

秋播小麦の雪腐病抵抗性と耐凍性育種

II 片側二面交雑によって推定された抵抗性の遺伝的効果*

天野 洋一**

耐凍性の主要因をなす雪腐病抵抗性と耐凍性について、代表的な7品種系統を親として、相互に21通りの交配を行い、そのF₂集団を用いて各要因に対する抵抗性を検定し、ダイアレル分析によって遺伝的解析を試み、統計量を推定した。各要因の被害度の平均値と分散は、いずれも組合せ間、親品種間に有意差が認められ、各F₂集団は中間親によって左右された。エピステーシス効果のない単純な相加一優性モデルが想定され、各要因とも相加的遺伝子効果が高かった。大粒菌核病と黒色小粒菌核病の抵抗性は劣性遺伝子が支配的とみられたが、耐凍性では一定しなかった。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。大粒菌核病と黒色小粒菌核病抵抗性の間には負の遺伝相関が高かったが、両病害に無被害な個体の出現率は道内品種間の交雑集団で高く、北海道における育成品種が、耐凍性についてすぐれた特性を具備していることが明らかになった。

緒 言

前報¹⁵⁾では、秋播小麦の主要な冬損要因である雪腐大粒菌核病、黒色小粒菌核病、褐色小粒菌核病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出され、すでに耐凍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。

耐凍性に関する遺伝的研究は、古く Nillson-Ehle(1912)の同義因子説に始まり、Worzella(1935, 1942)^{13,14)}によって数個の遺伝子が関与するとして以来、量的形質として扱われた研究も少なくないが、雪腐病抵抗性については、*Typhula idahoensis*を対象とした Bruehl(1967)¹⁾の研究にとどまり、大粒菌核病についての研究はほとんどみられない。

すでに前報でも述べたように、冬損に関与する要因は複雑であるが、これを大きく支配する直接原因が種々の雪腐病菌によるものならば、耐凍性の育種はそれらに対するそれぞれの抵抗性遺伝子を、できる限り集積する必要がある。本報はそのためのいとぐちを見出すため、前報同様3種の雪腐病と凍害について、雑種集団を用いてダイアレル分析を行い遺伝的解析を試みた。また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

従来の知見と前報の分類から、次の7品種、系統を交配親として選定した。

Moscow 1: 古いソ連の品種。耐凍(寒)型。

農林8号: Turkey Red II/白肌2号。耐凍(寒)型。

P. I. 173438: トルコ原産、耐雪型。

北系628: 北系7/ホクエイ/Ronca/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、

1981年7月25日受理

* 本報の一部は第57回日本育種学会で発表した。

** 北海道立北見農業試験場

中間型。

Gaines: (Norin 10/Brevor)-14/(Orfed/Hybrid 50)-3/Burt アメリカ大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 1), 1977年 F_1 養成, 1978年 F_2 , 一部1979年 F_3 の雑種集団を用いた。

2. 検定方法と栽培条件

(1) 雪腐大粒菌核病 (*Sclerotinia borealis* Bubak et Vleugel)

系統栽培直播法畑耕種梗概により, 1978, 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) 雪腐黒色小粒菌核病 (*Typhula ishikariensis* S. Imai)

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) 雪腐褐色小粒菌核病 (*Typhula incarnata* Lasch)

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区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日は場より抜き取り, 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。

以上, 検定処理の詳細は前報と同一である。

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。

$$\text{被害度}(\%) = \frac{\sum(\text{各段階の個体数} \times \text{当該指数})}{\text{総個体数} \times \text{最高指数}} \times 100$$

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に観察した。

4. 統計分析

統計分析には $\arcsin \sqrt{\%}$ 変換した値を用いた。ダイアレル表の分散分析には相反交雑のない Jones(1965)⁸⁾ のモデルを用い, 遺伝分散の成分推定は, Hayman(1954)^{5,6)}, Jinks(1955)⁷⁾ によった。

実験結果

1. 親品種と F_2 , F_3 集団の分散分析

S.borealis, *T.ishikariensis* および凍害の F_2 集団と, *T.incarnata* の F_3 集団ならびに親品種について検定した結果を, 被害度の平均値と分散で一括 Table 1 に示した。被害度の大きさや分布曲線は要因によって異った。*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, これらの分散分析の結果は, 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報との間に, 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: 抵抗性ともいえるものは見出されなかったが, 「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, 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」はやや弱ないし弱である。

F_2 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, 「ホロシリコムギ」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。

Table 1. Half diallel cross table for mean and variance of degree of injury caused by *S. borealis*, *T. ishikariensis*, *T. incarnata*, and freezing in F₂ 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	/ Norin 8	39	40	43	18	50	31.5	37
2	"	/ P. I. 173438	51	42	32	23	61	15.2	29
3	"	/ Kitakei 628	39	35	36	27	60	28.4	28
4	"	/ Horoshiri	37	36	45	29	61	21.1	31
5	"	/ Muka	40	36	42	25	58	27.8	30
6	"	/ Gaines	47	38	45	29	56	42.6	49
7	Norin 8	/ P. I. 173438	50	39	30	17	76	7.9	29
8	"	/ Kitakei 628	35	29	41	23	75	7.2	29
9	"	/ Horoshiri	38	34	32	24	72	11.2	28
10	"	/ Muka	37	32	37	24	75	5.5	27
11	"	/ Gaines	46	33	45	27	68	13.3	40
12	P. I. 173438	/ Kitakei 628	50	34	23	12	85	0.8	26
13	"	/ Horoshiri	49	36	28	19	80	3.2	29
14	"	/ Muka	52	44	28	17	76	6.8	28
15	"	/ Gaines	53	36	31	20	78	6.0	30
16	Kitakei 628	/ Horoshiri	37	30	34	21	75	6.4	31
17	"	/ Muka	36	30	33	19	67	19.3	31
18	"	/ Gaines	40	32	33	20	83	4.4	43
19	Horoshiri	/ Muka	41	34	31	16	72	11.7	29
20	"	/ Gaines	44	38	36	20	69	19.0	43
21	Muka	/ Gaines	43	34	34	21	73	11.2	45
1	Moscow 1		42	43	42	20	53	33.2	36
2	Norin 8		39	35	35	19	61	27.9	31
3	P. I. 173438		56	32	13	4	85	0.9	24
4	Kitakei 628		37	32	30	18	77	5.7	29
5	Horoshiri		36	38	35	16	73	8.1	29
6	Muka		37	34	31	16	67	20.7	28
7	Gaines		49	37	41	24	81	2.5	64
1	s. d.	5 %	4	5	5	7	9	8.2	6
		1 %	6	7	7	10	12	11.0	9

* *T. incarnata* : F₃ populations

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」をやや上廻った。交雑6, 5がこれに次いで上位にあった。

ここで, F₂ 集団の平均値と中間親 (midparent) との間には, *S. borealis* で $r=0.950^{***}$, *T. ishikariensis* 0.845^{***}, *T. incarnata* 0.876^{***}, 凍害0.808^{**}といずれもきわめて高い相関を示し, 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である。

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が F₂ 集団の分散をほぼ支配しているとみられる。

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* のように被害度の中ないし少の場合には, それぞれ $r=0.651^{**}$ ならびに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 $r = -0.920^{***}$ と負の関係がきわめて高かった。このことは著しく抵抗性が強いのか、あるいは著しく弱いかによって生存か枯死か (all or none) 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(1954)⁵⁾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必要があず。① 2 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 関与する遺伝子座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、および 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結果を Table 2 に示す。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一優性モデルを仮定した遺伝解析が可能と考えられた。

3. 遺伝的解析と統計量の推定

ダイアレル表の分散分析の結果を Table 3 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」の組合せでは抵抗性強の方向、「農林 8 号」の組合せでは抵抗性弱の方向に働いた。

Vr と Wr の分布および $Wr^2 = Vr \cdot Vp$ (Vp : 親

の分散) の放物線との位置関係を示したのが Fig. 1 である。7 つの親品種系統に関して推定された (Wr, Vr) 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 Wr の Vr 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 の接線と回帰直線の位置関係からすると、*S. borealis* は部分優性であり、*T. ishikariensis* の凍害は超優性と判断される。

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でみると、*S. borealis*, *T. ishikariensis* と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 (H_1 および H_2), 優性および劣性遺伝子分布の不均衡度 (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 4)。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 H_1/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. 1 に基いた推論を支持する結果となった。またこれらの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、 $(\sqrt{4DH_1} + F)/(\sqrt{4DH_1} - F)$ および $H_2/4H_1$ の値が用いられる。F 値は *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 $(\sqrt{4DH_1} + F)/(\sqrt{4DH_1} - F)$ 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 $H_2/4H_1$ 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、 $0.5 \times 0.5 = 0.25$ に極めて近かった。これに対し *S. borealis* と

Table 2. 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	

Table 3. 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

b₁ : mean dominance effects, b₂ : additional dominance effects, b₃ : residual dominance effects.

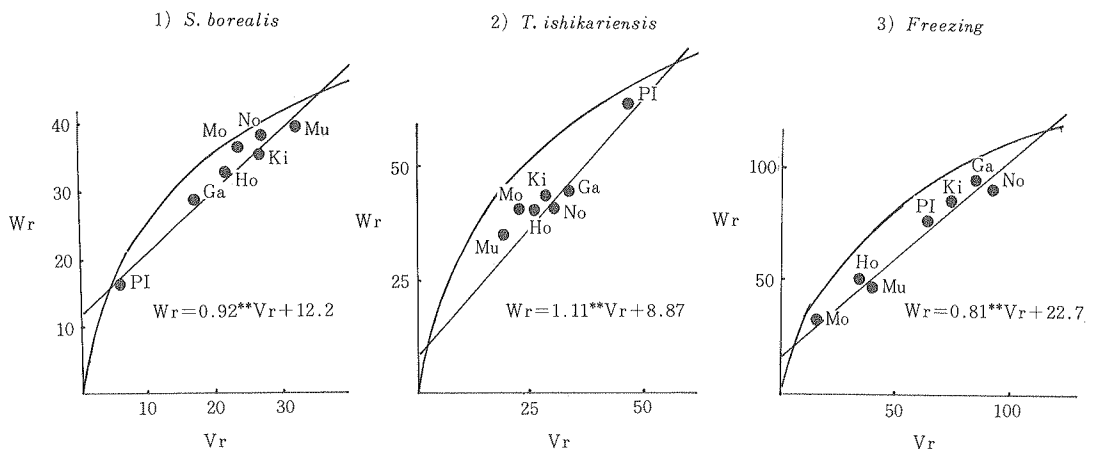


Fig. 1 Mo : Moscow 1, No : Norin 8, PI : P. I. 173438, Ki : Kitakei 628, Ho : Horoshiri, Mu : Muka, Ga : Gaines

**Significant at the .01 level of probability.

凍害は優劣性遺伝子の頻度にやや偏りがみられる。

$h_n^2 = (1/2D + 1/8H_1 - 1/8H_2 - 1/4F) / (1/2D + 1/8H_1 - 1/16H_2 - 1/4F + E)$ 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)² / 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となっ

Table 4. Genetic variance components and genetic parameters

Source Component	<i>S. borealis</i>	<i>T. ishikariensis</i>		Freezing	
D	54.66* $\pm$ 1.36	90.33*	$\pm$ 2.77	120.15*	$\pm$ 1.64
H ₁	35.42 $\pm$ 29.51	143.68	$\pm$ 60.02	268.65	$\pm$ 133.09
H ₂	27.26 $\pm$ 21.96	126.89	$\pm$ 44.66	184.38	$\pm$ 99.04
F	-35.88 $\pm$ 11.37	22.03	$\pm$ 23.13	-82.08	$\pm$ 51.30
E	2.48 $\pm$ 0.515	3.21	$\pm$ 1.05	8.90	$\pm$ 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.

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. 1 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* に対しては優性遺伝子数を多くもつが、*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。

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法を異にするが、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 (r_P) と遺伝相関 (r_G) は次のように推定された。

	r _P	r _G
<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	-0.725***	-0.819

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

	r _P	r _G
<i>S. borealis</i> : <i>T. incarnata</i>	-0.303	-0.190

ここで親子相関は *S. borealis* 0.838***, *T. incarnata* 0.476* と有意に高かった。

したがって、*S. borealis* と負の遺伝子相関が密接なのは *T. ishikariensis* の方であって、*T. incarnata* に対しては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も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。

論 議

Bruehl(1967)¹⁾によると *Typhula idahoensis* に対する強弱品種間の交雑による F₂ 集団では、ヘテロン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 は両親の間に巾広い変異を示し、その頻度から数個の遺伝子が関与するとしている。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、狭義の遺伝力は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が関与するとの報告も多い。楠, 長内 (1959)⁹⁾は雑種集団の選抜実験において、広義の遺伝力を70%と推定し、Amirshahi and Patterson (1956) 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力は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出されなかった。このことは耐凍性品種「Moscow 1」と「農林8号」の遺伝子型のちがいを暗示させた。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は⁹⁾、耐凍性に関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*, *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、一定条件下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、要因個々に抵抗性母材の存在如何にかかってくる。その意味で、*T.ishikariensis* 抵抗性の「P. I. 173438」は貴重な遺伝子源であり、耐凍性についても、北海道における直接的、間接的意義と考えれば、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。

Granhall (1943)⁹⁾は *Triticum vulgare* と *T.turgidum* の種間交雑から、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し、Law and Jenkins (1970)¹⁰⁾は秋小麦「Capelle-Desprez」の耐凍性遺伝子が、4 D, 5 D, 7 A 染色体上にあることを認めた。また最近、Dvorak and Fowler (1978)²⁾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に期待されてよいと思われる。

Grafius (1974)¹¹⁾は耐凍性を高めたはずの品種が、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含

む作業であり、アメリカではいまだ一般的育種方法が未確立であるとしている。われわれが最近育成した「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 に全く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。この推定値に関する限り、耐凍性ないし *S.borealis* 抵抗性と *T.ishikariensis* の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、これらの推定値はいずれも 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、組換え個体が全く期待できないわけではないと思われる。

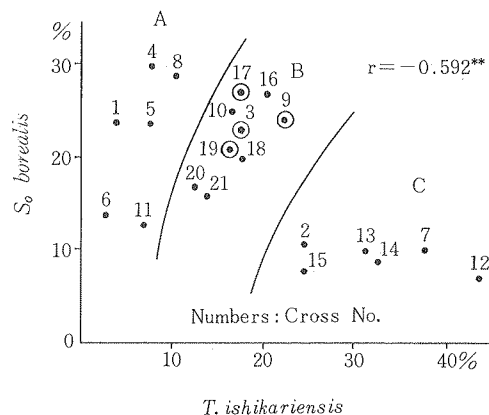


Fig. 2. Relation between ratio of uninjured plants for *S. borealis* and *T. ishikariensis* in F₂ populations.

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. 2 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、図によると各組合せは、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冬性の見込みはほとんどないとみられる。残りのB群7組合せのうち、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、次代検定にまたねばならないが、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重要性を示すものと考えられる。この背景の上に特異な抵抗性遺伝子を加えて行くことが必要となる。Vavilov(1935)¹²⁾は広く世界の小麦を調査し、それぞれの地域で耐冬性の方向が異ならなければならないとしながらも、それぞれに母材は多く存在し、まだまだ耐冬性の改良が可能であるとしている。

また、耐冬性に関与する種々の要因に共通的に考えられるのは、ハードニング (hardening) およびデハードニングする能力のとらえ方がある。すなわち、越冬前において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に対し回避したり、耐える潜在力を遺伝的に把握する必要があるように思われる。

引用文献

- 1) Bruehl, G.W.; Sprague, R.; Fischer, W.R.; Nagamitsu, M.; Nelson, W.L., and; Vogel, O.A., "Snow mold of winter wheat in Washington". Washi. Agr. Exp. Stn. Bulletin No.677, 1-21 (1966).
- 2) Dvorak, J.; Fowler, D.B. "Cold hardiness potential of Triticale and Tetraploid Rye". Crop Sci. 18, 477-478 (1978).
- 3) Granhall, I. "Genetic and physiological studies in interspecific wheat crosses". Hereditas. 29, 269-373 (1943).
- 4) Hayes, H.K.; Aamodt, O.S. "Inheritance of winter hardiness and growth habit in crosses of Marquis with Minhardi and Minturki wheats". J. Agric. Res. 35, 223-236 (1927).
- 5) Hayman, B.I. "The theory and analysis of diallel crosses". Genetics. 39, 789-809 (1954).
- 6) Hayman, B.I. "The analysis of variance of diallel tables". Biometrics. 10, 235-244 (1954).
- 7) Jinks, J.L. "The F_2 and backcross generations from a set of diallel crosses". Heredity. 10, 1-30 (1956).
- 8) Jones, R.M. "Analysis of variance of the half diallel table". Heredity. 20, 117-121 (1965).
- 9) 楠 隆, 長内俊一. "秋播小麦雑種初期世代の耐寒性に関する集団選抜の効果". 育種. 9, 1-5 (1959).
- 10) Law, C.N.; Jenkins, G. "A genetic study of cold resistance in wheat". Genet. Res. 15, 197-208 (1970).
- 11) Steponkus, P.L. "Cold hardiness and freezing injury of agronomic crops". Advances in Agronomy. 30, 51-98 (1978).
- 12) Vavilov, N.I. "Scientific bases for wheat breeding". Moscow and Leningrad, (的場訳), 欧亚通信社, 1935.
- 13) Worzella, W.W. "Inheritance of cold resistance in winter wheat, with preliminary studies on the technic of artificial freezing tests". J. Agric. Res. 50, 625-638 (1935).
- 14) 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).
- 15) 天野洋一, 尾関幸男. "秋播小麦の雪腐病抵抗性と耐凍性育種. 1 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 (1980).

Winter Wheat Breeding for Resistance to Snow Mold and Cold Hardiness

II. Estimation of genetic effects for resistance to snow mold and freezing by the use of half diallel cross analysis

Yoichi AMANO*

Summary

Resistance to snow mold and cold hardiness, components of the complex winter hardiness, is an important subject confronting winter wheat production in Hokkaido. The present experiment was carried out to analyze the genetic mechanism for the resistance to *Sclerotinia borealis*, *Typhula ishikariensis*, *T. incarnata* and freezing injury. Diallel crosses were made among 7 varieties which were typical of the resistance to those factors, and parents and F_2 populations were set and examined under each testing methods respectively which have been reported in previous paper. A randomised block design with 2 to 10 replications was used and the resistance was expressed by the degree of injury. Obtained results were as follows ;

From analysis of variance of mean and variance, the differences between parents and F_2 populations were significant in every factors. And the correlations of mean and variance between F_2 populations and midparents were highly significant. So the resistance of progeny was more likely influenced by that of parent.

Variance analyses of V_r - W_r among replications and tests of regression of W_r to V_r assured the validity of assumption of independent action of non-allelic genes. Hypothesis of diallel analysis was satisfied, so that (V_r , W_r) graphical analysis was done and the genetic variance components and parameters for each factor were estimated according to the method of Hayman and Jinks.

In every factors the additive effects of the genes were significantly large, but the dominance effects differed respectively. The resistance to *S. borealis* was partial dominance and the resistance to *T. ishikariensis* and freezing injury were overdominance. From the position of array points along the line of regression it showed that resistant parents of *S. borealis* and *T. ishikariensis* had more recessive alleles. On the other hand clear tendency of frequencies of effective alleles did not exist in cold hardiness. In case of *T. ishikariensis*, dominant and recessive alleles were present approximately equal numbers among the parents, but dominant and recessive alleles were not distributed equally in cases of *S. borealis* and cold hardiness.

The heritabilities in narrow sense of *S. borealis*, *T. ishikariensis* and freezing injury were generally high, namely 90, 79, 82%, respectively. The number of alleles concerned with each factor was estimated to be 2 to 3 based on formula, (maximum parent value - minimum parent value)²/4D.

* Hokkaido Prefectural Kitami Agricultural Experiment Station, Kun-neppu, Hokkaido, 099-14, Japan.

Genetic correlation of the mean of F_2 populations between *S.borealis* and *T.ishikariensis* was highly negative. This suggested that breeding for resistance to both *S.borealis* and *T.ishikariensis* would be a laborious work. But F_2 populations of the cross between varieties bred in Hokkaido contained more non-damaged plants than the other crosses. So it was pointed out that Hokkaido varieties, Norin 8, Muka, Horoshiri and Kitakei 628, had more stable and excellent genetic backgrounds for winter hardiness. Further, resistant genes are available in other varieties, such as P.I. 173438 and Moscow 1. Thus, it is possible to improve genetic background of winter hardiness in Hokkaido variety, adding a specific resistant genes for each factor.