

葉齢の増加に伴うオオムギの耐雪性の変化

渡邊好昭*・三浦重典・湯川智行・竹中重仁

(農業技術研究機構)

要旨: 積雪地におけるオオムギの重要な形質である耐雪性について、褐色雪腐病抵抗性と積雪下の低温、暗黒、湿潤条件に対する抵抗性とに分けて、葉齢の違いによる抵抗性の変化を検討した。3葉期の個体は1, 2葉期の個体よりも褐色雪腐病抵抗性と低温、暗黒、湿潤条件に対する抵抗性が双方とも高かった。さらに褐色雪腐病抵抗性を葉身における侵入抵抗性と拡大抵抗性に分けてみると、両抵抗性とも葉齢の進んだ個体の上位葉の抵抗性が下位葉に比べ高かった。これらの結果から、褐色雪腐病に対して抵抗性の高い上位葉のある葉齢が進んだ個体が、葉齢の低い個体に比べて抵抗性が高くなると考えられた。一方、第1葉身展開前の個体は、1, 2葉期の個体よりも褐色雪腐病抵抗性、低温、暗黒、湿潤に対する抵抗性とも高く、根雪直前に播種したオオムギが高い耐雪性を示すことを裏付けた。

キーワード: オオムギ, 雪害, 抵抗性, 雪腐病, 葉齢.

北海道, 東北, 北陸地域では, 冬作物の生産を大きく制限する要因の一つは雪害であり, その克服が課題である。耐雪性を向上させる方法として, 雪害抵抗性品種の導入や, 雪害を抑制する栽培法の開発などが有効であり, そのためには, 耐雪性機構の解明が重要である (富山 1955)。

冬作物の耐雪性に関係する栽培要因のうち, 播種期の影響が大きいことは, すでに数多くの報告がある (Bruehl 1982, 渡邊 1984, 湯川 2000, Nakajima and Watanabe 2001)。すなわち, 播種期が早い場合に耐雪性が高くなり, 播種期が遅い場合には耐雪性が低くなり, さらに播種期が極遅く, 出芽直後に積雪下におかれる場合には耐雪性が高くなる。オオムギについても, 早く播種し, 葉齢の進んだ個体の耐雪性が高いこと, 出芽直後の個体の耐雪性が高いことが報告されている (渡邊ら 1988, 湯川・渡邊 1997)。葉齢の進んだ個体が高い耐雪性を示す理由について, 植物体に含まれる貯蔵養分, 特にフルクタンなどの炭水化物が関与することが報告されている (Gaudetら 2001)。また, 出芽直後に積雪下におかれた個体が高い越冬率を示す理由について, 種子に含まれる貯蔵養分が関与することが示唆されている (吉田ら 1994, 湯川・渡邊 1997)。しかし, その耐雪性機構については十分に解明されているとは言えない。

一方, 個体の中の各葉位の耐雪性についてみると, 高松 (1989) は葉齢の進んだ個体の下位葉は, 上位葉よりも枯死割合が高いことを報告している。また, 展開したばかりの最上位葉が生き残り, 下位葉が枯死していることが消雪後の圃場で観察される。個体の場合には葉齢の進んでいない若い個体が耐雪性が低いのにに対し, 個々の葉の場合には上位葉の若い器官が高くなり, 耐雪性の齢に伴う変化は個体と葉とでは一致しないが, この理由については不明である。

そこで, オオムギの葉齢の増加に伴う耐雪性の変化の機構を解明するために, 雪腐病の抵抗性と, 積雪下の環境条件である長期間の低温, 暗黒, 湿潤条件における植物体の

消耗に対する抵抗性の2つに分けて, 葉齢の増加に伴うこれら2つの抵抗性の変化を検討した。また, 雪腐病の抵抗性については, 褐色雪腐病菌の侵入に対する抵抗性 (侵入抵抗性) と, 菌の伸展に対する抵抗性 (拡大抵抗性) に分けて検討した。

材料と方法

1. オオムギの栽培方法

試験には東北, 北陸で六条大麦の主要な栽培品種となっているミノリムギ (*Hordeum vulgare* L., cv. Minorimugi) を供試した。2%次亜塩素酸ナトリウムで消毒して15°Cで催芽した種子を, 消毒された土 (クレハ園芸培土, 1kg当たり窒素0.4g, リン酸1.9g, カリ0.6gを含む) をつめたプラスチック製ポットに播いた。供試植物の栽培は, 福島市にある東北農業試験場 (現東北農業研究センター) 畑地利用部のガラス室 (自然日長) で行った。最低温度を15°Cに設定し, 所定の葉齢に達するまで生育させた後, 2°C 12時間日長, 光合成有効放射 $95 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光条件で1週間の低温順化处理を行った。

2. 葉齢による褐色雪腐病抵抗性の差異

雪腐病菌は, 水田での発生が多いと報告されている (高松 1989) 褐色雪腐病菌 (*Pythium paddicum*) を用いた。人工接種による雪腐病抵抗性の測定は, Takenaka and Yoshino (1989) の方法に従って行った。供試個体の葉齢は0.5, 1, 2, 3齢の4水準とした。雪腐病菌の接種は, ふすま培地で増殖した褐色雪腐病菌を土壌表面に散布し, その上に植物体を倒して, 接種源と植物体が接触するように吸水脱脂綿で覆った。その後, 0.5°C暗黒条件の冷蔵庫内に置き, 接種期間を0, 4, 6, 8週間の4水準とした。所定の接種期間の後, 植物体を最低温度15°Cに設定したガラス室で再生させ, 3日後に葉腐面積率を, 1週間後に再生株率を, 3週間後に地上部を刈り取り乾物重を測定した。葉腐面積率は全葉面積中の枯死葉面積の割合を観

察により求めた。再生株率は、全個体中の再生個体数を観察により求め、中島の方法(1998)に従い、50%の株が枯死する接種期間(LI₅₀)を算出した。試験には1ポット当たり4個体、1処理区3ポットを用いた。

雪腐病の侵入抵抗性の測定は、人工接種による雪腐病抵抗性の測定と同様にふすま培地で増殖した接種源を土壌表面に散布する方法で行った。試験には1葉期の個体の第1葉と4葉期の個体の第1葉、第4葉を用い、それぞれの葉が接種源と接触するように吸水脱脂綿で押さえた。接種期間は1週間として、葉の中央部分の長さ2cmを切り取り、Takenaka and Yoshino (1987)の方法に従ってラクトフェノールアルコールにより葉の葉緑素を除去し、アニリンブルーで雪腐病菌糸を染色して、顕微鏡下で侵入数を数えた。観察した視野数に対する気孔、角皮双方から侵入している数の比を侵入抵抗性の値とした。

雪腐病の拡大抵抗性の測定は、前報(渡辺ら2003)に従って行った。試験には1葉期の第1葉、2葉期の第1葉、第2葉、3葉期の第1葉、第2葉、第3葉を用いた。各葉の中央部に接種源を寒天片を接種して、接種位置から基部方向に伸びた病斑長を拡大抵抗性の値とした。1葉期の個体は1ポット当たり6個体、2葉期の個体は1ポット当たり3個体、3葉期の個体は1ポット当たり2個体とし、試験には12個体を用いた。

3. 葉齢による低温、湿潤、暗黒条件に対する抵抗性の差異

試験に供試したオオムギの葉齢は0.5, 1, 2, 3齢の4水準とした。低温、暗黒、湿潤処理は、水を張ったバットにポットで生育させた植物体を入れ、黒色のポリエチレン袋で覆って暗黒、湿潤条件を保ち、0.5℃に設定した冷蔵庫内に置いて行った。処理期間は、0, 4, 8, 12週間の4水準とした。低温、湿潤、暗黒処理の終了後、ガラス室(最低温度15℃、自然日長)に移し、1週間後に再生した個体を生存個体として、再生株率を算出した。また、処理終了時、再生1週間、2週間の乾物重を測定して、相対生長率(RGR)を算出した。1ポットに5個体を生育させ、1処理当たり3ポットを用いた。

結 果

1. 葉齢による褐色雪腐病抵抗性の差異

人工接種による褐色雪腐病の被害は、葉齢により違いがみられ、1葉期、2葉期の個体は、3葉期の個体に比べ褐色雪腐病抵抗性が低かった(第1表)。接種期間4週間では、1葉期、2葉期の個体は全て枯死したが、3葉期の個体は全て再生した。接種期間6週間では、3葉期の個体でも再生株率が17%まで低下し、1葉期、2葉期と有意な差がなくなったが、葉腐面積率には有意差が認められた。一方、極若い0.5葉期の個体は、1葉期、2葉期の個体よりも褐色雪腐病抵抗性が高かった。接種期間4週間では、

第1表 オオムギの葉齢の違いが褐色雪腐病の被害に及ぼす影響

接種期間	葉齢	葉腐面積率 (%)	再生株率 (%)	再生乾重 (g/ポット)
0週間	0.5	0	100	3.25 b
	1	0	100	6.25 a
	2	0	100	6.80 a
	3	0	100	5.88 a
4週間	0.5	44 a	84 a	1.04 b
	1	100 b	0 b	0 c
	2	100 b	0 b	0 c
	3	43 a	100 a	2.18 a
6週間	0.5	99 b	42	0.01
	1	100 b	0	0
	2	100 b	0	0
	3	91 a	17	0.15
8週間	0.5	100	8	0.003
	1	100	0	0
	2	100	0	0
	3	99	0	0

無記入及び同一英文字はTukeyの方法で5%レベルで有意差がないことを示す。

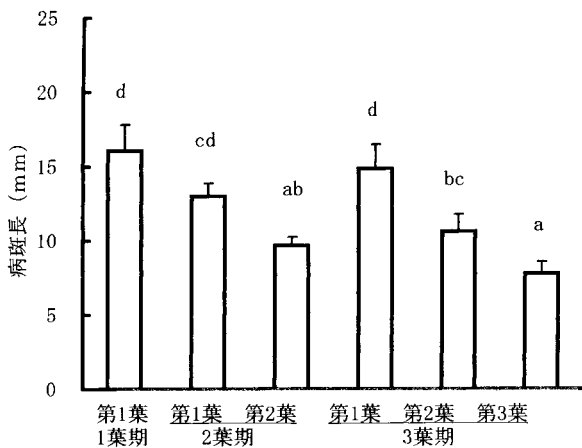
第2表 オオムギの葉齢と葉位の違いによる褐色雪腐病菌糸の侵入数の差異。

葉齢	葉位	観察視野数	気孔侵入数	角皮侵入数	侵入数/視野数
1	1	13	49	7	4.3
4	1	10	83	30	11.3
4	4	108	22	11	0.3

0.5葉期の個体は、3葉期の個体と同等の葉腐面積率、再生株率の値で、1葉期、2葉期の個体よりも抵抗性が高かった。接種期間6週間では、0.5葉期の葉腐面積率は1葉期、2葉期の個体と同等の値になったが、再生株率では3葉期の個体を上まいった。接種期間8週間では、1~3葉期の個体は再生しなかったが、0.5葉期の個体は8%が再生した。LI₅₀は0.5葉期では5.7週、1葉期、2葉期では2.0週、3葉期では5.2週となり、1葉期、2葉期の若い個体は葉齢の進んだ個体よりも褐色雪腐病抵抗性が弱い、第1葉が展開する前の極若い0.5葉期の個体は3葉期と同等の褐色雪腐病抵抗性を示した。

再生乾物重は、接種期間0週間、すなわち無接種の条件では1葉期から3葉期まで差がみられなかったが、0.5葉期は小さかった(第1表)。接種期間4週間では、1葉期、2葉期は再生せずに0となった。再生した0.5葉期と3葉期の乾物重を比較すると、0.5葉期の方が小さかった。接種期間6週間でも、0.5葉期は3葉期に比べて再生株率が高いが再生乾物重は小さい傾向を示した。以上の結果から極若い0.5葉期の個体は、3葉期の個体と同等の褐色雪腐病抵抗性を示すが、再生量は小さいものと考えられた。

褐色雪腐病菌に対する侵入抵抗性は、葉齢と葉位により違いがあった(第2表)。4葉期において、展開した直後の第4葉の侵入数は、下位葉の第1葉よりも少ない傾向があった。1葉期の第1葉の侵入数は4葉期の個体の第1葉よりも少なかったが、4葉期の展開直後の第4葉よりも多くなっていた。



第1図 オオムギの葉齢と葉位の違いによる褐色雪腐病拡大抵抗性の差異。同一英文字は Tukey の方法で5%レベルで有意差がないことを示す。

褐色雪腐病菌に対する拡大抵抗性も葉齢、葉位で有意に変化した(第1図)。1葉期の第1葉では病斑長が長く拡大抵抗性は低かった。2葉期の第1葉では、1葉期の第1葉と同等の低い抵抗性であったが、上位葉の第2葉は第1葉よりも有意に病斑長が短く、抵抗性が高かった。3葉期の第1葉、第2葉、第3葉は上位葉になるに従い病斑長が短くなり、拡大抵抗性が高い傾向を示した。

2. 葉齢による低温、湿潤、暗黒条件に対する抵抗性の差異

低温、湿潤、暗黒期間が4週間までは、再生株率はどの葉齢でも100%となった(第3表)。低温、湿潤、暗黒期間が8週間になると、再生株率の低下が見られ、1葉期では3葉期よりも有意に低くなった。一方、葉齢が0.5の場合には1葉期と比較して再生株率が高い傾向にあった。低温、湿潤、暗黒期間が12週間になると、葉齢にかかわらず再生株率は0%となり、全ての個体が枯死した。

生存した個体の乾物重は、処理終了直後の0週では、低温、湿潤、暗黒処理期間に関わらず、葉齢が進んだものほど大きくなる傾向があり、3葉期でもっとも大きく、1葉期と0.5葉期で小さくなった。再生1週間後、2週間後の乾物重も葉齢が進んだものほど大きくなる傾向があり、RGRは葉齢により明確な差がなかった。これにより、葉齢が進んだ個体が再生時に乾物重が大きくなる原因として、成長速度が大きかったわけではなく、再生を開始する時の乾物重が大きかったためと考えられた。

考 察

本州の寒冷地における雪害は、雪腐病による被害と、長期間の低温、暗黒、湿潤下に置かれることでの消耗による枯死の2つの原因が考えられる。寒地では凍害などが考えられるが、積雪深が50 cm以上ある場合には、地表の温

第3表 オオムギの葉齢が低温、湿潤、暗黒条件での再生株率とその後の再生に及ぼす影響。

低温、湿潤 暗黒処理 期間	葉齢	再生株率 (%)	乾物重 (mg/個体) 再生期間		
			0週	1週	2週
0週間	0.5	100	24 c	56 d	172 c
	1	100	44 c	124 c	205 c
	2	100	78 b	180 b	354 b
	3	100	186 a	304 a	558 a
4週間	0.5	100	20 c	30 c	96 c
	1	100	24 c	56 c	112 c
	2	100	48 b	128 b	358 b
	3	100	128 a	258 a	596 a
8週間	0.5	86	16 c	16 b	48 b
	1	69	24 c	32 b	124 b
	2	80	40 b	50 b	88 b
	3	96	118 a	150 a	346 a
12週間	0.5	0	-	-	-
	1	0	-	-	-
	2	0	-	-	-
	3	0	-	-	-

同一英文字は Tukey の方法で5%レベルで有意差がないことを示す。

度は0°Cに保たれ、麦類や牧草には凍害は発生しないことが報告されている(松尾ら1944)。また、積雪の凍結により積雪下の酸素濃度が低下し、作物が窒息することが報告されている(Andrews 1996)が、発生は極低温地帯に限られている。従って、寒冷地における耐雪性には、雪腐病に対する抵抗性と低温、暗黒、湿潤条件に対する抵抗性の2つの要因が関与しているものと考えられる。雪腐病は糸状菌による病害であり、その抵抗性は、病原菌の侵入に対する抵抗性と、侵入後の拡大に対する抵抗性に分けて考えることができる。また、長期の低温、暗黒、湿潤条件に対する抵抗性は、再生株率で表される再生能力と、再生乾物重で表される再生能力に分けて考えることが可能である。本研究では、オオムギの葉齢が耐雪性に及ぼす影響について、褐色雪腐病抵抗性と長期の低温、暗黒、湿潤条件に対する抵抗性の要因に分けて検討した。

葉齢が進んだ個体の耐雪性が高いことは、これまでに行われた多くの播種期試験の結果から明らかであるが、本試験の結果から、褐色雪腐病抵抗性と長期の低温、暗黒、湿潤条件に対する抵抗性の2つの要因とも、葉齢の進んでいない個体よりも葉齢が進んだ個体が強いことが明らかとなった。

さらに、褐色雪腐病抵抗性について詳細に見ると、侵入抵抗性は、葉齢が進んだ個体では、下位葉で菌の侵入数が増加したが、上位葉では侵入数が著しく少なくなった。また、拡大抵抗性についても同様に、下位葉で病原菌の進展が大きいが、上位葉では進展が小さくなり、若い葉で褐色雪腐病抵抗性が高くなる傾向がうかがわれた。さらに、5葉期の第5葉を使った実験でも、葉の基部の拡大抵抗性が葉の先端の拡大抵抗性よりも高いことを確かめており、若い組織で褐色雪腐病菌に対する抵抗性が高くなることが考えられる。

葉齢の進んだ個体では、下位葉の雪腐病抵抗性が低いにもかかわらず、上位葉における侵入抵抗性、拡大抵抗性が高いことで個体全体の褐色雪腐病抵抗性が高くなった。一つの個体の中では、若い組織の抵抗性が個体全体の抵抗性に密接に関係していることが考えられるが、この点についてはさらに検討する必要がある。

播種直後の葉身が完全に展開していない0.5葉期の個体では、耐雪性は1葉期よりも強かった。人工接種法により測定した褐色雪腐病抵抗性においても、また、低温、暗黒、湿潤条件に対する抵抗性でも同様であった。これらの結果は、コムギについて吉田ら(1994)が、オオムギについて湯川・渡邊(1997)が行った圃場における試験結果と同様の傾向を示した。出芽直後の個体の耐雪性が高まる理由について、種子の胚乳養分が関与し、播種時期が遅いほど越冬率が高くなるのは、種子に残る養分の量が関係していることが考えられる(吉田ら1994, 湯川・渡邊1997)。また、湯川ら(2001)は根雪前播種の小麦の越冬率と種子重の間に関連があることを報告している。従来から耐雪性と貯蔵養分の間には相関関係があることが知られており、出芽直後の個体の耐雪性と胚乳養分の間には密接な関係が存在することが考えられる。一方、褐色雪腐病抵抗性についてみると、0.5葉期の個体については葉身が展開していないために侵入抵抗性、拡大抵抗性に分けて検討することができなかった。そのため、出芽直後の個体が、雪腐病抵抗性が高いのか、あるいは、葉身が展開していないために土壌との接触が少なく、雪腐病と遭遇しないために再生株率が高くなったのかは明確ではなく、今後、さらに検討する必要がある。

引用文献

- Andrews, C. J. 1996. How do plants survive ice? *Ann. Bot.* 78: 529–536.
- Bruhl, G. W. 1982. Developing wheat resistant to snow mold in Washington State. *Plant Dis. Rep.* 66: 1090–1095.
- Gaudet, D. A., A. Laroche and B. Puchalski 2001. Seeding date alters carbohydrate accumulation in winter wheat. *Crop Sci.* 41: 728–738.
- 松尾孝嶺・野村正・岩切嶺 1944. 農作物の雪害防除に関する試験成績. 農商省農政局, 東京. 8–15.
- 中島隆 1998. コムギの紅色雪腐病抵抗性に関する研究. *東北農試研報* 94: 53–98.
- Nakajima, T. and Y. Watanabe 2001. Environmental predisposition of plant to snow mold. In Iriki N, D. A. Goudet, A. M. Tronsmo, N. Matsumoto, M. Yoshida and A. Nishimune eds., *Low temperature plant microbe interactions under snow*. Hokkaido Natl. Agric. Exp. Stn., Sapporo. 23–35.
- 高松進 1989. 麦類雪腐病—とくに褐色雪腐病の発生生態に関する研究. *福井県農試特別報告* 9: 1–135.
- Takenaka, S. and R. Yoshino 1987. Penetration of *Typhula incarnata* in wheat plants differing in resistance. *Ann. Phytopath. Soc. Jpn.* 53: 566–569.
- Takenaka, S. and R. Yoshino 1989. Development of suitable technique for testing resistance of wheat cultivars to three snow mold diseases. *JARQ.* 22: 284–289.
- 富山宏平 1955. 麦類雪腐病に関する研究. *北海道農試研報* 47: 1–234.
- 渡邊好昭 1984. ムギ, ナタネの雪害. *北陸農業研究資料* 10: 23–25.
- 渡邊好昭・湯川智行・塩谷哲夫 1988. 大麦の播種期と雪害. *北陸作物学会報* 23: 67–69.
- 渡邊好昭・三浦重典・湯川智行・竹中重仁 2003. 葉身を用いた麦類の褐色雪腐病に対する拡大抵抗性測定法. *日作紀* 72: 89–92.
- 吉田みどり・阿部二郎・森山真久・高屋武彦 1994. 初冬播きした春播コムギの越冬性及び低温発芽機構. *北海道農試研報* 159: 59–66.
- 湯川智行・渡邊好昭 1997. 北陸地域におけるオオムギ, コムギの極晩播栽培. *日作紀* 66: 501–502.
- 湯川智行 2000. 雪害・凍害・寒害. (2) 回避技術の開発. 農林水産技術会議編. 麦 高品質化に向けた技術開発. 農林統計協会, 東京. 291–304.
- 湯川智行・大下泰生・粟崎弘利・渡辺治郎 2001. 春播コムギの根雪前播種栽培における越冬性の低下要因と改善. *日作紀* 70: 568–574.

Effects of Plant Age on Development of Resistance to Snow Injury in Winter Barley : Yoshiaki WATANABE^{*1)}, Shigenori MIURA²⁾, Tomoyuki YUKAWA³⁾, Shigehito TAKENAKA³⁾ (¹⁾*Natl. Inst. Crop Sci., Tsukuba 305–8518, Japan* ; ²⁾*Natl. Agric. Res. Cent. for Tohoku Region* ; ³⁾*Natl. Agric. Res. Cent. for Hokkaido Region*)

Abstract : This study researched how the age of winter barley affects the plant's resistance to snow injury. Two experiments were conducted for the study. The first experiment focused on the change in resistance to snow rot disease, and the second experiment tested plant viability under cold, dark, and wet conditions. The resistance of the third-leaf stage plant to snow rot disease was higher than that of the first- or second-leaf stage plant. The penetration and development of snow rot disease were restricted to the young leaf blade of the old plants. The high resistance of the young leaf might be one of the reasons for the high resistance observed in old plants. The viability of the old plants under cold, dark, and wet conditions was higher than that of young plants. The resistance to snow rot disease and the viability under cold, dark, and wet conditions of the plant in the first-leaf unfolded stage were higher than that of the plant in the first-leaf stage. These results demonstrate that both resistance to snow rot disease and viability under cold, dark, and wet conditions are causes for change in resistance to snow injury with plant age.

Key words : Barley, Plant age, Resistance, Snow injury, Snow mold.