. *Aust. J. Agric. Res.* 34:33-38.

Mares, D. J. 1984. Temperature dependence of germinability of wheat (Triticum aestivum L.) grain in relation to pre-

- harvest sprouting. Aust. J. Agric. Res. 35:115-128.
- McIntosh, R. A. 1988. Catalogue of gene symbols for wheat. 7th International Wheat Genetics Symposium:1225-1323.
- Miller, T. E. 1987. Systematics and evolution. In:Wheat breeding-its scientific basis:1-30.
- Morrison, W. R., P. Greenwell, C. N. Law and B. D. Sulaiman 1992. Occurrence of friabirin, a low molecular weight protein associated with grain softness, on starch granules isolated from some wheats and related species. Journal of Cereal Science 15:143-149.
- 麦類育種基礎試験成績書 1967. 小麦の穂発芽性検定について - 雨ぬれ変質と関連して -, 39-50.
- Nakamura, H., H. Sasaki, H. Hirano, and A. Yamashita 1990a. A high molecular weight subunit of wheat glutenin seed storage protein correlates with its flour quality. Japan. J. Breed. 40:485-494.
- Nakamura, H., T. Yamada and H. Hirano 1990b. Geographical variation of glutenin subunit compositions of seed storage proteins in wheat cultivars. Japan. J. Breed. 40(Suppl. 2): 220-221.
- Nishikawa, K. and M. Nobuhara 1971. Genetic studies of α -amylase isozymes in wheat. I. Location of genes and variation in tetraploid and hexaploid wheat. Japan. J. Genetics 46:345-353.
- Nishikawa, K., Y. Furuta, Y. Hina and T. Yamada 1981.

Genetic studies of α -amylase isozymes in wheat. IV. Genetic analyses in hexaploid wheat. Japan. J. Genetics 56:385-395.

西川浩三 1988. コムギの登熟および発芽過程における種子の α -アミラーゼ活性の変異. 育種学最近の進歩 第29集:83-92.

Noda, H., C. Kawabata, N. Kawakami, K. Kanzaki and Y. Shiraishi 1990. Dormancy break of wheat seeds by imbibition at low temperature and responsiveness of embryos to ABA. Japan. J. Breed. 40(Suppl. 1), 530-531.

Noda, H., C. Kawabata, H. Nagao and N. Kawakami 1992. α -amylase activity and amount of ABA in the embryos and endosperms of the developing wheat seeds. Japan. J. Breed. 42 (Suppl. 1), 374-375.

農林水産技術会議事務局 1991. 品質評価基準に関する研究会報告書.

農林水産省統計情報部 1989. 農林水産統計報告3-19 作物統計平成元年.

O'Farrell, P. H. 1975. High resolution two-dimensional electrophoresis of proteins. J. Biol. Chem. 250:4007-4021.

O'Farrell, P. Z., H. M. Goodman and P. H. O'Farrell 1977. High resolution two-dimensional electrophoresis of basic as well as acidic proteins. Cell 12:1133-1141.

Payne, P. I., L. M. Holt and G. J. Lawrence 1983. Detection of a novel high molecular weight subunit of glutenin in some Japanese hexaploid wheats. Journal of Cereal Science 1: 3-8.

Reddy, L. V., R. J. Metzger and T. M. Ching 1985. Effect of temperature on seed dormancy of wheat. *Crop Science* 25:455-458.

Sargeant, J. B. and T. S. Walker 1978. Adsoption of wheat alpha-amylase isoenzymes to wheat starch. *Starch* 30:160-163.

Schagger, H. and G. von Jagow 1987. Tricine-sodium dodecylsulfate-polyacrylamide gel electrophoresis for the separation of proteins in the range from 1 to 100kDa. *Analytical Biochemistry* 166:368-379.

Schofield, J. D. and P. Greenwell 1987. Wheat starch granule protein and their technological significance. In: *Cereals in a European context*:407-420.

Schofield, J. D., B. Sulaiman, C. S. Brennan and P. Greenwell 1991. An analogue of wheat friabilin in rye and triticale. *Cereal Food World* 36:694.

柴田茂久 1981. 最近の国内産小麦の生産の現状とその品質について. *New Food Industry* 23:46-51.

South, J. B. and W. R. Morrison 1990. Isolation and analysis of starch from single kernels of wheat and barley. *Journal of Cereal Science* 12:43-51.

菅原友太 1949. 小麦に於ける穂発芽現象の品種間差異並に生長物質処理の後作用に就いて. *育種研究* 3:59-65.

Sulaiman, B. D. and W. R. Morrison 1990. Proteins associated with the surface of wheat starch granules purified by centrifuging through caesium chloride. *Journal of Cereal*

Science 12:53-61.

高橋隆平 1938. 小麦粒の後熟に関する二, 三の實驗. 農学研究
29:146-170.

土屋俊雄 1982. 耐穂発芽性育種. 北海道立農業試験場資料 第
15号: 138-145.

常脇恒一郎(編) 1984. 植物遺伝学実験法 共立出版株式会社.
東京:89-92.

Upadhyay, M. P. and G. M. Paulsen 1988. Heritability and
genetic variation for preharvest sprouting in progenies of
Clark's Cream white winter wheat. Euphytica 38:93-100.

和田栄太郎・秋浜浩三 1934. 収穫直後の小麦の不発芽性並に発
芽促進法. 農業及園芸 9:958-962.

Walker-Simonsons, M. 1988. Enhancement of ABA responsive-
ness in wheat embryos by high temperature. Plant. Cell and
Environment 11:769-775.

Williams, P. C. 1986. The influence of chromosome number
and species on wheat hardness. Cereal Chem. 63:56-58.





Kodak Color Control Patches

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Kodak Gray Scale



© Kodak 2007 TM Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19