

緒 論

コムギは熱帯から亜寒帯にいたるまで作付けされている作物で、農作物中最大の栽培面積を有する。コムギの栽培地帯が広い一つの要因は、春播型と秋播型に品種が分化していることがあげられる。北半球では、1月の平均最低気温が -5°C の線の北方と、 10°C の線の南方に春播型が分布する。両線の間に秋播型が分布し、北方で栽培される品種ほど秋播性程度が高い。さらに、秋播小麦の栽培は1月の等温線 -12°C がその北限とされる。この気温が、寒さに対するコムギの限界能力と解されるが、降雪量の多い地方ではこの北限線は内陸の乾燥地帯よりはるかに北方におよんでいる。

北海道は1月の平均気温が各地ともこの限界線以南にあるが、秋播型と春播型の両者が栽培されている。秋播小麦の栽培にとっては冬の気象条件が厳しい地帯であり、とくに道東地方は、ソビエトのヴォルガ河沿岸地帯ないしアメリカ合衆国中央北部からカナダにかけての大平原ほど峻烈でないが、他のヨーロッパ諸国や高緯度のスカンジナビア3国より厳しい条件下におかれている。

秋播小麦は春播小麦に比較して生育期間が長く、かつ生育が旺盛で、“冬損”さえなければ春播小麦より30~80%も多収となる。反面、限界地帯では年次間変動が大きく不安定性がつきまとう。このため、北海道の秋播小麦にとっても耐冬性の問題は古くから最も重要な育種目標の一つとされてきた。耐冬性 (winter hardiness) は、越冬性の作物が冬季の厳しい環境下で越冬する過程において受ける種々の障害に耐えて生き残る能力をいう。

1917年、北海道農業試験場 (以下農試と略す) では海外より385品種を導入して特性を検定した。その結果着目されたのが「Turkey」で、1919年、「Turkey Red」／「Martins Amber」の交配が行われ、1927年「赤錆不知1号」が育成された。この品種の普及によってそれまでの烈しかった冬損の被害が減り、全道的に秋播小麦の栽培が可能になった。この品種は、アメリカ合衆国において

秋播小麦の栽培を150km北進させた「Minhardi」に比肩されるものであり、我が国では最も耐冬性の高い品種として評価された。1943年に育成された「農林62号 (北陸2号／北海70号)」は、網走地方で冬損が甚だしいため適応地帯が上川以南に限定された。雪腐小粒菌核病には比較的強いが、雪腐大粒菌核病には著しく弱いためである。その後、育種の中心が北見農試に移って、同場から「ホクエイ」(1954)、「ムカコムギ」(1968)、「ホロシリコムギ」(1974)が育成された。これらの品種の耐冬性は「赤錆不知1号」と類似しており、さかのぼればいずれも「Turkey」の耐冬性に由来する。しかし、Quisenberry (1938)¹⁴¹⁾によると、「Turkey」の耐冬性は強 (midhardy) であり、最強 (very hardy) より1ランク下位に評価されている。最近育成された「チホクコムギ」(1981)は雪腐小粒菌核病に弱いため、十勝、網走地方に適応地帯が限定されている。以上の道内育成の秋播小麦品種の変遷を見ると、栽培特性に格段の改良がなされたにもかかわらず、耐冬性育種に関しては未だ停滞の域を出ていないといえる。

この間、松尾等 (1945)¹⁰¹⁾、Hirai (1965)⁵⁹⁾の研究があり、とくに富山 (1955)¹⁷⁰⁾は、雪腐小粒菌核病および雪腐大粒菌核病について詳細な研究をおこなって、病原菌による侵害が雪害の主要因であることを明らかにし、また雪腐病防除法の確立に貢献した。薬剤防除の効果は顕著で、麦作に対する貢献は大きい。防除が行われていなかった1950年以前は、秋播小麦と春播小麦の作付けはほぼ相半ばしていたが、1980年以降、稲作転換小麦の増加とあわせて、秋播小麦が約9万haに対し、春播小麦は僅か3,000ha余りで、全道に広く秋播小麦が栽培され、薬剤防除がその必須作業になっている。¹⁰⁷⁾

しかし、薬剤防除は万能とはいえない。成田 (1980)によると、1940年以降、雪腐病類の多発生は40年間に14回を数え、とくに1970年は十勝、網走で廃耕面積が67%に達した。作物統計によれば、1966

～1979年の14カ年の秋播小麦の総被害率は平均31.2%であるが、このうち雪害による被害が50%を占める。また病害虫発生予察年報(道立農試)によると、1970～1985年の16カ年の雪腐病の平均発病度は $21.3 \pm 12.0\%$ であり、秋播小麦栽培は冬損に対して不安定であるといわざるをえない。例年より異常に早く根雪となり、防除の時期を逸することがあり、根雪前の気象条件と土壌条件によってトラクターの走行が困難になることがあり、さらに連作によって病原菌の密度が増加していることを考えると、現行の防除技術で十分対応できるとはいえない。さらに、年や場所により多発菌種を異にしており、その種類も多岐にわたっている。排水不良の低地に発生する褐色雪腐病(*Pythium*属菌)を含め、①雪腐褐色小粒菌核病(*Typhula incarnata* Lasch ex Fr.)、②雪腐黒色小粒菌核病(*Typhula ishikariensis* S. Imai)、③紅色雪腐病[*Fusarium nivale* (Fr.) Sorauer]、④雪腐大粒菌核病[*Myriosclerotinia borealis* Bub. & Vleug Kohn (= *Sclerotinia borealis* Bub. & Vleug.)]の5種類の発生が一般的である。網走支庁管内における最近15カ年(1970～1984)の菌別発病度はそれぞれ① 3.2 ± 3.9 、② 4.3 ± 4.4 、③ 8.9 ± 6.4 、④ $4.3 \pm 4.4\%$ であった。いうまでもなく、病害を克服するためには抵抗性品種を栽培する必要があり、それによってもなお発病する場合には、これを薬剤で防除しなければならないとされる。しかし、ムギ類においては、諸外国においても耐凍性の育種に力を入れている研究機関は多いが、雪腐病抵抗性の育種に積極的に取り組んでいるところは少ない。ワシントン州立大学では、きわめて大規模なほ場検定と接種試験により、雪腐小粒菌核病と紅色雪腐病に対する有用な遺伝子源9品種を1966年に検出した。この中に雪腐病に関する研究の盛んなスカンジナビアおよび日本の品種が含まれていない(Bruehl, 1982)¹⁵⁾。また1972年に「P. I.181268」と「Gaines」の組合わせから「Sprague」が育成された¹⁴⁾。その抵抗性は中庸に止まっているが、多雪地帯では広く普及された。

他方、雪腐大粒菌核病に対する抵抗性は、これを必要とすると思われるカナダおよびソビエトの

情報が極めてとぼしい。北海道においては、楠・長内(1959)⁸¹⁾により、耐凍性と雪腐大粒菌核病抵抗性との間に、密接な遺伝相関があることが見いだされている。また最近のオーチャードグラスにおける雪腐大粒菌核病の研究は、耐凍性に関する認識を深めた。^{1,111)}

古く、Salmon(1917)¹⁴⁸⁾は冬損の原因を①低温、②冠水による窒息、③凍上、④乾燥、⑤水の停滞とし、Vavilov(1935)¹⁷⁵⁾が⑥雪腐病を加え、Grafius(1981)¹⁷⁾は⑦秋播性程度を加えた。小麦が越冬して生き残るためには、栽培条件、土壌条件、気象条件に関連する多くのストレスに耐えねばならない。耐冬性はそれらに対する総合された抵抗性と解されるが、外国の文献ではこれを耐寒性(cold hardiness, tolerance, resistance)と解している場合がある。しかし、耐寒性は耐冬性の基本的要素ではあるが、耐冬性は低温に対する抵抗性に比し一層複雑な特性と解すべきである。一方、酒井(1982)¹⁴⁷⁾は冬季における気象害を寒害と雪害に大別し、寒害(cold injury)を凍害(freezing injury)と、おもに土壌凍結地帯における冬の乾燥害(winter desiccation)に分けている。したがって、植物体の組織および原形質に対する低温の直接的影響について、本報では、耐凍性(freezing hardiness)として統一することにした。また、耐雪性(snow endurance)の概念は松尾ら(1944)¹⁰¹⁾によって、積雪下の光線不足に耐える生理的耐雪性と、雪腐病菌の侵害に耐える耐病性に分けられた。我が国の寒地ないし寒冷地の実用品種は十分な生理的耐雪性を有するとされ、雪圧による物理的損傷は二義的なものと考えられている。したがって、多雪地帯の慣用語である耐雪性は、内容的には雪腐病抵抗性としておき替えることができると考えられる。

我が国では上述のSalmonの分類による②、③、④、⑤の原因となる冬損は知られているが、品種の抵抗性に関する知見は見当たらない。またこれらの種々の原因に共通して重要なのは、越冬後の再生力の問題である。ただし、これらの問題については調査不十分のため本報から除外した。また⑦秋播性程度については、最近、後藤(1979)⁴⁴⁾が

春化要求度の遺伝子分析によって、新たな分級Ⅰ～Ⅶを提案した。しかし、我々が供試した耐冬性の高い外国品種の中には、春化所要日数が100日を越えるものがある。こうした春化要求度のきわめて高い品種は、将来耐冬性育種の素材となる可能性がある。

以上のことから、本報告は耐冬性の要因として耐凍性、雪腐病抵抗性および春化要求度を研究の対象とするものであるが、さらに高い抵抗性をもった系統を育成する目的で、(a) 耐凍性、(b) 雪腐大粒菌核病抵抗性、(c) 雪腐黒色小粒菌核病抵抗性の3要因に対する選抜実験を計画した。4種の雪腐病は低温抵抗性と遺伝的に関係深いとみられる雪腐大粒菌核病抵抗性と、比較的関係の少ない雪腐褐色および黒色小粒菌核病、紅色雪腐病抵抗性に2分される。後者では3種間の抵抗性に関する遺伝的な相互関係が高い。抵抗性が地域に応じて異なる可能性は高く、また各要因のすべてに最高の抵抗性を備える品種の育成は理想ではあつて

も実現はかなり困難と考えられる。このため、本研究は上記(a)、(b)、(c)をそれぞれ育種的にどの程度まで高めることが可能かを確かめようとした。

その前提として、国の内外より約1,000品種を収集して、上記3要因に対する遺伝的多様性を検討し、代表的品種を用いて合理的な検定方法を開発した。また、耐凍性の遺伝については、その情報は比較的少なく、とくに雪腐大粒菌核病抵抗性については全く未知であることから、要因別に耐冬性の遺伝分析を行った。さらに低温順化によって引き起こされる一連の細胞の構造や成分の季節的变化に検討を加え、耐冬性の優れた遺伝子源の成分の特異性を解析した。なお、1977年以来、各地のは場試験と接種検定および電気伝導度法を適用して大規模な選抜実験を行った結果、3つの要因中、2つの要因を備えた若干の系統が見いだされたので、以上を取り纏めて報告するものである。

謝 辞

本論文のとりまとめに当たって、北海道大学教授後藤寛治博士には終始懇切なるご指導をいただき、さらに本稿のご校閲を賜った。また、同教授津田周彌博士および同教授木下俊郎博士に本稿のご校閲を賜り、有益なご助言をいただいた。

前北海道立上川農業試験場長内俊一博士には、本研究の開始当初より特段のご鞭撻とご指導を賜った。前北海道立北見農業試験場小麦科長尾関幸男氏は、研究遂行上の多大な便宜を与えられ、かつご指導いただいた。また、北海道大学名誉教授細川定治博士、同名誉教授酒井昭博士、名古屋大学名誉教授富山宏平博士、帯広畜産大学教授嶋田徹博士、元北海道立北見農業試験場長馬場徹代博士の諸先生および諸先輩には有益なご助言とご鞭撻を賜った。

本研究を行うにあたり、北海道立上川農業試験場畑作科長国井輝男氏には、積極的な調査のご協力とご助言をいただき、北海道立北見農業試験場病虫害学科長斉藤泉博士、同研究職員宮島邦之博士、同前科長坪木和男氏には、植物病理学につい

てのご指導と病原菌接種のご援助をいただき、北海道立中央農業試験場稲作部栽培第一科研究職員稲津脩博士、北海道立北見農業試験場土壤肥料科前科長平井義孝氏、下野勝昭博士には、化学分析についてご指導とご援助をいただいた。また、北海道立中央農業試験場育種科研究職員佐々木忠^男氏、新井利直氏には試料採集と調査でお世話になった。さらに、農林水産省農事試験場麦導入保存研究室、アメリカワシントン州立大学教授 G. W. Bruehl 博士、ソビエトバビロフ研究所 Ja. Nesterov 博士からは貴重な小麦種子を分譲していただいた。

本研究の期間中、共同研究者として絶えず励ましとご協力を惜しまれなかった北海道立北見農業試験場小麦科長牧田道夫博士をはじめ小麦科職員佐々木宏氏、土屋俊雄氏、前野真司氏、荒木和哉氏の諸兄、それに同場職員の各位には種々のご援助をいただいた。

ここに、以上の皆様方に対し、心から感謝の意を表する次第である。

I. 耐冬性の品種間差異

北海道での耐冬性を左右する凍害や種々の雪腐病は、対象となる障害の種類が多いばかりでなく、それらの発生が環境条件と複雑に関連しあうため、一育成地の圃場試験で、毎年の確に検定、選抜を行うことは技術上の困難を伴い、このことが耐冬性品種の積極的な育成を阻んできたといえる。この改善策を見いだすためには、耐冬性に関与する要因をそれぞれ独立に取り上げ、個別に抵抗性を明らかにし、それらの抵抗性因子を集積することが一つの方策と考えられる。

そこで、耐冬性の要因として *S. borealis*, *Typhula* spp., *F. nivale* の雪腐病と凍害を取り上げ、それぞれの検定方法を改善し、その方法を用いて抵抗性

の品種間差異を明らかにした上、抵抗性の相互関係を検討した。

1. 母材の検索

世界各地の耐冬性に関する報告をもとに収集したものと、道内で保存してきた品種・系統を含めて941種の秋播小麦の予備検定を、1974年北見農試で系統無防除栽培の条件下で実施し、越冬株率を調査した。それらの材料は下表のように世界各地の材料が含まれているが、そのうち道内標準品種「ホロシリコムギ」並かそれ以上の越冬率を示した品種・系統は、『強』にランクの144種であった。

表. 世界各地の秋播小麦品種の北見農試における耐冬性

地域	国名	越冬率による分類				合計
		強	中	ヤ弱	弱	
アメリカ	アメリカ	32	132	138	36	338
	カナダ	5	2	2		9
ヨーロッパ	スカンジナビア3国	8	11	5	2	26
	ソビエト	25	17	11	10	63
	スイス・オーストリア	5	9	10	3	27
	ドイツ・オランダ	1	7	26	7	41
	イギリス		2	2	10	14
	その他		6	13	10	29
アジア	トルコ	5	2	11	1	19
	中国	1	6	4	2	13
	日本本州	7	22	52	49	130
	北海道	55	98	63	16	232
合計		144	314	337	146	941

アメリカ、ソビエト、北欧それに道内品種に越冬率の高い品種が多い。翌1975年、そのうちの30系統を上川農試、100系統を北見農試とともに無防除栽培下で越冬率を調査した。その結果、ワシントン州立大学より分譲された雪腐病抵抗性品種、バビロフ研究所より分譲された耐凍性品種、アメ

リカおよびカナダの耐凍性品種、それに道内育成品種・系統に高い越冬率を示すものが認められた。その結果をもとに弱品種を含めて、代表的と思われる25品種・系統を選定して、以下の試験に供試した。

2. 雪腐大粒菌核病抵抗性の高畦栽培による検定

1) 材料と方法

1974~1978年の各年とも9月中旬播種、20cmの高畦栽培とする他は系統栽培直播法畑耕種梗概による。11月中旬、子のう孢子散布による接種を行い、低濃度防除(チオファネートメチル水和剤5,000倍液)と無防除の2処理を設ける。接種源として10ℓの水に100個ほどの子のう盤をすりつぶした懸濁液を、10アール当たり10ℓ散布した。調査方法として発病度は指数0~4(完全枯死)の5段階法により算出し、分散分析および相関係数の計算には $\arcsin\sqrt{\%}$ 変換した値を用いた。以下の他の病害に対しても同様に扱った。

2) 実験結果

高畦、平畦、溝畦の3通りの栽培様式を用い、*S. borealis*による「ホロシリコムギ」の枯死株率をFig. 1に示した。

各年とも *S. borealis* による枯死株率は高畦>平畦>溝畦の関係が明瞭であるが、年により *S. borealis* の発生程度がことなつた。一般ほ場の各年の根雪と地下凍結の状況は下表のようで、1974、1975年は *S. borealis* の多発生により高畦栽培の「ホロシリコムギ」は全株枯死した。1976年は異常に根雪が早く、地下凍結も進まなかつたので、一般ほ場の一部に小粒菌核病が発生したが、この実験の高畦栽培では *S. borealis* が単一発生し、平畦と溝畦には *Typhula* spp. と *F. nivale* の発生が認められた。1977年にも同様の傾向が認められた。1978年は一般ほ場に雪腐病の発生が見られず、冬損皆無

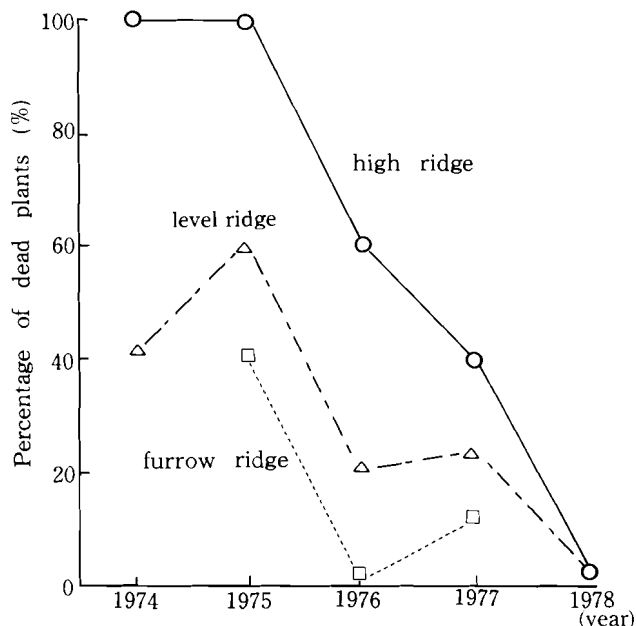


Fig. 1. Comparison of *Sclerotinia* snow blight incidence under different ridge height plots with "Horoshiri".

Note: 1974-1976; not treated with any fungicide
1977-1978; treated with low concentration of thiophanate-methyl

の年であったため、高畦栽培でも「ホロシリコムギ」の枯死株はなかつた。しかし、その発病度は20%を示し、弱品種では70~80%に達した。

これらの実験から、高畦栽培ではいつでも *S. borealis* の単一発生がえられることがわかつたが、1974、1975年のように根雪が遅く、地下凍結のはげしい年には、高畦では一層凍結が助長され、強品種で

表. 北見農試における季節表と冬損状況

播種年度	根雪始	根雪直後の	融雪期	一般ほ場の冬損状況
年	月. 日	地下凍結(cm)	月. 日	
1974	12. 10	20	4. 24	<i>S. borealis</i> 多発生
1975	12. 17	24	4. 26	同 上
1976	11. 19	0	4. 8	<i>S. borealis</i> 少発生
1977	12. 17	10	4. 6	同 上
1978	12. 4	10	4. 20	無

も完全枯死するほどの厳しすぎる条件となった。このため条件を緩和する目的で無防除区と低濃度防除区を設けることにした。発病程度によって品種および系統の反応をより詳細に検定可能となるはずであるが、1977、1978年の少発生年には、無防除区の方が品種間差異がより明瞭であったので、Table 2には高畦栽培の無防除区における発病度を示した。

S. borealis による発病には、兩年とも品種間差異が顕著にみられ、平均発病度は1977年の51%に対し、1978年は31%で、1978年の発病が低かった。しかし、発病度の分布巾は1978年が61%で、1977年の57%をやや上回った。つまり弱品種では兩年とも高い発病度を示したが、強品種では1978年の方が低かった。年次間の相関は0.812***とときわめて高く、品種の順位もよく一致した。2ヵ年を通じて抵抗性母材として卓越した品種は認められなかったが、「Iohardi」、「北海48号」は最も安定した強さを示し、「北系840」、「北見2号」、「農林8号」もかなりの強さを示した。これらに対し、「農林62号」は最も弱く、「C. I. 14106」、「P. I. 172582」、「P. I. 173438」、「Gaines」次いで「Ibis」、「タクネコムギ」は著しく弱かった。

またTable 2でDuncanの多重検定によりabと分類した10品種系統は、最強のaグループと有意な差は認められなかったが、年次間の差が大きく、道内品種を代表する「ホクエイ」、「赤錆不知1号」、「ホロシリコムギ」、「ムカコムギ」およびソビエトの品種は、1977年の発病度が高く、やや不安定であった。

3. 雪腐小粒菌核病・紅色雪腐病抵抗性の接種検定

1) 材料と方法

Typhula spp. および *F. nivale* の接種検定と常発地(岩見沢)での *T. incarnata* を主体とする冬損を検討した。

(1) *T. ishikariensis* の接種検定：1976、1977年9月中旬、野外で苗箱(25×40×12cm)に播種し、

11月20日病原菌を接種した。接種菌の培養はBruehlらの大量培養法に準じた。すなわち、三角フラスコに大麦種子(Bruehlらは小麦ふすまと砂をまぜたものを使用)を入れ、同量の水を加え、1日吸水させた後蒸気滅菌し、その培地にぶどう糖加用じゃがいも煎汁平板寒天(PDA)を数個接種し攪はんする。綿栓の上からアルミホイルで被覆し、水分蒸発を防いだ状態で、約60日間7℃の恒温室で培養し、これを接種源として用いた。接種後の苗箱は水分を含ませた脱脂綿で被覆し、低温恒温室で2℃に60日間保存した。1区1品種24個体、4反復とし、処理後温室で再生させ発病度を調査した。

(2) *F. nivale* の接種検定：1979年9月22日、野外で苗箱に播種し、11月26日病原菌を接種した。接種菌の培養および接種方法は前記の雪腐黒色小粒菌核病と同様の方法を用いた。1区1品種24個体、2反復とし、処理後60日目まで温室に運び出し、再生させ発病度を調査した。

(3) *T. incarnata* 主体のほ場検定：中央農試稲作部ほ場で9月上～中旬に播種、系統栽培法によった。1区1品種80個体を供試し、1978年は乱塊法3反復、1979年は5反復とし、融雪後発病度を調査した。

2) 実験結果

1977年北見農試のほ場で、溝畦栽培を行って脱脂綿で被覆することによって地下凍結をやわらげ、葉上に菌を接種し、さらに多湿条件を与えるため脱脂綿で被覆したにもかかわらず、*T. ishikariensis* の発生条件としては充分でなかった。接種源として菌糸を多く含み菌核が少ないものを用いたため、ほ場条件で菌糸は死滅し、発病に十分な菌核が不足したためと推測される。なお1985年に実施した菌核のみを接種源として用いたほ場での実験は、十分な発病を得ることができたが、これについては第V章で触れる。

低温恒温室を利用した接種試験では、菌量と湿度の条件が充分であれば、比較的均一な発生条件を作ることができた。*T. ishikariensis* と *T. incarnata* を接種した場合の処理日数と発病の関係を示したのが Fig. 2 である。

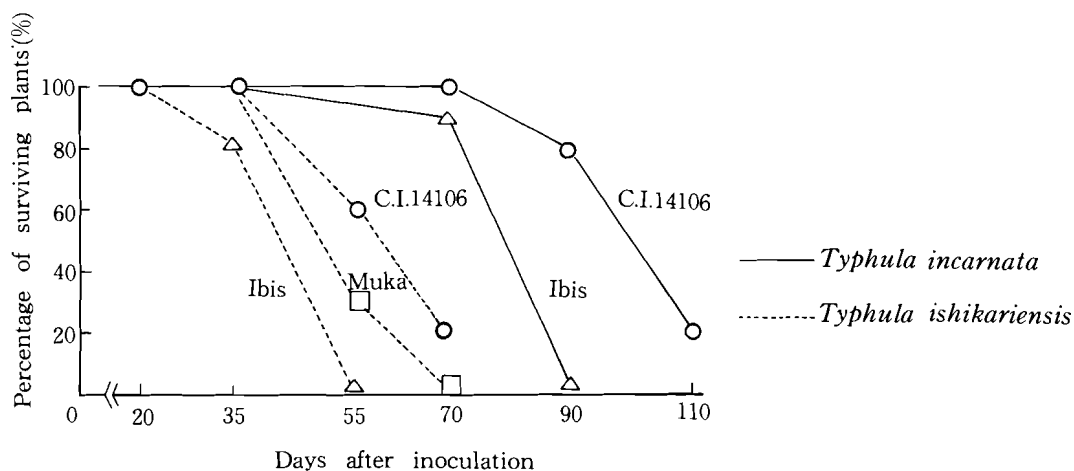


Fig. 2. Relation between the incubation period and the percentage of surviving plants among wheat varieties inoculated by two *Typhula* species in cold chamber.

この方法で品種間差異が明瞭になるのには、*T. ishikariensis* では接種後50~60日、*T. incarnata* では90日の期間が必要とみられた。

Table 2には *T. ishikariensis* および *Fusarium nivale* の接種試験の結果と中央農試稲作部のほ場試験における *T. incarnata* による枯死株率 (1978) と発病度 (1979) を示した。いずれも品種間差異が顕著であるとともに、病原菌と検定方法が異なるにもかかわらず、3者の間には高い相関がえられ、*T. ishikariensis* と *T. incarnata* の間は 0.633^{***} (1978)、 0.555^{**} (1979)、*T. ishikariensis* と *F. nivale* の間は 0.704^{***} であった。いずれの相互関係も二次曲線的傾向を示した。

T. ishikariensis と *T. incarnata* の両者に対し、ともに抵抗性とみられたのは「C. I. 14106」、「P. I. 173438」で、「農林62号」、「北系628」をやや上回った。「P. I. 172582」は *T. ishikariensis* には強いが、*T. incarnata* にはやや劣った。「Gaines」、「Ibis」、「Minturki」、「Iohardi」はともに著しく弱かった。またソビエトの4品種「USSR 40604」、「Moscow 1」、「Valujevskaja」、「Lutescens 0329」は *T. incarnata* にはそれほど弱くないにもかかわらず、*T. ishikariensis* には著しく弱かった。これに対し道内品種の「赤錆不知1号」、「ホクエイ」、「ムカコムギ」、「ホロシリコムギ」は、両菌に対してかなり強かった。ただし「タクネコムギ」は *T. incarnata*

には比較的強いが、*T. ishikariensis* に著しく弱かった。*T. incarnata* のほ場試験は、1978年が中発生、1979年が少発生であったが、年次間の相関は 0.715^{***} と高かった。これは主として弱品種群と強品種群間の差が顕著であったためと考えられる。*F. nivale* に対し最も抵抗性を示したのは「C. I. 14106」、「P. I. 173438」、「P. I. 172582」の3品種で、それに次ぐものとして「北系628」が比較的優れた抵抗性を示した。

4. 耐凍性の検定

1) 材料と方法

(1) 地表露出法： 1977年9月中旬、素焼き8寸鉢に播種し、11月20日積雪をさけるため吹き抜き小屋に移し、1月11日 -22.9°C 、1月18日 -21.4°C の最低気温にさらした。1月19日温室に移して再生させ凍結による被害度を調査した。1区1品種15個体、4反復とした。調査方法として被害度は指数0~4 (完全枯死) の5段階法により算出した。

(2) 冠部凍結 (Crown freezing) 法： 1979年9月中旬系統栽培法により播種。11月24日は場より抜き取り、土を除去し、地上部も根部も露出した状態で、低温装置を用いて低温処理を行った。温度サイクルは 0°C から開始し、3時間で徐々に下

げ、 $-12 \pm 2^\circ\text{C}$ で16時間処理し、その後6時間で 0°C とした。処理後温室で再生させ、凍結による被害度を検定した。1区1品種15個体、2反復とした。

(3) 電気伝導度 (Electric Conductivity) 法：1982年9月16日～18日系統栽培直播法により播種。11月中旬から12月上旬にかけて、ほ場より抜き取った小麦から新鮮でかつ同一部位を所定量とり、そのサンプルを適度に湿らせたろ紙上におき低温で凍結処理する。凍結処理は低温恒温室を用い、室温から徐々に所定の温度まで下げ、16時間ほど凍結処理した後、徐々に室温に戻す。融解したサンプルを脱イオン水40ml中に浸漬し、 5°C の恒温室で24時間電解質を溶出させる。その溶液のE.C.量を電気伝導度計で測定した。

2) 実験結果

地表露出法、冠部凍結法および電気伝導度法を検討したが、いずれの方法も病害の検定に比べると精度はかなり高く、また3者の間には高い相関がえられた。地表露出法と冠部凍結法は 0.733^{***} 、冠部凍結法と電気伝導度法は 0.768^{***} ($n=22$) で

あり、検定方法による差は比較的小さかった。しかし Table 2 の分類のように、地表露出でb級の12品種は、冠部凍結法でさらに細分が可能となった。

電気伝導度法を精度高くおこなうために、凍結処理温度とE.C.値の関係を検討した。耐凍性の異なる8品種を葉部と茎部について、それぞれ -11.5 、 -13.5 および -15.0°C の3段階で処理し、さらに葉部のみを -18.0 、 -20.0 および -22.0°C の3段階で凍結処理を行いE.C.値を測定した。また同一材料を用いて -15.0°C で冠部凍結法により耐凍性を検定した。これらのE.C.値と被害度を Table 1 に示す。

訓子府における11月中旬の平均気温は 3.3°C 、最低気温は -1.6°C で、コムギはよくハードニングされるようになる。この時期のE.C.値を Table 1 でみると、 -11.5°C で凍害が現れはじめ、 -15.0°C では強品種「Valujevskaja」、「Moscow 1」にも少し被害が現れ、弱品種「Ibis」、「Gaines」ではかなりの被害が発生する。 -18.0°C になると強品種でもほとんどが凍死の状態となる。葉部と茎部を比較すると、 -11.5°C および -13.5°C では茎部のE.C.値が葉部より高く、葉部より茎部において凍結被

Table 1. Varietal differences in E.C. value under some freezing treatment temperatures and degree of injury based on crown freezing method

Varieties	E. C. value($\mu\text{v}/\text{cm}/\text{g}$)									Degree of freezing injury (%)
	-11.5°C		-13.5°C		-15°C		-18°C	-20°C	-22°C	
	Leaf	Stem	Leaf	Stem	Leaf	Stem	Leaf	Leaf	Leaf	
Valujevskaja	24 ab	71 a	158 abc	184 ab	210 a	199 ab	738 cde	645 a	872 c	88 a
Moscow 1	18 a	72 ab	143 a	168 a	220 abc	197 a	667 abc	643 a	845 bc	18 a
Horoshiri	31 bcd	89 abcd	196 e	217 abcde	290 abc	206 abc	681 abcd	629 a	836 bc	59 b
Muka	26 abc	77 abc	143 a	197 abc	330 cd	206 abc	701 cd	629 a	836 bc	51 b
P. I. 173438	35 bcd	107 cde	173 cd	209 abcd	370 cde	223 d	592 a	578 a	787 ab	91 c
C. I. 14106	38 d	115 de	151 ab	214 abcde	380 de	242 e	602 ab	562 a	754 a	81 c
Ibis	53 e	135 e	216 f	315 f	500 f	287 f	757 cde	640 a	854 bc	92 c
Gaines	34 bcd	105 bcd	250 g	289 f	520 f	280 f	825 e	657 a	862 c	88 c
Mean	32	96	179	224	350	230	695	622	832	61
F test	**	**	**	**	**	**	**	**	**	**
l. s. d. (5%)	11	11	58	51	88	15	88	49	61	15
C. V. (%)	29	6	25	13	21	5	10	6	5	27

害が早く現れる。しかし、 -15.0°C になると、中〜弱品種では葉部の被害が大きくなる。いずれの温度段階においても、各品種の葉部と茎部の E.C. 値の関係はきわめて密接であった ($r=0.867^{**}\sim 0.953^{***}$)。凍結処理の分散分析の結果は、いずれ

の処理においても品種間に高い有意性が認められた。しかし、 -15°C 以上と -18°C 以下では品種の反応が異なった。

すなわち、 -11.5 、 -13.5 および -15.0°C の相互間には、とくに茎部において高い相関が認められ

Table 2. Varietal differences of degree of injury caused by snow molds and freezing

No. Varieties	Origin	<i>S. borealis</i>			<i>T. ishikariensis</i>		<i>T. incarnata</i>		<i>F. nivale</i>		Freezing		Osmotic value
		1977	'78	Mean*	1977*	1978+*	'79*	1979*	1977*	'79*	1978	(CaCl ₂ mol)	
1	USSR 40604	U.S.S.R.	41	31	36 ab	43 fgh	13 ab	12 abc	19 abc	27 ab	25 ab	0.33	
2	Moscow 1	"	37	31	34 ab	34 def	16 ab	28 d	31 abcd	21 a	43 b	0.38	
3	Valujevskaja	"	49	23	36 ab	49 gh	16 ab	5 a	27 abcd	12 a	21 a	0.37	
4	Lutescens 0329	"	49	21	35 ab	47 gh	22 abcd	5 a	16 abc	25 ab	14 a	0.39	
5	Iohardi	U.S.A.	34	14	24 a	43 fgh	42 de	9 ab	28 abcd	21 a	40 b	0.34	
6	Minturki	"	49	26	38 ab	43 fgh	55 e	25 d	50 de	33 b	92 fghij	0.29	
7	C.I. 14106	"	79	64	72 de	6 a	5 a	4 a	6 a	51 bc	83 efgh	0.27	
8	P.I. 172582	"	74	63	69 de	9 ab	19 abc	10 abc	7 a	70 de	94 ghij	0.28	
9	P.I. 173438	"	64	67	66 de	10 ab	4 a	4 a	7 a	67 cde	98 hi	0.28	
10	Gaines	"	66	64	65 d	54 h	59 e	62 f	64 ef	54 cd	92 fghij	0.27	
11	Ibis	Holland	54	46	50 bc	55 h	38 cd	46 e	82 f	95 f	100 j	0.24	
12	Akasabi shirazu 1	Sapporo	56	15	36 ab	20 abc	12 ab	7 ab	22 abc	37 b	85 efghi	0.33	
13	Norin 8	"	34	20	27 a	29 cde	11 ab	9 abc	47 de	37 b	67 c	0.32	
14	Norin 62	"	87	75	81 e	14 ab	5 a	13 abc	21 abc	36 b	95 hij	0.31	
15	Hokkai 48	"	30	18	24 a	29 cde	17 abc	5 a	17 abc	61 cde	79 cdef	0.30	
16	Hokuei	Kitami	46	17	32 a	18 abc	13 ab	7 a	19 abc	34 b	67 c	0.33	
17	Kitami 1	"	42	15	28 a	29 cde	16 ab	5 a	14 abc	37 b	83 efgh	0.32	
18	Kitami 2	"	32	22	27 a	22 bcd	10 ab	11 abc	22 abc	34 b	48 b	0.31	
19	Kitami 3	"	39	16	28 a	21 bcd	8 ab	7 ab	14 abc	34 b	68 cd	0.31	
20	Kitami 18	"	45	24	35 ab	49 gh	28 bcd	18 bcd	62 ef	37 b	89 fghij	0.27	
21	Muka	"	59	19	39 ab	14 ab	15 ab	11 abc	18 abc	40 b	72 cd	0.31	
22	Horoshiri	"	50	18	34 ab	19 abc	7 ab	7 ab	22 abc	36 b	73 cde	0.32	
23	Takune	"	74	46	60 cd	40 efg	8 ab	19 cd	37 cd	74 e	100 j	0.28	
24	Kitakai 628	"	51	16	34 ab	16 abc	7 ab	7 ab	12 ab	51 bc	81 defg	0.29	
25	Kitakei 840	"	38	16	27 a	53 h	13 ab	14 abc	26 abcd	32 b	49 b	0.32	
Mean			51	31	41	31	18	14	28	42	70	0.31	
F test			**	**	**	**	**	**	**	**	**		
l.s.d.(5%)			23	18	15	13	19	9	20	15	12		
c.v.			27	36		29	65	52	35	25	9	12	

$$\text{Degree of injury} = \frac{(\text{Number of plants in every class} \times \text{proper indices})}{(\text{Number of total} \times \text{Maximum index})} \times 100$$

+ : Percentage of dead plants

* : Classification is based on Duncan's multiple range test at 5% level.

** : Significant at 1% level.

($r=0.812^{**}\sim 0.952^{***}$)、また-18、-20および-22°Cの相互の関係も密接であるが($r=0.863^{**}\sim 0.970^{***}$)、-15°C以上と-18°C以下の間には何ら有意な相関は認められなかった($r=-0.218\sim 0.677$)。-18°C以下になると「P.I. 173438」と「C.I. 14106」のE.C.値は他の品種より低い値を示し、明らかに異なる反応を示した。また、葉部、茎部ともに-11.5、-13.5および-15.0°Cの凍結処理におけるE.C.値は、冠部凍結法による被害度と密接な関係を示し($r=0.872^{**}\sim 0.934^{***}$)、とくに-15.0°Cの葉部において品種間の分散が最大となり、被害度の相関が最も高かった。これに対し-18°C以下の場合には被害度との相関はいずれも有意とならなかった($r=-0.034\sim -0.449$)。コムギの葉部および茎部は露出の状態では-12°Cから被害が現れはじめ、ほ場で栽培されている状態では、-23°Cでも強品種は生存が可能である。

3つの方法を通じて「Valujevskaja」がもっとも強く、同じソ連の3品種と「Iohardi」も強い耐凍性を示した。これらに比べると「北見2号」、「北系840」はやや劣るが、従来道内品種中最も耐凍性であるとされていた「農林8号」をやや上回っている。「ホクエイ」、「ホロシリコムギ」、「ムカコムギ」は「赤錆不知1号」よりややまさると判定されるが、「タクネコムギ」は、「P.I.172582」、「P.I.173438」、「Gaines」程度であり、「Ibis」はこれらよりさらに劣って最弱であった。

5. 凍害および各種雪腐病害に対する品種の反応

25品種系統について、凍害および3種の雪腐病による被害度の相互関係を一括してTable 3に示した。

これによると、凍害と *S. borealis* の間にはいずれの年にも正の有意な相関 ($r=0.433^*\sim 0.550^{**}$) がえられ、耐凍性品種は *S. borealis* に対しても抵抗性の傾向を示した。しかし「USSR 40604」、「Valujevskaja」、「Lutescens 0329」はきわめて耐凍性であるが、*S. borealis* にはあまり強くない。一方、「北海48号」のように *S. borealis* には最強でありながら、耐凍性はむしろ弱い特異な反応を示す品種がみられた。

凍害と *T. ishikariensis* の間には、-0.217、-0.320と負の関係、凍害と *T. incarnata* の間には0.050~0.340と正の関係が存在したが、ともに有意性は認められなかった。

S. borealis と *T. ishikariensis* の間には、両年とも比較的弱いながら負の関係がみられる ($r=-0.352, -0.207$)。いずれも有意ではないが、*S. borealis* の2カ年の平均被害度と *T. ishikariensis* との関係を図式化すると Fig. 3 のようになる。

Fig. 3によると、25品種系統は4群に大別される。この散布図で最もかけ離れた品種はA群の3品種(Gaines, Ibis, タクネコムギ)と、D群の4品種(C.I.

Table 3. Correlation coefficients between degree of injury caused by several snow molds and that of freezing

		<i>S. borealis</i>		<i>T. ishikariensis</i>		<i>T. incarnata</i>		<i>F. nivale</i>		Freezing injury	
										Exposure - treatment	Crown - freezing
		1978	1977	1978	1979	1978	1979	1979	1979	1979	
<i>Sclerotinia borealis</i>	1977	0.812***	-0.352	0.091	0.150	-0.083	0.443*	0.550**			
"	1978		-0.207	0.041	0.354	0.061	0.524**	0.485*			
<i>Typhula ishikariensis</i>	1977			0.633***	0.555**	0.704***	-0.127	-0.320			
<i>Typhula incarnata</i>	1978				0.715***	0.680***	0.050	0.091			
"	1979					0.799***	0.340	0.289			
<i>Fusarium nivale</i>	1979						0.249	0.241			
Freezing injury	1977							0.733			

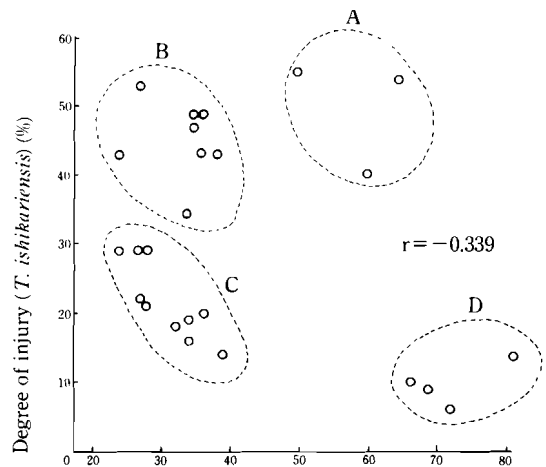
14106, P.I. 172582, P.I. 173438、農林62号)である。A群は *S. borealis* と *T. ishikariensis* の両方に弱く、とくに「Gaines」は非耐冬性である。D群は *T. ishikariensis* に抵抗性を示すが、*S. borealis* には最弱である。残りの18品種系統は *S. borealis* には比較的強いが、*T. ishikariensis* に弱いB群と、*T. ishikariensis* にも比較的強いC群に分かれる。ここでC群の10品種系統はすべて道内で育成されたものであり、B群にはソビエトおよびアメリカ品種が含まれる。

6. 論 議

富山¹⁷¹⁾は、麦類の冬損は主として病原菌によるものであるとして、雪腐病の研究に先鞭をつけ、水銀剤による総合防除法を確立した。その当時、北海道農試と道立北見支場の小麦育種では抵抗性品種の探索を中心に品種間差異とその年次変異を調査し、ハードニング過程と被害度から、耐冬性を耐寒型・耐雪型・非耐冬型に3区分した。「モスコフスカヤA」、「農林62号」「U-13」、がその代表品種であった。^{61,114)}

しかし、ここでは接種試験による雪腐病抵抗性の検定は行われず、女満別表類試験地の火山性土で無磷酸、晩播栽培による *S. borealis* 抵抗性の検定⁸⁰⁾がおこなわれたにすぎなかった。なお当時確立された地表露出法による耐寒性検定⁷⁸⁾は、その後も育種に利用されている。

近年、牧草分野においても雪腐病および凍害に関する研究が盛んで、能代¹¹¹⁾は植物体を試験管内に入れ、子のう胞子をスプレーして密封し、冷蔵庫内で発病させ、*S. borealis* 抵抗性検定を行う方法を提唱しており、阿部¹⁾はハードニング処理した幼苗で、耐寒性検定のできる技術を開発した。一方本州では、古く滝島^{167,168)}そして松尾等^{191,101)}は北陸地方で耐雪性の研究を行い、高さ3寸の高畦、平畦および深さ3寸の溝畦の畦型の差異により積雪下の地表温度、温度条件が異なり、病害の発生に差が生



Degree of injury (*S. borealis* in 1977, and 1978) (%)

Fig. 3. Relation between degree of injury caused by *Sclerotinia borealis* and that of *Typhula ishikariensis*.

ずることを認めており、また品種の耐雪力は組織の硬化あるいは糖含量の蓄積と貯蔵量の大きさの二面を併有するものが優れるとしている。東北地方で、平井ら⁵⁹⁾は耐病性の研究を進め、抵抗性と炭水化物の消耗あるいは蛋白の分解との関連を検証し、さらには細胞単位で寄主の代謝の研究を試みた。また品種間差異の検定法として、富山¹⁷⁰⁾の実験法を採用し、葉身に接種した病斑の伸展度を測定し、品種間差の有意性を認めている。

Cormack and Lebeau²⁴⁾は植物体に菌を接種して低温恒温室で処理する方法を初めて試みた。Bruehlら¹²⁾は、その方法を育種に利用しやすく簡便にし、ほ場検定とあわせて10,000品種系統より *Typhula* spp. と *F. nivale* に強い「C. I. 14106」等の母材を検出した。さらに、ほ場で菌接種する方法も試み、発病を高めることに成功している。

Jamalainien⁶⁴⁾はスカンジナビア半島における冬損を調査し、北欧品種の各種雪腐病に対する抵抗

性をほ場および室内接種検定によって検討している。凍害に関する研究は極めて多いが、検定法については、カナダ¹⁸³⁾、アメリカ¹⁷⁷⁾、ソビエト^{28, 136)}では、ほ場検定とあわせてハードニング処理したコムギの実生～幼苗の各種生育段階での検定が実施されており、育種にひろく利用されている。

北海道のように、狭い地域に各種の雪腐病が混発する条件下に適応する耐冬性品種を育成するためには、冬損の諸要因に対し抵抗性の材料が必要であり、少なくとも *S. borealis* と *Typhula* spp. および凍害を考慮した育種方法が必要となる。本実験はこの3種について検定方法を個別に改善し品種の抵抗性とそれらの相互関係を検討したものである。

1) 検定方法

S. borealis 抵抗性については、Cormack and Lebeau²⁴⁾の室内接種検定をも実施したが、プラスの温度域(2°C前後)では多湿条件となり、マイナスの温度域(-5°C前後)では被覆物が凍結し、十分な発病が得られなかった。積雪下で乾燥する条件を作ることが要点と考えられた。ほ場での検定方法として、畦型の差異により発生する雪腐病の種類が異なるという報告をもとに、高畦栽培を利用した。この試験区は過去数年来 *S. borealis* の単一発生で推移しており、精度の点ではまだ問題は残されるが、検定方法として充分役立つものと考えられた。*S. borealis* とは逆に、北見農試のほ場で *Typhula* spp. を検定する方法は、1978年におこなった実験では、発病が充分でなかった。しかし、1985年におこなった菌核だけを用いる方法は十分な発生がえられた。Bruehlらの低温恒温室を利用した接種検定の方法は比較的精度を高めることが可能であり、常発地帯でのほ場検定の結果とも一致しており、優れた方法といえる。最近百足¹⁰⁵⁾は、緑体春化施設を用いて、コムギに光線をあてて検定する方法を開発しており、戻し交雑を利用した世代短縮が可能としている。しかし、育種に利用するという点では、大量に処理できる簡便法をさらに検討していく必要があると考えられる。耐凍性の検定方法としては、地表露出法、冠部凍

結法、E.C. 法ともに優れた方法であり、3者の間に処理温度の違いはあるが、処理法に対する品種の反応はおおむね一致した。

2) 抵抗性母材

抵抗性母材については、アメリカ^{12, 177)}、ソビエト¹³⁸⁾、カナダ¹⁴³⁾、北歐⁶⁴⁾、日本本州^{68, 101, 168)} および北海道^{51 ~ 53)}の報告をもとに多数収集し、数カ年にわたってほ場での検定を続けてきたが、これらの材料はそれぞれの栽培地帯の環境を背景とした特殊性を反映しており、冬損の諸要因に対しすべて抵抗性をもつ材料は見いだされなかった。この実験の供試材料は、それら品種のうち特徴的と思われるものと、道内の育成品種および系統に限定されたが、ほぼ要因別に特性を代表しているものと考えられた。

S. borealis に対する抵抗性母材に関しては、北見農試における過去の試験^{52, 53)}が取り扱った材料も多い。その結果によると、耐寒性品種は *S. borealis* に対しても強いことが示され、 $r=0.682^{***}$ ($n=36$) の高い相関をえている。これに対し本実験では、 $r=0.443^* \sim 0.550^{**}$ ($n=25$) とやや低かったが、これは主としてソビエトの4品種が耐凍性のわりに、*S. borealis* に対してあまり強くなかったためである。しかし、総体的には *S. borealis* に罹病することと凍害の関連は強いとみられ、感染に先立って低温による寄主体の体質的变化が必須条件であるとする尾崎¹³²⁾の牧草における結論を支持する結果となる。なお、検定方法を異にする他の報告の品種間差異との細部の違いについては、将来さらに研究を深める必要がある。

Typhula spp. に対する抵抗性母材については、*T. ishikariensis* と *T. incarnata* の両菌に対する抵抗性に基づいた評価によると、Bruehlらの選抜材料がもっとも優れ、北海道の育成材料にもそれに準ずるものがいくつか認められる。また両菌に対する品種の反応は全体的に類似している。ただし厳密には両菌に対する抵抗性には多少の差のある可能性も含まれている。

Bruehl and Cunfer¹¹⁾によれば「C.I.9342」は積雪100~120日のワシントン州で「C.I. 14106」より優り、「C.I. 14106」は積雪期間150日以上アイダ

ホ州で常に「C.I. 9342」より強い。一方、貯蔵炭水化物含量は「C.I. 9342」で少なく、含量の多い「C.I. 14106」の耐病性が積雪期間のより短いワシントン州で劣ることから、「C.I. 9342」は未知の抵抗性要因を持っている可能性があるとしている。本実験においても、Fig. 3のBおよびCグループの品種に、*T. ishikariensis*と*T. incarnata*に対して異なる反応を示すものが認められている。

耐凍性の母材としては、ソビエトおよびアメリカ中央北部育成の品種が極めて強い。また Roberts and Grant¹³³⁾や Warnes and Johnson¹⁷⁷⁾の報告にみられるアメリカ、カナダの強品種はほぼ同等の強さとみられ、予備試験の段階でも評価の高い「Winoka」「Kharkov」は最強に評価された。

3) 品種の分類

耐凍性と *S. borealis* 抵抗性および *T. ishikariensis* と *T. incarnata* 抵抗性はそれぞれ正の有意な相関があり、前二者と後二者の間には有意な関係がないことから、Fig.3のように4つのグループに品種系統を類別することができる。即ち、いずれの冬損要因にも弱いA群は非耐冬型であり、B群は耐凍型、C群は耐凍、耐雪の中間型、D群は典型的な耐雪型となる。耐雪性の概念には、積雪下での衰弱と耐病性の相互関係など、なお未知の生理的要因を含むと見られるが、ここでは *Typhula* ssp. 抵抗性によって表現されると見たわけである。

4) 抵抗性の相互の反応性

すでに述べてきた諸要因の抵抗性相互の間には、一方的な選抜によって他方の抵抗性を低下させかねない懸念を含むものがある。広川⁶¹⁾は札幌におけ

る5カ年の冬損被害度と北見における3カ年の凍害被害度との相関を求め、 $r=0.422$ ($n=20$) を得た。そしてさらにこれから札幌における小被害年に対する大被害年の被害度増加率と北見の凍害被害度との相関を求め、 $r=-0.531^*$ と有意な負の関係をj得ている。このことから耐凍性品種は多雪地帯では年次変異の巾が大きく積雪の早い年ほど被害が著しいとしている。

本実験においても Table 3の凍害と *T. incarnata* あるいは *S. borealis* と *T. incarnata* の関係でも、*T. incarnata* の少発生年(1979)で相関は高く、多発生年(1978)で低くなっている。さらに被害の厳しい年次では、接種検定による *T. ishikariensis* と凍害および *S. borealis* との関係に近づくことも考えられる。Fig. 3によれば、*S. borealis* と *T. ishikariensis* の間には全体として負の傾向が示されている。しかし負の相関は有意ではなく、道内育成の10品種系統が *S. borealis* と *T. ishikariensis* の両者に強いグループとして存在する。このことは、この両菌抵抗性を兼備する品種、あるいは種々の雪腐病に対し広く抵抗性を示す耐冬性品種育成の可能性が考えられる。

両菌抵抗性を兼備する品種の育成を目的としておこなった、耐寒型×耐雪型の雑種後代を北見と札幌で相互に選抜した実験⁵⁰⁾によると、*S. borealis* と *Typhula* spp. の両者に強い系統は、強い淘汰を加えた集団からよりも、むしろ弱い淘汰を加えた集団から多く見いだされている。これらのことは、本実験で取り上げた4種の雪腐病と凍害の抵抗性検定を的確に行う必要があると同時に、選抜強度に対する検討も重要であることを示唆している。

II. 耐冬性の遺伝

前章では、秋播小麦の主要な冬損要因である *S. borealis*、*Typhula* spp.、*F. nivale* ならびに凍害について、検定方法の改善を試み、これを代表的な25品種系統の分類に適用した。これらの品種系統の中には、現在道内の奨励品種を凌駕する抵抗性のものが見いだされ、耐冬性育種の交配母本として供試されているが、その遺伝的行動や情報には不明の点が多い。そのため、前章で扱った *S. borealis*、*Typhula* spp. 2種と凍害について、雑種集団を用いてダイヤレル分析を行い遺伝的解析を試みた。さらに要因間の相互関係等遺伝的統計量を推定し、育種の実際に役立てようとした。

材料および方法

1) 供試材料

従来の知見と前章の分類から、次の7品種系統を交配親として選定した。

- Moscow 1 : 古いソビエトの品種。耐凍型。
 農林8号 : Turkey Red II / 白肌2号。耐凍型。
 P.I. 173438 : トルコ原産。雪腐小粒菌核病抵抗性。
 北系628 : 北系7/ホクエイ//Ponca/北海250号。中間型。
 ホロシリコムギ : 北系8/北海240号。中間型。
 ムカコムギ : Kanred/ナンプコムギ//北成9号。中間型。
 Gaines : (Norin 10 / Brevor)-14 / (Orfed/Hybrid 50)-3//Burt. アメリカ太平洋岸北西部の短稈多収品種。耐冬性弱。

1976年、これらの品種系統間で片側21通りの交配を行い (Table 4)、1977年 F₁ 養成、1978年 F₂、1979年 F₃ の雑種集団を用いた。

2) 検定方法と栽培条件

(1) *Sclerotinia borealis* : 系統栽培直播法畑耕種梗概により1978年、1979年ともに9月中旬播種。ただし高畦栽培により、1区1品種、1組合せ各80個体、乱塊法10反復とし、融雪後発病による被害度を調査した。

(2) *Typhula ishikariensis* : 1978年9月18日野外でバットに播種し、11月24日病原菌を接種した。接種後+2℃の低温恒温室で50日間処理した。1区1品種、1組合せ各24個体、6反復とし、処理後温室で再生させ発病による被害度を調査した。

(3) *Typhula incarnata* : 中央農試稲作部で系統栽培直播法畑耕種梗概により、1978、1979年ともに9月8日播種。1品種、1組合せ各80個体、乱塊法6反復とし、融雪後発病程度を判定した。

(4) 凍害 : 1978年9月14日、系統栽培直播法畑耕種梗概により播種。1区1品種、1組合せ各30~40個体、2反復とし、11月24日ほ場より抜き取り、土を除去し、冠部凍結法により、-15±1℃で低温処理した。処理後温室で再生させ凍害による被害度を判定した。

なお検定の処理条件の詳細は前章と同一である。

3) 調査方法

被害指数は *S. borealis* は0~4 (完全枯死) の5段階、*T. ishikariensis* および凍害は0~5 (完全枯死) の6段階として、個体単位に指数を与え、次式から被害度 (%) を算出した。

$$\text{被害度 (\%)} = \frac{\sum (\text{各段階の個体数} \times \text{当該指数})}{\text{総個体数} \times \text{最高指数}}$$

なお、*T. incarnata* は0~5 (完全枯死) の6段階の指数を用いて区単位で観察した。

4) 統計分析

統計分析には $\text{arc sin} \sqrt{\%}$ 変換した値を用いた。

ダイヤレル表の分散分析には相反交雑のない Jones

のモデルを用い、遺伝分散の成分推定は、Hayman、Jinks によった。

実験結果

1. 親品種とF₂、F₃ 集団の分散分析

S. borealis、*T. ishikariensis* 接種および凍害

処理のF₂集団と、*T. incarnata* 自然発病のF₃集団ならびに親品種について、被害度の平均値と分散を一括して Table 4に示した。

被害度の大きさや分布曲線は要因によって異なった。*S. borealis* は被害度が中程度を中心に分布したが、*T. ishikariensis* は軽微な方にやや偏り、逆に凍害は被害度の大きい方に偏った。しかし、分

Table 4. Half diallel cross table for mean and variance of degree of injury caused by *S. borealis*, *T. ishikariensis*, *T. incarnata*, and freezing in F₂ and F₃ populations and their parents.

Cross		<i>S. borealis</i>		<i>T. ishikariensis</i>		Freezing		<i>T. incarnata</i>
		\bar{x}	s^2	\bar{x}	s^2	\bar{x}	s^2	\bar{x}
1	Moscow 1 / Norin8	39	40	43	18	50	32	37
2	" / P.I. 173438	51	42	32	23	61	15	29
3	" / Kitakei 628	39	35	36	27	60	28	28
4	" / Horoshiri	37	36	45	29	61	21	31
5	" / Muka	40	36	42	25	58	28	30
6	" / Gaines	47	38	45	29	56	43	49

7	Norin 8 / P.I. 173438	50	39	30	27	76	8	29
8	" / Kitakei 628	35	29	41	23	75	7	29
9	" / Horoshiri	38	34	32	24	72	11	28
10	" / Muka	37	32	37	24	75	6	27
11	" / Gaines	46	33	45	27	68	13	40

12	P.I. 173438 / Kitakei 628	50	34	23	12	85	1	26
13	" / Horoshiri	49	36	28	19	80	3	29
14	" / Muka	52	44	28	17	76	7	28
15	" / Gaines	53	36	31	20	78	6	30

16	Kitakei 628 / Horoshiri	37	30	34	21	75	6	31
17	" / Muka	36	30	33	19	67	19	31
18	" / Gaines	40	32	33	20	83	4	43

19	Horoshiri / Muka	41	34	31	16	72	12	29
20	" / Gaines	44	38	36	20	69	19	43

21	Muka / Gaines	43	34	34	21	73	11	45

1	Moscow 1	42	43	42	20	53	33	36
2	Norin 8	39	35	35	19	61	28	31
3	P.I. 173438	56	32	13	4	85	1	24
4	Kitakei 628	37	32	30	18	77	6	29
5	Horoshiri	36	38	35	16	73	8	29
6	Muka	37	34	31	16	67	21	28
7	Gaines	49	37	41	24	81	3	64

l. s. d.	5%	4	5	5	7	9	8	6
	1%	6	7	7	10	12	11	9

T. incarnata : F₃ populations

散分析の結果は、いずれの要因にあっても、平均値と分散ともに親品種間と雑種集団間に高い有意性が認められた。

交雑親7品種系統の被害度は前章でえた結果との間に、3要因とも有意に高い相関がえられた。したがって抵抗性の程度は次のように評価される。

S. borealis : 抵抗性といえるものは見いだされなかったが、「P.I.173438」、「Gaines」は著しく弱く、他の5品種系統はやや強である。

T. ishikariensis : 「P.I. 173438」は明らかに抵抗性、「Gaines」、「Moscow 1」は弱、他の4品種系統は中位である。

T. incarnata : *T. ishikariensis* の場合におおむね類似する。しかし、「P.I.173438」は強ではあるが、*T. ishikariensis* に対するほどの抵抗性を示さなかった。「Gaines」は最も弱く、「Moscow 1」は *T. ishikariensis* に対するほど弱くはないがやや弱く、他の4品種系統は中ないしやや強である。

凍害：「Moscow 1」が強、「P.I. 173438」、「Gaines」はきわめて弱、他は中位であるが、「農林8号」はやや強、「北系628」はやや弱いし弱である。

F₂集団の平均値を比較すると、各要因に対して次の組合せが他の組合せより強く、その差は有意と認められた。

S. borealis : 大きく4群に分けられ、「ホロシロコムギ」と同程度のものは交雑8、17、4、10、16、9の6集団であった。

T. ishikariensis : 交雑12が有意に強かった。

T. incarnata : 大きく3群に分けられ、15組合せが上位に属したが、この中で交雑12が最上位であった。

凍害：交雑1が最も強く、「Moscow 1」をやや上回った。交雑6、5がこれに次いだ。

ここでF₂ 集団の平均値と中間親 (midparent) との間には、*S. borealis* : $r=0.950^{***}$ 、*T. ishikariensis* : $r=0.845^{***}$ 、*T. incarnata* : $r=0.876^{***}$ 、凍害： $r=0.808^{***}$ といずれも極めて高い相関が認められ、交雑親の抵抗性の程度によって集団の平均値が決定づけられるように思われた。

同様なことは被害度の分散についても認められる。中間親の分散とF₂集団の分散の間には、*S. borealis*

では $r=0.306$ と有意ではなかったが、*T. ishikariensis* では $r=0.591^{**}$ 、凍害では 0.577^{**} と有意に高かった。このことは中間親の分散からF₂集団のそれがある程度検定できることを示す。

F₂集団の平均値と分散の関係はきわめて密接であるが、*S. borealis* と *T. ishikariensis* のように被害度が中ないし少の場合には、それぞれ $r=0.651^{**}$ 並びに 0.775^{***} と正の相関が有意に高く、平均被害度の大きいほどその分散も大きかった。これに対し凍害のように被害度の大きい場合には $r=-0.920^{***}$ と負の関係が極めて高かった。このことは著しく抵抗性が強い、あるいは著しく弱いによって生存か枯死かのいずれかとなり、その分散を小さくするものと理解される。親品種では「P.I.173438」の *T. ishikariensis* に対する抵抗性と凍害に対する非耐凍性はその好例であった。

2. ダイアレル分析のための仮説の検定

Hayman によれば、分析に先立ち測定形質の遺伝行動が次の6条件をみたしているかどうかを確かめる必要がある。①2倍性の遺伝をする。②親の遺伝子型は完全ホモである。③相反交雑間に有意な差がない。④非対立遺伝子間の相互作用がない。⑤複対立因子がない。⑥関与する遺伝子間での遺伝子の分布が独立である。

このうち、⑤については判断できないが、①、②、③、⑥は一応その条件が満足されているものと仮定し、④については以下のように検定した。

Wr-Vr(Wr: 系列と非系列親との共分散、Vr: 系列の分散)の均一性検定ならびにWrのVrに対する回帰係数が $b=1$ から有意に異なるか否かの検定を行った (Table 5)。いずれの要因とも (Wr-Vr) の変動のうち、親による変動は有意とならなかった。また回帰係数についても、凍害で $b=0.81$ とやや1から離れたが、 $b=1$ から有意に異なるものではなかった。これらのことから、ダイアレル分析の前提条件の一つは満足され、エピステーシス効果のない単純な相加-優性モデルを仮定した遺伝解析が可能と考えられた。

Table 5. Testing of statistical hypothesis for adaptability to diallel analysis.
(Variance analysis of (Wr-Vr) and test of regression.)

Items	<i>S. borealis</i>			<i>T. ishikariensis</i>			Freezing		
	d. f.	M. S.	VR	d. f.	M. S.	VR	d. f.	M. S.	VR
(Wr-Vr) Array diff.	6	206.98	1.06	6	67.88	2.30	6	131.05	<1
Block diff.	63	195.65		35	29.52		7	217.93	
Confidence interval of regression coefficients	0.697 ~ 1.143			0.780 ~ 1.490			0.566 ~ 1.054		

3. 遺伝的解析と統計量の推定

ダイヤレル表の分散分析の結果を Table 6 に示した。いずれも相加的遺伝子効果 (a) に高い有意性が認められ、優性効果 (b) に比べるとはるかに大きかった。

優性効果は *S. borealis* には認められず、*T. ishikariensis* では、 b_1 (F_2 集団の平均優性偏差) および b_3 (各 F_2 集団固有の優性偏差) が有意であり、凍害では b_2 (平均優性偏差の系列間差異) のみが有意であった。なお、*T. ishikariensis* では全体的に抵抗性弱の方向に優性効果が働いており、

凍害では「Moscow 1」の組み合わせでは抵抗性強の方向、「農林8号」の組み合わせでは抵抗性弱の方向に働いた。

V_r と W_r の分布および $W_r^2 = V_r \cdot V_p$ (V_p : 親の分散) の放物線との位置関係を示したのが Fig. 4 である。7つの親品種系統に関して推定された (W_r, V_r) 点は、いずれもこの放物線の内側にあって勾配1の回帰直線のまわりに分布した。また W_r の V_r に対する回帰はいずれも有意で、 $b=1$ に近似している。放物線への勾配1の接線と回帰直線への位置関係からすると、*S. borealis* は部分優性であり、*T. ishikariensis* と凍害は超優性と判断される。

Table 6. Variance analyses of the half diallel cross tables.

Source of variation	<i>S. borealis</i>		<i>T. ishikariensis</i>		Freezing	
	d. f.	M. S.	d. f.	M. S.	d. f.	M. S.
a	6	1592.30**	6	1154.67**	6	706.46**
b	21	33.92	21	66.74**	21	38.20*
b_1	1	46.48	1	256.86**	1	49.23
b_2	6	39.62	6	40.57	6	60.38*
b_3	14	30.58	14	64.37**	14	27.91
Blocks	9	302.08	—	—	—	—
Errors	243	24.81	140	19.27	28	17.80

*, **: Significant at the .05 and .01 level of probability, respectively.

a : additive effects, b : dominant effects, b_1 : mean dominance,

b_2 : additional dominance effects, b_3 : residual dominance effects.

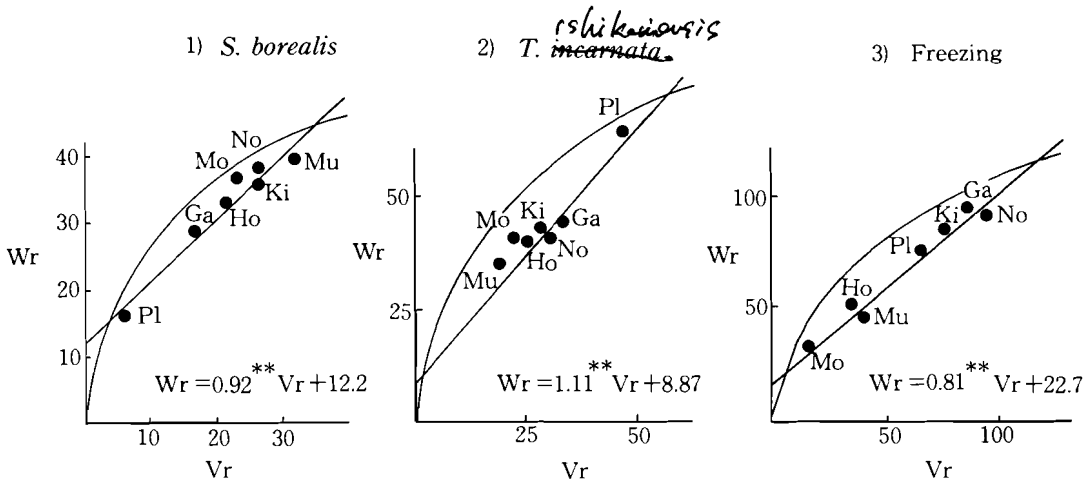


Fig. 4. (Vr, Wr) graph for degree of injury caused by *S. borealis*, *T. ishikariensis*, and freezing.

Mo: Moscow 1, No: Norin 8, Pl: P.I. 173438, Ki: Kitakei 628, Ho: Horoshiri, Mu: Muka, Ga: Gaines

**Significant at the .01 level of probability.

抵抗性に関与する遺伝子として、優性遺伝子が支配的か、劣性遺伝子が支配的かを系列の位置関係から判断すると、*S. borealis*と*T. ishikariensis*はともに劣性遺伝子が支配的とみられる。*S. borealis*抵抗性では「ムカコムギ」、「農林8号」が、*T. ishikariensis*では「P. I. 173438」が大きく関与している。一方凍害においては、優性親の「Moscow 1」と劣性親の「農林8号」がともに耐凍性であることから、優性遺伝子および劣性遺伝子の作用に一定の方向性がないことを示すようである。

次にWr, VrおよびVpから、各要因について相加的遺伝分散(D)、優性分散(H₁およびH₂)、優性および劣性遺伝子分散の不均衡度(F)ならびに環境分散(E)を推定し、遺伝的統計量を求めた(Table 7)。この推定には、各要因とも各ブロックの平均値を用いた。*S. borealis*では相加的遺伝分散が優性分散に比べて大きかったが、*T. ishikariensis*と凍害では逆になった。このためH₁/Dから推定される平均優性度は*S. borealis*が1以下、*T. ishikariensis*と凍害は1以上であるから、それぞれ部分優性と超優性であり、Fig. 4に基づいた推論を支持する結果となった。また優性および劣性

遺伝子が、親品種系統間にどのような割合で分布しているかを知るためには、Fの符号と(4DH₁+F)/(4DH₁-F)およびH₂/4H₁の値が用いられる。Fは*S. borealis*と凍害が負、*T. ishikariensis*で正であった。またD値に比べるといずれも小さいので(4DH₁+F)/(4DH₁-F)は*S. borealis*:0.42、*T. ishikariensis*:1.21、および凍害:0.63であった。優性と劣性の両遺伝子頻度の積の推定値となるH₂/4H₁の値は、それぞれ0.19、0.22、0.17であり、とくに*T. ishikariensis*では優劣性遺伝子がともに0.5の等頻度で分布するとしたときの値、0.5×0.5=0.25に極めて近かった。これに対し*S. borealis*と凍害は優劣性遺伝子の頻度にやや偏りがみられる。

$h^2 = (1/2D + 1/8H_1 - 1/8H_2 - 1/4F) / (1/2D + 1/8H_1 - 1/16H_2 - 1/4F + E)$ から推定された狭義の遺伝力は、*S. borealis*:90、*T. ishikariensis*:79、凍害:82%といずれも高かった。また(最大の親の値-最小の親の値)/4Dから推定される有効因子数(K)は、それぞれ1.88、2.32、2.03となつて、関与する対立遺伝子数は2~3以上と考えられた。

親品種系統の優性遺伝子の数をあらわす(Wr+Vr)と親の平均値(Pr)との相関係数は、*S. borealis* で-0.903***、*T. ishikariensis* で-0.751**と負の関係が有意であったが、凍害では0.525と正の値で有意とならなかった。Fig. 4によれば「P.I. 173438」の(Wr+Vr)は*S. borealis*において最小であるが、*T. ishikariensis*においては最大である。つま

り、「P.I. 173438」は*S. borealis*に対して優性遺伝子を多くもつが、*T. ishikariensis*に対しては優性遺伝子が少ないことを意味する。有効因子数が2~3であるとすれば、おそらく*S. borealis*に対しては優性ホモ、*T. ishikariensis*に対しては劣性ホモの遺伝子型を有することが暗示される。

Table 7. Genetic variance components and genetic parameters

Source Component	<i>S. borealis</i>	<i>T. ishikariensis</i>	Freezing
D	54.66* ± 1.36	90.33* ± 2.77	120.15* ± 1.64
H ₁	35.42 ± 29.51	143.68 ± 60.02	268.65 ± 133.09
H ₂	27.26 ± 21.96	126.89 ± 44.66	184.38 ± 99.04
F	-35.88 ± 11.37	22.03 ± 23.13	-82.08 ± 51.30
E	2.48 ± 0.515	3.21 ± 1.05	8.90 ± 2.32
H ₁ /D	0.80	1.26	1.50
H ₂ /4H ₁ =uv	0.19	0.22	0.17
h _N ²	0.90	0.79	0.82
K	1.88	2.32	2.03

* Significant at the .05 level of probability.

4. 冬損要因間の相互関係

3要因はそれぞれ検定方法と反復を異にするが、いまF₂集団の平均値について、凍害検定で行った2反復試験にあわせて分散分析と共分散分析を行うと、表現型相関(rP)と遺伝相関(rG)は次のように推定された。

	rP	rG
<i>S. borealis</i> : <i>T. ishikariensis</i>	0.526	-0.818
<i>S. borealis</i> : 凍害	0.275	0.520
<i>T. ishikariensis</i> : 凍害	-0.726***	-0.819

また、F₂、F₃集団について2カ年行った*S. borealis*と*T. incarnata*の検定結果からは、次のように推定された。

	rP	rG
<i>S. borealis</i> : <i>T. ishikariensis</i>	-0.303	-0.190

親子相関は *S. borealis* : 0.838***、*T. incarnata* : 0.476*と有意に高かった。したがって*S. borealis*と負の遺伝相関が密接なのは、*T. ishikariensis*の方であって、*T. incarnata*に対してそれほど強い関係がないものと推察された。ま

た凍害と *S. borealis* は正の遺伝的関連がかなり強いので、この2つの要因に関与する対立遺伝子は互いに同一のものを持ち合わせているとみられる。これに対し、凍害と *T. ishikariensis* の間には負の遺伝的関連がきわめて密接であるから、それぞれの抵抗性に関与する対立遺伝子は互いに相異なるものと思われる。

5. 論 議

Bruehl¹⁸¹⁾によると *T. idahoensis* に対する強弱品種間の交雑による F₂ 集団では、ヘテロシス効果や複数の優性同義遺伝子を仮定するか、1もしくは少数の遺伝子によって抵抗性が発現するような実験例をえた。後代の F₃、F₄ は両親の間に幅広い変異を示し、その頻度から数個の遺伝子に関与している。Bruehl の検定方法に準じて行ったわれわれの *T. ishikariensis* での実験では、抵抗性には劣性遺伝子がより多く関与し、相加的遺伝子効果が高かった。また狭義の遺伝力は79%と高く、有効因子数は2~3と推定された。また *S. borealis* に対する抵抗性も劣性遺伝子が支配的とみられ、相加的遺伝子効果が高く、狭義の遺伝率は90%ときわめて高く、有効因子数は2と少なかった。

耐凍性については、古くからいくつかの同義因子によって支配されるとされており、また数個以上の遺伝子に関与するとの報告も多い。楠、長内⁸¹⁾は雑種集団の選抜実験において、広義の遺伝率を70%と推定し、Amirshahi and Patterson⁶⁹⁾はエンバクの20交雑で同じく平均70%をえている。本実験では狭義の遺伝率は82%と高く、前記両病害同様相加的遺伝子効果が高かった。一方耐凍性を支配するのが優性遺伝子か劣性遺伝子か、その作用に一定の方向が見いだされなかった。このことは「Moscow 1」と「農林8号」が異なった遺伝子型である可能性を暗示した。有効因子数については、両病害同様2と過少に評価されたが、先に認められた超越型系統の出現⁸¹⁾は、耐凍性に関係する遺伝子の相加的作用に基づくものと考えられる。以上のように、*T. ishikariensis* と *S. borealis* 抵抗性の遺伝行動は耐凍性ときわめて類似しており、冬損現

象の複雑さに比べると、一定条件におけるこれら個々の遺伝機構は比較的単純のように思われる。F₂ 集団の平均値と分散が中間親の平均値と分散によって決定づけられたことは、このことを支持するものと思われる。したがって、個々の要因に対する抵抗性母材を入手する必要がある。その意味で、*T. ishikariensis* 抵抗性の「P.I. 173438」は貴重な遺伝子源である。耐凍性に対しても、すでにわれわれはかなり豊富な遺伝子源を所有していることになる。しかし、*S. borealis* 抵抗性については、新たな遺伝子源の獲得が必要となる。

Granhall¹⁸⁾は *Triticum vulgare* と *T. turgidum* の種間交雑の結果に基づき、すべてのゲノムに多くの耐凍性遺伝子が存在するであろうと推定し、Law and Jenkins⁸³⁾は秋播小麦「Capele Desprez」の耐凍性遺伝子が、4D、5D、7A 染色体上にあることを認めた。また最近、Dvorak and Fowler²⁹⁾はライムギの耐凍性をコムギに導入しようとしている。こうした観点に立てば、*S. borealis* 抵抗性の開発も今後期待されるように思われる。

Grafius¹⁵⁵⁾は耐凍性を賦与した品種が、他地域での冬損で失敗する例が意外に多いことを指摘し、耐凍性育種は極めて広範な要素を取り込む作業であるため、いまだ一般的育種方法が未確立であるとしている。我々が最近育成した「北見42号」にも同様なことが認められ、耐凍性と *S. borealis* には比較的強いこの系統が *Typhula* spp. に弱いことが問題となっている。本実験においても、耐凍性と *S. borealis* は、0.520という比較的高い遺伝相関を示したが、耐凍性と *T. ishikariensis* の間には -0.819、*S. borealis* と *T. ishikariensis* の間にも -0.818ときわめて高い負の遺伝相関がえられた。これらのパラメータから推定すると、耐凍性ないし *S. borealis* 抵抗性と *T. ishikariensis* 抵抗性を結びつけることはきわめて容易ならざることになる。しかし、これらのパラメータはいずれも F₂ 集団の平均値に基づいており、また同一個体ないし同一遺伝子型に対して3種の抵抗性を検定したものではないから、組み換え個体が全く期待できないわけではないと思われる。

S. borealis と *T. ishikariensis* に対して無被害個

体(指数0)の出現率をF₂集団で比較すると Fig. 5 のようになり、全体としては -0.592^{**} と負の関係が有意であるが、図によると各組み合わせは、大きくA.B.Cの3群に分類される。ここでA群は *S. borealis* 抵抗性個体を多く含むが、*T. ishikariensis* の抵抗性個体は少ない。またC群は *T. ishikariensis* の抵抗性個体を多く含むが、*S. borealis* 抵抗性個体は少ない。したがって、両病害に抵抗性の個体を多く含むのはB群となる。この中で交雑20、21は抵抗性個体が比較的少なく、とくにA群の交雑6、11はさらに少ない。いずれも「Gaines」の組合せであって耐凍性の見込みはほとんどないとみられる。残りのB群7組み合わせのうち、耐凍性個体を全く含まないのが3組合せあるから、耐凍性を考慮すると、図中●印の4組合せが有望となる。

これらの次代系統がいずれの要因にも抵抗性を示すかどうかは、次代検定に待たねばならないが、交雑3 (Moscow 1/北系628) 以外はいずれも道内品種系統間の組合せである。このことは道内品種がもっている遺伝的背景の上に特異な抵抗性遺伝子を加えていくことが必要となる。Vavilov¹⁷⁵⁾ は広く世界の小麦を調査し、それぞれの地域で耐凍性に特異性があるものと推定されるが、それぞれに母材は多く存在し、耐凍性の改良が可能であるとしている。また、耐凍性に関与する要因のなかに、ハードニング(hardening)およびデハードニングに対する能力が含まれていると思われる。すなわち、越冬前に十分に養分を蓄積し、硬化した植物体が、積雪下で種々のストレスを回避したり、それに耐える潜在的な能力に遺伝的な差異があるに違いない。この点の追究が将来に残されている。

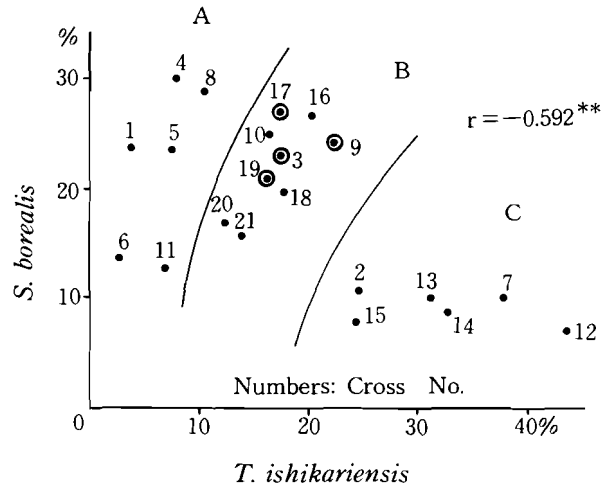


Fig. 5. Relation between ratio of uninjured plants for *S. borealis* and *T. shikariensis* in F₂ populations.