

III-5 水稻の耐冷性育種

佐々木 多喜雄*

1. 水稻の耐冷良質品種育成の現状

近年の米生産過剰基調の結果、良質、良食味を備えた優良米の早期開発が米関係各界から強く要望されるに致った。北海道における稻品種の改良は、民間育種に始って今日に至っている¹²⁾。この間、時代の社会的背景により、育種目標への力点の重みづけの違いはあるが、早熟耐冷良質品質の育成は、各時代の主要育種目標であった。更には、地球的視野からみると、稻の冷害は寒地のみでなく世界的共通問題である。また、北半球の寒冷化の問題も提起されており、耐冷性は今なお、ないがしろにできない重要特性である¹⁶⁾。のことから、優良米といえども、耐冷性は少なくとも現水準を下げることなく、良食味との結びつけを図らねばならない。従来から、耐冷性と良食味との間には(−)の強い遺伝的関係があるとされ⁹⁾、両特性の結合は、古くて新しい問題として、依然大きな壁として立ちはだかっているようにみえる。

すなわち、従来の良食味品種の殆んどが、耐冷性は極弱であり（例えば早生錦、豊光、紅光、農林20号など）、昭和56年度より奨励品種となった「しまひかり」も耐冷性はやや弱とされ、同様の問題が残されている。ただ、「巴まさり」は耐冷性は中～やや強と例外的であるが、北海道では極晩生種で栽培地帯が極く一部に限定されている。

現在の育種技術では、「巴まさり」級の良食味性を有し、これに早熟性を加味すると、耐冷性は「しまひかり」程度が水準と考えられる。一方、早熟で耐冷性をやや強程度まで引き上げると、食味性は「キタヒカリ」級となり、「しまひかり」に比べて1～2ランク劣る。このような例は最近の育成系統に多くみられる（空育111号、道北36号、上育382号など）。今後は、早熟で耐冷性をやや強～強とし、食味性は「キタヒカリ」以上で「農林20号」ないしは「巴まさり」級が当面の目標であり、具体的には、「しまひかり」の早生化および耐冷性強化である。現在、この目標には近いとされる系統が育成中で（空育114号など）、目的に近づきつつあると言えよう。将来的には、食味性を「ササニシキ」に近づけ、耐冷性をやや強～強程度に水準を上げることが、実際的育種目標と考えられる。

2. 耐冷性の選抜が品質およびその他の主要形質に及ぼす影響

水稻の耐冷性に関する試験研究は多いが、その多くは、栄養・生理・冷害および検定方法に関するもので、遺伝および育種に関するものは少ない¹⁸⁾。このうち、遺伝に関する研究は酒井¹⁹⁾の研究に始り、その後鳥山により統計遺伝学的手法により追求され²⁰⁾、その結果は Sawada²⁰⁾により再確認された。しかしながら、耐冷性に関する選抜実験を含む育種的試験研究および耐冷性の選抜が品質へ及ぼす影響を検討した例は極めて少ない。

筆者は、水稻雑種初期世代における冷水灌漑処理が、耐冷性および品質を含む主要形質に及ぼす影響などについて検討を行い、耐冷性と品質の結合および耐冷性の水準向上について、いくつかの知見と問題点を得たので、ここに概要を記して参考に供したい。

* 北海道立上川農業試験場、078-02 旭川市永山

1) 水稲雜種初期世代における冷水灌漑処理が後代の耐冷性、品質特性およびその他の主要形質に及ぼす影響

北海道における冷水掛流しによる耐冷性検定の嚆矢は、北海道立農業試験場上川支場において、昭和11年(1936)からであるが¹²⁾、これを初期世代に冷水灌漑処理して、耐冷性の集団選抜に利用したのは、昭和32年からであった⁶⁾。しかし、冷水灌漑処理が耐冷性およびその他の主要形質へ及ぼす影響を選抜実験的に検討した例は極めて少ない。

青森農試藤坂支場において、Futsuhara and Toriyama⁴⁾は、耐冷性の遺伝と選抜に関する一連の研究を行った。この中で、冷水灌漑処理による耐冷性に対する個体選抜および系統選抜の効果を認め、併せていくつかの形質への影響を検討したが、品質については触れていない⁴⁾。

佐々木¹⁵⁾は、雜種初期世代における冷水灌漑処理の耐冷性に関する集団選抜の効果を、交雑親の耐冷性の強弱および冷水処理世代との関連で検討した。すなわち、第1表に示した耐冷性が比較的強い親およびやや弱親間の交雑により得た2組合せを供試し F₂および F₃のいずれの世代に冷水灌漑処理を行った。処理効果を第2表に示した。

同一世代における処理の影響について、平均値では、不稔指数は組合せⅠの F₂を除き処理区の値が有意に小さかった。その他の形質については、全体的にみると、出穂日、稈長および穗長が負の方向へ、穗数が正の方向へ偏った。分散では、両組合せで一定の傾向が認められたのは不稔指数で、処理区の値が有意に小さく、処理により変異の幅が小さくなっていることが示された。処理世代を異にした場合の平均値では、組合せⅡにおいて、無処理区の不稔指数で F₂、処理区で F₃が有意に小さかった他は、全て有意性が認められなかった。

第1表 組合せと交雑親の主要特性

組合せNo	交雑親	出穂早晩	耐冷性	草型	草姿	芒性	稈長	穗長
I	みまさり × イシカリ	中生の中 早生の晚	強 やや強	穂数型 穂数型	垂れ 直立	無 無	中 中	や短 や長
	坊主6号 ゆうなみ	早生の晚 中生の中	中 中～や弱	穂重型 穂数型	垂れ 直立	無 無	長 や短	長 中
II	6号 ゆうなみ	早生の晚 中生の中	中 中～や弱	穂重型 穂数型	垂れ 直立	無 無	長 や短	長 中

第2表 有意性の検定

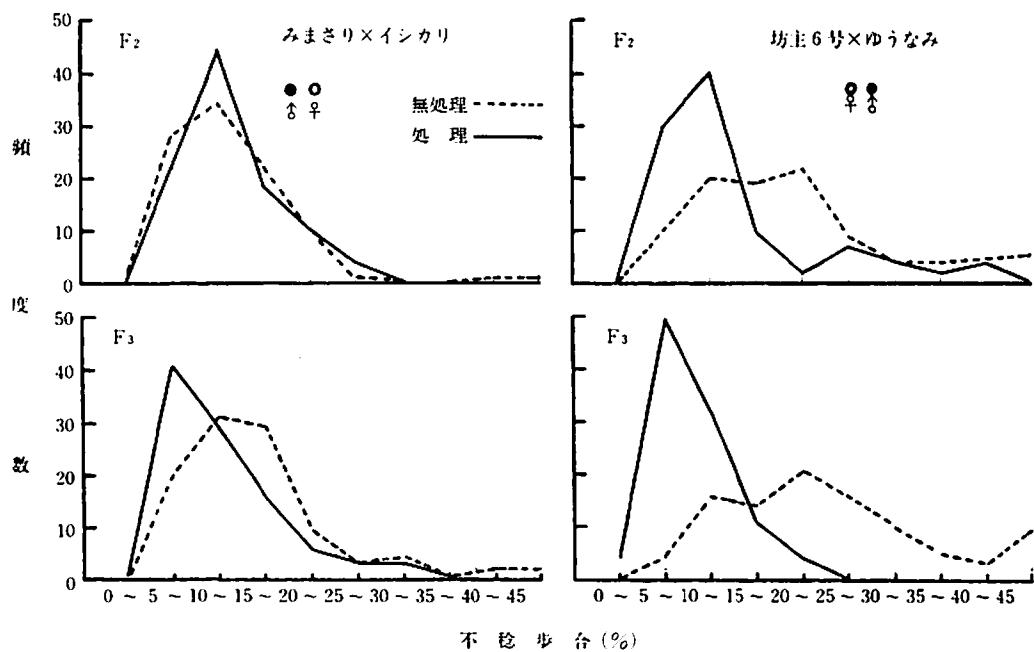
区別	組合せNo	世代	不稔指数M V	出穂日M V	稈長M V	穗長M V	穗数M V			
無処理	I	F ₂	+ 0 + **	+ * + **	- 0 + **	+ ** + 0	- 0 + 0	- 0 - *	- 0 - 0	- 0 + 0
		F ₃	+ ** + **	+ ** + 0	+ 0 + 0	+ 0 + 0	+ 0 + 0	+ 0 + 0	+ 0 + 0	+ 0 + 0
	II	F ₂	+ ** + **	+ * + *	+ 0 + 0	- 0 + 0	+ 0 + 0	- *	+ 0 + 0	+ 0 + 0
		F ₃	+ ** + **	+ ** + 0	+ * + *	+ 0 + 0	+ 0 + 0	+ 0 + 0	- 0 - 0	- 0 - 0
F ₂	I	無	- 0 + 0	0 - 0	- 0 + 0	- 0 + 0	- *	+ 0 + 0	- 0 - 0	- 0 + 0
		処	+ 0 - 0	- 0 + 0	+ 0 + 0	+ ** + 0	+ 0 + 0	- 0 - 0	+ 0 + 0	- 0 - 0
	II	無	- ** + **	- 0 + 0	- 0 + *	+ 0 + 0	+ 0 + 0	- 0 + *	+ 0 - 0	+ 0 + 0
		処	+ ** + **	+ 0 + 0	+ * + *	+ 0 + 0	+ 0 + 0	- 0 + *	- 0 - 0	- 0 - 0

***, **, + 0 それぞれ、1%水準で有意、5%水準で有意および有意性なしを示す。

+, - それぞれ、無処理に対して処理の値が、または、F₂に対してF₃の値が、小さいおよび大きいを示す。

不稔指数 Sin⁻¹、不稔%

以上より、耐冷性に対する冷水処理の集団選抜の効果が確認され、組合せによっては、 F_3 の効果が高い結果であった。この結果は、水稻の耐冷性は量的遺伝行動を示し、その遺伝力は F_2 よりも F_3 で高くなるとした鳥山²¹⁾およびSawada²⁰⁾の報告と一致した。また、本実験の結果のように、交雑親の耐冷性の強弱により、冷水処理の効果が異なる場合のあることが推察された。すなわち、第1図のように、交雑親の耐冷性が比較的弱い親間の組合せIIにおいて、冷水処理効果が高いことが明らかであった。なお、この組合せからは、不稔歩合の低い個体がいくつか得られ、その後代の耐冷性およびその他の形質を継続して検討した。最終的には1系統(永系80387)を選抜したが、耐冷性は強と判定された²²⁾。



第1図 不稔歩合の頻度分布

このように、耐冷性が特に強くない交雑組合せから、耐冷性が強い後代を選抜した例は、育種の実際場面で少なからず経験されたことであった。すなわち、近年耐冷性が強いとして育成された、いくつかの品種系統について、交雑親の耐冷性との関係をみると第3表のようである。

耐冷性品種育成上、交雑親に耐冷性の強い母本を用いることは当然のことである。しかし、従来の耐冷性品種は、主要形質に劣悪形質を持ち、耐冷性で選抜すると、劣悪形質がついてくることが多く、耐冷性とともに主要形質を具備した品種の育成は、大変に困難なことであった。ところが、本実験の結果および第3表に示されたように、交雑親から期待されない耐冷性強系統が選抜されることが少なくない。すなわち、耐冷性に関して超越育種が期待されるのである。耐冷性が極強というような、著しく強い品種を育成する場合を除けば、やや強～強程度のものは、初期世代および系統選抜段階で、耐冷性に関する選抜を行いうるならば、他の主要形質を持つ耐冷性強系統の育成は充分可能であると考えられ、今後の良質耐冷性品種育成に一つの示唆を与えるものである。

第3表 耐冷性強の育成品種系統と交雑親の耐冷性

1. 耐冷性強または極強の交雑親を用いた例

品種系統名	組合せ(アンダーラインが耐冷性強または極強)
みまさり	巴錦／ <u>上育142号</u> ／大野中穂／農林34号
かんまさり	農林15号／ <u>北見赤毛1号</u>
はやゆき	新栄／ <u>農林19号</u>
かちほなみ	豊光／大雪／ <u>上育161号</u>
そらち	空育12号／ <u>みまさり</u>
ほくせつ	新栄／ <u>上育161号</u>
はやこがね	北斗／ <u>上育272号</u>
北海241号・北育70号	農林22号／ <u>はやゆき</u>
道北36号	永系7361／道北5号

2. 耐冷性が強以下の交雑親を用いた例

品種系統名	組合せ
道北10号	ささほなみ／上育234号
道北桔18号	かむいもち／ささほなみ
みちこがね	空育99号／北海230号
空育114号	北海230号／巴まさり／空育99号
北育73・74号	道北14号／永系73301

第4表 冷水灌漑処理と耐冷性、外見の品質およびアミロース含量比(平均値)

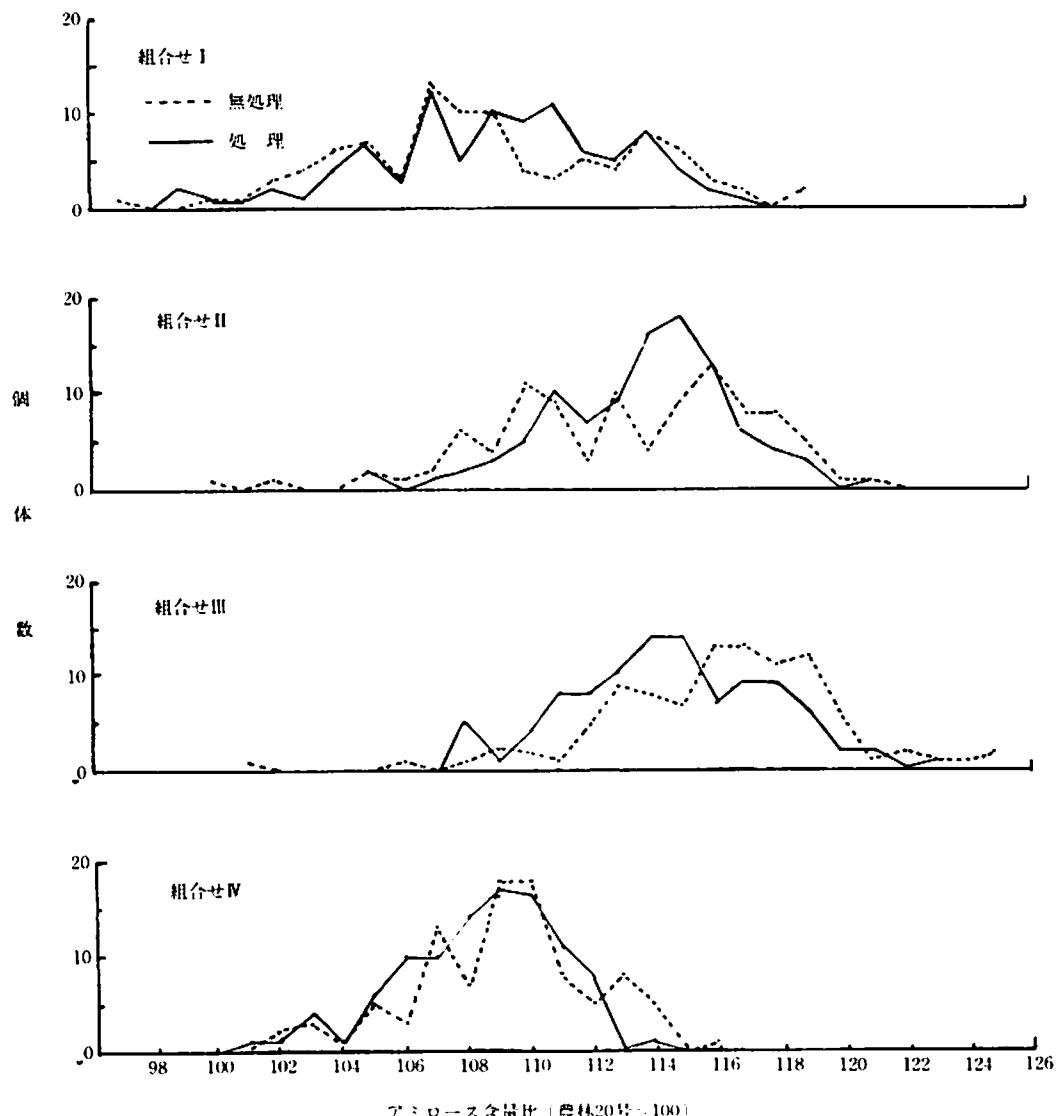
組合せ No.交雫親	不稔指數				外見の品質				アミロース含量比			
	C	T	P ₁	P ₂	C	T	P ₁	P ₂	C	T	P ₁	P ₂
I 道北35号 × 空育107号	47.27	44.01	57.29	48.20	3.85	3.67	3.90	2.98	108.97	109.57	107.22	105.74
II 道北31号 × 道北34号	47.33	44.23	52.61	52.61	2.27	1.85	2.80	2.12	113.19	113.76	113.90	106.41
III 道北31号 × 空育107号	44.59	41.33	52.61	48.20	2.84	2.78	2.80	2.98	116.04	114.55	113.90	105.74
IV キタヒカリ × 道北34号	46.64	45.49	35.01	52.61	3.59	3.62	1.16	2.12	108.92	108.35	109.84	106.41

不稔指數: $\text{Sin}^{-1}\sqrt{\text{不稔\%}}$, 外見の品質: 1(上中)~10(下)

アミロース含量比: 農林20号を100とした値。

筆者は、耐冷性、品質およびアミロース含量の異なる交雫親より得た4組合せのF₂, F₃を2カ年冷水灌漑処理し、耐冷性、外見の品質およびアミロース含量に及ぼす影響を検討した(1981)。結果は未だ充分に整理されていないので、ここでは、その概略を第4表と第2図に示すに止めた。

第4表から、耐冷性に関する集団選抜の効果は、既に記したように、本実験でも認められた。この集団について、外見の品質への影響についてみよう。本実験における外見品質の表示には、1(良=ユーカラ級)~9(不可)のスコアを与えた。第4表によると、各組合せとも、標準区



第2図 冷水溉漑処理とアミロース含量比の頻度分布

との間には殆んど差はみられなかった。第2図には、アミロース含量比の頻度分布を示した。本実験を実施した1981年の出穂時期は好天に恵まれ、各組合せとも4~5日間に出穂したもののが多かったので、出穂の早晚によるアミロース含量への影響はないものとみられた。第4表によると、交雑親のアミロース含量による組合せ間の差は明らかであったが、各組合せ内における無処理と処理との間における平均値には、大差はみられなかった。また、第2図によると、アミロース含量比の低い方の頻度も、処理による差はないものと考えられた。このことは、冷水処理によりア

ミロース含量が（一）の方向へ影響されなかったことを示しており、低アミロースの耐冷性品種育成への希望を与えるものといえる。しかし、アミロース含量の変異巾がより広い交雑親を用いた場合の冷水処理の影響の検討が、更に必要と考えられた。

佐々木ら¹³⁾および佐々木¹⁴⁾は、共通親に「ささほなみ」を、片親に良食味品種として北海道の「農林20号」と府県の「ササニシキ」を用いた F_4 個体と F_5 系統の耐冷性とアミロース含量との相関関係を検討した。その結果、「ササニシキ」を用いた組合せでは、有意な負の相関関係であったが、「農林20号」の組合せでは、有意でなかった。このように、耐冷性とアミロース含量との関係は、交雑親に影響される場合のあることが推定されるが、この結果は、冷水処理はなされていないので、本実験の結果と直接比較検討することはできない。

2) 北海道の耐冷性稻品種に関する母本能力の検定

育種一般において、育種目標の決定がその始まりであり、特に交雑育種では、目標にかなった交雑組合せを設定することが重要である。そのためには、交雑親の特性とともに、母本能力を知ることが必要である。しかし、耐冷性品種について母本能力を検定した例は殆んど見当らない。ここでは、比較的近年育成されたものの中から、耐冷性交雑親として使用されてきた品種および後代に耐冷性強系統が選抜された品種を選定して、耐冷性、品質、出穂早晚性およびその他の主要形質に対する母本能力を検定し、今後の耐冷性向上のための交雑親選定上の資料を得ようとした。詳細はすでに報告したので¹⁵⁾、ここでは概要について記した。

共通母本として、良質、短稈系統「道北28号」を用い、父本に耐冷性品種「はやゆき」、「道北糯18号」、「ささほなみ」および「マツマエ」を供試した。母本能力の検定は酒井の方法¹⁶⁾によった。 P_1 、 P_2 、 F_2 および F_3 各集団の平均値および分散推定値より、両親の遺伝的平均値および遺伝子の相加的效果による遺伝分散を得た。これらより、選抜強度 5% の効果を、耐冷性および品質など 8 形質について検討した。供試 4 品種の母本能力をまとめると次のようであった。「はやゆき」：耐冷性能力が高く、早生化の能力も高い。長穂および穂数多のものも、選抜可能である。片親に良質および短強稈品種を用いることにより、良質および短稈方向への効果が著しく大きい。特に良質性について、「はやゆき」は供試母本中最も劣る品種であったが、良質方向への選抜により品質のスコアは 0.89 (ユーカラ級 = 1) となり、最も低い値であった。粒形については中で比較的大粒種の能力が高い。「道北糯18号」：「はやゆき」について耐冷性能力は高い。短稈化の能力が高い。長粒化および良質化の効果が期待できる。しかし、短穂で小粒化の方向性が強い。「ささほなみ」：耐冷性の能力は低い。早生化の能力が高く、品質良、やや短稈傾向である。粒形は、やや長粒で小粒化の傾向が強い。「マツマエ」：耐冷性の能力はやや高いが、「道北糯18号」より低いと推定された。長穂、穂数多の能力が認められるが、大粒で円粒化への能力が高いことは、品質上留意すべきことと考えられた。

以上の本実験の結果は、実際に育種の場で得られた経験的事実と符号する点が多かった。今後、耐冷性の水準向上を図り、良質性を結合させる上で、交雑材料を選定する場合の資料として応用できると考えられた。

3. 耐冷性向上のための育種的戦略

Heu⁵⁾は世界的視野から、耐冷性を分類した。これによると、北海道品種は最も厳しい条件下での耐冷性を有するものとしている。北海道の耐冷性品種の血縁をたどると、多くは「赤毛」に達する。「赤毛」は今から約110年前に民間育種家中山久蔵により育成されたが、耐冷性に関しては、「赤毛」およびこれより純系分離育種された「北見赤毛1号」に比べて、現在の耐冷性品種は特

に著しく向上したとは言えない。ただ、その他の特性、特に耐いもち病抵抗性、機械化適応性、収量性および外見の品質の改良が著しくなされたところに、現在の耐冷性品種育成の特徴があると言えよう。地球の寒冷化の傾向が一部気象学者より指摘されている現在、米生産過剩下とは言え、高度耐冷性品種育成の重要性は少しも低下していないと考える。耐冷性の水準向上のため、関係者の努力がなされており、その成果も積み重ねられつつあるが、ここでは二・三の耐冷性水準向上のための方策を提起してみたい。

1) 耐冷性遺伝子の集積

(1) 北海道耐冷性品種間の交雑

従来から、耐冷性品種の育成には、北海道の在来種を含め、北海道で育成された耐冷性品種系統を主に、一部青森農試藤坂支場の育成材料を利用して進められてきた。組合せの多くは、他の重要特性を結合させる育種目標から、耐冷性の材料の一回交配が主なものであり、耐冷性遺伝子の集積については、未だ充分とは言えず、耐冷性品種間の多系交配などにより、耐冷性遺伝子集積の可能性は残されていると考えられる。しかし、これらの材料は、先に述べたように、血縁的に近いものの間の交雫であり、遺伝的背景は同じと考えられ、著しい耐冷性向上は望めえず、耐冷性の水準向上は、近い将来デッドエンドに乗り上げるとみるのが妥当であろう。

(2) 早熟耐冷外国稻品種の利用

耐冷性遺伝子を集積して、一段と耐冷性の水準を向上させるには、北海道品種と遺伝的背景が異なるとみられる外国稻の利用が考えられる。近年、世界各国から収集された遺伝子源について耐冷性の検定結果より、北海道の耐冷性極強品種よりも強いとされるものが見出され^{1,18)}、既に育種材料として利用されている⁸⁾。しかし、外国品種には、北海道品種と交雫親和性が低いものや、親和性が高くても、極晩生、脱粒性、極長稈、極細長粒および低温による稻体の褪色などの欠点があり、外国品種の耐冷性を北海道の実用品種に組み入れるには、北海道品種を反復親として使用するなど、今後一層のデータの積み重ねが必要であろう。

稻の冷害は、地球的視野からすると全世界の共通した問題であり、特に東南アジアにおける高地の水田地帯には冷害の常襲地帯がある¹⁶⁾。国際稻研究所（IRRI）では、このような地帯に適する耐冷性品種の育成や収集に努めている。また、各国の冷害地帯に耐冷性検定の国際的ネットワーク（IRCTN）を設けている。このような国際的組織を通して、耐冷性や耐冷性品種系統に関する情報などを活用することも重要な方法手段である。上川農試では、1981年に IRCTN の検定材料の一部約50について耐冷性の検定を行った。その結果の一部を第5表に示した。材料を玄米によらねばならないので、発芽が悪く、移植期が6月10日となったため、生育が遅延し充分な検定をなしえなかった。しかし、「新栄」と同程度の出穂期で、相当耐冷性が強いとみられる1品種（K 332、ネパール）が見出され、現在交雫母本として利用している。今後も IRRI との共同作業を通して、情報の入手交換に努めることが必要であろう。

2) 突然変異育種

(1) γ 線照射による水稻耐冷性の変異

耐冷性の水準向上のための一つの方法として、突然変異の利用が考えられる。稻の障害型耐冷性に対する突然変異の影響についての報告例は、いくつかあるが、そう多くはないようである。蓬原および田中⁹⁾は、いくつかの耐冷性についての突然変異の報告の結果を総説して、耐冷性については、耐冷性遺伝子突然変異誘起の有効性などに関する研究報告はないとしている。しかし、一方ではX線および³²P処理により耐冷性極強変異や低温発芽性変異を認めた例を、蓬原²⁾は報告

第5表 IRCTN供試材料の耐冷性検定結果(上川農試, 1981)

品種系統名	出穂日数	葉色褪色程度*	不稔歩合
CI1561-1	97	5	100
IR2298-PLPB-3	88	4	100
K143-1-2	111	6	100
JC99	96	1	100
K39-96-1-1-1-2	90	6	100
Nga Kywe Yin	108	5	100
Gangweondo	113	2	100
K332	77	1	99.5
Shin-ei	78	1	100
Fuji 102	117	1	100
Jodo	96	1	100
Daegoldo	121	1	100
Heug Jo	121	3	100
Stejaree 45	113	1	100
IR9202-22-3-2	86	4	100

播種日：5月8日、移植日：6月10日

• 1(良)~7(不良)

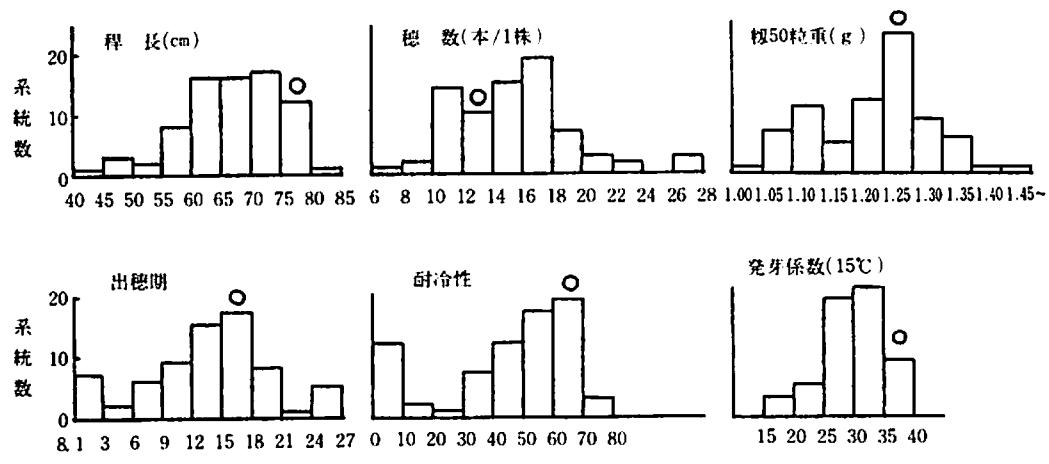
している。

本実験は、耐冷性の強弱が異なる2品種を供試して、 γ 線照射による突然変異の誘起が、どの程度耐冷性の向上に効果があるか否かを、耐冷性の品種間差異との関連で検討し、実際的な品種改良へ結びつけようとしたものである。得られた結果の一部は報告した¹⁷⁾が、ここにその概要を記して突然変異育種の利用について展望したい。

耐冷性極強・品質不良品種「はやゆき」とやや弱・良食味品種「農林20号」の乾穀を、 γ 線20, 30KRで照射し、材料の養成と選抜を実施した。両品種とも長稈で耐倒伏性に問題があり、短稈化を突然変異選抜の指標とした。 M_2 で穗別系統とし短稈系統を選抜し固定を図った。

第3図に M_3 における耐冷性など主要形質の変異を示した。短稈化の選抜効果が認められ、同時に穗数増、早生化の方向性が強かった。耐冷性および低温発芽性の変異は、極強の原品種では、極強以上の系統の出現率は低かった。 M_4 以降耐冷性を主体に主要特性を加味して選抜を続けた結果、第6表のように、耐冷性稍弱品種を利用した場合に、耐冷性の向上効果が認められた。耐冷性極強品種利用の場合、効果は小さいようであったが、他の劣悪形質の改良には充分ではないが効果がみられた。良食味・耐冷性やや弱品種では、耐冷性の向上により、食味に与える影響は(-)の傾向が強いようであった。

以上から、 γ 線照射による突然変異の誘起は、原品種が耐冷性極強の場合、極強以上の変異を得ることは困難であるが、弱い場合、1~2ランク程度向上した変異を得ることは、著しい困難性を伴うものではない結果を得た。これより、耐冷性以外の主要特性が優れた品種に対する γ 線照射による突然変異の誘起が、耐冷性の改良に活用しうることが示唆された。しかし、良食味性劣悪化が懸念されるので、今後は突然変異育種規模拡大などにより、耐冷性と良食味性の結合に努めねばならないであろう。



第3図 M3における頻度分布(○は原品種「はやゆき」)

第6表 M5における耐冷性およびM6(生検本、1971)における諸形質

1. M5

2. M6

原品種名	耐 冷 性	系 統 数	平均 ¹⁾ 不稔 %	原品種名		は や ゆ き	農 林 20 号
				項目	M6 ³⁾		
は や ゆ き	ゴ強	3	26.0	出穂期(月・日)	8.3	8.4	8.3
	強	4	36.3	稈長(cm)	72.7	75.1	62.7
	ヤ強	3	46.0	總長(cm)	15.8	15.9	15.8
	中	3	55.9	總数(本/1株)	20	17	20
	弱	1	76.9	玄米重(kg/10a)	9.0	15.2	7.8
農 林 20 号	比	ゴ強	(5) ²⁾	品質・等級	中中, 3	中下, 4	中中上, 3
	M5	ヤ強	47.4	耐冷性	やや強	強	やや強
		中	57.2	耐いもち病	中	やや弱	やや弱
	比	ヤ弱	(2)	耐倒伏性	中	やや弱	やや弱

注 1) 冷水田の値, 2) ()は反復数, 3) 北系4547, 4) 北系4549

1971年は冷害年

引用文献

- 1) 阿部信行, 小高信一, “水稻の高度耐冷性遺伝子源の探索”, 日本育種学会, 作物学会北海道談話会会報, 21, 48 (1981).
- 2) 蓬原雄三, “突然変異個体の選抜”, 育種学最近の進歩, 第4集, 日本育種学会編, 1963, p.88-95.
- 3) 蓬原雄三, 田中幸彦, “実用形質の突然変異”, 育種, 23, 104-118 (1973).
- 4) Futsuhara, Y.; Toriyama, K., “Genetic studies on cool tolerance in rice, V. Effectiveness of individual and line selection for cool tolerance”, Jpn. J. Breed. 21, 181-188 (1971).
- 5) Heu, M. H. “Breeding strategies for low temperature in rice”, Selected papers from the 1981 International Rice Research Conference, IRRI, (in press).
- 6) 北海道立農業試験場上川支場編, “昭和32年度事業成績書”, 1958.
- 7) 北海道立上川農業試験場編, “昭和56年度水稻新品種育成試験成績書”, 1982.
- 8) 松本定夫, 烏山國士, 斎藤 滌, “水稻の耐冷

- 性遺伝子源としてのインドネシア稻 Silewah の評価". 育雑. 31 (別冊 2), 6 - 7 (1981).
- 9) 農林水産技術会議事務局編, "耐冷性品種の育成", "農林水産研究文献解題, 作物冷害編", 農林統計協会, 1978, p. 4 ~6.
- 10) 酒井寛一, 島崎佳郎, "イネ「タペート肥大」の遺伝(予報)", 寒地農学, 2, 93~95 (1948).
- 11) 酒井寛一, "植物育種法に関する理論的研究, II. 自殖性作物の交配育種における組合せ検定法の理論", 育雑, 5, 110-114 (1955).
- 12) 佐本四郎, "水稻育種", "北海道農業技術研究史", 北海道農業試験場編, 1967, p.103-135.
- 13) 佐々木忠雄, 新井利直, 稲津 脩, "水稻品種系統ならびに雑種集団におけるアミロース含有率の変異と選抜上の知見", 北海道立農試集報, 44, 72-98 (1980).
- 14) 佐々木忠雄, "水稻品質の育種的知見", "北海道における水稻・小麦の良質品種早期開発プロジェクト研究合同セミナー集録一", 北海道立農試編, 1982, 北海道立農業試験場資料, 第15号, p.94-103.
- 15) 佐々木多喜雄, "水稻雑種初期世代における冷
水灌漑処理が後代の耐冷性およびその他の主要形質に及ぼす影響", 育雑30 (別冊 1), 88-89 (1980).
- 16) 佐々木多喜雄, "北海道の耐冷性稻品種に関する母本能力の検定", 北海道立農試集報, 46, 51-60 (1981).
- 17) 佐々木多喜雄, " γ 線照射による水稻耐冷性の変異", 育雑, 32 (別冊 1), 208-209 (1982).
- 18) 佐竹徹夫, "障害型冷害における雄性不稔——研究の歴史と現状——(1-3)", 農及園, 46, 1534-1580; 47, 285-290 (1971).
- 19) 佐竹徹夫, "印度稻の穗孕期および開花期の耐冷性", 日本育種学会, 作物学会北海道談話会会報, 21, 49 (1981).
- 20) Sasawada, S. "Study of sterile-type cool injury in rice plants with special references to the mechanism and inheritance of sterility", Pesearch Bull. Obihiro Univ., Series I, 10, 837-883 (1978).
- 21) 烏山国士, "水稻品種の耐冷性検定方法並びに耐冷性の遺伝に関する研究", 育森農試報告, 7, 109-153 (1962).

III-6 耐 冬 性 育 種

天 野 洋 一*

1. はじめに

良質品種「チホクコムギ」の耐雪性（雪腐小粒菌核病類抵抗性）の改良、さらには耐冬性の優れる「ホロシリコムギ」等のレベルアップを目的とした耐冬性育種の課題を取り上げ、今までの主要な成果をまとめ、今後の進め方について論じた。既応の研究と成果のまとめは、初めに北海道で発生する雪腐病5種と凍害の発生概況と特性についてふれ、次に育種の観点から、冬損要因別の抵抗性母材、抵抗性の遺伝解析、さらに抵抗性素材の越冬体勢の特徴について概説した。育種の進め方については、初めに冬損要因個別の検定方法を検討した。検定精度あるいは処理可能量には一長一短があり、育種設計とあわせて検討すべき課題が残されている。育種の具体的設計として、一部進めているものも含め、検定圃場を相互に利用して淘汰する方法、世代短縮法を利用した戻し交雑の方法、同一個体で耐凍性と小粒菌病抵抗性を合わせて検定する複合選抜の方法の3課題について検討した。

道産麥の生産の増大にともない、道産小麦のめん用粉としての欠点が露呈してきたが、その時期に育成された「チホクコムギ」の製めん適性は極めてすぐれ、「農林61号」に匹敵する。今後は「チホクコムギ」が道内の基幹品種となるであろう。

一方、「チホクコムギ」は雪腐小粒菌核病抵抗性が「ホロシリコムギ」に比較して劣る。そのため多雪地帯での「チホクコムギ」の作付が懸案となっている。多雪地帯向けの「チホクコムギ」並良質品種の早期育成が耐冬性育種の第一の課題である。

次に、「ホロシリコムギ」、「ムカコムギ」等の耐冬性はすぐれているとはいいうものの、薬剤防除で安定した小麦生産をささえている。さらに安定した小麦生産を求めるためには、「ホロシリコムギ」以上に、耐冬性強品種の育成が望まれるであろう。

本報告は、特に上記2課題にしほって、どのような育種の進め方をすれば、能率的且つ適確に目的達成が成し得るかを検討したものである。1981年に北見農試に緑体春化施設ができ、上川農試には耐雪性検定のための現地選抜圃が設置された。当然ながら成果が期待されている。これらに応えるために、先進技術を駆使した育種の可能性、近緑種を含めた広い遺伝子源の利用の可能性等がこれから検討課題として残されている。

品種改良は耐冬性育種だけで進められるものでは当然なく、他の多くの形質を扱った育種と平行的に進められるものである。本研究会の主題も、全体の育種設計にあると考えられる。その意味において、耐冬性と他の形質の関係、全体計画のなかの耐冬性育種の位置づけも明確にされなくてはならない。

2. 既応の研究と成果

1) 雪腐病5種と凍害

北海道において発生する雪腐病には下記の5種が認められており、その他に寡苔地帯で稀に凍

*北海道立北見農業試験場、099-14 常呂郡訓子府町

害が発生する。しかし厳冬期の秋播は -25°C 前後でないと著しい被害を受けないため、12月中に積雪のある地帯ではほとんど問題にならない。雪腐病の発生生態については、それぞれ富山¹³⁾、佐久間¹²⁾、平根⁷⁾の報告に詳しいが、以下概説する⁸⁾。

- a *Fusarium nivale* (Fr.) Ces. : 他の雪腐病との混発が多く、多雪地帯の排水良好なところか凍結地帯の多雪年に発生が多い。
- b *Typhula incarnata* Lasch ex Fr. : 衰弱老葉に限って侵害。病斑の進展は 5°C で大きく、低温では病斑の進展小さい。
- c *Typhula ishikariensis* S. Imai : *T. incarnata* に比較して病原力強く、マイナス温度でも侵害可能。
- d *Sclerotinia borealis* Bub. & Vleug. : 土壤および生葉の凍結条件下で侵害する。
- e *Pythium spp.* : 排水不良の低湿地で発生する。

Bruehl¹⁴⁾等は育種に利用できる接種検定を5種の菌で試み、*S. borealis*以外は成功している。同時に温度および湿度条件と発病を検討している。*T. ishikariensis* は -1.5°C でも侵害できるのに対し、*T. incarnata* および *F. nivale* はマイナスでは侵害できない。また培地の水分ポテンシャルをかえた条件での菌の進展度をみた結果を図1に示したが、*S. borealis* だけが乾燥条件を好み、他の菌と傾向を異にしている。富山¹³⁾のいう凍結条件と深い関係があるとみられる。

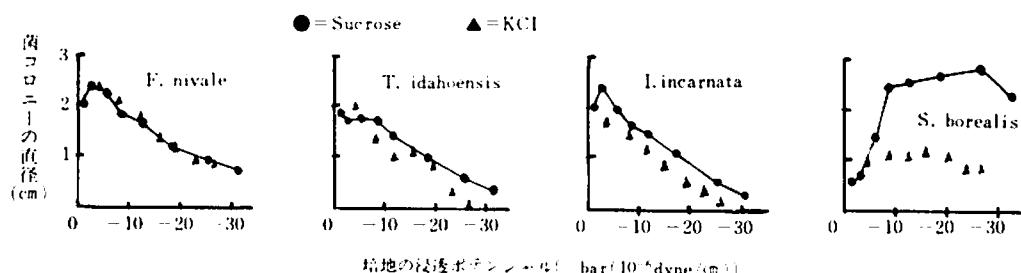


図1 異なる水ポテンシャル条件での菌糸の進展度

一方、自然条件下での発生生態の複雑さは培地での温度反応等と同一傾向は示さない。実際には、自然条件下では雪腐病原菌あるいは他菌との間で拮抗現象が存在するからとみられる。富山¹³⁾が *S. borealis* と *T. incarnata* で検討している拮抗現象を自然条件下でより多く検討することが必要であろう。

2) 耐冬性の母材と農業形質および品質

「チホクコムギ」の *Typhula spp.* 抵抗性の付与、「ホロシリコムギ」の耐冬性のレベルアップを目指としたとき、最初に育種のための母材が問題となる。筆者等¹⁵⁾はその目的のために世界各国より材料を集め、その一部について要因別に検定を行った。詳細は報告にゆずるが、いずれの要因に対しても強いという母材は見い出せなかったものの、個別の要因に対しても強い素材を確認することができた。さらに「ホロシリコムギ」等の北海道育成の主要な品種は、比較的安定した耐冬性を有することが認められた。その結果を端的に示したのが図2であり、A群（耐冬性弱型）、B群（耐寒型）、C群（耐寒、耐雪の中間型）、D群（耐雪型）の4つのグループに類別できる。その結果、「チホクコムギ」、「ホロシリコムギ」にない抵抗性の母材としては、1つに *Typhula spp.*, *F. nivale* に強い「C.I.14106」、「P.I.173438」があり、いま1つは耐寒型の「valujevskaja」、

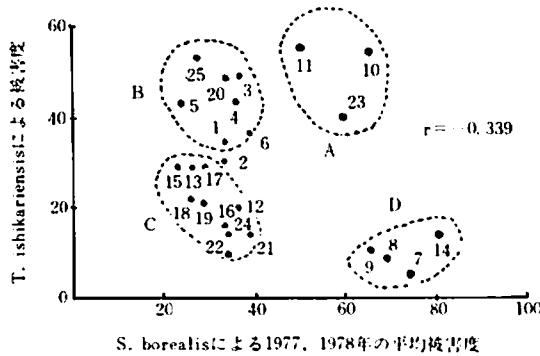


図2 S. borealisとT. ishikariensisの被害度の関係

「Lietescens329」、「Iohardi」等の材料が利用できる。S. borealis に対しては特に強い素材が見い出せなかつたので、これからもさらに探索しなくてはならない。

次に、これらの母材の農業形質および品質が北海道品種と比較してどうかが問題となる。その代表的材料について表1に示した。北海道品種を除くいずれの母材ともに稈が長く、赤さび病などの病害にも弱い。穂発芽に対しても弱いものが多く、めん用品質としても改良点が多い。「C.I. 14106」、「P.I.173438」については特に *Typhula spp.*, *F. nivale* 抵抗性以外の形質については極めて劣ると判断される。

3) 耐冬性の遺伝機構

北海道での冬損現象の複雑さに比べて、S. borealis, T. ishikariensis, T. incarnata 抵抗性および耐凍性などの個別の遺伝機構は一定条件下で個別に検定する限り比較的単純のように思われる。したがって、耐冬性育種の目標はそれらの個別要因に対するそれぞれの抵抗性遺伝子の集積ということに帰結されるであろう。

耐冬性の遺伝的研究のうち、耐凍性に関しては、古く Nilsson - Ehle (1912) の同義因子説に始まり、Worzella^{14,15)}によって数個の遺伝子が関与するとの解析がなされて以来、いくつかの研究が報告されている。北海道では、楠、長内⁹⁾が耐凍性育種を進めるなかで、遺伝力を70%と推定している。Granhall⁶⁾は種間交雑の材料から Law and Jenkins¹⁰⁾は染色体置換系統から耐凍性遺伝子を3個もしくはそれ以上存在することを確認している。

雪腐病抵抗性の遺伝を扱ったものは数少ないが、Bruehl 等は¹¹⁾は *T. idahoensis* の強弱品種間の交雫の *F*₂ 集団および *F*₃, *F*₄ 系統の結果から、ヘテロシス効果も認められるが、数個の遺伝子が関与するとしている。S. borealis についての遺伝解析は從来実施されていなかったが、北見農試では母材の探索とともに、実際の育種のなかで検討されている。特に札幌と北見の両地を利用し耐冬性のすぐれる母材の育成をめざした研究の遺伝的価値は高い。

筆者は耐冬性の主要因をなす雪腐病抵抗性と耐凍性について、前記の母材、北海道育成品種・系統を使って遺伝解析を試みた。ダイアレル分析の手法を用いたが *S. borealis*, *T. ishikariensis* および凍害のいずれもエピステシス効果のない単純な相加一優性モデルの想定が可能であり、各 *F*₂ 集団は中間親によって左右された。各要因とも相加的遺伝子効果が高く、*S. borealis* と *T. ishikariensis* 抵抗性は劣性遺伝子が支配的とみられ、耐凍性では優性遺伝子との両者が関与する結果がえられた。狭義の遺伝力はそれぞれ90, 79, 82%と高く、有効因子数は2~3と推定された。

表1 耐冬性母材と有成系統の主要特性

番号	品種及系統名	大粒	黒色小粒	褐色小粒	紅色	凍害	病害	強度	赤さび病	うどんこ病	外見品質	耐穗発芽性	製粉性	製めん適性
		菌核病	菌核病	菌核病	雪腐病	害	長	度	病					
3	Valujevskaja	36	49	11	100	27	17	や長	や弱(35)	38	中	や易		
4	Lietescens329	35	47	14	98	16	20	長	や弱(35)	38	中上	や易	や良	
5	Iohardi	24	43	26	100	28	31	長	弱(20)	25	上下	や難	や良	や不良
7	C. I. 14106	72	6	5	75	6	67	中	や弱	73	25	中	易	
9	P. I. 173438	66	10	4	57	7	83	や長	弱	73	13	中	や易	
13	農林8号	27	29	10	100	47	52	長	弱	24	8	中上	中	良
14	農林62号	81	14	9	99	21	66	や長	や強	15	8	中	や易	や良
15	北海48号	24	29	11		17	70	長	中(20)	0	上下	や難	中	
16	ホクエイ	32	18	10		19	52	や長	中(15)	15	上下	中	や不良	中
21	ムカコムギ	39	14	13	99	18	56	や長	中	17	5	上下	中	や良
22	ホロシリコムギ	34	19	7	99	22	55	中	強	10	8	上下	中	中
23	タクネコムギ	60	40	14	100	37	87	短	強	35	5	上	難	中
24	北系628	34	16	7	97	12	66	中	中	15	20	上下	中	中
25	北系840	27	53	14		26	41	短	強(15)	5	中上	や難	中	中
	北見45号	(32)	(45)		100	(31)	(71)	短	や強	38	0	上	や易	良
	北見47号	(48)	(18)		100	(23)	(57)	短	強	4	5	中上	中	や不良
	北見49号	(66)	(35)		100		(63)	や短	や強(10)	8	上	中	や良	や良
	北見51号	(34)	(13)		98	(16)	(60)	や短	や強	5	0	上	中	良
	北見53号	(29)	(23)		100	(22)	(64)	や長	強	9	8	中上	中	や良
	チホクコムギ	(42)	(32)	(20)	100	(20)	(59)	短	強	0	15	上	や易	良

注 1) 品種の番号は図2、3の番号に対応する。

2) 大粒、'77、'78の平均；黒色小粒、'77；褐色小粒、'78；紅色、'81；凍害、'77、'79の平均；()はいずれも'82年の成績で被害度(%)を以て示した。

3) 赤さび病、うどんこ病は'82年の成績、罹病度(%)を以て示す。()は試験が別で「ホロシリコムギ」により補正した。

以上の遺伝解析はいずれも要因個別のものであり、耐冬性育種への効果はほんの入口のものである。実際の育種が進められていくなかで、耐冬性の遺伝もより明確になっていくであろう。

次に筆者³⁾は抵抗性の要因を明確にする目的で、前記の検定を実施した25品種を用いて、秋季から春季までの生育および養分蓄積のパターンの差異を分析した³⁾。分析の結果を使って主成分分析し、第1—第2主成分の平面で25品種をプロットしたのが図3である。前記の図2の品種分類と極めて類似している。第1—第3主成分の因子負荷量を考慮するとそれぞれの群は次の特徴を有する。D群は耐雪型品種であるが、炭水化物の蓄積が多いか、乾物重が大きい。C群は北海道育成品種で、生育量および体内成分量ともに中庸である。B群は耐寒型品種で、草丈、乾物重が小さく、乾物率、体内成分量は中庸からやや蓄積の多い方である。A群は非越冬型品種で、乾物率低く、炭水化物類の蓄積少なく、窒素、脂肪が相対的に多い。

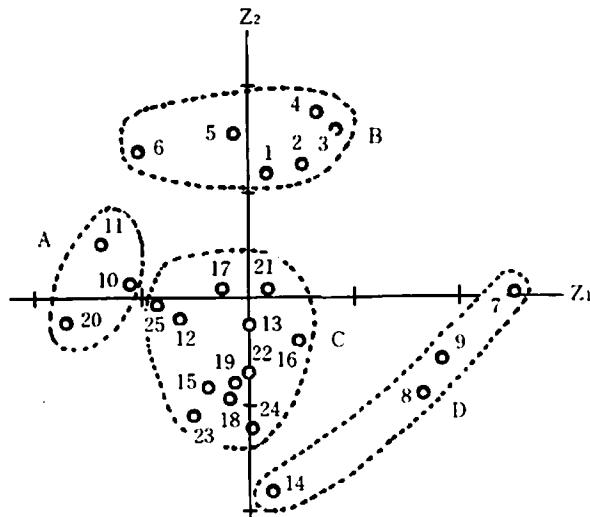


図3 主成分分析による品種の分類

以上の研究と成果に関する概説は、かなり偏ったものとなっている。北海道での耐冬性育種に関連しているということで、筆者等の北海道の品種系統が中心となっているからである。

3. 今後の研究の進め方

北海道で発生する雪腐病5種に対して強い品種、あるいは地帯別に適応性をもった良質品種をいかに育成するかという問題は古くて新しい。札幌と北見で明治より進められた秋播小麦育種の素材は、その長い育成経過のなかで極めて優れる耐冬性を獲得してきた。近年、他の農業形質あるいは品質向上を求めるため、耐凍性のやや劣るものもみられているが、結局はよりよい検定技術で、数多く検定をくり返すことによって問題は解決されるであろう。最近改善された技術も含め、育種に利用しうる検定方法について概観し、今後の進め方を検討する。

- ① *F. nivale*・*Typhula spp.*：上川農試畑作科は毎年150日以上の積雪期間があり、*Typhula spp.*が常発する。数多い材料の淘汰、選抜が可能である。恒温室を利用した接種検定は、精度は優るが処理量に難点がある。密植での選抜法の検討が残る。圃場での接種検定も再考の必要がある。
- ② *S. borealis*：北見農試で高畦栽培すると常時発生するが、年次により被害度が著しく異なり精度にも難点がある。大量処理は可能である。
- ③ 凍害：地表露出法および冠部凍結法とともに精度は高いが、処理量に制限がある。筆者は電気伝導度を利用した検定法（生葉1gを低温で凍結処理した後、脱イオン水に浸漬し、16時間後に水の電気伝導度を測定する）を予備的に試みたが、地表露出法および冠部凍結法と相関係数 $\gamma = 0.65, 0.77$ (n=25)の値がえられた。さらに少量のサンプルでも可能性は高いとみられる。

以上その他に *Pythium spp.*については Lipps¹¹⁾等が接種、たん水処理で検定している。

雪腐病5種および凍害すべてに対して淘汰、選抜を行なうのは量的に制限を受ける。雪腐病4種と凍害に対する品種の反応からすると *T. ishkariensis*, *T. incarnata*, *F. nivale* の3雪腐病間および凍害と *S. borealis* 間には高い正の関係が認められている。*Typhula spp.*と *S. borealis* で淘

汰および選抜を繰り返すことによって、ある程度目標に近づくと推察される。以下3つの具体的設計について検討する。

1) 発生する雪腐病の種類が異なる2場所における相互選抜

上川農試畑作科の耐雪性検定圃と北見農試高畦の検定圃の両地を相互に利用するものである。すでに前記でも述べたが、札幌と北見の両地を利用して行われた方法である。基幹品種「チホクコムギ」に「ホロシリコムギ」「ムカコムギ」並の *Typhula spp.*に対する強さの付与が最も急がれ、さらに「P.I.173438」、「C.I.14106」の *Typhula spp.*, *F. nivale* 抵抗性、「Valujevskaja」、「Lietescens329」等の耐凍性遺伝子の導入にも利用できるであろう。しかし後者については劣悪形質を多く有する母材から遺伝子導入が中心となるため、何段階かのステップをふむことが必要で、他の育種方法をあわせて進める必要がある。具体的な進め方の模式を図4に示した。

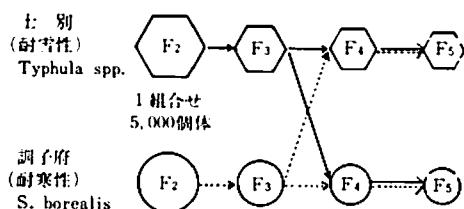


図4 現地選抜はの相互利用による抵抗性の集団選抜

基本的には F_2 での遺伝的基盤の大きさとその後の確実な淘汰の操作が問題となる。

2) 戻し交雑育種の利用

「P.I.173438」、「C.I.14106」の *Typhula spp.*, *F. nivale* 抵抗性、あるいは「Valujevskaja」、「Lietescens329」の耐凍性遺伝子を「チホクコムギ」に導入する場合、これらの抵抗性母材の不良形質を除去する目的で、基幹品種の戻し交雑の方法が有効と思われる。仮に、抵抗性遺伝子をそれぞれ3個と考え、不良形質に関与する遺伝子を5, 10, 15, 20と考え、普通の交雑法と戻し交雑法を比較すると、すべて優良な遺伝子を有する希望型の出現頻度は第2表のとおりとなる。無論、それぞれの遺伝子は独立であり、同じ作用方向性と大きさを持つ前提であるが、戻し交雑

第2表 全ての遺伝子座に対して希望型の出現する頻度

戻し交雫回数	総間引遺伝子数	8	13	18	23
0		1.2×10^{-4}	1.2×10^{-7}	1.2×10^{-9}	1.2×10^{-13}
2		3.7×10^{-3}	8.8×10^{-4}	2.1×10^{-4}	5.0×10^{-5}
4		1.7×10^{-3}	1.3×10^{-4}	9.3×10^{-5}	6.7×10^{-5}

注) 抵抗性間引遺伝子数……(ヘテロ)
他の形質の遺伝子数……5~20(ホモ)

を実施した方がはるかに出現頻度が高い。一般に戻し交雫育種は、交雫→検定→戻し交雫のパターンをくり返すが、劣性遺伝子支配の場合、この方法は直接利用できない。 BF_2 で材料を開いて検定を行い、強材料について戻し交雫を行なう。しかしこの方法でも、単なる戻し交雫だけの方法よりは、はるかに希望型の出現頻度が高まるであろう。

戻し交雫を合理的に使うためには、緑体春化装置と低温恒温室を利用しなくてはならない。緑体春化室で低温処理した材料を用いた *Typhula spp.*の接種検定あるいは耐凍性検定はまだ実施していないが、使える可能性は高いと考えられる。その場合1年に3回程度の栽培が可能と考えられるため、育種年限はかなり短縮される。

戻し交雫、世代短縮、接種検定(凍結検定)等の技術を駆使することによって、理論的には耐

雪性チホクコムギ、耐寒性チホクコムギの育成が可能である。ただしそれを成功させるのに、実際に戻し交雑回数を何回にし、交雫および選抜に供する材料をどれほどにすれば良いかは、実際には独立を仮定した遺伝的基盤よりははるかに複雑であることが考えられるので、かなりのボリュームの仕事になるだろう。

3) チホクコムギの耐冬性強化

耐雪性チホクコムギと耐寒性チホクコムギが育成されると、次に両者間の交雫後代から両者の抵抗性遺伝子を併せもつ材料の選抜作業が続く。その作業量の大きさは、基本的には希望する組換え個体の出現頻度の問題に帰結される。筆者が遺伝解析に供試した材料では、耐凍性と *T. ishikariensis*, *S. borealis* と *T. ishikariensis* の間で極めて高い負の遺伝相関が認められている。この結果は、 F_2 集団の平均値を使って推定値であるため、どの程度の連鎖の強さを示しているのかの直接の指標とならないが、仮定した 6 個の遺伝子で、単純に 64 個体に 1 個体の理想型が出現するというのでもなさそうである。

選抜作業において、同一個体で *T. ishikariensis* と凍害の両者をスクリーニングできれば、能率は倍加する。個体播きした材料の一部の生葉を切りとり凍結処理をする。そして脱イオン水に没漬して一定時間後のその水の電気伝導度を測定して強弱を判定する。残っている小麦植物体の材料は *T. ishikariensis* の接種検定に供試する。その結果、両者に強い個体を選抜する。理想的には「P.I.173438」と「Valujevskaja」を比較品種として選抜できるはずであるが、仮に組換え頻度が極めて低いため、強個体の出現が稀としても、一ランクさげたスクリーニングで準強個体を選び、最終的には理想的な耐冬性チホクコムギの育成は可能であろう。

ここでとりあげたのは単に耐冬性だけであるが、実際の育種を考えると穗発芽、耐病性、多収性、強稈性、品質いずれも重要である。全体のバランス、相互関係についても十分検討されなければならない。

引　用　文　献

- 1) 天野洋一、尾閥幸男。“秋播小麦の雪腐病抵抗性と耐凍性育種、I. 検定方法の改善と抵抗性品種分類への適用”。北海道立農試集報、46, 12-21 (1981).
- 2) 天野洋一。“同上、II. 片面二面交雫によって推定された抵抗性の遺伝的效果”。北海道立農試集報、47, 13-22 (1982).
- 2) 天野洋一。“同上、III. 秋季から冬季にかけての小麦の越冬体勢の抵抗力に対する影響”。(北海道農試集報投稿予定)
- 4) Bruehl, G. W.; Spragve, R.; Fischer, W. R.; Nagamitsu, M.; Nelson, W. L.; Vogel, O. A. “Snow mold of winter wheat in Washington”. Wash. Agric. Exp. Stn. Bull. 677, 1 - 21(1967).
- 5) Bruehl, G. W.; Cunfer, B. “Physiologic and environmental factors that affect the severity of snow molds of wheat”. Phytopath. 61, 792 - 799(1971).
- 6) Granhall, I. “Genetic and physiological studies in interspecific wheat crosses”. Hereditas. 29, 269 - 373(1943).
- 7) 平根誠一。“麦類褐色雪腐病の防除に関する研究”。農林省農業改良局研究部, 1955. p. 1 ~ 86 (農改技資第60号)。
- 8) 北海道植物防疫協会編。“北海道作物病害総覧” 1980. p.94 ~ 99
- 9) 楠 隆、長内俊一。“秋播小麦雜種初期世代の耐寒性に関する集団選抜の効果”。育雫 9, 1 - 5 (1959).
- 10) Law, C. N.; Jenkins, F. “A genetic study of cold resistance in wheat”. Genet. Res. 15,

- 197 - 208(1970).
- 11) Lipps, P. E.; Bruehl, G. W. "Reaction of winter wheat to Pithium snow rot". Plant Disease. 64, 555 - 558(1980).
 - 12) 佐久間 勉, 成田武四、"イネ科牧草, とくにオーチャードグラスの雪腐大粒菌核病について". 北海道立農試集報, 11, 68-84 (1963).
 - 13) 富山宏平. "麦類雪腐病に関する研究". 北海道農試報告. 47, 1-234 (1955).
 - 14) Worzella, W. W. "Inheritance in winter wheat, with preliminary studies on the technic of artificial freezing tests". J. Agric. Res. 50, 25 - 638(1935).
 - 15) Worzella, W. W. "Inheritance and interrelationship of components of quality, cold resistance, and morphological characters in wheat hybrids" J. Agric. Res 65, 501 - 522(1942).

III - 7 耐 穂 発 芽 性 育 種

土 屋 俊 雄*

は じ め に

小麦の品質問題については、品種本来の特性と穂発芽の問題がある。「チホクコムギ」はその点品質特性としては優れた品種であるが、穂発芽耐性は十分ではない。

品種本来の特性がいかに高い品種でも、穂発芽の抵抗性が付与されなければ雨害の危険は大きい。実際の穂発芽問題には、品種と収穫・乾燥の問題が関係しており単純ではないが、第1に品種の穂発芽耐性強化を図ることとして、道産麦の品質の安定化と向上に努めなければならない。それ故、今後の耐穂発芽性育種はより重要性を増すものと考えられるが、従来からの育種の面での積極的取り組みには歳月が浅く、今後早急に着手しなければならない問題点が多い。

ここでは府県での穂発芽研究のあゆみについてふれ、内外での穂発芽問題についての研究紹介などから一応の考え方を要約してみた。また、現在までの北海道の穂発芽試験についての説明から、今後の耐穂発芽性育種の進め方について検討する。

1. 日本における穂発芽研究のあらまし

日本での小麦の穂発芽に関する研究は、和田・秋浜 (1934)²⁸⁾の収穫直後の小麦の不発芽性と発芽促進の研究が始まりと考えられる。それと同時に休眠及び後熟性の研究が進められ、穂発芽には品種間差があり後熟性と密接な関係があること、赤粒種は穂発芽抵抗性の品種が多く白粒種には少ないと、早生種は後熟期間が長く、硝子質種は穂発芽し易く粉状質種はしにくいくこと、また外国種は穂発芽し易く、日本の品種では西南部の品種は後熟期間が長く、東北・北海道の品種は短いなどが報告されている^{1,9,10)}。

後熟の生理的研究では、高橋 (1938)²⁰⁾による小麦粒の後熟と発芽温度との研究があり、後熟完了種子と未後熟種子では発芽最適温度が異なり、後熟が進むにつれてその最適温度は低温から高温に移行し発芽可能温度範囲も広まること、さらに竹上 (1940^{21,22)}, 1941²³⁾ は、小麦粒の乾湿の

*北海道立北見農業試験場、099-14 常呂郡訓子府町

状態により後熟作用に及ぼす温度の影響が異なり、未後熟乾燥種子では高温が発芽を促進する方向に、低温は後熟作用を遅延する方向に働くこと、また未後熟湿潤種子では反対に低温が発芽促進に働くことを認めた。近藤・笠原（1943）¹³は穂ならびに粒中に発芽抑制物質を認め、この抑制物質は10°C位の低温でその効果を失うことから、上述した未後熟湿潤種子の低温発芽促進と一致している。また彼らは後熟作用の進行は発芽抑制及び促進物質の交互作用によると考え、穂発芽性の難易との関係を指摘している。

穂発芽と品質の関係は近藤・高橋（1938）¹¹研究に始まり、当初は外見品質・千粒重・立重などが中心であったが、三宅・末次（1950）¹⁵による製粉および製パン適性、池田（1956）⁶による粉質の消長などの研究から内部的な品質にも目が向けられるようになった。その頃、内麦の品質が輸入小麦より劣ることが利用者の間で定評となり、食糧研究所で全国的収集試料の概括的試験が実施され、製粉歩留の低さ及び低蛋白含量で代表される量的劣性の他に成分の質的面にも特異な性格が二、三認められた。これらの質的劣化をもたらす原因の大きな要因として収穫期の降雨の問題が考えられ、高温多湿型の雨害変質による麩質の軟弱性が指摘された²⁴⁻²⁷。また、中国農試で登熟期間中の降雨が小麦の品質に及ぼす影響の研究が進められ、平野（1971）⁵により遭雨による品質低下の機作として集大成された。その中では、品質低下の様相からみた遭雨時期の区分として成熟前10、3日を境として3期に分類し、成熟前10日以前の遭雨は千粒重・立重などの量的品質を低下させ、この時期の遭雨では穂発芽は発生しないこと、成熟前の3日前を経過してからの遭雨はアミラーゼ・プロテアーゼなどの活性が高まり小麦粉の粘弾性など質的品質を低下させる。また、その間は両品質の漸減あるいは増加期と考えられ、一部の抵抗性をもたない品種ではこの時期の後期から穂発芽が発生することを認めた。近年、北海道小麦の低アミロ問題で、加工適性の観点から食品総合研究所で研究が進められ^{17,18}、製めん適性でゆで時の溶出がやや増加し、ゆでめんの硬さが少し減少するなどゆで耐性の低下が認められ、ゆで時間の短い細いめんには比較的用いられ易いことが報告されている。

育種・遺伝の分野では、検定方法として収穫直後穂による検定（近藤・鴻巣法）、あるいは粒について収穫後適当な期間毎に発芽試験をおこない後熟を検定（和田・秋浜法）する方法、またアミラーゼ、プロテアーゼなど内部的品質低下をみるなどの方法がとられ、実際育種の場面では稻塚、浅沼⁷、小島⁸などの報告以来各研究機関を含めて多くの成績があり、品種・系統間差あるいは選抜に利活用されている。遺伝に関しての報告は数が少なく、平野・橋本³は白粒品種育成に当っての穂発芽抵抗性導入の研究を進め Near-isogenic line により粒色と穂発芽性とは深い関係があり、同じ対同志では白色粒は穂発芽しやすいこと、また白色粒の系統間には穂発芽の程度に差があることを認め、さらに平野は穂発芽難白粒品種育成には錐状・褐稃・脱粒難の系統は穂発芽しにくく、また稃の発芽抑制物質を認めこの点も考慮する必要性を説いている。また、後藤・神前²は小麦の穂発芽性の遺伝について、一般に白粒種は穂発芽しやすく、小麦の中では1粒小麦・チモフェービ系・リペット小麦・クラブ小麦は穂発芽難で、エンマー小麦はやや難、スペルト小麦・デューラム小麦・普通小麦は易～難であること、穂発芽易はやや優的に遺伝し広義の遺伝力は中程度であることを報告している。また穂発芽とアミラーゼ活性の間に異なる結果も認められ、雨害抵抗性として穂発芽のみでなくアミラーゼ活性増加による品質劣化の選抜の必要性も指摘している。

最近では桑原ら¹⁴の登熟条件と休眠の研究があり、登熟後期の高温が休眠期間を短くすることを認め、さらに品種間差の検定で一般に播性の低い品種に穂発芽難があり、抵抗性の品種を分類

している。

北海道での研究は末松¹⁹⁾の報告、北農試での試験成績、および北見農試での成績があるが、数は限られたものである。

以上、日本でも古くから穂発芽の研究は多く、府県では梅雨時期を回避するための早生品種の育成および耐穂発芽性付与の努力を重ねられてきたものと考える。前述した世界での研究報告も合わせて、北海道の環境条件、品種・系統間差など現在までの経過についてふれ、さらに今後の北海道での耐穂発芽性育種をどのように進めていくかについて考えてみたい。

2. 北海道における穂発芽の発生と環境条件

穂発芽の発生条件として収穫期の降雨が重要なことはいうまでもないが、上述したように降雨時期では成熟期前4～5日頃の降雨から穂発芽が発生する場合がある。現在の北海道の品種はある程度の抵抗性を有していることから、成熟期前の降雨で穂発芽が発生するようなことは現在までない。また穂発芽耐性と環境条件の問題では、登熟後期の高温が休眠にマイナスの要因となること、降雨により種子が吸水して発芽し始めるとき低温が発芽促進の方向に働くことがすでに認められている。北海道の小麦の収穫期は7月下旬～8月上・中旬で最も温度が高い時期に当り降雨がなければ収穫条件は最適となるが、このような真夏でも雨が降れば最低気温10℃以下、平均気温で15℃前後に低下することはめずらしいことではなく、特に最高気温の低下が著しい。

のことから北海道での穂発芽の発生と環境条件を考えると、登熟期後半の高温により穂発芽耐性は弱められる形になり易く、さらに降雨時の低温はより発芽を誘起する条件となり穂発芽を促す好適な条件が作り出される。

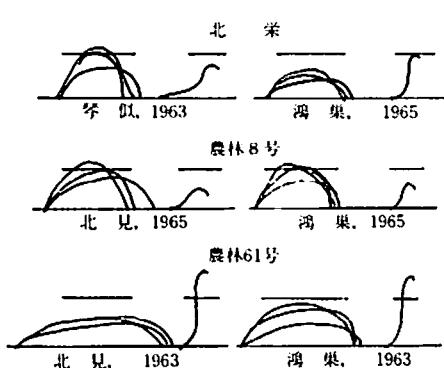


図1. 雨害年におけるエキステンソグラムと
アミログラム（年次は生産年を示す）¹⁶⁾

従来、府県での穂発芽はどちらかというと高温・多湿型であるが、北海道では上述した環境条件から一般的には低温・多湿型もしくは混合型と考えられ、その傾向は品質面に顕著に示されている。それは、府県では特に麩質の軟弱性が指摘されているが、北海道の場合にはアミログラムの最高粘度が極端に低下していることがあり、酵素レベルでアミラーゼ・プロテアーゼの作用する温度条件が異なることを考え合わせると、北海道における穂発芽の発生は府県とは傾向を異にする特徴的なものと位置付けされそうである（図1）¹⁶⁾。

3. 耐穂発芽性の品種間差と比較品種の設定

北海道における穂発芽問題の重要性は古くから指摘されていたが、育種の面ではなかなか定着してこなかった。

最近では、昭和48～51年春播小麦、同52～54年秋播小麦の品種・系統間差を検定した。図2は成熟期にサンプリングした春播小麦の穂発芽と温度の関係を示した。温度との関係では先に報告があるように低温が最も厳しく、品種間差も明らかに認められる。ここでは農事試の検定でも極難である「伊賀筑後オレゴン」が抵抗性を示し、「ハレヒカリ」は供試材料中では“中”程度と考えられる。また「伊賀筑後オレゴン」のような極難の抵抗性をもっているものでも、15℃検定では内部的に変化し始めている。

秋播小麦では、表1に昭和53年の中生の成績を示したが、供試材料中「ホロシリコムギ」は“中”

程度の抵抗性をもっているものと考えられ、これよりも抵抗性の品種・系統としては「Lancer」「Bridger」「Palo Duro」「NB68531」「北見18号」「北系934, 948, 953, 955, 985」などが考えられた。また2か年の後熟性の推移を図3に示したが、強・中・弱型は成熟期後約10日～2週間で比較的明瞭に認められた。内部的な変化では、図4に水浸・ムロ貯蔵における強・中・弱品種のアミログラムの最高粘度の推移を示したが、この年の条件では「ホロシリコムギ」では成熟期後約1週間程度は耐性を保持しているが、晩刈り条件では耐性弱化が明らかに認められ、また強型の「Lancer」でも成熟期後約2週間の3日処理でやや内部的品質変化を誘起している。

表1. 穗発芽抵抗性の品種・系統間差

系統および 品種名	フォーリングナンバー					
	7/26			8/7		
	無処理	1.5日	3.0日	無処理	1.5日	3.0日
Bridger	333	330	332	321	263	290
Lancer	374	355	380	382	364	280
Chanute	266	325	324	353	292	228
Apache	353	324	179	310	312	271
Palo Duro	306	368	318	329	306	262
N B 68531	312	362	330	213	334	301
Timwin	283	291	229	283	283	213
錫系～21	316	304	289	421	195	60
北見18号	324	329	322	358	334	331
北系688	333	344	347	331	305	232
" 905	329	326	321	327	258	116
" 914	369	336	178	323	89	60
" 920	174	262	296	293	285	168
" 934	252	293	276	335	304	255
" 948	288	336	345	361	349	288
" 952	343	325	275	341	159	69
" 953	183	264	285	317	308	258
" 954	280	328	313	334	347	180
" 955	324	358	331	353	320	239
" 962	177	248	202	286	64	60
" 969	134	254	279	294	253	60
" 985	310	301	332	336	294	262
" 991	422	411	353	436	337	212
北見44号	185	257	280	294	285	247
" 49号	112	192	230	288	245	88
ホロシリコムギ	297	348	321	345	305	216
ムカコムギ	296	290	332	358	151	63

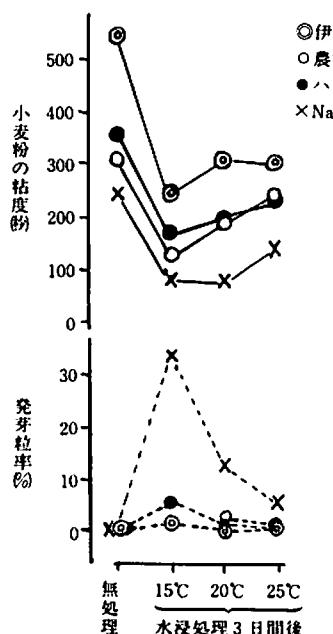


図2. 総発芽と温度
(春播小麦: 昭和48年)

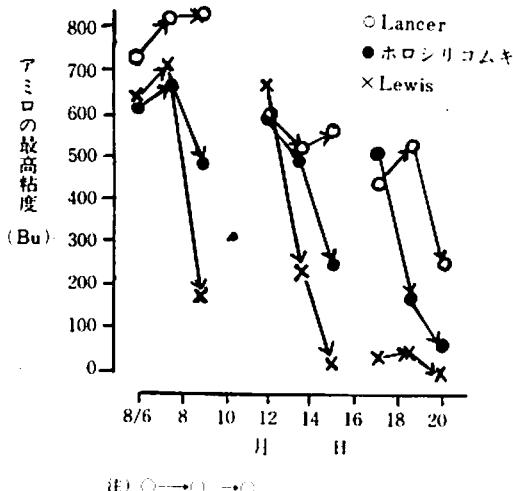


図4. 刈取時期別水処理によるアミログラムの最高粘度の推移

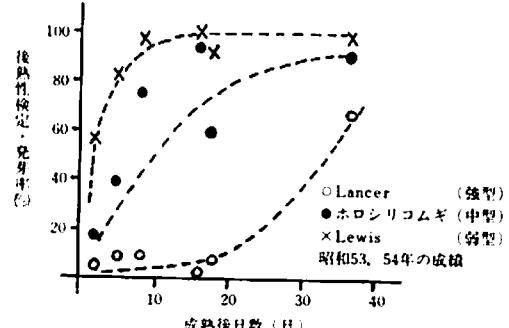


図3. 比較品種の後熟の推移

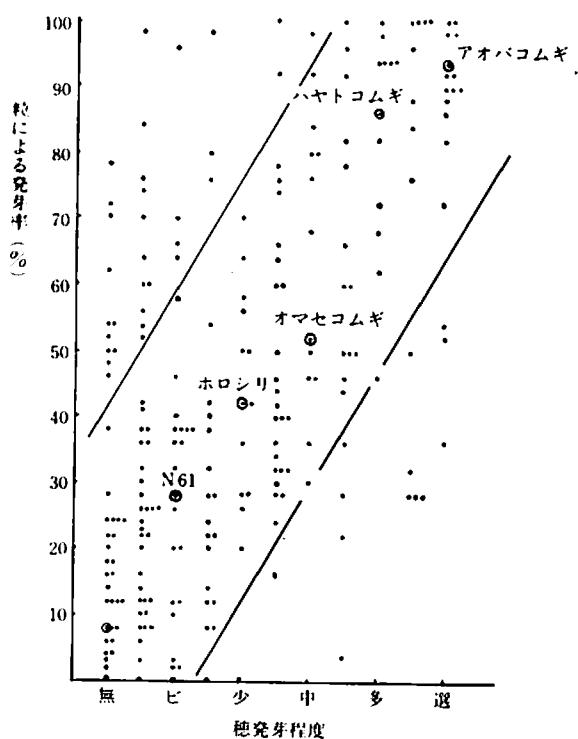


図5. 総発芽抵抗性品種のスクリーニング
(農事試、昭52)

注) 伊オ: 伊賀筑後オレゴン

秋播小麦は北海道の特異的環境条件のため、農事試ではなされている比較品種との直接的な検定は実施していないが、図5に農事試での品種の分類を示した。この検定では「ホロシリコムギ」は「中」程度で、「伊賀筑後オレゴン」などさらに数ランク抵抗性をもった品種が認められている。農事試における5カ年の検定結果によると、極難は農林4号(IV), 農林23号(II), 農林47号(II), 農林51号(I~II), 農林52号(II~III), 農林56号(IV), 農林65号(II), ゼンコウジコムギ(II), トヨホココムギ(II~III), 関東69号(IV), 関東87号(II), 伊賀筑後オレゴン(II), 極早生4-15, 赤坊主(III)である。ここで()は秋播性程度を示したが、秋播型の難の品種としては、農林15号(IV), 農林50号(IV), 農林70号(IV), 農林72号(IV), ユウヤケコンギ(IV), エビスコムギ(IV), 関東58号(IV), 関東71号(IV), 赤小麦(IV), 西国穂揃(VI), 白ダルマ(IV)があり、これらは春播型の難品種農林61号(II)と同程度である。

農林番号全品種およびその他数十系統の系譜を検討すると、①優勝旗347×広島シブレー3号、②江島神力×新中長、③伊賀筑後オレゴン、④白ダルマの4つにその遺伝子源が由来している。上述した「Lancer」などの抵抗性品種系統がこれらの品種と比較してどの程度のものなのか、後述する外国から導入した抵抗性品種を含めて早急に実施しなければならないと考えている。以上のことから北海道では現在表2の品種を比較品種と考えている。

表2. 穂発芽抵抗性のランキング比較品種

	強	中	弱
秋 播 早 生	Satana	タクネコムギ	東北138号
中 生	Lancer	ホロシリコムギ	Lewis
小 麦 晚 生	Etorle Clong	イーピス	赤銹不知1号
春 播 小 麦	伊賀筑後オレゴン	ハルヒカリ	Nainari 60

4. 検定方法と育種上の操作モデル

検定方法の考え方を大別すると、従来の穂発芽検定、後熟性検定の2つとなる。前者は成熟期の耐性を基準とするし、後者は成熟期後の耐性の推移を問題とする。検定方法としてはどちらも有効であるが、穂発芽耐性は環境条件に左右されやすいことから、品種・系統間差を最もよく判断できる条件を設定するため成熟期の検定では処理強度(温度と日数)が、後熟性の検定では検定日と上述の処理強度が関係てくる。

検定操作としては、自然条件下における成熟期後の耐性推移をとらえるために、後熟性の概念を加味した検定を育種の中に組み込みたいと考えている。すなわち図2に示したように、比較的明瞭に品種・系統間差が認められる成熟期後10~2週間目に恒温恒湿室(低温・多湿)を利用して検定する方法を中心と考えている。

育種操作上との関連では図6に示したモデルのように第一段階の初期世代では発芽に、第二段階の後期世代ではネフェロメーターによるアミラーゼの測定など内部的品質変化に重点をおいて選抜する必要がある。特に第二段階の特性検定試験では、適期→晩刈り→晩刈り処理の3つの処理強度で成熟期後10~2週間目までの自然条件下での変化とさらに処理による変化とから比較品種との間で分類することが考えられる。

5. 穂発芽抵抗性母本の選定

抵抗性母材は、現在までに北海道で検定した材料の他に、農事試で検定した春播型17品種・系

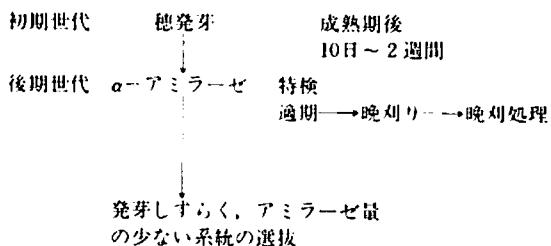


図6. 育種操作上のモデルと検定法

統、秋播型11品種・系統および世界から約40~50品種を導入した。導入した抵抗性品種・系統は春播型が多く、また秋播型の中にも播性が低い方に属するものが多い。

それらの品種・系統が、どの程度の抵抗性をもっているかは不明であるが、農事試での抵抗性母本はもちろん世界から導入したものの中にも秋播型でスウェーデンの「Helge」、スイスの「Zenith」など、春播型ではスウェーデンの「Pit」「U67653」「Br6825×Prins3」、ノルウェーの「Reno」「Runan」、いくつかの国で抵抗性が認められ母本として利用されている「RL4137」などが一応期待されるであろう。抵抗性の要因として十分に解明されているものは少ないが、稈の中に抑制物質が含まれる品種「Kleiber」や、*Gai/Rht*₃として「Minister Dwarf」「Tom Thumb」「Tordo」などが含まれている。いずれにせよ、抵抗性品種が北海道の環境条件の中でどの程度のものなのか、また他の農業形質について不明な点も多いため、早急に調査する必要がある。

また、春播型の品種については本年播種されているので、抵抗性の分類はある程度可能であるし、さらに抵抗性の要因についても整理しておく必要があろう。

6. 耐穂発芽性「チホクコムギ」の育成

北海道における穂発芽耐性の強化は、高休眠性の付与が最も重要と考えられる。穂発芽についての現在の育成材料は F_1 6組合わせ、 F_2 個体選抜、3組合わせ、集団養成、6組合わせ(F_4)、系統育成、5組合わせ(F_5)で、導入しようとする抵抗性の要因についてはまだ解明されていないが、おそらくは休眠であろうと推定している。「チホクコムギ」の耐性強化については「Lancer」の抵抗性導入を考えているが、「Lancer」は長稈種で実用上困難を伴うため「チホクコムギ」の戻交雑を行ない、「チホクコムギ Type - Lancer 抵抗性」の育成を進めている。

抵抗性母本の選定は、府県および各国から導入した素材の検定結果によるがこれらの品種・系統の多くは、播性の問題や「RL4137」「Kleiber」のように長稈種であるなど農業形質上マイナスの面もあるので、育種操作上の複雑さは増してゆく。その点では、ある程度の抵抗性を持つ育成系統や、上述した「Palo Duro」や「Satana」などは比較的使いやすい。「Palo Duro」「Satana」は「農林10号」の半矮性因子を導入した品種なので「半矮性チホクコムギ-穂発芽抵抗性」も可能であろう。

また、北海道の登熟後期の環境条件は休眠を弱める方向に働く面が多いので、将来的には休眠以外の抵抗性要因として、GA-不感受性因子、抑制物質などの要因を導入して、高度の耐性を付与し、安定化させることが必要となろう。

以上本報告を終えるに当たり、北海道での研究がいかに限られたものかを痛感する。

特に、世界的にみた遺伝子源としてどの程度の抵抗性があるのか、その抵抗性の能力として現在よりどの程度の耐性強化が可能か、また北海道の環境条件の中で、どれだけの期間耐性の延長

ができるのかといった今後の設計の部分での可能性について言及することができなかった。

品種育成に当っては、穂発芽問題にもっと積極的に取り組まなければ、容易に進歩、発展は期し得ないことであろう。ともあれ、今後とも一步一步前進して、成果を積み上げて行くしかない。

引 用 文 献

- 1) 秋浜浩三.“小麦種子の後熟性に関する品種間差異”. 農及園. 11, 2937-2942 (1936).
- 2) 後藤虎男, 神前芳信 “小麦穂発芽性の遺伝について” 育雑. 15(1), 54 (1965).
- 3) 平野寿助, 橋本 隆. “小麦白粒品種の育成に関する研究, 第1報. Near-isogenic lineによる赤色粒と白色粒の穂発芽性の差異”. 育雑. 15(1), 55 (1965).
- 4) 平野寿助, 橋本 隆 “同上, 第2報. 育成白粒系統の穂発芽性選抜について” 中国農研. 31, 16-17 (1964).
- 5) 平野寿助. “小麦登熟期の遅雨による品質低下とその機作に関する研究”. 中国農試報. A-20, 27-78 (1971).
- 6) 池田利良 “硬質小麦胚乳の結晶性について”. 日作紀. 25, 88-89 (1956).
- 7) 稲塚権次郎, 浅沼清太郎 “小麦育成系統の穂発芽性検定法”. 農及園. 13, 1497-1501 (1938).
- 8) 小島一政. “小麦の穂発芽検定試験について”. 農及園. 14, 2507-2510 (1939).
- 9) 近藤万太郎, 一色重夫, 寺坂佑視. “小麦の穂発芽現象に就きて, (第1報)”. 農学研究. 26, 221-230 (1936).
- 10) 近藤万太郎, 高橋隆平, 一色重夫. “同上(第2報)”. 同上. 28, 85-103 (1937).
- 11) 近藤万太郎, 高橋隆平. “同上(第3報)”. 同上. 29, 69-86 (1938).
- 12) 近藤万太郎, 笠原安夫. “同上(第4報) 穂発芽と発芽抑制物質(1)”. 農及園. 18, 601-604 (1943).
- 13) 近藤万太郎, 笠原安夫. “同上(2)同上. “18, 707-709 (1943).
- 14) 桑原達夫, 前田浩敬. “コムギの穂発芽抵抗性に関する研究, 1. 登熟中の温度条件と休眠形成の関係”. 育雑. 29(1), 26-27 (1979).
- 15) 三宅瑞穂, 末次 熊. “小麦品種における雨害, 特に穂上発芽が粒及び粉の品質に及ぼす影響”. 日作紀 19 (1, 2), 19-24 (1950).
- 16) 農林水産省農事試験場. “小麥品質の地域的変動に関する研究”. 農事試研資. 4 (最終号), (1981).
- 17) 紫田茂久, 今井 徹, 豊島英親, 土屋俊雄. “北海道小麦の製めん適性について” 食品工業学会第25回大会講演. 1978.
- 18) 紫田茂久. “最近の国内産小麦の生産の現状とその品質について” New Food Industry. 23 (2), 46-51 (1981).
- 19) 末松 格. “小麦の穂発芽”. 北農. 5(8), 4-5 (1938).
- 20) 高橋隆平. “小麦粒の後熟に関する二, 三の実験”. 農学研究. 29(4), 146-170 (1938).
- 21) 竹上静夫. “小麦未後熟種子の発芽と発芽温度に就て(1)”. 農及園. 15(6), 1261-1266 (1940).
- 22) 竹上静夫. “同上(2)”. 同上. 15(7), 1445-1450 (1940).
- 23) 竹上静夫. “小麦未後熟種子の後熟作用と貯蔵温度との関係(2)”. 農及園. 16(8), 1319-1322 (1941).
- 24) 安永 隆, 上村光男. “小麦粉生地の粘弾性からみた日本小麦の特異性に関する諸要因, 第1報. 小麦粉中のSH基の役割”. 食糧研報. 18, 88-93 (1964).
- 25) 安永 隆, 丸山順子, 上村光男, 福永公平, 稲村 宏. “同上, 第2報. 登熟中の降雨が小麦の加工適性に及ぼす影響, (その1) 降雨による粒内酵素活性および二, 三の成分の変化”. 日作紀. 32, 152-156 (1963).
- 26) 安永 隆. “同上, 第3報, 同上(その2) 降雨処理による変質についての品種間差”. 日作紀. 32, 358-361 (1964).
- 27) 安永 隆, 大森芳子. “同上, 第4報. 少量試料による麩質の簡易評価法(その1) 酸懸濁液の見掛け粘度”. 日作紀. 33, 366-370 (1965).
- 28) 和田栄太郎, 秋浜浩三. “収穫直後の小麦の不発芽性並に発芽促進法”. 農及園. 9(4), 958-962 (1934).