

生食用ブドウの果色と果皮アントシアニンとの関係 ：果色育種への応用

渡部, 由香
九州大学農学研究科農学専攻

<https://doi.org/10.11501/3075457>

出版情報：九州大学, 1993, 博士（農学）, 課程博士
バージョン：
権利関係：



第6章 光条件が果皮アントシアニン組成に及ぼす影響

緒言

アントシアニンの生合成が光条件下で促進されることは古くから知られている (Thimann and Edmondson, 1949)。また、アントシアニン生合成に関与するスペクトルも、種々の植物で調べられており、それらを総合すると、アントシアニンを最も良く生合成する波長は青色部 (400~500nm) と赤色部 (600~700nm) であるとされている (安田, 1973)。

さらに、ある植物ではアントシアニン生合成に近紫外光が有効であり、例としてプリムラ、ナスやバラがあげられる (柏木ら, 1977; 松丸ら, 1971; 柏木ら, 1978; 前川・平野, 1976; 前川・中村, 1976)。特にバラでは紫外線の影響による配糖体型の変化が認められている (前川ら, 1977)。

ブドウ果実の着色も光の影響を受けることが知られており、果実に太陽光線の直射を受けた場合のみ着色する直光着色品種と、光線の直射を必要としない散光着色品種に大別されている (岸・雨宮, 1953; 土屋, 1956)。同様に、Weaverら (1960) は着色条件としての日光に対する要求度が、品種によって著しく異なることを認め、'Mataro', 'Red Malaga', 'Zinfandel', 'Ribier' などの品

種は黒色の袋を果房に掛けても、無処理の場合と同様に着色するが、
‘Emperor’、‘Tokay’、‘Sultanina rose’などの品種は、果実に直接光が当たらないと着色しないと報告している。また、果皮アントシアニン含量に及ぼす光度の影響も調査され、光度の低下にもなってアントシアニン含量が低下することが明らかになっている（内藤、1964；内藤ら、1965）。

しかしながら光の量や質がブドウ果皮アントシアニン組成に及ぼす影響はほとんど明らかになっていない。本実験では様々な素材で果房に被覆処理を行い、果皮アントシアニンの組成に差が生じるか否かを調査し、果皮アントシアニン組成を品種の特性として捉える場合の資料とした。

材料および方法

実験 I

1986年に九州大学農学部実験圃場のビニルハウス内に栽植されているヨーロッパブドウ品種‘Flame Tokay’、‘Queen’、アメリカブドウ品種‘Schuyler’を用い、果房の暗黒処理とフィルターによる遮光処理を行った。暗黒処理は果房に黒色の布袋をかけ、袋内の温度上昇を避けるため、さらに白色の果実袋をかけて行った。フィルターによる遮光処理は各種アクリル板で作成した箱で果房を覆い

行った。フィルターの特性は第18図に示した。また無袋処理を対照区とした。処理は6月30日からとし‘Schuyler’は8月17日に採取し、‘Flame Tokay’、‘Queen’については8月26日に採取した。

アントシアニン組成の調査は第2章と同様に行った。

実験 II

アメリカブドウ品種で特徴的なアントシアニン組成を持つ品種を選び、果房の暗黒処理を行い、光がアントシアニン組成に与える影響を調査した。福岡県農業総合試験場園芸研究所に栽植されているブドウ品種‘Steuben’、‘紅瑞宝 (Benizuiho)’、‘Suffork red’、‘竜宝 (Ryuhō)’、‘N.Y. Muscat’を用い、1989年7月21日に実験 I と同様の暗黒処理を行った。対照区は白色袋処理とし、8月31日に採取した。

アントシアニン含量と組成の調査は第2章に準じて行った。

結果

実験 I

第16表に6月30日から8月26日までのそれぞれの処理区内の温度変化を示す。各処理区の温度差は昼間で最大1.7℃、夜間では0.5℃であり、温度条件はほとんど同じであると考えられた。

‘Flame Tokay’は暗黒処理で全く着色しなかった。また透明アクリルのフィルターで果房を覆った場合は対照区に比べ着色が劣った。赤、青、橙のフィルター処理区では、果実の着色はさらに抑えられた (Plate 6)。

第17表に‘Flame Tokay’の各処理区のアントシアニン組成を示す。着色の認められた処理区の果実では、すべてシアニジン-3-モノグルコシドが主要色素であった。

‘Queen’はいずれの処理区でも着色し、暗黒処理区の果実も対照区と同様に着色した (Plate 7)。

第18表に‘Queen’の各処理区のアントシアニン組成を示す。

‘Queen’はペオニジン-3-モノグルコシドを主要色素とし、ついでマルビジン-3-モノグルコシドを多く含むが、この色素組成は対照区とフィルター処理区とではほとんど差が見られなかった。しかしながら、暗黒処理区の果実ではマルビジンを含むデルフィニジン系のアントシアニンが全く見いだされなかった。

‘Schuyler’は暗黒処理区の果実の着色が対照区に比べやや劣ったものの (Plate 8)、いずれの処理区でも着色した。フィルター処理区と対照区の果実の着色程度に差異は認められなかった。

第19表に‘Schuyler’のアントシアニン組成を示す。いずれの処理区もマルビジン配糖体が主体であった。フィルター処理区と対照

区の間のアントシアニン組成の差はほとんど認められなかったが、暗黒処理区でデルフィニジン系のアントシアニンの割合がやや低かった。

実験 II

第20表にそれぞれの品種の暗黒処理区と対照区のアントシアニン含量と組成を示す。‘Suffork red’、‘紅瑞宝’は暗黒処理でアントシアニン生成が見られず、‘Steuben’、‘竜宝’は暗黒処理でアントシアニン含量が減少した。‘N.Y. Muscat’ではアントシアニン含量については暗黒処理区は対照区に比べ若干増加した。

アントシアニン組成については、全ての品種で暗黒処理区は対照区よりデルフィニジン系アントシアニンの割合が減少した。特に、‘N.Y. Muscat’では暗黒処理区と対照区のアントシアニン含量の差はほとんど認められないが、暗黒処理区でデルフィニジン系アントシアニンの割合が激減した。

‘竜宝’の暗黒処理区ではメチル化アントシアニンの割合が対照区の約3倍になったが、アントシアニン含量は対照区のほぼ3分の1になっており、生合成されたメチル化アントシアニンの含量は両区でほぼ同程度であることが判明した。‘N.Y. Muscat’のメチル化アントシアニンの割合は暗黒処理区、対照区の差はなかった。

‘Steuben’ は暗黒処理区でジグルコシドの含量と割合が減少した。‘竜宝’の暗黒処理区ではジグルコシドの割合は増加したが、アントシアニン含量が減少しているため、実質的にはジグルコシドの含量は減少した。‘N.Y. Muscat’ではジグルコシドの含量は増加した。アシル化アントシアニンは全ての品種において暗黒区で減少した。

考察

アントシアニンなどの二次代謝産物の生合成機構については多くの研究がなされており、赤色光受容体であるフィトクロムとの関連が明らかとなっている (Brödenfeldt and Mohr, 1988 ; Goud *et al.*, 1991)。また、紫外光や青色光が引金となる例も報告されている (Lackmann, 1971 ; Chappell and Hahlbrock, 1984)。

‘Flame Tokay’では、フィルター処理でアントシアニン生合成量が抑えられたが、今回実験 I で用いたフィルターはすべて 360nm以下の紫外線を透過させない特性があり、‘Flame Tokay’のアントシアニン生成には紫外線が関与することが示唆された。また‘Flame Tokay’では紫外線カットオフ処理の他に赤色光、青色光をカットオフした場合にさらに着色が抑えられたことから、紫外線の他にフィトクロムや青色光受容体もアントシアニン生合成に関与していると推察される。

しかしながら、果房に光が全く当たらない状態で着色する品種もあり、光によるアントシアニンC環の生合成の制御が品種によって相当異なると考えられる。この点については、今後さらに研究を進める必要がある。

また、各種フィルター処理では、果皮アントシアニン組成には影響が及ばなかったことから、特定の波長の光がアントシアニンB環の構造変化や、配糖体化、アシル化に大きく関わっている可能性は低いと考える。

実験Ⅰにおいて、果房に暗黒処理を施した場合に、果皮アントシアニン組成中のデルフィニジン系アントシアニンの割合が減少することが明らかになった。これは、暗黒条件下でアントシアニンB環の5'位のヒドロキシル化が抑えられることを意味する。

さらに実験Ⅱにおいて、様々な色素組成を持つブドウ品種について暗黒処理を行い、アントシアニン組成の変化を調査したところ、実験Ⅰと同様に、デルフィニジン系アントシアニンの生合成は暗黒条件下で抑えられることが明らかとなった。特に、実験Ⅱの‘N.Y. Muscat’では、暗黒処理と対照区の果皮アントシアニン含量にほとんど差がないにも関わらずデルフィニジン系アントシアニンの割合は減少していることから、前駆物質からフラボノイドC環の変化に伴うアントシアニン生合成経路が、光による影響を受けない場合で

も、色素 B 環の 5'位のヒドロキシル化は光によって制御されていると考える。

果房の暗黒処理がアントシアニン B 環のメチル化に及ぼす影響は、'Schuyler'、'Queen' の場合、暗黒処理でメチル化アントシアニンの割合に差がなかったことや '竜宝' 'N.Y. Muscat' のように暗黒処理でも対照区と同程度の量のメチル化アントシアニンが生合成されたことを考えるとアントシアニン B 環の 5'位のヒドロキシル化に比べ、アントシアニン B 環のメチル化は光による影響を受けにくいと考える。

暗黒処理が配糖体化に及ぼす影響は一般的な傾向として捉えることはできなかったが、アシル化については光条件下で促進されると考える。

通常の栽培での光条件下では、果皮アントシアニン組成はほとんど変化しないとみられる。しかしながら、果皮アントシアニン組成を品種の特徴として捉える際には、果房に全く光が当たらない条件下では、デルフィニジン系アントシアニンの割合が減少することを配慮すべきである。

摘要

特定のブドウ品種においては、特定波長の光が前駆物質からアントシアニンに至るまでのフラボノイド C 環の構造変化に関与し、ア

ントシアニン含量に影響を及ぼすと考えられた。

フィルターによる遮光処理で、赤色光、青色光、紫外光をカット
オフした場合、アントシアニン組成は影響を受けなかった。しかし
ながら、果房を極端な暗黒条件下においた場合、アントシアニン組
成が変化した。特にアントシアニンB環のヒドロキシル化は光によ
って影響を受けるものと考えられた。

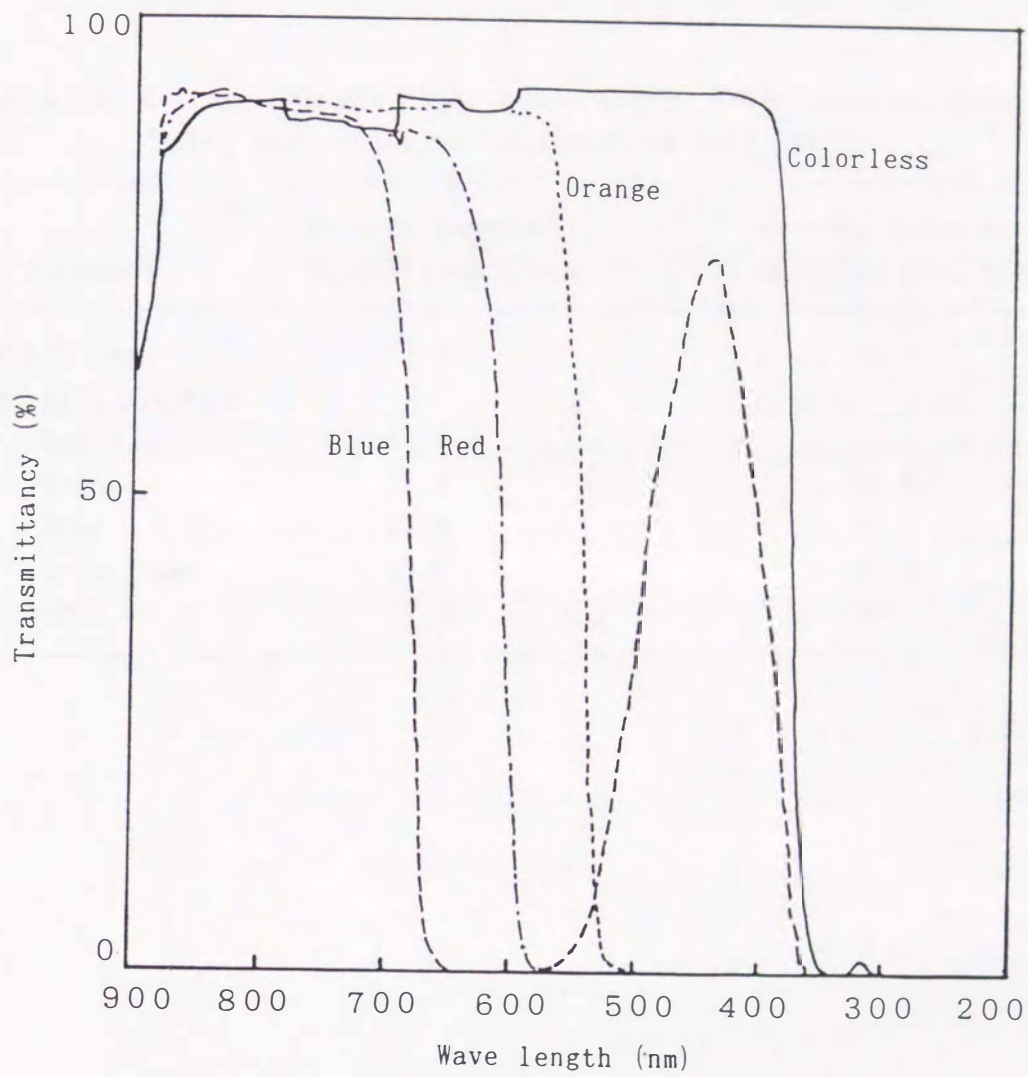


Fig.18 Transmission spectra of acrylic boards for covering grape clusters.

Table 16 Average day and night temperatures under covering materials during the period of treatment (6.30-8.26).

Treatment	Average temperature(°C) at 3 p.m.	Average temperature(°C) at 3 a.m.
Black bag	32.5	25.3
Acrylic plastic		
Red	33.3	25.6
Orange	33.3	25.8
Blue	33.0	25.5
Colorless	32.8	25.6
Control	31.6	25.4



Control

Colorless

Dark



Blue

Orange

Red

Plate 6 Color development of 'Flame Tokay' under covering materials.

Table 17 Effects of covering materials on anthocyanin composition (%) in skin of grape cultivar 'Flame Tokay'

Covering material	Anthocyanidin ^x					Dl ^z type	Glycoside ^y		
	Cy	Pn	Dl	Pt	Mv		Me-An ^w	MG	Acy
Black bag	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Acrylic plastic									
Red	100	0	0	0	0	0	0	100	0
Orange	100	0	0	0	0	0	0	100	0
Blue	100	0	0	0	0	0	0	100	0
Colorless	100	0	0	0	0	0	0	100	0
Control	99	1	0	0	0	0	0	100	0

^x Cy:Cyanidin. Pn:Peonidin. Dl:Delphinidin. Pt:Petunidin. Mv:Malvidin.

^z Dl type:Dl+Pt+Mv. ^w Me-An:Pn+Pt+Mv.

^y MG:3-monoglucoside. DG:3,5-diglucoside. Acy:Acylated anthocyanin.



Control

Dark

Plate 7 Color development of 'Queen' under dark treatment.



Control

Dark

Plate 8 Color development of 'Schuyler' under dark treatment.

Table 18 Effects of covering materials on anthocyanin composition (%) in skin of grape cultivar 'Queen'

Covering material	Anthocyanidin ^x					Dl ^z type	Glycoside ^y		
	Cy	Pn	Dl	Pt	Mv		Me-An ^w	MG	Acy
Black bag	8	88	0	0	0	0	88	100	0
Acrylic plastic									
Red	14	64	4	3	15	22	82	100	0
Orange	17	53	5	4	21	30	78	100	0
Blue	15	53	4	4	24	32	81	100	0
Colorless	16	50	6	6	22	34	78	100	0
Control	12	56	1	1	30	32	7	100	2

^x Cy:Cyanidin. Pn:Peonidin. Dl:Delphinidin. Pt:Petunidin. Mv:Malvidin.

^z Dl type:Dl+Pt+Mv. ^w Me-An:Pn+Pt+Mv.

^y MG:3-monoglucoside. DG:3,5-diglucoside. Acy:Acylated anthocyanin.

Table 19 Effects of covering materials on anthocyanin composition (%) in skin of grape cultivar 'Schuyler'

Covering material	Anthocyanidin ^x					Dl ^z type	Glycoside ^y			
	Cy	Pn	Dl	Pt	Mv		Me-An ^w	MG	DG	Acy
Black bag	14	28	10	7	41	58	76	59	41	55
Acrylic plastic										
Red	10	10	11	19	50	80	79	58	42	67
Orange	10	9	9	20	52	81	81	60	40	65
Blue	9	9	10	18	54	82	81	62	38	59
Colorless	8	5	12	20	55	87	80	60	40	65
Control	7	7	14	21	51	86	79	61	39	61

^x Cy:Cyanidin. Pn:Peonidin. Dl:Delphinidin. Pt:Petunidin. Mv:Malvidin.

^z Dl type:Dl+Pt+Mv. ^w Me-An:Pn+Pt+Mv.

^y MG:3-monoglucoside. DG:3,5-diglucoside. Acy:Acylated anthocyanin.

Table 20 Effects of dark treatment to cluster on anthocyanin composition(%) in skin of grapes.

Cultivar	Treat- ment	antho- cyanin content ^x	Anthocyanidin ^y					Dl type ^z	Me-An ^w	Glycoside ^v		
			Cy	Pn	Dl	Pt	Mv			MG	DG	Acy
Steuben	Light	108.3	48	0	52	0	0	52	0	78	22	43
	Dark	24.7	80	0	20	0	0	20	0	94	6	4
Beni zuiho	Light	30.5	72	0	28	0	0	28	0	93	7	8
	Dark	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Suffork red	Light	27.1	94	3	3	0	0	3	3	96	4	5
	Dark	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ryoho	Light	99.8	73	9	17	1	0	18	10	82	18	17
	Dark	29.1	70	30	0	0	0	0	30	71	29	7
New York Muscat	Light	109.4	46	30	7	8	9	24	47	90	10	36
	Dark	115.9	45	53	1	1	0	2	54	85	15	32

^x $\mu\text{g}/\text{cm}^2$

^y Cy:Cyanidin, Pn:Peonidin, Dl:Delphinidin, Pt:Petunidin, Mv:Malvidin.

^z Dl type:Dl+Pt+Mv. ^w Me-An:Pn+Pt+Mv.

^v MG:3-monoglucoside, DG:3,5-diglucoside, Acy:Acylated anthocyanin.

第7章 交雑次代における果皮アントシアニン組成の変異

緒言

ブドウ果色の遺伝性について, Barritt and Einset (1969) は, 黒色を発現させる遺伝子を B, 赤色を発現させる遺伝子を R とし, B は R よりも上位であり, 緑色品種は両遺伝子について劣性であると報告した. わが国でもブドウ品種の交雑育種の過程における果色の変異が報告されている (角ら, 1988). また石井・佐野 (1978) はワイン用品種を用いて交配試験を行い, 得られた F₁ の果色の変異を報告している. これらの報告はいずれも果色を黒, 赤, 白に分類し, その遺伝性に言及したものであるが, ブドウの果色変異は第2, 3章に述べたように果皮アントシアニン組成によるところが大きく, 果色育種のためには交雑後代にみられる可視形質としての果色変異のみでなく, その根幹をなす果皮アントシアニン組成を調査しなければ効率的に行い得ない.

ブドウ属植物において, 交雑後代の果皮アントシアニン組成の変異については, *Eu vitis* × *Vitis rotundifolia* の F₁ での報告がみられる (Goldly et al., 1986) が, さまざまな生食用品種を交配した後代における果皮アントシアニン組成の変異に関する詳細な調査は行われていない.

アントシアニンのB環のヒドロキシル化やメチル化、さらにアントシアニンの配糖体化やアシル化に関しては、より高次の化合物を生合成させる遺伝子が優性とされている (Beale, 1941; Harborne, 1967; Heursel and Horn, 1977)。

ブドウは栄養繁殖による増殖が容易であるため、遺伝的に固定させる必要がないので、確立された品種においても雑種性が高いといわれている。アントシアニンの生合成に関する各経路の酵素を支配している遺伝子についてもヘテロになっている可能性が高いと思われる。またその数に関しても全く不明である。

第4, 5, 6章において、ブドウ果皮アントシアニン組成は、時期的な変化も少なく、栽培条件の影響を受けにくい形質であることが判明したので、本章では特徴的なアントシアニン組成を持つブドウ品種を用い、緑色品種と交配することによって、緑色品種に潜在しているB環修飾能力の有無を推定した。また着色品種間での交配によって得られたF₁のアントシアニン組成の変異を調査し、5'位のヒドロキシル化やメチル化の傾向を明らかにすることにより、ブドウの果色に関する育種の一助となる資料を得ることを試みた。

材料および方法

福岡県農業総合試験場園芸研究所で育成された 'Steuben' ×

'Muscat of Alexandria', 'Steuben' × 'Königin der Weingarten', 'スーパーハンブルグ (Super Hamburg)' × 'Himrod seedless', 'Italia' × 'Mills', 'Italia' × 'Rizamat', 'Italia' × 'Muscat Hamburg', 'Seneca' × 'Chasselas rose' のそれぞれの組合せで得られたF₁の果実と、九州大学農学部で育成した 'Delaware' × 'Muscat Hamburg', 'Delaware' × 'Queen', 'Catawba' × 'Muscat Hamburg', 'Chasselas rose' × 'Schuyler' のそれぞれの組合せで得られたF₁および 'Catawba'の自殖で得られた果実を供試した。

果皮アントシアニン組成の分析は第2章に準じて行った。

結果

第21表に 'Steuben' × 'Muscat of Alexandria' の組合せで得られたF₁の果皮アントシアニン組成を示す。'Steuben' は黒色品種で、主要アントシアニンとしてデルフィニジン配糖体を含み、メチル化アントシアニンを全く持たない。一方 'Muscat of Alexandria' はヨーロッパブドウの代表的な生食用品種であり、交配親としてもよく用いられているが、果色は緑色でアントシアニンを含んでいない。この交配組合せで得られたF₁のほとんどの個体で、デルフィニジン系のアントシアニンの含有率が高かった。'Steuben' は

メチル化アントシアニンを全く含まないが、 F_1 では全ての個体が高いメチル化アントシアニン含有率を示した。また、 F_1 では総アントシアニンに占める3,5-ジグルコシドの含有率は、親品種の 'Steuben' より低く、さらには全く含まない個体も認められた。アシル化アントシアニンの割合は、'Steuben' が37%であるにもかかわらず、 F_1 では4個体が50%以上の含有率を示した。

第22表に 'Steuben' × 'Königin der Weingarten' の組合せで得られた F_1 の果皮アントシアニン組成を示す。'Steuben'に 'Muscat of Alexandria' を交配した場合と同じく、 F_1 ではメチル化アントシアニンが多く出現した。また、ほとんどの個体で3,5-ジグルコシドが存在しなかった。

第23表に 'スーパーハンブルグ' × 'Himrod seedless' の組合せで得られた F_1 の果皮アントシアニン組成を示す。'スーパーハンブルグ' はマルビジン主体のアントシアニン組成を持つ黒色品種であり、'Himrod seedless' はアントシアニンを含まない緑色品種である。両者の F_1 では1個体を除きほとんどの個体でデルフィニジン系のアントシアニンを高率で含んでいた。またメチル化アントシアニンの割合も比較的高かったが、種子親の 'スーパーハンブルグ' と比較するとマルビジンの割合が減少し、ペチュニジンを主要色素とする個体も認められた。3,5-ジグルコシドの割合は0から79%ま

で幅広い変異を示したが、アシル化アントシアニンの含有率の変異幅は小さかった。

第24表に種子親として‘Italia’を用いた場合の F_1 の果皮アントシアニン組成を示す。‘Italia’はヨーロッパブドウで緑色品種である。花粉親の‘Mills’, ‘Rizamat’, ‘Muscat Hamburg’はそれぞれ5種のアントシアニンを全て含んでいるが、 F_1 ではデルフィニジン系アントシアニン含有率の低い個体が多く出現した。また‘Mills’を花粉親に用いた場合は、‘Rizamat’や‘Muscat Hamburg’を花粉親に用いた場合に比べ、メチル化アントシアニンの含有率の低い個体が多くみられた。アシル化アントシアニンについては一定の傾向は認められなかった。

第25表に‘Seneca’×‘Chasselas rose’の組合せで得られた F_1 の果皮アントシアニン組成を示す。‘Seneca’は欧米雑種の緑色品種である。花粉親の‘Chasselas rose’はデルフィニジン系アントシアニンの含有率が低い品種であるが、全ての F_1 個体が‘Chasselas rose’と同様にデルフィニジン系アントシアニンをほとんど含まなかった。

第26表に‘Delaware’を種子親とし‘Muscat Hamburg’および‘Queen’をそれぞれ花粉親とした場合の F_1 の果皮アントシアニン組成を示す。‘Delaware’と‘Queen’はペオニジン主体のアントシ

アニン型であり、デルフィニジン系アントシアニンの含有率が低く、また 'Muscat Hamburg' はマルビジンを主要アントシアニンとする品種である。なお 'Queen' は 'Muscat Hamburg' × 'Thompson seedless' で作出された品種である。

'Delaware' × 'Muscat Hamburg' の F_1 は、両親と同様にメチル化アントシアニンの含有率が高かったが、デルフィニジン系アントシアニンの含有率の低い個体が多く出現した。 'Delaware' ×

'Queen' の F_1 では、デルフィニジン系アントシアニンの含有率が低く、両親と同様の傾向を示したが、メチル化アントシアニンに関しては、両親とも高い含有率を示すにも関わらず、両者の F_1 ではその含有率の低い個体が現れた。

第27表に 'Catawba' × 'Muscat Hamburg' の F_1 と 'Catawba' の自殖系統の果皮アントシアニン組成を示す。 'Catawba' はデルフィニジン系アントシアニンを含まない品種である。 'Catawba' × 'Muscat Hamburg' の F_1 はアントシアニン構成として 'Muscat Hamburg' 型が6個体、 'Catawba' 型が1個体、デルフィニジン系アントシアニンをほとんど含まずメチル化アントシアニンを含む個体が2個体得られた。 'Catawba' の自殖系統ではシアニンおよびペオニジンを含む個体と、シアニンを主要色素とする個体が得られた。

第28表に 'Chasselas rose' × 'Schuyler' の組合せで得られた F₁ の果皮アントシアニン組成を示した。'Chasselas rose' はシアニンとペオニジンを主要アントシアニンとするヨーロッパブドウで、'Schuyler' はマルビジンを主要色素とする品種である。これらの F₁ のアントシアニン組成は変異が大きく、アントシアニン構成として、'Chasselas rose' 型が2個体、'Schuyler' 型が8個体のほか、デルフィニジン系アントシアニンがやや多くメチル化アントシアニンの割合が 'Chasselas rose' と同程度のものが6個体、デルフィニジン主体型が1個体現れた。また多くの F₁ が3,5-ジグルコシドを全く含んでいなかった。なおアシル化アントシアニンの含有率は0から80%までと広い変異の幅を示した。

考察

'Steuben' と 'Muscat of Alexandria' との交配によって得られた F₁ では、種子親の 'Steuben' がメチル化アントシアニンを持たないのにも関わらず、すべての個体がメチル化アントシアニンを多く含んでいたことから、'Muscat of Alexandria' はアントシアニンの生合成能力は持っていないが、そのメチル化反応については高い能力を潜在させていることが明確である。また、'Steuben' と 'Königin der Weingarten' の交配で得られた F₁ でもメチル化アン

トシアニンが多く出現したことから、'Königin der Weingarten'にもメチル化反応についての潜在的能力があることが明らかである。

'スーパーハンブルグ'はメチル化アントシアニンの割合が95%と高く、特にマルビジンを主要アントシアニンとして含むが、

'Himrod seedless'を交配して得られた F_1 には、ペチュニジンを主要アントシアニンとする個体も出現しており、アントシアニンB環の3'位と5'位のメチル化には異なった遺伝子が関与しているものと思われる。

'Italia'を種子親とした場合では F_1 にデルフィニジン系アントシアニンの割合が低い個体が多く出現したことから、アントシアニンにおける5'位のヒドロキシル化を進ませる遺伝的な能力は低いとみられる。また、'Mills'は'Rizamat'や'Muscat Hamburg'に比べアントシアニンのメチル化に関する遺伝的能力は低いと考える。

'Seneca' × 'Chasselas rose'の場合、 F_1 では、デルフィニジン系アントシアニンがほとんど出現しなかったことから、'Seneca'のアントシアニンB環の5'位のヒドロキシル化に関する遺伝的能力は低いと考える。

'Queen'と'Muscat Hamburg'はほぼ同程度のメチル化アントシアニンを含んでおり、'Delaware' × 'Muscat Hamburg'の F_1 では、全ての個体が高いメチル化アントシアニン含有率を示したが、

‘Delaware’ × ‘Queen’ の F_1 では、メチル化アントシアニン含有率の低い個体が出現した。このことから ‘Queen’ は ‘Muscat Hamburg’ に比べアントシアニンのメチル化に関する遺伝的能力は低いと考える。

‘Delaware’ × ‘Muscat Hamburg’ の場合、 F_1 ではデルフィニジン系アントシアニンの含有率が低い個体が多く出現していることから、‘Muscat Hamburg’ は B 環 5' 位のヒドロキシル化の能力を持っているが、その遺伝的能力は低いと考える。

‘Catawba’ × ‘Muscat Hamburg’ の F_1 では、メチル化アントシアニン含有率の高い個体が多く出現したことから ‘Muscat Hamburg’ の持つアントシアニンのメチル化に関する遺伝的能力は高いと言える。

‘Chasselas rose’ × ‘Schuyler’ の組合せはデルフィニジン系アントシアニンをほとんど持たない品種とマルビジン型の品種の交配である。 F_1 にはデルフィニジン系のアントシアニンの含有率が高い個体が多く出現しており、‘Chasselas rose’ に B 環 5' 位のヒドロキシル化の能力がほとんどないことを考えると、‘Schuyler’ のヒドロキシル化に関する遺伝的能力は高いことになる。これはヒドロキシル化に関してより高次の化合物を生合成させる反応が遺伝的に優位であるという Harborne (1967) の報告と一致している。

ブドウの場合、シアニジンやペオニジンの配糖体の含有率が高い場合に果色は赤味が増し、マルビジン配糖体を主要色素とする場合は果色が紫色に近くなるため、赤色品種を作出するための交配母本としてはデルフィニジン系アントシアニンをほとんど含まない品種や、アントシアニンB環5'位のヒドロキシル化に関して遺伝的能力が低い 'Italia' や 'Seneca' などの品種が適当であると考えられる。また、マルビジン主体型の品種や、アントシアニンB環5'位のヒドロキシル化やメチル化に関して強い遺伝的能力を持つ品種、あるいはこれらの生合成経路に関して潜在的な能力のある 'Muscat of Alexandria' などの品種を交配母本とした場合には、後代に紫色がかった果色をもつ個体が出現しやすくなると考える。

一方、糖の結合様式に関しては、アントシアニンの3,5-ジグルコシドの生成が3-モノグルコシドの生成より優性的であるといわれており、また3,5-ジグルコシドがアメリカブドウに特有で、ヨーロッパブドウには含まれないことから、これまでヨーロッパブドウと欧米雑種の分類に利用されてきた (Carreo-Diaz and Luh, 1969 ; Chen and Luh, 1967 ; Philip, 1974 ; Sakellariades and Luh, 1974)。

今回の実験に用いた交配組合せは、欧米雑種間の交配である 'スーパーハンブルグ' × 'Himrod seedless' を除き、ヨーロッパブドウと欧米雑種の交配であった。F₁における3,5-ジグルコシドの含

有率はほとんどの場合、一方の片親である欧米雑種よりも減少し、全く含まない個体も多く出現した。また 'スーパーハンブルグ' × 'Himrod seedless' の場合も、1 個体ではあるが、3,5-ジグルコシドを全く含まない個体が出現したことから、配糖体型に関しても交雑後代で分離が起こることが明らかである。

アシル化アントシアニンを含む品種と含まない品種とを交配した場合では、 F_1 におけるアシル化アントシアニンの含有率の変異が大きく、その遺伝的支配機構が複雑であることがうかがわれる。

摘要

交配によって得られた F_1 のブドウ果実の果皮アントシアニン組成を調査し、アントシアニンB環の修飾能力の遺伝性を推定した。

'Muscat of Alexandria' や 'Königin der Weingarten' はアントシアニンB環のメチル化に関して潜在的な能力を有していた。

'Seneca' や 'Italia' はアントシアニンのヒドロキシル化に関する遺伝的能力が低く、赤色品種の育成を目的とする場合の交配親に適していると考えられる。

また 'Mills' は 'Rizamat' や 'Muscat Hamburg' よりもアントシアニンのメチル化に関する遺伝的能力は低かった。

'Queen' と 'Muscat Hamburg' はメチル化アントシアニンを同程

度含むが、その遺伝的能力は 'Muscat Hamburg' の方が高かった。

また 'Muscat Hamburg' ではアントシアニンのヒドロキシル化に関する遺伝的能力は低かった。

'Schuyler' ではアントシアニンのヒドロキシル化に関する遺伝的能力は高いと推定された。

Table 21 Anthocyanin compositions(%) in fruit skins of grape cultivars and their hybrids. ('Steuben' × 'Muscat of Alexandria')

Cultivar	Fruit color	Anthocyanidin ^z					Dl ^y Type	Glycoside ^w			
		Cy	Pn	Dl	Pt	Mv		Me-An ^x	MG	DG	Acy
♀ Steuben	Black	28	0	72	0	0	72	0	76	24	37
♂ Muscat of Alexandria	White	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F ₁ ①	Black	2	33	4	6	55	65	94	87	13	18
②	Black	5	38	5	5	47	57	90	76	24	17
③	Black	9	39	4	4	44	52	87	78	22	46
④	Black	7	29	7	7	50	64	86	77	23	23
⑤	Black	8	32	6	6	48	60	86	81	19	50
⑥	Black	7	28	8	10	47	65	85	85	15	37
⑦	Black	8	31	9	9	43	61	83	91	9	20
⑧	Black	8	38	9	9	36	54	83	82	18	13
⑨	Black	5	29	13	9	44	66	82	90	10	13
⑩	Black	12	42	6	6	34	46	82	84	16	56
⑪	Black	9	49	9	8	25	42	82	93	7	5
⑫	Black	14	41	5	3	37	45	81	92	8	9
⑬	Black	8	32	11	11	38	60	81	87	13	66
⑭	Black	16	27	15	12	30	57	69	100	0	20
⑮	Red	11	48	4	4	33	41	85	86	14	23
⑯	Red	31	34	8	8	19	35	61	89	11	75
⑰	Red	25	53	8	5	9	22	67	95	5	13

^z Cy:Cyanidin, Pn:Peonidin, Dl:Delphinidin, Pt:Petunidin, Mv:Malvidin

^y Dl Type:Dl+Pt+Mv, ^x Me-An:Pn+Pt+Mv.

^w MG:3-monoglucoside, DG:3,5-diglucoside, Acy:Acylated anthocyanin.

Table 22 Anthocyanin compositions (%) in fruit skins of grape cultivars and their hybrids. ('Steuben' × 'Königin der Weingarten')

Cultivar	Fruit color	Anthocyanidin ^z					Dl ^v Type	Glycoside ^w			
		Cy	Pn	Dl	Pt	Mv		Me-An ^x	MG	DG	Acy
♀ Steuben	Black	28	0	72	0	0	72	0	76	24	37
♂ Königin der Weingarten	White	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F ₁ ①	Black	12	55	5	5	23	33	83	100	0	40
②	Black	0	34	6	8	52	66	94	100	0	57
③	Black	0	34	0	0	66	66	100	80	20	30
④	Black	0	7	4	4	85	93	96	100	0	30
⑤	Black	0	11	3	3	83	89	97	100	0	24
⑥	Black	2	14	4	4	76	84	94	100	0	22
⑦	Black	10	42	0	0	48	48	90	100	0	16

^z Cy: Cyanidin, Pn: Peonidin, Dl: Delphinidin, Pt: Petunidin, Mv: Malvidin

^v Dl Type: Dl+Pt+Mv, ^x Me-An: Pn+Pt+Mv,

^w MG: 3-monoglucoside, DG: 3,5-diglucoside, Acy: Acylated anthocyanin.

Table 23 Anthocyanin compositions (%) in fruit skins of grape cultivars and their hybrids. ('Super Hamburg' × 'Himrod seedless')

Cultivar	Fruit color	Anthocyanidin ^z					Dl ^y Type	Me-An ^x	Glycoside ^w		
		Cy	Pn	Dl	Pt	Mv			MG	DG	Acy
♀ Super Hamburg	Black	1	10	4	7	78	89	95	33	67	69
♂ Himrod seedless	White	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
F ₁ ①	Black	0	16	3	8	73	84	97	21	79	53
②	Black	0	38	3	5	54	62	97	27	73	68
③	Black	2	22	11	8	57	76	87	100	0	40
④	Black	0	3	32	36	29	97	68	45	55	68
⑤	Black	0	4	45	21	30	96	55	24	76	71
⑥	Red	36	46	7	5	6	18	57	79	21	42

^z Cy: Cyanidin. Pn: Peonidin. Dl: Delphinidin. Pt: Petunidin. Mv: Malvidin

^y Dl Type: Dl+Pt+Mv. ^x Me-An: Pn+Pt+Mv.

^w MG: 3-monoglucoside. DG: 3,5-diglucoside. Acy: Acylated anthocyanin.

Table 24 Anthocyanin compositions(%) in fruit skins of grape cultivars and their hybrids. ('Italia' × 'Mills', 'Italia' × 'Rizamat', 'Italia' × 'Muscat Hamburg')

Cultivar	Fruit color	Anthocyanidin ^z					Dl ^y		Glycoside ^w		
		Cy	Pn	Dl	Pt	Mv	Type	Me-An ^x	MG	DG	Acy
♀ Italia	White	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
♂ Mills	Black	10	20	25	14	31	70	65	89	11	5
F ₁ ①	Black	10	24	20	12	34	66	70	100	0	12
②	Red	54	22	16	8	0	24	30	100	0	14
③	Red	48	36	11	5	0	16	41	94	6	11
④	Red	76	17	7	0	0	7	17	100	0	11
♀ Italia	White	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
♂ Rizamat	Red	13	8	5	12	62	79	82	100	0	26
F ₁ ①	Black	0	10	0	10	80	90	100	100	0	0
②	Black	0	24	0	5	71	76	100	100	0	0
③	Black	0	32	4	0	64	68	96	100	0	0
④	Red	4	30	7	10	49	66	89	100	0	11
⑤	Black	0	56	1	1	42	44	99	100	0	0
⑥	Red	0	60	0	0	40	40	100	100	0	9
⑦	Red	4	73	4	4	15	23	92	100	0	7
⑧	Red	14	72	0	0	14	14	86	100	0	0
♀ Italia	White	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
♂ Muscat Hamburg	Black	20	16	13	13	38	64	67	100	0	0
F ₁ ①	Black	0	40	0	0	60	60	100	100	0	0
②	Black	0	40	3	3	54	60	97	100	0	4
③	Red	19	64	4	4	9	17	77	100	0	7
④	Red	15	84	1	0	0	1	84	100	0	0

^z Cy:Cyanidin, Pn:Peonidin, Dl:Delphinidin, Pt:Petunidin, Mv:Malvidin

^y Dl Type:Dl+Pt+Mv, ^x Me-An:Pn+Pt+Mv,

^w MG:3-monoglucoside, DG:3,5-diglucoside, Acy:Acylated anthocyanin.

Table 25 Anthocyanin compositions(%) in fruit skins of grape cultivars and their hybrids. ('Seneca' × 'Chasselas rose')

Cultivar	Fruit color	Anthocyanidin ^z					Dl ^y Type	Me-An ^x	Glycoside ^w		
		Cy	Pn	Dl	Pt	Mv			MG	DG	Acy
♀ Seneca	White	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
♂ Chasselas rose	Red	65	31	2	2	+	4	33	100	0	0
F ₁ ①	Red	26	65	3	0	6	9	71	100	0	7
②	Red	58	42	0	0	0	0	42	100	0	0
③	Red	67	32	1	0	0	1	32	98	2	0
④	Red	81	19	0	0	0	0	19	100	0	16

^z Cy:Cyanidin. Pn:Peonidin. Dl:Delphinidin. Pt:Petunidin. Mv:Malvidin

^y Dl Type:Dl+Pt+Mv. ^x Me-An:Pn+Pt+Mv.

^w MG:3-monoglucoside. DG:3,5-diglucoside. Acy:Acylated anthocyanin.

+:trace

Table 26 Anthocyanin compositions(%) in fruit skins of grape cultivars and their hybrids. ('Delaware' × 'Muscat Hamburg', 'Delaware' × 'Queen')

Cultivar	Fruit color	Anthocyanidin ^z					Dl ^y Type	Me-An ^x	Glycoside ^w		
		Cy	Pn	Dl	Pt	Mv			MG	DG	Acy
♀ Delaware	Red	29	60	0	0	11	11	71	93	7	16
♂ Muscat Hamburg	Black	20	16	13	13	38	64	67	100	0	0
F ₁ ①	Black	3	20	12	10	55	77	85	100	0	+
②	Black	1	80	1	1	17	19	98	97	3	0
③	Black	1	85	1	1	12	14	98	96	4	0
④	Black	11	75	3	3	8	14	86	100	0	0
⑤	Black	34	58	3	4	1	8	63	100	0	3

♀ Delaware	Red	29	60	0	0	11	11	71	93	7	16
♂ Queen	Red	12	56	1	1	30	32	87	100	0	2
F ₁ ①	Red	7	93	+	+	+	+	93	99	1	0
②	Black	10	88	1	1	0	2	89	98	2	11
③	Red	21	47	10	8	14	32	69	96	4	0
④	Red	60	20	17	3	0	20	23	100	0	7
⑤	Red	77	8	15	0	0	15	8	100	0	0

^z Cy:Cyanidin, Pn:Peonidin, Dl:Delphinidin, Pt:Petunidin, Mv:Malvidin

^y Dl Type:Dl+Pt+Mv, ^x Me-An:Pn+Pt+Mv.

^w MG:3-monoglucoside, DG:3,5-diglucoside, Acy:Acylated anthocyanin.

+:trace

Table 27 Anthocyanin compositions(%) in fruit skins of grape cultivars and their hybrids. ('Catawba' × 'Muscat Hamburg', 'Catawba' selfing)

Cultivar	Fruit color	Anthocyanidin ^z					Dl ^y		Glycoside ^w		
		Cy	Pn	Dl	Pt	Mv	Type	Me-An ^x	MG	DG	Acy
♀ Catawba	Red	78	22	0	0	0	0	22	72	28	36
♂ Muscat Hamburg	Black	20	16	13	13	38	64	67	100	0	0
F ₁ ①	Black	+	43	0	0	57	57	100	41	59	3
②	Black	1	32	1	1	65	67	98	99	1	7
③	Black	3	30	1	1	65	67	96	76	24	4
④	Black	2	20	8	7	63	78	90	97	3	6
⑤	Black	1	11	9	10	69	88	90	97	3	0
⑥	Black	13	33	2	5	47	54	85	89	11	0
⑦	Black	21	36	6	6	31	43	73	92	8	33
⑧	Black	37	47	0	0	16	16	63	78	22	0
⑨	Black	9	81	0	0	10	10	91	97	3	2
⑩	Red	72	28	0	0	0	0	28	83	17	2
Catawba selfing											
①	Red	58	42	0	0	0	0	42	84	16	0
②	Red	99	+	1	0	0	1	+	90	10	10

^z Cy: Cyanidin, Pn: Peonidin, Dl: Delphinidin, Pt: Petunidin, Mv: Malvidin

^y Dl Type: Dl+Pt+Mv, ^x Me-An: Pn+Pt+Mv,

^w MG: 3-monoglucoside, DG: 3,5-diglucoside, Acy: Acylated anthocyanin.

+; trace

Table 28 Anthocyanin compositions(%) in fruit skins of grape cultivars and their hybrids. ('Chasselas rose' × 'Schuyler')

Cultivar	Fruit color	Anthocyanidin ^z					Dl ^y Type	Me-An ^x	Glycoside ^w		
		Cy	Pn	Dl	Pt	Mv			MG	DG	Acy
♀ Chasselas rose	Red	65	31	2	2	+	4	33	100	0	0
♂ Schuyler	Black	2	8	9	18	63	90	89	59	41	79
F ₁ ①	Black	0	8	0	11	81	92	100	100	0	83
②	Black	+	13	3	7	77	87	97	100	0	56
③	Black	0	4	3	6	87	96	97	100	0	82
④	Black	+	3	7	6	84	97	93	100	0	11
⑤	Black	+	16	8	11	65	84	92	100	0	34
⑥	Black	0	14	9	10	67	86	91	100	0	34
⑦	Black	+	14	10	10	66	86	90	100	0	9
⑧	Black	2	7	15	16	60	91	83	100	0	54
⑨	Black	27	15	19	8	31	58	54	100	0	0
⑩	Black	11	4	46	16	23	85	43	100	0	34
⑪	Black	0	2	65	13	20	98	35	100	0	75
⑫	Black	0	4	68	8	20	96	32	100	0	53
⑬	Black	16	+	60	14	10	84	24	93	7	27
⑭	Black	26	6	50	9	9	68	24	100	0	55
⑮	Black	15	0	80	5	0	85	5	87	13	83
⑯	Red	57	43	0	0	0	0	43	89	11	1
⑰	Red	60	39	1	0	0	1	39	100	0	1

^z Cy:Cyanidin, Pn:Peonidin, Dl:Delphinidin, Pt:Petunidin, Mv:Malvidin

^y Dl Type:Dl+Pt+Mv, ^x Me-An:Pn+Pt+Mv,

^w MG:3-monoglucoside, DG:3,5-diglucoside, Acy:Acylated anthocyanin.

+:trace

第8章 総合考察

生食用ブドウの果色に関する育種は、果色を白、赤、黒に大別し、その遺伝性を調査した研究によるものがほとんどである (Barritt and Einset, 1969)。ブドウの果色に寄与している色素はアントシアニンであるが、その種類と果色との関係を調査した研究は少ない。

黒色品種の‘巨峰’はマルビジン配糖体を主要アントシアニンとし (芥田・松富, 1976a)、赤色品種の‘Flame Tokay’や‘Delaware’はシアニジンやペオニジン配糖体を主要色素とする (Akiyosi et al., 1963 ; 芥田・松富, 1976b) ことから、果皮アントシアニンの種類が果色の変異に関与していると推察される。

本研究ではまず、多数の品種を用いて、ブドウ果皮アントシアニンの組成を調査し、その生合成経路に基づいて分類を行った。さらにアントシアニン組成とブドウ果色の関係を調査し、目的とする果色の育成のために必要なアントシアニン組成を明らかにした。

花卉中にブドウ果皮と同様のアントシアニジン組成を持っているアザレアやペチュニアで、アントシアニン生合成の経路に関与する遺伝子が明らかにされており (Heursel and Horn, 1977 ; Wiering, 1974)、これらの報告からブドウ果皮におけるアントシアニンのB環に関する生合成経路を推定し (第2図)、ブドウ品種を5つに分

類した。

タイプ I は主要アントシアニンとして、アントシアニン B 環のメチル化や 5'位のヒドロキシル化が進まないシアニンを含むグループであり、タイプ II は 3'位のメチル化が進んだペオニンを多く含むが 5'位のヒドロキシル化は起こりにくい品種群である。さらにタイプ III はメチル化色素を持たず、アントシアニン B 環の 5'位のヒドロキシル化が進んだデルフィニンを主要色素とする品種群である。また、5'位のヒドロキシル化が起こり、さらに 3'位 5'位のメチル化が進み、マルビジン以外のアントシアニンを含むタイプ IV、アントシアニン生合成の最終産物であるマルビジンを多く含むタイプ V がある（第 2, 3, 4 表）。

ヨーロッパブドウにはタイプ I, II, V が見いだされ、タイプ III, IV は見られなかったことから、この種はアントシアニン B 環のヒドロキシル化が進むと同時にメチル化も進むと考えられた。アメリカブドウ原種に最も近い品種は、タイプ III やタイプ IV のグループに入り、ヒドロキシル化が進んでもメチル化が起こりにくい性質はアメリカブドウに由来すると推察される。日本における育種の傾向として、交配によりヨーロッパブドウの形質を導入する方向にあるため、今後、果色のアントシアニン型としてはヨーロッパブドウ型のタイプ I, II, V が増加すると考えられる。

赤色品種のアントシアニン組成はシアニジン主体（タイプⅠ）か、シアニジンとペオニジンを含むタイプⅡであり、黒色品種のアントシアニン組成はタイプⅢ、Ⅳ、あるいはⅤであった。しかしながら、黒色品種の中にもタイプⅡのアントシアニン組成を持つものがあり、また、タイプⅤの中に赤色品種に近い紫赤色の果皮色を持つものがあったため、更に細かく果色とアントシアニンの関係を調査することが必要であると思われた。そこで、果色をL・a・b・表色系を用い数値化した後、アントシアニン含量と組成との関係を調査したところ、果皮アントシアニン組成の差異に関係なく、アントシアニン含量が多い場合は果色が黒色に近づき、果皮アントシアニン含量が減少するにつれ、明度が高くなり、本来の赤、紫色などの色調が生じると考えられた（第6、7図）。

アントシアニンB環の構造と果色の関係を色相角度の観点からみると、タイプⅠとタイプⅡを比較した場合、両タイプの分布は重なっていることから、シアニジン配糖体やペオニジン配糖体といったB環の置換基が2個のアントシアニンを比較した場合、アントシアニンB環3'位のメチル化は果色に影響を与えていないことが明かであった。しかしながら、B環の置換基が3個のアントシアニンであるタイプⅢとタイプⅤを比較した場合では、タイプⅤの方が色相角度が低く、より紫色に近い色相であり、アントシアニンB環のメチ

ル化が進むと赤味が増すという Harborne (1967) の報告とは一致せず、むしろシャクナゲ属やペラルゴニウムと同様に (Arisumi et al., 1985; 藤岡ら, 1991), メチル化が進むと青味が増すことを示した (第8図)。

タイプ I とタイプ III を比較した場合、タイプ III のグループの色相角度が低いことから、デルフィニジン はシアニジン よりも青味の強い色素であるという Harborne (1967) の報告と一致した。

マルビジン配糖体をもつ品種において、アシル化色素の存在で果色に青みが増したが、シアニジンやペオニジン配糖体を持つ品種では特にきわだった傾向はみられなかったことから、アシル化アントシアニンが果色に大きな影響を与えるとは考えにくく、微妙な変異を与えると考えられる (第10図)。

育種の方向として、黒色の果色を望む場合にはアントシアニン量に注目すればよいが、より良い赤色品種を作出するためには、シアニジンかペオニジン主体のアントシアニン組成を持ち、逆に青味があった果色を望む場合は、B環のヒドロキシル化とメチル化が共に進んだマルビジン配糖体を多くもち、さらにアシル化を進める方向への選抜が望ましいと考える。

第2, 3章の結果からブドウ果色とアントシアニン組成との関係が明らかになったが、果皮アントシアニン組成を品種の特徴として

捉え、その遺伝性を論じる場合、アントシアニン組成が時期的に変化するか、あるいは環境条件に影響されるかなどを確認する必要がある。

‘Royal’、‘Russki Concord’、‘Schuyler’を用い、成熟過程におけるアントシアニン組成の変化を調査した結果、アントシアニン含量が増大する過程で、アントシアニン組成がほとんど変化しないことから、アントシアニンB環のヒドロキシル化、メチル化、また配糖体化、アシル化は成熟過程の相当期間で活性があると考えられる。‘Queen’に関しては成熟後期にメチル化アントシアニンの割合が減少したが、果実が過熟であったため、メチル化の能力が落ちたと考えられる。しかし、過熟段階においても色素含量の順位に変化は見られなかったことから、ブドウの場合、成熟の相当期間にわたって品種特有のアントシアニン組成を示すと言える（第5、6、7、8表）。

‘巨峰’のウイルス接種区においてアントシアニン量が低下したことは、一般的に言われているウイルスによる着色不良説を支持するものであったが、‘甲斐路’、‘甲州’、‘シャインレッド’ではウイルス接種区においても高いアントシアニン含量を示した。したがって、単なるウイルスの感染のみで、果実の着色に直ちに影響がでるとは考えられない。またアントシアニン量が区によって2倍

から3倍程度の差がある場合でもアントシアニン組成比の差は認められず、結果的にはアントシアニン含量の多少によって、アントシアニン組成が変化することのないことが明らかとなった（第9, 10, 11, 12表）。

現在、日本国内で古くから栽培されているブドウ品種のほとんどがウイルスに感染しているといわれ、ウイルスフリー苗への更新が進められている。第2, 3章で使用したブドウ果実もウイルスに感染している可能性があるが、この結果によりウイルスに病している果実でも着色がみられた場合は品種特有のアントシアニン組成を持つといえる。

温度条件と果皮アントシアニンの関係を調査したところ、‘マスカット・ベリー A’では低温条件下では本来持っているヒドロキシル化やメチル化の能力が十分には発揮されていなかった。処理温度が上がるにつれてジグルコシド、アシル化アントシアニンの割合は増加しており、高温条件下で配糖体化や、アシル化はよりよく進むと考える。‘Isabella’の高温処理区ではアントシアニン含量が極端に減少したものの、最終産物のマルビジン配糖体が出現したことから、高温条件下でもアントシアニンB環のヒドロキシル化、メチル化や、配糖体化、アシル化は働くと考え（第13, 14, 15表）。

冷涼な気候で栽培されたブドウの果実については、アントシアニ

ンB環の変化がやや抑えられる可能性を考慮するべきであるが、西南暖地で栽培されたブドウの果実については、おおむね品種特有のアントシアニン組成を示すと考える。

植物のアントシアニン生合成は光によって制御されているとされている。‘Flame Tokay’のアントシアニン生合成には紫外線、赤色光、青色光の関連が示唆されたが、果房の暗黒処理で着色する品種もあり、光によるアントシアニン生合成の制御が品種によって相当異なると考えられるため、今後さらに研究を進める必要がある。

また、果房を暗黒処理することで、アントシアニンB環の5'位のヒドロキシル化が抑えられることから、なんらかの形で光がアントシアニンB環の構造変化に影響を与えていると考えられる。特に、実験Ⅱの‘N.Y. Muscat’では暗黒処理区と対照区の果皮アントシアニン量にほとんど差が認められないがデルフィニジン系アントシアニンの割合が減少していることから、B環のヒドロキシル化は光によって制御されていると考えられる(第20表)。しかしながら、遮光処理の程度でアントシアニンの含量に減少が見られる品種もあるものの、その組成には大きな影響は及んでいないので(第17, 18, 19表)、通常の栽培では、果皮アントシアニン組成は光条件による影響は受けないと考える。

以上のことから、ブドウ果皮アントシアニン組成の時期的変化が

少ないこと、また環境条件の影響を受けにくいことが明らかとなった。そこで、交雑次代のアントシアニン組成の変化を調査し、それぞれの品種のアントシアニンB環のヒドロキシル化やメチル化に関する遺伝的能力を推定した。

‘Steuben’×‘Muscat of Alexandria’や‘Steuben’×‘Königin der Weingarten’のF₁では、種子親の‘Steuben’がメチル化アントシアニンを持たないにも関わらず、すべての個体がメチル化アントシアニンを多く含んでいたことから、アントシアニン生合成能力を持たない‘Muscat of Alexandria’や‘Königin der Weingarten’に、メチル化反応についての潜在的な能力があることが明白である（第21、22表）。

‘Italia’を種子親とした場合や‘Seneca’×‘Chasselas rose’の場合では、F₁にデルフィニジン系アントシアニンの割合が低い個体が多く出現したことから、‘Italia’や‘Seneca’のアントシアニンB環の5'位のヒドロキシル化を進ませる遺伝的能力は低いと考える（第24、25表）。これらの結果から、緑黄色品種におけるアントシアニン組成に関する潜在的な遺伝的能力には変異が多いことがうかがえる。

‘Queen’と‘Muscat Hamburg’はほぼ同程度のメチル化アントシアニンを含んでおり、‘Delaware’×‘Muscat Hamburg’のF₁で

は、全ての個体が高いメチル化アントシアニン含有率を示したが、

‘Delaware’×‘Queen’の F_1 では、メチル化アントシアニン含有率の低い個体が出現した。このことから‘Queen’は‘Muscat Hamburg’に比べアントシアニンのメチル化に関する遺伝的能力は低いと考える。また、‘Delaware’×‘Muscat Hamburg’の場合、 F_1 ではデルフィニジン系アントシアニンの含有率が低い個体が多く出現していることから、‘Muscat Hamburg’はB環5'位のヒドロキシル化の能力は持つが、その遺伝的能力は低いと考える（第26表）。

‘Catawba’×‘Muscat Hamburg’の F_1 では、メチル化アントシアニン含有率の高い個体が多く出現したことから‘Muscat Hamburg’の持つアントシアニンのメチル化に関する遺伝的能力の高さが示唆された（第27表）。

‘Chasselas rose’×‘Schuyler’の組合せはデルフィニジン系アントシアニンをほとんど持たない品種とマルビジン型の品種の交配である。 F_1 にはデルフィニジン系のアントシアニンの含有率が高い個体が多く出現しており、‘Chasselas rose’にB環5'位のヒドロキシル化の能力がほとんどないことを考えると、‘Schuyler’のヒドロキシル化に関する遺伝的能力は高いと思われる。この結果はHarborne（1967）の報告と一致するものである（第28表）。

シアニジンやペオニジンなどアントシアニンB環に2個の置換基

を持つ場合に赤色品種になる可能性が高いため、赤色品種を作出するための母本としてはデルフィニジン系アントシアニンをほとんど含まない品種や、アントシアニン B 環 5'位のヒドロキシル化に関して遺伝的能力が低い 'Italia' や 'Seneca' などの品種が適当であると思われる。また、マルビジン主体型の品種や、アントシアニン B 環 5'位のヒドロキシル化やメチル化に関して強い遺伝的能力を持つ品種、あるいはこれらの生合成経路に関して潜在的な能力のある 'Muscat of Alexandria' などの品種を交配母本とした場合には、後代に紫色がかった果色をもつ品種が出現しやすくなると考えられる。

総摘要

59個体のブドウ品種の果皮アントシアニンの組成を分析し、果色の数値解析結果との関係を調査した。さらに、ブドウ果皮アントシアニン組成の時期的変化や、環境条件による変化の有無を調査し、安定的に発現する形質について、交雑次代の変異を調査した。

1. ブドウ品種のアントシアニン組成

多数のブドウ品種のアントシアニン組成を調査し、アントシアニンB環の5'位のヒドロキシル化、およびメチル化の有無によって以下のように品種を分類した。

タイプ I: 最も単純な型であるシアニジン为主要色素とするCy型。

タイプ II: ペオニジン为主要色素とするが、他にシアニジンをも多量に含むPn+Cy型。

タイプ III: デルフィニジン为主要色素とするDl+Cy型。

タイプ IV: ヒドロキシル化もメチル化も起こるが最終産物のマルビジンを含まないDl+Pt+Cy+Pn型。

タイプ V: ヒドロキシル化もメチル化も進んだマルビジン为主要色素とするMv型。

ヨーロッパブドウではタイプ I, II, Vが、欧米雑種では全てのタ

イプが見いだされた。巨峰関連の品種群はヨーロッパブドウと同様、タイプ I, II, V が多かった。

2. ブドウ果色とアントシアニン組成の関係

ブドウの果色とアントシアニンの関係を明らかにするために、まず果皮のアントシアニン含量とその組成を調査した。アントシアニンの含量は果皮の明度 (L^*) に影響を及ぼした。 L^* とアントシアニン含量 (A) との間には $L^* = 35.8 - 6.18 \log A$ の関係があった。アントシアニンの組成は色相角度と関係があった。タイプ I やタイプ II といったシアニジンやペオニジン配糖体を主要アントシアニンとするグループは色相角度が最も高く、マルビジン配糖体を中心とするタイプ V は色相角度が低く、最も紫色に近い果色を呈した。配糖体の種類は果色に影響を及ぼさなかったが、アシル化色素はわずかであるが果色を青色化させる効果があった。

3. ブドウ果皮アントシアニン組成の時期的変化

'Royal', 'Russki Concord', 'Schuyler', 'Queen' のアントシアニンの時期的変化を調査した。'Royal', 'Russki Concord', 'Schuyler' では着色初期からアントシアニン組成はほとんど変化が認められなかった。'Queen' ではアントシアニン組成の変化がみ

られたが、着色初期から構造的に最も複雑なアントシアニンが形成され、アントシアニン生合成は着色初期の時点で速やかに最終段階まで進むと考えた。

4. ウイルスがブドウ果皮アントシアニン組成に及ぼす影響

ウイルスの接種によるアントシアニン含量の変化は品種によって異なり、単なるウイルス感染のみで果実の着色に直ちに影響がでるとは考えられなかった。またウイルス接種によってアントシアニンの含量が減少した場合でもその組成には変化がなく、ウイルスにり病した場合でも、品種特有のアントシアニン組成を示すと考えた。

5. 温度条件がブドウ果皮アントシアニン組成に及ぼす影響

アントシアニン含量に及ぼす温度の影響は品種によって差異があり、高温でアントシアニン含量が激減する品種が存在した。15℃の低温条件下でアントシアニンB環の変化が進まず、配糖体化、アシル化が抑えられる傾向があったが、高温条件下では品種特有のアントシアニン組成を示すと考えた。

6. 光条件がブドウ果皮アントシアニン組成に及ぼす影響

品種によっては特定波長の光がアントシアニン生合成に関与して

いると考えられた。果房を極端な暗黒条件下においた場合、果皮アントシアニンのB環のヒドロキシル化が減少すると考えられたが、フィルターによる遮光処理ではアントシアニン組成に影響を及ぼさなかった。

7. ブドウ交雑次代のアントシアニン組成の変化

交配によって得られたF₁のブドウ果実の果皮アントシアニン組成を調査し、アントシアニンB環の修飾能力の遺伝性を推定した。

‘Muscat of Alexandria’ や ‘Königin der Weingarten’ はアントシアニンB環のメチル化に関して潜在的な能力があった。‘Seneca’ や ‘Italia’ はアントシアニンのヒドロキシル化に関して遺伝的能力が低く、赤色品種の育成を行う場合の交配親に適すると考えた。

また ‘Mills’ は ‘Rizamat’ や ‘Muscat Hamburg’ よりもアントシアニンのメチル化に関する遺伝的能力は低かった。 ‘Queen’ と

‘Muscat Hamburg’ はメチル化アントシアニンを同程度含むが、その遺伝的能力は ‘Muscat Hamburg’ の方が高かった。また ‘Muscat Hamburg’ ではアントシアニンのヒドロキシル化に関する遺伝的能力は低かった。

‘Schuyler’ ではアントシアニンのヒドロキシル化に関する遺伝的能力は高いと考えられた。

Summary

Anthocyanins in the skin of a large number of grape cultivars and the inheritance of anthocyanin composition in F₁ hybrids were studied. Relationship between fruit color and anthocyanin, as well as the effect of environmental conditions on anthocyanin synthesis were also investigated.

1. Anthocyanin composition in grape skin.

The anthocyanin compositions of Vitis vinifera , V. vinifera × labrusca and tetraploid grapes bred in Japan were investigated. Based on anthocyanin composition, cultivars were classified into five types as follows:

I .Cy types : Those having mostly cyanidin.

II .Pn+Cy types : Peonidin (more than 50 %) + Cyanidin, having low 5' hydroxyl groups.

III .Dl+Cy types : Delphinidin (more than 50 %) + Cyanidin, having low methylated anthocyanin.

IV .Cy+Pn+Dl+Pt type : Those having hydroxyl and methylated anthocyanin, except malvidin.

V .Mv type : Those having mostly malvidin.

V. vinifera cultivars had the anthocyanin composition of type I, II or V. In V. vinifera × labrusca, all anthocyanin types were observed. The anthocyanin types of tetraploid grape cultivars bred in Japan were similar to those of V. vinifera cultivars.

2. Relationship between fruit color and anthocyanin in grape skins.

Anthocyanin content had effects on the lightness (L^*) and chroma (C^*) of grape skin. The content of anthocyanin (A) and skin lightness ($L^* = 35.8 - 6.19 \log A$) were correlated. Relationship between anthocyanin composition and hue angle (H°) was also recognized. Type I and II groups had high hue angles. Type V group had mostly a low hue angle. Diglucoside ratio was not effective on hue angle. Acylated anthocyanin had a slight blue effect on grape color.

3. Evolution of anthocyanins in grape skins during ripening.

In 'Royal', 'Russki Concord' and 'Schuyler' grapes, anthocyanin composition was slightly changed during ripening. However, the anthocyanin composition of 'Queen' showed evolution. Major anthocyanin, malvidin glucoside, was appeared in the early period of ripening. Because the end product as malvidin glucoside was ap-

peared soon, the biosynthesis of anthocyanin was rapidly proceeded to last step at an early stage of fruit color development.

4. Anthocyanin composition in grape skin infected by virus.

The anthocyanin compositions of 'Kaiji' , 'Koushu' , 'Sekirei' and 'Kyoho' ,infected by virus were investigated. Some cultivars, infected by virus, showed a reduction in anthocyanin content but its composition was stable .

5. Effects of temperatures during ripening on anthocyanin composition in grape skins.

Grape cultivar 'Delaware' , 'Isabella' and 'Muscat Bailey A' were grown in pots in phytotrons under 15, 20, 25 and 30°C. High temperature condition greatly reduced the coloration of 'Isabella' . Under 15°C condition, the biosynthesis of anthocyanin B-ring of 'Muscat Bailey A' was not fulfilled. The anthocyanin compositions of these three cultivars were not affected by high temperature.

6. Effects of light conditions around cluster on anthocyanin composition in grape skin.

Under dark treatment, 'Flame Tokay' , 'Benizuiho' or 'Suffork red' were not colored. The coloration of 'Queen' , 'Royal' , 'Steuben' and 'Ryuhō' were slightly reduced by dark treatment. Cutting off red, blue or ultra violet ray reduced the coloration of 'Flame Tokay' . Under dark treatment, the biosynthesis of anthocyanin B-ring was reduced.

7. Variation of anthocyanin composition in the fruit skin of F₁ hybrids.

In order to know the heritability of B-ring modification of anthocyanins in grape skin, anthocyanin compositions in F₁ generation of grape cultivars were investigated. 'Muscat of Alexandria' , which has green fruit color, had a latent ability of methylation for B-ring of anthocyanin. 'Italia' was seemed to suit as a parent for breeding red grape cultivars, because of its low heritability of hydroxylation ability. The heritability of methylation ability in 'Mills' was lower than in 'Rizamat' or 'Muscat Hamburg'. The amount of methylated anthocyanin in 'Muscat Hamburg' was almost the same as 'Queen' , but the former cultivar seemed to have a higher heritability of methylation ability. 'Muscat Hamburg' had a low heritability of

hydroxylation for B-ring of anthocyanin. 'Schuyler' showed a high heritability of hydroxylation.

謝 辞

本研究は九州大学農学部白石眞一教授の御指導のもとに行った。終始懇篤な御指導と御鞭撻を頂いたことに謹んで感謝の意を表する。論文の取りまとめに当たっては九州大学農学部土井良宏教授、 箴島豊教授に多大な御教示を頂いた。ここに深く感謝の意を表する。

また本研究の遂行に当たり、材料のブドウ果実を御提供していただいた福岡県農業総合試験場園芸研究所の各位ならびに植原葡萄研究所の植原宣紘氏に謹んで感謝の意を表する。

さらに本研究の完成には九州大学農学部園芸学講座の大久保敬助教授、 宮島郁夫助手をはじめ同講座の各位の御助言、 御協力に負うところが大きい。ここに記して感謝の意を表する。

引用文献

- 赤塚四郎・船橋三郎. 1957. 科学実験講座. 23巻 丸善. 東京.
- Akiyosi, M., A. D. Webb and R. E. Kepner. 1963. The major anthocyanin pigments of *Vitis vinifera* varieties, Flame Tokay, Emperor, and Red Malaga. *Am. J. Enol.* 28:177-181.
- 芥田三郎・松富直利. 1976a. 本邦産果実のアントシアニン色素に関する研究 (第1報) 交配紫色ブドウ品種, 巨峯のアントシアニン色素について. *日食工誌.* 23:101-107.
- 芥田三郎・松富直利. 1976b. 本邦産果実のアントシアニン色素に関する研究 (第2報) 赤色種 Delaware ブドウのアントシアニン色素について. *日食工誌.* 23:108-112.
- 芥田三郎・太田英明・箴島豊. 1977a. 巨峯ブドウ果皮中の少量アントシアニン色素について. *日食工誌.* 24:346-349.
- 芥田三郎・太田英明・箴島豊・松富直利・小林邦彦. 1977b. 欧州系ブドウ甲州およびグロー・コールマンのアントシアニン色素について. *日食工誌.* 24:521-523.
- Akuta, S., H. Ohta, Y. Sakane and Y. Osajima. 1977. Anthocyanin pigments of wild and Seibel No. 13053 grapes harvested in Tokachi. *J. Jap. Soc. Food Sci. Technol.* 24:631-636.
- Albach, R. F., R. E. Kepner and A. D. Webb. 1965. Structures of

acylated anthocyan pigments in *Vitis vinifera* variety Tinta Pinheira. Identification of anthocyanidin, sugar, and acid moieties. *J. Food Sci.* 30:69-76.

Anderson, D.W., E.A. Julian, R.E. Kepner and A.D. Webb. 1970. Chromatographic investigation of anthocyanin pigments in VITIS CINEREA. *Phytochemistry* 9:1569-1578.

有隅健一. 1967. バラの花色に関する研究. 特に遺伝生化学的分析とその育種に対する応用について. III. 山口大学農学部学術報告 18:1077-1089.

Arisumi, K., Y. Sakata and I. Miyajima. 1985. Studies on the flower colours in Rhododendron. I. Pigment constitutions of the elepidote and some lepidote *Rhododendrons*. *Mem. Fac. Agr. Kagosima Univ.* 21:133-147.

Bakker, J and C.F. Timberlake. 1985. The distribution of anthocyanins in grape skin extracts of port wine cultivars as determined by high performance liquid chromatography. *J. Sci. Food Agric.* 36:1315-1324.

Ballinger, W.E., E.P. Maness, W.B. Nesbitt, D.J. Makus and D.E. Carroll, Jr. 1974. A comparison of anthocyanins and wine color quality in black grapes of 39 clones of Vitis

- rotundifolia Michx. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 99:338-341.
- Barritt, B. H. and J. Einset. 1969. The inheritance of three major fruit colors in grapes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 94: 87-89.
- Beale, G. H. 1941. Gene relations and synthetic processes. J. Genet. 42:197-214.
- Bentley, K. W. 1960. "The Chemistry of Natural Product. IV The Natural pigment" . p.28. Interscience Publishers.
- Brödenfeldt, R. and H. Mohl. 1988. Time courses for phytochrome-induced enzyme levels in phenylpropanoid metabolism (phenylalanine ammonia-lyase, naringenin-chalcone synthase) compared with time courses for phytochrome-mediated end-product accumulation (anthocyanin, quercetin). Planta 176:383-390.
- Carreno-Diaz, R. and B. S. Luh. 1969. Anthocyanin pigments in Trousseau grapes. J. Food Sci. 34:415-419.
- Chappell, J. and K. Hahlbrock. 1984. Transcription of plant defence genes in response to UV light or fungal elicitor. Nature 311:76-78.
- Chen, L. F. and B. S. Luh. 1967. Anthocyanins in Royalty grapes.

- J. Food Sci. 32:66-74.
- Fong, R.A., R.E. Kepner and A.D. Webb. 1971. Acetic-acid-acylated anthocyanin pigments in the grape skins of a number of varieties of *Vitis vinifera*. Am. J. Enol. Vitic. 22:150-155.
- Forkmann, G. 1980. The B-ring hydroxylation pattern of intermediates of anthocyanin synthesis in pelargonidin- and cyanidin-producing lines of *Matthiola incana*. Planta 148:157-161.
- 藤岡みどり・加藤正弘・柿原文香・徳増智. 1991. ペラルゴニウム (*Pelargonium* × *domesticum* Bailey) 花卉の色素構成. 園学雑. 59:823-831.
- Goldy, R.G., W.E. Ballinger and E.P. Maness. 1986. Fruit anthocyanin content of some *Euvitis* × *Vitis rotundifolia* hybrids. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111:955-960.
- González-Sanjosé, M.L., L.J.R. Barron and C. Díez. 1990. Evolution of anthocyanins during maturation of Tempranillo grape variety (*Vitis vinifera*) using polynomial regression models. J. Sci. Food Agric. 51:337-343.
- Harborne, J.B. 1967. Comparative Biochemistry of the FLAVO-

- NOIDS. Academic Press·London and New York.
- Hebrero, E., C. Santos-Buelga and J. C. Rivas-Gonzalo. 1988. High performance liquid chromatography-diode array spectroscopy identification of anthocyanins of Vitis vinifera variety Tempranillo. *Am. J. Enol. Vitic.* 39:227-233.
- Heursel, J and W. Horn. 1977. A hypothesis on the inheritance of flower colours and flavonoids in Rhododendron simsii Planch. *Z. Pflanzenzüchtg* 79:238-249.
- 石井賢二・佐野孝. 1978. 醸造用ブドウの交雑育種に関する研究 (第1報) 交雑による果房・果粒の大きさと果皮の色の出現について. *園学要旨*. 昭53秋:66-67.
- Jonsson, L. M. V., M. E. G. Aarssmann, A. W. Schram and G. J. H. Bennink. 1982. Methylation of anthocyanins by cell-free extracts of flower buds of Petunia Hybrida. *Phytochemistry* 21: 2457-2459.
- 柏木征夫・小林泰生・松川時晴. 1977. プリムラ・マラコイデスの花色に及ぼす紫外線の影響 (第1報) 紫外域除去資材下における花色の変化. *園学雑*. 46:66-71.
- 柏木征夫・小林泰生・松川時晴. 1978. バラの花色に及ぼす紫外線の影響 (第1報) 花色発現と紫外線の除去波長域について.

福岡園試験報. 16:1-5.

川瀬晃四郎. 塚本洋太郎. 1976. キクの花色に関する研究 (第3報)

花色に対する主要色素の量的効果と花色の測色. 園学雑. 45:
65-75.

岸光夫・雨宮毅. 1953. ブドウの着色に関する研究. 山梨県農業試
験場果樹分場 昭和28年度 試験成績概要. 33-37.

Kliewer, W.M. 1970. Effect of day temperature and light in-
tensity on coloration of *Vitis vinifera* L. grapes. J.
Amer. Soc. Hort. Sci. 95:693-697.

Kliewer, W.M. 1977. Influence of temperature, solar radiation
and nitrogen on coloration and composition of Emperor
grapes. Am. J. Enol. Vitic. 28:96-103.

小林章. 1970. ブドウ園芸. 養賢堂. 東京.

小林章・細井寅三. 1953. 葡萄樹に及ぼす肥料3要素の影響. 園学
要旨. 昭28春:7-8.

Kobayashi, A., H. Yukinaga, T. Fukushima, N. Nii and K. Harada.
1967. Effects of day and night temperatures on the berry
set, growth, and quality of Delaware grapes. Mem. Res.
Inst. Food Sci., Kyoto Univ. 28:35-46.

Koeppe, B.H. and D.S. Basson. 1966. The anthocyanin pigments

- of Barlinka grapes. *Phytochemistry* 5:183-187.
- Lackmann, I. 1971. Wirkungsspektren der Anthocyansynthese in Gewebekulturen und Klimlingen von Hoplopappus gracilis. *Planta* 98:258-269.
- Liao, F. W. H. and B. S. Luh. 1970. Anthocyanin Pigments in Tinto Cão grapes. *J. Food Sci.* 35:41-46.
- 前川進・平野由美子. 1976. バラ単離花卉の色素生成に及ぼす紫外線の影響. *園学要旨*. 昭51春:330-331.
- 前川進・中村直彦. 1976. バラの花色に及ぼす環境要因の影響(第1報)単離花卉の色素生成に及ぼす紫外線と可視光の効果について. *園学要旨*. 昭51秋:268-269.
- 前川進・中村直彦・有隅健一. 1977. バラの花色に及ぼす環境要因の影響(第2報)花卉の発育にともなう色素生成の品種間差異について. *園学要旨*. 昭52春:384-385.
- 松丸好次. 上浜竜雄. 稲田勝美. 1971. ナス果皮のアントシアニン含量に及ぼす光透過性を異にした種々の被覆資材の影響. *生物環境調節*. 9:91-97.
- 松富直利・山村益士・小林邦彦・太田英明・芥田三郎. 1977a. 本邦産果実のアントシアニンに関する研究(第3報)キャンベルアーリーとマスカット・ベリー-Aのアントシアニン色素.

日食工誌. 24:279-285.

松富直利・山村益士・太田英明・箴島豊・芥田三郎. 1977b. 着色用ブドウ, ベーリー・アリカント A の果皮アントシアニン色素について. 日食工誌. 24:342-345.

内藤隆二. 1964. ブドウ果実の着色に関する研究 (第5報) 黒色種および赤色種の果色ならびに色素含量に及ぼす光度の影響. 園学雑. 33:33-40.

内藤隆二・許唱範・角利昭. 1965. ブドウ果実の着色に関する研究 (第6報) マスカット・ベーリー A 種の果皮の着色ならびに色素形成におよぼすしゃ光の影響. 園学雑. 34:1-7.

内藤隆二・植田尚文. 1964. ブドウ果実の着色に関する研究 (IV) 夏季の昼間の高温がデラウエア種果実の着色および成熟に及ぼす影響. 島根大研報. 13(A):10-14.

新編色彩科学ハンドブック. 1981. 日本色彩学会編. 東京大学出版会.

能塚一徳. 白石眞一. 1981. 施設ブドウ育種に関する基礎的研究 (第2報) 成熟過程における果実糖の分別定量分析調査. 福岡園試験報. 19:21-28.

太田英明・箴島豊・沢村正義・中村浩・芥田三郎. 1976. ブドウ果汁の品質に関する研究 (第1報) 貯蔵中における濃縮ブドウ果

汁（キャンベル・アーリー）の色調とアントシアニンの変化.

日食工誌. 23:345-350.

太田英明・芥田三郎・白石真一・箴島豊. 1978. *Vitis vinifera*

品種でバッククロスされたY系ブドウ3系統のアントシアニン

色素. 日食工誌. 25:421-425.

太田英明・芥田三郎・箴島豊. 1979. セルロース薄層クロマトグラ

フィーデンシトメトリーによるブドウアントシアニン色素の

簡易分析法. 日食工誌. 26:204-208.

Philip, T. 1974. Anthocyanins of Beauty Seedless grapes. J.

Food Sci. 39:449-451.

Ribéreau-Gayon, J. and P. Ribéreau-Gayon. 1958. The anthocyanins

and leucoanthocyanins of grapes and wines. Am. J. Enol. 9:

1-9.

Ribéreau-Gayon, P. 1974. "The Chemistry of Red Wine Color". in

"Chemistry of Wine making". ed. by Webb, A. D. American

Chemical Society.

斎藤規夫・横井政人・鈴木省三・平林浩・川畑優子. 1982a. バラ

の交雑次代の花色および花色素の変異について. 明治学院大

学一般教養部付属研究所紀要 6:19-45.

斎藤規夫・横井政人・鈴木省三・平林浩・大沢義信・川畑優子.

- 1982b. バラの 1 交雑 Acyanin × Cyanic での交雑次代のフラ
ボノイドと花色. 明治学院大学一般教養部付属研究所紀要 6:
47-61.
- Sakellariades, H.C. and B.S. Luh. 1974. Anthocyanins in Barbera
grapes. J. Food Sci. 39:329-333.
- 白石眞一. 1980. 施設ブドウ育種に関する基礎的研究 (第 1 報) 成
熟過程における果実有機酸の分析調査. 福岡園試研報. 18:
9-17.
- Smith, R.M. and B.S. Luh. 1965. Anthocyanin pigments in the
hybrid grape variety Rubired. J. Food Sci. 30:995-1005.
- Somers, T.C. 1966. Grape Phenolics: The anthocyanins of Vitis
vinifera variety Shiraz. J. Sci. Fd Agric. 17:215-219.
- Spribille, R. and G. Forkmann. 1984. Conversion of dihydro-
flavonols to flavonols with enzyme extracts from flower
buds of Matthiola incana R.Br. Z. Naturforsch 39:714-
719.
- Stotz, G and G. Forkmann. 1982. Hydroxylation of the B-ring
of flavonoids in the 3'-and 5'-position with enzyme ex-
tracts from flowers of Verbena hybrida. Z. Naturforsch
37c:19-23.

角利昭・能塚一徳・平川信之. 1988. 温暖多雨地帯の施設ブドウ
の育種に関する研究 第1報 果実形質（果皮色, 果肉色, 果
穂色）の遺伝について. 福岡農総試験報 B-8:5-8.

Thimann, K. V. and Y. H. Edmondson. 1949. The biogenesis of
the anthocyanins. I. General nutritional conditions
leading to anthocyanin formation. Arch. Biochem. 22:33-53.

苦名孝・宇都宮直樹・片岡郁雄. 1979. 樹上果実の成熟に及ぼす
温度環境の影響（第2報）ブドウ‘巨峰’果実の着色に及ぼす
樹体及び果実の環境温度の影響. 園学雑. 48:261-266.

土屋長男. 1956. 葡萄栽培新説. 養賢堂. 東京.

Van Buren, J. P., J. J. Bertino, J. Einset, G. W. Remaily and W. B.
Robinson. 1970. A comparative study of the anthocyanin
pigment composition in wines derived from hybrid grapes.
Am. J. Enol. Vitic. 21:117-130.

Weaver, R. J. and S. B. McCune. 1960. Influence of light on color
development in Vitis vinifera grapes. Am. J. Enol. Vitic.
11:179-184.

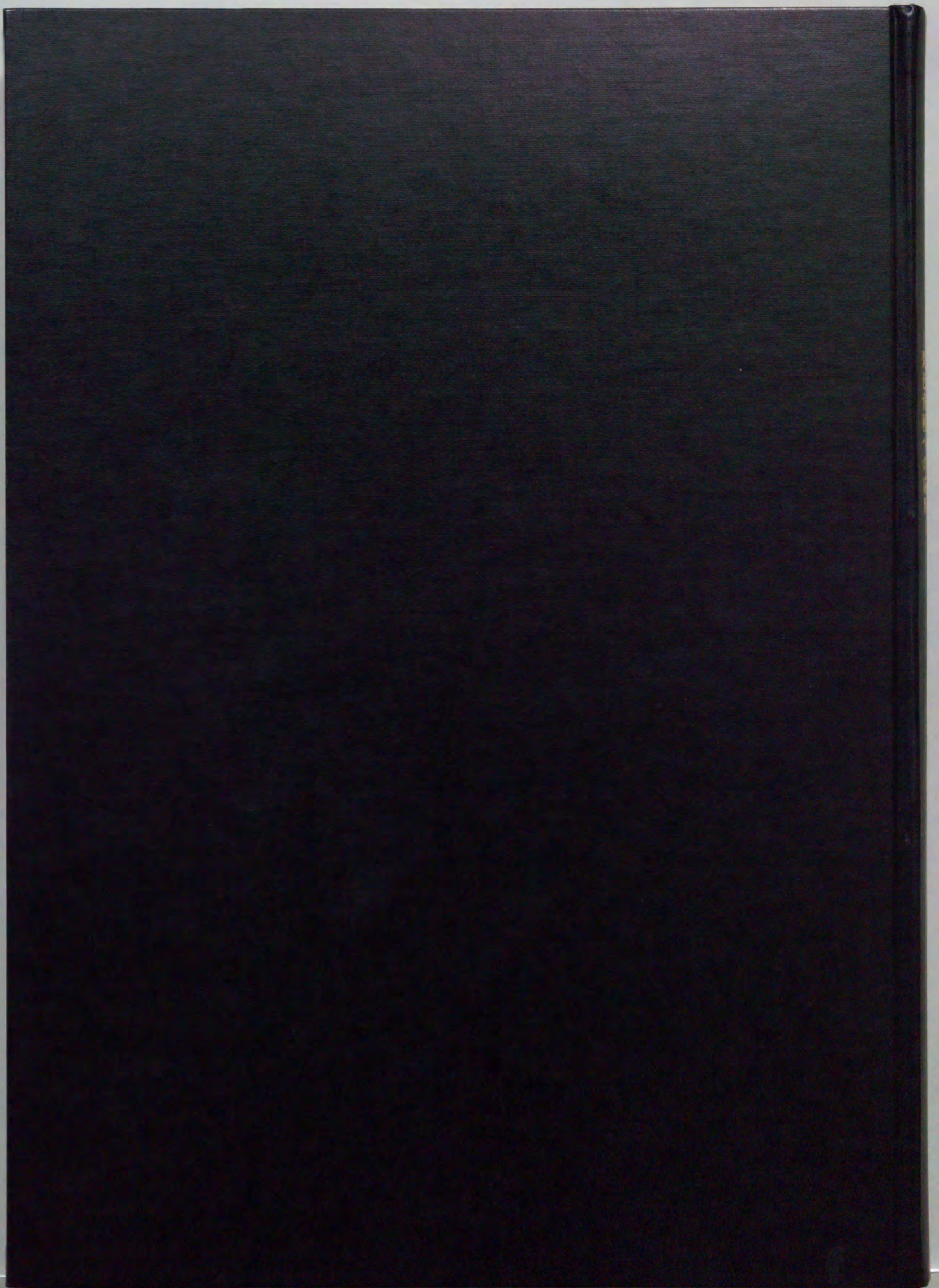
Webster, J. E., E. Anderson and F. Cross. 1934. Chemical and
enzymatic studies of uneven ripening of Concord grapes.
Pro. Amer. Soc. Hort. Sci. 32:365-369.

Wenzel, K., H. H. Dittrich and M. Heimfarth. 1987. Die Zusammensetzung der Anthocyane in den Beeren verschiedener Rebsorten. *Vitis* 26:65-78.

Wiering, H. 1974. Genetics of flower colour in *Petunia hybrida* Hort. *Genen Phaenen* 17:117-134.

安田齊. 1973. 花色の生理生化学 増補版. 内田老鶴圃.

Yokotsuka, K., N. Nishino and V. L. Singleton. 1988. Unusual Koshu grape skin anthocyanins. *Am. J. Enol. Vitic.* 39:288-292.



inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

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

