HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	大麦網斑病抵抗性に関する育種学的研究
Author(s)	佐藤, 和広
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	乙第4432号
Issue Date	1993-12-24
DOI	https://doi.org/10.11501/3076752
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/50070
Type	doctoral thesis
File Information	000000272830.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

大麦網斑病抵抗性に関する

育種学的研究

佐藤和広

大麦網斑病抵抗性に関する育種学的研究

佐藤和広

目　次

緒　言 ・・・

緒　言

栽培技術の進歩と近代育種がもたらした食用作物の収量性の増大は、20世紀の農業技術の大きな成果の一つである。特に、コムギやイネの半矮性品種は先進国のみならず開発途上国の作物生産をも飛躍的に高め、既存の品種を一気に置き換えた。

少数の優良な育成品種が大規模に作付けされると、機械による栽培管理が容易となり、良質で均質な農産物が大量に入手できる。その反面、新たな病害虫やそのレースおよびバイオタイプが発生した際の蔓延が早く、常に突発的な病害虫の発生に対する警戒が必要となる。特に、開発途上国ではコスト面から農薬の使用が困難なため、病害虫の発生による減収の危険が大きい。さらに、近年は環境汚染が地球的規模で深刻化しており、農薬の使用を最小限に抑えるか農薬を使用せずに人間や環境と調和する持続的な農業生産が要請されている。そのため、生物間の相互作用を利用した防除に対する関心が急速に高まっており、特に、育種による病害虫のコントロールは農薬を使用しないため低コスト・低労働力で、安全性の点からもきわめて優れた手段と考えられる。

オオムギでは主な病害だけでも50以上が報告されており（Mathre 1982）、中でも、種子消毒剤としての水銀剤が使用禁止になったのに伴い、種子伝染性の病害が増加しつつある。その一つである大麦網斑（あみはん）病は世界各地のオオムギ栽培地帯のうち、主として温暖・湿潤な地域に分布し（Shipton *et al.* 1973）、連作や灌漑によって被害が増大しつつある（Mathre 1982）。本病害は我が国においてもその存在が確認されていたものの、登熟後期の活性の衰えた葉に生じるため重要病害として認識されていなかった。しかし、最近、北海道および鳥取県などのビールオオムギ栽培地帯では局所的な激発事例が現れるようになってきた（佐藤・吉良 1989、長谷川ら 1992）。

大麦網斑病は糸状菌の１種である *Pyrenophora teres* Drechs.の感染によって葉身、葉鞘等に網目状の病斑を生じ（Plate 1、2）、子実の登熟低下による減収をもたらすほか、ビールオオムギにおいては主要な醸造品質であるエキス分の低下を招く被害の大きな病害である（Buchannon 1962、Piening and Kaufmann 1969、Jordan 1981、 Burleigh *et al.* 1988）。

本病害の一次感染源は主として圃場の被害茎葉あるいは罹病種子から形成される胞子である（Piening 1968）。防除法としては種子消毒ならびに殺菌剤の茎葉撒布が有効であるが（Sutton and Steele 1983）、殺菌剤に対する耐性菌が出現するなど（Sheridan and Grabavac 1985）、その効果は必ずしも完全ではない。また、殺菌剤の茎葉撒布はコスト高で環境汚染の程度も大きく、抵抗性品種を栽培することが最良の防除法である。従来、本病害に対する抵抗性育種は行われていなかったが、最近は抵抗性品種の育成（Metcalfe and Bendelow 1981、Metcalfe 1986）あるいは抵抗性遺伝子を集積するための複合交雑集団（composite cross population）の育成など（Bockelman *et al.* 1983、 Moseman and Smith 1985）、実用品種へ抵抗性遺伝子が積極的に導入されている。

我が国における本病害の抵抗性育種は開始されたばかりで、抵抗性品種も育成されていない。また、病害抵抗性の発現には、宿主の抵抗性遺伝子、病原体の病原性遺伝子、発病環境および発病してからの時間など各要因が相互に作用するため（Jorgensen 1992）、これらの発病要因の異なる諸外国の育種システムをそのまま我が国に導入することはできない。従って、本研究ではこれらの要因をさまざまな角度から解析し、効率的な抵抗性育種への道を拓くことを試みた。本論文ではこれらの研究成果を以下のような５章にとりまとめた。

まず、第１章では77菌株を供試して病原菌の培養特性ならびに分生子形成条件を検討した。抵抗性を検定するためには、接種源となる分生子の安定した培養条件を知ることが必要である。一般に *Pyrenophora* 属の菌では人工培養による分

生子形成が困難であり（Johnston and Halpin 1952）、菌株による変異も大きい（Deadman and Cooke 1985）。そこで詳細な予備実験の結果を踏まえて（佐藤・武田　1990、1991）、多数の菌株に対する普遍的な分生子形成法として適用可能な培養条件を確立した。

第２章においては抵抗性の環境変異を解析した。抵抗性品種を育成するためには、遺伝資源ならびに雑種世代を効率よく評価、選抜するための検定方法をまず確立しなければならない。本病抵抗性の検定方法としては幼苗検定法、圃場検定法等が考案されて広く用いられているが（Buchannon and McDonald 1965、Holtmeyer and Webster 1981、Belglund and Pederson 1981、Skou and Haahr 1987）、宿主の生育条件や環境条件の変化によって抵抗性の変動する事例が報告されている（Piening 1967、Khan and Boyd 1970、Ghobrial *et al.* 1983、Tekauz 1986）。そこで、本章では抵抗性を確実に評価するための安定した検定条件を設定した。

第３章では52菌株を38品種に接種して大麦網斑病の宿主と病原体の交互作用、すなわちレース分化を検討した。レース分化については宿主の抵抗性遺伝子と病原体の病原性遺伝子が対応し、特定の組合せによって抵抗性が発現する gene-for-gene の関係がアマのさび病で報告されて以来（Flor 1956）、オオムギうどんこ病、エンバク冠さび病、イネいもち病など多数の病害で gene-for-gene の対応が報告されている。

大麦網斑病には Khan and Boyd（1969b）がオーストラリアの菌株で病原性の分化を認め、Harrabi（1990）が地中海地域の菌株の病原性スペクトラムの変異について報告しているほか、Steffenson and Webster（1992）がカリフォルニアで採取した菌株を13の病原型（pathotype）に分類可能としている。しかし、これまでのところ本病害において gene-for-gene による明瞭なレース分化は認められていない。本研究では、カナダと我が国の多数の菌株を供試して病原性の分化を検定し、本病害の抵抗性育種でレース分化を考慮する必要があるかどうかを

検討した。

第４章では岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設が保有する野生種、栽培品種および同質遺伝子系統を供試して抵抗性の遺伝変異を評価した。

野生種については *Hordeum* 属のオオムギ近縁野生種のうち、栽培オオムギと密接な関係にある *H. spontaneum* を中心に18種の抵抗性を評価した。

栽培オオムギについては、これまで Schaller and Wiebe（1952）、Dessouki *et al.*（1965）および Buchannon and McDonald（1965）等がそれぞれ数千品種を評価して抵抗性遺伝資源を検索し、その地域的局在性を報告している。しかし、これらの評価の際の検定方法をみると、菌株を特定できない圃場での自然発病であったり、人工接種でも単一の菌株を使用している。従って、もし宿主の抵抗性遺伝子と病原体の病原性遺伝子間に gene-for-gene の関係が存在すれば（Flor 1956）、接種する菌株によって抵抗性の発現が異なることになる。

本報告では病原性に差異がみられる日本とカナダの４菌株をオオムギ2,000品種あまりに接種し、宿主の範囲を拡げて病原性の分化を検討すると共に、各菌株に対する抵抗性遺伝資源を評価した。また、オオムギの主要形質である皮・裸性、二条・六条性、並・渦性を支配する主働遺伝子の大麦網斑病に対する副次的な効果を解析するために、これらの主働遺伝子に関する同質遺伝子系統を用いて抵抗性遺伝子とこれらの主働遺伝子との関係を検討した。さらに、5,000品種あまりのコレクションから有用な抵抗性遺伝資源を検索した。

第５章では、育種における抵抗性の選抜方法を確立する上で最も重要な抵抗性の遺伝について解析した。大麦網斑病における抵抗性の遺伝子分析は古くから行われており（Schaller 1955、Mode and Schaller 1958、Khan and Boyd 1970）、これまでに４種の遺伝子座が確認されている（Davis *et al.* 1990）。また、そのうち３種についてはトリゾミック分析により座乗染色体が同定されている（Bockelman *et al.* 1977）。しかし、これらの遺伝子のうちのいくつかは、接

種する菌株によって抵抗性の発現が異なっており（Steffenson and Webster 1992）、我が国の菌株に対して３種の遺伝子（*Pt*, Pt_2, Pt_3）はいずれも高度の抵抗性を持たない（Sato and Takeda 1993）。一方、本病害の抵抗性が量的遺伝子によって支配されているとする報告も多数あり（Douglas and Gordon 1985、Sharp 1984、Arrabi *et al.* 1990）、主働遺伝子と微動遺伝子の両方を集積して安定した抵抗性を確立する試みがなされている（Bockelman *et al.* 1983）。

本研究においては抵抗性の異なる両親間の交雑200組合せあまりを用いて、抵抗性遺伝子を量的あるいは質的に解析し、抵抗性の遺伝様式を明らかにした。さらに、雑種世代における抵抗性の親子関係および選抜実験によって、抵抗性の選抜効果を解析した。

このように、本研究では大麦網斑病抵抗性を総合的に解析し、菌の培養特性、抵抗性の検定方法、病原性の分化、抵抗性の遺伝資源および抵抗性の遺伝性や選抜方法を明らかにすることができた。

本研究の計画、遂行ならびに結果のとりまとめにあたって、懇篤なご指導を賜った岡山大学資源生物科学研究所教授武田和義博士、岡山大学名誉教授高橋隆平博士および同名誉教授安田昭三博士に深甚なる謝意を表する。また、本論文のご校閲を賜った北海道大学農学部教授木下俊郎博士、同教授中世古公男博士および同教授島本義也博士に心より謝意を表する。なお、実験遂行に当たってご協力いただいた岡山大学資源生物科学研究所遺伝制御ならびに大麦系統保存施設の研究室の方々にもお礼を申し上げる。

第１章　大麦網斑病菌の培養特性

本章においては、まず大麦網斑病の病原体である *Pyrenophora teres* Drechs. の菌株の由来と分離法を示した。次いで温度と培地に対する *P. teres* の菌糸体の培養特性を調べるとともに、抵抗性検定の際の接種源となる分生子形成条件を検討し、多様な菌株に対して適用し得る分生子形成法を確立した。

第１節　供試菌株

１．菌株の由来

北海道、新潟県、鳥取県、岡山県、広島県、香川県、徳島県、福岡県、佐賀県および鹿児島県のオオムギ栽培圃場において発病を調査するとともに、発病のみられた圃場から罹病葉を採取した。国内の栽培地域のうち、農業生産上障害となる程度に発病が多かったのは、鳥取県、鹿児島県および北海道の一部であった。また、このほかに福岡県、佐賀県、埼玉県、茨城県および千葉県等でも発病が認められた。

新潟県では食用の六条皮麦、香川県ならびに徳島県では食用の六条裸麦の圃場を調査したが、これらの圃場では発病が認められなかった。菌が採取されたオオムギは、ほとんどが醸造用の二条皮麦であった。分離した菌株をTable 1-1に示した。関東地方のオオムギ圃場で採取された菌株（Pt番号）は東京大学の奥 尚博士より、また、カナダのオオムギ圃場で採取された菌株（WRS番号）はカナダ農務省の A. Tekauz 博士よりそれぞれ分譲していただいた。

２．菌株の分離

菌株の分離にあたっては、滅菌濾紙をペトリ皿に敷いて滅菌水で湿らせた後、約１cm四方に切りとったオオムギの罹病葉を表面殺菌して置床し、20℃で３日間

Table 1-1. Origin of *P. teres* isolates used in the experiments

Isolate	Country	Place of collection	Barley type	Symptom	Year of collection
K001	Japan	Kitami, Hokkaido	Spring	Net	1984
K002	〃	〃	〃	〃	〃
K003	〃	〃	〃	〃	〃
K004	〃	〃	〃	〃	〃
K005	〃	〃	〃	〃	〃
K006	〃	〃	〃	〃	〃
K007	〃	〃	〃	〃	〃
K008	〃	〃	〃	〃	〃
K009	〃	〃	〃	〃	〃
K010	〃	〃	〃	〃	〃
K101	〃	Abashiri, Hokkaido	〃	〃	〃
K102	〃	〃	〃	〃	〃
K103	〃	〃	〃	〃	〃
K104	〃	〃	〃	〃	〃
K105	〃	〃	〃	〃	〃
K106	〃	〃	〃	〃	〃
K107	〃	〃	〃	〃	〃
K108	〃	〃	〃	〃	〃
K110	〃	〃	〃	〃	〃
K111	〃	〃	〃	〃	〃
K112	〃	〃	〃	〃	〃
K113	〃	〃	〃	〃	〃
K115	〃	〃	〃	〃	〃
K116	〃	〃	〃	〃	〃
K117	〃	〃	〃	〃	〃
K118	〃	〃	〃	〃	〃
K119	〃	〃	〃	〃	〃
K120	〃	〃	〃	〃	〃
K121	〃	〃	〃	〃	〃
K122	〃	〃	〃	〃	〃
Pt860514[1)]	〃	Ibaragi	〃	〃	1986
Pt870418[1)]	〃	Chiba	〃	〃	1987
Pt870426[1)]	〃	Saitama	〃	〃	〃
TT001	〃	Tottori, Tottori	〃	〃	1991
TT002	〃	〃	〃	〃	〃
TT003	〃	〃	〃	〃	〃
TT004	〃	〃	〃	〃	〃
TT011	〃	Entsuji, Tottori	Winter	〃	〃
TT012	〃	〃	〃	〃	〃
TT013	〃	〃	〃	〃	〃

Table 1-1. (Continued)

Isolate	Country	Place of collection	Barley type	Symptom	Year of collection
TT014	Japan	Entsuji, Tottori	Winter	Net	1991
TT015	〃	〃	〃	〃	〃
TT021	〃	Kokufu, Tottori	〃	〃	〃
TT022	〃	〃	〃	〃	〃
TT023	〃	〃	〃	〃	〃
TT024	〃	〃	〃	〃	〃
TT025	〃	〃	〃	〃	〃
FK001	〃	Futsukaichi, Fukuoka	〃	〃	〃
FK002	〃	〃	〃	〃	〃
SA001	〃	Karatsu, Saga	〃	〃	〃
SA002	〃	〃	〃	〃	〃
SA003	〃	〃	〃	〃	〃
SA004	〃	〃	〃	〃	〃
KG001[3)]	〃	Kinpo, Kagoshima	〃	〃	〃
KG002[3)]	〃	〃	〃	〃	〃
KG003[3)]	〃	〃	〃	〃	〃
KG004[3)]	〃	〃	〃	〃	〃
KG005[3)]	〃	〃	〃	〃	〃
KG006[4)]	〃	〃	〃	〃	〃
KG007[4)]	〃	〃	〃	〃	〃
KG008[4)]	〃	〃	〃	〃	〃
KG009[4)]	〃	〃	〃	〃	〃
KG011	〃	Hiyoshi, Kagoshima	〃	〃	〃
KG012	〃	〃	〃	〃	〃
KG013	〃	〃	〃	〃	〃
KG021	〃	Nakagumi, Kagoshima	〃	〃	〃
KG022	〃	〃	〃	〃	〃
KG023	〃	〃	〃	〃	〃
KG024	〃	〃	〃	〃	〃
KG025	〃	〃	〃	〃	〃
KG026	〃	〃	〃	〃	〃
WRS102[2)]	Canada	Saskatchewan	Spring	〃	Unknown
WRS857[2)]	〃	〃	〃	Spot	〃
WRS1566[2)]	〃	〃	〃	〃	〃
WRS1581[2)]	〃	Alberta	〃	Net	〃
WRS1607[2)]	〃	〃	〃	〃	〃
WRS1679[2)]	〃	Manitoba	〃	〃	〃

[1)]:Isolates provided by Dr. Oku, University of Tokyo.
[2)]:Isolates provided by Dr. Tekauz, Agriculture Canada.
[3)]:Collected from paddy fields. [4)]:Collected from upland fields.

培養して分生子を形成させた（Plate 3、4）。クリーンベンチ内に設置した実体顕微鏡で観察しながら分生子を１個ずつ針で釣り上げ、ペトリ皿に分注した１％素寒天培地に移した後、20℃で培養して発芽させた。培地上で伸長した菌糸の先端を、PDA（ポテトデキストロース寒天；ジャガイモ抽出粉末4g、ブドウ糖20g、寒天15g、脱イオン水1,000ml）を分注した試験管の斜面培地に置床して、シリコン栓で封じ、菌糸が十分に培地上に拡がってから５℃の冷蔵庫で保存した。それぞれの実験に際しては、試験管から菌そう片を取り出してペトリ皿に分注したPDA培地に置床し、培養・増殖した菌体を用いた。なお、以下の諸実験においては、全て直径９cmのプラスチック製ペトリ皿に培地を20ml分注した平面培地を用いて菌を培養した。

第２節　菌糸体の培養特性

材料および方法

実験１　培地の影響

K001、K105、WRS102およびWRS1581の４菌株を用いて菌糸体の伸長速度に対する培地組成の影響を調べた。培地条件は前述のPDA培地に加えて、見里・原培地（見里・原 1957；粉末酵母エキス４g、可溶性澱粉10g、寒天15g、脱イオン水1,000ml）、V-8培地（V-8ジュース200ml、$CaCO_3$ ３g、寒天15g、脱イオン水800ml）、オートミル培地（オートミル20g、微量塩類溶液１g、寒天15g、脱イオン水1,000ml）および大麦葉煎汁培地（乾燥大麦葉40g、KH_2PO_4 ２g、寒天15g、脱イオン水1,000ml）の５種類を使用し、25℃、白色蛍光灯（約1,500lux）の連続照明下で10日間培養した。24時間毎に菌糸体の先端をペトリ皿の裏面からマークし、１日あたりの伸長速度を算出した。１つのペトリ皿を１反復として２反復を設けた。

実験２　菌糸体の伸長に対する温度の影響

温度条件を10°、15°、20°、25°および30℃の５段階に設定し、Table 1-4に示した13菌株を用いて菌糸体の伸長速度に対する温度の影響を調査した。培地はPDA培地を用い、白色蛍光灯の連続照明下で10日間培養した。伸長速度の測定は実験１に準じ、２反復を設けた。

実験３　細胞形成の温度反応

菌株K001とWRS102について見里・原培地を用いて10°、15°、20°、25°および30℃でブラックライト（以下BLB、東芝製、波長域は352nmを中心に300～400nm）の連続照明下で培養し、顕微鏡を用いて菌糸体の細胞各々20個について細胞の長さを測定した。

結果および考察

１．培地の影響

５種類の培地における４菌株の菌糸の伸長速度（mm/日）をTable 1-2に示した。分散分析の結果、菌株間差異ならびに菌株×培地の交互作用は有意でなく、培地による差のみが1%水準で有意であった（Table 1-3）。各培地の平均値に対する1%水準の最小有意差は0.6mm/日なので、大麦葉培地の6.9mm/日とV-8培地の6.7mm/日が最も速く、PDA培地の6.1mm/日とオートミル培地の6.0mm/日がこれに次ぎ、見里・原培地の5.0mm/日は有意に遅かった。

本実験では培地の組成を５種類に設定したが、それぞれの濃度は１種類だけなので、炭素源や窒素源を始めとする養分の絶対量も培地の種類によって異なっている。しかも冨山ら（1962）が指摘しているように、菌糸体の伸長速度は必ずしも菌そうの成長量、特に厚さを反映していないので、後述する温度条件の場合と違って培地の適否を伸長速度の大小で判断するには無理がある。

Table 1-2に示された伸長速度の培地による違いは、実際には９cmのペトリ皿を一杯にするのに、早ければ７日、遅くても９日という違いにすぎない。従って、

Table 1-2. Colonial growth(mm/day) of *P. teres* isolates in five media

Isolate	Medium					
	PDA	V-8	Oatmeal	Barley leaf	Misato-hara	Mean
K001	5.9	6.1	6.2	7.0	5.3	6.1
K105	6.1	6.3	5.9	7.3	5.7	6.3
WRS102	6.2	6.9	6.1	6.4	4.6	6.0
WRS1581	6.3	7.4	5.8	6.8	4.5	6.2
Mean	6.1	6.7	6.0	6.9	5.0	6.2

Table 1-3. Analysis of variance for colonial growth of *P. teres* isolates in five media

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Isolate(I)	3	6.83	-	-
Medium(M)	4	434.21	10.18**	48.95
I × M	12	42.65	1.97	10.53
Error	20	21.60		21.60

**:Significant at the 1% level.

1):Tested against corresponding interactions.

培地の選択にあたっては、菌糸体の伸長速度よりも後述する分生子形成能を重視すべきである。なお、菌糸体の伸長速度に菌株×培地の交互作用が認められないことは、供試菌株の範囲では培地に対して菌株による選択性がないことを意味している。

2．温度の影響

5段階の温度における13菌株の菌糸体の伸長速度（mm/日）をTable 1-4に、菌株、温度および両者の交互作用を分散分析した結果をTable 1-5に示した。Table 1-4によれば菌糸体の伸長に対する最適温度は全体的に25℃よりわずかに高いとみられるが、個々の菌株についてみると、K005のように最適温度が25℃より低いとみられる菌株や、WRS1581のように25℃より高いとみられる菌株があった。そのため菌株×温度の交互作用が1%水準で有意となり、伸長速度の温度反応が菌株によって有意に異なることが確認された。また、菌株による変異も有意であり、伸長速度が菌株によって異なることが明らかになった。

Shipton *et al.*（1973）は北米の春播オオムギから採取した *P. teres* の菌株では菌糸体の最適生育温度が25°～29℃であり、一方、秋播オオムギから採取した菌株ではそれよりやや低いと報告している。本研究に供試した菌株においても、菌糸体の伸長の最適温度が25℃よりもやや高い菌株とやや低い菌株がみられた。このように菌糸体の最適伸長温度が菌株によって異なる事実は、菌株の適応的分化の要因として注目される。

見里・原培地で培養したK001とWRS102のそれぞれの温度条件における平均細胞長をTable 1-6に示した。菌糸体の細胞の長さは25℃で最も長く、74.4および80.2μmであり、これより低温あるいは高温条件では細胞が短くなる傾向が認められた。特に高温条件では細胞の短縮が著しかった.

1日あたりの菌糸体の伸長量を平均細胞長で割って、1日あたりに形成される細胞数を推定すると、Table 1-6に示したようにK001では10℃での26個から30℃で

Table 1-4. Colonial growth(mm/day) of *P. teres* isolates under five different temperatures

Isolate	Temperature(℃)				
	10	15	20	25	30
K001	3.2	4.2	5.9	7.7	6.4
K002	2.7	3.9	5.9	7.2	6.1
K005	2.7	4.3	7.1	7.8	6.8
K006	3.3	4.2	6.2	7.8	6.2
K010	2.9	3.7	5.6	7.1	6.1
K101	2.3	3.9	6.1	6.9	6.4
K104	2.5	4.1	6.3	7.2	6.3
K105	3.3	4.2	6.1	7.4	6.1
K116	3.0	4.3	6.6	7.2	6.3
K122	2.4	3.8	6.0	7.2	6.3
WRS102	2.4	4.6	6.2	7.7	7.0
WRS1581	2.5	4.8	6.3	7.4	7.7
WRS1679	2.3	3.5	6.0	6.9	6.8
Mean	2.7	4.1	6.2	7.3	6.5

Table 1-5. Analysis of variance for colonial growth of *P. teres* isolates under five different temperatures

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Isolate(I)	12	59.67	2.78**	3.82
Temperature(T)	4	9384.71	437.11**	360.12
I × T	48	21.47	2.99**	7.15
Error	66	7.18		7.18

**:Significant at the 1% level.

1):Tested against corresponding interactions.

Table 1-6. Cell length (A, μm) and number of cells formed per day (B) in *P. teres* isolates under five different temperatures

Isolate		Temperature(℃)				
		10	15	20	25	30
K001	A	63.0	66.0	74.2	74.4	55.8
	B	26	35	44	60	64
WRS102	A	63.2	63.8	74.4	80.2	51.8
	B	28	31	49	51	43

の64個まで漸増し、一方、WRS102では10℃での28個から25℃での51個までは漸増したが、30℃ではむしろ減少傾向を示した。

Table 1-6に示される細胞数は菌糸体が直線的に伸長すると仮定した場合の推定値で、しかも分枝を考慮していないが、菌糸体は三次元的に成長するので、実際に１個の成長点（菌糸の先端）から１日あたりに形成される細胞数は、最適温度条件では数百個に達するとみてよいであろう。

第３節　分生子の形成条件

大麦網斑病菌に分生子を形成させるにはBLBによる12時間照明と12時間暗黒の繰り返しが最も好適とみられたので（佐藤・武田 1990、1991）、本節では主としてこの光条件の下で培地組成や温度（恒温、変温）が分生子形成に及ぼす影響を解析し、これらの培養条件に対する反応の菌株による変異を明らかにした。

材料および方法

実験１　培地の影響

第２節実験１と同じ４菌株を用い、温度条件を10°、15°、20°、25°および30℃の５段階に設定し、見里・原培地、V-8培地および大麦葉培地の３種類の培地によって、BLBの12時間日長で３反復を設けて分生子形成を調査した。

実験２　変温の影響

実験１と同じ菌株と培地を用いて変温処理が分生子形成に及ぼす影響を検討した。平均温度は25℃として温度較差を±０℃、±２℃、±４℃および±６℃に設定し、温度変化は正弦曲線に従って、明期に高温、暗期に低温とした。BLBの12時間日長とし、３反復を設けた。

実験３　菌株間差異

分生子形成に対するBLBの12時間日長下での温度影響を多数の菌株で確認するために、Table 1-1に示す77菌株を用いて、温度を15℃恒温、25℃恒温および25°±6℃変温に設定し、分生子形成を調査した。変温の設定は実験2と同様である。培地にはV-8培地を用い、2反復を設けた。

結果および考察

1．培地および温度の影響

BLBによる12時間日長下での3種類の培地と5段階の温度における分生子形成をTable1-7に示した（実験1）。各菌株の分生子形成に対する好適温度は、北海道産のK001とK105の両菌株が25℃程度とみられるのに対し、カナダ産のWRS102とWRS1581の両菌株は、見里・原培地を除けば低温でも分生子形成の多い傾向がみられた。特にWRS102菌株では10℃でも25℃と同程度の分生子が形成されたが、一般にさまざまな菌株に短期間で分生子を形成させるためには25℃で培養するのが適当と考えられる。

次に、正弦曲線に従って変温処理を与えた場合の分生子形成量をTable 1-8に示し、その分散分析の結果をTable 1-9に示した（実験2）。培地および菌株の主効果は有意なので、分生子形成量は培地および菌株によって異なるといえる。また、変温処理に関する主効果および交互作用はいずれも有意とはならなかったが、Table 1-8によれば供試菌株の範囲では±4℃あるいは±6℃の変温条件のV-8培地で分生子形成が多い傾向がみられた。特に、他の条件では分生子形成が比較的少なかったK001、K105の両菌株もBLBの12時間日長でV-8培地を用い、25°±6℃で培養することによって、分生子形成が増加する傾向がみられた。

2．菌株間差異

来歴および特徴の異なる合計77の菌株をV-8培地で15℃恒温、25℃恒温および25°±6℃変温の3条件下で培養し、分生子形成を調査した結果をTable 1-10に示

Table 1-7. Conidia formation of *P. teres* isolates under different temperatures and different media

Temperature (℃)	Isolate												Mean
	K001			K105			WRS102			WRS1581			
	A*	B*	C*	A	B	C	A	B	C	A	B	C	
10	0	0.3	0.2	0	0	0	0	3.0	3.0	0	1.0	1.3	0.7
15	0	0	0.3	0	0	0	0.3	2.7	2.7	0	1.0	1.7	0.7
20	0.3	1.3	0.7	0.3	1.0	1.0	1.0	3.0	3.0	0	2.3	2.0	1.3
25	0.3	1.7	1.0	0.7	3.0	2.7	1.3	2.7	3.0	1.0	2.3	1.0	1.7
30	0	0	1.0	0.7	0	0.3	0	0.3	1.3	0.3	0.3	0.7	0.4
Mean	0.1	0.7	0.6	0.3	0.8	0.8	0.5	2.3	2.6	0.3	1.4	1.3	1.0

* A:Misato-hara medium, B:V-8 medium, C:Barley leaf medium.
Degree of conidia formation, 0:none～4:heavy.

Table 1-8. Conidia formation of *P. teres* isolates under different media and diurnal variation of temperature

Temperature (℃)	Isolate												Mean
	K001			K105			WRS102			WRS1581			
	A*	B*	C*	A	B	C	A	B	C	A	B	C	
25±0	1.7	1.3	2.7	0.3	0.3	1.7	1.5	3.0	3.0	2.0	3.0	2.0	1.9
25±2	1.3	1.7	1.3	0.3	1.0	0.7	2.0	2.7	3.0	1.0	3.7	1.5	1.7
25±4	1.3	2.3	3.0	0.7	2.7	1.0	1.7	3.7	3.0	2.0	3.7	3.3	2.4
25±6	2.0	4.0	3.0	0	2.0	0.7	1.3	3.3	3.3	2.7	4.0	2.3	2.4
Mean	1.6	2.3	2.5	0.3	1.5	1.0	1.6	2.9	3.1	1.9	3.6	2.3	2.1

* A:Misato-hara medium, B:V-8 medium, C:Barley leaf medium.
Degree of conidia formation, 0:none～4:heavy.

Table 1-9. Analysis of variance for conidia formation of *P. teres* under different media and diurnal variation of temperature

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Temperature(T)	3	4.48	2.52	0.09
Medium(M)	2	20.88	7.59**	0.39
Isolate(I)	3	20.09	8.45**	0.51
T × M	6	1.22	1.68	0.04
M × I	6	1.62	2.24	0.07
T × I	9	0.84	1.16	0.01
T × M × I	18	0.73	1.31	0.06
Error	96	0.55		0.55

*,**:Significant at the 5% and 1% levels, respectively.
1):Tested against corresponding interactions.

した（実験３）。各処理区の分生子形成指数を菌株平均値でみると、15℃恒温区が0.6であったのに対し、25℃恒温区が2.3、25°±６℃変温区が2.6と顕著な差異が認められた。また、分生子形成指数が実用的に使用可能な３以上の菌株は25℃恒温区では20菌株であったのに対して25°±６℃変温区では30菌株で、より多くの菌株に分生子を形成させるためには恒温よりも変温の方が好適であった。

一方、15℃恒温区ではほとんどの菌株で分生子形成指数が１以下であったが、カナダ産の５菌株ではいずれも1.5以上、菌株によっては3.5に達し、また、埼玉県産の１菌株も３であった。これらの事実は分生子形成の温度反応が菌株によって異なることを示しており、菌株の適応的分化を解析するうえで興味深い。

Leach（1967）は、６種類の菌を胞子形成条件によって二つに区分している。その一つは高温と近紫外光（BLB）によって分生子柄が形成される"inductive phase"と、低温によって分生子が形成される"terminal phase"（ここでは近紫外光と青色光が阻害的に働く）の２つの相（phase）を持つ"diurnal spolulators"であり、もう一つは明確な相を持たず、低温と近紫外光で胞子が形成され、照射後の暗期で形成量が増加する"constant temperature spolutators"である。*P. teres* と同一の不完全時代を有する *Helminthosporium catenarium* は後者に属しているが、今回供試した *P. teres* は、BLBの連続照射よりも12時間日長で分生子形成が多いこと（佐藤・武田 1991）、ならびに変温処理が有効であることから、むしろ"diurnal spolulators"の範疇に区分されると考えられる。

従って、*P. teres* の分生子を形成させる普遍的な条件としては、V-8培地を用いBLBの12時間照明、25°±６℃の変温条件で培養するのが適当と考えられる。

Table 1-10. Conidia formation for 77 *P. teres* isolates under three temperature conditions

Isolate	Country	Place of collection	Barley type	Symptom	Conidia formation at		
					15±0℃	25±0℃	25±6℃
K001	Japan	Kitami	Spring	Net	0	2.0	3.0
K002	〃	〃	〃	〃	0	1.5	3.0
K003	〃	〃	〃	〃	0	0	1.0
K004	〃	〃	〃	〃	0	0	0
K005	〃	〃	〃	〃	0	2.5	3.0
K006	〃	〃	〃	〃	0.3	3.0	3.5
K007	〃	〃	〃	〃	0	0	1.0
K008	〃	〃	〃	〃	1.0	2.0	2.5
K009	〃	〃	〃	〃	1.0	3.0	3.0
K010	〃	〃	〃	〃	1.0	2.5	3.0
K101	〃	Abashiri	〃	〃	0	2.5	3.0
K102	〃	〃	〃	〃	0.3	2.5	3.0
K103	〃	〃	〃	〃	0	1.5	3.0
K104	〃	〃	〃	〃	0.3	3.0	2.5
K105	〃	〃	〃	〃	0	3.0	2.5
K106	〃	〃	〃	〃	0	3.0	3.0
K107	〃	〃	〃	〃	1.0	3.0	2.0
K108	〃	〃	〃	〃	0	0.5	2.5
K110	〃	〃	〃	〃	0	4.0	3.0
K111	〃	〃	〃	〃	0.5	3.0	3.0
K112	〃	〃	〃	〃	0	3.0	3.0
K113	〃	〃	〃	〃	0.5	2.5	2.5
K115	〃	〃	〃	〃	0	1.0	2.5
K116	〃	〃	〃	〃	0.5	2.5	3.5
K117	〃	〃	〃	〃	0	2.5	3.0
K118	〃	〃	〃	〃	0	3.0	3.0
K119	〃	〃	〃	〃	0	2.0	2.0
K120	〃	〃	〃	〃	0	1.0	2.0
K121	〃	〃	〃	〃	0	2.5	3.0
K122	〃	〃	〃	〃	0.5	3.0	2.0
WRS102	Canada	Saskatchewan	〃	〃	3.0	4.0	3.0
WRS857	〃	〃	〃	Spot	2.0	2.0	2.5
WRS1566	〃	〃	〃	〃	1.5	2.5	1.0
WRS1581	〃	Alberta	〃	Net	1.5	3.5	4.0
WRS1607	〃	〃	〃	〃	3.5	3.5	4.0
WRS1679	〃	Manitoba	〃	〃	1.5	3.0	3.0
Pt860514	Japan	Ibaragi	Winter	〃	0	1.5	3.0
Pt870418	〃	Chiba	〃	〃	0	0	0
Pt870426	〃	Saitama	〃	〃	3.0	2.5	2.0

Table 1-10. (continued)

Isolate	Country	Place of collection	Barley type	Symptom	Conidia formation at 15±0℃	25±0℃	25±6℃
KG001	Japan	Kinpo	Winter	Net	1.5	2.0	2.5
KG002	〃	〃	〃	〃	0.5	2.5	1.5
KG003	〃	〃	〃	〃	1.0	1.0	2.0
KG004	〃	〃	〃	〃	0	0.5	2.0
KG005	〃	〃	〃	〃	0	1.5	2.0
KG006	〃	〃	〃	〃	2.0	3.0	3.5
KG007	〃	〃	〃	〃	0	1.5	2.5
KG008	〃	〃	〃	〃	0.5	2.0	1.5
KG009	〃	〃	〃	〃	0	2.5	2.5
KG011	〃	Hiyoshi	〃	〃	1.0	4.0	3.5
KG012	〃	〃	〃	〃	1.0	2.5	2.0
KG013	〃	〃	〃	〃	1.0	2.0	2.5
KG021	〃	Nakagumi	〃	〃	0	1.5	2.0
KG022	〃	〃	〃	〃	0.5	3.0	2.5
KG023	〃	〃	〃	〃	2.0	3.0	2.5
KG024	〃	〃	〃	〃	1.0	2.5	2.5
KG025	〃	〃	〃	〃	0	1.0	2.0
KG026	〃	〃	〃	〃	0	2.0	2.5
SA001	〃	Karatsu	〃	〃	1.0	1.5	2.0
SA002	〃	〃	〃	〃	1.0	1.5	2.5
SA003	〃	〃	〃	〃	0	1.0	2.0
SA004	〃	〃	〃	〃	0	1.5	2.0
FK001	〃	Futsukaichi	〃	〃	0.5	2.0	3.0
FK002	〃	〃	〃	〃	1.0	2.0	2.0
TT001	〃	Tottori	〃	〃	0.5	2.0	1.0
TT002	〃	〃	〃	〃	0	0.5	1.0
TT003	〃	〃	〃	〃	0.5	1.0	1.0
TT004	〃	〃	〃	〃	0.5	2.0	3.0
TT011	〃	Entsuji	〃	〃	0	2.5	3.0
TT012	〃	〃	〃	〃	1.0	2.5	4.0
TT013	〃	〃	〃	〃	0	0.5	1.0
TT014	〃	〃	〃	〃	0	0	1.0
TT015	〃	〃	〃	〃	0	1.5	2.0
TT021	〃	Kokufu	〃	〃	0	2.0	2.0
TT022	〃	〃	〃	〃	0	1.0	2.5
TT023	〃	〃	〃	〃	0	2.0	2.5
TT024	〃	〃	〃	〃	0	1.0	3.0
TT025	〃	〃	〃	〃	0	3.0	4.0
Mean					0.6	2.3	2.6

Degree of conidia formation, 0:none～4:heavy.

第２章　幼苗検定法

抵抗性品種を育成するためには、遺伝資源ならびに雑種後代を効率よく評価、選抜するための検定方法を確立しなければならない。特に雑種集団を対象として個体選抜を行うためには、系統ではなく個体単位で選抜可能な精度の高い検定方法が必要である。本章では環境条件の変化による抵抗性の変動を確認して、抵抗性を確実に評価するためのより安定した検定条件の設定を試みた。

接種源および接種方法

接種源となる分生子の増殖にあたっては、第１章の方法に従って直径９cmのプラスチック製ペトリ皿にV-8培地を20mlずつ分注した平面培地に菌そう片を置床して、BLBによる照明と暗黒を12時間おきに繰り返し、25°±6℃の変温条件下で14日間培養して分生子を形成させた。ペトリ皿に少量の滅菌水を加え、菌そう表面を筆でこすって分生子を採取し、菌糸や培地片等を除去するためにガーゼでろ過したのち、150倍の顕微鏡１視野あたり5～10個になるように胞子濃度を調整した。この胞子懸濁液に展着剤として Tween-20 を100mlあたり１滴加え、植物体に噴霧接種した。接種した材料は特に断らないかぎり相対湿度95～100%、20℃前後の接種室内に２日間置き（Plate 5）、その後は20℃前後のガラス室内で育成して、接種後２週目頃に Tekauz（1985） の病斑指数によって１（抵抗性）～10（高度罹病性）の10段階により発病程度を評価した（Fig. 2-1、Plate 6）。

第１節　抵抗性の環境変異

材料および方法

実験１　感染に要する時間

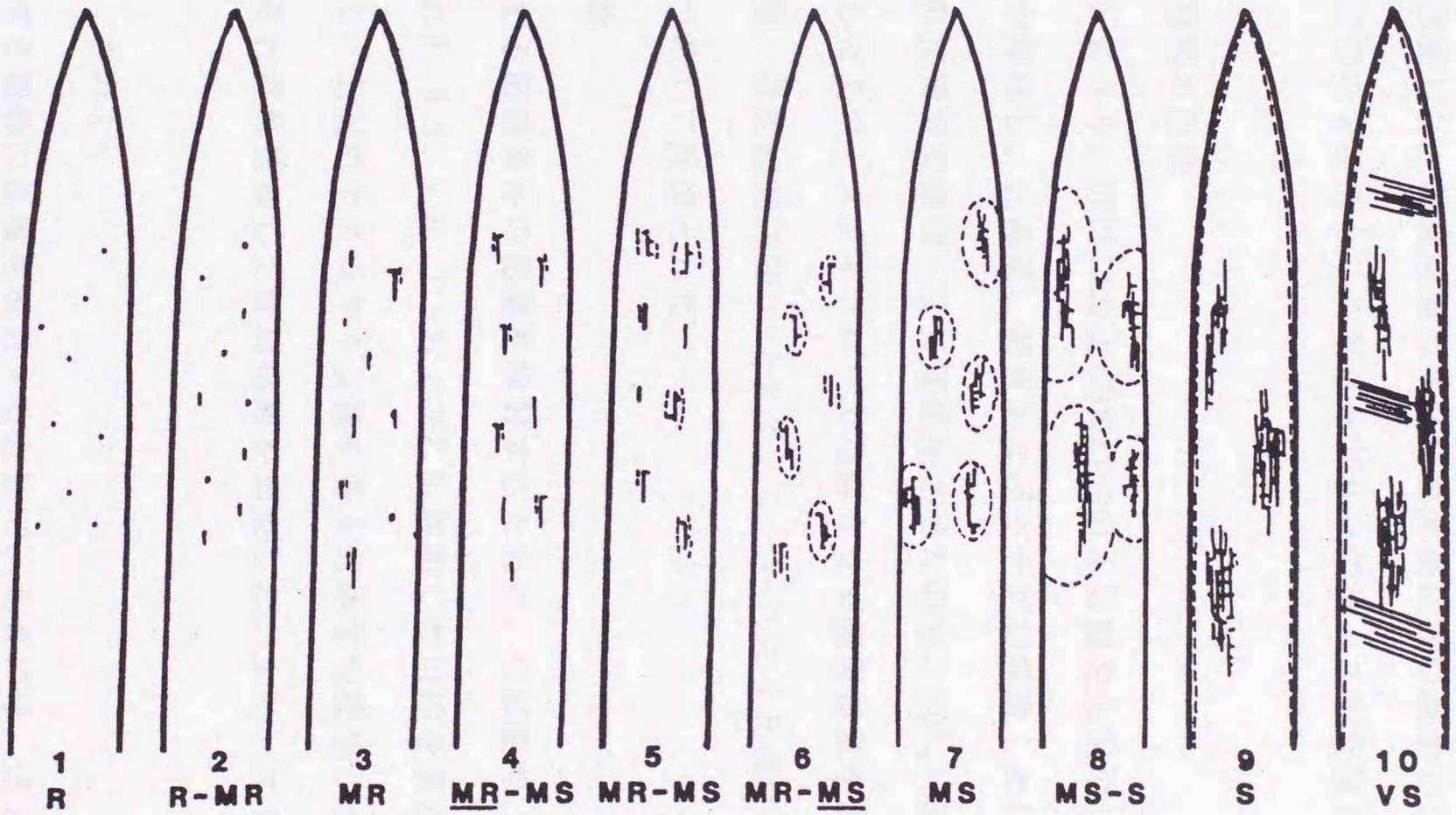


Fig. 2-1. Numerical and descriptive reaction classes in barley inoculated with *P. teres* after Tekauz (1985).
R-resistant; MR-moderately resistant; MS-moderately susceptible; S-susceptible; VS-very (highly) susceptible.

北育17号、ほしまさり、OUN026およびOUU689の４品種を15×6×10cmのプラスチック製シードリングケースに各４個体ずつ養成し、２葉期に菌株K105およびWRS102を接種した。接種後接種室に所定の時間だけ置いた後、組織に侵入していない分生子を除去するために植物体を流水で十分洗浄してからガラス室に移して育成し、病斑指数を調査した。感染時間は０（接種直後に洗い流す）、３、６、12、24、48および72時間の７段階とし、各シードリングケースを反復として３反復を設けた。

実験２　発病期間の温度

北育17号、ほしまさり、OUC613およびOUJ799の４品種を上記のシードリングケースに４個体ずつ養成し、北海道、関東およびカナダで採取した13菌株の分生子を２葉期に20℃の接種室で接種し２日間感染させたのち、10°、15°、20°、25°および30℃に制御したグロースチャンバーで発病させて病斑指数を調査した。光の条件は日長12時間、照度約20,000luxとした。１ケースに４品種ずつ養成し、各菌株に２ケースずつあてて反復とした。

実験３　施肥量

発病程度に対する肥料条件の影響を検討するために、化成肥料（Ｎ，Ｐ，Ｋ各15％）をそれぞれ0、0.5、1.0、1.5および2.0g混和した川砂を前述のシードリングケースに入れて、上記のオオムギ４品種を各４個体ずつ養成し、２葉期にK105およびWRS102をそれぞれ接種して病斑指数を調査した。１ケース１反復として３反復を設けた。

実験４　葉齢（その１）

発病程度に対する葉齢の影響を検討するために、北育17号、ほしまさり、OUC613およびOUJ799の４品種を育苗箱（50×35×10cm）に各10個体、計40個体ずつ播種し、接種時の葉齢がおよそ２、４、６、８および10葉期になるように約12日おきに播種を繰り返した。各育苗箱を１区として２反復を設け、K105とWRS102を接

種して病斑指数を調査した。

実験５　葉齢（その２）

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設が保有するオオムギ2,230品種を前述の育苗箱に１箱40品種ずつ養成した。２葉期に接種して病斑指数を調査したのち、４葉期に再度接種して病斑指数を調査し、発病程度の品種間変異が２葉期と４葉期で平行であるかどうかを検討した。菌株はK105を用い、１区５個体として反復を設けなかった。

結　果

１．感染に要する時間

Table 2-1に示したように、発病は接種後24時間でかなり確実となったが、一部の処理では発病しない個体が認められ、すべての品種と菌株で全個体に感染させるためには48時間以上接種室で加湿処理する必要のあることが明らかとなった。また、接種後すぐに洗浄した処理区ではすべての個体で発病が認められなかったので、所定の時間内に感染することができなかった分生子のほとんどは流水によって洗浄されたとみられる。

２．発病期間の温度

Fig. 2-2は５段階の温度条件下における各品種の発病程度を13菌株の平均値で示したものである。北育17号とOUC613は25℃で発病程度が最大となったのに対し、ほしまさりでは15℃で最大になるなど、品種によって温度反応に差が認められた。しかし、供試４品種の範囲内では各温度における品種の抵抗性の序列に変化はなかった。

病斑指数に関する分散分析表（Table 2-2）によると、菌株ならびに品種の主効果はいずれも有意で、菌株および品種によって発病程度は異なった。また、温度×品種および品種×菌株交互作用が有意と認められ、さらに、温度×菌株×品種

Table 2-1. Percentage of infected plants and mean disease ratings in different infection periods

Period (hours)	Isolate	Host: Hokuiku 17	Hoshi-masari	U689	N026
0	K105	0	0	0	0
	WRS102	0	0	0	0
3	K105	8(7.0)	8(6.0)	8(7.0)	0
	WRS102	8(8.0)	8(4.0)	0	0
6	K105	0	0	0	0
	WRS102	0	8(7.0)	0	0
12	K105	17(7.0)	25(5.7)	17(6.0)	0
	WRS102	33(7.8)	33(6.5)	8(7.0)	8(3.0)
24	K105	100(8.5)	100(6.6)	100(7.2)	100(3.7)
	WRS102	100(8.1)	100(6.8)	60(6.7)	50(4.2)
48	K105	100(8.7)	100(7.1)	100(6.3)	100(3.5)
	WRS102	100(8.8)	100(6.2)	100(6.7)	100(3.4)
72	K105	100(9.3)	100(7.2)	100(6.8)	100(3.3)
	WRS102	100(8.9)	100(6.7)	100(6.3)	100(4.1)

Figures in the parentheses indicate mean disease ratings from 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

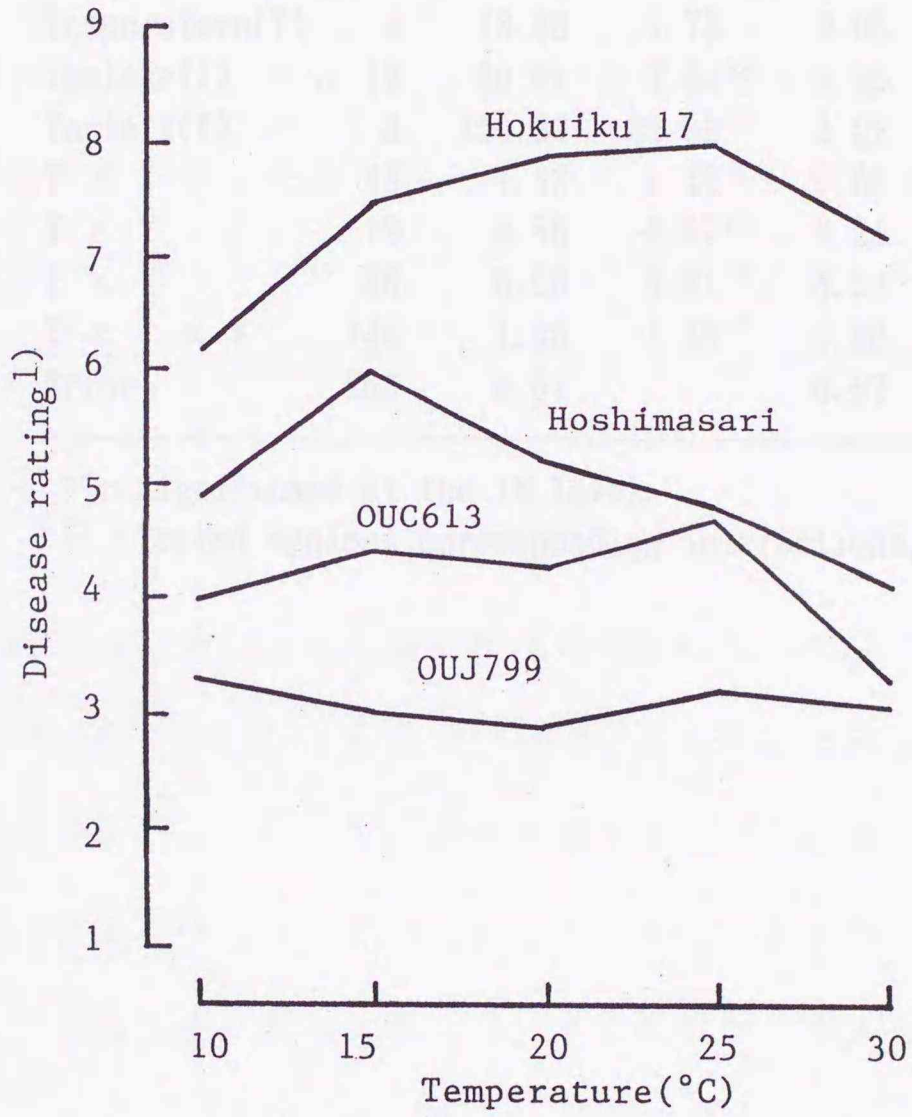


Fig. 2-2. Varietal response for mean disease ratings of 13 *P. teres* isolates under different growing temperatures after infection.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 2-2. Analysis of variance for disease ratings to *P. teres* isolates under different growing temperatures after infection

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Temperature(T)	4	13.36	1.78	0.06
Isolate(I)	12	60.91	7.94**	1.35
Variety(V)	3	430.37	33.60**	3.22
T × I	48	1.53	1.42	0.06
T × V	12	6.56	6.07**	0.21
I × V	36	6.28	5.81**	0.52
T × I × V	144	1.08	1.89**	0.26
Error	260	0.57		0.57

** : Significant at the 1% level.

1) : Tested against corresponding interactions.

の交互作用も有意となったので、品種の抵抗性は菌株ならびに温度によって変化することが示された。しかし、菌株ならびに品種の主効果の分散成分に比べて交互作用の分散成分はいずれも小さかった。

3．施肥量

各品種の各施肥水準におけるK105とWRS102菌株による病斑指数の平均値をTable 2-3に示した。品種間差異は明瞭であり、また、施肥量が多い区で発病程度のいくぶん高い傾向が認められた。Table 2-4の分散分析表によると、主効果のうち品種のみが有意で、施肥量による変動は実用的には無視できた。供試2菌株の病原力には有意差が認められなかった。また、交互作用では施肥量×菌株ならびに菌株×品種が有意となったが、その分散成分は小さかった。施肥量×品種の交互作用は有意でなく、施肥量が変化しても品種の抵抗性の相対関係は変化しないとみられる。

4．葉齢

Fig. 2-3には各品種における発病程度の葉齢による変化を供試2菌株（K105とWRS102）の平均値で示した。各品種の発病程度は葉齢が進むにつれて低下したが、その傾向は品種によって異なり、北育17号およびほしまさりでは発病程度が葉齢とともにほぼ直線的に低下したのに対して、OUC613およびOUJ799では2葉期から4葉期の間で発病程度が極端に低下し、6葉期以降の発病程度は大きくは変化しなかった。

分散分析の結果、葉齢ならびに品種の主効果は1％水準で有意であり、これらの分散成分も他の要因に比較して大きかった（Table 2-5）。また、葉齢×品種の交互作用は有意なので、葉齢による発病程度の変化は品種によって異なるといえる。さらに、葉齢×菌株×品種の二次の交互作用も有意であったが、その分散成分は誤差の半分程度で小さかった。

次に世界各地から取り寄せたオオムギ2,230品種について2葉期と4葉期の発病

Table 2-3. Mean disease ratings[1)] to *P. teres* isolates under different levels of fertilizer application

Fertilizer application (g/case)	Host				
	Hokuiku 17	Hoshi-masari	OUC613	OUJ799	Mean
0	8.4	4.9	2.7	2.5	4.6
0.5	8.6	5.5	3.2	2.4	4.9
1.0	8.8	5.7	3.6	2.8	5.2
1.5	9.0	6.0	3.5	3.2	5.4
2.0	9.0	6.1	3.8	2.9	5.5
Mean	8.7	5.6	3.3	2.7	5.1

[1)] :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 2-4. Analysis of variance for disease ratings to *P. teres* isolates under different levels of fertilizer application

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Fertilizer(F)	4	2.91	2.57	0.08
Isolate(I)	1	0.12	-	-
Variety(V)	3	223.39	126.25**	7.39
F × I	4	1.01	5.94**	0.07
F × V	12	0.19	1.12	0.00
I × V	3	1.66	9.76**	0.10
F × I × V	12	0.17	1.00	0
Error	80	0.17		0.17

** : Significant at the 1% level.
[1)] : Tested against corresponding interactions.

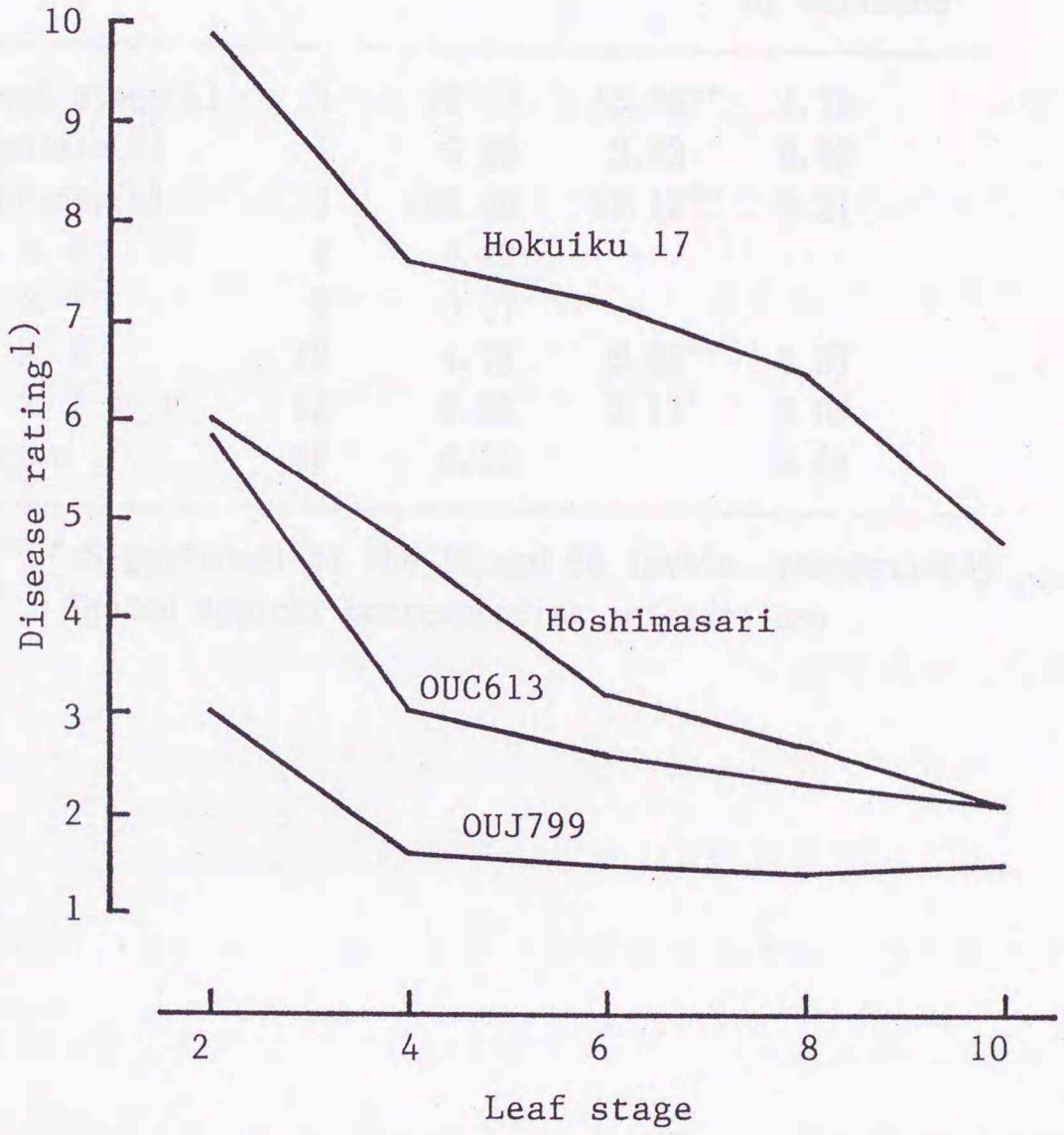


Fig. 2-3. Varietal response for mean disease ratings of two *P. teres* isolates under different leaf stages.
1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 2-5. Analysis of variance for disease ratings to *P. teres* isolates for different leaf stages

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Leaf stage(L)	4	29.67	15.43**	1.75
Isolate(I)	1	0.88	2.92	0.02
Variety(V)	3	105.80	56.12**	5.21
L × I	4	0.22	-	-
I × V	3	0.17	-	-
L × V	12	1.72	6.62**	0.37
L × I × V	12	0.26	2.17*	0.07
Error	40	0.12		0.12

**, *:Significant at the 1% and 5% levels, respectively.
1) : Tested against corresponding interactions.

程度を比較したところ、病斑指数の平均値は２葉期で4.84、４葉期で4.48と４葉期の方が有意に低かったものの（t=17.3）、両者間には0.917の高い正の相関関係が認められた（Table 2-6）。また、品種分散は２葉期で6.20、４葉期で5.20と２葉期の方が大きかった。

考　　察

一般に糸状菌による発病程度に影響する環境要因としては（1）発育段階や施肥量などによる宿主の生理的条件、（2）胞子濃度などの病原菌の条件、（3）温度や湿度などの発病条件が挙げられる。本研究では、感染に要する時間、発病温度、施肥量および宿主の発育段階（葉齢）について検討した。

１．感染に要する時間

Shipton *et al.*（1973）によれば、接種された *P. teres* の分生子が発芽し、菌糸が植物体に侵入して感染が成立するためには、10～30時間以上の湿潤状態が必要であるとしている。本実験でも24時間以下の感染時間では発病しない個体が認められた。なお、本実験では感染を促すために相対湿度95％以上、遮光率50％程度の接種室を用いており、接種室で長時間処理すると病原菌の侵入を促進すると同時に植物体の生育を軟弱にするので感染時間には限界がある。Table 2-1においても罹病性の北育17号では感染時間が長くなるにつれて病斑指数の増大する傾向が認められている。従って、十分な感染と健全な植物体の生育の両方が確保できる最適感染時間は48時間程度とみられる。

２．接種条件

Fig. 2-2によれば、接種後の温度によって発病程度は統計的に有意に変化するが、オオムギが正常に生育し得る15～25℃の範囲では病斑指数の変動が±0.5以下であり、接種後の温度条件は発病程度に大きく影響しないとみられる。従って、接種後の温度は20℃前後に保てばよいと考えられる。なお、Khan（1969）は宿主

Table 2-6. Correlation table for disease ratings[1)] to *P. teres* between two and four leaf stages in 2,230 varieties

n=2,230		Disease ratings in two leaf stage									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Disease ratings in four leaf stage	10							1	8	32	6
	9							21	41	69	2
	8						4	37	65	35	1
	7					27	38	122	63	19	
	6				9	46	39	36	14		
	5			8	42	107	53	51			
	4		1	32	91	63	36	1			
	3		11	193	119	67					
	2	2	190	156	90	1					
	1	59	80	42							

r = 0.917 (significant at the 0.1% level).

1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

を高温で養成すると抵抗性が増大する事例を報告しているので、著者は宿主の前歴の影響を小さくするために接種前も20℃前後を保った。

一般に窒素肥料を多く与えると植物の組織が軟弱になり、また体内の可溶性窒素化合物が多くなって病気に侵され易くなることが知られている。そのため、抵抗性を評価する際には窒素肥料を多めに与えて宿主の感受性を高めておくのが普通である。本研究では川砂を使って無肥料からかなりの多肥条件まで5段階を設定したが、発病程度は施肥量の多少によってほとんど変化しなかった（Table 2-3）。その理由としては、病斑指数で評価される幼苗の抵抗性が、いわゆる真正抵抗性であり環境変異が小さいこと、ならびに接種時における宿主が2葉期と若く、主として胚乳の貯蔵養分に依存して生育しているため、施肥量を変えても植物体の体内成分の変化があまり大きくなかったことなどが考えられる。また、本研究では肥料3要素のそれぞれを同一の割合で変化させているために、多肥区においても窒素だけが増加したわけではないので、窒素施用量だけを変えた実験が必要と考えられる。いずれにしても、2葉期という若い宿主に接種する限り、発病程度は施肥量によってそれほど変動しないとみられる。

宿主の葉齢については、一般に生育段階が進むほど抵抗性の増大する傾向があり、成体（adult）の抵抗性が最も強かった。それは表皮細胞の機械的強度や生体内成分の変化と関連しているとみられる。既往の報告においても幼苗期よりも出穂期の抵抗性の増大する事例が見出されており（Khan and Boyd 1970、Tekauz 1986）、本実験においても各品種の抵抗性は葉齢が進むにつれて増大したが、葉齢が変わっても品種の抵抗性の序列は変化しなかった。

また、成体の抵抗性は圃場検定によるのが一般的であるが、本実験では菌株や温度等の接種条件を揃えるために育苗箱で植物体を育成したので、葉齢が進むにつれて上位葉ほど窒素等の養分が欠乏して発病程度が減少した可能性が考えられる。

幼苗検定に適した葉齢を検討するために、2,230品種を用いて２葉期と４葉期の抵抗性を比較したところ、病斑指数の平均値は２葉期の4.84に対して４葉期では4.48と有意に低く（t=17.3）、葉齢が進むと抵抗性の増大する傾向が認められた。Table 2-6に示されるように、２葉期と４葉期における発病程度は極めて平行的で（r=0.917）、品種分散は４葉期（5.20）よりも２葉期（6.20）で大きく、しかも後述するように誤差標準偏差は病斑指数のほぼ全域で均一なので、２葉期の方が品種変異をとらえ易いとみられる。従って、実験が短期間で済み、しかも葉身の繁茂が少なくて調査が容易な２葉期の方が幼苗検定に適していると言える。

第２節　検定精度

材料および方法

実験１　個体およびプロット単位の変動

二・六条性、皮・裸性等の主要形質において異なる世界各地のオオムギ41品種を前述の育苗箱で養成し、２葉期に菌株K105を接種して個体別に病斑指数を調査した。１箱１反復、１区５個体として４反復を設けた。

実験２　検定時期による変動

上記と同一の品種に３品種を加えた44品種を前述の育苗箱で養成し、２葉期に菌株K105、Pt860514、WRS102およびWRS1581をそれぞれ接種し、個体別に病斑指数を判定した。１箱１反復、１区５個体とし、12月、翌年の２月および４月の３回にわたって検定を繰り返した。

結　果

実験１の供試41品種では各品種とも１区５個体４反復で20個体を用いたが、一部の区に欠株を生じ、実際に調査できたのは17～20個体であった。各品種の病斑

指数の平均値と標準偏差をFig. 2-4に示した。平均値は1.3～10.0、標準偏差は0～0.97まで変異した。病斑指数の下限および上限である1および10に近づくほど必然的に標準偏差は小さくなり、北育17号および北育18号では全個体が指数10で標準偏差は0となった。これらを例外とすれば、一般に病斑指数の個体単位の誤差の標準偏差は0.5～1.0とみられる。

次にプロット単位の平均値によって分散分析を行ったところ（Table 2-7）、反復（育苗箱）間差異は有意であったが、品種間差異はさらに明瞭で、分散成分から推定した病斑指数のプロット単位の遺伝率は0.98と極めて高かった。

また、実験2で時期を変えて4菌株を44品種に接種した場合の病斑指数を分散分析すると、品種の主効果および一次の交互作用が1%水準で有意となった（Table 2-8）。分散成分を分割すると、品種の分散成分（3.93）が他の分散成分に比べて極めて大きいのに対して、時期×品種の交互作用は0.24と小さかったので、接種時期による品種の発病程度の変動は小さいとみられた。なお、時期×菌株の交互作用がやや大きかったが、これは4月に接種したWRS102の病原力がやや弱く現れたことによる。

考　察

第1節の一連の実験における1区4～5個体の病斑指数の平均値を用いたプロット単位の誤差分散は0.17～0.57で、その標準偏差は0.4～0.8であった（Table 2-2、2-4、2-7）。ちなみにそれぞれの実験において品種分散と誤差分散から推定されるプロット単位の遺伝率は、Table 2-2では0.85、Table 2-4では0.98、Table 2-7では0.98といずれも高く、抵抗性の品種間変異は極めて確実とみてよい。

一方、雑種集団など、個体単位で抵抗性を評価する場合を想定して個体間の誤差変異を検討すると、Fig. 2-4のように、標準偏差は一般に0.5～1.0の値を示した。また、標準品種としてそれぞれ約950個体を供試したほしまさり（平均値6.3）

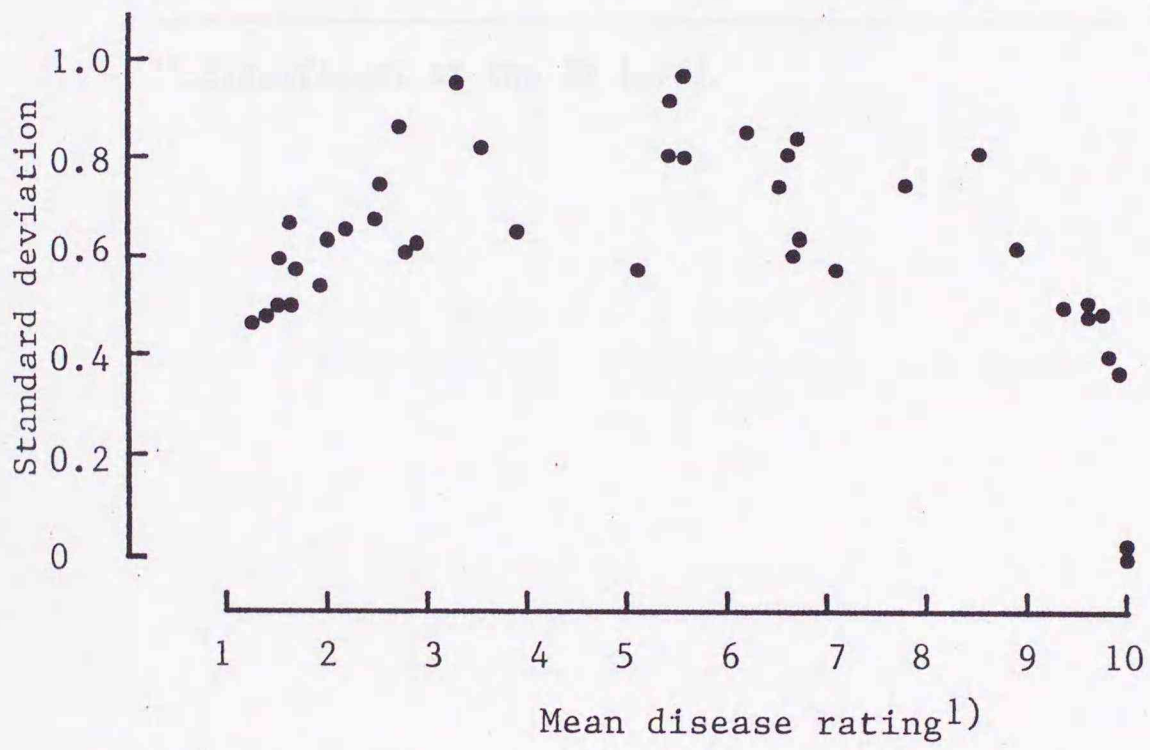


Fig. 2-4. Mean and standard deviation of disease ratings for 41 barley varieties.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 2-7. Analysis of variance for disease ratings in 41 barley varieties to *P. teres*

Factor	df	MS	F	Component of variance
Variety	40	37.84	180.19**	9.41
Replication	3	1.30	6.19**	0.03
Error	120	0.21		0.21

**:Significant at the 1% level.

Table 2-8. Analysis of variance for disease ratings of 44 barley varieties inoculated with four *P. teres* isolates at three seasons

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Season(S)	2	8.30	-	-
Variety(V)	43	50.93	11.70**	3.93
Isolate(I)	3	1.60	-	-
S × V	86	1.87	2.08**	0.24
S × I	6	26.69	29.65**	0.59
V × I	129	2.56	2.84**	0.55
S × V × I	258	0.90		0.90

**:Significant at the 1% level.

1) : Tested against corresponding interactions.

の標準偏差は1.08、北育17号（平均値9.3）では0.59といずれもFig. 2-4の範囲とほぼ一致した。

Table 2-8に示した分散分析の結果、接種時期を込みにした場合の誤差（接種時期×品種×菌株の交互作用）は0.90と同一時期内の実験誤差（0.17～0.57）よりやや大きかった。しかし、分散成分の中では品種の分散が極めて大きく、品種×時期の交互作用は比較的小さかったので、品種の抵抗性に対する接種時期の影響は一般に大きくないとみられた。さらに、Table 2-9に示した44品種の病斑指数の各接種時期間の相関係数は0.607～0.934といずれも１％水準で有意であり、接種の時期を変えても品種の抵抗性は平行的に発現すると考えられた。

従って、同一時期の抵抗性の個体判定ならびに１系統５個体を用いた系統判定にあたっては、病斑指数で１～２、時期を異にする場合の系統判定では病斑指数で２～３の差異が有意差の目安になると考えられる。

Table 2-9. Correlation coefficients among three seasons for disease ratings of 44 barley varieties inoculated with four *P. teres* isolates

Isolate	Dec. vs. Feb.	Dec. vs. Apr.	Feb. vs. Apr.	Mean
K105	.786	.801	.903	.839
Pt860514	.777	.813	.934	.859
WRS102	.832	.738	.870	.820
WRS1581	.607	.670	.774	.690

All correlation coefficients are significant at the 1% level.

第３章　大麦網斑病における宿主と病原体の関係

作物に病害抵抗性を導入する際に、病原体にレースが分化していると、単一の主働遺伝子による抵抗性を導入しても宿主が罹病化する例が数多く報告されている。本章では、カナダならびに我が国で採取した多数の菌株を世界各地のオオムギ品種に接種して、大麦網斑病におけるレースの分化を検討した。

材料および方法

１．供試菌株

Table 1-1に示した日本およびカナダに由来する77菌株のうち、分生子形成が比較的良好な52菌株を供試した（Table 3-1）。日本の47菌株はすべて典型的な網状（net型）の病斑を形成し、カナダの５菌株のうち３菌株はnet型で、２菌株が斑点状の病斑を形成するspot型であった。なお、spot型の菌株はnet型の菌株と病斑の形状が異なるものの（Plate 7、8）菌体の形態は同一で、しかも両者は交雑可能であるため同一種とされている（Smedegard-Petersen 1971）。

２．オオムギ品種

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設、アメリカ合衆国 National small grain collection および北海道立北見農業試験場から導入した38品種・系統のオオムギを接種検定に用いた。Table 3-2に示したように、これらのオオムギは世界中のさまざまな地域から取り寄せられており、オオムギの品種分類上で重要な特性である皮裸性や条性についても変異を持つよう選択されている。

３．接種方法

供試38品種の催芽種子を培養土を詰めた育苗箱（50×35×10cm）へそれぞれ５粒ずつ播種し、約20℃に保ったガラス温室で約２週間育成した。52菌株に２箱ずつ計104箱を養成して、２葉期のオオムギに第１章の方法によって増殖した各菌株

Table 3-1. *P. teres* isolates tested and their characteristics in the pathogenic reaction on the host varieties

Isolate	Origin	Place of collection	Mean disease rating[2)]	Regression[3)]		Component score[4)]		
				b	r	z1	z2	z3
K001	Japan	Hokkaido	5.2	1.16	0.94	5.50	3.72	2.94
K005	Japan	Hokkaido	4.6	1.10	0.96	1.64	-0.08	1.04
K006	Japan	Hokkaido	4.7	1.17	0.95	5.40	0.80	2.46
K009	Japan	Hokkaido	4.8	1.25	0.95	8.05	0.84	2.72
K010	Japan	Hokkaido	4.3	1.08	0.95	2.02	5.36	2.21
K101	Japan	Hokkaido	5.1	1.11	0.94	1.58	0.49	-2.64
K103	Japan	Hokkaido	4.1	1.05	0.92	0.84	5.53	4.33
K105	Japan	Hokkaido	5.3	1.12	0.95	3.56	4.35	3.10
K106	Japan	Hokkaido	4.5	1.11	0.93	4.05	4.25	5.72
K107	Japan	Hokkaido	5.1	1.07	0.94	3.15	4.74	4.18
K108	Japan	Hokkaido	5.1	0.98	0.94	-0.79	4.09	2.01
K110	Japan	Hokkaido	4.8	1.11	0.92	3.53	4.25	6.44
K111	Japan	Hokkaido	4.5	1.17	0.94	5.87	6.22	4.34
K112	Japan	Hokkaido	4.6	1.12	0.92	4.54	5.61	4.37
K116	Japan	Hokkaido	5.2	1.12	0.90	4.67	3.18	3.61
K117	Japan	Hokkaido	4.7	1.03	0.95	0.97	4.05	2.23
K118	Japan	Hokkaido	5.0	1.26	0.95	7.86	6.22	3.23
K122	Japan	Hokkaido	4.2	1.09	0.96	3.13	0.70	3.75
WRS102	Canada	Saskatchewan	3.7	0.74	0.82	-9.42	0.67	-2.96
WRS1581	Canada	Alberta	5.1	0.63	0.72	-11.64	3.35	-5.99
WRS1607	Canada	Alberta	5.0	0.74	0.78	-9.64	2.74	-6.44
WRS1566[1)]	Canada	Alberta	6.4	0.31	0.48	-17.06	2.08	3.23
WRS857[1)]	Canada	Saskatchewan	3.9	-0.15	-0.21	-28.93	-0.93	7.70
FK002	Japan	Fukuoka	4.6	1.10	0.93	3.56	-1.96	-3.84
KG001	Japan	Kagoshima	5.2	1.10	0.88	0.77	5.18	-11.45
KG003	Japan	Kagoshima	4.1	1.00	0.78	-4.50	13.75	-8.52
KG004	Japan	Kagoshima	4.0	1.05	0.84	-2.53	12.86	-7.22
KG005	Japan	Kagoshima	4.9	0.95	0.84	-0.56	6.40	-6.62
KG006	Japan	Kagoshima	4.7	1.16	0.96	4.92	-4.80	-1.85
KG007	Japan	Kagoshima	4.9	0.76	0.78	-7.29	-9.60	3.20
KG009	Japan	Kagoshima	5.0	0.85	0.84	-4.95	-7.43	3.66
KG011	Japan	Kagoshima	4.5	1.18	0.96	5.62	-3.41	-0.16
KG012	Japan	Kagoshima	4.2	1.17	0.94	5.07	-2.45	-2.98
KG013	Japan	Kagoshima	4.0	0.91	0.93	-1.44	-4.42	0.56
KG022	Japan	Kagoshima	4.9	1.13	0.96	4.40	-4.13	-0.37
KG023	Japan	Kagoshima	4.7	1.11	0.91	2.99	-7.91	-2.03
KG025	Japan	Kagoshima	4.4	1.00	0.94	-0.96	2.05	2.16

Table 3-1. (continued)

Isolate	Origin	Place of collection	Mean disease rating[2)]	Regression[3)]		Component score[4)]		
				b	r	z1	z2	z3
SA001	Japan	Saga	4.5	1.19	0.93	5.68	-6.46	-1.16
SA002	Japan	Saga	4.8	1.15	0.92	4.92	-6.57	-4.50
SA003	Japan	Saga	3.8	0.98	0.89	-0.92	-5.58	-4.08
Pt860514	Japan	Ibaragi	5.1	1.21	0.94	7.48	-5.68	-0.70
TT002	Japan	Tottori	4.2	1.13	0.95	4.03	-2.28	-0.09
TT003	Japan	Tottori	3.4	0.94	0.92	-2.30	-2.09	0.70
TT004	Japan	Tottori	3.6	1.06	0.93	0.99	-6.37	-1.76
TT011	Japan	Tottori	3.9	0.97	0.92	-0.12	-6.91	-1.97
TT012	Japan	Tottori	4.6	0.95	0.90	-1.50	-1.10	3.94
TT014	Japan	Tottori	3.8	0.94	0.91	-1.53	-3.65	0.02
TT015	Japan	Tottori	3.8	1.08	0.93	1.06	-2.12	-3.11
TT021	Japan	Tottori	3.7	1.04	0.89	0.17	-7.71	-4.69
TT023	Japan	Tottori	3.8	1.12	0.95	2.94	-3.67	-2.12
TT024	Japan	Tottori	2.6	0.64	0.75	-9.17	-4.77	0.04
TT025	Japan	Tottori	4.2	0.76	0.81	-5.69	-1.40	3.32

1) :Spot-type isolates.
2) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).
3) :After Finlay and Wilkinson (1963).
4) :PCA by AMMI model.

Table 3-2. Origin and characteristics of barley varieties

Accession no. or var. name	Origin	Covered (+) or naked(n)	Row type	Mean disease rating[1)]	Regresssion[2)]		Component score[3)]		
					b	r	z1	z2	z3
OUJ049	Japan	+	6	1.9	0.74	0.39	12.74	-1.02	-6.24
OUJ068	Japan	+	6	2.9	1.10	0.60	8.03	-3.25	-4.97
OUJ097	Taiwan	+	6	3.9	1.05	0.66	0.72	-4.76	3.68
OUJ132	Japan	+	6	1.8	0.81	0.58	7.54	-0.09	-1.73
OUJ224	Japan	n	6	5.2	0.71	0.43	-1.07	-2.11	6.88
OUJ603	Japan	+	6	6.2	1.94	0.70	-5.88	16.57	-2.15
OUJ734	Japan	+	6	2.6	0.95	0.55	9.85	-0.68	-5.24
OUJ799	Japan	+	6	3.4	0.88	0.47	7.26	-6.60	-1.78
OUJ804	Japan	+	6	3.0	1.16	0.62	4.49	-3.52	-3.41
OUJ829	Japan	+	2	6.6	1.02	0.50	-6.65	-8.99	3.11
Aominori	Japan	+	2	8.5	1.16	0.55	-11.63	1.52	-0.01
Hokuiku 17	Japan	+	2	9.1	0.54	0.37	-8.47	1.63	0.95
OUK016	Korea	+	6	2.0	0.80	0.59	4.58	-2.38	2.65
OUK043	Korea	n	6	4.8	0.96	0.49	-3.26	-3.46	0.59
OUK046	Korea	n	6	3.0	0.94	0.58	7.54	-2.68	0.28
OUK114	Korea	+	6	2.8	1.19	0.49	8.17	6.90	-7.24
OUK121	Korea	+	6	4.4	1.11	0.67	-0.26	-3.63	-0.33
OUK717	Korea	+	6	5.0	0.97	0.53	-2.16	-4.14	3.30
OUC323	China	+	6	3.0	0.65	0.41	8.23	-5.26	4.33
OUC357	China	+	6	3.6	0.95	0.64	0.85	-4.34	0.18
OUC613	China	+	2	4.5	1.29	0.56	0.23	14.46	1.88
OUC649	China	+	2	8.6	0.67	0.45	-8.24	-1.00	-0.03
OUN026	Nepal	+	6	7.6	0.43	0.21	-10.34	-7.71	7.15
OUN339	Nepal	+	6	5.8	1.30	0.58	-5.66	-3.17	1.28
OUN352	Nepal	+	6	1.9	0.43	0.26	11.40	1.04	-2.79
OUN358	Nepal	n	6	1.6	0.80	0.49	9.35	0.23	-3.22
OUI085	India	n	6	6.1	1.57	0.58	-13.70	4.23	-9.45
OUI319	Afgh.	+	6	3.9	0.86	0.48	5.00	-2.03	-5.48
OUI424	India	+	6	3.7	1.31	0.39	12.59	18.05	16.28
OUI755	Afgh.	+	6	5.4	1.26	0.51	-13.75	2.69	-2.99
OUT615	Turkey	+	2	5.5	1.42	0.60	-10.70	1.38	-6.63
OUB061	Egypt	+	6	3.0	0.91	0.58	2.54	0.69	-0.07
OUU158	Czech.	+	2	4.5	1.00	0.54	0.01	4.32	3.07
OUU689	U.K.	+	2	7.1	1.45	0.62	-10.93	9.73	-3.38
CI2750	Unknown	+	6	5.2	0.89	0.50	-3.69	-4.23	4.65
CI14373	Unknown	+	6	4.9	1.39	0.64	-4.26	-4.34	3.33
CI4797	China	+	6	5.4	0.73	0.43	-5.29	-3.99	4.79
CI9819	Ethiopia	+	2	1.9	0.71	0.59	4.85	-0.05	-1.23

1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).
2) :After Finlay and Wilkinson (1963).
3) :PCA by AMMI model.

の分生子を接種し、１区１箱で２反復とした。接種後約20℃のガラス温室で育成し、約２週間後に Tekauz （1985）の病斑指数によって１（抵抗性）から10（高度罹病性）の10段階で抵抗性を判定し、５個体の平均値を各品種の抵抗性とした。

４．統計分析

各接種試験は２反復の完全無作為化法により分散分析した。品種×菌株の交互作用をさらに詳しく解析するために、反復平均値の品種×菌株の交互作用行列について回帰分析（Finlay and Wilkinson 1963）ならびに additive main effects and multiplicative interaction model（以下AMMIモデルと略称、Crossa 1990、Snijders and Eeuwijk 1991）を適用して交互作用を分割した。

結　果

１．病斑指数の変異と分散分析

各菌株の38品種に対する病斑指数の平均値は2.6～6.4の変異幅を示した（Table 3-1）。平均値の最も大きい（病原力の最も強い）菌株はカナダで採取したWRS1566で、最小の菌株は鳥取県で採取したTT024であった。この２菌株が飛び抜けた変異を示し、これを除くと平均値の範囲は3.4～5.3と、病斑指数は２以内の変異に納まった。Table 3-3の分散分析表によると、菌株の主効果は１％水準で有意であった。品種×菌株の交互作用をベースにして品種を込みにした場合の最小有意差（１％水準）を推定すると0.66となったので、WRS1566ならびにTT024の病原力は他の菌株のいずれからも有意に異なる。また、採取地別にみると北海道の菌株の平均値（4.2～5.3、平均4.8）がやや高く、鳥取県の菌株（2.6～4.2、平均3.8）はやや低い傾向が認められた(Table 3-1)。

Table 3-2に見出されたように、各オオムギ品種の52菌株に対する病斑指数の平均値は1.6～9.1と病斑指数の上限（10）あるいは下限（１）近くまで多様な変異を示し、分散分析においても品種の主効果は高い水準で有意であった（Table

Table 3-3. Analysis of variance for isolates, varieties, and interactions partitioned by regressions and principal components

Factor	df	SS	MS
Isolate	51	1,537.5	30.15**[1)]
Variety	37	15,584.8	421.21**[1)]
Isolate × Variety	1,887	4,396.3 (100%)	2.33**
Regression (isolate)	51	941.5 (21%)	18.46**
Deviation from regression	1,836	3,454.8 (79%)	1.88
Regression (variety)	37	138.9 (3%)	3.75**
Deviation from regression	1,850	4,257.4 (97%)	2.30
Component 1	87	1,138.7 (26%)	13.09**
2	85	704.5 (16%)	8.29**
3	83	432.0 (10%)	5.20**
4	81	290.4 (7%)	3.59**
5	79	237.4 (5%)	3.00**
6	77	205.8 (5%)	2.67**
7	75	171.0 (4%)	2.28**
Residual	1,320	275.0 (27%)	0.21
Error	1,976	3,267.0	1.65

**:Significant at the 1% level.
1):Tested against isolate × variety interaction.

3-3）。また、平均病斑指数の小さい（抵抗性の強い）品種（2.0以下）の取り寄せ先および特性はさまざまであったが、大きい品種（8.0以上）は北海道の二条皮麦に限定されていた。

一方、品種×菌株の交互作用（2.33）は１％水準で有意であったものの、誤差分散の1.4倍と比較的小さかった。

２．回帰分析による品種×菌株交互作用の解析

各品種の平均病斑指数（X）に対するそれぞれの菌株（Y）の回帰係数の大小によって各菌株の反応の強弱を評価し、また、回帰の適合性を相関係数で表した（Table 3-1）。品種×菌株の交互作用を分割して菌株の回帰の分散を算出したところ、回帰の分散は回帰からの残差ならびに誤差分散に比較して有意に大きく、回帰分析の有効性が確かめられた（Table 3-3）。交互作用の分散に占める回帰の分散の割合は21％で、交互作用の変異の約５分の１が菌株の回帰によって説明できた。

回帰係数の菌株による変異は-0.15～1.26と極めて大きかった（Table 3-1）。回帰係数の小さい菌株はカナダに由来するspot型のWRS857（-0.15）、WRS1566（0.31）、net型のWRS102（0.74）、WRS1581（0.63）、WRS1607（0.74）、鳥取県に由来するTT024（0.64）、TT025（0.76）および鹿児島県に由来するKG007（0.76）であり、その他の菌株における回帰係数は0.85～1.26で連続的に変異した。また、回帰係数の小さい菌株における相関係数は一般にやや小さく、これらの菌株においては品種×菌株の交互作用がやや大きいとみられる。なお、鹿児島県で採取したKG003、KG004およびKG005では、回帰係数は1.0前後であったものの相関係数がやや小さく、いくつかの品種に対して特異的に反応することが示唆された。

Fig. 3-1に示されたように回帰直線の多くが重複することから、多くの菌株の病原性は相互に類似しているとみられたが、特異的な病原性を示す菌株もいくつ

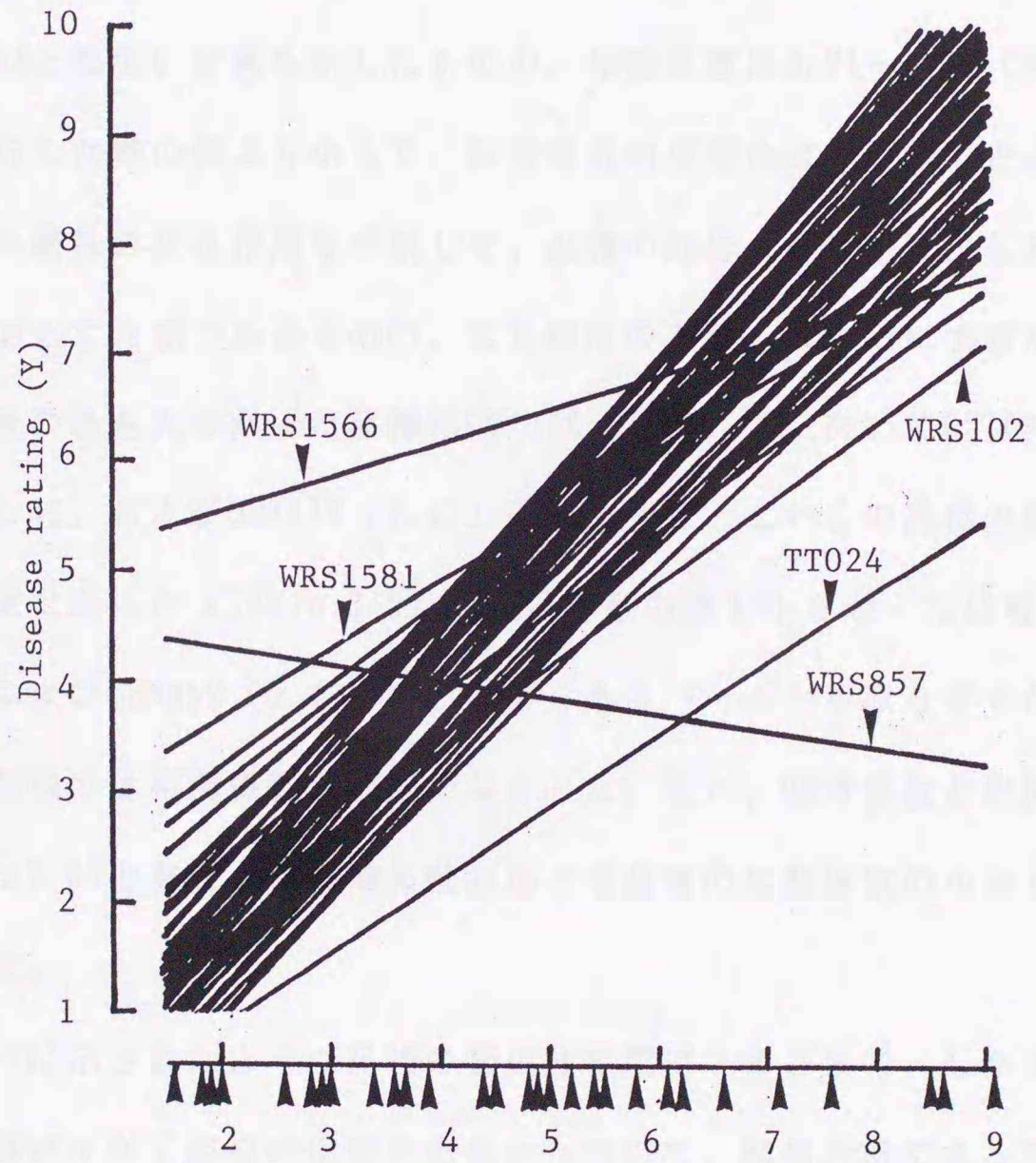


Fig. 3-1. Regression lines of disease ratings on mean ratings of variety (X) for 52 *P. teres* isolates (Y).
The symbols on the abscissa are mean disease ratings of varieties.
1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

かあった。特にspot型の菌株（WRS1566およびWRS857）の病原性はnet型の菌株の病原性とは明らかに異なり、WRS1566は多くの品種に対して強い病原性を示し、WRS857はnet型の菌株群とはむしろ相反する病原性を示した。また、TT024は他の菌株よりも病原力が弱く、回帰係数も明らかに小さかった。

同様の回帰分析を品種に適用して各品種の菌株に対する反応の強弱を回帰係数で表し、回帰の適合性を相関係数で示した（Table 3-2）。各品種の回帰係数は0.43～1.94と幅広い変異を示したものの、相関係数は0.21～0.70（平均0.53）と菌株を分析した際の値より小さく、回帰係数の信頼性はやや低いとみられた。また、品種×菌株の交互作用を分割して、品種の回帰の分散を算出したところ、誤差分散に対して有意であるものの、交互作用の３％を占めるにすぎなかった。

回帰係数の最も大きかった品種はOUJ603（1.94）で、次いでOUI085（1.57）、OUU689（1.45）およびOUT615（1.42）等が大きく、これらの品種の相関係数はいずれも有意であった（Table 3-2）。回帰係数の最も小さかった品種はOUN076（0.43）およびOUN352（0.43）で、どちらもネパールから取り寄せた品種であり、これらの品種では相関係数が有意でなかった。また、回帰係数と相関係数の間の相関係数は0.67と有意で、回帰係数の小さな品種の相関係数の小さくなる傾向が認められた。

Fig. 3-2に示されたように品種の抵抗性程度はさまざまで、しかも菌株の平均値の変異幅が小さく回帰の信頼性も低かったので、回帰分析による各品種の抵抗性の差異は明らかでなかった。

３．主成分分析による品種×菌株交互作用の解析

品種×菌株の交互作用行列にAMMIモデルによる主成分分析を適用して、品種×菌株の交互作用を各主成分の分散（固有値）に分割した（Table 3-3）。各主成分の分散は誤差分散に比較して第７主成分までが有意に大きかったので、有意とならなかった第８主成分以下をまとめて残差とした。各主成分の分散が交互作用の

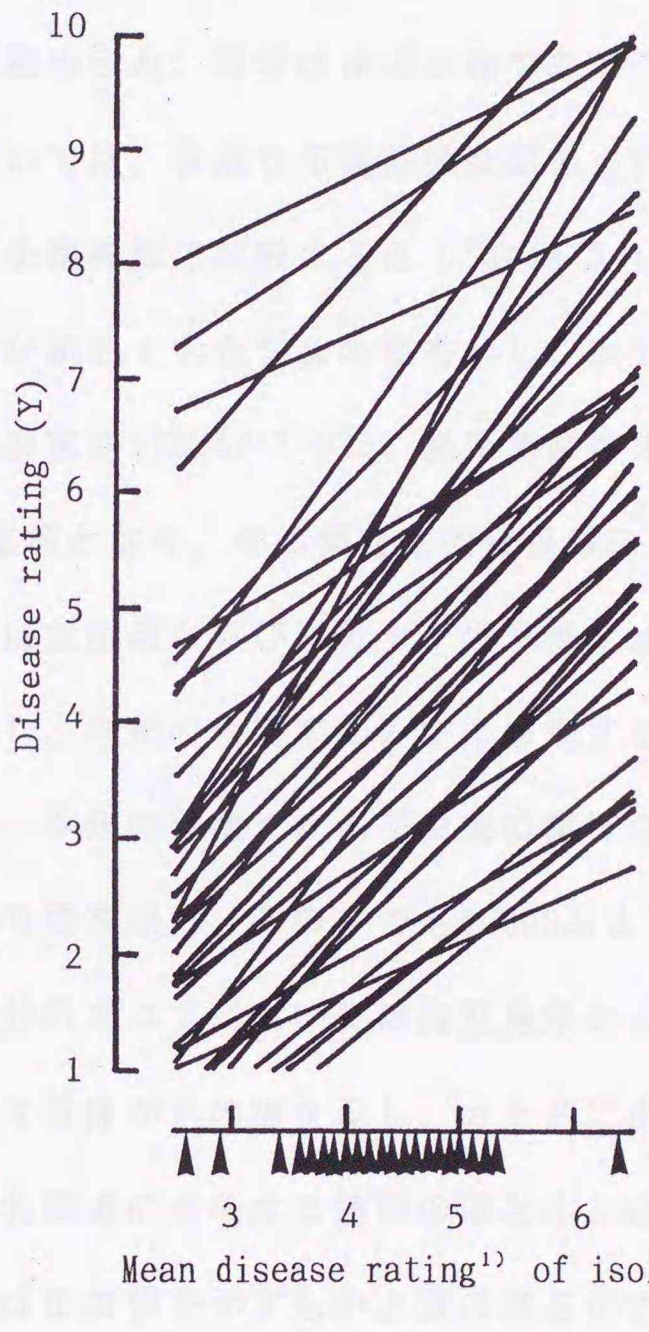


Fig. 3-2. Regression lines of disease ratings on mean ratings of isolate (X) for 38 barley varieties (Y).
The symbols on the abscissa are mean disease ratings of isolates.
[1]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

分散に占める割合（寄与率）は、第１主成分（26%）、第２主成分（16%）および第３主成分（10%）までで約半分を占め、残りの主成分の割合はいずれも10%未満と小さかった。Table 3-1に各菌株のスコアを第３主成分まで示した。各主成分の意味を明確にするために、菌株の平均病斑指数および回帰係数と主成分のスコア間の相関係数を計算したところ、第１主成分（z1）と回帰係数の間には0.98の極めて高い正の相関が認められ、両者はほぼ同義であることが示された。しかし、その他の主成分においては、有意な相関関係は認められなかった(Table 3-4)。

各主成分のスコアを菌株間で比較すると（Table 3-1）、第１主成分においてはspot型の２菌株の値が極めて大きな負の値を示し、次いでカナダ由来のnet型の３菌株、さらに鳥取県由来のTT024とTT025、鹿児島県由来のKG003、KG007およびKG009等も負の大きな値となり、その傾向は回帰係数の大小と極めて類似していた。第２主成分においては北海道ならびにカナダの春播オオムギから採取した菌株のスコアが正の値を示し、本州の秋播オオムギに由来する菌株では負となる傾向が認められた。しかし、本州の秋播オオムギ由来の菌株のうち、鹿児島県の一部の菌株でのスコアは正の値を示し、その中でもKG003およびKG004の値は特異的に大きかった。第３主成分のスコアにおいては鹿児島県から採取したKG001、KG003、KG004およびKG005の４菌株が負の値を示し、カナダに由来するnet型の３菌株でも負の値を示したが、北海道に由来する菌株のほとんどは正の値を示した。また、本州に由来する菌株は正の値を示すものと負の値を示すものの両方があった。

供試した52菌株は第１主成分と第３主成分によって大きく５群に分類できた（Fig. 3-3）。Ａ群にはspot型の２菌株が含まれ、特異な反応を示すグループを形成した。Ｂ群にはカナダに由来するnet型の３菌株が含まれ、Ｃ群には鹿児島県金峰町の水田裏作圃場で採取した４菌株が含まれた。また、Ｄ群には鹿児島県の２菌株および鳥取県の２菌株の計４菌株が含まれた。Ｅ群には北海道（18菌株）、埼玉県（１）、鳥取県（９）、福岡県（１）、佐賀県（３）、鹿児島県（７）の

Table 3-4. Correlation coefficients among mean disease ratings, regressions (b) and component scores of the isolates

Factor	b	z1	z2	z3	z4	z5	z6	z7
Mean	.08	.12	.25	.12	.18	.15	-.18	.22
b		.98**	.06	-.13	.09	-.08	.02	-.04

**:Significant at the 1% level.

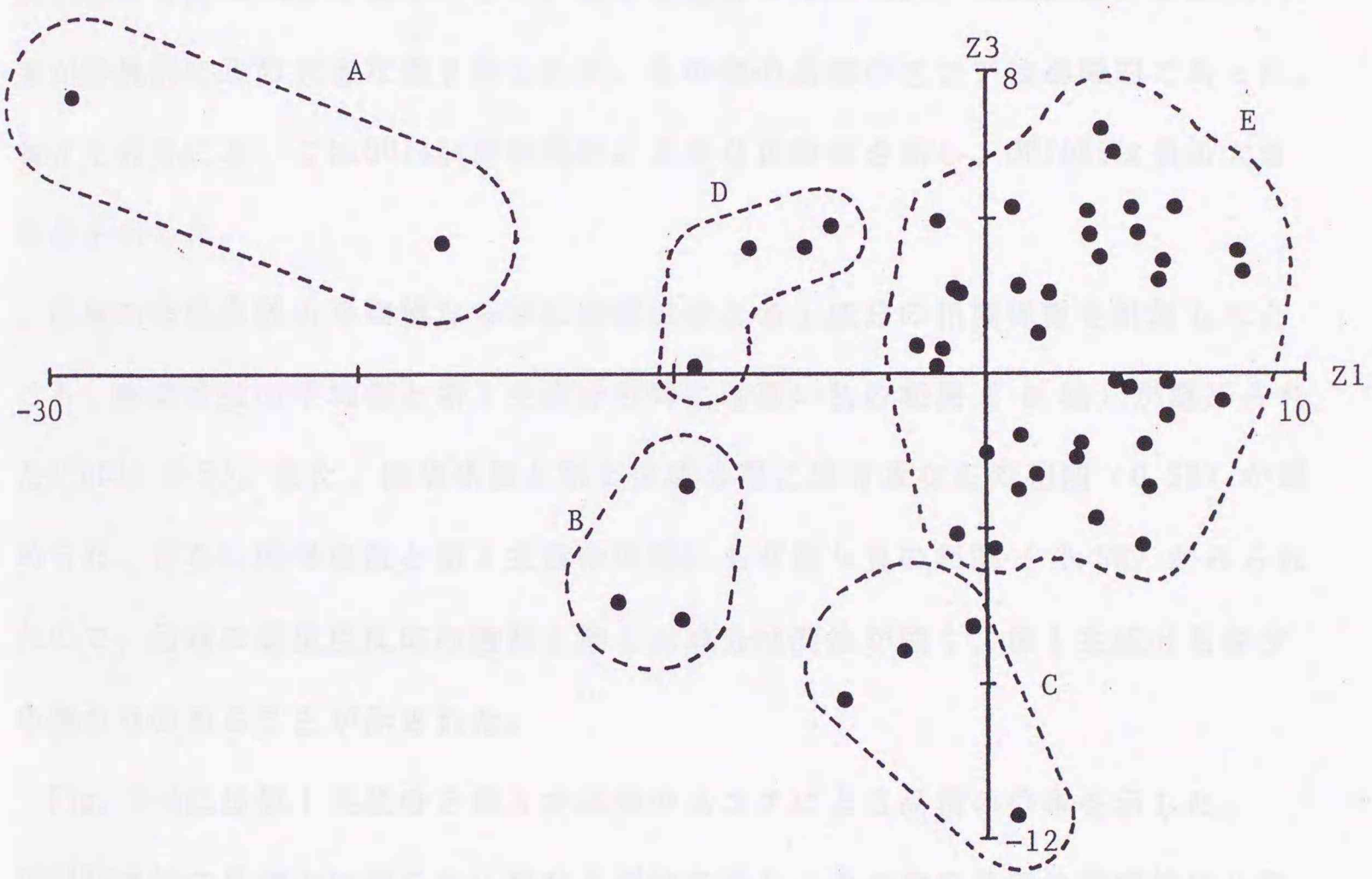


Fig. 3-3. Classification of *P. teres* isolates on z1 and z3 axes of PCA.
Origin of isolates:
A;Canadian spot type, B;Canada,
C;Kinpo(paddy), Kagoshima,
D;Kagoshima and Tottori, E;Others

計39菌株が含まれた。

次に、抵抗性反応によって品種を分類するために、同様の主成分分析を品種×菌株交互作用の転置行列に適用した。交互作用行列の性質上、分割した主成分の分散ならびにその有意性は先に菌株の主成分で示した値（Table 3-3）と同一である。Table 3-2に示したように、各品種における第1主成分のスコアは連続的な分布を示し、その値はOUJ049およびOUI424等で正の大きな値を示し、OUI755およびOUI085等で負の大きな値を示した。第2主成分ではOUI424、OUJ603およびOUC613等が特異的に正の大きな値を示したが、その他の品種のスコアは連続的であった。第3主成分においてはOUI424が特異的に大きな正の値を示し、OUI085は負の大きな値を示した。

品種の病斑指数の平均値ならびに回帰係数と各主成分の相関係数を計算したところ、病斑指数の平均値と第1主成分の間には高い負の相関（-0.86）が認められた(Table 3-5)。また、回帰係数と第2主成分間には有意な正の相関（0.56）が認められ、さらに回帰係数と第1主成分の間にも有意な負の相関（-0.33）がみられたので、品種の抵抗性反応の強弱と第2主成分は関連が強く、第1主成分も多少の関わりのあることが示された。

Fig. 3-4には第1主成分と第3主成分のスコアによる品種の分布を示した。OUI424は他の品種とは明らかに異なる反応を示し、その他の品種は連続的に分布してOUI424の対極にはOUI085が位置していた。従って、OUI424とOUI085は菌株に対する反応がかなり異なっていることがわかる。OUI424とOUI085は共にインドの品種であるが、前者は皮性・青粒で小穂脱落性は西域型であるのに対して、後者は裸性・白粒の東亜型で明瞭に由来を異にしている。そこで、これらの2品種に対する反応によって各菌株を分類してみると、Fig. 3-5に示すように供試52菌株は両品種に対する病原力によって明らかに2群に分かれ、OUI424に対する病原力が強いグループには、spot型の2菌株、カナダ由来のnet型の3菌株および鹿児島

Table 3-5. Correlation coefficients among mean disease ratings, regressions (b) and component scores for the varieties

Factor	b	z1	z2	z3	z4	z5	z6	z7
Mean	.18	-.86**	.07	.18	-.15	-.16	.04	-.08
b		-.33*	.56**	-.21	-.25	.20	-.20	.24

**, *:Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

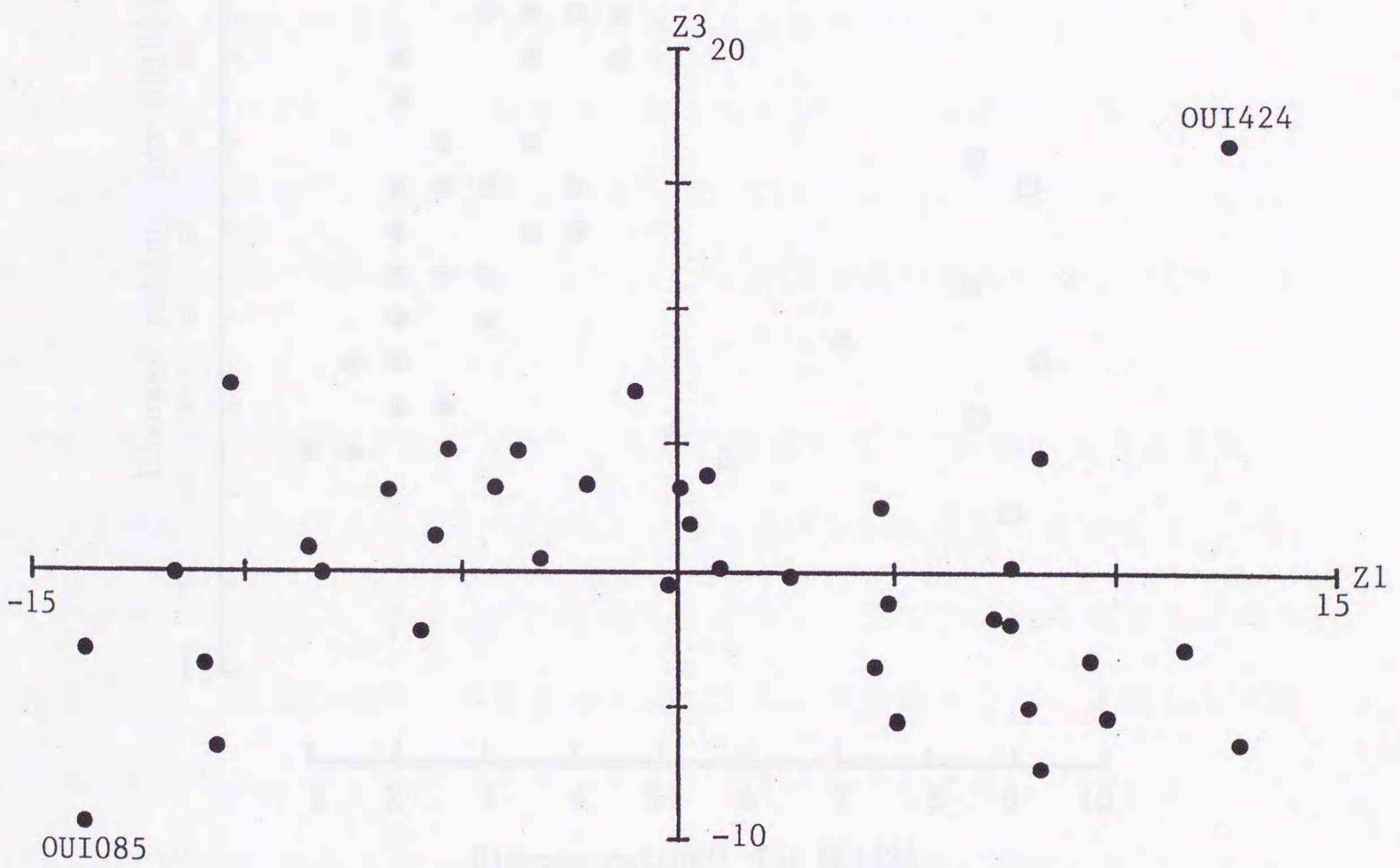


Fig. 3-4. Scatter diagram of barley varieties on z1 and z3 of PCA.

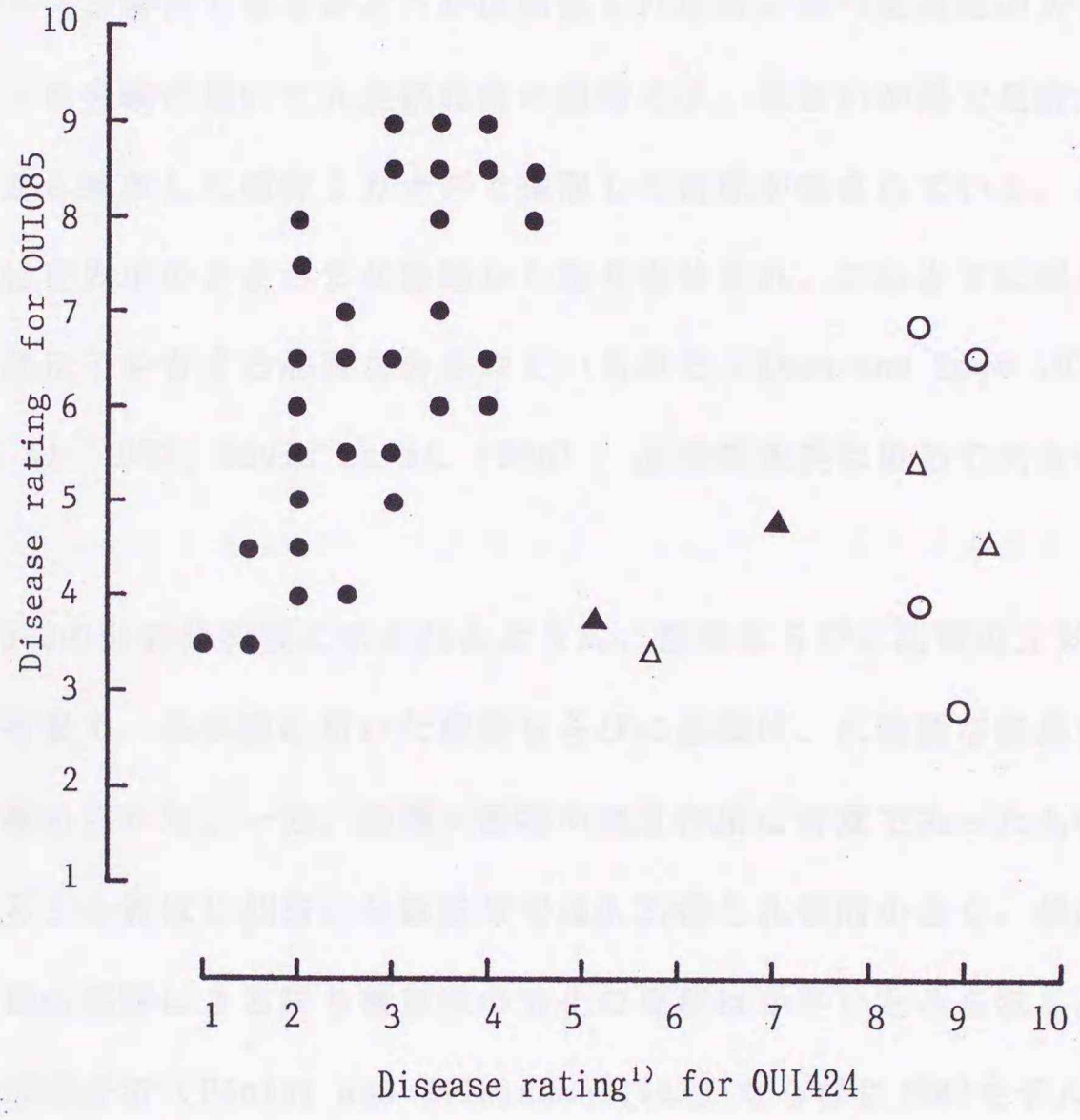


Fig. 3-5. Scatter diagram for disease ratings of *P. teres* isolates for OUI424 and OUI085.
Origin of isolates: ▲;Canadian spot-type, △;Canadian net-type, ○;Kinpo(paddy), Kagoshima, ●:Others
[1]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

県金峰町の水田裏作圃場から採取した4菌株が含まれ、その他の菌株はすべてOUI085に対する病原力の方が強かった。

考　察

レースの分化は特異的に反応する品種と菌の組合せがあるか否かで判断されるため、レースが検出できるかどうかは供試した材料の持つ変異性の大きさにかかっている。本実験に用いた大麦網斑病の菌株には、現在わが国で発病がみられる主な地域から採取した菌株とカナダで採取した菌株が含まれている。また、オオムギ品種は世界中のさまざまな地域から取り寄せられ、これまでに報告されている抵抗性遺伝子を有する品種も含まれているので（Khan and Boyd 1970、Bockelman *et al.* 1977、Davis *et al.* 1990）、品種間変異は極めて大きいとみてよい。

Table 3-3の分散分析表に示されたように、菌株ならびに品種の主効果は高い水準により有意で、本実験に用いた菌株ならびに品種は、広範囲な変異を含んでいたことが確められた。一方、品種×菌株の交互作用は有意であったものの、誤差と比較すると分散は1.42倍、分散成分では0.21倍と比較的小さく、供試した菌株および品種の範囲による限り病原性の分化の程度は小さいとみられる。

次に、回帰分析（Finlay and Wilkinson 1963）ならびにAMMIモデルによる主成分分析（Crossa 1990）を適用して、品種×菌株の交互作用を詳細に解析した。その結果、各品種の病斑指数の平均値に対する各菌株の回帰係数と各菌株の第1主成分のスコアの間の相関は極めて高く（r=0.98）、相互に平行関係にあって、交互作用の変異のうちの最大の要因は各菌株の品種に対する病原性反応の強弱であることがわかった（Table 3-4）。また、第1主成分と各品種の抵抗性にも高い負の相関（r=-0.86）が認められたので（Table 3-5）、菌株の病原性反応の強弱は品種の抵抗性と密接に関係しているとみられる。さらに、その第1主成分とOUI

424に対する病原性によって特徴づけられる第３主成分によって各菌株は５群に分類された（Fig. 3-3）。

これらの菌株群の病原性の差異を明確にするために、群内および群間の相関係数を計算してTable 3-6に示した。この場合、群間の相関係数が群内の相関係数よりも小さければ群間には病原性の分化があるとみられ、両者が等しければ群間に病原性の分化は無いとみられる。Table 3-6から明らかなように、spot型（Ａ群）の２菌株間の相関係数は0.09と極めて小さく、これはWRS857の病原性が特異であったことによる（Fig. 3-1）。さらに、Ａ群とこれ以外のnet型の４群との相関係数はいずれも小さかったので、spot型の菌株とnet型の菌株の病原性は明らかに異なるとみられる。Tekauz and Buchannon（1977）によればカナダで採取したspot型の菌株の病原性はnet型の菌株の病原性と異なる。また、Karki and Sharp（1986）はspot型の菌株内での病原性の分化を報告しており、本実験におけるspot型の菌株の病原性は明らかにnet型とは異なり、さらにspot型の菌株同志の病原性も多少異なっていた。

Ａ群を除くnet型の各菌株群内の相関係数は一般に高く、特に鹿児島県金峰町の水田裏作圃場に由来するＣ群（r=0.78～0.93、平均0.87）、およびその他多数の日本の菌株が含まれるＥ群（r=0.72～0.97、平均0.88）における群内の菌株の病原性はかなり均一であった。カナダのnet型の菌株であるＢ群は日本の菌株群の中ではＣ群との相関が最も高く、その原因としてOUI424とOUI085に対する病原性反応が両群で類似していることが考えられる（Fig. 3-5）。また、Ｄ群とＥ群の間の相関係数（平均0.74）はＤ群内（平均0.73）とほぼ同等なので、Ｄ群とＥ群はサブグループを構成するとみてよい。両菌株群はOUI424とOUI085に対する反応が同一であったことからも病原性が類似しているとみられる（Fig. 3-5）。従って、我が国の菌株は鹿児島県に由来するＣ群の反応のみが特異的で、その他の43菌株の病原性は比較的均一である。鹿児島県金峰町の水田裏作圃場で採取されたＣ群

Table 3-6. Correlation coefficients of disease ratings within and between isolate groups

Isolate group	No. of isolates	A	B	C	D	E
A	2	**.09**	-.15～.44(.14)	-.18～.55(.17)	-.25～.49(.12)	-.32～.54(.12)
B	3		**.79～.83(.82)**	.68～.80(.75)	.47～.76(.62)	.57～.81(.70)
C	3			**.78～.93(.87)**	.49～.69(.58)	.58～.86(.77)
D	4				**.59～.92(.73)**	.59～.86(.74)
E	40					**.72～.97(.88)**

Bold characters indicate coefficients within isolate groups.
Origin of isolates in each isolate group: cf. Fig. 3-3.
Figures in parentheses indicate mean of coefficients.

の菌株は、同町内の近接した圃場で採取されたＤ群あるいはＥ群の菌株と病原性が異なるので、Ｃ群の菌株が示す病原性の変異は比較的最近に、母集団のＤ群およびＥ群の中に生じたのかもしれない。

我が国の多数の菌株の病原性が相互に類似している理由として、供試菌株のほとんどが二条オオムギに由来することがあげられる。我が国の二条オオムギのほとんどは明治以降、欧米から導入した少数のビールオオムギを母材として育成されているので、遺伝的背景が極めて狭く、それに寄生する病原菌の病原性の変異も狭いと考えられる。なお、本実験の供試菌株は由来の明らかなものはすべて二条オオムギから採取されている。

このように、本実験で見出された品種×菌株の統計的に有意な交互作用は、少数の菌株あるいは品種の特異反応によるとみられる。そこで、どの菌株あるいは品種が特異な反応をしているのかを確かめるために、特定の菌株あるいは品種を除いて分散分析した結果をTable 3-7に示した。すべての菌株と品種の組合せで算出した場合の分散と、spot型の菌株、OUI424あるいはその両者を除いた３つの場合を比較すると、品種×菌株の交互作用の分散はいずれの場合も減少し、OUI424ならびにspot型を除いた場合には有意性が認められなかった。従って、この交互作用にはspot型の菌株とOUI424の特異な反応が大きく関与したと結論できる。

大麦網斑病におけるレース分化はオーストラリアの菌株（Khan and Boyd 1969b）、地中海地域の菌株（Harrabi 1990）およびカリフォルニアの菌株（Steffenson and Webster 1992）について調べた報告例があり、抵抗性品種の罹病化（Tekauz and Buchannon 1977）あるいは品種の交代による菌の病原性の変化についても報告されている（Khan 1982）。一方、我が国における本病害の発病は現在のところほどんど二条オオムギに限られているが、その一因として我が国に分布する菌の病原性が均一で、六条オオムギに対して病原力の強い菌が分化していないことが考えられる。また、今まで我が国においてはspot型の病原菌による被害

Table 3-7. Analysis of variance for varieties, isolates and their interactions without OUI424 and/or spot-type isolates

Factor	Original vars. and isolates		Without OUI424		Without spot-type		Without OUI424 and spot-type	
	df	MS	df	MS	df	MS	df	MS
Variety(V)	37	421.21**[1)]	36	431.03**[1)]	37	435.36**[1)]	36	445.33**[1)]
Isolate(I)	51	30.15**[1)]	51	29.08**[1)]	49	25.20**[1)]	49	24.38**[1)]
V × I	1,887	2.33**	1,836	2.17**	1,813	1.99**	1,764	1.82[NS]
Error	1,976	1.65	1,924	1.66	1,900	1.65	1,850	1.66

**:Significant at the 1% level.
1):Tested against variety × isolate interaction.

は報告されていないが、諸外国の主要なオオムギの産地ではspot型の病害の発生も多くみられるので（Tekauz and Mills 1974、Khan and Tekauz 1982、Bockelman and Sharp 1983）、将来的には病原性の分化に対応した抵抗性遺伝資源の評価が必要になると考えられる。

第４章　抵抗性の品種間変異

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設は *Hordeum* 属の野生種約300系統、世界的にも貴重な東アジアのオオムギをはじめとする5,000あまりの栽培品種および数種類の標識遺伝子に関する同質遺伝子系統約400など、オオムギの豊富な遺伝資源を有する。本章では幼苗検定法によってこれらの材料の抵抗性を評価し、抵抗性遺伝資源を検索した。

供試菌株および接種方法

本章で供試した菌株をTable 4-1に示した。これらのうちK105は北海道の春播オオムギに由来し、Pt860514は本州の秋播オオムギに由来している。また、WRS102ならびにWRS1581はカナダ中部および中西部の春播オオムギに由来している。

本章における接種方法は特に記載のない限り次の方法によった。培養土を入れた育苗箱（50×35×10cm）にオオムギ40品種、各５個体と標準品種として北育17号（弱）とほしまさり（やや弱）各10個体を播種し、約20℃のガラス室で育成した。接種源の分生子は第１章の培養法によって増殖した。顕微鏡で150倍１視野あたり５～ 10個になるように濃度を調整し、展着剤としてTween-20を少量加えた分生子懸濁液を２葉期の植物体に噴霧接種し、約20℃、相対湿度95％以上の接種室に２日間置いた後、20℃前後のガラス室で育成して接種後２週目頃に発病程度をTekauz（1985）による病斑指数の１（抵抗性）～10（高度罹病性）の10段階により評価した。

第１節　近縁野生種における抵抗性

材料および方法

Table 4-1. Origin of *P. teres* isolates tested

Name of isolates	Country	Place of collection	Host
K105	Japan	Abashiri	spring barley
Pt860514	Japan	Ibaragi	winter barley
WRS102	Canada	Saskatchewan	spring barley
WRS1581	Canada	Alberta	spring barley

実験１　*Hordeum* 属17種の抵抗性

H. spontaneum 以外のオオムギ近縁野生種17種150系統（Table 4-2）を用い、K105とWRS102の２菌株を接種して個体ごとに病斑指数を調査し、５個体の平均病斑指数により各系統の抵抗性を評価した。なお、肉眼で病斑の確認できない場合の病斑指数は０とした。

実験２　*H. spontaneum* の抵抗性

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設が保有する *H. spontaneum* 175系統と前記の標準品種各10個体を育苗箱に播種し、Table 4-1に示す４菌株を接種した。１箱に野生種20系統と標準品種２品種ずつを養成し、各系統の抵抗性は10個体の病斑指数の平均値により示した。

結　果

実験１　*Hordeum* 属17種の抵抗性

Table 4-2に２菌株に対するそれぞれの種の病斑指数の平均値ならびに変異幅を示した。供試した２菌株はほぼ全ての種に感染したが、系統によっては病斑の確認できない個体も存在した。ただし、これらの野生種における幼苗期の葉身はごく小さく、病斑の形成が確認し難かったので、肉眼で無病斑（指数０）と判定された場合でも菌株と宿主の間に親和性が無いと判断してよいかどうかは疑問であった。

各系統における病斑指数はK105に対して０～2.5、WRS102に対して０～2.8と変異幅が小さく、ほとんどの系統は抵抗性とみられた。また、*H. geniculatum* では両方の菌株に対して病斑指数０を示す系統が20系統中５系統存在し、他の種に比べて *P. teres* の寄生性の低い系統が多かった。

実験２　*H. spontaneum* の抵抗性

供試４菌株に対する175系統の病斑指数の分布をFig. 4-1に示した。いずれの菌

Table 4-2. Disease rating[1)] of *Hordeum* species to two *P. teres* isolates

Species	No. of strains	K105 Mean	K105 Range	WRS102 Mean	WRS102 Range
H. arizonicum	1	0		0.8	
H. brachyantherum	1	1.0		1.0	
H. bulbosum	33	1.1	0 ~1.6	1.5	0.8~2.8
H. euclaston	1	0.6		0.6	
H. geniculatum	20	0.3	0 ~1.3	0.4	0 ~1.3
H. glaucum	29	1.1	0.2~1.8	1.7	1.0~2.8
H. gussoneanum	2	0.3	0 ~0.6	1.3	1.2~1.4
H. jubatum	1	0.5		0.8	
H. leporinum	25	1.1	0.7~1.5	1.1	0.7~2.0
H. marinum	7	0.9	0.2~1.6	1.8	1.3~2.8
H. maritinum	1	0.2		1.0	
H. morinum	1	0.6		1.3	
H. murinum	22	1.0	0 ~2.5	1.2	1.0~1.6
H. pussilum	1	1.2		0.6	
H. stebbinsii	1	0.8		1.0	
H. turkestanicum	1	0.3		0.6	
H. violaceum	3	0.7	0.2~0.8	1.0	1.0

[1)] :From 0 (no visible symptom) to 10 (Highly susceptible) after Tekauz (1985).

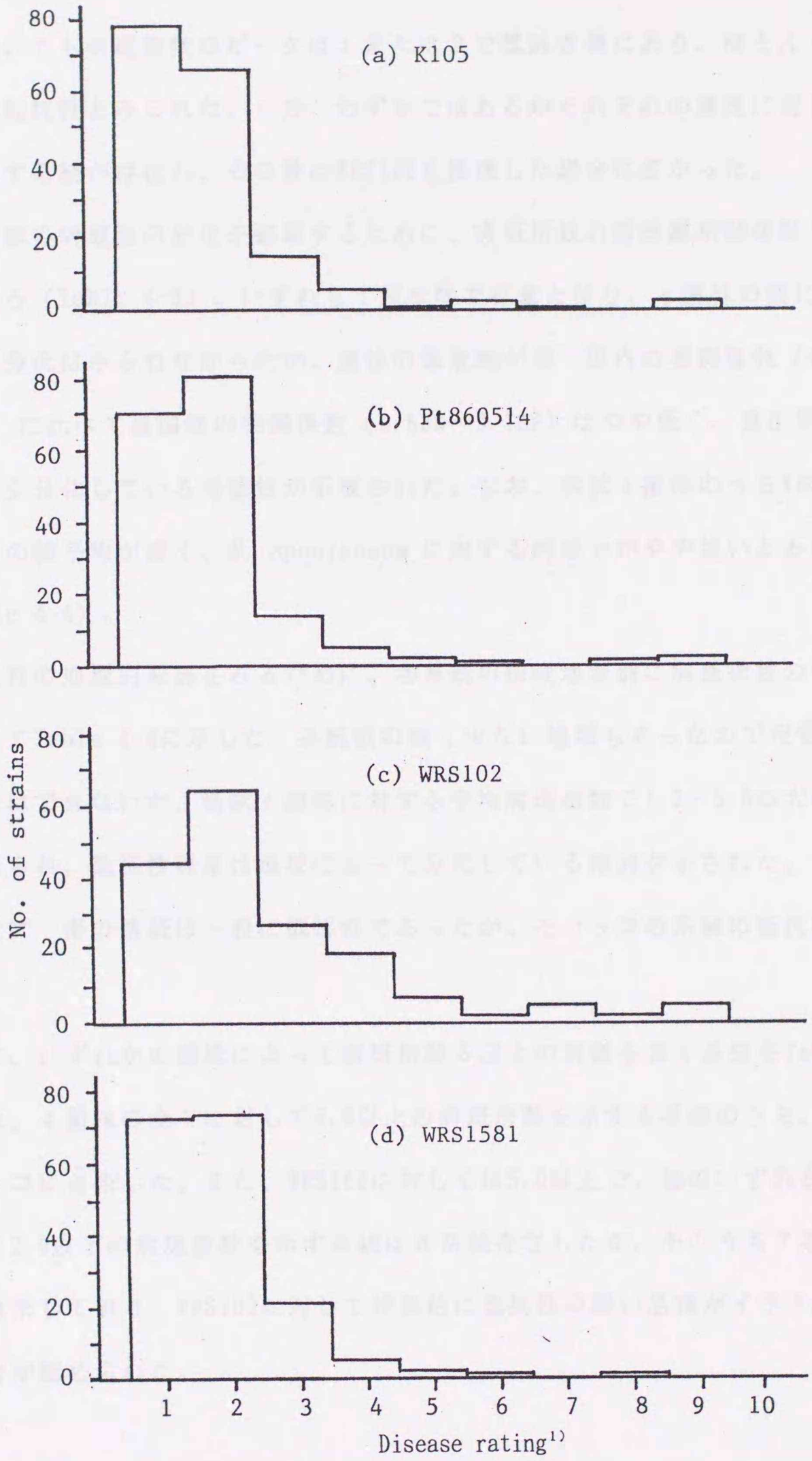


Fig. 4-1. Variation of disease rating in 175 *H. spontaneum* strains to four *P. teres* isolates.
1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

株においても病斑指数のピークは１または２で抵抗性側にあり、ほとんどの供試系統は抵抗性とみられた。一方、わずかではあるがそれぞれの菌株に対して罹病性を示す系統が存在し、その数はWRS102を接種した場合に多かった。

各菌株の病原性の分化を確認するために、病斑指数の菌株間相関係数を算出したところ（Table 4-3）、いずれも１％水準で有意となり、４菌株の間に大きな病原性の分化はみられなかったが、菌株の採取地が同一国内の相関係数（0.862と0.772）に比べて異国間の相関係数（0.680～0.762）はやや低く、異国間では病原性が多少分化している可能性が示唆された。なお、供試４菌株のうちWRS102は病斑指数の総平均が高く、*H. spontaneum* に対する病原力がやや強いとみられた（Table 4-4）。

抵抗性の地理的変異をみるために、各系統の採取地域別に病斑指数の平均値を算出してTable 4-4に示した。系統数の極く少ない地域もあったので定量的に厳密な比較はできないが、供試４菌株に対する平均病斑指数で1.7～5.0の大きな変異が認められ、抵抗性程度は地域によって分化している傾向が示された。すなわち、西アジア一帯の系統は一般に抵抗性であったが、モロッコの系統の抵抗性は弱かった。

次に、いずれかの菌株によって病斑指数５以上の病徴を表す系統をTable 4-5に示した。４菌株の全てに対して5.0以上の病斑指数を示す４系統のうち、３系統はモロッコに由来した。また、WRS102に対しては5.0以上で、他のいずれかの菌株に対して2.0以下の病斑指数を示す系統は８系統存在したが、そのうち７系統はイラクに由来しており、WRS102に対して特異的に抵抗性の弱い品種がイラクに局在する傾向が認められた。

考　察

野生種は自然状態において長い間病原菌との共進化の過程を経ており、抵抗性

Table 4-3. Correlation coefficients for disease ratings of 175 *H. spontaneum* strains to four *P. teres* isolates

Isolate	K105	Pt860514	WRS102
Pt860514	.862		
WRS102	.741	.680	
WRS1581	.731	.762	.772

All correlation coefficients are significant at the 1% level.

Table 4-4. Regional means for disease ratings[1)] of *H. spontaneum* strains to four *P. teres* isolates

Region	No. of strains	Mean disease rating to isolate				
		K105	Pt860514	WRS102	WRS1581	Mean
Afghanistan	23	1.6	1.7	1.9	1.7	1.7
Cyprus	2	2.2	2.1	3.8	2.3	2.6
Iran	13	1.8	1.7	1.9	1.5	1.7
Iraq	64	1.9	1.7	3.1	2.0	2.2
Jordan	1	2.6	3.4	2.1	1.9	2.5
Morocco	8	5.1	5.0	6.4	3.4	5.0
Pakistan	2	1.5	1.5	1.6	2.0	1.7
Syria	1	2.7	3.0	4.1	1.7	2.9
Russia	49	1.7	1.7	2.1	1.6	1.8
Turkey	7	1.8	2.0	2.9	2.3	2.3
Unknown	5	1.9	1.5	1.8	1.4	1.7
Total(Mean)	175	1.9	1.9	2.7	1.9	2.1

[1)]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 4-5. *H. spontaneum* strains showing higher disease rating to *P. teres* isolates

Access. no.	Strain	Country	Disease rating[1)] to isolate				
			K105	Pt860514	WRS102	WRS1581	Mean
OUH779	MRC-5	Morocco	8.6	8.8	9.4	6.0	8.2
OUH780	MRC-6	Morocco	9.0	8.6	8.8	5.4	8.0
OUH756	proskowetzii S-22	Iraq	7.0	5.3	8.8	8.3	7.4
OUH781	MRC-7	Morocco	5.8	8.0	9.4	5.0	7.1
OUH777	MRC-3	Morocco	9.0	5.8	8.6	3.5	6.7
OUH702	S-12	Iraq	4.3	3.0	8.3	2.8	4.6
OUH685	Caucasus 13	Russia	5.6	4.1	5.3	3.2	4.6
OUH679	Caucasus 7	Russia	6.2	4.4	4.7	3.2	4.6
OUH743	proskowetzii S-12	Iraq	4.4	2.0	6.9	3.3	4.2
OUH701	S-11	Iraq	2.4	3.1	6.6	3.9	4.0
OUH632	372 (5031)	Iran	5.3	4.1	4.3	2.4	4.0
OUH698	S- 8	Iraq	4.0	1.6	7.5	2.6	3.9
OUH636	657I (5030)	Afgh.	2.5	2.5	6.9	3.2	3.8
OUH759	proskowetzii S-25	Iraq	1.4	1.1	7.2	4.0	3.4
OUH776	MRC-2	Morocco	2.4	1.8	5.8	1.5	2.9
OUH713	S-23	Iraq	1.5	1.4	6.8	1.4	2.8
OUH694	S- 4	Iraq	1.6	1.6	5.7	2.4	2.8
OUH693	S- 3	Iraq	1.8	1.3	5.2	2.8	2.8
OUH697	S- 7	Iraq	2.6	1.5	5.2	1.4	2.7

[1)] :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

育種の有用な遺伝資源と考えられる。一方、比較的遠縁の野生種に対しても *P. teres* が親和性を持っているかどうかは *Hordeum* 属の系統進化を考えるうえで貴重な情報となるであろう。

Shipton *et al.*（1973）は *P. teres* が自然条件で *Hordeum* 属のみならずブロームグラス（*Bromus diandrus*）やエンバクあるいはコムギの穀粒にも寄生し、人工接種によってコムギと近縁の種や属をはじめ *Secale* 属および *Sorgham* 属でも発病するとしている。従って、*P. teres* の寄生性はかなり広いとみられるので、Table 4-2に示されたように *Hordeum* 属の一部の系統で寄生性がほとんど無いように見えるのは、親和性の分化によるのではなく高度抵抗性によると考えるのが妥当であろう。

Marshall and McMillan（1984）はアメリカ合衆国のミネソタ、モンタナおよびノースダコタの３州から採取した *P. teres* の菌株を *Hordeum* 属７種に混合接種したところ、全ての種が強度の抵抗性を示したことを報告している。本実験においても *Hordeum* 属の各種における病斑指数は一般に小さく、供試系統の多くは高度の抵抗性を有するとみられる（Table 4-2）。しかし、*H. bulbosum*、*H. glaucum*、*H. marinum* 等では病斑指数が2.8を示す系統も存在し、これらの系統では病斑がやや伸展して網斑病の特徴である葉脈と直角の病斑が認められたので、野生種の中にも高度の抵抗性遺伝子を持たない系統が存在することが示された。

H. spontaneum を除く *Hordeum* 属の近縁野生種の多くは栽培種と交雑不和合であり、交雑できても雑種における染色体の組換がほとんど起こらないため、野生種から栽培種への遺伝子導入には困難が多い（Jorgensen 1992）。一方、*H. spontaneum* は栽培種の *H. vulgare* との間に生殖的隔離が全く存在せず、栽培種の二条オオムギと極めて類似した形態的特徴を有するので、現在のところ栽培オオムギの祖先種ともっとも関係が深いと考えられている（Takahashi 1955、Bothmer 1992）。そのため *H. spontaneum* は病害抵抗性の遺伝資源として古くか

ら利用されており、うどんこ病抵抗性遺伝子 *Mla*$_6$ ならびに *Mla*$_{14}$ は今から50年も前に *H. spontaneum* から実用品種へ導入されている（Jorgensen 1992）。

網斑病抵抗性に関しても供試4菌株に対する175系統の反応は抵抗性側に大きく偏り、*H. spontaneum* の系統の多くが抵抗性遺伝子を有することが示唆された（Fig. 4-1）。また、病斑指数の菌株間相関は相互に密接であったことから、供試系統に対する各菌株の病原性は互いに類似しており、各系統に含まれる抵抗性遺伝子の菌株に対する反応の特異性は小さいとみられた（Table 4-3）。

Nevo（1992）はその変異の多様性から Fertile crescent（肥沃な三日月地帯）が *H. spontaneum* の起源の中心であり、病害抵抗性の変異も中心に近づくほど豊富であるとしている。Table 4-4に示されたように本実験においても *H. spontaneum* の抵抗性は取り寄せ地域によって変異が認められ、アフガニスタン、パキスタン、旧ソ連およびイラン等、起源地の中心に近い地域の病斑指数は小さかった。その反面、モロッコから採取された系統の多くは抵抗性が弱く、これらのあるものは伝播の過程で栽培種と交雑して抵抗性遺伝子を失った可能性がある。

また、Table 4-5に示されたように、イラクに由来する一部の系統に対してWRS102が特異的に強い病原性を示したことは、*P. teres* の病原性の分化に対応した抵抗性遺伝子の分化が、野生種においてもすでに存在していた可能性を示唆する。

野生種から栽培種への病害抵抗性の導入は雑種不稔の解消や野生種の有する不良形質の排除などが必要なので、長い年月を要するとされてきた。一方、近年急速に発達した遺伝子工学の手法によって、抵抗性遺伝子の単離や植物体への導入が進みつつあり、交雑和合性の枠を超えた遺伝子の利用が可能となってきている。従って、これまで抵抗性遺伝資源として有用とみられながら、利用が困難とされてきた野生種の病害抵抗性も、新たな利用の局面を迎える可能性があり、本研究で明らかにされた *Hordeum* 属の野生種の豊富な抵抗性遺伝資源は、本病抵抗性育種に新たな展望を与えるものと思われる。

第２節　栽培種における抵抗性

第３章で見出された菌株間の病原性の分化に関する知見に基づいて、本節では日本とカナダで採取した複数の菌株を供試して、岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設の保存品種の抵抗性を評価するとともに、宿主の遺伝変異を拡げて病原性の分化を検討した。

材料および方法

実験１　複数の菌株に対する抵抗性の品種間変異と病原性の分化

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設の保有するオオムギ品種から在来種を中心に世界各地の2,271品種を抽出して接種試験に用いた（Table 4-7）。抽出にあたっては取り寄せ地域を10地域に区分し、地域別の品種数に極端な偏りがないように配慮したが、地域内の品種の選択は無作為とした。供試菌株はTable 4-1に示した４菌株（日本２菌株、カナダ２菌株）を用いた。常法によって分生子を接種し、抵抗性を評価した病斑指数を用いて統計処理を行った。

実験２　K105菌株に対する抵抗性の品種間変異

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設が保有するオオムギ5,102品種に北海道で採取したK105菌株を常法によって接種し、抵抗性を評価した。これらの品種は現在同施設で保有する登録済みのオオムギ品種のほぼ全てを網羅している。なお、第３章で示されたように、我が国で採取した菌株の病原性はほとんど均一なので、K105はその代表的菌株とみてよい。

実験３　同質遺伝子系統における抵抗性の比較

岡山大学資源生物科学研究所大麦系統保存施設が保有する同質遺伝子系統対のうち二・六条性を異にする123対246系統、皮・裸性を異にする35対70系統および

並・渦性を異にする69対138系統に、常法によって３菌株（K105、WRS102およびWRS1581）を接種して病斑指数を調査した。

結　果

１．複数の菌株に対する抵抗性の品種間変異と病原性の分化（実験１）

供試2,271品種の４菌株に対する病斑指数の頻度分布をFig. 4-2に示した。いずれの菌株に対しても品種の抵抗性は連続的変異を示し、そのピークは病斑指数２あるいは３の抵抗性側にあった。各菌株における病斑指数の平均値は抵抗性に偏ったが、K105（平均4.72）およびWRS102（4.61）はPt860514（3.73）およびWRS1581（3.86）よりも平均的な病原力がやや強い傾向がみられた。

2,271品種×４菌株の病斑指数のマトリックスから各菌株間の相関係数を算出したところ、その値はいずれも１％水準で有意であり、各菌株は相互に類似した病原性を示すことが明らかになった（Table 4-6）。これを詳細に見ると日本国内で採取されたK105とPt860514の間（r=0.756）、ならびにカナダ国内のWRS102とWRS1581の間（r=0.777）では共に相関係数が高かったのに対して、採取国が異なる菌株間での相関係数（0.553～0.635）はやや低く、K105とWRS102の間では0.553と最も低い値となり、両者の病原性は多少異なることが認められた。この結果は前節の *H. spontaneum* に対する病原性の解析結果と一致した。

各品種の抵抗性を地域別に比較したところ、いずれの菌株においてもエチオピアに由来する品種の病斑指数が最も小さく（抵抗性が強く）、特にPt860514に対しては７以上の指数を示す罹病性品種は全くみられなかった（Table 4-7）。また、北アフリカならびに朝鮮半島に由来する品種の場合も、各菌株に対する病斑指数の平均値が比較的低く、これらの地域にも抵抗性遺伝子を有する品種が多いとみられた。また、４菌株の全てにスコア２以下の抵抗性を示した品種の割合はエチオピアが23.7%と最も多く、次いで北米を含むその他と類別されたグループ（以下

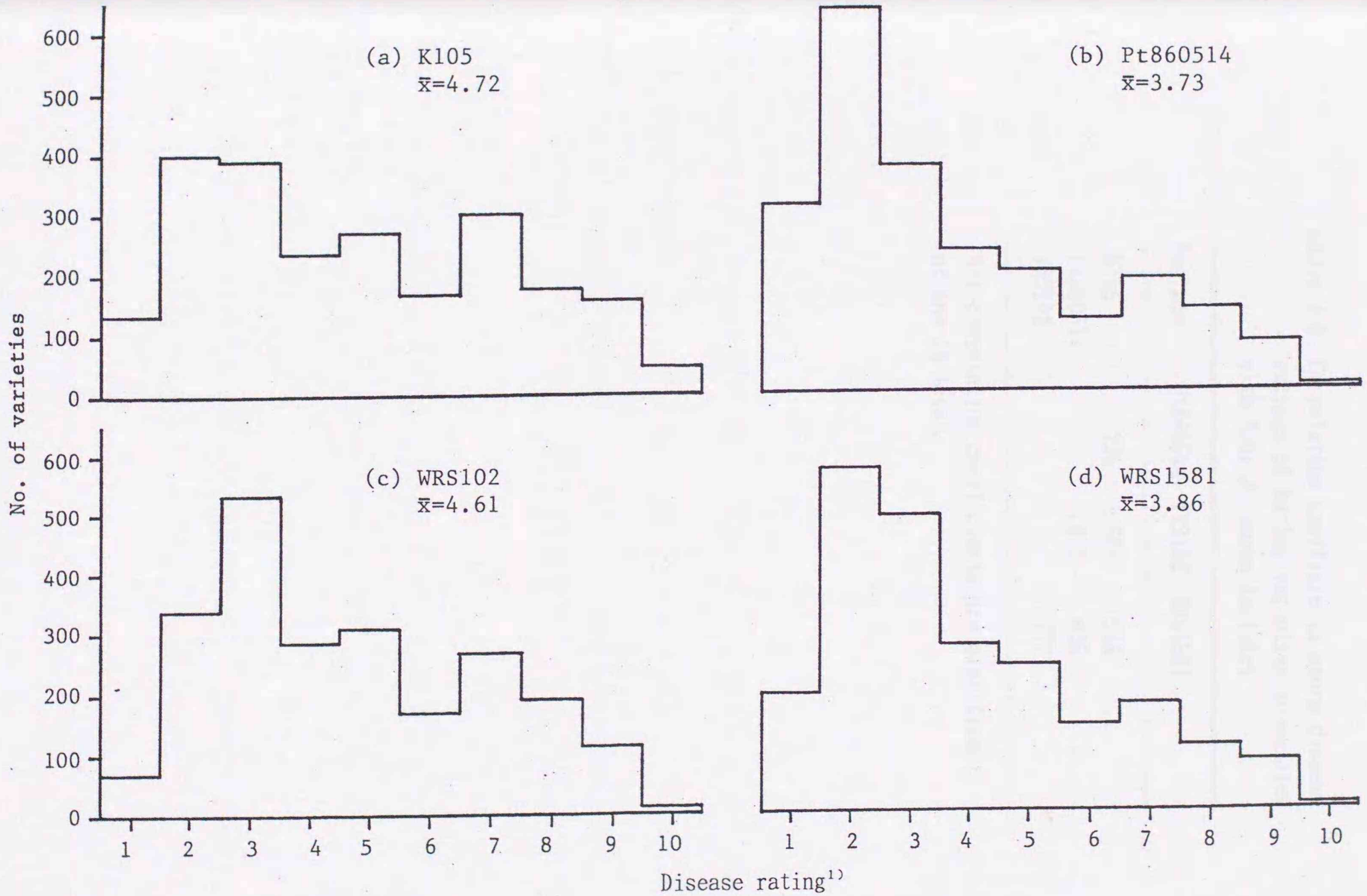


Fig. 4-2. Variation of disease ratings in 2,271 barley varieties to four *P. teres* isolates.
1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 4-6. Correlation coefficients among disease ratings of barley varieties inoculated with four *P. teres* isolates

Isolate	Pt860514	WRS102	WRS1581
K105	.756	.553	.568
Pt860514		.630	.635
WRS102			.777

All correlation coefficients are significant at the 1% level.

Table 4-7. Mean disease ratings[1] of barley varieties and number of varieties resistant to four *P. teres* isolates

Region	No. of vars.	Mean disease rating to isolate					Resistant vars.[2]	
		K105	Pt860514	WRS102	WRS1581	Mean	n	Percentage
Japan	259	5.3	4.0	4.4	4.0	4.4	5	1.9
Korea	162	3.9	2.8	3.7	3.0	3.3	11	6.7
China	205	4.1	3.2	4.7	3.4	3.9	22	10.7
Nepal	221	4.6	3.6	6.5	5.1	5.0	2	0.9
S.W.Asia	179	5.6	4.8	4.8	4.8	5.0	14	7.8
Turkey	275	5.9	4.9	5.1	4.0	5.0	5	1.8
Europe	346	5.8	4.9	5.3	4.5	5.1	10	2.9
N. Africa	188	3.7	2.4	3.5	3.3	3.2	16	8.5
Ethiopia	287	3.1	2.1	3.0	2.5	2.7	68	23.7
Others	149	4.7	3.9	5.0	3.8	4.3	18	12.1
Total(Mean)	2,271	4.7	3.7	4.6	3.9	4.2	171	7.5

[1] From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).
[2] :Varieties showing disease ratings less than two to every four isolates.

「その他」とする、12.1%）、中国（10.7%）の順であった。

一方、日本で採取したK105ならびにPt860514に対してはトルコおよびヨーロッパに罹病性品種が多かったのに対して、カナダで採取したWRS102ならびにWRS1581に対してはネパールに罹病性品種が多かった。特にWRS102に対してはネパール品種の平均病斑指数が6.5と罹病性に大きく偏っていた。

ネパールに由来する221品種の病斑指数の頻度分布を菌株別に示すと、K105およびPt860514に対しては反応が抵抗性側と罹病性側の両端へ分離して病斑指数２の抵抗性側にピークがあったのに対して、WRS102ではピークが罹病性側に存在し、病斑指数２を示した品種は221品種中２品種のみで病斑指数１の品種は存在しないなど、その分布は菌株によって大きく異なった（Fig. 4-3）。

菌株、品種およびその交互作用の分散を品種の取り寄せ地域別に算出してTable 4-8に示した。菌株による分散はネパールの品種できわだって大きく、これは前述のように、ネパール品種の多くがカナダに由来する菌株に罹病性であったことによるとみられる。一方、他の地域では菌株による分散の値がネパールの品種の半分以下でいずれも小さかった。品種の分散はネパール、西南アジア、「その他」およびヨーロッパなどで大きく、これらの地域には抵抗性から罹病性まで多様な反応を示す品種が含まれていた。

一方、エチオピアの品種分散は最小で、次いで北アフリカおよび朝鮮半島の順に小さかった。Table 4-7に示した平均値を考慮すると、これらの地域では多くの品種が抵抗性側に偏っていることが示唆される。

菌株×品種の交互作用はネパール、西南アジアおよび朝鮮半島の順に大きく、これらの地域の品種では病原性の分化の程度が大きいと考えられた。また、エチオピアおよび北アフリカでは交互作用の分散が小さく、供試４菌株に対する反応が相互に平行的とみられた。

菌株間の相関係数が最も低かったK105とWRS102の病原性をより詳細に解析する

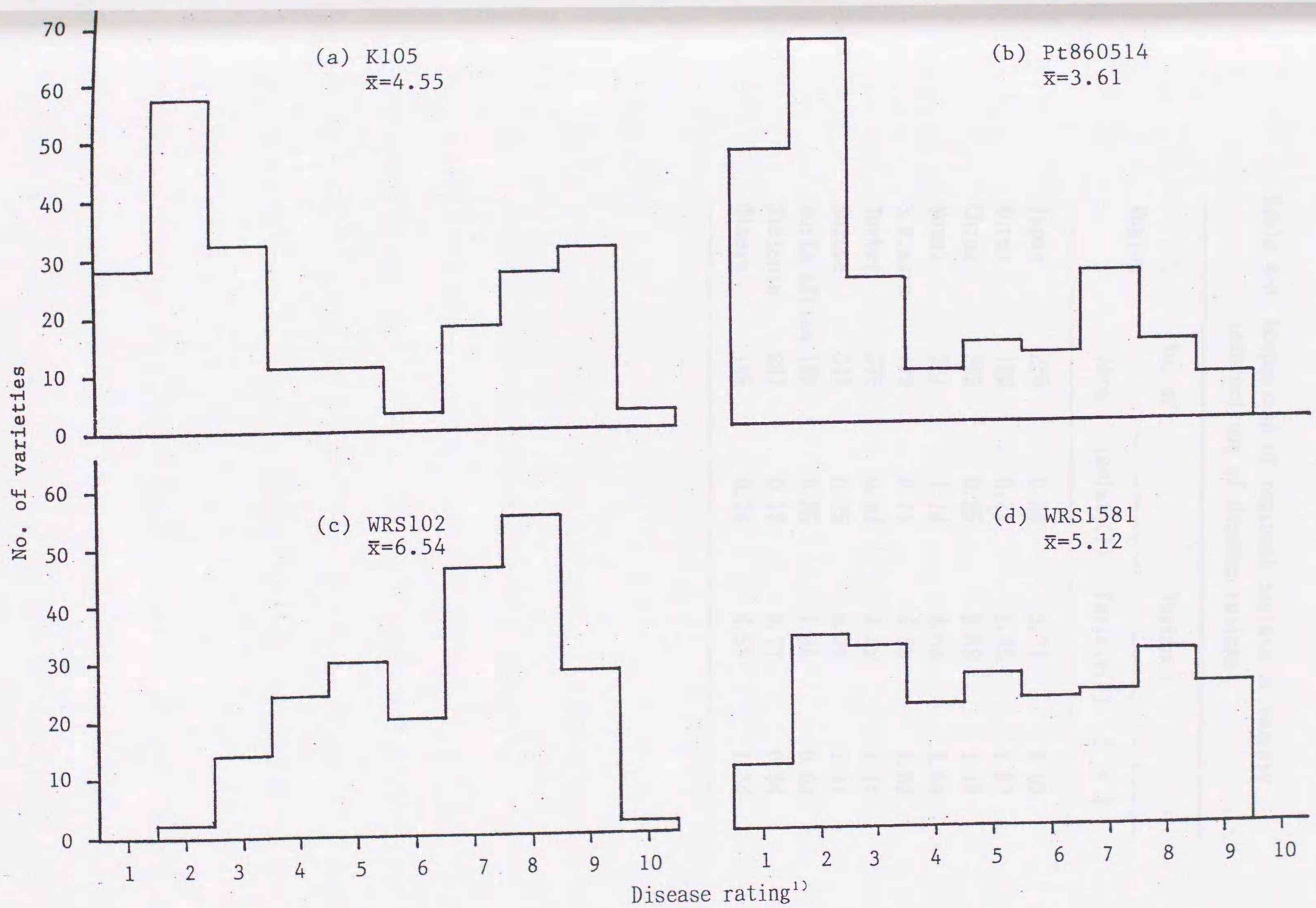


Fig. 4-3. Variation of disease ratings in 221 barley varieties from Nepal to four *P. teres* isolates.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 4-8. Comparison of regional isolate × variety interactions of disease ratings

Region	No. of vars.	Variance		
		Isolate(I)	Variety(V)	I × V
Japan	259	0.26	3.71	1.02
Korea	162	0.21	2.05	1.52
China	205	0.35	2.88	1.18
Nepal	221	1.14	4.54	1.68
S.W.Asia	179	0.11	4.58	1.62
Turkey	275	0.44	2.42	1.14
Europe	346	0.25	4.29	1.41
North Africa	188	0.25	1.86	0.94
Ethiopia	287	0.17	0.77	0.64
Others	149	0.24	4.59	1.34

ために供試品種の病斑指数を二元表にしてみると（Table 4-9）、大部分の品種では両菌株に対する抵抗性反応が類似したが、一部で反応の異なる品種が認められた。試みに両菌株に対する病斑指数が６以上異なる品種を抽出してみると、31品種見いだされた。その中で病斑指数がK105を接種した場合に小さく、WRS102で大きい品種が25品種あったのに対して、その逆の反応を示した品種は６品種と少なかった。

K105に抵抗性でWRS102に罹病性の25品種の由来を調べると、20品種がネパール、３品種がインドに由来しており、このタイプの品種はほとんど（23/25）がインド亜大陸に由来していた(Table 4-10)。これらの品種は六条、春播性（播性１～３）であり皮・裸性については両型が認められた。一方、小穂脱落性（Takahashi 1955）についてみると、東亜型（E）のものがほとんどで西域型（W）は23品種中４品種にすぎなかった。また、これらの品種群の他の菌株に対する反応をみると、K105とPt860514あるいはWRS102とWRS1581のように、採取国が同じ菌株間では反応が類似していた。

一方、K105に罹病性でWRS102に抵抗性の品種は６品種中３品種がトルコに由来した他は、品種の特性等には一定の傾向はみられなかった。

２．K105菌株に対する抵抗性の品種間変異（実験２）

日本の菌株K105に対する栽培オオムギ5,102品種の抵抗性変異を品種の取り寄せ先別にTable 4-11に示した。実験１と同様にいずれの地域においても品種の抵抗性は連続変異を示した。また、品種全体では抵抗性が比較的強い品種の割合が高かった（Fig. 4-4a）。

病斑指数の平均値の低い地域はエチオピア（2.66）、次いで朝鮮半島（3.27）であり、両地域とも抵抗性の弱い品種の割合が低かった。病斑指数の平均値が高い地域はヨーロッパ（6.03）、次いでトルコ（5.66）および西南アジア（5.37）であり、これらの地域には抵抗性の強い品種も多数存在するが、病斑指数７以上

Table 4-9. Correlation table of disease ratings to isolate K105 and WRS102

r=0.552		Disease rating to K105										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
Disease	1	7	31	20	1	3	2	**3**				67
rating	2	37	131	80	30	29	15	15				337
to	3	43	124	119	83	68	41	44	8	**3**		533
WRS102	4	20	37	52	46	46	29	32	14	9		285
	5	12	28	48	37	52	30	52	25	19	6	309
	6	3	21	21	13	21	13	31	25	15	4	167
	7	**7**	20	32	9	32	18	58	37	36	16	265
	8	**4**	**7**	16	10	12	12	39	47	30	11	188
	9	**2**	**2**	**2**	5	6	7	26	18	37	5	110
	10		**1**				1	2	2	4		10
	Total	135	402	390	234	269	168	302	176	153	42	2,271

[1] From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Bold character indicates number of varieties showing difference more than six in disease ratings between K105 and WRS102.

Table 4-10. Barley varieties showing different resistant reaction to isolate K105 and WRS102

OUNo.	Country	Hull type	Row type	Degree of vern. requirement	Brittleness of rachis	Disease rating[1] to isolate K105	WRS102	WRS1581	Pt860514
N341	Nepal	n	6	2	E	1	7	2	2
N602	〃	n	6	3	E	1	7	2	2
N635	〃	+	6	3	-	1	7	5	1
N617	〃	+	6	3	-	1	7	5	3
N376	〃	n	6	2	E	1	7	5	1
A331	Unknown	n	6	1	E	1	7	6	1
N666	Nepal	+	6	2	-	1	7	7	2
N676	〃	n	6	2	E	1	8	5	2
N680	〃	n	6	1	E	1	8	6	2
N346	〃	n	6	3	E	1	8	8	2
I608	India	+	6	1	W	1	8	8	2
N677	Nepal	n	6	2	-	1	9	3	3
N700	〃	n	6	-	-	1	9	5	1
N340	〃	n	6	2	E	2	8	5	1
N367	〃	+	6	2	E	2	8	6	1
N379	〃	n	6	1	E	2	8	7	1
N611	〃	+	6	3	-	2	8	8	1
N696	〃	+	6	-	-	2	8	8	1
I606	India	+	6	1	W	2	8	8	2
N357	Nepal	+	6	2	W	2	8	9	2
N679	〃	n	6	1	E	2	9	6	3
I604	India	+	6	1	W	2	9	8	2
N678	Nepal	n	6	1	E	2	10	7	1
A021	Nepal	n	6	2	E	3	9	6	2
U605	Spain	+	6	1	E	3	9	7	4
J697	Taiwan	+	6	5	-	7	1	1	2
T804	Turkey	+	6	1	-	7	1	2	3
I692	India	n	6	2	E	7	1	4	4
T700	Turkey	+	2	1	-	9	3	3	5
U705	UK	+	2	1	-	9	3	3	5
T664	Turkey	+	2	1	-	9	3	4	5

[1]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).
-:No information.

Table 4-11. Regional variation for disease ratings to isolate K105

Region	No. of varieties for disease rating[1] of											Mean disease rating
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total	
Japan	52	144	191	78	104	51	57	32	55	17	781	4.32
Korea	86	125	124	41	40	22	29	15	9	0	491	3.27
China	20	36	47	21	31	16	16	12	4	2	205	4.06
Nepal	52	75	45	14	14	2	20	29	41	8	300	4.32
S.W. Asia	31	93	79	30	47	27	83	63	89	11	553	5.37
Turkey	19	64	119	71	106	87	176	93	82	17	834	5.66
N. Africa	23	60	81	45	24	13	21	10	14	0	291	3.84
Ethiopia	74	484	258	89	31	16	15	4	2	1	974	2.66
Europe	9	53	74	42	49	32	73	51	107	33	523	6.03
Others	11	30	23	15	15	9	20	18	9	0	150	4.63
Total	377	1,164	1,041	446	461	275	510	327	412	89	5,102	4.38

[1]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

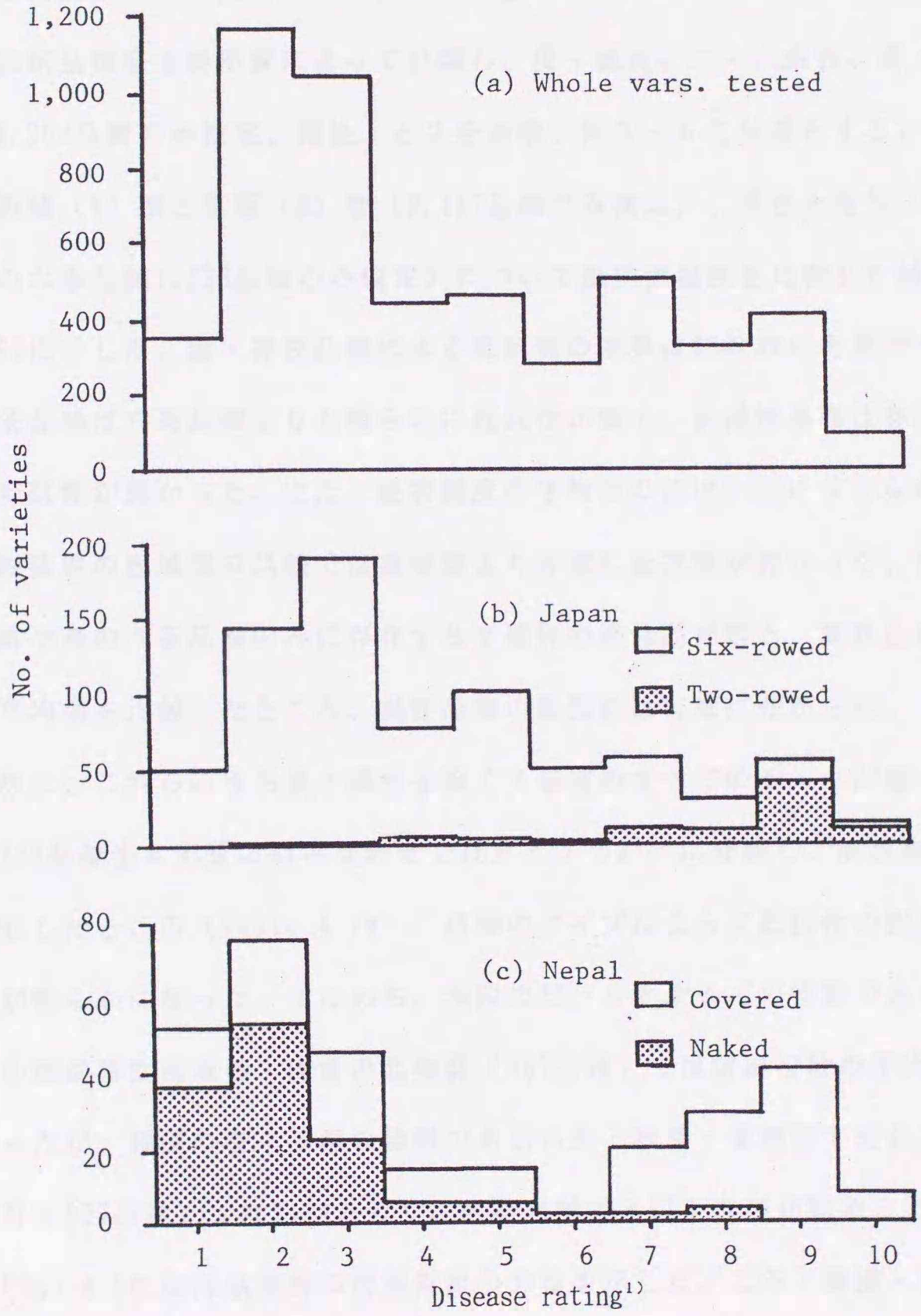


Fig. 4-4. Selected varietal variation for disease ratings to isolate K105.
1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

の抵抗性の弱い品種の割合が高かった。

我が国の品種では二条品種の抵抗性が弱く（Fig. 4-4b）、特にビールオオムギの抵抗性が弱かった。また、ネパール品種は抵抗性と罹病性の両端に分離し、低地に多い皮麦には抵抗性と罹病性の両方が存在するが、高地に多い裸麦のほとんどは抵抗性である点が注目された（Fig. 4-4c）。

供試品種を主要形質によって分類し、皮・裸性、二・六条性、春・秋播性（4,262品種のみ検定、播性１と２を春播、同３～６を秋播とする）、小穂脱落性の西域（W）型と東亜（E）型（2,417品種のみ検定）、渦性と並性（日本と朝鮮半島の六条品種1,173品種のみ検定）について抵抗性程度を比較した結果をTable 4-12に示した。皮・裸性品種による抵抗性の差異は統計的に有意でなかったが、二条品種は六条品種よりも明らかに抵抗性が弱く、秋播性品種は春播性品種よりも抵抗性が弱かった。また、発病程度の平均値の差は0.50にすぎなかったが、小穂脱落性の西域型の品種では東亜型より有意に抵抗性が弱かった。我が国および朝鮮半島の六条品種のみに存在する半矮性の渦性品種群と、並性品種群の抵抗性の平均値を比較したところ、渦性品種の抵抗性は有意に弱かった。

次に、これらのうち並・渦性を除く４形質のすべてのデータが揃っている2,238品種を４形質の組み合わせで16タイプ（2^4）に分類し、病斑指数の平均値を比較したところ（Table 4-13）、品種のタイプによって抵抗性の程度が異なることが明らかになった。すなわち、我国のビールオオムギの特徴である二条・春播・小穂脱落性西域型・皮性の品種群（367品種）では病斑指数の平均値が6.38と高かったが、我国の在来品種の特徴である六条・秋播・東亜型で皮および裸性の品種群（397品種）では3.31と低く、病斑指数で３以上の差が認められた。

Fig. 4-5には両品種群の病斑指数の分布を示した。二条・春播・西域型・皮性の品種群は病斑指数７および９に大きなピークを持ち、Fig. 4-4aに示した品種全体の変異とは抵抗性と罹病性の品種の割合が逆転した（Fig. 4-5a）。六条・秋播

Table 4-12. Difference of mean disease ratings[1)] to K105 between a set of character pairs

Character		No. of vars	Mean disease rating	t-value
Hull type	Covered	4,083	4.41	1.45
	Naked	1,019	4.28	
Row type	Six-row	3,804	3.98	20.00**
	Two-row	1,298	5.56	
Growth habit	Winter	2,978	4.59	11.89**
	Spring	1,284	3.62	
Brittleness of rachis	W-type	1,281	4.80	4.76**
	E-type	1,136	4.30	
Uzu semi-brachytic	Uzu	371	3.82	2.69**
	Non-uzu	802	3.48	

**:Significant at the 1% level.

1):From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 4-13. Mean disease ratings to *P. teres* (bold) and No. of varieties (roman) in classified character groups

Total **4.52**[1] 2,238								
Row type	Six-row **4.12** 1,755				Two-row **5.98** 483			
Growth[2] habit	Spring		Winter		Spring		Winter	
	4.30 1,220		**3.69** 535		**6.12** 436		**4.66** 47	
Brittle-ness of rachis	E	W	E	W	E	W	E	W
	4.62	**3.96**	**3.31**	**4.78**	**5.54**	**6.20**	**5.00**	**4.64**
	634	586	397	138	48	388	3	44
Covered	**3.91**	**4.11**	**3.20**	**4.85**	**5.88**	**6.38**	**5.00**	**4.45**
	368	518	253	134	33	367	3	42
Naked	**5.59**	**2.85**	**3.52**	**2.25**	**4.80**	**2.95**	—	**8.50**
	266	68	144	4	15	21	0	2

[1] :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

[2] : Classified by degree of vernalization requirement, spring habit;1～2, winter habit;3～6, respectively.

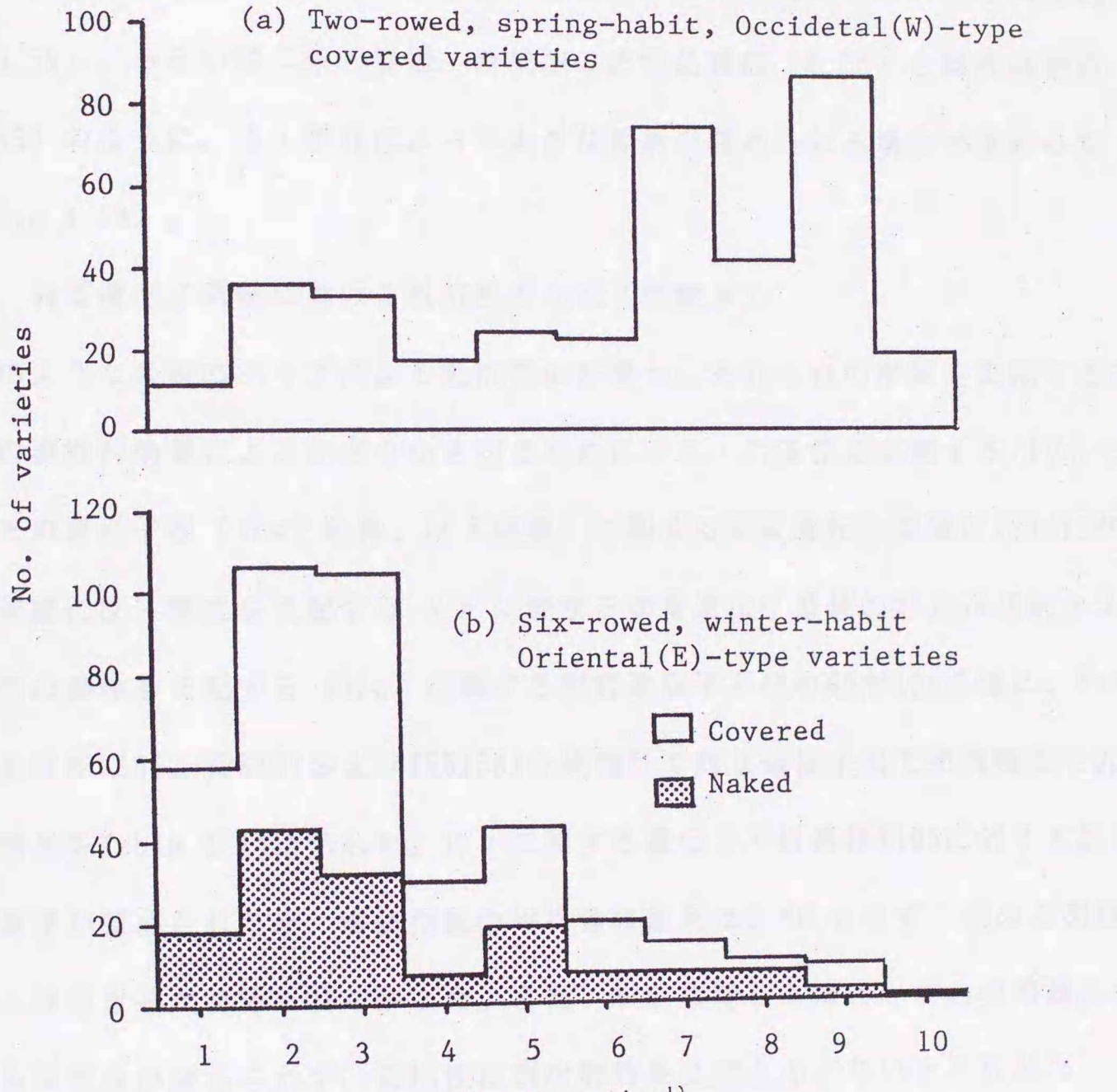


Fig. 4-5. Varietal variation in classified character groups for disease ratings to isolate K105.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

・東亜型の品種群は２から３にピークを持つ連続変異を示して罹病性の品種の割合が低く、群内の皮性品種と裸性品種の頻度分布は相互に近似していた（Fig. 4-5b）。

また、前述のように供試品種全体では皮・裸性による抵抗性の差異は認められなかったが（Table 4-12）、形質の組み合わせによって品種を分類して病斑指数の平均値を比較すると、六条・春播性・東亜型の皮性品種群（3.91）と裸性品種群（5.59）、あるいは二条・春播・西域型の皮性品種群（6.38）と裸性品種群（2.95）のように、皮・裸性によって大きな差異の認められる場合が多かった（Table 4-13）。

３．同質遺伝子系統における抵抗性の比較（実験３）

このような品種のタイプによる抵抗性の差異が、それぞれの形質を支配する遺伝子の副次的効果によるかどうかを知るために、二・六条性を支配する *Vv*ホモと *vv*ホモの遺伝子型（*V*/*v*と略称、以下同様）に関する同質遺伝子系統の123対246系統、同様に皮・裸性を支配する *N*/*n* に関する同質遺伝子系統の35対70系統および半矮性の渦性を支配する *Uz*/*uz* に関する同質遺伝子系統の69対138系統に、いずれへも菌株K105、WRS102およびWRS1581を接種して対立遺伝子間で発病程度を比較した結果をTable 4-14に示した。*V*/*v* に関する遺伝子では菌株K105に対する反応に有意差が認められたが、病斑指数の平均値の差異は0.3にすぎず、他の２菌株においては有意差が認められなかった。また、*N*/*n* に関しては、いずれの菌株においても有意差が認められず、抵抗性に副次的効果はほとんどないとみられた。*Uz*/*uz* に関しては菌株K105に対する抵抗性に差異が認められたものの平均値の差異は0.2と小さく、他の２菌株においては有意差が認められなかった。

考　察

本実験では接種検定を11月から翌年５月までの長期にわたって順次行った。そ

Table 4-14. Difference of disease ratings[1)] to *P. teres* isolates between isogenic pairs for morphological characters

Character		No. of strains	Mean disease rating to K105	WRS102	WRS1581
Row type	Six-row	123	4.0**	5.0	4.2
	Two-row	123	4.3	5.1	4.3
Hull type	Covered	35	2.1	3.5	2.8
	Naked	35	2.1	3.4	2.8
Uzu semi-brachytic	Uzu	69	2.3*	3.8	3.3
	Non-uzu	69	2.1	3.6	3.2

**, * : Significant at the 1% level.

1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

のため、接種時期の違いによって品種の抵抗性の変動することが考えられるが、オオムギの栽培、菌の培養、接種、発病条件などは厳密にコントロールされているので接種時期を変えても反応が大きく変動することはない（第２章）。

１．抵抗性の地理的変異

実験１の2,271品種ならびに実験２の5,102品種の病斑指数がいずれも連続変異を示したことは、いずれの菌株に対しても品種の抵抗性が単純な主働遺伝子のみによって支配されているのではないことを示唆している。

既往の報告によれば、大麦網斑病に対する抵抗性遺伝資源はエチオピア、北アフリカ、トルコ、朝鮮半島および中国東北部に多いとされている（Schaller and Wiebe 1952、Dessouki *et al.* 1965、Buchannon and McDonald 1965、Khan 1971、Caddel and Wilcoxson 1975、Metcalfe *et al.* 1978）。本研究の結果ではトルコに由来する品種の抵抗性は特に強いとは言えなかったが、エチオピア、北アフリカ、朝鮮半島および中国に由来する品種の抵抗性は概して強い傾向を示した。これらの地域のなかでもエチオピアの品種の抵抗性は最も強く、４菌株の全てに抵抗性を示す品種の割合もエチオピアが最も多かった（Table 4-7）。本実験に供試した４菌株のいずれに対してもエチオピアの抵抗性品種群が強い抵抗性を示したことは、これらの品種群が複数の抵抗性遺伝子を持つか、あるいは菌株に対する作用範囲の広い抵抗性遺伝子を持つことを示唆する。

宿主と病原体は共進化の関係にあり、それぞれの菌株はその地域に分布している宿主に病原性を持たなければ生存できない。実験２に供試したK105は北海道の春播ビールオオムギの病斑から採取された菌株であるが、我国のビールオオムギは系譜的にヨーロッパの二条品種と密接な関係があり、東亜の六条品種とはほとんど関係を有さないので、Table 4-11に示したように、菌株K105に罹病性の品種がヨーロッパに多く、東亜に少ないことを理解しやすい。また、北アフリカおよびエチオピアには抵抗性品種が多く、これらがヨーロッパの二条品種とは遠縁で

あることが示唆された。

2．病原性の分化と抵抗性遺伝子の分布

大麦網斑病のレース分化については、Khan and Boyd（1969b）がオーストラリアでの事例を報告し、Harrabi（1990）も地中海地域から採取した菌株の病原性スペクトラムの変異を報告している。しかしながら本病の抵抗性には環境要因の作用が大きく、菌株の安定性を維持することがむずかしいので、未だに菌株の病原性を分類するための標準品種が得られいない（Kiesling 1985）。

Table 4-8に示された菌株×品種の交互作用の分散をみると、交互作用の大きさは地域によって異なり、ネパールや西南アジアでは交互作用が大きく、エチオピアや北アフリカでは小さかった。これらの交互作用の分散と、誤差分散の推定値と考えられる第2章Table 2-8の二次交互作用の値（0.90）を比較すると、最大のネパールでも1.87倍程度と比較的小さかった。従って、病原性の分化はほとんどないか、あったとしても特定地域の少数の品種の特異な反応によるとみてよい。

第3章では本実験で供試した4菌株を含む52菌株を38品種に接種して菌株の病原性を分類し、日本とカナダの菌株の病原性はやや異なることを見出したが、その際両者の病原性に最も特異的に反応した品種はインドに由来するOUI424であった。本実験においてもK105とWRS102に対して特異的な抵抗性反応を示したのはネパールを含むインド亜大陸の品種であった（Table 4-10）。

また、Fig. 4-3に示されたように、ネパールに由来する品種群の抵抗性の頻度分布は菌株によって大きく異なり、さらに、その菌株×品種の交互作用が他の地域に比べて最も大きかったので（Table 4-8）、ネパールには多様な抵抗性遺伝子を含む品種が存在するとみられる。

本実験で供試した日本とカナダの菌株は、第1章で示したように、主たる感染源である分生子の形成温度が異なるなど、生態的特性に関しても分化が認められているが、その病原性の分化に密接に関わる抵抗性遺伝子の分化がネパール付近

で起こっているのは興味深い事実である。

3．抵抗性と主要形質との関係

Table 4-11に示された地域別の品種間変異から、いずれの地域にも抵抗性品種と罹病性品種が分布しており、その比率は地域によって異なるが、主要形質に基づいて品種を分類して発病程度を比較すると、タイプによって抵抗性が明らかに異なった。

品種を皮性と裸性に分けた場合、実験２に供試された5,102品種の全体では抵抗性に有意差がみられず（Table 4-12）、また、実験３の皮・裸性の同質遺伝子系統35対70系統の比較でも有意差が無かった（Table 4-14）。従って、一般に皮性品種群と裸性品種群に抵抗性の差異は無く、皮・裸性を支配する *N/n* 遺伝子の抵抗性に対する副次的効果も無いと推察される。しかしながら、春播性で小穂脱落性西域型の品種群では裸品種の抵抗性が皮品種よりも明らかに強く（Table 4-13）、またネパールでは裸品種の抵抗性が明らかに強かった（Fig. 4-4c）。このように、特定のタイプまたは地域では皮性と裸性（*N/n*）で品種の由来が異なり、それぞれの遺伝的背景の違いによって抵抗性が異なることが示唆された。ちなみにネパールでは高地に裸麦、低地に皮麦が適応している。

Tekauz and Buchannon（1977）はカナダで六条品種よりも二条品種で発病が多いと報告しており、本研究においても二条性と六条性の間では品種全体としても（Table 4-12）、４形質の組合せによるタイプ別でも（Table 4-13）、二条品種の方が六条品種より抵抗性が弱かった。しかしながら条性遺伝子（*V/v*）自体では抵抗性に差がみられなかったので（Table 4-14）、Table 4-12および4-13に示される差異は二条品種と六条品種の有する遺伝的背景の相違によるとみられ、むしろ両品種群の系統発生的な相違によることが示唆される。

播性による抵抗性の差異は品種全体としても明瞭で（Table 4-12）、タイプ別の比較でもほとんど例外なく春播性品種が弱かった（Table 4-13）。春播性を支

配する遺伝子は *sh*（第４染色体）、*Sh₂*（第７染色体）および *Sh₃*（第５染色体）の３種類があり（Takahashi and Yasuda 1971）、これらのすべてが網斑病抵抗性に多面発現あるいは密接な連鎖による副次的効果を及ぼすとは考え難いので、春播性品種の抵抗性が秋播性品種より弱い理由は、両者の遺伝的背景の違いに求められるであろう。

小穂脱落性による抵抗性の差異は品種全体としては明瞭でなく（Table 4-12）、タイプ別に比較すると７つの比較のうち西域型の方の弱いケースが３、東亜型の方の弱いケースが４であった（Table 4-13）。しかし、日本の品種群においては二条のビールオオムギに多い西域型（7.13）と六条の食用オオムギに多い東亜型（3.59）の病斑指数は明らかに異なり、ネパールの品種群では裸麦にしか存在しない東亜型（2.60）と皮麦と裸麦の両方に存在する西域型（5.71）の間には明らかな差異があるなどの事例が認められた。しかし、これらはいずれも *Bt/Bt₂* 遺伝子の副次効果ではなく、特定の品種群における遺伝的背景の違いによることは前述と同様である。

また、我が国と朝鮮半島の六条品種にのみ分布する渦性品種群の抵抗性は同じ地域の並性の六条品種群より弱かったが、*Uz/uz* 遺伝子に関する同質遺伝子系統ではほとんど抵抗性に差異がみられなかった（Table 4-14）。従って、並性品種と渦性品種にみられる抵抗性の差異はそれぞれの品種の遺伝的背景によるとみられる。

ヨーロッパや北米と同様に、我国においても大麦網斑病はビールオオムギの主要病害である。前述のように六条・秋播性で東亜型のオオムギ品種は抵抗性が強いが、ビールオオムギの網斑病抵抗性の育種素材をこれらの品種に求めるとすれば、条性、播性、小穂脱落性のすべてがビールオオムギとは異なっているので、実用的な品種を育成するには困難が多い。特に、小穂脱落性が西域型のビールオオムギ品種に東亜型の品種を交雑すると雑種世代の半数は脱落性となって選抜に

重大な支障をきたす（小穂脱落遺伝子 *Bt* と *Bt*$_2$ は複対立関係にあり、ヘテロ型は脱落性、両ホモ型は非脱落性となる）。また、二条品種と六条品種の交雑後代からは経験的に優良な二条品種が育成されずらいとされているので、抵抗性遺伝資源としては二条・春播・西域型・皮性の品種群の利用価値が高い。

本研究ではこのタイプの品種群にも抵抗性の品種が多く含まれていた(Fig. 4-5a)。試みに発病程度が１の高度抵抗性品種を抽出してその主な特性をTable 4-15に示したが、11品種中７品種がエチオピア原産であることが注目される。一般に長稈の品種が多く、また醸造特性の改良は容易ではないと考えられるが、これらの品種が我国のビールオオムギ品種の網斑病抵抗性育種の素材として利用できよう。

Table 4-15. Characteristics of net blotch resistant, two-rowed, spring-habit, Occidental(W)-type, hulled varieties

Accession No.	Variety name	Country	Heading	Culm length (cm)	1000 kernel weight (g)	Disease rating[1)]
OUI011	C.155-39	India	Late	94	46	1
OUI636	Chazvin 2	Iran	Late	75	40	1
OUT462	Turkey 485	Turkey	Early	88	43	1
OUE133	Ethiopia 399 (CI9589)	Ethiopia	Medium	102	46	1
OUE446	Ethiopia 439 (CI9631)	Ethiopia	Early	111	47	1
OUE501	Ethiopia 604 (CI9825)	Ethiopia	Medium	114	43	1
OUE570	Mota 5	Ethiopia	Early	124	44	1
OUE580	Adi Abun 3	Ethiopia	Medium	97	47	1
OUE799	Ethiopia 599 (CI9820)	Ethiopia	Medium	106	48	1
OUE879	Adi Abun 1	Ethiopia	Early	86	47	1
OUA626	Hadostreng	Poland	Late	105	42	1

1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

第５章　抵抗性の遺伝分析

抵抗性品種を育成するためには、抵抗性に関与する遺伝子数およびその作用性などを知り、雑種集団から効率よく抵抗性の遺伝子型を選抜しなければならない。本章においては、雑種F_1～F_3世代の検定によって抵抗性の遺伝解析を行うと共に選抜効果を検討した。

供試菌株および接種方法

第３章で示されたように、日本で採取した菌株とカナダで採取した菌株では病原性が多少異なり、かつ各国内の菌株の病原性は比較的均一であったので、日本の菌株からはK105、およびカナダの菌株からはWRS102をそれぞれ選んで検定菌株として用いた。

接種にあたっては、培養土を入れた育苗箱（50×35×10cm）に2.3×3.0cmの密度で播種し、約20℃で育成した２葉期の植物体に、第１章の培養法によって増殖し濃度を調整した分生子懸濁液を噴霧接種した。接種した植物体を約20℃、相対湿度95%以上の接種室に２日間置いた後、20℃前後のガラス室で育成して接種後２週間目頃に発病程度を Tekauz（1985）により病斑指数１（抵抗性）～10（高度罹病性）の10段階へ分類した。

第１節　ダイアレル分析

材料および方法

実験１　正逆総当り交配F_1における遺伝分析

オオムギ18品種を６品種ずつ３群に分けて群内で正逆総当り交配を行い、各群あたり30組合せで計90組合せのF_1を得た（Table 5-1）。F_1およびその親品種各５

個体にK105およびWRS102をそれぞれ接種して個体ごとに病斑指数を調査した。実験には２反復を設け、１区５個体の病斑指数の平均値を各F_1および両親の抵抗性とした。ダイアレル分析は Hayman（1954a,b）の方法に従い、統計量の算出ならびに結果の解釈は Mather and Jinks（1983）によって行った。

実験２　総当り交配F_2における遺伝分析

実験１で用いたF_1の片面交配についてF_2を養成し、各F_2集団約200個体と親品種各10個体にK105を接種し、病斑指数を個体ごとに判定した。

結　果

実験１　正逆総当り交配F_1における遺伝分析

１．総当り表の分散分析

ダイアレル分析に使用した各F_1および親品種の各菌株に対する病斑指数の平均値をTable 5-1（K105）ならびにTable 5-2（WRS102）に示した。対角線上の数値は親品種の値である。第Ⅰ群および第Ⅱ群においてはいずれの菌株を接種した場合にも各親品種の病斑指数は幅広い変異を示し、特に、第Ⅱ群にK105を接種した場合には1.3～9.8と病斑指数の範囲（１～10）のほぼ全域にわたっていた。第Ⅲ群における各親品種の変異幅は他の群よりやや小さく、WRS102の病原力はK105よりもやや強かった。各群における親品種の変異幅はⅢ群にWRS102を接種した最も小さい場合でも2.8～8.5であったので、各群の親品種には十分な抵抗性の変異が含まれているとみられる。

各総当り表を Hayman（1954b）の方法によって分散分析した結果をTable 5-3に示した。反復と各因子の交互作用をプールした値を誤差分散（e）として各要因の有意性を検定したところ、各親の相加的効果を示すａ項ならびに優性効果を示すｂ項はすべての群において有意であった。また、いずれの群においてもａ項の分散はｂ項に比べて大きかった（10.3～26.3倍）。

Table 5-1. Mean disease ratings[1)] to isolate K105 in the three sets of diallel crosses

Group	No.	♀＼♂	1.	2.	3.	4.	5.	6.
	1.	Hokuiku 17	**9.0**	8.4	3.1	4.3	2.4	1.5
	2.	U628	8.1	**5.9**	3.0	3.3	1.4	1.4
I	3.	C655	3.2	2.9	**1.2**	2.0	1.0	1.0
	4.	J712	3.7	3.3	1.3	**1.9**	1.3	1.6
	5.	U693	3.2	1.9	1.5	1.1	**1.4**	1.6
	6.	E265	2.5	2.0	1.0	1.4	1.0	**1.7**
		♀＼♂	7.	8.	9.	10.	11.	12.
	7.	J215	**9.8**	8.2	6.0	8.2	3.8	1.6
	8.	J807	7.8	**7.7**	5.0	5.8	3.3	1.4
II	9.	B607	5.7	4.8	**5.3**	4.5	2.4	2.5
	10.	T395	8.1	6.5	4.9	**5.2**	3.1	2.1
	11.	U723	4.4	3.9	2.1	2.7	**1.8**	1.3
	12.	E781	1.6	1.4	2.5	2.1	1.3	**1.3**
		♀＼♂	13.	14.	15.	16.	17.	18.
	13.	J808	**7.8**	5.1	5.2	4.9	2.9	3.9
	14.	K614	5.8	**3.3**	1.5	1.3	1.4	1.5
III	15.	U623	5.1	1.5	**2.2**	1.0	1.3	1.2
	16.	T784	4.7	1.3	1.1	**2.4**	1.1	1.7
	17.	E783	2.9	1.8	1.3	1.2	**2.0**	1.5
	18.	J132	3.9	1.8	1.2	1.4	1.3	**1.4**

Bold characters indicate parental values.

[1)]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 5-2. Mean disease ratings[1)] to isolate WRS102 in the three sets of diallel crosses

Group	No.	♀＼♂	1.	2.	3.	4.	5.	6.
	1.	Hokuiku 17	**9.3**	8.1	4.7	4.0	1.9	3.2
	2.	U628	7.8	**5.0**	3.8	4.3	1.7	2.8
I	3.	C655	6.0	4.3	**2.6**	3.0	2.0	1.8
	4.	J712	4.6	3.8	2.8	**3.0**	1.2	2.5
	5.	U693	2.7	1.5	1.7	1.7	**1.4**	1.7
	6.	E265	2.7	3.6	2.1	2.5	1.3	**1.8**

		♀＼♂	7.	8.	9.	10.	11.	12.
	7.	J215	**9.0**	8.8	7.5	8.8	5.3	2.3
	8.	J807	8.2	**7.7**	5.5	6.7	4.7	3.2
II	9.	B607	7.2	6.0	**6.7**	5.3	2.1	2.2
	10.	T395	8.1	7.5	4.3	**5.6**	4.3	2.3
	11.	U723	6.0	4.5	3.5	5.0	**3.5**	2.3
	12.	E781	2.3	3.2	2.2	2.3	2.3	**2.0**

		♀＼♂	13.	14.	15.	16.	17.	18.
	13.	J808	**8.5**	4.0	3.3	5.2	1.8	5.3
	14.	K614	4.3	**3.3**	2.0	3.7	2.0	3.0
III	15.	U623	3.3	1.8	**3.0**	3.0	1.7	2.8
	16.	T784	5.5	3.7	3.0	**4.8**	2.3	5.1
	17.	E783	1.8	1.8	1.8	2.0	**2.0**	2.2
	18.	J132	5.8	3.2	3.3	5.5	2.8	**2.8**

Bold characters indicate parental values.

[1)] :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 5-3. Analysis of variance for disease ratings to two *P. teres* isolates in the three sets of diallel crosses

Factor	df	MS					
		I		II		III	
		K105	WRS102	K105	WRS102	K105	WRS102
a	5	46.67**	42.95**	69.12**	62.44**	37.15**	23.99**
b	15	4.51**	3.38**	4.40**	3.63**	1.41**	2.71**
b_1	1	10.20**	4.55**	14.61**	9.03**	6.24**	7.08**
b_2	5	1.56**	2.52**	2.08**	3.01**	0.33	4.32**
b_3	9	5.51**	3.73**	4.56**	3.38**	1.46**	1.33**
c	5	0.31	0.33	0.17	0.43	0.02	0.26
d	10	0.22	0.30	0.11	0.37	0.07	0.01
r	1	0.47	0.62	2.76**	0.41	0.68*	0.45
e	35	0.18	0.20	0.23	0.22	0.15	0.13

**,*:Significant at the 1% and 5% levels, respectively.

b項を平均的な優性偏差（b_1）、各親品種による優性偏差（b_2）、個々のF_1組合せに固有の優性偏差（b_3）に分割したところ、第Ⅰ群および第Ⅱ群における各偏差はいずれの菌株を接種した場合でも１％水準で有意となり、分散は$b_1 > b_3 > b_2$の順に大きかった。従って、これらの群では一般的な優性効果が存在すること、優性効果は親品種ごとに異なること、さらに、大きな優性効果を持つ特定の組合せの存在することが示された。また、第Ⅲ群にK105を接種した場合、b_1およびb_3項は有意であったもののb_2項では有意性が認められず、一方、WRS102を接種した場合には全ての偏差が有意となったので両者では優性効果の発現がやや異なるとみられる。

c項は一般的な正逆交雑の差異、d項は特定の品種の組合せにおける正逆交雑の差異を示すが、いずれの群においても有意性は認められなかった。

第Ⅱ群および第Ⅲ群にK105を接種した場合のブロック間差（r）は有意となったが、ブロックと各項との交互作用は第Ⅱ群で0.00～0.45、第Ⅲ群では0.02～0.25といずれも誤差分散（第Ⅱ群0.23、第Ⅲ群0.15）に対して有意でなく、ブロック間で各要因は平行的に作用しているとみられる。

本実験では総当り交配の親品種およびF_1にK105およびWRS102の２種類の菌株を接種したが、第３章で示されたようにこれらの菌株間には弱い病原性の分化が存在するので、供試材料の抵抗性遺伝子の反応が菌株間で異なれば、分散分析の各項目および遺伝母数の推定値も菌株間で異なることが予想される。

菌株間の反応の平行性を確かめるために、各親品種およびF_1の病斑指数の菌株間相関係数を群別に計算したところ、第Ⅰ群および第Ⅱ群ではそれぞれ0.922および0.952ときわめて高く、これらの群に含まれる抵抗性遺伝子の反応に菌株による差異はほとんどないとみられる。一方、第Ⅲ群の菌株間相関係数は0.647と１％水準で有意であるものの他の群よりやや低く、この群には菌株による特異的反応を有する抵抗性遺伝子が含まれるとみられる。

第Ⅲ群の菌株間の反応を比較したところNo.14、15、16および17の系列のF_1のK105に対する反応はいずれも抵抗性側に超優性を示した（Table 5-1）。一方、これらのF_1のWRS102に対する反応はNo.14、15および17で超優性が認められたが、その程度はK105に対する反応より小さく、No.16では超優性が認められなかった。さらに、第Ⅲ群の各要素（正逆交雑F_1の平均値）について優性の方向と大きさを示す平均ポテンス比（$2\times(F_1-MP)\div|P_1-P_2|$）を算出して系列ごとに平均した。K105を接種した場合の平均ポテンス比の各系列の平均値は－0.36～－0.12と比較的均一な負の値を示し、総当り表の分散分析においてb_2項（各系列による優性偏差）に有意性が認められなかったことと一致した（Table 5-3）。一方、WRS102を接種した場合の平均ポテンス比の系列平均値はNo.13から17の５系列では－0.32～－0.18なのに対しNo.18では0.06と正の値を示し、１系列のみ優性の方向が異なっていた。従って、第Ⅲ群の総当り表の菌株に対する特異的な反応には、No.16（T784）の優性程度が菌株によって異なることと、No.18（J132）の優性の方向が菌株によって逆転することが影響しているとみられる。

２．Vr/Wrグラフによる解析

ダイアレル分析を行う際には６つの仮説を満たす必要がある（Hayman 1954a）。そのうち（1）二倍体の遺伝、および（2）交雑親の純系については材料の性質から満足され、また、（3）正逆交雑に差がないことについてはTable 5-3の分散分析から明らかであり、（4）各遺伝子座には複対立遺伝子が存在しないこと、および（5）遺伝子が親品種に独立に分布していることは一応満足されているものと仮定して分析をすすめた。さらに、（6）エピスタシスが存在しないことを以下のように検討した。

各系列内（親品種を同一にする行あるいは列）の分散（Vr）と系列内の各要素と非共通親の共分散（Wr）を計算し、WrのVrに対する回帰を算出した結果をFig. 5-1に示した。エピスタシスが存在しない場合、回帰係数は１となることが期待

される。各群で算出された回帰係数は0.85～0.93と１よりやや小さかったものの、ほぼこの仮定を満足していたので、エピスタシスのない相加・優性モデルを仮定して以下の分析を行った。

Fig. 5-1に示されたWrに対するVrの回帰直線のWr切片の位置はいずれも類似し、Wr軸に対する切片が正の値なので相加効果が優性効果より大きく、抵抗性は不完全優性であった。

グラフ上の品種の位置関係は菌株間で類似しており、第Ｉ群では品種No.1が原点から最も遠いので劣性の遺伝子を集積し、No.5およびNo.6は原点に近いので優性の遺伝子を集積しているとみられる。第Ⅱ群では両菌株においてNo.7が原点から最も遠く、No.12が原点近くに位置した。一方、第Ⅲ群では両菌株においてNo.17が原点に近く、No.13が原点から遠くに位置したが、他の品種の位置関係は菌株によって異なり、優性程度を示すWr軸との切片の位置も、WRS102を接種した方がやや原点に近く優性効果がやや大きいとみられた。また、Wr+Vrと親品種の相関によって優性の方向を調べたところ、第Ⅲ群にK105を接種した場合を除いてすべて有意な正の相関が認められ、一般に病斑指数の値の小さい（抵抗性の強い）方向が優性とみられた（Fig. 5-2）。

３．遺伝母数

Mather and Jinks（1983）の方法によって遺伝母数の値を算出し、Table 5-4に示した。遺伝子の相加的効果を示すＤは優性効果を示すH_1よりいずれも大きく、平均優性度を表す$\sqrt{H_1/D}$は0.49～0.86で不完全優性を示した。対立遺伝子間の正遺伝子の頻度ｕと負遺伝子の頻度ｖ（u+v=1）が等しければ（u=v=0.5）、$\overline{uv}$=0.25となることが期待される。K105を接種した場合の各群の$\overline{uv}$は0.22～0.24であったので、対立遺伝子の正負の頻度はほぼ等しいが、WRS102を接種した場合の$\overline{uv}$は0.17～0.20と小さく頻度はやや異なるとみられた。また、優性遺伝子の頻度が劣性遺伝子より高い場合に正となるＦの値は、第Ｉ群においていずれも正で優性

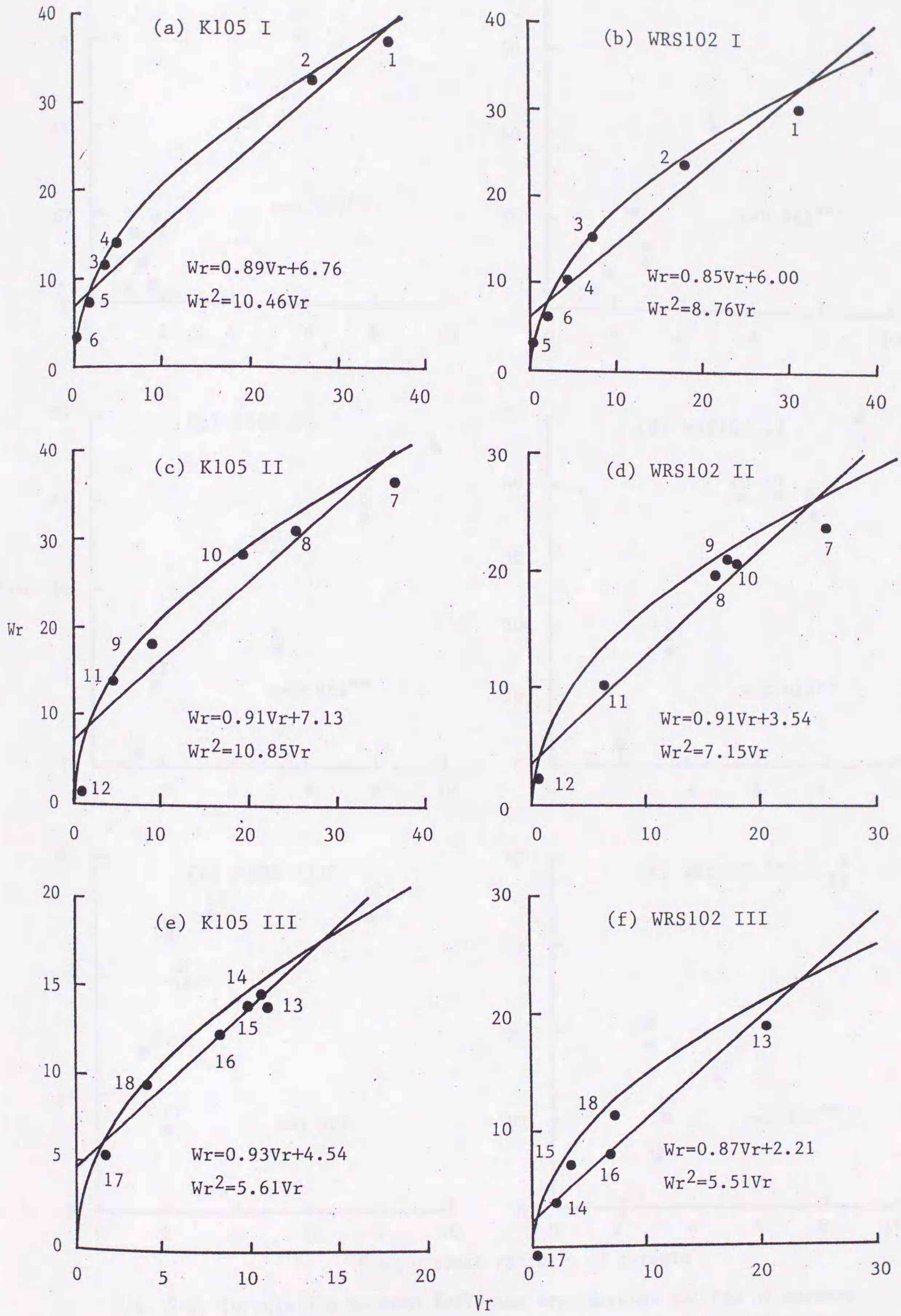


Fig. 5-1. Vr/Wr graphs for disease ratings to two *P. teres* isolates in the three sets of diallel crosses.

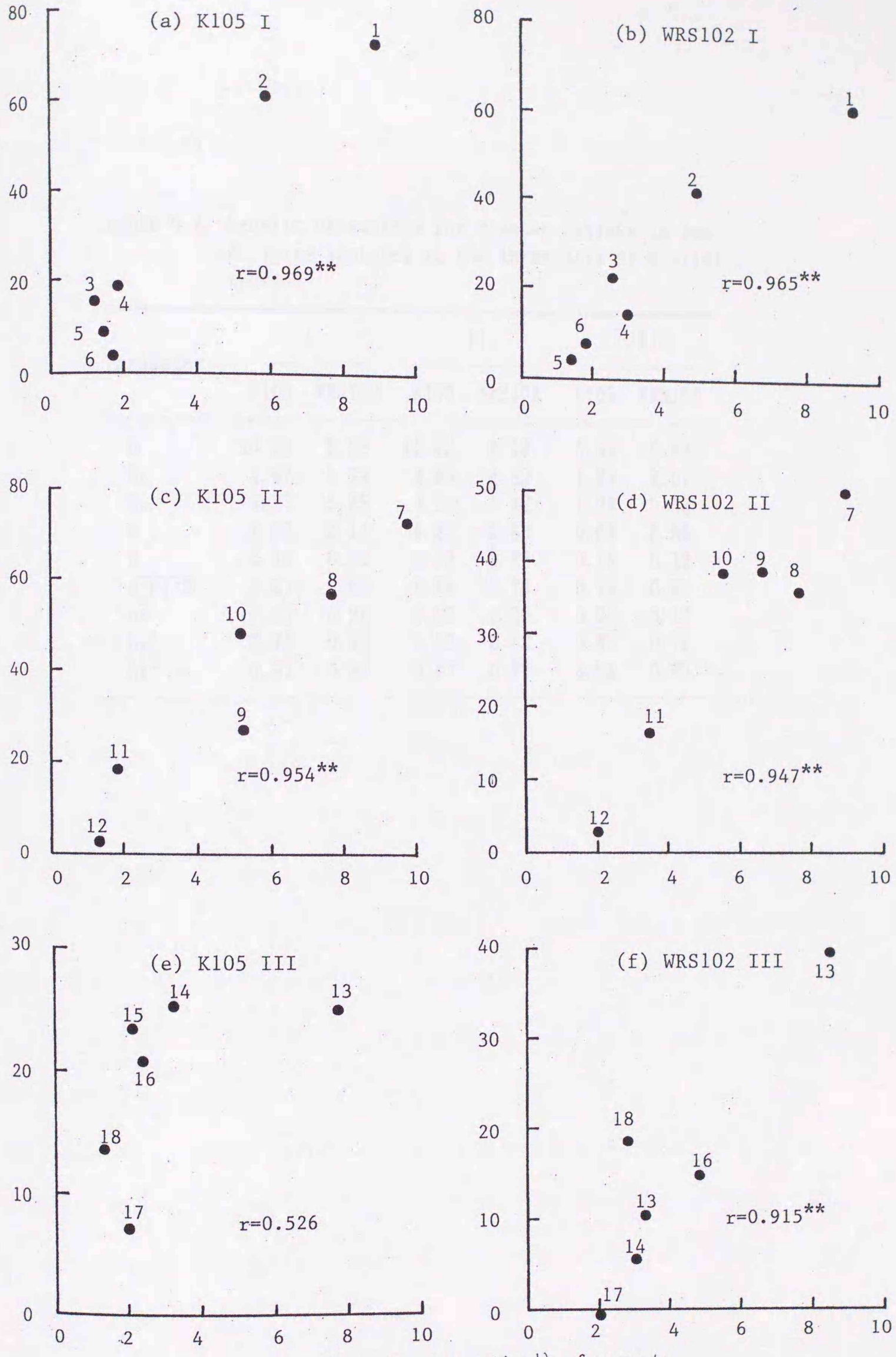


Fig. 5-2. Correlation between Wr+Vr and mean disease ratings of parents to two *P. teres* isolates in the three sets of diallel crosses.
**:Significant at the 1% level.
1):From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 5-4. Genetic parameters for disease ratings to two *P. teres* isolates in the three sets of diallel crosses

Parameter	I		II		III	
	K105	WRS102	K105	WRS102	K105	WRS102
D	10.29	8.56	10.62	6.93	5.46	5.38
H_1	4.67	3.98	4.90	4.32	1.28	4.01
H_2	4.27	3.25	4.30	3.42	1.23	2.63
F	2.89	2.14	-0.22	-2.60	-0.65	2.80
E	0.17	0.20	0.23	0.22	0.15	0.13
$\sqrt{H_1/D}$	0.67	0.68	0.68	0.79	0.49	0.86
$\overline{uv}$	0.23	0.20	0.22	0.20	0.24	0.17
h_N^2	0.76	0.78	0.82	0.83	0.87	0.72
h_B^2	0.97	0.96	0.97	0.97	0.96	0.95

遺伝子が支配的とみられるが、第Ⅱ群ではいずれも負で劣性遺伝子が支配的であり、群によって優性遺伝子の頻度は異なるとみられた。さらに、第Ⅲ群では菌株間でFの正負が異なり、菌株によって優劣性の反応が異なる遺伝子の存在する可能性が示唆された。遺伝率は狭義で0.72～0.87、広義で0.95～0.97と高い値が示された。

実験２　総当り交配F_2における遺伝分析

K105を接種した場合の各F_2集団の病斑指数の頻度分布および各親品種の平均値をFig. 5-3a,b,cに示した。実験１においてF_1の正逆交雑間に病斑指数の差が認められなかったので、正逆交雑の片側だけを供試した。Fig. 5-3a,b,cでは、図の左あるいは上に向かって親品種の病斑指数の平均値が大きくなり、下あるいは右に向かって平均値が小さくなるように集団を並べている。

いずれの群（総当り交配）においても両親の抵抗性が罹病性になるほど、すなわち左上の集団ほどF_2個体は連続的に分離した。特に第Ⅱ群のT395×J215およびB607×J215などでその傾向が顕著であった（Fig. 5-3b）。また、抵抗性の差の大きい親間の交雑による集団（各図左下）は二頂的に分離した。抵抗性の親同志のF_2集団（各図右下）では罹病性個体の分離は認められず、各親は共通の抵抗性遺伝子を有するか、または抵抗性遺伝子を多数集積していると考えられる。

一方、中程度の抵抗性を有する品種間の交配によるF_2集団（各図中央）では罹病性個体の分離が認められた。特に第Ⅲ群（Fig. 5-3c）の総当り表ではE783、U623およびK614の３品種とT784とのF_2集団で罹病性個体が分離し、さらにU623×K614のF_2集団でも罹病性個体が得られた。また分布のピークは一般に抵抗性側にあったが、Fig. 5-3bのT395×J215のようにむしろ罹病性側にピークを有する組合せも認められた。

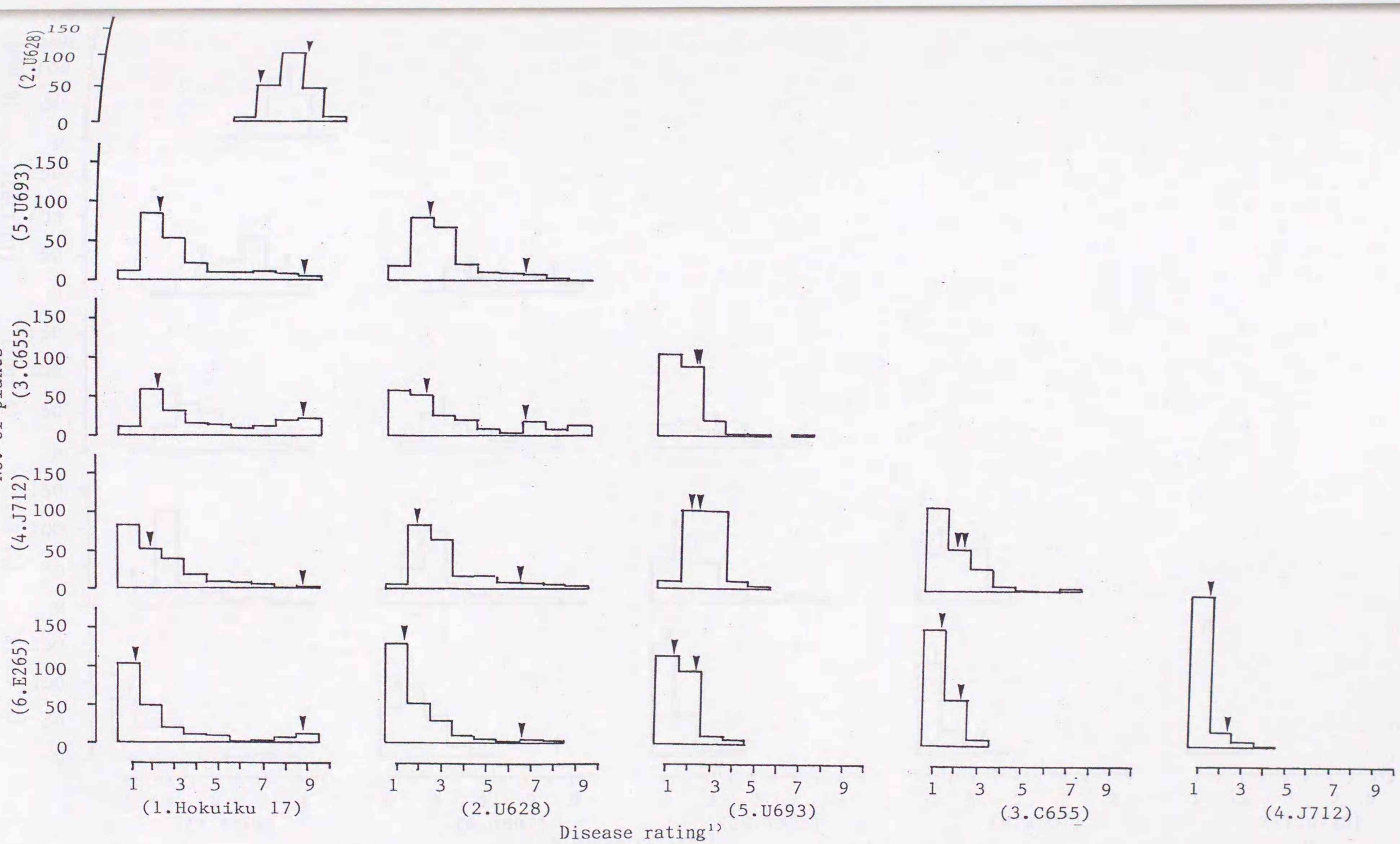


Fig. 5-3a. Frequency distribution of disease ratings in F_2 populations in a half diallel crosses of group I.
The symbols indicate parental values.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

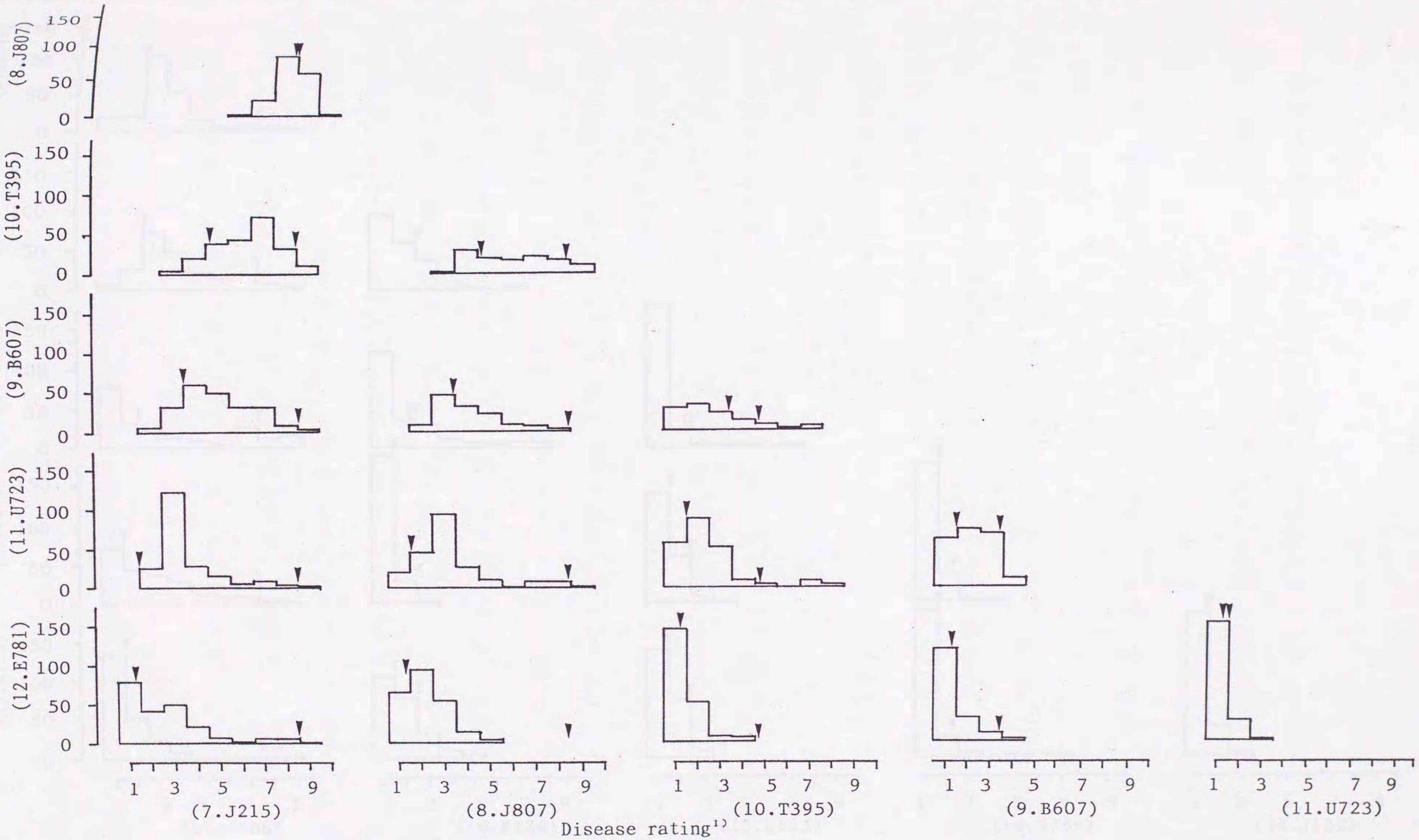


Fig. 5-3b. Frequency distribution of disease ratings in F_2 populations in a half diallel crosses of group II.
The symbols indicate parental values.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

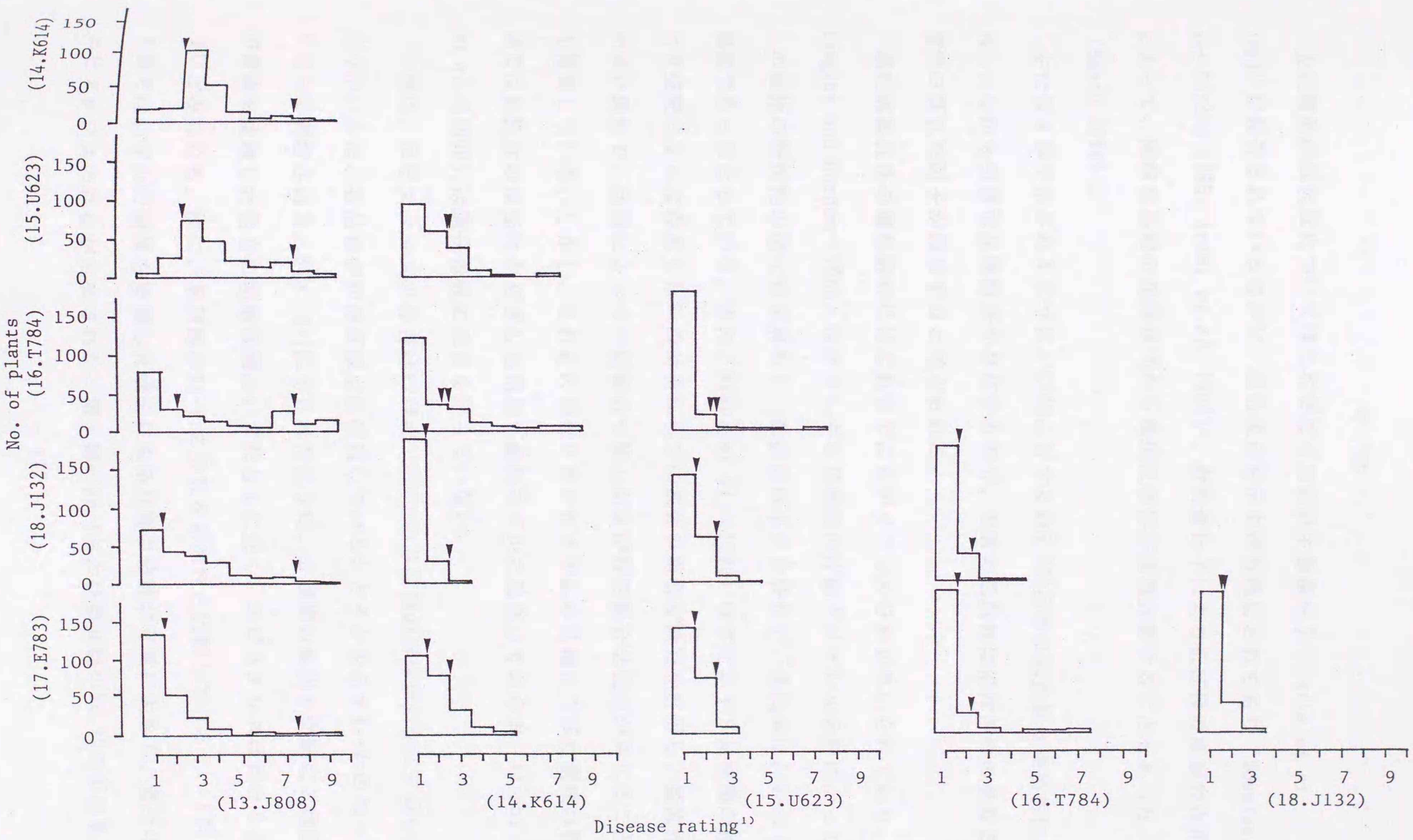


Fig. 5-3c. Frequency distribution of disease ratings in F_2 populations in a half diallel crosses of group III.
The symbols indicate parental values.
1):From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

考　察

大麦網斑病抵抗性についてはこれまで４種類の主働遺伝子（Davis *et al.* 1990）が報告されているほかに、量的遺伝を示す例も報告されており（Douglas and Gordon 1985、Arabi *et al.* 1990）、微動遺伝子による抵抗性の相加的作用によって、罹病性品種の交雑後代から抵抗性個体が超越分離することもあった（Sharp 1984）。

また第４章で示されたように、K105に対する約5,000品種の抵抗性は連続的に分布し、しかも明瞭な品種間差が存在するので、本病の抵抗性には作用性の異なる複数の抵抗性因子が関与すると考えられる。

網斑病抵抗性の遺伝解析にはこれまでにもダイアレル分析が用いられており、Douglas and Gordon（1985）はオオムギ５品種間の片面ダイアレル分析によってF_1の成体の抵抗性の遺伝性を解析し、抵抗性は不完全優性で、遺伝率は0.4～0.6程度であったとしている。また、Arabi *et al.*（1990）はオオムギ９品種間の総当り交配によって作成したF_1の幼苗ならびに成体の組合せ能力を解析し、抵抗性が部分優性で、品種によって一般組合せ能力および特定組合せ能力が異なることを報告している。しかし、これらの報告に用いたオオムギ品種ならびに菌株の範囲では抵抗性の遺伝性が必ずしも相加・優性モデルに適合しておらず、Arrabi *et al.*（1990）は遺伝母数の推定を行っていない。

一般に、エピスタシスの存否はVr/Wrグラフ上の各品種の回帰係数が１に近いかどうか、また、各品種が回帰直線上に配列しているかどうかを示すWr-Vrの均一性によって判断される。Fig. 5-1に示されたように、３種類の総当り交配に２種類の菌株を接種した場合の回帰直線はいずれも１に近く、エピスタシスはほとんどないとみられる。次に、系列間のWr-Vrの分散を系列内と比較してみると、Ｉ群とⅡ群ではいずれの菌株を接種した場合にも系列間の分散が有意に大きく、若干のエピスタシスの存在が示唆された。第Ｉ群のNo.1および第Ⅱ群のNo.12の系列を除

くことによって、各群における系列間のWr-Vrは有意でなくなったが、これらの品種を除いて再度計算してみても、総当り表の分散分析の有意性、Vr/Wrグラフ上の品種の位置関係および遺伝成分の推定値の相対的関係はこれらの品種を含んだ場合とほとんど変らないので（図、表省略）、供試材料には若干のエピスタシスが存在するものの、相加・優性モデルに適合しているとみなして分析をすすめた。

Table 5-3の分散分析表およびTable 5-4の遺伝母数の推定値から示されるように、相加効果はいずれも優性効果より大きく、抵抗性は部分優性を示すことが明らかとなった。相加効果に対する優性効果の割合を示す平均優性度は0.49～0.86であった。これらの値は Douglas and Gordon（1985）が成体における抵抗性の平均優性度として示した0.56あるいは0.70と近似している。

Fig. 5-2に示されるように、Wr+Vrと親の病斑指数の相関係数が正であることから一般に抵抗性の方向が優性とみられる。また、第Ⅲ群にK105を接種した場合も、6品種は部分優性を示すNo.13および18と超優性を示すNo.14～17の２群に分かれたため相関係数が低く算出されたが、優性が抵抗性の方向にあることに変わりはなかった。

狭義の遺伝率はいずれも0.70以上で群によっては0.90近く、高い値が示された。従って、抵抗性検定にあたっては５個体の幼苗検定を２反復することでかなり安定した選抜の可能であることが示された。ただし、抵抗性の方向が優性であり、初期世代で抵抗性を選抜すると後代での分離を伴うことから、ある程度固定の進んだ世代で選抜するのがより有効と考えられる。

片面総当り交配F_2集団の抵抗性は各親品種の抵抗性が広い変異を有することからさまざまな分離を示した。抵抗性が主働遺伝のみに支配されていれば罹病性の品種とのF_2集団では分離が不連続となるはずであるが、明確な分離を示す組合せは少なく、特に病斑指数で３～４程度の抵抗性を示す品種と罹病性品種とのF_2集団の分離は連続的であった（Fig. 5-3a,b,c）。また、交雑組合せによっては抵抗

性品種同志の組合せのF_2から罹病性個体が分離するので、本実験の供試材料には主働遺伝子と微動遺伝子を含めた、少なくとも数個の抵抗性遺伝子が関与しているとみられる。

第２節　トップ交配による遺伝分析

材料および方法

実験１　トップ交配によるF_1の分析

第１節で交配親に用いたオオムギ18品種から罹病性の北育17号および抵抗性のJ132を検定親に選んで残り17品種とトップ交配し、34組合せのF_1を得た（Table 5-5）。F_1およびその親品種各５個体にK105およびWRS102をそれぞれ接種して個体ごとに病斑指数を調査した。実験には２反復を設けた。

実験２　トップ交配によるF_2の分析

実験１に用いたF_1のうち北育17号×J132を除く33組合せのF_2を養成し、各F_2約200個体と各親品種10個体にそれぞれK105を接種し、個体ごとに抵抗性を調べた。

結　果

実験１　トップ交配によるF_1の分析

１．分散分析

検定親として用いた北育17号の病斑指数はK105に対して9.0、WRS102に対して9.3といずれも最大指数の10に近い値を示した。もう一方の検定親のJ132の病斑指数はK105に対して1.4と低いもののWRS102に対しては2.8とやや高く、菌株によって抵抗性がやや異なった（Table 5-5）。

親品種（No.2～17）の病斑指数はK105に対して1.2～9.8（平均3.8）、WRS102に対しては1.4～9.0（平均4.4）と幅広い変異を示し、WRS102に対する病斑指数の方

Table 5-5. Disease ratings[1)] of F_1s and their parents to two *P. teres* isolates

No.	Parental variety	Disease rating of parent to		Disease rating of F_1 crossed with tester			
				Hokuiku 17		J132	
		K105	WRS102	K105	WRS102	K105	WRS102
1.	Hokuiku 17	9.0	9.3	-	-	3.0	6.8
2.	U628	5.9	5.0	8.4	8.1	2.3	4.5
3.	C655	1.2	2.6	3.1	4.7	1.0	2.8
4.	J712	1.9	3.0	4.3	4.0	1.2	2.2
5.	U693	1.4	1.4	2.4	1.9	1.0	2.8
6.	E265	1.7	1.8	1.5	3.2	1.5	3.0
7.	J215	9.8	9.0	8.3	8.6	3.3	6.0
8.	J807	7.7	7.7	8.4	9.5	1.0	6.2
9.	B607	5.3	6.7	7.7	7.3	2.0	4.2
10.	T395	5.2	5.6	8.6	8.5	2.4	5.3
11.	U720	1.8	3.5	5.4	7.0	1.3	2.8
12.	E781	1.3	2.0	2.3	3.3	1.4	2.1
13.	J808	7.8	8.5	8.8	9.0	3.9	5.8
14.	K614	3.3	3.3	6.3	4.5	1.8	3.2
15.	U623	2.2	3.0	5.0	5.8	1.2	3.3
16.	T784	2.4	4.5	6.5	7.2	1.4	5.5
17.	E783	2.0	2.0	2.4	2.8	1.3	2.8
18.	J132	1.4	2.8	2.2	6.3	-	-
Mean(No.2～17)		3.8	4.4	5.6	6.0	1.8	3.9
Correlation between isolates		0.961		0.879		0.664	

1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

がやや大きかった。

Table 5-6の分散分析表に示されるように、検定親を含む18品種の病斑指数には有意な差が認められ、菌株による差異も有意であった。品種×菌株の交互作用は1％水準で有意であったが、各品種の病斑指数の菌株間相関係数を算出するとr=0.961と極めて高く、両菌株の病原性は近似していることが示された。r=1.0の直線関係からやや外れるのはT784およびU723がWRS102に対して弱いことによるとみられる。

北育17号を検定親とするF_1の病斑指数はK105を接種した場合1.5～8.8（平均5.6）、WRS102では1.9～9.5（平均6.0）とWRS102で平均値がやや大きかったもののその値は菌株間でほぼ平行的に発現していた。一方、J132を検定親とするF_1の病斑指数はK105を接種した場合に1.0～3.9（平均1.8）と小さかったが、WRS102では2.1～6.2（平均3.9）と病斑指数の平均値で２以上の明らかな差異が認められた。F_1の菌株間相関係数を計算してみると、北育17号を検定親とするF_1では0.879と高い値が示されたが、J132を検定親とするF_1では0.664とやや低い値となり、J132の抵抗性遺伝子と両菌株の病原性の間には交互作用の存在が示唆された。

Table 5-7のF_1に関する分散分析表によると、主効果のうち親品種による変異は有意に大きかったものの、菌株および検定親の主効果は有意性が認められなかった。また、菌株×検定親交互作用の有意性は、J132を検定親とするF_1の病斑指数の平均値がK105の接種では小さく、WRS102の接種で大きいためと考えられた。親品種×検定親交互作用ならびに２次の交互作用（親品種×検定親×菌株）も有意であったので、各F_1の抵抗性反応には検定親あるいは菌株によって異なる多様な抵抗性要因が関与するとみられる。

２．F_1と親品種との相対的関係

親品種の病斑指数をＸ軸、F_1の病斑指数をＹ軸として検定親ならびに親品種と各F_1の相対的関係をFig. 5-4およびFig. 5-5に示した。F_1が完全優性を示せば検

Table 5-6. Analysis of variance for disease ratings in 18 parents

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Parent(P)	17	30.48	43.54**	7.45
Isolate(I)	1	6.07	8.67**	0.15
P × I	17	0.70	3.50**	0.25
Error	36	0.20		0.20

**:Significant at the 1% level.
1):Tested against corresponding interactions.

Table 5-7. Analysis of variance for disease ratings in 16 F_1s

Factor	df	MS	F[1)]	Component of variance
Parental var.(P)	15	23.68	3.57**	2.23
Tester(T)	1	271.68	8.36	3.75
Isolate(I)	1	52.94	1.94	0.41
P × T	15	5.89	5.56**	1.20
P × I	15	1.04	-	-
T × I	1	26.75	25.24**	0.80
P × T × I	15	1.06	4.61**	0.42
Error	64	0.23		0.23

**:Significant at the 1% level.
1):Tested against corresponding interactions.

定親あるいは親品種の値（F_1=P）となり、中間親（h=0）の点線上であれば優性がないことを示す。また、それ以外の位置で実線の範囲内にあれば不完全優性、実線から外れれば超優性と考えられる。

これらのF_1の優性効果の平均値である平均ポテンス比（２×（F_1平均値－中間親平均値）／｜検定親－親品種平均値｜）をTable 5-8に示した。北育17号を検定親にもつF_1の平均ポンテス比はK105を接種した場合は-0.21、WRS102を播種した場合は-0.35といずれも負の値で、供試F_1全体では抵抗性は病斑指数の小さい（抵抗性の強い）方向に不完全優性を示すとみられる。しかし、Fig. 5-4に示された各F_1の値には、親品種の病斑指数が３ないし４以下であるF_1の病斑指数は中間親より小さく、それ以上の病斑指数のF_1では中間親より大きい傾向が認められた。また、病斑指数１あるいは２の強い抵抗性を示す親品種を持つ少数のF_1でしか完全優性（F_1=P）が認められず、また、親品種の病斑指数が１あるいは２程度であっても中間親に近い値を示すF_1もみられた。

J132を検定親に持つF_1での平均ポテンス比はK105を接種した場合が-0.35、WRS102を接種した場合が0.38と正負が逆転しており、供試F_1全体の抵抗性はK105に対しては抵抗性の方向に不完全優性を示し、WRS102に対しては罹病性の方向に不完全優性を示した。個々のF_1についてみると、No.16はK105に対しては抵抗性の方向に完全優性を示したがWRS102に対しては罹病性に超優性を示し、No.９は菌株が変わってもその相対的な位置はあまり変化しないなど、親品種によって菌株に対するF_1の抵抗性反応は多少異なった。

実験２　トップ交配によるF_2の分析

K105を接種した場合の各F_2集団の病斑指数の頻度分布および各親品種の平均値をFig. 5-6（検定親北育17号）およびFig. 5-7（検定親J132）に示した。各集団については親品種の病斑指数の小さい順に図の左上から並べた。

北育17号を検定親とするF_2集団における頻度分布はいずれも連続的で、明確な

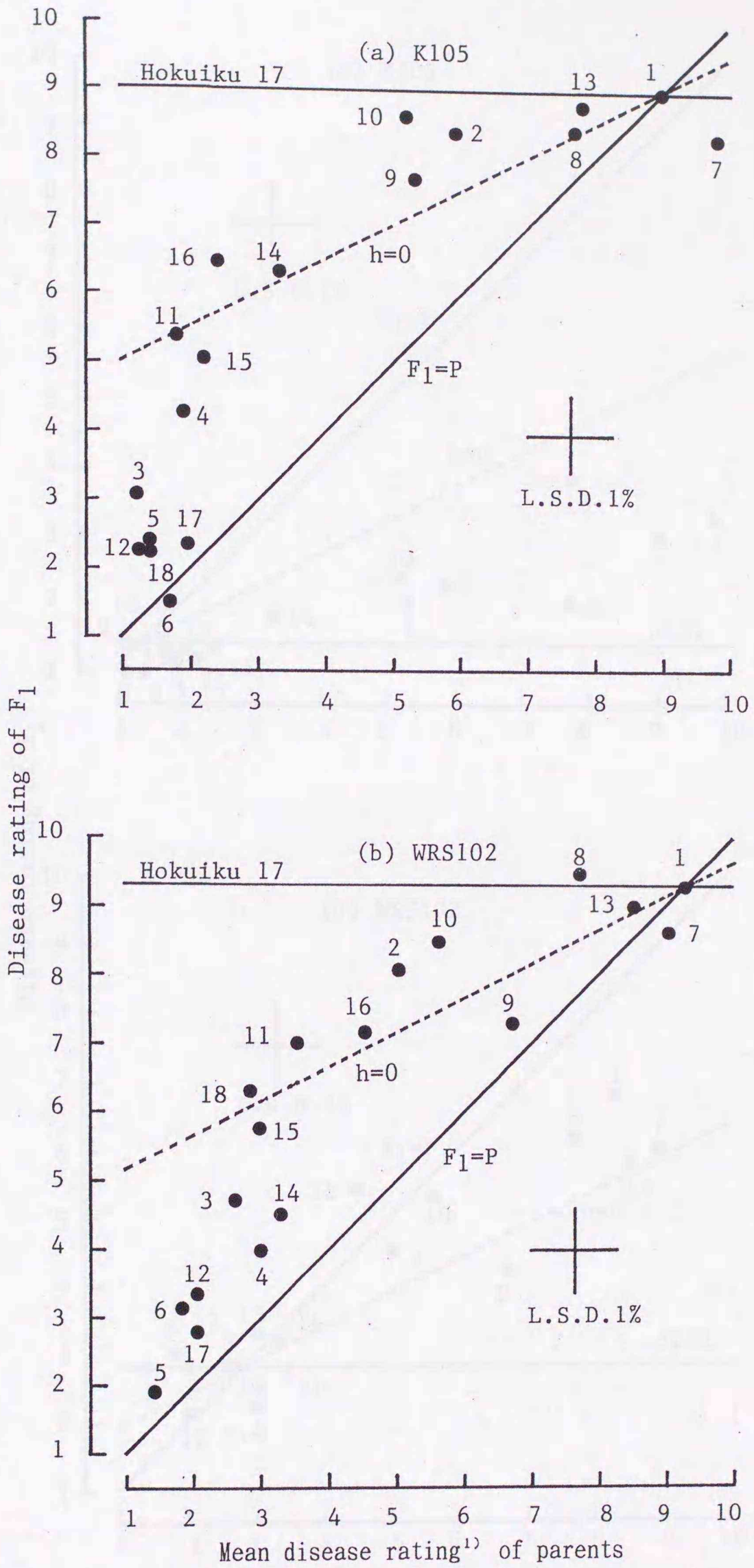


Fig. 5-4. Disease ratings of 17 F_1s crossed with Hokuiku 17 and their parents to two *P. teres* isolates.
[1]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

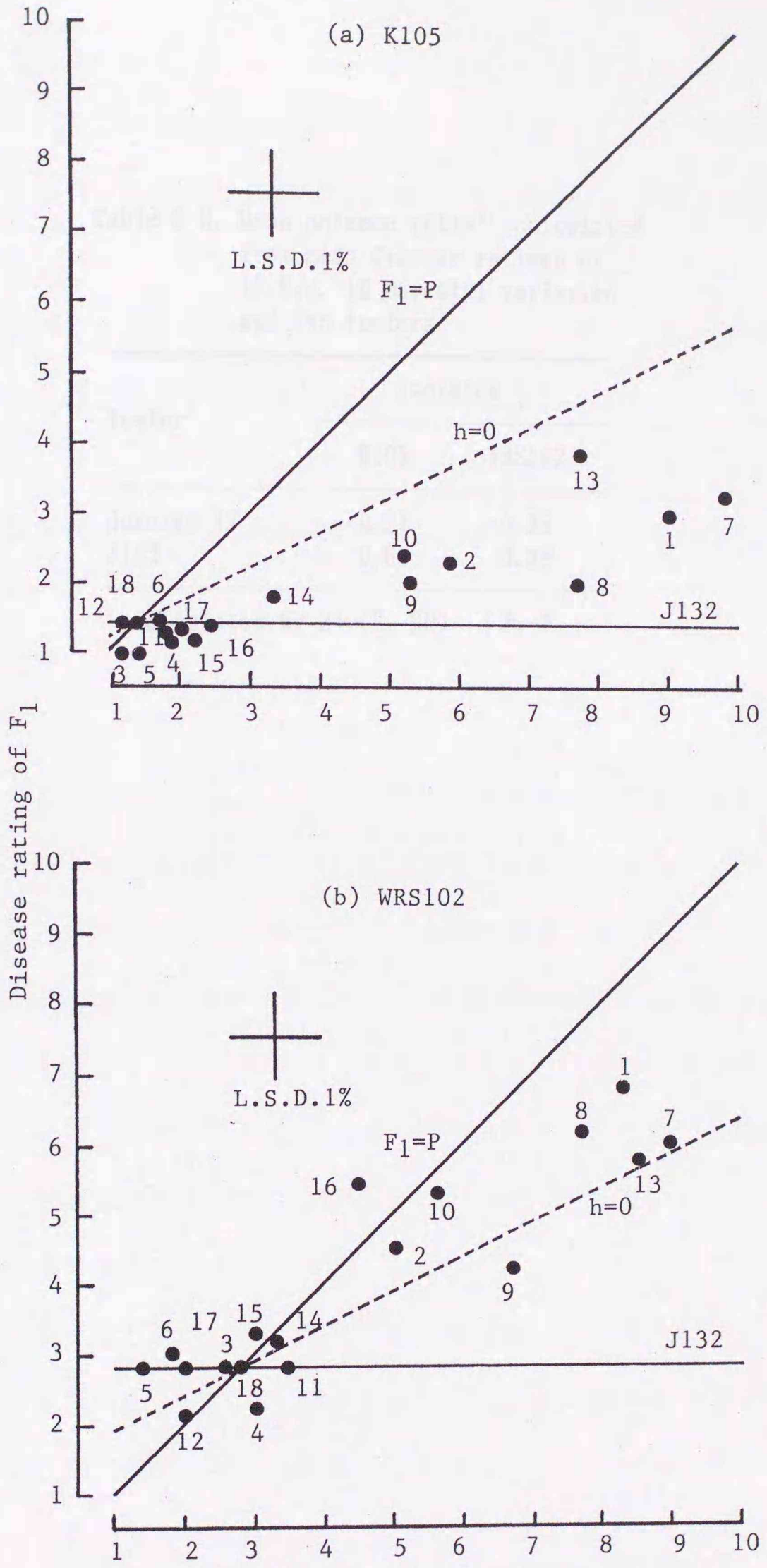


Fig. 5-5. Disease ratings of 17 F_1s crossed with J132 and their parents to two *P. teres* isolates.
[1]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 5-8. Mean potence ratio[1)] calculated from mean disease ratings of 16 F_1s, 16 parental varieties and two testers

Tester	Isolates	
	K105	WRS102
Hokuiku 17	-0.21	-0.35
J132	-0.67	0.38

1) :Calculated by $2\times(\overline{F}_1-\overline{MP})\div|\overline{P}_1-\overline{P}_2|$.

分離を示す組合せが少なく、特に親品種の病斑指数が高度抵抗性よりやや弱いNo. 16、15、9、10および2などでは微動遺伝子的な分離を示した（Fig. 5-6）。また、実験1においてF₁がほぼ完全優性を示したNo. 6および17は主働遺伝子による分離を示した。

J132を検定親とするF₂集団においては、No. 2、13あるいは7などの罹病性品種とのF₂集団でJ132の有する抵抗性遺伝子が微動遺伝子によることが確かめられた（Fig. 5-7）。また、No. 9および10とのF₂集団においては罹病性個体が分離し、これらの親品種が有する抵抗性遺伝子とJ132の有する抵抗性遺伝子は異なることが示唆された。

考　察

本実験で検定親のひとつに選んだ北育17号は北海道で育成されたビールオオムギであり、本研究では接種検定の際一貫して罹病性の比較品種として使用されている。第3章で示したように、病原力の特に弱い菌株を除いて、北育17号は我が国およびカナダのnet型の菌株に対して高い病斑指数を示し、抵抗性を持たないので、北育17号と交配したF₁は親品種の抵抗性遺伝子のヘテロ効果のみが発現していると考えられた。また、F₁の病斑指数の平均値の菌株間の相関係数は0.879ときわめて高く、病原力の平均値（K105:5.6、WRS102:6.0）も近似していたので両菌株の病原性は類似しているとみられる。

一方、第1節で示されたように、抵抗性の検定親として選んだJ132はK105とWRS102に対する抵抗性が異なり、K105に対しては高度の抵抗性（病斑指数1.4）を有するものの、WRS102に対する抵抗性はそれよりやや弱かった（病斑指数2.8）。F₁の平均値の菌株間相関係数も0.664と北育17号を検定親とした場合より低く、交互作用の存在が示唆された。Table 5-8の平均ポテンス比に示されるように、北育17号を検定親としたF₁では、いずれの菌株を接種しても抵抗性の方向が優性であ

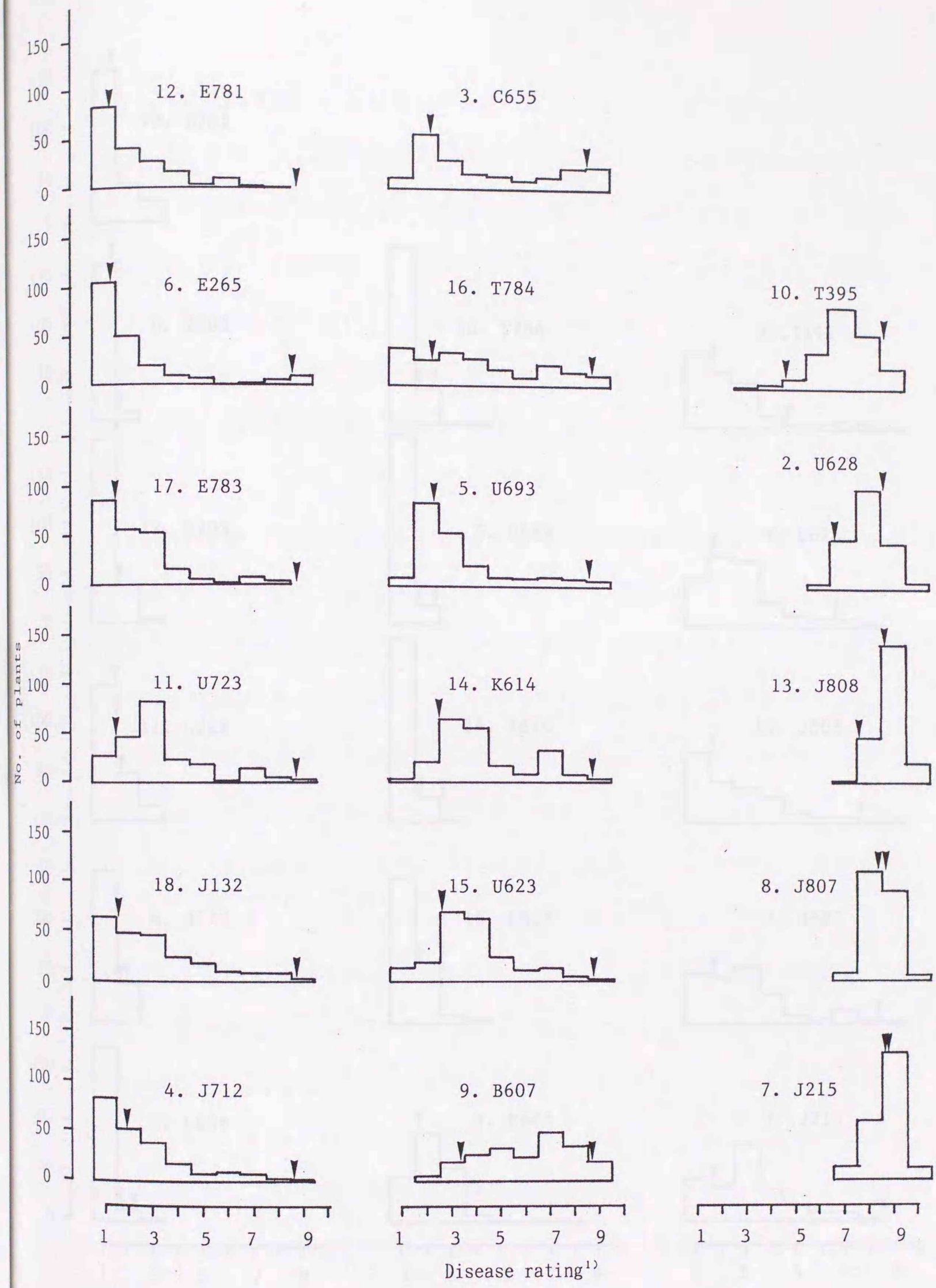


Fig. 5-6. Frequency distribution of disease ratings in F_2 populations crossed between Hokuiku 17 and seventeen barley varieties.
The symbols indicate parental values.
1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

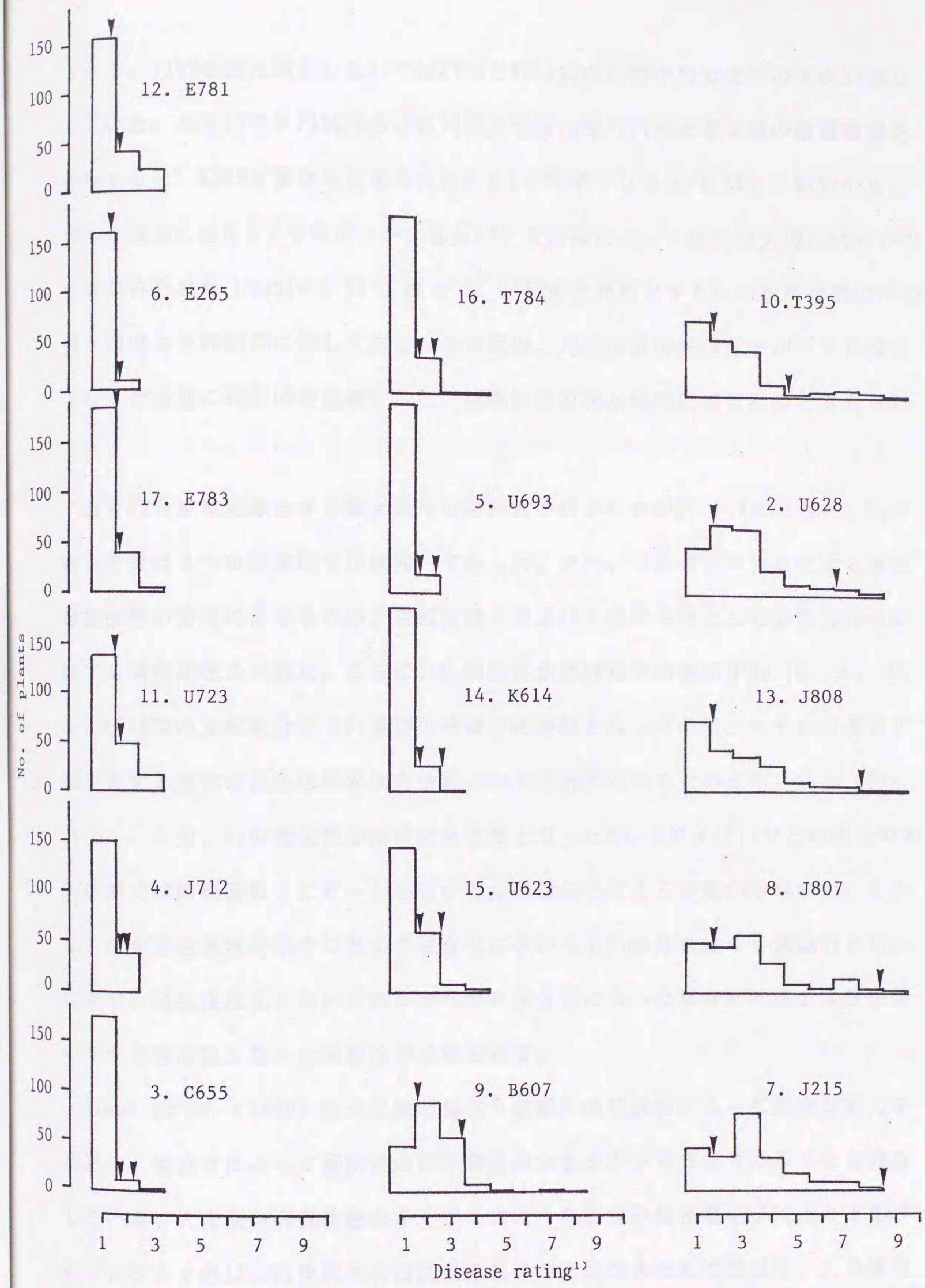


Fig. 5-7. Frequency distribution of disease ratings in F_2 populations crossed between J132 and sixteen barley varieties.
The symbols indicate parental values.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

ったが、J132を検定親としたF₁ではK105とWRS102の両菌株間で優性の方向が異なっていた。北育17号×J132ならびにJ132×北育17号のF₁の正逆交雑の病斑指数を平均すると、K105を接種した場合には2.6（平均ポテンス比-0.68）、WRS102を接種した場合には6.6（平均ポテンス比0.17）と菌株によって優性の方向に明らかな差異がみられた（Table 5-5）。従って、J132を検定親とするF₁の病斑指数の平均値がK105よりWRS102に対して高かった原因は、J132の抵抗性遺伝子がヘテロ接合となった場合にWRS102を接種すると、罹病性の方向が優性になるためと考えられる。

北育17号を検定親とする個々のF₁の優性度を図示したFig. 5-4によると、F₁の病斑指数は２つの菌株間でほぼ同一であった。また、平均ポテンス比による優性は抵抗性の方向にあるものの、病斑指数３および４程度を境として優性方向の逆転する傾向が認められた。さらに、F₁の優性が罹病性方向を示すNo.10、９、２、および16等の交配組合せでF₂集団の分離が連続的となったのは、ヘテロの遺伝子型を有する個体の抵抗性が両親の中間～やや罹病性となるためとみられる（Fig. 5-6）。一方、F₁の抵抗性がほぼ完全優性となったNo. 6および17などの組合せのF₂集団では病斑指数１にピークを有する主働遺伝子による分離が示された。しかし、F₁が完全優性を示すこれらの組合せにおいてもF₂の分布はやや連続的となったので、抵抗性遺伝子のいずれかがヘテロ接合型になった場合に不完全優性を示してやや罹病性となった可能性が示唆される。

Arabi *et al.*（1990）は９品種の総当り交配F₁の抵抗性によって組合せ能力を検定し、組合せによって抵抗性の部分優性の大きさがさまざまであることを報告している。大麦網斑病抵抗性の多くがこのような不完全優性遺伝子により支配されているとすれば、F₂世代での抵抗性遺伝子の同定はきわめて困難で、F₁の優性方向および程度、あるいはF₃世代での分離等を考慮した解析をせざるを得ないであろう。

Table 5-8の平均ポンテス比が菌株によって正負を異にしたことからも推察されるように、J132を検定親とする個々のF_1の優性はK105を接種した場合には抵抗性方向を示し、WRS102を接種した場合には罹病性方向を示した（Fig. 5-5）。また一部のF_1を除いてF_1の病斑指数の親品種の病斑指数に対する回帰は直線的であり、罹病性の親品種とJ132の抵抗性遺伝子の間にはエピスタシスがほとんどないと思われる。

また、J132と親品種の各F_2集団の分離を示したFig. 5-7によると、抵抗性の強い親品種とのF_2集団においては罹病性個体が認められなかったので、J132の有する抵抗性遺伝子がこれらの親品種の有する抵抗性遺伝子と同一であるか、あるいは親品種が多数の抵抗性遺伝子を集積しているとみられる。しかし、No. 9 および10との交雑F_2集団では罹病性個体が分離したので、これらの親品種の抵抗性遺伝子はJ132の抵抗性遺伝子とは部分的に異なるとみられる。

第３節　F_2およびF_3集団における抵抗性の分離

材料および方法

実験１　抵抗性品種と罹病性品種間の交雑F_2集団における抵抗性の分離

世界各地から取寄せた大麦網斑病に抵抗性を有する94品種と罹病性のビールオオムギ品種を交配して、各F_2集団（120～391個体、平均285個体）と両親（各15個体）にそれぞれ菌株K105を接種し、病斑指数を個体ごとに調べた。

実験２　抵抗性品種と罹病性品種間の交雑F_3系統における抵抗性の分離

実験１に用いたF_2から４組合せを抽出し、それぞれ約100個体を養成してF_3系統（各20個体）へ展開し、F_3系統と親品種各10個体にそれぞれK105を接種して病斑指数を個体ごとに調べた。

結　果

実験１　抵抗性品種と罹病性品種間の交雑F_2集団における抵抗性の分離

供試94集団の交雑親のうち、抵抗性親の病斑指数は85品種で1.0～2.0と高度の抵抗性を示し、それらのうち９品種では2.2～4.3であった。一方、罹病性親の病斑指数は8.0～9.9といずれも高度の罹病性を示し、供試集団の両親には十分な抵抗性の差異が認められた。

F_2分布が不連続となる点によって罹病性と抵抗性を区分して理論値との適合性を検定したところ、94のF_2集団中55集団で１～３遺伝子による分離比へ適合した（Table 5-9）。そのうち、抵抗性と罹病性が３：１に分離する集団が17組合せ、15：１に分離する集団が19組合せ、13：３に分離する集団が12組合せ、９：７に分離する集団が３組合せ、63：１に分離する集団が４組合せあった。

北育17号を罹病性親とする交雑組合せのうち、主働遺伝子による分離比に適合した交雑組合せを抵抗性品種の取寄せ先別にみると、朝鮮半島の品種には１～３遺伝子型のすべてがあるのに対し、ネパールの品種は３：１の１遺伝子型ならびに９：７の２遺伝子型のみであり、またエチオピアの品種ではE660との交雑を除いてすべて２～３遺伝子によっており、品種の由来した地域により含まれる抵抗性遺伝子数に差異が認められた。

残りの39集団では主働遺伝子による単純な分離比に適合せず、微働遺伝子も関与するとみられた。抵抗性は多くの場合優性であったが、いくつかの組合せではモードが罹病性側にあり、抵抗性の劣性である場合も認められた。また、病斑指数の中間にモードを持つ集団は正規的な分布を示した。

実験２　抵抗性品種と罹病性品種間の交雑F_3系統における抵抗性の分離

罹病性の北育17号を片親に用いて抵抗性品種と交雑したF_2集団４組合せの病斑指数の頻度分布をFig. 5-8に示した。各集団を分布の谷によって抵抗性と罹病性に区分したところ、北育17号×Norbertおよび北育17号×Aramirの組合せでは抵抗

Table 5-9. Classification of net blotch resistant varieties due to segregation type of resistance in F_2 populations when crossed with susceptible parents

Susceptible parent	Segregation type (R:S)[1] 3:1	15:1	13:3	9:7	63:1	Polygenic distribution Resist.	Medium	Suscep.
Amagi-nijo(J)		E035(E) E439(E) E451(E)	E256(E)			E200(E) T523(T) U417(U) E259(E) U431(U) U363(U)		
Fuji-nijo(J)	K091(K)		J121(J)			K124(K) K090(K) K125(K) C054(C) J149(J) J141(J) J188(J) J195(J) T038(T)		
Golden-melon(J)		E816(E)	K608(K)					
Hokuiku 17(J)	Nor-bert(A) CI1615(C) J626(J) K605(K) K608(K) K609(K) K623(K) C665(C) N634(N) N643(N) N646(N) N668(N) N729(N) N738(N) B663(B) E660(E)	CI9820(E) CI9825(E) CI5401(A) CI5822(E) CI9584(E) CI9648(E) J619(J) K673(K) K696(K) K701(K) I665(I) U610(U) E680(E) E688(E) E797(E)	CI5108(E) CI5404(A) K764(K) N676(N) T632(T) B615(B) E698(E) E756(E) E864(E)	K756(K) N677(N) N679(N)	Nigri-nudum(A) CI9647(E) K622(K) K641(K)	Aramir(U) CI7584(A) Califor-nia 1(A) K610(K) K626(K) K670(K) K751(K) K755(K) K759(K) C660(C) N608(N) N617(N) N666(N) N700(N) I635(I) T604(T) U683(U) B636(B) E681(E) E799(E) E804(E)	K667(K) K754(K) N619(N)	

Figures in parentheses indicates the origin of varieties:
J;Japan, K;Korea, C;China, N;Nepal, I;S.W.Asia, T;Turkey, U;Europe, B;N.Africa, E;Ethiopia, A;Others.

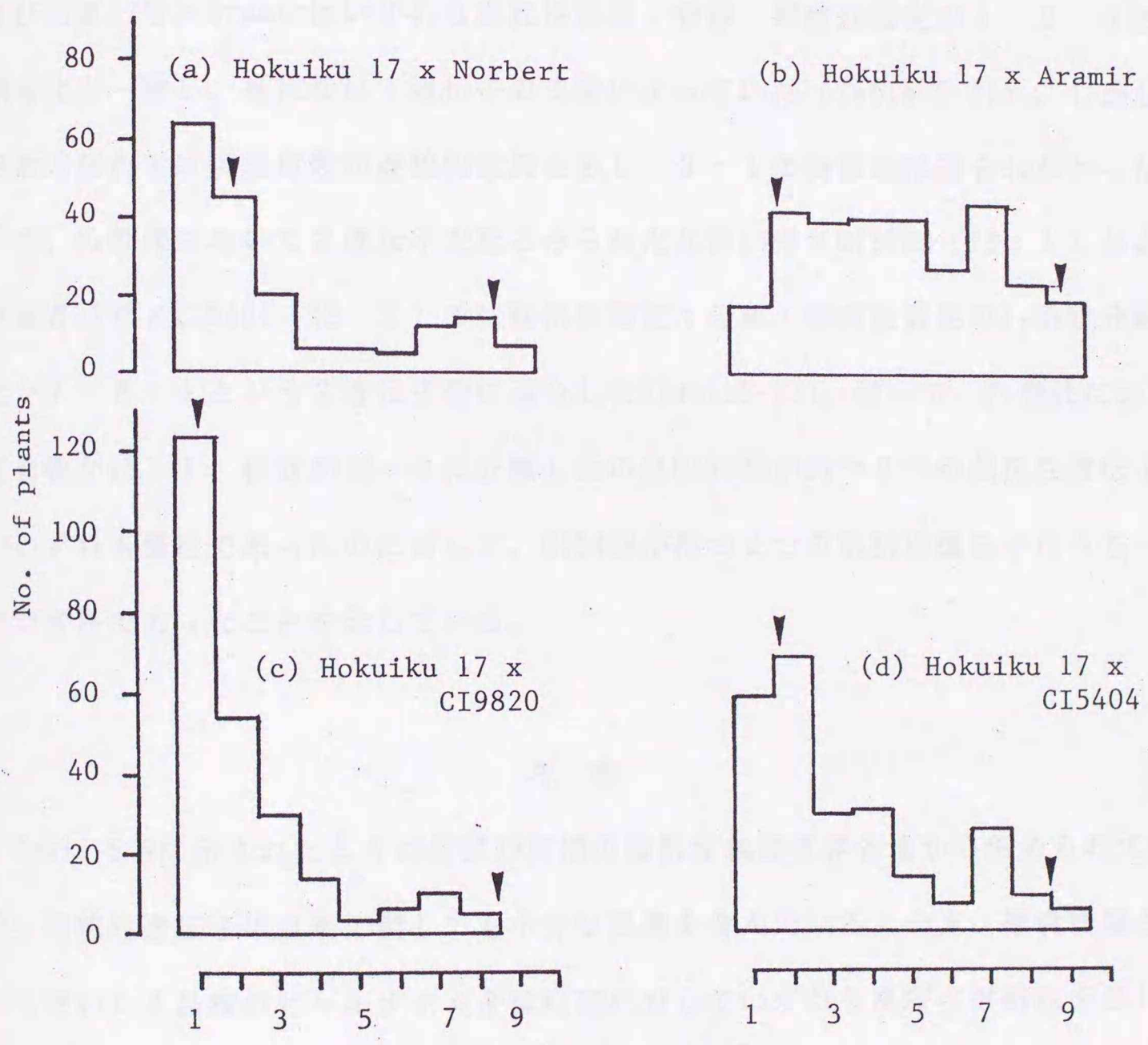


Fig. 5-8. Frequency distribution of disease ratings in four F_2 populations.
The symbols indicate parental values.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

性（R）：罹病性（S）が３：１に適合した（Table 5-10）。しかし、両組合せともその分布は連続的で明確な不連続点は見出されず、特に北育17号×Aramirの分布は正規分布に近かった。また、北育17号×CI9820および北育17号×CI5404の分布では、前者では分離比がＲ：Ｓが15：１の期待値に適合し、後者ではＲ：Ｓが13：３の期待値に適合して、いずれも２種の抵抗性遺伝子が関与していた。

これらの４集団のF_3について系統内分離を調べたところ、北育17号×Norbertおよび北育17号×Aramirはいずれも抵抗性固定：分離：罹病性固定が１：２：１の期待比と一致し、抵抗性は１遺伝子の支配によっていた（Table 5-11）。しかし、分離系統内では病斑指数が連続的変異を示し、３：１の分離比に適合しなかった。一方、F_2世代において２遺伝子支配とみられた北育17号×CI9820（15：１）および北育17号×CI5404（13：３）では抵抗性固定：分離：罹病性固定のF_3系統分離比が７：８：１という２遺伝子型に適合した(Table5-12)。従って、F_2世代において前者が15：１、後者が13：３に分離したのはCI9820が持つ２つの抵抗性遺伝子がいずれも優性であったのに対して、CI5404が持つ２つの抵抗性遺伝子のうち一方が劣性であったことを示している。

考　察

Table 5-9に示されたように供試94集団の抵抗性親は世界各地から集められており、抵抗性遺伝子の由来に関しても十分な変異を含んでいる。一方、罹病性親として用いた４品種のビールオオムギはK105に対していずれも高度の罹病性を示し、抵抗性遺伝子のテスターとして好適であった。

関与する主働遺伝子数によって各F_2集団を区分したところ、抵抗性：罹病性が３：１の単遺伝子型に分類される集団は17／94すなわち２割程度であった。このことは大麦網斑病の抵抗性が単一の完全優性遺伝子による場合が少ないことを示している。また、抵抗性の主働遺伝子数には地域間で差異がみとめられ、特にエ

Table 5-10. Segregation of resistance to isolate K105 in the four F_2 populations

Cross		No. of plants for Resistant	Susceptible	Total	χ^2	P
(R:S=3:1)						
♀ Hokuiku 17	Obs.	141	38	179	1.35	0.25-0.10
♂ Norbert	Exp.	134.25	44.75	179		
♀ Hokuiku 17	Obs.	206	86	292	3.09	0.10-0.05
♂ Aramir	Exp.	219.00	73.00	292		
(R:S=15:1)						
♀ Hokuiku 17	Obs.	224	21	245	2.25	0.25-0.10
♂ CI9820	Exp.	229.69	15.31	245		
(R:S=13:3)						
♀ Hokuiku 17	Obs.	210	41	251	0.96	0.50-0.25
♂ CI5404	Exp.	203.94	47.06	251		

Table 5-11. Monogenic segregation of resistance to isolate K105 in two sets of F_3 lines

Cross		No. of strain for				χ^2	P
		Resistant	Segregated	Susceptible	Total	(1:2:1)	
♀ Hokuiku 17	Obs.	13	40	20	73	2.01	0.50-0.25
♂ Norbert	Exp.	18.25	36.5	18.25	73		
♀ Hokuiku 17	Obs.	15	49	14	78	5.15	0.10-0.05
♂ Aramir	Exp.	19.5	39	19.5	78		

Table 5-12. Digenic segregation of resistance to isolate K105 in two sets of F_3 lines

Cross		No. of strain for				χ^2	P
		Resistant	Segregated	Susceptible	Total	(7:8:1)	
♀ Hokuiku 17	Obs.	35	57	6	98	2.76	0.50-0.25
♂ CI9820	Exp.	42.875	49	6.125	98		
♀ Hokuiku 17	Obs.	34	58	3	96	5.11	0.10-0.05
♂ CI5404	Exp.	42	48	6	96		

チオピアに由来する抵抗性品種は複数の抵抗性主働遺伝子を持っている場合が多く、これは第4章においてエチオピアの抵抗性品種が複数の菌株に対して安定した抵抗性を示したこととも一致した。

本章第1節および第2節の結果は大麦網斑病の抵抗性には作用力の異なるさまざまな抵抗性遺伝子が関与し、特に優性度の異なる抵抗性遺伝子がF_2集団の分離を連続的にする可能性を示している。本実験ではF_1の抵抗性を検定していなかったので、ヘテロ個体の抵抗性における優性の方向と大きさを推定することはできなかったが、Table 5-9で微動遺伝子的分離を示したF_2集団では優性度の小さい抵抗性遺伝子による作用が含まれていた可能性がある。

4組合せのF_2集団についてF_3系統を養成し、その遺伝解析を行ったところ、いずれの組合せでもF_3系統の分離比がF_2の遺伝子仮説を支持した。このうち北育17号×AramirのF_2集団では分布がやや連続的となり、F_3系統においても分離系統内の分布は連続的となる場合が多かった。

このように、F_3系統内の分離によって抵抗性遺伝子の優性効果を推測しながらモデルに適合させることはある程度可能と考えられるが、完全優性の遺伝子と不完全優性の遺伝子の両方が関与している場合には、不完全優性の遺伝子のF_1での優性度は完全優性の遺伝子の作用に隠れて推定困難となる。また、Khan and Boyd（1970）は接種時あるいはその前後の環境条件を変えることにより雑種集団の分離様式が変化することを報告している。従って、ヘテロの遺伝子型を持つ個体の抵抗性は環境による影響を受けやすい可能性もあり、雑種世代を用いたメンデル式の抵抗性の遺伝子分析には困難を伴うことが多いとみられた。

第４節　抵抗性の選抜実験

材料および方法

第３節で用いた抵抗性と罹病性品種の雑種のF_2集団から微動遺伝子による分離を示した北育17号×K667と北育17号×K751の２集団について、F_2集団の幼苗における抵抗性を検定した後、個体別に採種してF_3系統とした。１組合せ当たり約200のF_3系統各10個体を養成し、K105を接種して個体別に幼苗の病斑指数を調査し、抵抗性の親子関係を解析した。

結　果

Fig. 5-9に示したように、各F_2集団の分布は連続的となり、北育17号×K667では病斑指数の平均値が7.29で罹病性側にピークを有する分布、また、北育17号×K751では平均値がほぼ中位の5.35で病斑指数のほぼ全域にわたるフラットな分布を示した。同時に接種した両親の抵抗性はK667で3.7と抵抗性がやや弱く、K751は1.3と高度の抵抗性を示し、罹病性親として用いた北育17号の病斑指数はいずれの集団においても10と極めて高かった。

各F_2個体に由来するF_3系統の平均値の分布をFig. 5-10に示した。両集団の親品種の病斑指数はK667が3.9、K751が1.2でF_2集団の検定の際とほぼ同等の値を示したが、罹病性親の北育17号では8.6（北育17号×K667）および8.3（北育17号×K751）とF_2検定時より抵抗性がやや強く評価された。北育17号×K667のF_3系統平均値はF_2集団とほぼ同様の分布を示し、病斑指数の系統平均値は7.14とF_2よりやや小さいものの両世代でほぼ同等であった。一方、北育17号×K751のF_3系統平均値は抵抗性に偏った連続的な分布を示し、病斑指数の平均値も3.66でF_2集団の平均値よりかなり抵抗性側に傾いた。

F_3系統の平均値と系統内分散との関係を調べたところ、病斑指数の両端の抵抗

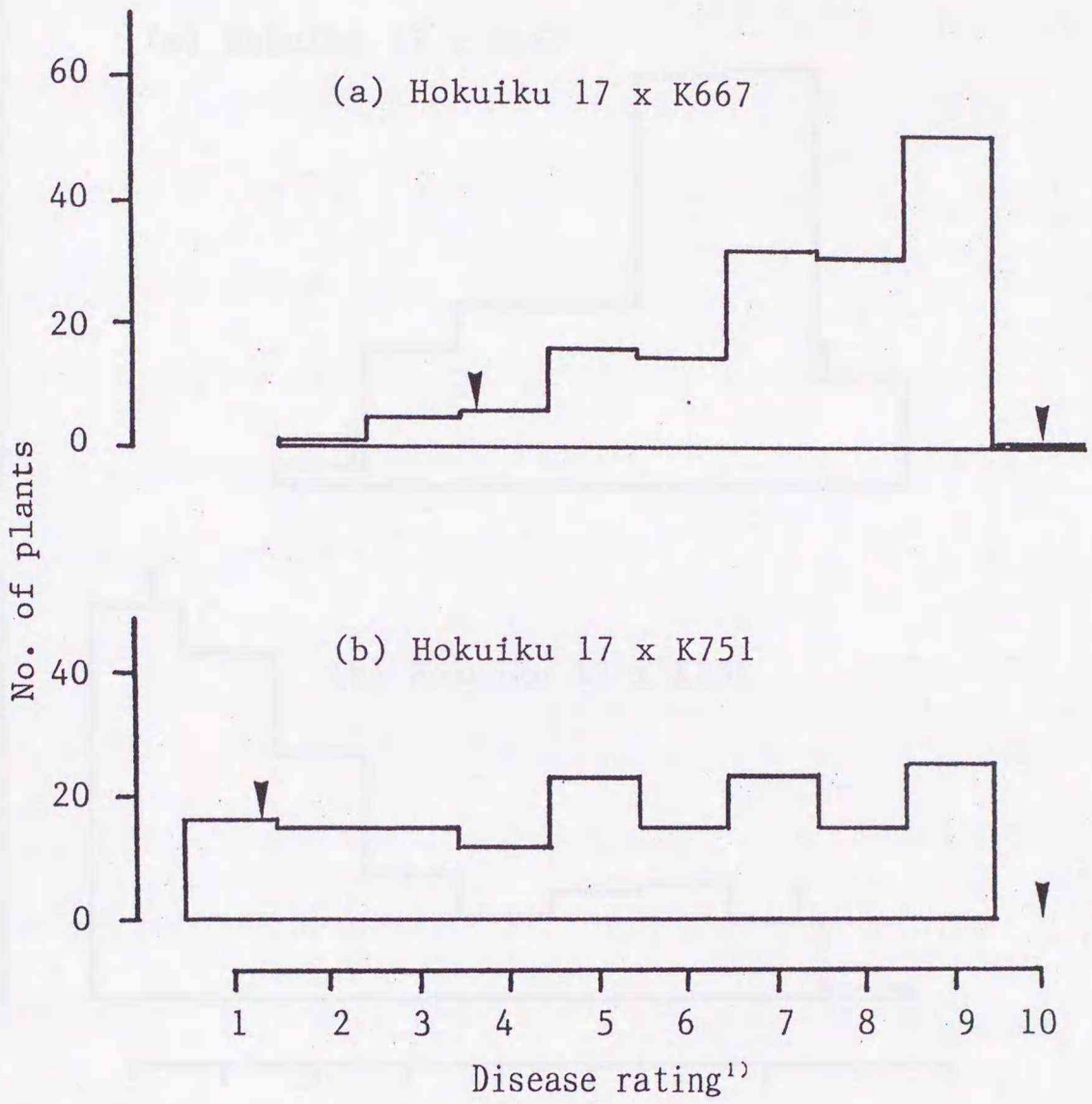


Fig. 5-9. Frequency distribution of disease ratings in two F_2 populations.
The symbols indicate parental values.
1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

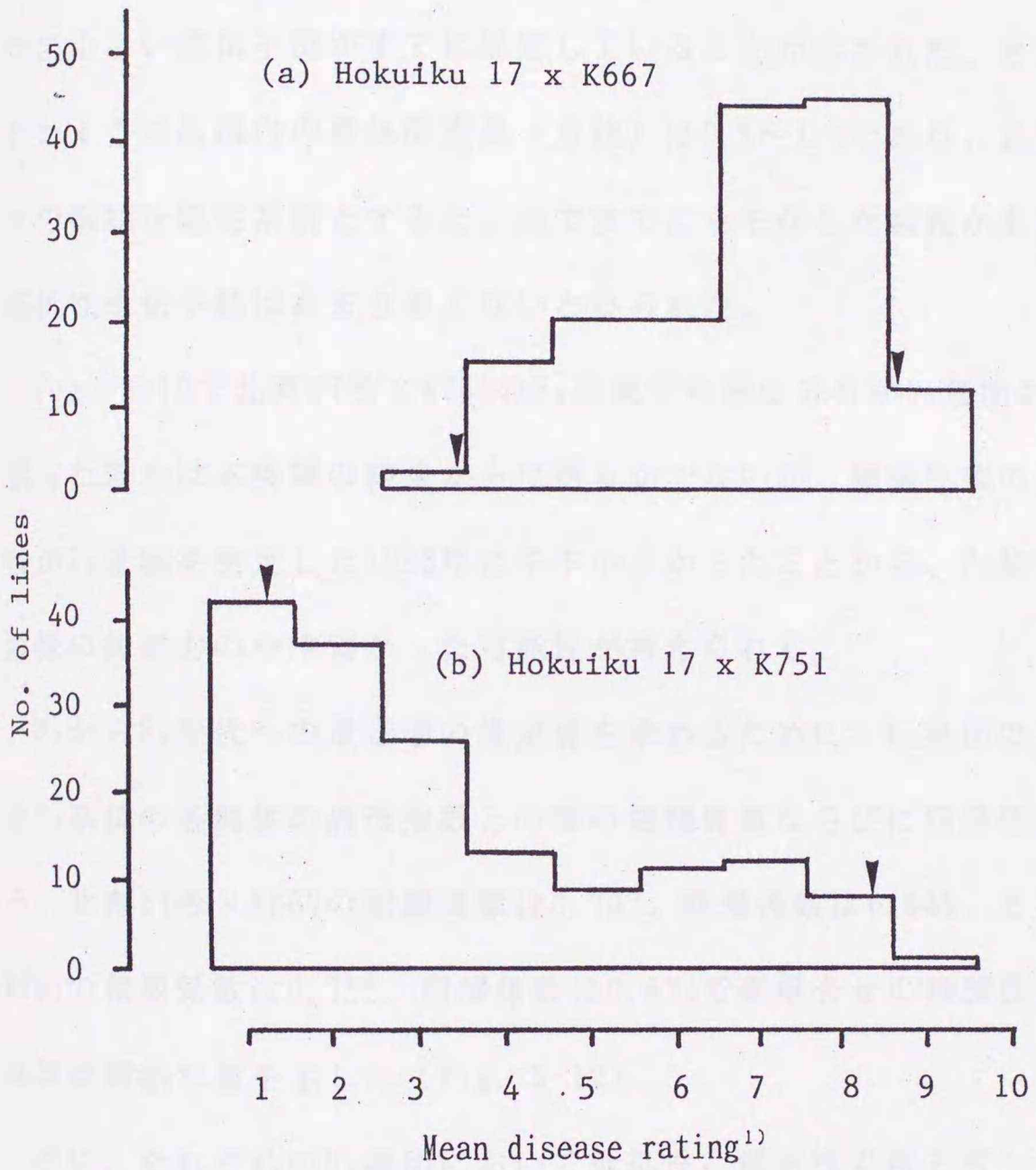


Fig. 5-10. Frequency distribution of mean disease ratings in two sets of F_3 lines.
The symbols indicate parental values.
1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

性ホモあるいは罹病性ホモとなった系統ではいずれの組合せにおいても系統内分散が小さく遺伝子型の固定が進み、一方、中間の抵抗性を示した系統の分散は大きく、抵抗性の分離している傾向が認められた（Fig. 5-11）。しかし、中位の抵抗性程度で固定しているとみられる系統が多数認められ、微動遺伝子による作用性の小さい遺伝子型がすでに固定していることが示された。また、第２章で示されたように品種内の個体間変異（分散）は0.5～1.0であり、系統内分散がそれ以下の系統を固定系統とすると、F_3ですでにホモ化した系統が多数存在したので、抵抗性遺伝子数はあまり多くないとみられた。

Fig. 5-10で北育17号×K751のF_3系統平均値の分布がF_2集団の分布より抵抗性に偏った理由は本実験の結果からは明らかでないが、罹病性親の北育17号の病斑指数がF_3系統を検定した1993年にやや小さかったことから、F_3集団を検定した際の菌株の病原力のやや弱かった可能性が考えられる。

F_2からF_3世代への遺伝率の推定値を求めるために、F_2集団の各個体の病斑指数とF_3系統の各個体の病斑指数との間の相関係数ならびに回帰係数を計算したところ、北育17号×K667の相関係数は0.767、回帰係数は0.645、また、北育17号×K751の相関係数は0.783、回帰係数は0.674で両組合せの相関係数および回帰係数はほぼ同様な値を示した（Fig. 5-12）。

次に、それぞれのF_2集団において抵抗性と罹病性の両方向への選抜を加え、選抜効果から遺伝率を推定した（Falconer 1960）。なお、抵抗性の方向の選抜は北育17号×K667では病斑指数５以下、北育17号×K751では病斑指数２以下とし、罹病性の方向への選抜はいずれの組合せにおいても病斑指数９以上とした（Fig. 5-13、Fig. 5-14）。

選抜差は北育17号×K667では4.70、北育17号×K751では7.52、遺伝獲得量は前者が3.37、後者が5.52で、選抜差に対する遺伝獲得量から推定した遺伝率はそれぞれ0.72および0.73とほぼ同等の値を示した（Table 5-13）。

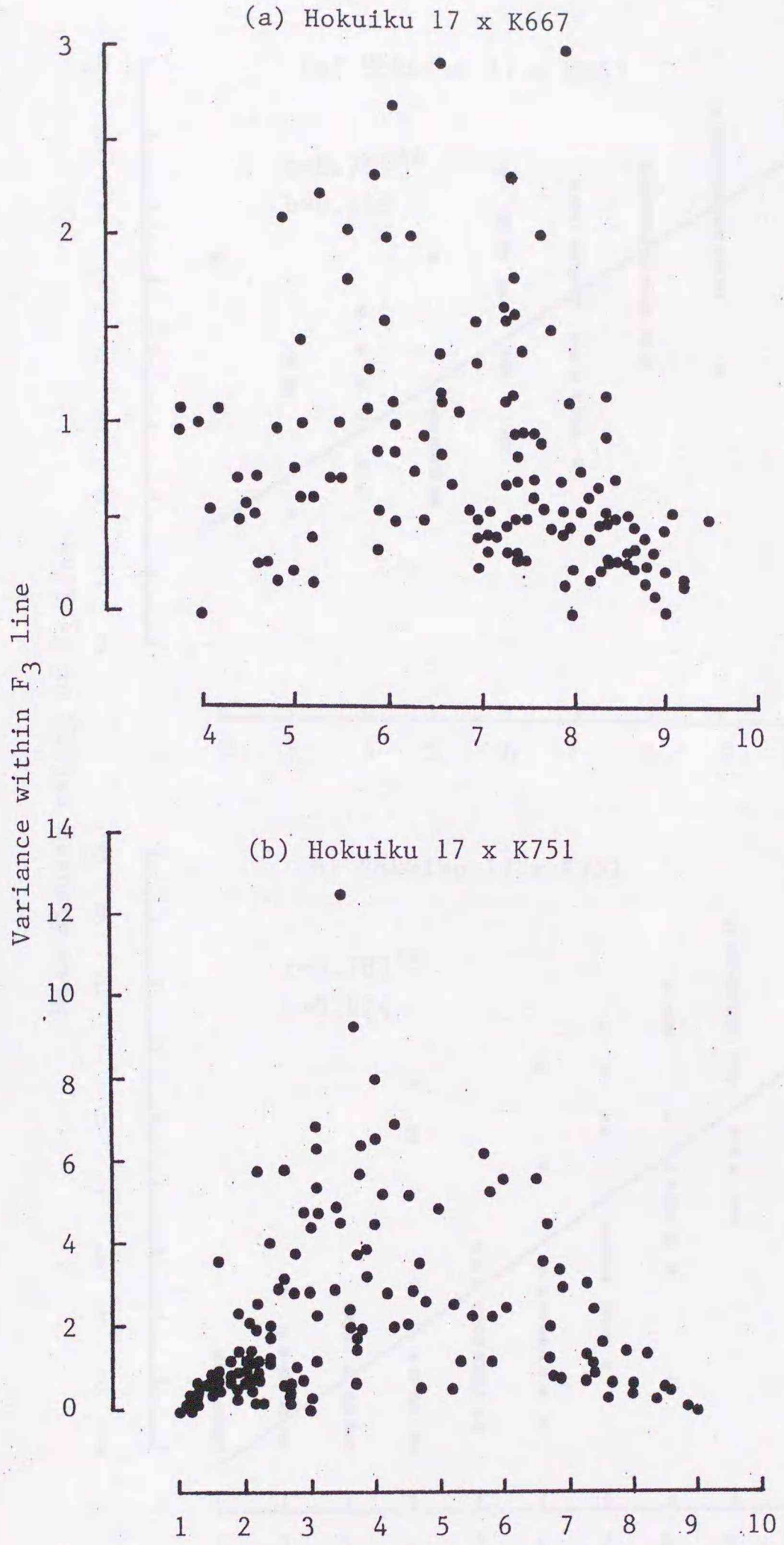


Fig. 5-11. Scatter diagram of mean and variance of disease ratings to isolate K105 in two sets of F_3 lines.
[1]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

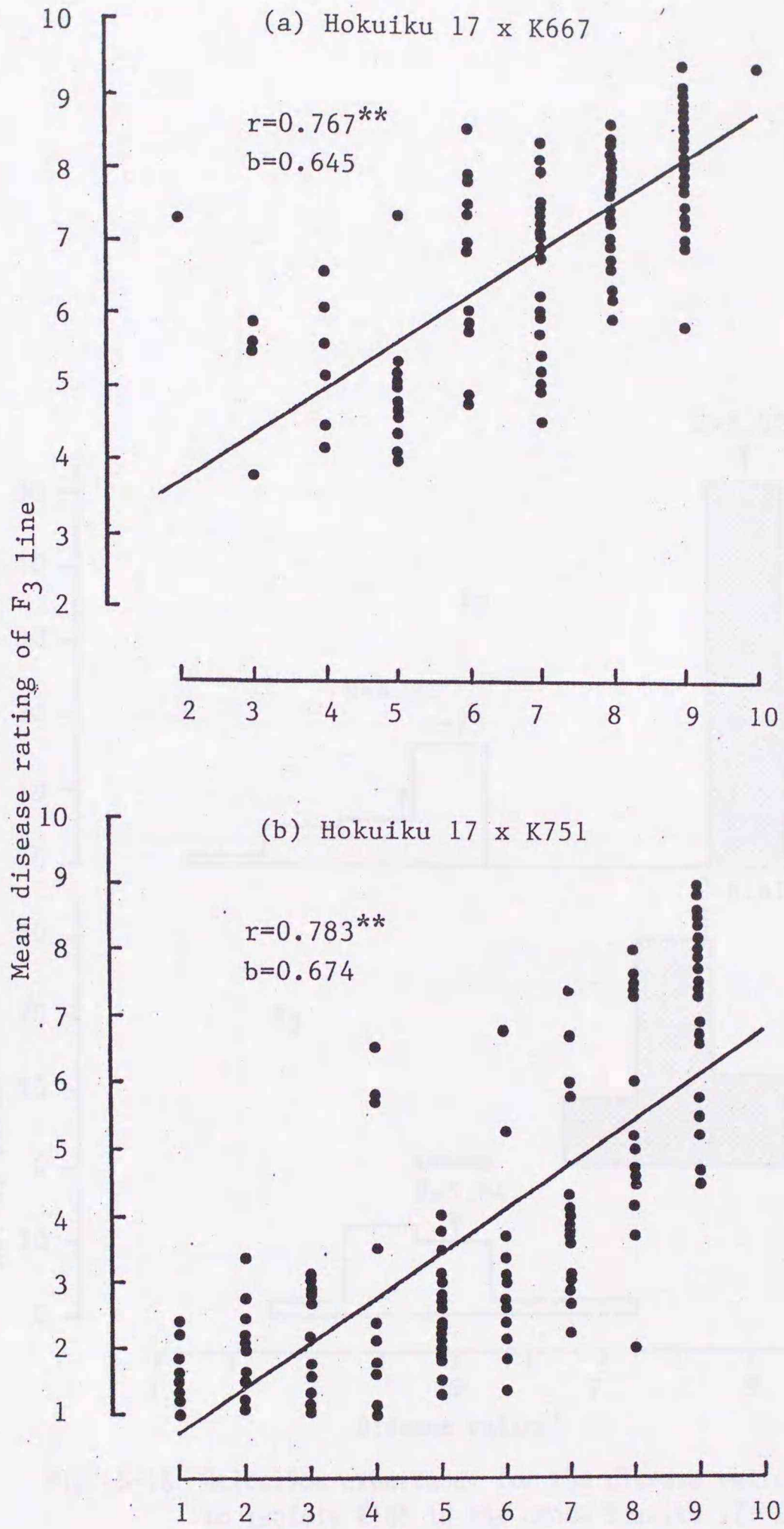


Fig. 5-12. Correlation of disease ratings to isolate K105 between F_2 population and F_3 lines.
**:Significant at the 1% level.
1):From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

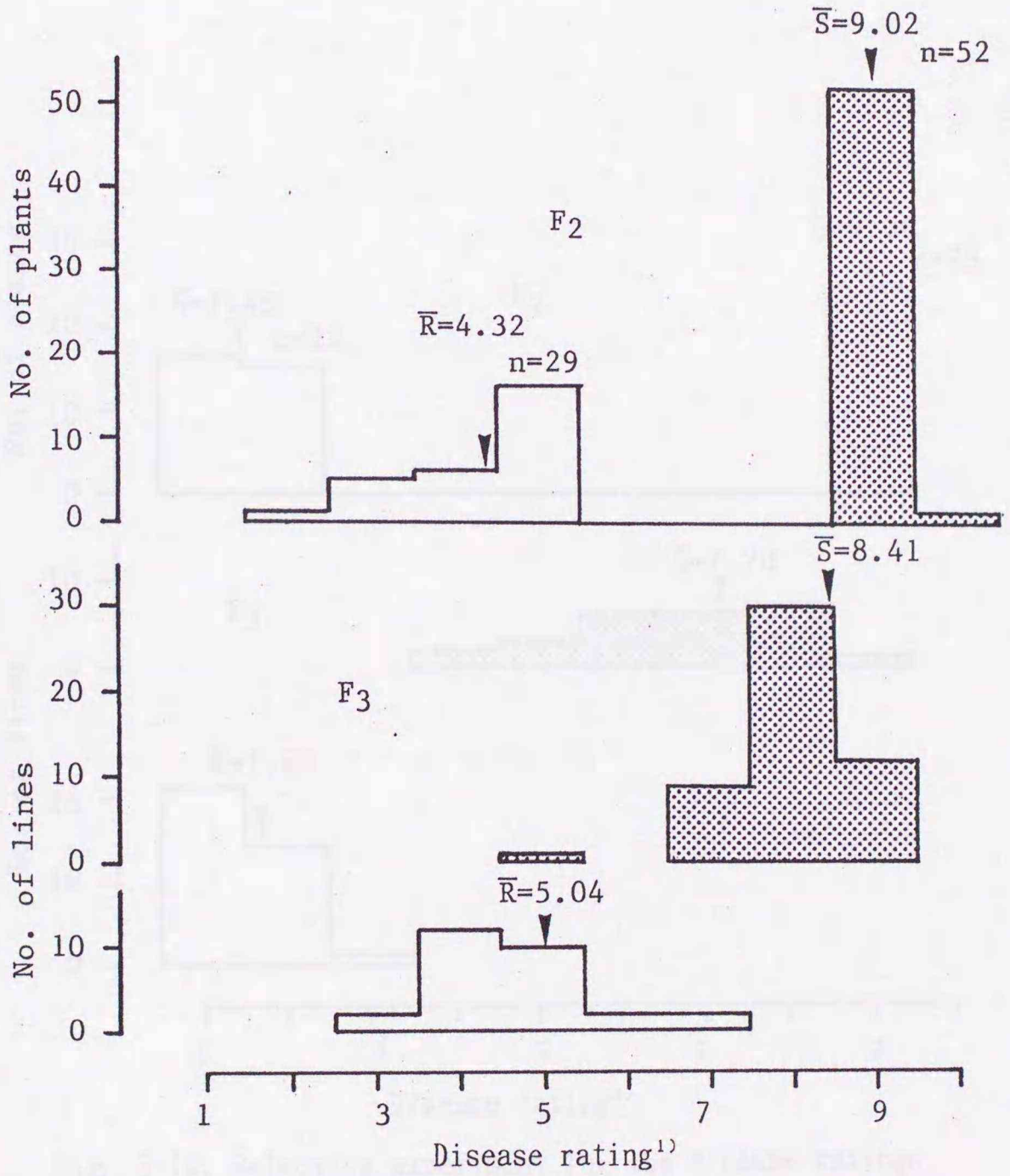


Fig. 5-13. Selection experiment for the disease ratings to isolate K105 in the cross Hokuiku 17×K667.
[1)]:From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

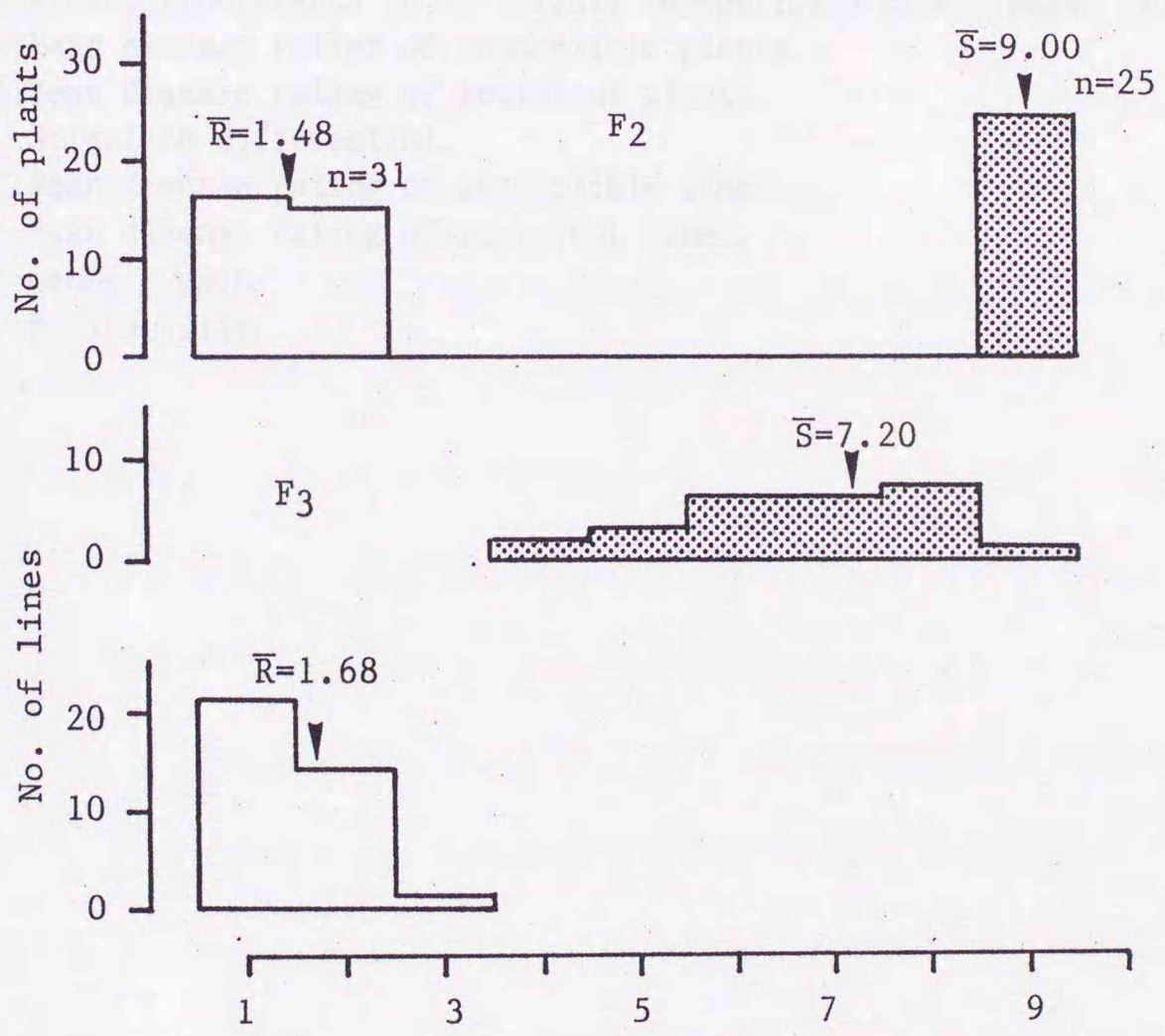


Fig. 5-14. Selection experiment for the disease ratings to isolate K105 in the cross Hokuiku 17×K751.
1): From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).

Table 5-13. Selection differential, genetic gain and heritability for the disease ratings[1] to isolate K105 for F_2 to F_3 generation

Cross	F_2			F_3			
	S[2]	R[3]	d[4]	S[5]	R[6]	G[7]	H[8]
Hokuiku 17 × K667	9.02	4.32	4.70	8.41	5.04	3.37	0.72
Hokuiku 17 × K751	9.00	1.48	7.52	7.20	1.68	5.52	0.73

1) :From 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) after Tekauz (1985).
2) :Mean disease rating of susceptible plants.
3) :Mean disease rating of resistant plants.
4) :Selection differential.
5) :Mean disease rating of susceptible lines.
6) :Mean disease rating of resistant lines.
7) :Genetic gain.
8) :Heritability.

考　察

本実験に抵抗性親として供試したK667およびK751は第３節Table 5-9のF_2集団の病斑指数の分離において、いずれも微動遺伝子による分離を示し、Fig. 5-9においても北育17号×K667のF_2集団は罹病性にピークを有し、北育17号×K751のF_2集団はピークのない病斑指数の全域にわたってフラットな分布を示した。また、それぞれのF_3系統平均値の分布も連続的で主働遺伝子の関与は認められなかった（Fig. 5-10）。さらに、Fig. 5-11に示されるように、各組合せのF_3系統において中位の抵抗性で固定した系統も存在したので、抵抗性に微動遺伝子が関与していることはほぼ確実とみられた。

本実験ではF_2とF_3世代の親子相関係数と親子回帰係数、および選抜差と遺伝獲得量から３種類の遺伝率の推定値が得られた。各組合せの抵抗性親の病斑指数はK667で3.7～3.9、K751では1.2～1.3とかなり異なったにもかかわらず、遺伝率の推定値はいずれも0.6～0.8で相互に近似していた。さらに、これらの値は本章第１節のダイアレル分析から算出した狭義の遺伝率ともよく一致したので、雑種初期世代の遺伝率の推定値としてはかなり精度の高い値とみてよい。

Fig. 5-13およびFig. 5-14に示されたように、F_2で抵抗性個体を選抜した場合にはF_3系統の多くが抵抗性で、抵抗性の選抜が有効であったことを示している。従って、大麦網斑病抵抗性の選抜はF_2世代の個体選抜においても効果的であり、その後圃場検定等で抵抗性を確認しつつ選抜することにより効率的な抵抗性系統の育成が可能であるとみられる。

総　合　考　察

1．抵抗性の表示方法

病害抵抗性を評価する場合、抵抗性が質的であるか量的であるかによって抵抗性程度の表示方法は異なる。本研究を開始する時点では大麦網斑病の抵抗性が質的か量的か不明であったので、そのいずれであっても対応できること、また、遺伝分析に使用する多量の個体の迅速な検定に耐え得る簡易な方法であることが要求された。このような観点から、本研究では肉眼観察で多数の階級が得られるTekauz（1985）の病斑指数１（抵抗性）～10（極罹病性）を採用した。

Tekauz の病斑指数によって評価すると、約5,000の品種の抵抗性は連続的に変異し、品種間差は明瞭であった。しかも、病斑指数の両端を除くとほぼ全域にわたって均一な誤差標準偏差を有し（第２章 第２節）、各実験の誤差標準偏差は最も大きい場合でも１程度と、抵抗性の遺伝子型を区別するのに十分な検定精度が得られたので、Tekauz の病斑指数を抵抗性の量的表示に用いるのが適当であると考えられた。

2．菌株の多様性と病原性の分化

日本の菌株とカナダの菌株では分生子形成における温度反応が異なり、カナダの菌株では日本の菌株より分生子形成が低温において良好なことが明らかになった。一方、我が国の菌株の採取地は北海道と鹿児島では緯度で10度以上異なり、栽培条件もそれぞれ春播きと秋播きで、発病時における温度や日長等の条件が大きく異なるにもかかわらず、菌糸体の生長や分生子形成の温度反応は同一であった。従って、我が国に分布する大麦網斑病菌は適応的に大きく分化していないと考えられる。

本研究に用いた菌株は日本とカナダのみに限定され、病原性の分化を検定した品種群も既往の報告とは必ずしも一致していないため、他の地域の菌株の病原性

スペクトラムとの異同を論ずることは難しい。しかし、これまで抵抗性の主働遺伝子を有するとされているCI14373（*Pt*）、CI4797（Pt_2）および CI2750（Pt_2およびPt_3）の３品種（Davis 1990 *et al.*、Khan and Boyd 1970）が、我が国およびカナダで採取した菌株には高度の抵抗性を示さなかったので、本研究に供試した菌株の病原性は既報の菌株とは異なると考えられた。

鹿児島県の一部の菌株がインドの品種OUI424に対して特異的に高い病原性を示したことを除くと、本研究に用いた我が国の菌株の病原性はほとんど均一とみられた。同一国内の菌株で病原性に分化のみられた例としては、Khan and Boyd（1969b）がオーストラリアの菌株について報告し、最近では Steffenson and Webster（1992）が米国カリフォルニア州で採取した菌株を13の病原型に分類した例がある。また、Tekauz and Buchannon（1977）はカナダのマニトバ、サスカチュワンおよびアルバータの３州を調査して多数の菌株を採取し、菌株間に病原力の差異はみられるものの、品種と菌株の組合せによって抵抗性の序列が逆転するような病原性の分化はないと報告している。

このように、オオムギの大規模な生産地において病原性の分化の程度が大きく異なった原因の一つとして、用いた検定品種の変異の大きさが異なっていたことが考えられる。第３章で用いた検定品種は広範な遺伝変異を有するので、我が国における大麦網斑病の病原性は現在のところほとんど分化していないとみてよい。従って、本研究で得られた抵抗性に関する知見は、我が国の大麦網斑病に対してかなり普遍的に適合すると考えられる。

３．抵抗性の変異と遺伝資源

栽培オオムギを取り寄せ地域ごとに分類して抵抗性の平均値を比較したところ、地域によって大きな差異が認められた。しかし、これらの遺伝資源の抵抗性の地域的差異が、適応的に分化して生じたか否かについては検討の余地がある。近年まで我が国のみで特異的に発生していた大麦縞萎縮病では、抵抗性を有する品種

がビールオオムギにはほとんどみられないのに対して、エチオピアの遺伝資源における抵抗性品種の割合は60％にのぼっている（安田ら 1992）。

縞萎縮病と同様に、本病においても品種改良のあまり進んでいないエチオピア在来種のような材料において抵抗性が強く、ビールオオムギ品種の抵抗性がことごとく弱かった原因としては、醸造特性を重視するあまり高度に改良された品種群に、たまたま抵抗性遺伝子が含まれていなかったためとみることができよう。遺伝的背景が極めて斉一となっているビールオオムギのような品種群では、新しい病害あるいはレースの分化に対して多数の品種が同一な抵抗性反応を示し、新たなレースによる病害の蔓延が早くて被害も大きくなるため、交雑親を特定の品種群のみに求めることは危険が大きい。

また、ビールオオムギの網斑病抵抗性の改良のためにビールオオムギ以外の抵抗性品種を交配母本に用いると、ビール醸造特性を改良するために長年月を要することになる（吉田ら 1988）。従って、ビールオオムギへ本病抵抗性を導入するに当たっては、当面、少数の抵抗性のビールオオムギからの抵抗性の導入を試み（Metcalfe and Bendelow 1981、Metcalfe 1986）、将来的には多様な抵抗性遺伝資源との交雑によって抵抗性を強化するのが適当と考えられる。

4．抵抗性の遺伝様式と選抜効果

大麦網斑病の抵抗性遺伝子はこれまで *Pt*（Schaller 1955）、Pt_2、Pt_3（Mode and Schaller 1958）および *Pt,,d*（Khan and Boyd 1969a）の4種類が報告されている。しかし、本研究で示されたように、このほかにも主働遺伝子による高度の抵抗性が存在するとみられる。

最近の報告によると、本病の抵抗性は量的な要因や（Bockelman *et al.* 1983、Douglas and Gordon 1985、Sharp 1984）、作用性の弱い遺伝子によって支配されている（Arrabi *et al.* 1990）。ホモ接合体で高度の抵抗性を示す遺伝子でもヘテロ接合体では完全優性を示さない場合があり、さらに微働遺伝子の作用する可

能性もあって、F_2集団における抵抗性の分離は単純な遺伝子仮説に適合せぬことが多い。抵抗性が不完全優性で、かつ、ホモ接合での抵抗性程度が低いほどヘテロの状態における作用力の低下が著しいことは Hiura（1960）がオオムギうどんこ病で報告している。このような抵抗性遺伝子を分析するために日浦（1976）は抵抗性の発現が明瞭な菌系を接種する必要があるとしており、大麦網斑病においても遺伝子分析に好適な菌株を検索する必要がある。しかし、当面はF_3系統を用いて系統内分離の程度によって個々の遺伝子の作用を推定する分析法が適当と考えられる。

一方、本病の抵抗性は微動遺伝子を仮定した遺伝解析にもよく適合した。各6品種3群計18品種の総当り交雑F_1における病斑指数のダイアレル分析が相加・優性モデルにほぼ適合したことは、関与する遺伝子の多くが不完全優性で、相加的に作用することを示している。遺伝子の相加的効果は優性効果より大きく、狭義の遺伝率はいずれも0.7以上の高い値を示した。また、F_2とF_3の親子関係の解析においても、親子回帰、親子相関および選抜効果から推定した遺伝率は0.6～0.8と高かったことから、幼苗検定による抵抗性選抜は比較的容易とみられる。ただし、高度の抵抗性は優性の場合が多く、初期世代では抵抗性系統からヘテロ遺伝子型の分離する確率が高いので、ある程度固定の進んだF_3以降での選抜が適当と考えられる。また、個体単位の病斑指数の検定精度も病斑指数の誤差標準偏差で1程度であり、個体選抜による選抜効果は高いとみてよい。従って、初期世代の幼苗検定によって抵抗性をスクリーニングし、その後圃場の発病調査等の検定を重ねることにより効率的な抵抗性系統の育成が可能となろう。

摘　要

大麦網斑病は糸状菌の１種である *Pyrenophora teres* Drechs.の感染によって葉身、葉鞘等に網目状あるいは斑点状の病斑を生じ、子実の登熟が低下して減収するほか、ビールオオムギにおいては主要な醸造品質であるエキス分が低下する重要病害である。

大麦網斑病は世界各地のオオムギ栽培地帯のうち、主として温暖・湿潤な地域に分布している。我が国でも、北海道および鳥取県などのビールオオムギ栽培地帯で局所的な激発事例が確認されており、抵抗性育種が必要となっている。しかしながら、我が国では本病害の育種に関する研究がほとんど行われていないのが現状である。

本研究は大麦網斑病抵抗性を総合的に解析し、菌の培養特性、抵抗性の検定方法、病原性の分化、抵抗性の遺伝資源および抵抗性の遺伝性や選抜方法を明らかにして、効率的な抵抗性育種の方法を確立することを目的としている。結果の概要は以下のように要約される。

１．大麦網斑病菌の培養特性と分生子の増殖法

菌糸体の伸長に対する最適温度は一般に25°～27℃とみられ、また、伸長速度は培地によって多少異なった。

近紫外光12時間日長における分生子形成の適温は25℃程度とみられ、さらに、恒温条件よりも25°±４℃ないし±６℃の変温処理で分生子形成が増加した。

77菌株を15℃恒温、25℃恒温および25°±６℃で培養したところ、カナダの菌株では15℃恒温条件でも分生子がよく形成されたが、一般的には25±６℃で最も分生子形成が多かった。従って、多様な菌株に安定して分生子を形成させるためにはV-8培地を用い、12時間日長で近紫外光を照射し、25℃±６℃の変温条件で培養

するのが適当と考えられる。

2．検定方法と検定精度

感染時間は48時間が適当とみられた。抵抗性の温度反応には品種間差が認められたが、オオムギの生育適温である15°～25℃の範囲では発病程度の差異は少なく、品種の抵抗性強弱の序列は温度によって変化しなかった。また、幼苗の抵抗性は施肥量によってほとんど変化しなかった。

発病程度は葉齢が進むにつれて低下した。2,230品種を供試して２葉期と４葉期の抵抗性を評価したところ、両者にはr=0.917と高い正の相関関係が認められた。また、品種間変異は２葉期の方が大きく、実験期間も短くて済むことから、２葉期での検定の方が優れていると考えられる。

従って、本研究では次の検定方法を用いた。植物体は播種後14日間約20℃の温室で育成し、約２葉期とする。接種源の分生子は前述の方法で増殖し、濃度を５～10×10^3/mlに調整したのち展着剤として少量のTween-20を加える。分生子懸濁液を噴霧接種した植物体は20℃相対湿度ほぼ100％の接種室に２日間置いたのち、10～12日間約20℃の温室で育成する。抵抗性は Tekauz（1985）による病斑指数（１：抵抗性～10：高度罹病性)で評価する。

抵抗性程度を Tekauz（1985）の病斑指数で評価した場合、系統内個体間変異の標準偏差は0.5～1.0、１系統５個体を用いた系統平均値単位の誤差標準偏差は0.4～0.8、また、接種時期を異にした場合の系統と接種時期の交互作用の標準偏差は0.9程度であった。従って、抵抗性の個体判定ならびに１系統５個体を用いた系統判定にあたっては病斑指数で１～２、時期を異にする場合の系統判定では２～３の差異が有意差と考えられる。

3．病原性の分化

我が国およびカナダのオオムギから採取した52菌株を世界各地のオオムギ38品種に総当たり接種した。病斑指数を分散分析した結果、菌株の病原力ならびに品

種の抵抗性の変異は極めて大きかった。また、菌株と品種の交互作用には有意性が認められたが、交互作用の分散は誤差分散の1.4倍にすぎなかった。

各菌株の反応を Finlay-Wilkinson（1963）が示したように回帰分析によって解析したところ、多くの菌株の病原性は相互に類似していたが、斑点状病斑を示すspot型の菌株および病原力の弱い菌株の回帰係数は明らかに小さかった。

さらに、菌株と品種の交互作用を詳細に解析するために、交互作用に対して主成分分析を行った結果、各菌株はカナダのspot型（A）、カナダのnet型（B）、鹿児島県の一部（C）、鹿児島県と鳥取県の一部（D）およびその他（E）の５群に分けられた。

各菌株について群間ならびに群内の相関係数を算出したところ、spot型の菌株の病原性は他の群とはかなり異なること、また、Ｄ群とＥ群の病原性はかなり近似していることが明らかになった。供試材料の範囲では一部の菌株、特にspot型の菌株の病原性は多少分化している傾向がみられ、また、インドの一部の品種が特異な抵抗性を示したが、菌株と品種の組合せによって抵抗性と罹病性の反応が逆転するほどの明瞭なレース分化は認められなかった。

４．近縁野生種における抵抗性

栽培オオムギの近縁野生種17種のすべてで *P. teres* の寄生性が認められたが、ほとんどの系統は抵抗性を示した。供試４菌株に対して *H. spontaneum* の多くの系統は抵抗性を示したが、一般にモロッコの系統の抵抗性は弱く、菌株WRS102に対する抵抗性のやや弱い系統がイラクに局在するなど、抵抗性の地理的変異が認められた。

５．栽培品種における抵抗性

日本ならびにカナダで採取した４菌株を2,000あまりの品種に接種して病原性の分化を検討するとともに、各菌株に対する抵抗性遺伝資源を評価した。

供試４菌株に対するオオムギ品種の抵抗性の頻度分布はいずれも連続的であり、

そのピークは抵抗性側にあった。各菌株間で病斑指数は互いに有意な正の相関関係にあり、品種の抵抗性反応は各菌株で近似しているので、菌株間の病原性の分化は小さいとみられた。

各菌株に対する抵抗性の遺伝資源はエチオピア、北アフリカおよび朝鮮半島に多かった。一方、日本で採取した2菌株に対する罹病性の品種はトルコおよびヨーロッパに多いのに対し、カナダで採取した2菌株に対する罹病性の品種はネパールに多かった。

日本で採取したK105とカナダで採取したWRS102の病斑指数の菌株間相関係数は4菌株の組合せの中で最も小さく（r=0.553）、K105とWRS102の病原性は多少分化していることが示唆された。なお、K105に抵抗性でWRS102に罹病性の品種は25品種あり、そのうち20品種がネパール由来で、そのほとんどが小穂脱落性東亜型を示した。従って、K105に抵抗性でWRS102に罹病性の遺伝子はネパールの東亜型品種に局在しているとみられる。

菌株K105を接種して5,102品種の抵抗性を評価したところ、抵抗性側にピークを有する連続的な分布を示した。地域別に比較すると抵抗性の品種はエチオピアおよび朝鮮半島に多く、罹病性の品種はヨーロッパ、トルコおよび西南アジアに多かった。

主要形質によって品種を分類し、その抵抗性を比較してみると、日本の二・六条品種群間や、ネパールの皮・裸品種群間に抵抗性の明らかな差異が認められ、いずれも後者の抵抗性が強かった。また、六条より二条、秋播性よりも春播性、小穂脱落性の東亜型よりも西域型の品種群で抵抗性が有意に弱かった。さらに、ビールオオムギに典型的な二条・春播・西域型・皮性の品種群では抵抗性が特に弱く、逆に六条・秋播・東亜型の品種群では強い傾向が認められた。

このような抵抗性の差異がそれぞれの形質を支配する遺伝子の副次的効果によるかどうかを知るために、同質遺伝子系統対を用いて二・六条性および皮・裸性

について対立形質間の抵抗性を比較したところ、明確な差異は認められなかった。従って、遺伝子型間の抵抗性の差異は遺伝子の副次的な作用ではなく、品種の遺伝的背景によるものであると考えられた。

6．抵抗性のダイアレル分析

6×6の正逆総当り交配3セットの幼苗にK105およびWRS102の2菌株を接種して抵抗性の遺伝性を解析した。

分散分析の結果、相加効果および優性効果は3セットのいずれの総当り表でも有意で、相加効果は優性効果に比べて大きかった。

Vr/Wrグラフの回帰係数はいずれも1に近く、エピスタシスは存在しないとみられる。また、Wr+Vrと両親の相関係数から抵抗性の方向は優性とみられた。相加・優性モデルを仮定して遺伝パラメーターを推定したところ、相加効果は優性効果より大きく、平均優性度は0.49～0.86と不完全優性を示した。遺伝率は狭義で0.72～0.87、広義で0.95～0.97といずれも高い値が示され、相加的な効果が大きいことから抵抗性の選抜は比較的容易であるとみられる。

3セットの片面総当り交配の各F_2集団に菌株K105を接種して遺伝性を推定した。両親の抵抗性が罹病性に近づくほどF_2集団の分離は微動遺伝子的となり、両親の抵抗性の差が大きいF_2集団は主働遺伝子的に分離した。また、高度抵抗性の親同志のF_2集団では罹病性個体の分離が認められず、各親は共通の抵抗性遺伝子を持つか、または多数の抵抗性遺伝子を集積しているとみられた。一方、中位の抵抗性を有する親同志のF_2集団では罹病性個体の分離が認められ、両親の有する抵抗性の遺伝子型が異なるとみられた。

7．抵抗性のトップ交配分析

北育17号（罹病性）とJ132（抵抗性）を検定親として17の親品種にトップ交配し、F_1およびF_2に2菌株を接種して抵抗性の遺伝性を解析した。

罹病性の北育17号を検定親とするF_1の抵抗性は2つの菌株間でほぼ平行とみら

れ、供試F_1全体では抵抗性の方向に不完全優性を示した。しかし、親品種の抵抗性が抵抗性から罹病性になるにつれて、各F_1の優性の方向も抵抗性から罹病性へと変化した。また、親品種の抵抗性がやや弱いF_2集団の分離は微動遺伝子的で、親品種が高度の抵抗性のF_2集団の分離は主働遺伝子的であった。

抵抗性のJ132を検定親とするF_1では接種する菌株によって抵抗性の優性方向が異なった。また、抵抗性の親品種とJ132とのF_2集団においては罹病性個体の分離が認められたので、親品種にはJ132と異なる抵抗性遺伝子が含まれるとみられる。

8．抵抗性のF_2分析

抵抗性品種と罹病性品種との交雑$F_2$94集団のうち55集団で１～３遺伝子型の分離が認められたが、残りの39集団では主働遺伝子的な分離比に適合せず、微動遺伝子あるいは作用力の弱い遺伝子が関与するとみられる。

9．抵抗性のF_3分析ならびにF_2とF_3の親子関係

４種の交雑組合せのF_2集団からF_3系統を養成したところ、２組合せではいずれの世代でも１遺伝子型の分離比に適合したが、分離系統内の変異は連続的であった。また、残りの２組合せのF_2集団のうち１集団では抵抗性：罹病性が15:1、もう１集団では13:3の期待値に適合し、F_3系統はいずれの組合せも抵抗性固定：分離：罹病性固定の分離比が７：８：１の期待値に適合した。従って、前者は２つの抵抗性遺伝子がいずれも優性であるのに対し、後者は一方の抵抗性遺伝子が劣性であった。

F_2集団で微動遺伝子的な分離を示した２集団のF_3系統の抵抗性を検定し、抵抗性の親子関係ならびに選抜効果を解析した。F_2個体とF_3系統平均値の病斑指数の相関係数は0.767および0.783、回帰係数は0.645および0.674と、いずれの組合せでもほぼ同等の高い値を示した。病斑指数の選抜差と遺伝獲得量から推定した遺伝率は、両組合せで0.72および0.73といずれも高い値を示し、微動遺伝子が関与する場合の抵抗性の選抜は比較的容易であるとみられる。

引 用 文 献

Arabi, M. I., A. Sarrafi, G. Barrault and L. Albertini. 1990. Inheritance of partial resistance to net blotch in barley. Plant Breeding **105**:150～155.

Belglund, D. and V. D. Pederson. 1981. Improved technique for screening barley lines against *Cochiobolus sativus* and *Pyrenophora teres*. Plant disease. **71**:1115.

Bockelman, H. E., E. L. Sharp and R. F. Eslick. 1977. Trisomic analysis for genes for reaction to scald and net blotch in several barley cultivars. Can. J. Bot. **55**:2142～2148.

Bockelman, H. E. and E. L. Sharp. 1983. Isolates of *Pyrenophora teres* from Montana and the Mediterranean region that produce spot-type lesions on barley. Plant Disease **67**:696～697.

Bockelman, H. E., R. F. Eslick and E. L. Sharp. 1983. Registration of scald and net blotch resistant barley composite cross XLIII germplasm. Crop Sci. **23**:1225～1226.

Bothmer, R. 1992. Origin, evolution and wild relatives. *In* "Barley:genetics, biochemistry, molecular biology and biotechnology" P. R. Shewry (ed.). Alden Press, Oxford, 3～18.

Buchannon, K. W. 1962. Note on the effect of leaf diseases on yield, bushel weight and thousand-kernel weight of Parkland barley. Can. J. Plant Sci. **42**:534～536.

Buchannon, K. W. and W. C. McDonald. 1965. Sources of resistance in barley to *Pyrenophora teres*. Can. J. Plant Sci. **45**:189～193.

Burleigh, J. R., M. Tajani and M. Seck. 1988. Effects of *Pyrenophora teres* and weeds on barley yield and yield components. Phytopathology **78**: 295～299.

Caddel, J. L. and R. D. Wilcoxson 1975. Sources of resistance to net blotch of barley in Morocco. Plant Disease Reporter **59**:491～494.

Crossa, J. 1990. Statistical analyses of multilocation trials. Adv. Agron. **44**:55～85.

Davis, M.P., D.E. Falk and J.D. Franchowiak. 1990. Loci for disease and pest reaction. Barley Genetics Newsl. **19**:83～86.

Deadman, M.L. and B.M. Cooke. 1985. A method of spore production for *Drechslera teres* using detached barley leaves. Trans. Br. Mycol. Soc. **85**:489～493.

Dessouki, S.M., A.A. Mansour and M.I. Khalifa 1965. Genetic sources of resistance to net blotch of barley. Agr. Res. Rev. Cairo **43**:47～52.

Douglas, G.B and I.L. Gordon. 1985. Quantitative genetics of net blotch in barley. New Zealand J. Agr. Res. **28**:157～164.

Falconer, D.S. 1960. Introduction to Quantitative Genetics. Roland Press, New York, pp. 365.

Finlay, K.W. and G.N. Wilkinson 1963. The analysis of adaptation in a plant-breeding program. Aust. J. Agric. Res. **14**:742～754.

Flor, H.H. 1956. The complementary genic systems in flax and flax rust. Adv. Genet. **8**:29～54.

Ghobrial, E., I. Shafik and R.A. Rizk. 1983. Effect of host age on net blotch reaction. Barley Newsl. **26**:96～98.

Harrabi, M. 1990. Virulence spectrum to barley in some isolates of *Pyrenophora teres* from the Mediterranean region. Plant Disease **74**: 230～232.

長谷川優・山田　剛・吉田浩之. 1992. 鳥取県におけるオオムギ網斑病の発生と薬剤防除. 平成４年度日本病理学会関西部会講演要旨予稿集:57.

Hayman, B.I. 1954a. The theory and analysis of diallel crosses. Genetics **39**:789～809.

Hayman, B.I. 1954b. The analysis of variance of diallel tables. Biometrics **10**:235～244.

日浦運治. 1976. 病害抵抗性. "植物遺伝学Ⅲ 生理形質と量的形質" 木原　均監修. 裳華房, 東京, 235～265.

Hiura, U. 1960. Studies on the disease-resistance in barley. Ⅳ. Genetics of the resistance to powdery mildew. Ber. Ohara Inst. Landwirts. Biol. Okayama Univ. **11**:235～300.

Holtmeyer, M.G. and R.K. Webster. 1981. A standardized method of rating the reaction of barley to *Pyrenophora teres*. Phytopathology **71**:881.

Johnston, T.W. and J.E.Halpin. 1952. Influence of light on the morphology and production of conidia in some species of *Dematiaceae*. Phytopathology **42**:342.

Jordan, V.W.L. 1981. Aetilogy of barley net blotch caused by *Pyrenophora teres* and some effects on yield. Plant Pathology **30**:77～87.

Jorgensen, J.H. 1992. Sources and genetics of resistance to fungal pathogens. *In* "Barley:genetics, biochemistry, molecular biology and biotechnology" P.R. Shewry (ed.). Alden Press, Oxford, 442～457.

Karki, C.B. and E.L. Sharp 1986. Pathogenic variation in some isolates of *Pyrenophora teres* f. sp. *maculata* on barley. *Plant Disease* 70:684～687.

Khan, T.N. 1969. Inheritance of resistance to net blotch in barley. I. Factors affecting the penetrance and expressivity of gene(s) conditioning host resistance. Can. J. Genet. Cytol. **11**:587～591.

Khan, T.N. 1971. Turkish barley varieties as a source of resistance to net blotch. Euphytica **20**:292～298.

Khan, T.N. 1982. Changes in pathogenicity of *Drechslera teres* relating to changes in barley cultivars grown in Western Australia. Plant Disease **66**:655～656.

Khan, T.N. and W.J.R. Boyd. 1969a. Inheritance of resistance to net blotch in barley. Ⅱ. Genes conditioning resistance against race W.A.-2. Can. J. Genet. Cytol. **11**:592～597.

Khan, T.N. and W.J.R. Boyd. 1969b. Physiologic specialization in *Drechslera teres*. Aust. J. Biol. Sci. **22**:1229～1235.

Khan, T.N. and W.J.R. Boyd. 1970. Genetics of host resistance to net blotch in barley. Barley Genetics **11**.484～492.

Khan, T.N. and A. Tekauz. 1982. Occurrence and pathogenicity of *Drechslera teres* isolates causing spot-type symptoms on barley in western Australia. Plant Disease **66**:423～425.

Kiesling, R.L. 1985. The diseases of barley. *In* "BARLEY" D.C. Rasmusson (ed.), ASA, CSSA, SSSA Publishers, Madison, Wisconsin, 269～312.

Leach, C.M. 1967. Interaction of near-ultraviolet light and temperature on sporulation of the fungi *Alternaria, Cercosporella, Fusarium, Helminthosporium,* and *Stemphylium.* Can. J. Bot. **45**:1999～2016.

Marshall, D. and M.S. McMillan. 1984. Variation in *Hordeum* species to *Pyrenophora teres.* Barley Newsl. **27**:81.

Mather, K and J.L. Jinks. 1983. Diallels. *In* "Biometrical Genetics (Third ed.)" Chapman and Hall, London, 255～292.

Mathre, D.E. 1982. Net blotch. *In* "Compendium of barley diseases" American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota, 22～24.

Metcalfe, D.R. and U.M. Bendelow 1981. Norbert Barley. Can. J. Plant Sci. **61**:1005～1007.

Metcalfe, D.R. 1986. Ellice Barley. Can. J. Plant Sci. **67**:823～826.

Metcalfe, D.R., A.W. Chiko, J.W. Martens and A. Tekauz 1978. Reaction of Ethiopian barleys to Canadian barley pathogens. Can. J. Plant Sci. **58**: 885～890.

見里朝正・原　薫. 1957. 稲熱病菌胞子形成培地について. 農業および園芸 **32**: 797～798.

Mode, C.J. and C.W. Schaller. 1958. Two additional factors for host resistance to net blotch in barley. Agron. J. **50**:15～18.

Moseman, J.G. and D.H. Smith. 1985. Germplasm resources. *In* "BARLEY" D.C. Rasmusson (ed.), ASA, CSSA, SSSA Publishers, Madison, Wisconsin, 57～74.

Nevo, E. 1992. Origin, evolution, population genetics and resources for breeding of wild barley, *Hordeum spontaneum,* in the Fertile Crescent. *In* "Barley:genetics, biochemistry, molecular biology and bio-

technology" P.R. Shewry (ed.), Alden Press, Oxford, 19～43.

Piening, L. 1967. Note on the effect on N, P, and K in several Alberta soils on the resistance of Gateway barley to the net blotch disease. Can. J. Plant Sci. **47**:713～715.

Piening, L. 1968. Development of barley net blotch from infested straw and seed. Can. J. Plant Sci. **48**:623～625.

Piening, L. and M.L.Kaufmann. 1969. Comparison of the effects of net blotch and leaf removal on yield in barley. Can. J. Plant Sci. **49**: 731～735.

佐藤和広・吉良賢二. 1989. オオムギにおける網斑病抵抗性の品種変異と遺伝（予報）. 育雑 **39**(別2):298～299.

佐藤和広・武田和義. 1990. 大麦網斑病菌(*Pyrenophora teres* Drechs.)の分生子形成に関する研究　I.温度、培地および光質の効果. 農学研究 **62**:151～163.

佐藤和広・武田和義. 1991. 大麦網斑病菌(*Pyrenophora teres* Drechs.)の分生子形成に関する研究　II.近紫外光照射下における日長、培地および温度の効果. 農学研究 **62**:165～176.

Sato, K. and K. Takeda. 1993. Pathogenic variation of *Pyrenophora teres* isolates collected from Japanese and Canadian spring barley. Bull. Res. Bioresour. Okayama Univ. **1**:147～158.

Schaller, C.W. 1955. Inheritance of resistance to net blotch of barley. Phytopathology **45**:174～176.

Schaller, C.W. and G.A. Wiebe. 1952. Sources of resistance to net blotch of barley. Agron. J. **44**:334～336.

Sharp, E.L. 1984. Transgression segregation for resistance in barley to net blotch. Barley Newsl. **27**:48.

Sheridan, J.E. and N. Grabavac. 1985. Cultivar differences in response to triadimenol seed treatment for control of barley net blotch caused by *Pyrenophora teres*. Plant Disease **69**:77～80.

Shipton, W.A., T.N. Khan and W.J.R. Boyd. 1973. Net blotch of barley. Review of Plant Pathology **52**:269～290.

Skou, J.P. and V. Haahr. 1987. Field screening for resistance to barley net blotch. Ann. Appl. Biol. **111**:617～627.

Smedegard-Petersen, V. 1971. *Pyrenophora teres* f. *maculata* f. nov. and *Pyrenophora teres* f. *teres* on barley in Denmark. Royal Vetarnary and Agricultural Univ. Yearbook 1971:124～144.

Snijders, C.H.A. and F.A. Eeuwijk. 1991. Genotype × strain interactions for resistance to *Fusarium* head blight caused by *Fusarium culmorum* in winter wheat. Theor. Appl. Genet. **81**:239～244.

Steffenson, B.J. and R.K. Webster. 1992. Pathotype diversity of *Pyrenophora teres* f. *teres* on barley. Phytopathology **82**:170～177.

Sutton, J.C. and P. Steele. 1983. Effects of seed and foliar fungicides on progress of net blotch and yield in barley. Can. J. Plant Sci. **63**: 631～639.

Takahashi, R. 1955. The origin and evolution of cultivated barley. Adv. Genet. **7**:227～266.

Takahashi, R. and S. Yasuda. 1971. Genetics of earliness and growth habit in barley. Barley Genetics **II**:388～408.

Tekauz, A. and J.T. Mills. 1974. New types of virulence in *Pyrenophora teres* in Canada. Can. J. Plant Sci. **54**:731～734.

Tekauz, A. 1985. A numerical scale to classify reactions of barley to *Pyrenophora teres*. Can. J. Plant Pathology **7**:181～183.

Tekauz, A. 1986. Effect of plant age and leaf position on the reaction of barley to *Pyrenophora teres*. Can. J. Plant Pathology **8**:380～386.

Tekauz, A. and K.W. Buchannon. 1977. Distribution of and sources of resistance to biotypes of *Pyrenophora teres* in Western Canada. Can. J. Plant Sci. **57**:389～395.

冨山宏平・酒井隆太郎・高桑　亮. 1962. 病原菌の生理. "植物病理学実験法" 明日山秀文・向　秀夫・鈴木直治編, 日本植物防疫協会, 東京, 335～380.

安田昭三・林　二郎・守屋　勇・力石和英. 1992. オオムギ縞萎縮病に対する世界各地産オオムギ品種の抵抗性検定. 育雑**42**(別2):418～419.

吉田　久・田谷省三・福田　瑛・伊藤　浩・早乙女和彦・天谷正行・桐生光広・加藤常夫・瀬古秀文・氏原和人・北原操一・武田元吉・野中舜二・川口数美・小林俊一・藤井敏夫・小松田美津留・関口忠男・倉井耕一・鈴木崇之・大橋一夫・吉沢朋子・若田部紀国・久保野実・山野昌敏．1988．二条大麦新品種「ミカモゴールデン」の育成．　栃木農試研報 **35**:31～50.

Studies on the Breeding for Resistance to Net Blotch in Barley

Kazuhiro Sato

SUMMARY

Net blotch is one of the common diseases in barley caused by a fungus *Pyrenophora teres* Drechs., which develops a net-like or a spot-like symptom on leaf blades and leaf sheaths. Net blotch reduces the grain yield of barley, and in the case of malting barley it impairs brewing quality.

Net blotch occurs mainly in warm and humid barley growing areas in the world. In Japan, a severe outbreak of net blotch has also occurred in the field of malting barley in Hokkaido and Tottori, and hence breeding of disease resistant cultivars has been requested.

This series of studies has been conducted to analyze the factors affecting the resistance to net blotch, and to establish a method of breeding for resistant varieties.

The results obtained in these studies are summarized as follows.

1. Characteristics of isolates and conidia formation in *P. teres*

Hypha growth rate of *P. teres* was the highest at 25° to 27℃, and growth rate differed according to the media of culture. Its optimum temperature for the sporulation was around 25℃, and a 12 hour photoperiod of black light (300～400nm) was requested for the sporulation.

The diurnal change of temperature had a positive effect for sporulation in 77 isolates, although Canadian isolates adapted to a rather lower temperature.

For producing the conidia in various isolates of *P. teres*, isolates may be cultured on V-8 medium at 25° ±6℃ under a 12 hour photoperiod of black light.

2. Inoculation method and disease rating

For the uniform infection, plants must be kept wet for 48 hours after spraying conidia suspension. The expression of resistance varied depending on the temperatures after infection. However, the rank of varietal resistance did not change in the normal growing temperature for barley, i.e. 15° to 25℃. The degree of seedling resistance was affected little by the level of fertilizer application.

The resistance changed with the age; seedlings were more susceptible than the adult plants. However a high positive correlation was observed in the disease ratings between second-leaf stage and fourth-leaf stage inoculations among 2,230 barley varieties. The inoculation at second-leaf stage resulted in a wide variation of disease ratings. Therefore, it was concluded that the inoculation test at second-leaf stage was preferable in comparison with the one at fourth-leaf stage.

Accordingly, the inoculation method used in this study was as follows. The seedlings were grown in a glasshouse at ca. 20℃ for 14 days. *Pyrenophora* isolates were cultured as mentioned above to produce conidia for the inoculation. The concentration of suspension was arranged at 5 to 10 $\times$ 10^3/ml. A drop of Tween-20 was added to the suspension. The conidial suspension was and sprayed onto seedlings of second-leaf stage. Inoculated plants were kept in a dew chamber at ca. 20℃ for 48 hours and grown 10 to 12 days in a glasshouse at ca. 20℃ . The resistance was scored by the disease ratings from 1 (resistant) to 10 (highly susceptible) proposed by Tekauz (1985).

The error standard deviation of disease ratings was 0.5 to 1.0 in plant-base, and was 0.4 to 0.8 in plot-base, when five plants per plot were tested. The least significant differences of disease ratings may be 1 to 2 within a single test, and it may be 2 to 3 among the different tests.

3. Pathogenic variation

Each of 52 *P. teres* isolates collected from Japan and Canada were inoculated onto 38 barley varieties collected from the world.

The resistance of varieties and the virulence of isolates showed remarkable variations. However, the isolate × variety interaction was small and was only 1.4 times larger than the error variance. The regression analysis proposed by Finlay and Wilkinson (1963) showed that most of the net-type isolates had similar pathogenicities, while the spot-type isolates had different pathogenicities. A principal component analysis by the additive main effects and multiplicative interaction effects model enabled classification of the isolates into the following five groups; Canadian spot-type (A), net-types from Canada (B), Kinpo from Kagoshima (C), Kagoshima and Tottori (D) and Others (E). Correlation coefficients within and between the groups indicated that the pathogenicity of spot-type isolates were quite different from others, and isolates belonging to group D and E had a rather similar pathogenicity.

Although the spot-type isolates showed a slight difference in the pathogenicity, and a few Indian varieties showed a unique reaction, pathogenic differentiation was small among the isolates and the varieties tested.

4. Resistance of the wild *Hordeum* species

P. teres showed an affinity to the 17 wild species of *Hordeum*, but the most of the strains showed resistant reaction.

Most *H. spontaneum* strains showed resistant reaction to the four isolates inoculated. However many strains from Morocco were susceptible to four isolates, and some Iraqi strains were susceptible to a Canadian isolate.

5. Resistance of the cultivars

The pathogenic variation was examined and the varietal variation of the resistance was evaluated by inoculation with each of four *P. teres* isolates collected from Japan (K105 and Pt860514) and Canada (WRS102 and WRS1581) to more than 2,000 barley varieties of the world collection.

Disease ratings of varieties showed a continuous variation with a single mode in the resistant range in each of the four isolates. Higher correlation coefficients among the disease ratings of isolates indicated that the pathogenicity to the varieties was similar and that the pathogenic differentiation was small among the four isolates tested.

In general, varieties from Ethiopia, North Africa and Korea were more resistant than those from other regions. Varieties from Turkey and Europe were susceptible to Japanese isolates, while varieties from Nepal were susceptible to Canadian isolates.

Twenty of 25 varieties which were resistant to the isolate K105 and susceptible to the isolate WRS102 were from Nepal and Oriental-type ($Btbt_2$) in brittleness of rachis. These suggest a geographical variation of the resistance which may correspond to the pathogenic variation of the isolates. Among the four isolates tested, correlation coefficient between K105 and WRS102 was as low as 0.55, indicating a slight pathogenic differentiation between these isolates.

Next, the resistance of more than 5,000 varieties to the isolate K105 was evaluated. Disease ratings of varieties showed continuous variation with a single mode in the resistant range. The average of disease ratings was higher in Ethiopian and Korean varieties, but lower in European, Turkish and Southwest Asian varieties. When the varieties were grouped by several agro-morphological characters, such as two-rowed vs. six-rowed, naked vs. covered, spring-habit vs. winter-habit, Oriental-type ($Btbt_2$) vs. Occidental-type ($btbt_2$) in brittleness of rachis, and uzu semi-

brachytic vs. non-uzu, the six-rowed group was significantly more resistant than the two-rowed group, the winter barley group was more resistant than the spring barley group, the Oriental-type group showed a higher level of resistance than the Occidental-type group, and non-uzu group was more resistant than the uzu semi-brachytic group, respectively. In particular, the group having two-rowed, spring-habit, Oriental-type and covered characteristics, which is common among malting barley varieties, showed lower resistance, while the group of six-rowed, winter-habit, naked barley showed higher resistance.

Comparisons using isogenic pairs except for the two-row and six-row gene pair, covered and naked gene pair, and uzu semi-brachytic and non-uzu gene pair did not reveal any obvious differences. The results indicated that the differences between varietal groups were probably not due to the pleiotropic effects of these genes, but to the different genetic backgrounds of these varieties.

6. Diallel cross analysis of resistance

The analysis of three sets of 6 x 6 diallel crosses was conducted by inoculating each of two isolate, K105 and WRS102.

In the three sets of diallels, additive as well as dominant effects were significant, and additive variances were larger than dominant variances. The Vr/Wr graph suggested that the epistasis was small. The average dominance was incomplete (0.49 to 0.86), and the positive correlation between Wr+Vr and parental values indicated that the dominance was directed toward resistance. The broad sense and narrow sense heritability were 0.72 to 0.87 and 0.95 to 0.97, respectively. The selection of resistant lines seemed relatively easy because of high heritability and the additive nature of the genes.

The genetic analysis of F_2 populations for three sets of half diallel crosses was

conducted by inoculating isolate K105. The populations showed polygenic segregation in the crosses between susceptible parents, while populations showed major genic segregation in the crosses between the resistant and susceptible parents. No segregating plant was observed in the cross between highly resistant parents, which indicated that these parents had the same resistant gene or accumulated many resistant genes. On the other hand, susceptible plants segregated from the crosses between moderately resistant parents, indicating different genic constitutions between these resistant parents.

7. Top cross analysis of resistance

Seventeen parental varieties having various resistance were crossed to each of susceptible (Hokuiku 17) and resistant (J132) testers. Analysis of resistance in F_1 and F_2 populations was conducted by inoculating each of isolate K105 and WRS102.

In the cross using susceptible Hokuiku 17 as a tester, 17 F_1s showed similar resistant reaction to the isolates K105 and WRS102. Dominance was incomplete and the direction of dominance was mostly resistance. The direction of dominance changed from resistant to susceptible when the resistance of parental variety changed from resistant to susceptible. The polygenic segregation, which might consist of moderately resistant plants heterozygous for the resistant gene(s), were observed in F_2 populations with moderately resistant parental varieties, while major genic segregation were observed in the populations with highly resistant parental varieties.

In F_1s crossed with resistant J132 as a tester, the directions of dominance were changed with isolates inoculated. The segregated susceptible plants in the F_2 population crossed between J132 and resistant parental varieties indicated the existence of different resistant gene(s) between J132 and the parental varieties.

8. Genetic analysis in F_2 populations

In 94 F_2 populations derived from the crosses between resistant and susceptible parents, 55 populations showed a mono- to tri-genic segregation ratio. However, 39 populations did not show major genic segregation, suggesting that the resistance was controlled by polygenes or minor genes.

9. Genetic analysis in F_3 generation and parent-offspring relationship between F_2 and F_3 generations

In two crosses, distributions of F_2 populations and segregation of F_3 lines showed mono-genic segregation. However, continuous variation in the segregating F_3 lines indicated that the dominance was incomplete. In the other two crosses, the segregation ratio of one F_2 population fitted to the expected di-genic ratio of resistant (R) : susceptible (S) = 13:3, and another fitted to R:S = 15:1. In the F_3 generation, both crosses showed the di-genic segregation ratio of resistant : segregating : susceptible = 7:8:1.

In two crosses, which showed the polygenic distribution in F_2 and F_3 generations, heritability of resistance was estimated from the selection experiment and parent-off-spring relationship. Heritabilities estimated from the (genetic gain in F_3)/(selection differential in F_2) were 0.72 and 0.73, and parent(F_2)-offspring(F_3) correlation coefficients were 0.77 and 0.78, and regression coefficients were 0.65 and 0.67. These parameters indicated that the selection of resistance was effective even in the early generations of hybrid populations, when the resistance was controlled by polygenes.

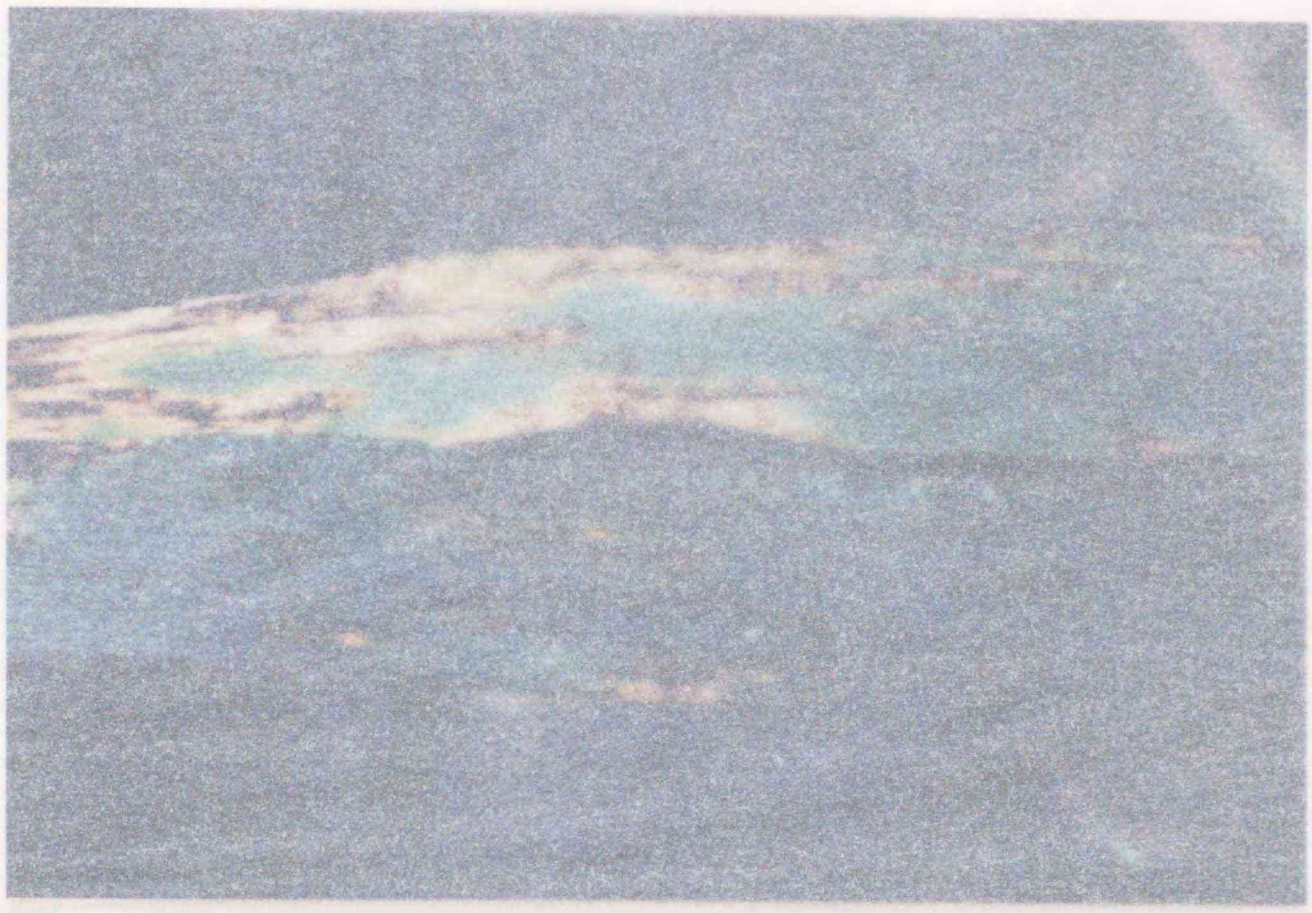


Plate 1. Typical symptoms of net blotch in the field.



Plate 2. A severely damaged plant caused by net blotch in the field.

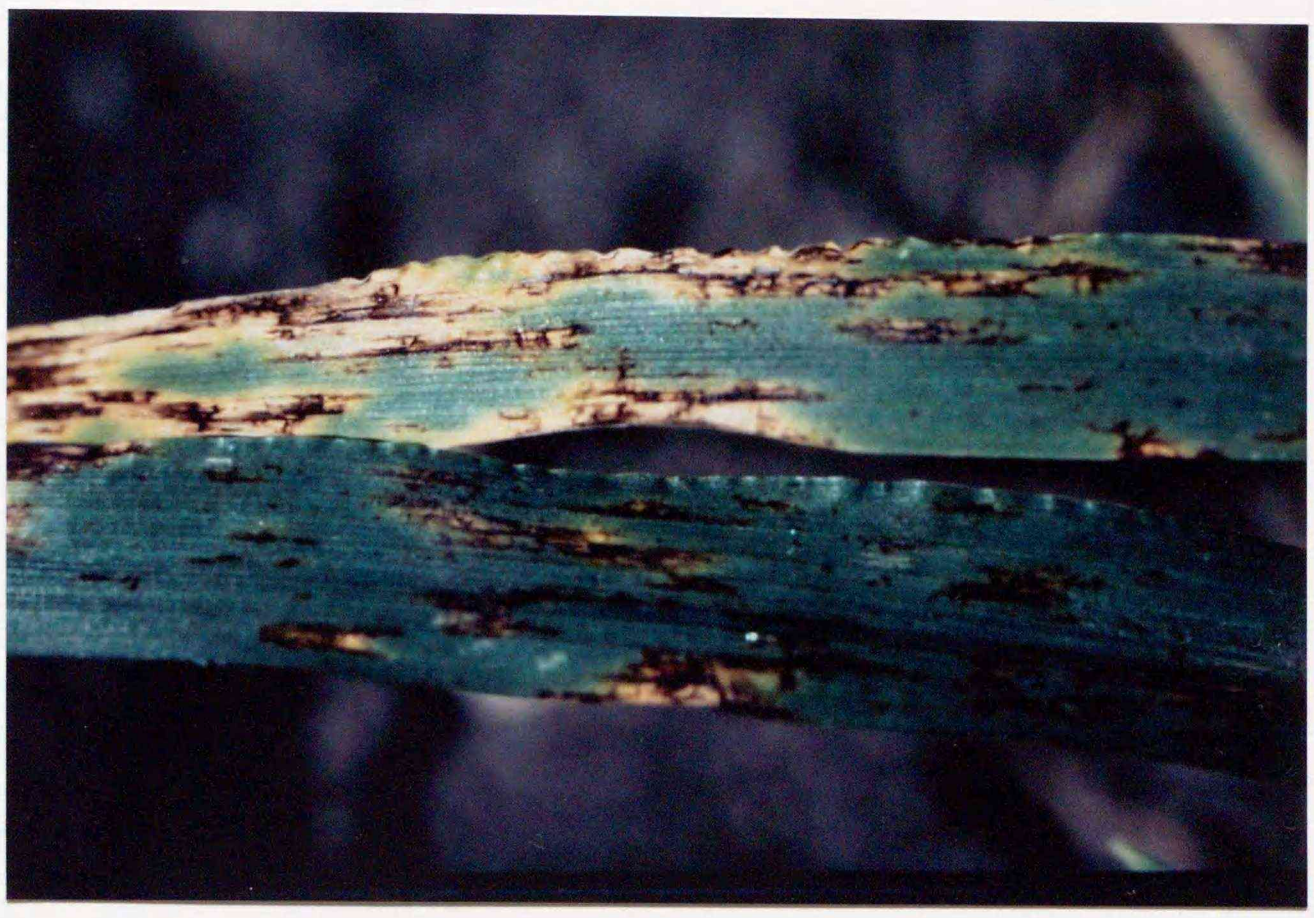


Plate 1. Typical symptoms of net blotch
in the field.



Plate 2. A severely damaged plant caused by
net blotch in the field.

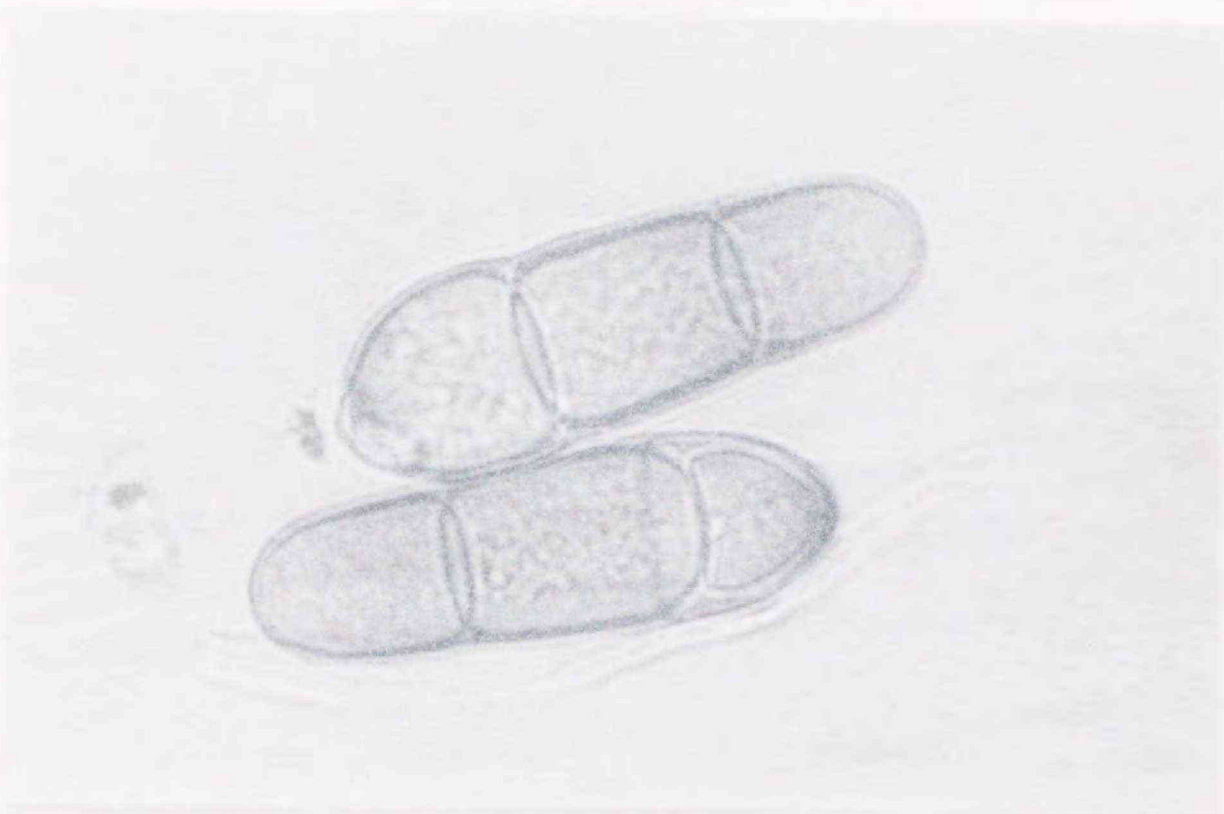


Plate 3. Conidia of *P. teres*.

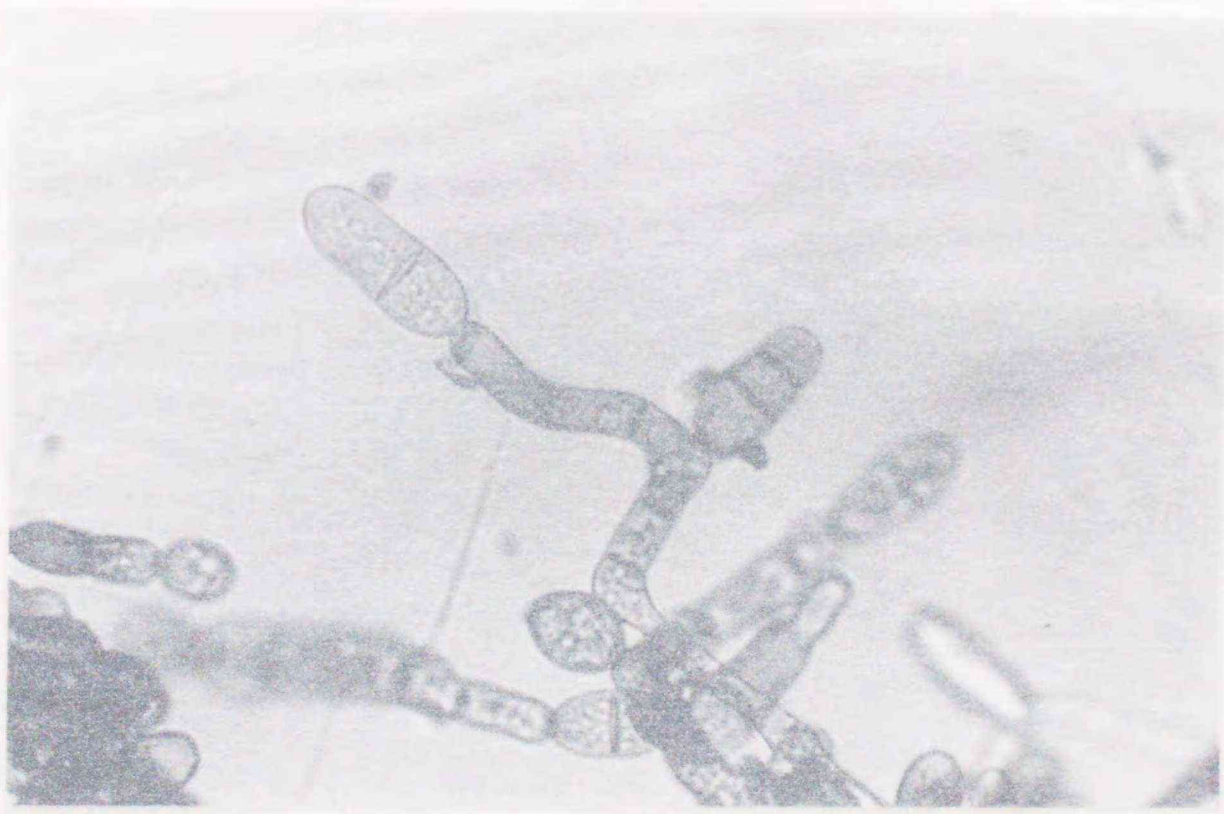


Plate 4. Conidia and conidiophore of *P. teres*.

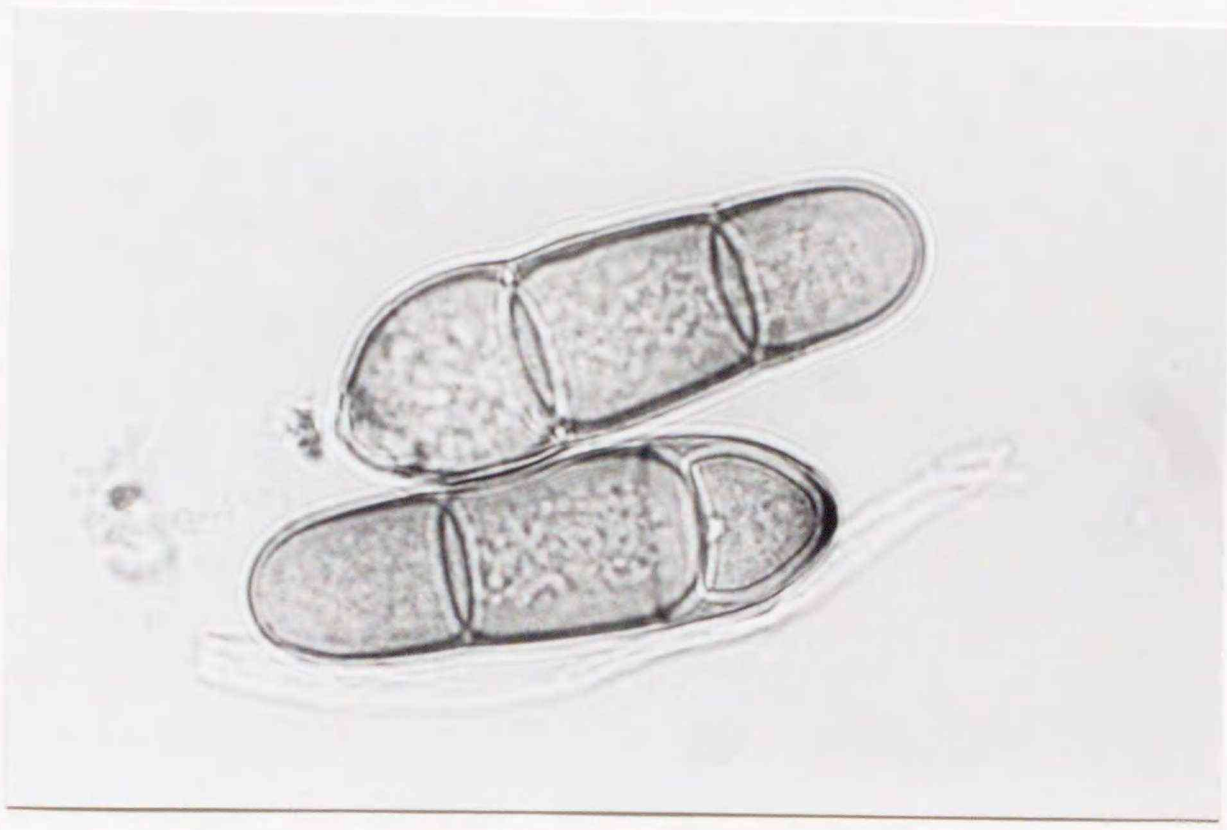


Plate 3. Conidia of *P. teres*.

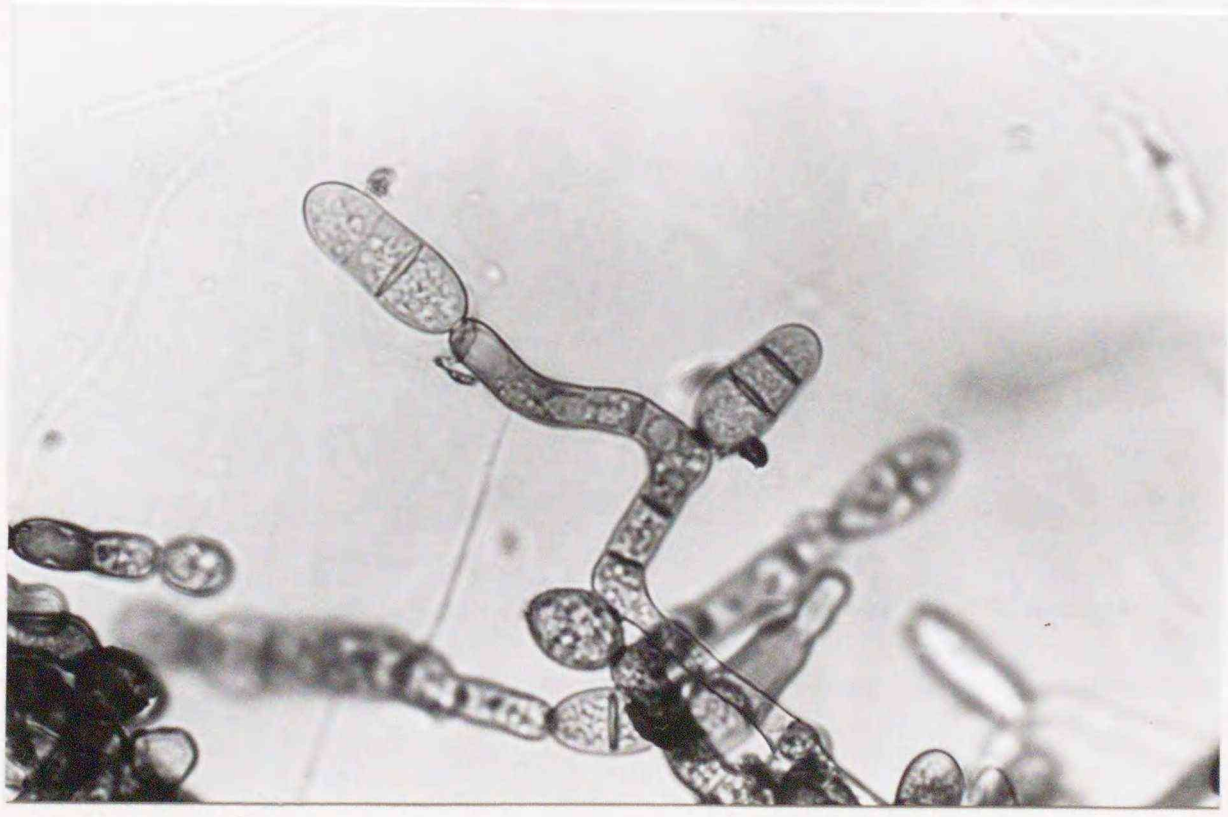


Plate 4. Conidia and conidiophore of *P. teres*.



Plate 5. Inoculated seedlings in a dew chamber.



Plate 6. Inoculated plants just before evaluation.
(left:resistant, right:susceptible)

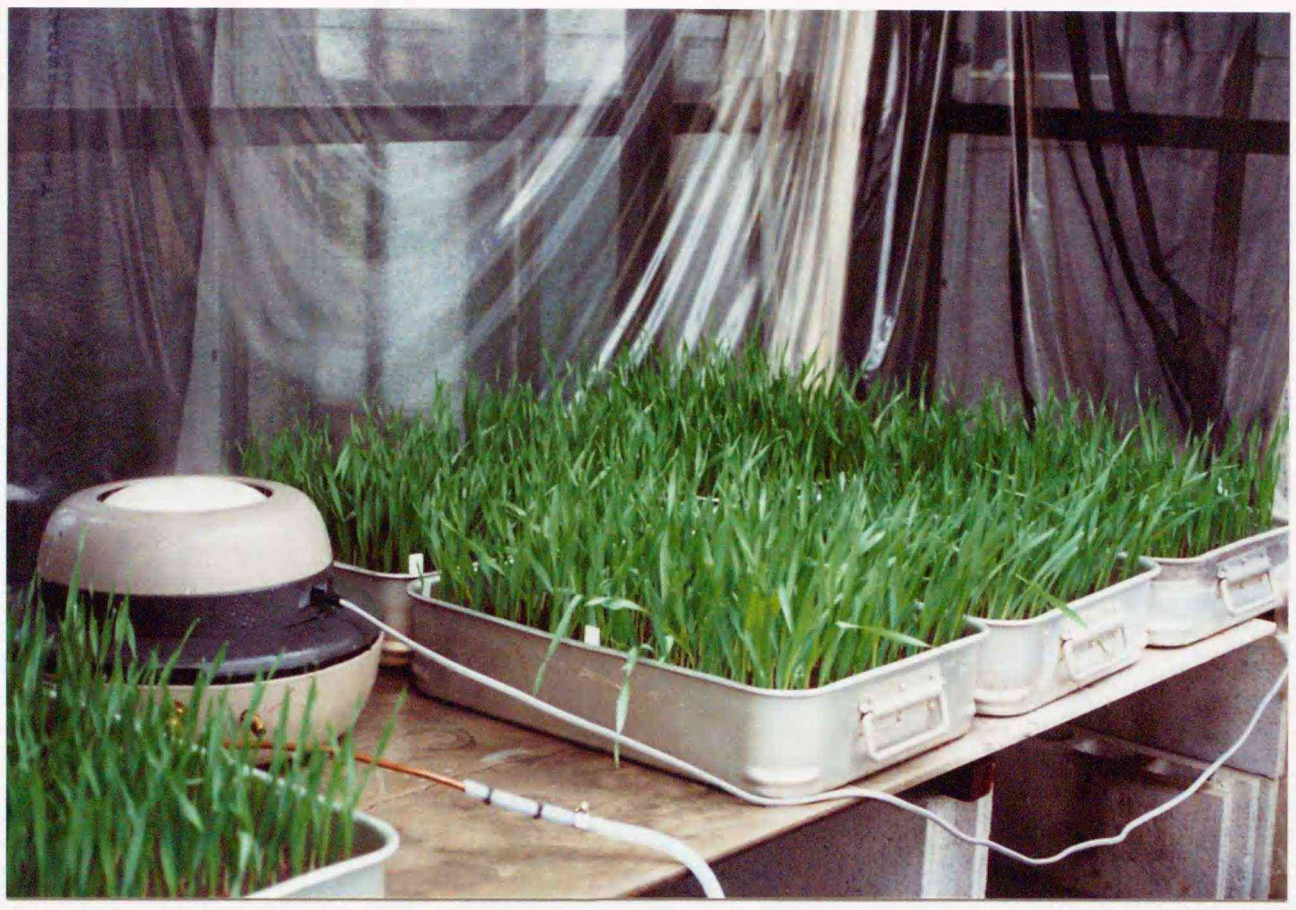


Plate 5. Inoculated seedlings in a dew chamber.

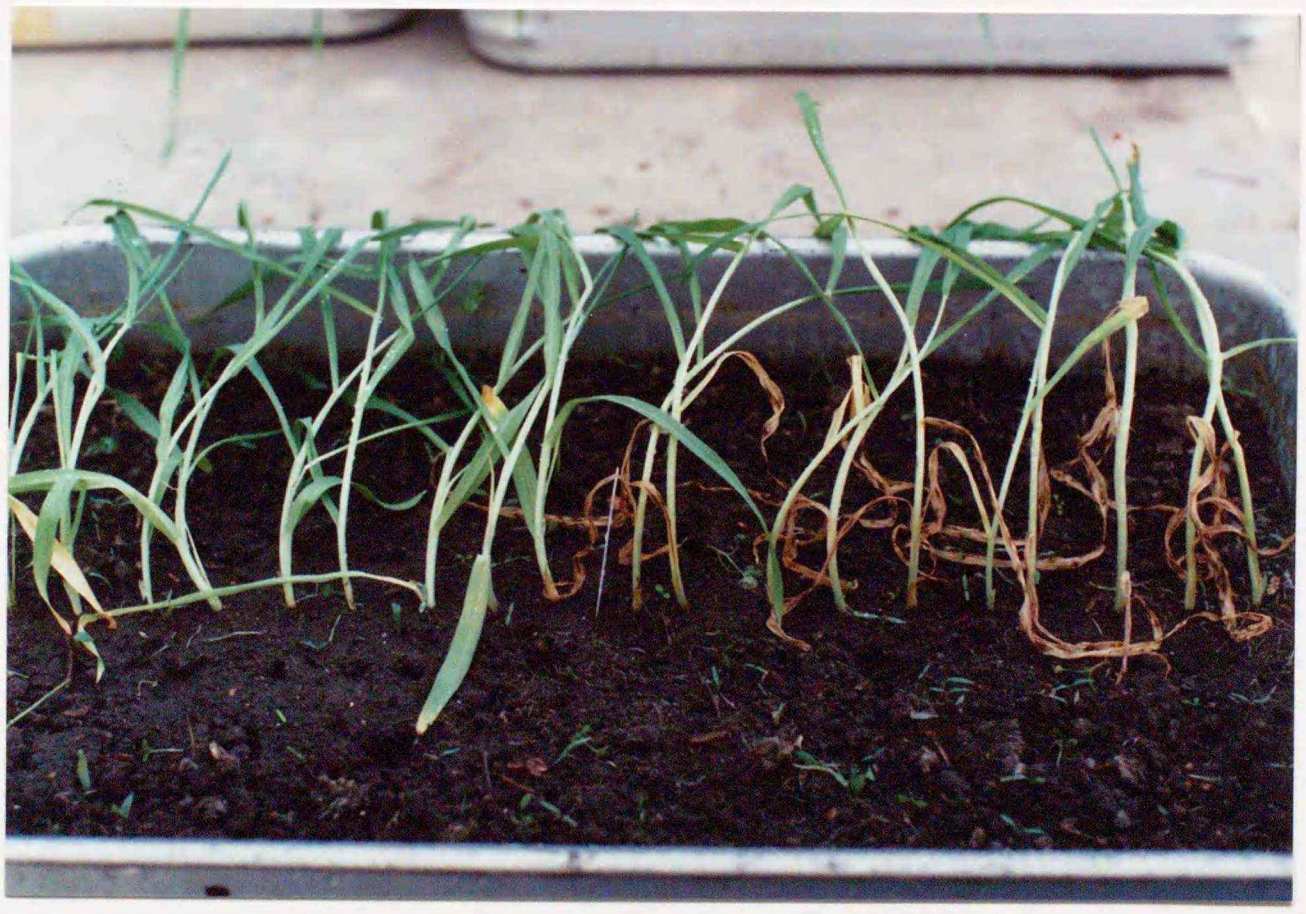


Plate 6. Inoculated plants just before evaluation.
(left:resistant, right:susceptible)

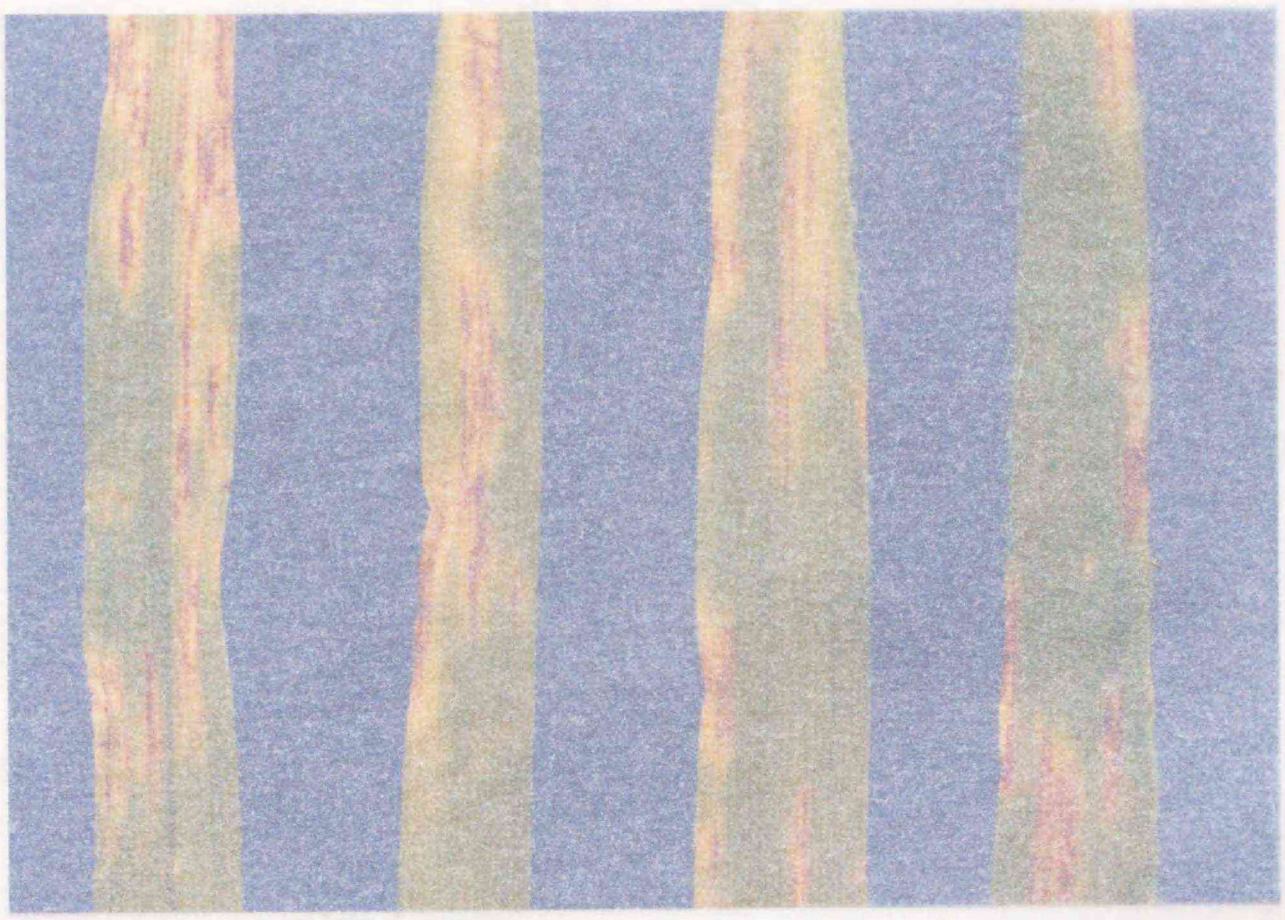


Plate 7. Typical symptoms caused by the inoculation of net-type isolate.

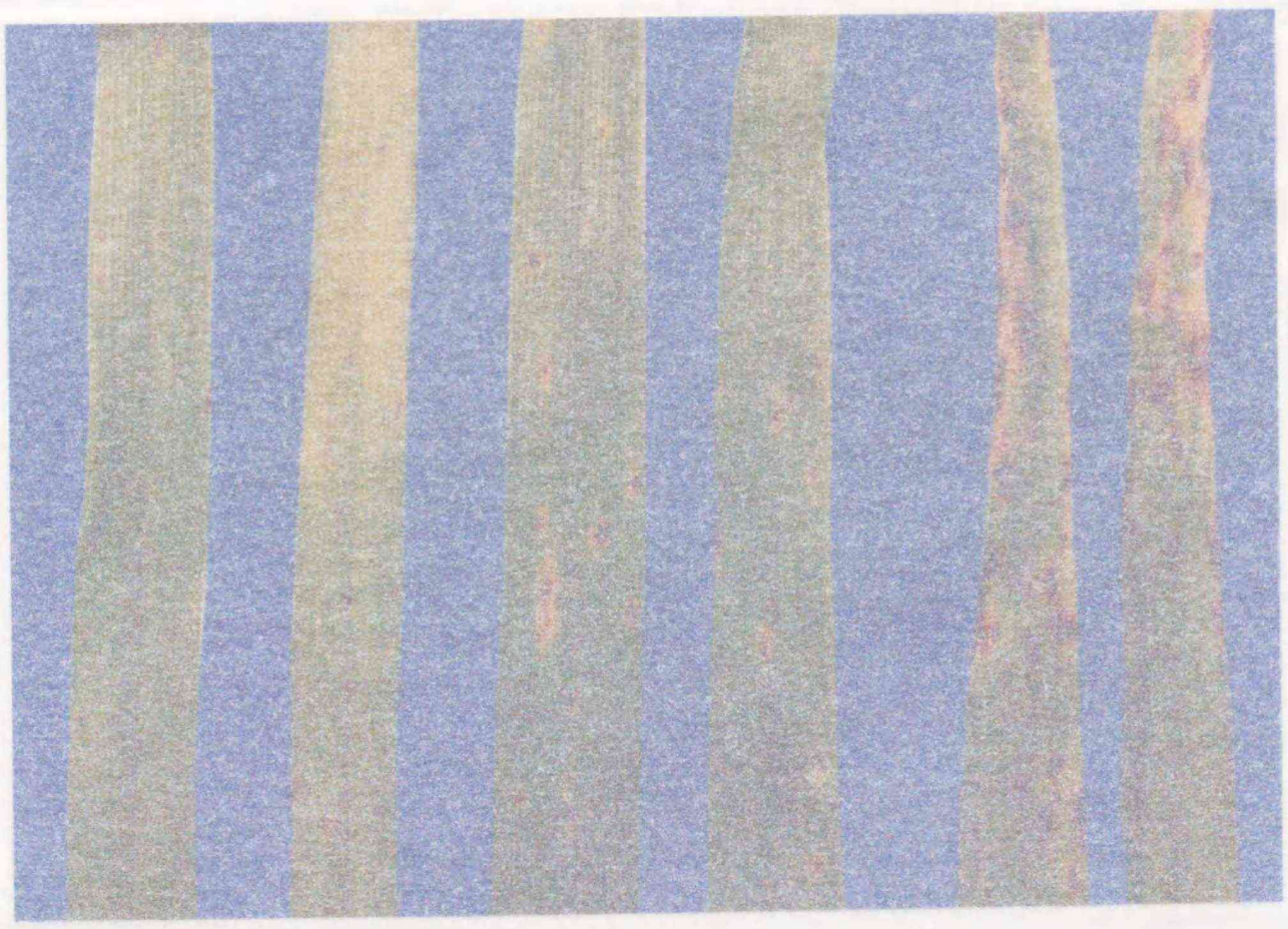


Plate 8. Typical symptoms caused by the inoculation of spot-type isolate.

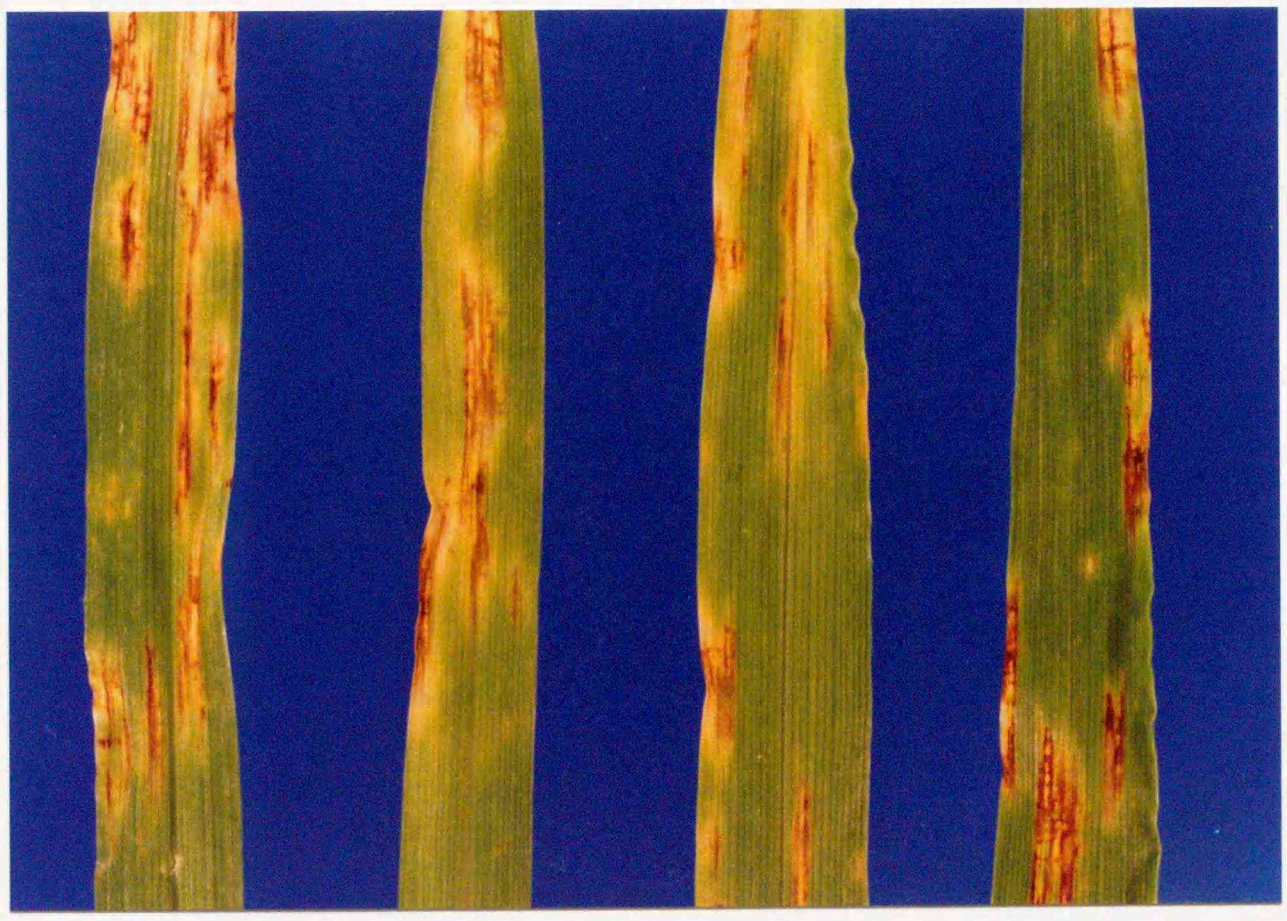


Plate 7. Typical symptoms caused by the inoculation of net-type isolate.

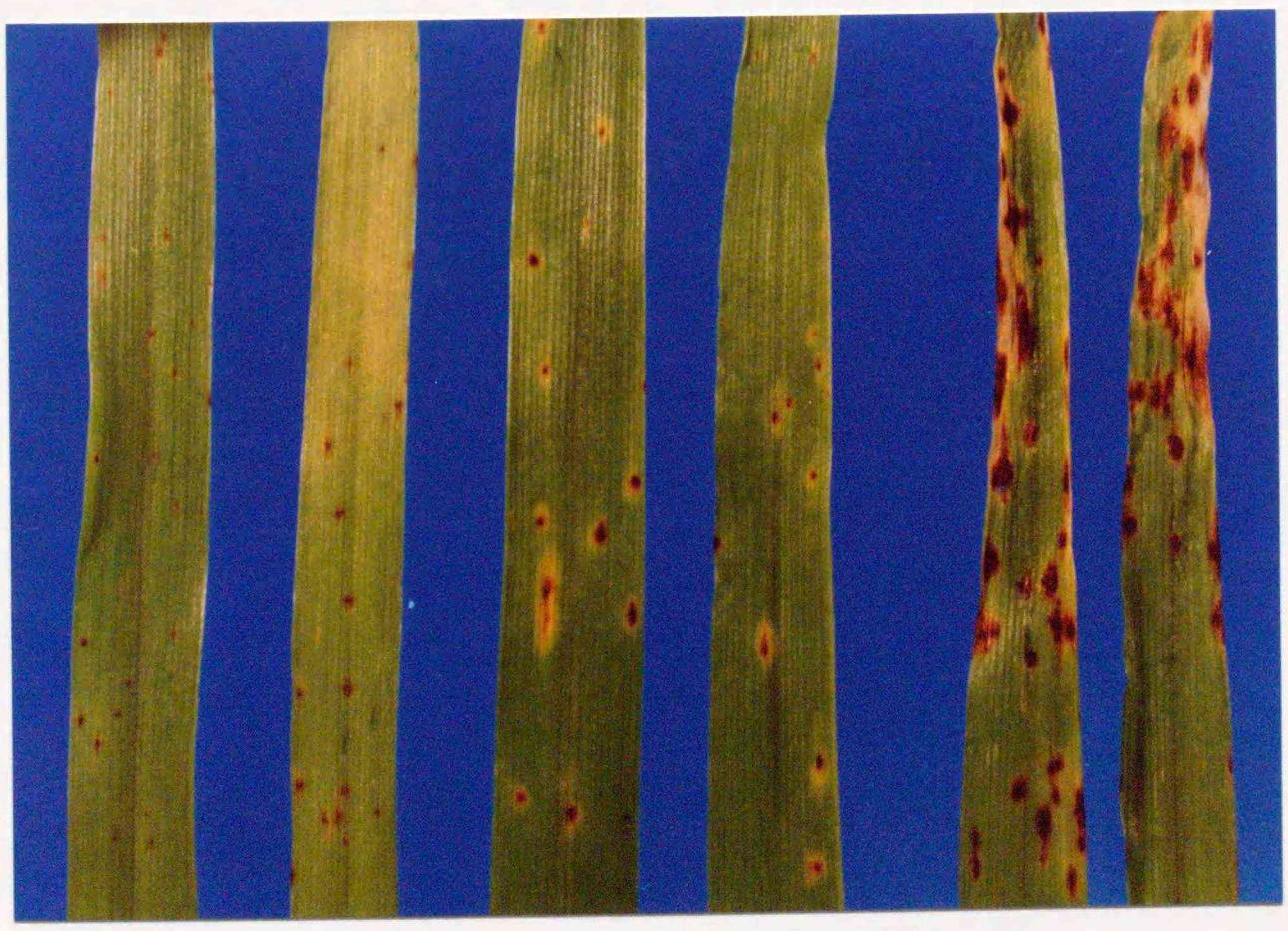


Plate 8. Typical symptoms caused by the inoculation of spot-type isolate.

inches 1 2 3 4 5 6 7 8

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

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

Kodak Gray Scale

C Y M

© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 **M** 8 9 10 11 12 13 14 15 **B** 17 18 19