

二条オオムギ低タンパク系統の部位別窒素含有率の 変化と種子貯蔵タンパク質の分画

佐々木 昭博*・大塚 勝・加藤 常夫・神 永 明

(栃木県農業試験場栃木分場)

1993年9月27日受理

要 旨: 低タンパクの二条オオムギ系統 (大系 HC-15) と交配親の Karl とを用いて、登熟期間中の部位別窒素含有率の変化を比較するとともに、種子貯蔵タンパク質を分画した。大系 HC-15 は、登熟中期 (出穂後 3 週間～出穂後 5 週間) の穀粒の窒素蓄積量が少なく、出穂 5 週間後の窒素含有率は Karl と大きな差がなかった。しかし、登熟後期 (出穂後 5 週間以降) は大系 HC-15 の窒素蓄積が Karl を上回り、Karl との窒素含有率の差は拡大した。成熟期の穀粒の窒素含有率は大系 HC-15 が 1.81% で対照のミカモゴールドデンより 0.37% 低く、Karl より 0.17% 高かった。穀粒の窒素含有率は追肥を行った区でもほぼ同様の傾向がみられた。大系 HC-15 の葉身の窒素含有率は、ミカモゴールドデンに比べて登熟中期の低下が少なかったが、後期には大きく低下し、成熟期ではミカモゴールドデンとほぼ同程度になった。Karl は登熟期間全般にわたって葉身の窒素含有率の低下が少なかった。葉身窒素含有率の変化は、穀粒の窒素蓄積の変化に一致し、登熟期における窒素のシンク・ソース関係を反映していると考えられた。種子貯蔵タンパク質の組成では、ミカモゴールドデン>大系 HC-15>Karl の順でホルデインの含有率に差が認められた。全タンパク質に占めるホルデインの割合は、Karl が 17.6% で最も少なく、大系 HC-15 とミカモゴールドデンはそれぞれ 30% 前後で大きな差はなかった。ホルデインは登熟後期に増加することが知られているため、大系 HC-15 のホルデインの割合は登熟後期の穀粒における窒素蓄積量の多さと関連していると考えられた。

キーワード: 醸造用オオムギ、タンパク質分画、低タンパク、窒素蓄積、ホルデイン、葉身窒素。

Nitrogen Accumulation and Grain Protein Fraction of a Low-protein Strain in Two-rowed Barley :
Akihiro SASAKI, Masaru OHTSUKA, Tsuneo KATO and Akira KAMINAGA (*Tochigi Pref. Agric. Exp. Stn. Tochigi Branch, Tochigi 328, Japan*)

Abstract: Two-rowed low-protein barley Daikei HC-15, which is related to low-protein cultivar Karl, was studied to determine the changes in the percentage of nitrogen in the grain, leaf and stem during ripening period, and the grain protein fraction at maturity. As compared with commercial variety Mikamo Golden, Daikei HC-15 accumulated dry matter equally but less nitrogen in grains during the middle phase of the ripening period (3-5 weeks after heading). There was 0.5% difference in the grain nitrogen percentage between two genotypes at 5 weeks after heading, but in the last phase of the ripening period (5-7 weeks after heading), the two genotypes similarly accumulated much nitrogen in the grains. In contrast with these genotypes, Karl accumulated less nitrogen during the last phase. At maturity, the Daikei HC-15 grain nitrogen percentage was 0.37% lower than Mikamo Golden and 0.17% higher than Karl. During the middle phase of the ripening period, the nitrogen percentage of laminae decreased less in Daikei HC-15 than in Mikamo Golden, but during the last phase, it decreased considerably in Daikei HC-15. In Karl, the decrease in the nitrogen percentage of the laminae was the smallest throughout the ripening period. In the protein fraction, Karl showed a markedly lower concentration of hordein than Mikamo Golden. Though Daikei HC-15 also showed a significantly lower hordein concentration than Mikamo Golden, it had a greater proportion of hordein than Karl. It has previously been reported that hordein accumulates in grains during the later stage of the ripening period. It was concluded that the difference in hordein concentration between Daikei HC-15 and Karl was caused by the difference in grain nitrogen accumulation during the last phase of the ripening period.

Key words: Hordein, Malting barley, Low-protein, Nitrogen accumulation, Protein fraction.

ビール醸造用オオムギのタンパク質含量は、製麦・醸造工程での作業性および製品の品質に大きな影響を及ぼす。特に高タンパクの原料オオムギは、製麦時における溶けの遅延やエキスの低下による製品歩留まりの低下につながるため好ましくな

い^{11,13)}。わが国のビール醸造用の原料オオムギの適正タンパク含有率の範囲は 9.5%～11.5% とされているが、栽培品種のタンパク含有率の品種間差異は極めて小さく¹¹⁾、生産地では高タンパク化による品質低下を防止するため、栽培上の指針として追肥を行わないようにしている。しかしながら、追肥の抑制は栽培上の自由度を大きく制限することになるた

*現在: 農林水産省九州農業試験場、筑後市和泉 496, 833.

め、高タンパクビール麦の対策として低タンパク品種の育成が重要である。

1975年にアメリカで育成された六条の醸造用オオムギ品種 Karl は、多様な栽培条件下で他の品種よりも低いタンパク含有率を示す^{1,15)}。Karl の低タンパク性に関連する特性としては、登熟全般をつうじて乾物の増加に対する窒素の蓄積量が少なく、成熟期には茎葉部に多くの窒素が残存することが知られている¹⁰⁾。また、オオムギ種子貯蔵タンパク質中に最も多く含まれるホルデインが他の品種に比べて少なく¹⁾、その理由としてホルデイン mRNA の転写効率または mRNA の分解速度の差が関係していると考えられている⁸⁾。

著者らは、この Karl を交配親とした組合せから、麦芽品質が良好な低タンパク二条オオムギ「大系 HC-15」を育成した⁹⁾。大系 HC-15 のタンパク含有率は Karl よりやや高いものの、累年の成績では栽培品種より 2% 前後低い値を示している。ここでは、大系 HC-15 の窒素蓄積に関連する特性を解明するため、登熟過程における部位別窒素含有率と種子貯蔵タンパク質の組成を調査し、Karl およびわが国の栽培品種ミカモゴールドンとの比較を行った。

材料と方法

供試材料は、栃木県農業試験場栃木分場の試験圃場で栽培した。1991年11月19日に催芽種子を60 cm の畦幅に5 cm 間隔の三条千鳥で点播し、肥料は基肥として窒素、リン酸、カリをそれぞれ3 g, 12 g, 10 g m⁻² 施用した。供試材料は大系 HC-15、ミカモゴールドン、Karl の3品種・系統を用いた。大系 HC-15 は、Karl/野洲二条3号//吉系8の組合せから育成された低タンパクの二条オオムギ系統である。試験区は1区6 m² (0.6 m×10 m) の2反復とし、標準区と追肥区の2条件を設けた。追肥区は、基肥に加えて1992年3月9日に硫酸を窒素成分で3 g m⁻² 施用した。

供試材料は、出穂期の1週間後から2週間毎に各区5株をサンプリングし、穀粒の窒素含有率と100粒重および止葉の葉鞘、葉身、最上位節間の稈の窒素含有率を測定した。また、成熟期における標準区の材料を用いて種子貯蔵タンパク質の分画を行った。

タンパク質の分画は Burger et al.¹¹⁾ に準じ、サイクロンミルで粉碎したオオムギ粉のうち、140 メッシュの篩を通過した微粉 500 mg について行った。

ジエチルエーテルで脱脂後、水、0.5 M 塩化ナトリウム、55% イソプロパノール、0.043 M 水酸化ナトリウムと0.5% ドデシル硫酸ナトリウムを含む0.125 M ホウ砂溶液の順に抽出し、それぞれ水溶性タンパク質(水溶性非タンパク態窒素を含む)、塩可溶性タンパク質、ホルデイン、グルテリンとした。抽出溶媒は15 ml とし、抽出を3回繰り返した後オートアナライザーで窒素の定量を行った。タンパク質含有率は測定した窒素の値に6.25を乗じて求めた。また、抽出残渣についても窒素の定量を行い、タンパク質含有率を求めた。

結 果

標準区の出穂期は大系 HC-15 とミカモゴールドンが4月23日、Karl は5月1日で、追肥区は標準区と同日ないしそれよりも1日遅れた。出穂期から成熟までの日数は、ミカモゴールドンと Karl が48日、大系 HC-15 が50日であった。

穀粒の乾物重および窒素含有率の変化を第1図と第2図に示した。大系 HC-15 とミカモゴールドンの乾物重はほとんど同じ推移を示し、六条オオムギである Karl の乾物増加は小さかった。穀粒の窒素含有率は追肥区では標準区よりわずかに高く推移したが、変化のパターンには大きな差はなかった。しかし、その様相は系統・品種間で異なり、大系 HC-15 と Karl が出穂後1週間から出穂後5週間まで低下して、その後上昇したのに対し、ミカモゴールドンは登熟前期(出穂後1週間～出穂後3週間)で上昇、中期(出穂後3週間～出穂後5週間)には低下、後期(出穂後5週間以降)で再び上昇した。標準区、追肥区とも、出穂後5週間で穀粒の窒素含有率は Karl が約0.5%、大系 HC-15 が約0.3% 低下した。Karl は登熟前期での低下の程度が大きく、大系 HC-15 は中期の低下程度が大きかった。出穂後5週間目における大系 HC-15 の窒素含有率は標準区、追肥区でそれぞれ1.53%、1.62%で、Karl (1.58%、1.49%) との差は小さく、ミカモゴールドン(2.07%、2.12%) とは大きな差が見られた。登熟後期における穀粒窒素の上昇程度は、Karl よりも大系 HC-15 で大きかった。

第1表は、登熟中期と後期における穀粒の乾物増加量(dW)と窒素増加量(dN)を1日・100粒当たりで示したものである。大系 HC-15 とミカモゴールドンのdWは、登熟中期に比べて後期で小さかった。追肥区のdWは登熟中期では標準区に比べて低

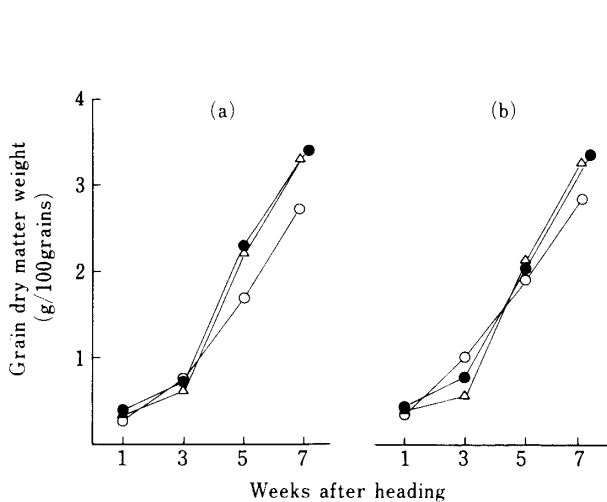


Fig. 1. Changes in dry matter weight of grain.
●: Daikei HC-15, ○: Karl, △: Mikamo Golden.
(a) Basal dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$
(b) Basal dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ and top dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

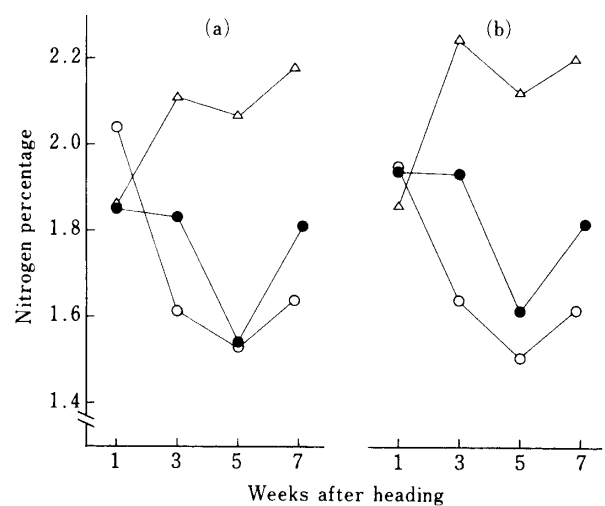


Fig. 2. Changes in nitrogen percentage of grain.
●: Daikei HC-15, ○: Karl, △: Mikamo Golden.
(a) Basal dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$
(b) Basal dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ and top dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

く、後期で高くなった。dW は Karl が他の 2 品種に比べて小さく、大系 HC-15 はミカモゴールドンよりわずかに小さい傾向にあった。dN は品種間差が明確に現れ、標準区、追肥区とも登熟期間全般をつうじてミカモゴールドン、大系 HC-15, Karl の順に大きかった。dN/dW は、登熟中期では大系 HC-15 と Karl が 1.4% 前後でミカモゴールドンの 2.1% に比べてかなり小さかった。しかし、登熟後期では大系 HC-15 は 2.0% 以上となり、追肥区ではミカモゴールドンとの間に差がみられたものの、標準区では大きな差はなかった。

登熟期間中の葉身、葉鞘および稈の窒素含有率の変化を第 3 図に示した。葉身の窒素含有率は、出穂後 1 週間では標準区、追肥区ともミカモゴールドン、大系 HC-15, Karl の順に高かったが、登熟の進行にともなう減少の程度もこの順に大きかったため、成熟期には順序が全く逆転した。出穂 5 週間後の大系

HC-15 の葉身窒素含有率は標準区で 3.2%、追肥区で 4.0% で、Karl との差はそれぞれ 0.6%、0.2% と小さく、ミカモゴールドンとの間には 1.0%、1.2% の差がみられた。しかし、登熟後期では大系 HC-15 の低下の程度が大きく、Karl との差が広がり、ミカモゴールドンとの差は縮まった。葉鞘の窒素含有率は、出穂 3 週間後に 2.5% 前後と最大になり、その後減少した。大系 HC-15 とミカモゴールドンとの差は登熟後期に拡大する傾向が認められた。稈の窒素含有率は、標準区と多肥区で異なる推移を示した。標準区では Karl が登熟の進行にともなう減少が最も小さく、大系 HC-15 とミカモゴールドンとの間には明確な差は見られなかったが、追肥区では、Karl と大系 HC-15 はほぼ直線的に減少したのに対し、ミカモゴールドンは標準区と比べて特異的に高く推移した。

成熟期における 100 粒重、100 粒あたり窒素量お

Table 1. Increase in dry matter and nitrogen content of grains during two ripening phases.

Genotype	Grain dry matter increase ($\text{mg} \cdot 100 \text{ grains}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$) (dW)				Nitrogen increase ($\text{mg} \cdot 100 \text{ grains}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$) (dN)				dN/dW (%)			
	Middle phase of ripening		Lase phase of ripening		Middle phase of ripening		Lase phase of ripening		Middle phase of ripening		Lase phase of ripening	
	(A) (B)		(A) (B)		(A) (B)		(A) (B)		(A) (B)		(A) (B)	
	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)
Daipei HC-15	111	91	74	87	1.53	1.28	1.77	1.86	1.38	1.41	2.39	2.14
Karl	67	63	79	72	1.04	0.85	1.38	1.31	1.56	1.24	1.74	1.83
Mikamo Golden	114	110	83	88	2.32	2.29	2.00	2.07	2.05	2.08	2.41	2.35

(A) : Basal dressing 3 g m^{-2} , (B) : Basal dressing 3 g m^{-2} and top dressing 3 g m^{-2} .

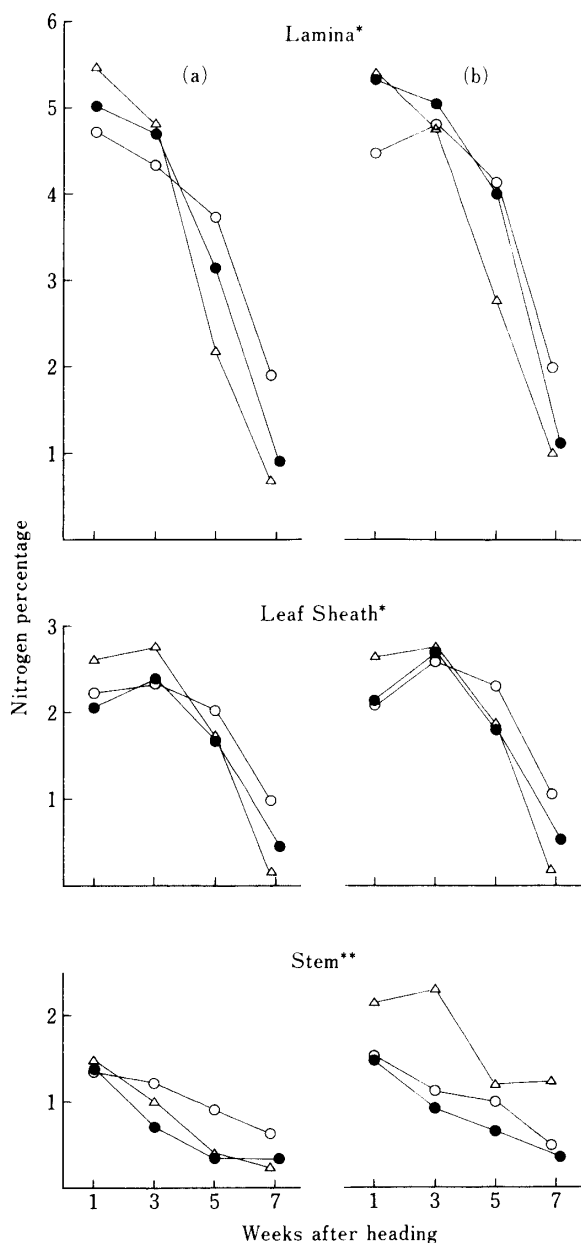


Fig. 3. Changes in nitrogen percentage of vegetative parts.

●: Daikei HC-15, ○: Karl, △: Mikamo Golden.

(a) Basal dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

(b) Basal dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ and top dressing $3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

*: Flag leaf **: The top internode.

および穀粒，葉，稈の窒素含有率を第2表に示した。大系 HC-15 は，100 粒重はミカモゴールドンとの間に有意差が認められなかったが，100 粒あたり窒素量は有意に小さかった。大系 HC-15 の穀粒窒素含有率は，標準区で 1.81%，追肥区で 1.82% で，ミカモゴールドンに比べると標準区で 0.37%，追肥区で 0.38% 低く，Karl より標準区で 0.17%，追肥区で

0.20% 高かった。葉身の窒素含有率は，Karl が他の 2 品種より有意に高く，大系 HC-15 とミカモゴールドンとの間には有意差が認められなかった。葉鞘の窒素含有率は，Karl，大系 HC-15，ミカモゴールドンの順に高く，それぞれの品種間に有意差が認められた。稈の窒素含有率は標準区では Karl が他の 2 品種よりも有意に高かったが，追肥区ではミカモゴールドンが 1.23% と他の 2 品種より 0.7% 以上高くなった。

タンパク質分画のために 140 メッシュの篩を通過させたオオムギ粉の粗タンパク含有率は，大系 HC-15 が 10.7%，Karl が 9.6%，ミカモゴールドンが 12.9% であった（第3表）。分画したタンパク質の種類別ではホルディンで品種間差が最も顕著に現れ，ミカモゴールドンの 3.99% に対して Karl は 1/2 以下の 1.63% であった。大系 HC-15 のホルディン含有率は 3.08% とミカモゴールドンより 0.9% 低かったが，Karl に比べると 1.4% 程度高かった。塩可溶性タンパク質とグルテリンはミカモゴールドンが大系 HC-15 と Karl より有意に高かったが，水溶性タンパク質は有意差がみられなかった。全タンパク質に占めるホルディンの割合は，ミカモゴールドンでは 33% と他の種類のタンパク質の 2 倍以上であったのに対して，Karl ではグルテリンや塩可溶性タンパク質と大きな差がなかった。大系 HC-15 のホルディンは全タンパク質の 30% 近くを占め，ミカモゴールドンに近い組成となった。

考 察

穀粒のタンパク質含有率の品種間差異を生じる要因として，穀粒乾物重を捉えた報告と穀粒窒素量を捉えた報告とがある。コムギでは開花後の同化産物が多い品種⁴⁾や開花時に茎葉部の乾物蓄積が多い品種⁶⁾が穀粒への乾物蓄積が大きく，穀粒のタンパク質含有率は低くなるとされている。一方，オオムギの低タンパク品種と高タンパク品種の比較では，低タンパク品種は登熟期間中の茎葉部から穀粒への窒素転流が少ないため，成熟時には茎葉部の窒素含有率が高い結果が得られている³⁾。本実験で供試した Karl は，これまでの研究で低タンパク特性が収量の高さに起因するものではないこと¹⁾，出穂後の穀粒の窒素蓄積量が少ないこと¹⁰⁾が知られている。また，Karl の低タンパク性に関連する要因として，葉身窒素含有率の低下が少なく成熟時の葉身の窒素含有率が高いこと，および乾物の蓄積に対して窒素の

Table 2. Nitrogen concentration in harvested plants.

Genotype	100 grains dry weight (g)		Nitrogen content per 100 grains (mg)		Nitrogen percentage							
					Grain		Lamina*		Sheath*		stem**	
	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)
Daikēi HC-15	3.40 ^b	3.35 ^b	61.6 ^b	60.9 ^b	1.81 ^b	1.82 ^b	0.90 ^b	1.09 ^a	0.44 ^b	0.53 ^b	0.34 ^b	0.36 ^a
Karl	2.72 ^a	2.83 ^a	44.6 ^a	45.7 ^a	1.64 ^a	1.62 ^a	1.89 ^c	1.96 ^b	0.98 ^c	1.04 ^c	0.63 ^c	0.51 ^b
Mikamo Golden	3.30 ^b	3.26 ^b	71.8 ^c	71.9 ^c	2.18 ^c	2.20 ^c	0.70 ^a	0.99 ^a	0.13 ^a	0.17 ^a	0.23 ^a	1.23 ^c

* : Flag leaf, ** : The top internode.

(A) : Basal dressing 3g m⁻², (B) : Basal dressing 3g m⁻² and top dressing 3g m⁻².

Values with different superscript letters differ significantly at the 0.05 level according to l.s.d.

Table 3. Barley protein composition.

Genotype	Total protein (%)	Water soluble*		Salt soluble		Hordein		Glutelin		Residual		Protein recovery (%)
		(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	(A)	(B)	
Daikēi HC-15	10.7 ^b	1.85 ^a	17.6	1.48 ^a	14.2	3.08 ^b	29.7	1.50 ^a	14.5	2.49 ^a	24.0	97.4
Karl	9.6 ^a	1.89 ^a	20.4	1.46 ^a	15.8	1.63 ^a	17.6	1.58 ^b	17.1	2.69 ^b	29.2	96.1
Mikamo Golden	12.9 ^c	1.84 ^a	15.3	1.60 ^b	13.4	3.99 ^c	33.3	1.69 ^c	14.1	2.88 ^c	24.0	93.3

* : Contains non-protein nitrogen.

(A) : Grams protein/100g barley flour (dry basis), (B) : Percent of recovered protein.

Values with different superscript letters differ significantly at the 0.05 level according to l.s.d.

蓄積が相対的に高い時期である登熟期後半において穀粒への窒素転流が少ないことが明らかになっている¹⁰⁾.

Karl を低タンパクの遺伝子源として育成した大系 HC-15 は、Karl とわが国の栽培品種の中間的なタンパク質含有率を示すことが明らかにされており⁹⁾、本実験でも同様な結果が得られたことから、その低タンパク性は安定していると考えられる。大系 HC-15 は、登熟中期での dN/dW が Karl と同様に小さく、出穂 5 週間後の粒あたり窒素蓄積量がミカモゴールデンよりも 120~130 mg 少なかった。しかしながら、登熟後期においては、大系 HC-15 はミカモゴールデンと同程度の窒素を蓄積することから、穀粒窒素含有率における Karl との差は、登熟後期の蓄積特性の違いに起因すると考えられる。著者らが低タンパクに関して選抜した育成途中系統（大系 HC-1、大系 HC-2）について窒素の蓄積特性を解析したところ、登熟中期での dN/dW は Karl と栽培品種との中間であったが、登熟後期では栽培品種と同様もしくはより大きいという結果が得られた¹⁰⁾。Karl が持っている登熟後半の乾物と窒素の蓄積が小さいという特性は登熟期間の長さと結びつくもので、品種育成上は望ましい特性ではない。低タンパク系統を選抜する過程では晩生系統を淘汰してお

り、こうした操作が Karl と同様の特性を持つ系統の選抜を防げたものと推察される。大系 HC-15 の低タンパク性をさらに Karl に近づけるためには、登熟後期の dW を確保した上で dN/dW が小さい性質を保持する系統を選抜していく必要があろう。

登熟期間中の穀粒の窒素量の増加には、栄養体器官からの窒素転流が重要な働きをする^{2,16)}。本実験では、大系 HC-15 の穀粒窒素含有率の時期別変化は葉身の窒素含有率の変化と一致し、穀粒の dN が小さい登熟中期においては葉身窒素含有率の減少の程度が小さく、dN が大きくなった登熟後期では大系 HC-15 の葉身の窒素含有率の低下はミカモゴールデンに近い変化を示した。これは登熟中の窒素のシンク・ソース関係を反映しているものであろう。大系 HC-15 は成熟期における葉鞘の窒素含有率がミカモゴールデンより高い傾向にあったが、Karl に比べて登熟中期、後期とも葉身の窒素含有率の低下が大きかった。このため、登熟中の葉の窒素含有率の低下が少なく成熟時に葉に多くの窒素を残存するという Karl の特性は受け継いでいないと推察される。大系 HC-15 における穀粒と葉身の窒素含有率の変化から、本系統の特性としては窒素蓄積の旺盛な時期がミカモゴールデンより遅いことが考えられる。一方、稈の窒素含有率については環境変動が大

きく、穀粒の窒素含有率との明確な関係は認められないという報告がある¹⁴⁾。本実験では標準区と多肥区との間でミカモゴールデンの登熟期間中の変化のパターンが大きく異なった。前述の大系 HC-1, 大系 HC-2 について稈の窒素含有率を測定したところ、いずれも Karl の 2 倍という高い値であった。これらの系統は低タンパク性が安定しなかったため、その後廃棄されている。稈の窒素含有率は葉身、葉鞘からの窒素転流のみならず、根から吸収されて直接穀粒に蓄積される窒素量も反映していると考えられるので、葉身や葉鞘の窒素含有率とは異なる品種特性を示す可能性がある。環境の違いによる稈の窒素含有率の変動がタンパク質含量の安定性とどのように関連するのか興味深い。

大系 HC-15 の種子貯蔵タンパク質の分画の結果、ホルデインがミカモゴールデンよりも低かったが、タンパク質全体に占めるホルデインの割合はミカモゴールデンよりやや低い程度で、Karl のようにグルテリンや塩可溶性タンパク質と同程度に低いという明確な特徴を示さなかった。ホルデインはオオムギ種子に最も多く含まれるタンパク質であり、通常のビール麦品種はホルデインがグルテリンの 2 倍以上であるのに対して、Karl ではその割合が特異的に低いことが知られている¹⁾。ホルデインの蓄積はグルテリンの蓄積よりも時期的に遅い⁷⁾とされているため、Karl については登熟後期の窒素蓄積量の少なさがホルデインの少なさに結びついていると考えられる。また、大系 HC-15 のホルデインの割合がミカモゴールデンと大きく違わないことは、登熟後半の窒素蓄積量に大きな差がないことを裏付けるものと推察される。ホルデインはオオムギ種子のデンプン粒と密接に結びついており、麦芽の製造過程で全タンパク質中に占める割合は小さくなる⁵⁾が、麦芽中に含まれるホルデインは仕込工程においてデンプンの糖化効率を低下させる¹²⁾。このため、麦芽品質の観点からはホルデインの量は低いことが望ましい。大系 HC-15 の一層の低タンパク化に際して、登熟期後半の dN/dW の抑制を目標とすることはホルデインの減少につながると考えられるため、麦芽品種上からも好ましいといえる。

謝 辞 種子貯蔵タンパク質の分画手法については、農林水産省農業研究センター土壌肥料部の建部雅子主任研究官にご指導をいただいた。ここに記して謝意を表する。

引用文献

1. Burger, W.C., D.M. Wesenberg, J.E. Carden, III, and P.E. Pawlisch 1979. Protein content and composition of Karl and related barleys. *Crop Sci.* 19: 235—238.
2. Chatterjee, R.S., T.C. Pokhriyal and Y.P. Abrol 1982. Nitrogen economy of the main shoot of field grown barley (*Hordeum vulgare* L.). III. Content of reduced nitrogen in different organs. *J. Exp. Bot.* 33: 876—885.
3. Corke, H.N., N. Avivi and D. Atsmon 1989. Pre- and post-anthesis accumulation of dry matter and nitrogen in wild barley (*Hordeum spontaneum*) and in barley cultivars (*H. vulgare*) differing in final grain size and protein content. *Euphytica* 40: 127—134.
4. Cox, C.M., C.O. Qualset and D.W. Rains 1985. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat. I. Dry matter and nitrogen accumulation. *Crop Sci.* 25: 430—435.
5. Marchylo, A.B., J.E. Kruger and D. Hatcher 1979. High performance liquid chromatographic and electrophoretic analysis of hordein during malting for two barley varieties of contrasting malting quality. *Cereal Chem.* 63: 219—231.
6. McMullan, P.M., E.P.B. McVetty and A.A. Urquhart 1988. Dry matter and nitrogen accumulation and redistribution and their relationship to grain yield and grain protein in wheat. *Can. J. Plant Sci.* 68: 311—322.
7. Negut, E.L. and A. Tianu 1982. Accumulation of protein fractions in winter two-row barley grains during growth maturation. *Analele Institutului de cercetari pentru cereale si plante tehnice fundulea* 49: 261—266.
8. Peterson, D.M., J.E. Dailey and T.C. Osborn 1987. Regulation of hordein synthesis in a low-protein barley cultivars. *Barley Genetics* 5: 509—514.
9. 佐々木昭博・桐生光広・加藤常夫・神永 明・田谷省三・氏原和人・関口忠男・伊藤 浩・早乙女和彦・天谷正行・小松田美津留・倉井耕一 1991. Karl由来の低蛋白ビール麦系統の育成 栃木県農試研報 38: 27—36.
10. ———— 1992 低タンパクオオムギ品種Karlおよびその雑種後代系統における穀粒窒素と乾物の蓄積 育種 第42巻4号 853—862.
11. ———— 1992 データベース利用による二条オオムギの麦芽品質変動の解析 栃木県農試研報 39: 75—86.
12. Slack, P.T., E.D. Baxter and T. Wainwright 1979. Inhibition by hordein of starch degradation. *J. Inst. Brew.* 85: 112—114.
13. Smith, D.B. 1990. Barley seed protein and its effects on malting and brewing quality. *Plant*

- Var. Seeds 3: 63—80.
14. Welch, R.W. and N.K. Saha 1984. Variation in the partitioning of the N within the mature barley plant and its relationship to grain N content. *Barley Newsl.* 27: 63.
 15. Wesenberg R.M., R.H. Hayes, N.N. Standridge, W.C. Burger, E.D. Goplin and F.C. Petr 1976. Registration of Karl barley (Reg. No. 147). *Crop Sci.* 16: 737.
 16. Yoneyama, T. 1983. Distribution of nitrogen absorbed during different times of growth in the plant parts of wheat and contribution to the grain amino acid. *Soil Sci. Plant Nutr.* 29: 193—207.
-