

ビールオオムギにおけるオオムギ縞萎縮病抵抗性遺伝子 集積品種の育成とその普及

栃木県農業試験場 ^{そうとめ}五月女 ^{としのり}敏範・^{おおぜき}大関 ^{みか}美香
宇都宮大学 農学部 ^{にし}西 ^{がわ}川 ^{ひさ}尚 ^し志

はじめに

我が国において、本格的なビール醸造は1869年から開始された。当初その原料となる麦芽（モルト）はすべて輸入に頼っていたが、1876年に北海道の札幌麦酒製造所が農家や屯田兵と特約栽培を行い、我が国のビールオオムギ生産が始まった。その後、本州でも栽培が開始され、大正末期には1道28府県にて生産が行われるに至る。現在、国内の約4割を生産している栃木県でのビールオオムギ生産は、1901年ごろから始められ、1917年以降は全国一の生産県となっている（増田ら、1993）。そのため、栃木県での生産の安定は、我が国のビールオオムギ生産における重要な課題である。また、ビールは常に銘柄に応じた同一な味や品質で製造しなければならないため、主原料であるビールオオムギには、安定して優れた品質と生産が要求される。なお、オオムギには植物学のあるいは作物として二条オオムギと六条オオムギに分類されるが、我が国においてはビール原料として最も重要とされるエキスを高めるために、子実（粒）が大きくなる二条オオムギをビールオオムギとして栽培、品種改良してきたことから、通常、ビールオオムギはビール醸造用二条オオムギをいう。また、オオムギには穀皮が貼り付いているカワムギとコムギのように穀皮（内外穎）が剥がれてしまうハダカムギとがあるが、穀皮は麦芽製造時の発芽低下抑制や麦汁ろ過の際にろ過材として働くので、ビールオオムギといえはカワムギを指す。

このビールオオムギ生産において、最も重大な病害はオオムギ縞萎縮病で、本病に罹病すると著しい減収や醸造用品質の低下を招く（藤井ら、1984；氏原ら、1984；渡辺ら、1995；山口ら、2002）。最近では、我が国だけでなくヨーロッパや韓国の冬作オオムギにおいても重要

な病害になっている（FRIEDT and FOROUGHIER, 1987）。本病はネコブカビ類の *Polymyxa graminis* により媒介されるオオムギ縞萎縮ウイルス *Barley yellow mosaic virus* (BaYMV) によって引き起こされる土壤伝染性のウイルス病であり（遠山・草葉、1970）、抵抗性品種を作出する以外に有効な防除手段はない（大兼ら、1988；渡辺ら、1995）。本病に対する抵抗性遺伝資源の探索の結果、多数の抵抗性品種および抵抗性遺伝子が見いだされている（KAWADA and TSURU, 1987；KAWADA, 1991；KONISHI et al., 2002）。その抵抗性遺伝子は *rym* の記号で表され、現在では *rym1* ~ *rym19* まで報告されている。

ビールオオムギにおけるオオムギ縞萎縮病抵抗性品種育成は、栃木県農業試験場（以下、栃木農試とする。）では1964年に始められ（増田ら、1993；栃木県農業試験場栃木分場、2006）、1985年に木石港3由来の第3染色体長腕上に座乗する抵抗性遺伝子 *rym5* を持つ世界初の抵抗性ビールオオムギ品種‘ミサトゴールドン’を育成した（KOBAYASHI et al., 1987）。その後も *rym5* を持つ多くの抵抗性品種が育成された結果、病害の防除とビールオオムギの安定生産に大きな成果を上げてきている。

ところで、日本国内に多く存在しているオオムギ縞萎縮ウイルスの多くはI型である（柏崎、1990）が、近年ウイルスの系統分化が明らかになり（KASHIWAZAKI et al., 1989）、各種品種（抵抗性遺伝子）との反応により、オオムギ縞萎縮ウイルスI、II、III型と今回の調査で明らかになったIV、V型（以下、I、II、III、IV、V型とする。）に分類される（五月女ら、2010）。ビールオオムギで利用されてきた抵抗性遺伝子 *rym5* を犯すIII型は、栃木県をはじめとする北関東のビールオオムギ主産地で被害が拡大し（戸嶋ら、1991；五月女ら、1997）、近年は北九州でも面的な広がりを見せている。その結果、従来の *rym5* を持つオオムギ縞萎縮病抵抗性ビールオオムギ品種では、その安定生産は望めなくなった（山口ら、2002）。一方、日本の在来の六条オオムギが持つ抵抗性遺伝子 *rym3* はI型に加えてIII型にも抵抗性を示し（KASHIWAZAKI et al., 1989）、1980年より *rym5* 以外の新しいオオムギ縞萎縮病抵抗性遺伝子としてその導入が図られてきた（藤井ら、1981）。

Studies on Breeding of Malting Barley with Pyramided *Barley Yellow Mosaic Virus* Resistance Genes and the Extension of the New Resistant Cultivar. By Toshinori SOTOME, Mika OZEKI and Hisashi NISHIGAWA

（キーワード：ビールオオムギ、オオムギ縞萎縮病、抵抗性遺伝子、集積、育成）

オオムギ縞萎縮ウイルス系統	I	II	III	IV (大田原)	V (山口)
I		98	98	97	96
II	98		97	96	96
III	98	98		97	96
IV (大田原)	97	97	97		96
V (山口)	97	97	97	97	

アミノ酸レベル

塩基レベル

図-1 オオムギ縞萎縮ウイルスゲノム (coat protein) の相同性検索結果 (%)

これまで、栃木農試が選抜、育成したビールオオムギ品種は、現在国内のほぼ9割を占めている。栃木農試の育種プログラムでは、交配母本の播種後、5年目から生産力など農業特性の調査とビール醸造用麦芽品質検定(以下、麦芽検定とする。)を行い、その後7年間同様の調査を行い、13年目に品種登録が可能となる。このうち5年間はビール大麦合同比較試験にて、ビール会社、各県農業試験場が共同で同様の調査を行い、地域適応性を含めて、優良性を確認する。特に麦芽検定では、エキスやジアスターゼ力等ビール原料にかかわる14項目について調査を行い、1項目でも不適であった場合には他の項目や農業特性が優れていても、決してビールオオムギ品種になることはない。さらに、品種登録出願後には、2年間にわたってビール会社が工場規模(各社40~90トン)で試験を実施し、ビール原料の可否を調べ、実際に栽培されるまでには16年を要する。このようなこともあり、オオムギ縞萎縮病抵抗性品種の育成は、抵抗性遺伝子を持った外国や在来種との交配から普及品種ができるまでに、20年以上を要してきている(吉田ら, 1988)。また、抵抗性遺伝子を導入しても前述のとおりその遺伝子を犯すウイルス系統が出現して抵抗性の崩壊が起き、そのたびに抵抗性育種は振り出しに戻っていた。

そこで、これらオオムギ縞萎縮病に抵抗性となるビールオオムギ品種の育成を目指し、オオムギ縞萎縮ウイルス系統解析、オオムギ縞萎縮病抵抗性遺伝子集積法の開発と品種の育成、そしてその品種の普及に関し概要を報告する。

I オオムギ縞萎縮ウイルス系統解析と育種的対応

1 ウイルスゲノムの分子系統解析

オオムギ縞萎縮ウイルスI型, II型, III型に加えて、新たに見つかった栃木県大田原市の系統(大田原系統)

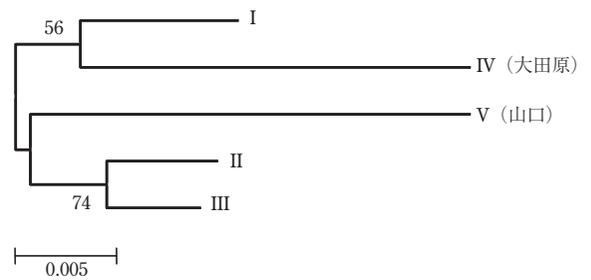


図-2 オオムギ縞萎縮ウイルスゲノム (coat protein) を基にした分子系統樹
作成は、MEGA4 (TAMURA et al., 2007) にて行った。系統樹内の数値は、ブートストラップ確率値。

と未同定であった山口県山口市の系統(山口系統)について、ウイルスゲノムのcoat protein(以下、CP)の塩基配列とアミノ酸配列を用いた相同性検索を行ったところ(NISHIGAWA et al., 2008)、I~III間での相同性は97%以上であったが、I~IIIと大田原系統間やI~IIIと山口系統間では96~97%と低い値を示した(図-1)。さらに、アミノ酸配列を用いて作成した分子系統樹解析において(TAMURA et al., 2007; 図-2)、ブートストラップ値も低かったことにより(下平, 2002)、大田原系統と山口系統は他のどの系統とも近縁ではなく、独自の進化を遂げた可能性が示唆された。

2 各判別品種による反応

オオムギ縞萎縮病の検定を行っているI型(栃木県栃木市)、II型(茨城県つくばみらい市)、III型(栃木県栃木市)、大田原系統、山口系統圃場に、二条大麦の判別品種(五月女ら, 1997; 河田・五月女, 1998)14品種を播種し(表-1)、モザイクの発症程度や黄化程度、エライザ法にて抵抗性反応を調査した(図-3)。それぞれのウイルス系統に対する結果は、表-1のとおりであ

表-1 オオムギ縮萎縮ウイルス系統に対する各品種の抵抗性反応

品種名	オオムギ縮萎縮ウイルス系統					抵抗性遺伝子
	I	II	III	IV (大田原)	V (山口)	
ニューゴールドン	S	S	S	S	S	なし
あまぎ二条	S	R	S	S	S	<i>rym6</i>
御堀裸3号	R	S	R	R	R	<i>Rym2</i>
ミカモゴールドン	R	R	S	R	R	<i>rym5</i>
サチホゴールドン	R	R	R	S	S	<i>rym3</i>
はがねむぎ	R	R	R	S	S	<i>rym3</i>
なす二条	S	R	R	S	S	<i>rym</i> ナス (仮称)
スカイゴールドン	R	R	R	R	R	<i>rym3</i> , <i>rym5</i>
中泉在来	R	R	R	R	R	<i>rym3</i> , <i>rym5</i>
木石港3	R	R	R	R	R	<i>rym1</i> , <i>rym5</i>
縮系4 (徳島モチ裸)	R	R	R	S	S	<i>rym7t</i>
三月	R	S	S	R	S	<i>unknown</i>
早木曾2号	R	—	R	S	R	<i>unknown</i>
浦項皮麦3	R	—	R	S	R	<i>unknown</i>

R: 抵抗性, S: 罹病性, —: 不明.

大田原系統は2006年および2007年, 山口系統は1998年および2007年調査結果. 両年間に反応の差はなかった.

I, II, III型は河田・五月女(1998)より引用, 付記した.

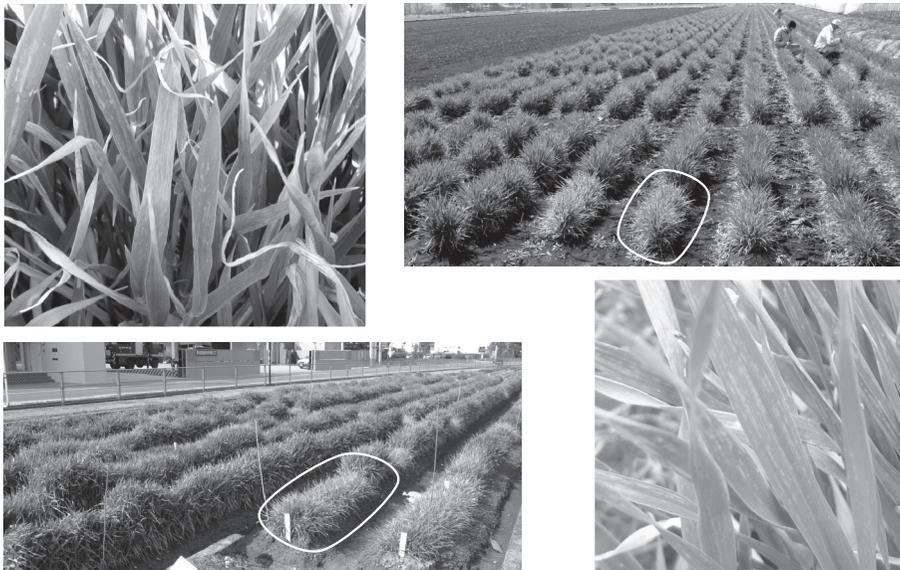


図-3 オオムギ縮萎縮ウイルスIV型系統およびV型系統における発病の様子

IV型系統: 栃木県大田原市圃場(右上, 白丸はサチホゴールドン)と発病の様子(右下).

V型系統: 山口県山口市圃場(左下, 白丸はサチホゴールドン)と発病の様子(左上).

オオムギ縮萎縮ウイルス抵抗性遺伝子 *rym3* を持つサチホゴールドンは罹病し, 株の萎縮, 葉の黄化, モザイク症状が見られる.

る。新しく発見された大田原系統および山口系統は, I型系統に似た反応を示したが, 抵抗性遺伝子 *rym3* を持つ品種を犯す。加えて, 大田原系統および山口系統では, 早木曾2号および浦項皮麦3と三月の反応が異なる。

これらの結果(品種(抵抗性遺伝子)の反応(病原性), 同源性, 分子系統解析)から, 大田原系統はIV型, 山口系統はV型である。さらに, 我が国で主に育種に利用されてきた *rym* 遺伝子あるいは抵抗性母本の有する

遺伝子単独では、I～V型のすべてウイルス系統に抵抗性にならないことが判明した。加えて *rym3* と *rym5*、あるいは *rym1* と *rym5* とを集積した品種は、いずれの系統にも抵抗性を示すことが明らかになった。

3 ウイルスの分類と育種的対応

今回新たに見いだされたIV型およびV型を含めI～V型抵抗性ビールオオムギ品種育成のためには、オオムギ縞萎縮病抵抗性遺伝子 *rym1* と *rym5*、あるいは *rym3* と *rym5* の集積が有効と考えられる。さらに抵抗性遺伝子が一つである場合はウイルスに対して選択圧がかかりやすく、抵抗性を打破したウイルスが生じやすい。このことから、複数の抵抗性遺伝子を集積した品種の育成が望ましい。また、*rym1* はオオムギマイルドモザイクウイルス (*Barley mild mosaic virus*) に抵抗性であることから (KONISHI et al., 2002)、今後、オオムギ縞萎縮病の系統分化とオオムギマイルドモザイクウイルス (柏崎, 1990; NOMURA et al., 1996) の発生、拡大に備えるためには、*rym1*、*rym3*、*rym5* を集積した品種育成を図ることが必須である。これまでオオムギ縞萎縮病抵抗性ビールオオムギの育成において、抵抗性遺伝子の導入から新品种の育成まで20年以上を要しているが、集積品種の育成を加速化するためには、それぞれの抵抗性遺伝子に関連するDNAマーカー (OKADA et al., 2003; 長嶺ら, 2008; 春山ら, 2011) 等を用い効率的に育種を進めることが必要である。さらに、近年新しい抵抗性遺伝子が同定され、一部遺伝子についてはI型についての抵抗性反応は明らかにされている (KONISHI et al., 2002) が、II, III, IV, V型での反応は不明である。それぞれの抵抗性遺伝子とオオムギ縞萎縮ウイルス系統との反応を調査し、有効な遺伝子の選定と利用、集積を進めることが重要と考えられる。加えて、昨今、オオムギ縞萎縮ウイルスゲノム構造の解析が進み、ウイルス系統のVPg領域などの変異も認められてきており (NISHIGAWA et al., 2008)、またオオムギゲノムでウイルス抵抗性にかかわるeIF4E領域なども明らかにされてきている (STRACKE et al., 2007)。今後、各抵抗性遺伝子とオオムギ縞萎縮ウイルス系統との相互作用や機作が解明されれば、より高度な抵抗性となるべく遺伝子の選定、組合せも明らかとなり、抵抗性育種が進むものと推察される。

II オオムギ縞萎縮病抵抗性遺伝子の集積法の開発

Iの結果から、オオムギ縞萎縮病抵抗性品種育成にあたっては抵抗性遺伝子を集積することが必要であり、*rym1* はこれまで利用されてこなかったことから、*rym3* と *rym5* を集積することが最も望ましい。しかし、多く

存在しているI型あるいはIII型の圃場においては *rym5* および *rym3* の両方が抵抗性反応を示すため、*rym3* と *rym5* とを集積した品種を効率的に育成することは遺伝子あるいはそれに連鎖したDNAマーカー等が開発されなければ難しい状況であった。加えて、抵抗性品種を育成するうえで、オオムギ縞萎縮ウイルス系統ごとの検定圃場が利用できれば選抜効率は高まるが、土壤伝染性ウイルス病では単一系統の汚染圃場の確保と維持は困難である。

そこで、*rym5* に連鎖しているエステラーゼアイソザイム遺伝子 *Est1-Est2-Est4* (小西, 1989) に着目し、この遺伝子型とオオムギ縞萎縮病汚染圃場を用いることにより *rym3* と *rym5* とを集積した品種の選抜法を図-4 および5のとおり開発した。この方法による誤選抜率は約4.9%で品種育種上有効と考えられ、本法はアイソザイム遺伝子をその後開発したDNAマーカーに置き換えることにより、応用が可能である。また、この開発にあたり、*rym3* と *rym5* を持つ品種との交雑後代において農業形質で選抜を行うと、*rym3* の出現頻度が有意に低く歪むことが明らかになり、通常の育種法では抵抗性品種の育成が困難であると推察された。

この選抜法を用い、*rym3* と *rym5* とを集積した新品种‘スカイゴールデン’を育成した。以後、その経過について、述べる。

オオムギ縞萎縮病抵抗性遺伝子 *rym5* を持つ‘ミサトゴールデン’の育成後まもなく、1987年に茨城県で *rym5* を冒すIII型の発生が確認された。栃木農試では、1980年から抵抗性遺伝子の崩壊に備えて新規抵抗性遺伝子の導入を進め、1988年、III型圃場にて、‘栃系216’など *rym3* を導入した系統が抵抗性であることを確認し、抵抗性母本として選定した。‘栃系216’は、非醸造用六条大麦にビール大麦系統を3回戻し交配し6年で開発した栃木農試初の *rym3* 系統である。1989年、醸造品質が優れ、*rym5* を持ち、早生で栽培性が優れ、うどんこ病に抵抗性の‘関東二条25号’などを高品質母本として選定した。加えて、‘関東二条25号’は、1970年から取り組んできた栃木農試初のうどんこ病抵抗性系統である。1992～94年、エステラーゼアイソザイムを用いた選抜法により、‘スカイゴールデン’が *rym3* と *rym5* を集積していることを見だし、選抜した。2か年間の調査では、‘スカイゴールデン’を含む35組合せにおいて、農業特性にて選抜した後の集積系統の出現 (選抜) 率は0.17% (F4 28,193系統中F6で選抜された系統数は48)、醸造品質による選抜後は0.007% (同2系統) で、地方配付に至ったのは‘スカイゴールデン’のみである。

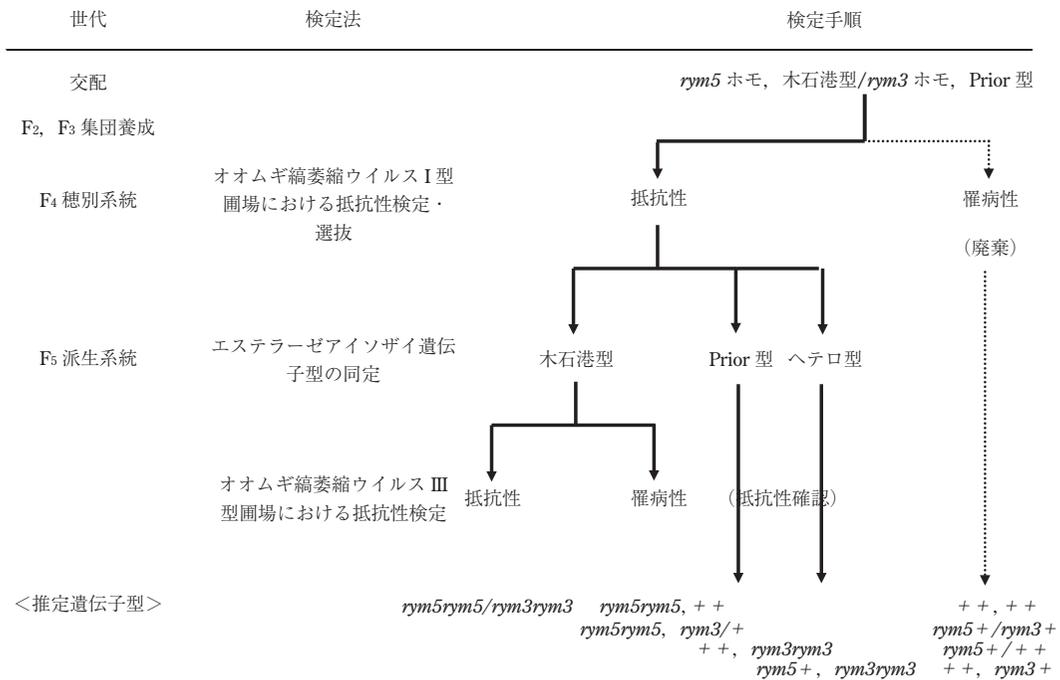


図-4 オオムギ縞萎縮病抵抗性育種にエステラーゼアイソザイムを用いた遺伝子選抜法
 木石港型: *Ca-null-Nz/Ca-null-Nz*, ヘテロ型: *Ca-null-Nz/Pr-Fr-Su*, Prior 型: *Pr-Fr-Su/Pr-Fr-Su*

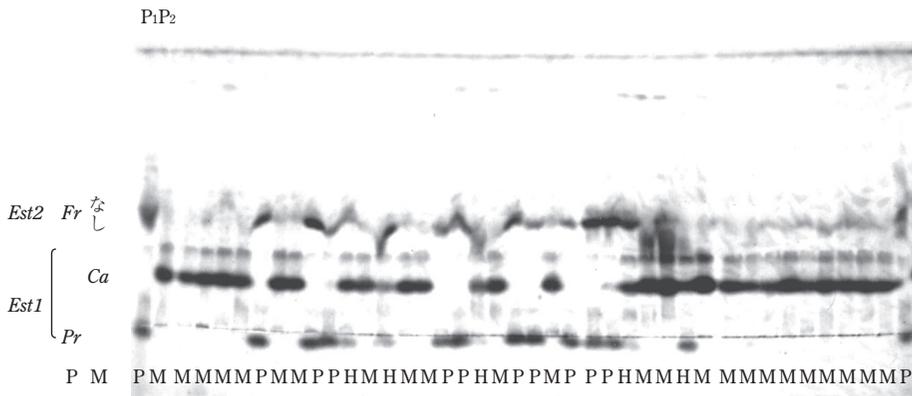


図-5 F₅ 個体におけるエステラーゼアイソザイムを用いた遺伝子選抜法の一例
 M: *Ca-null-Nz/Ca-null-Nz* (木石港型), P: *Pr-Fr-Su/Pr-Fr-Su* (Prior 型), H: *Ca-null-Nz/Pr-Fr-Su* (ヘテロ型).

その後、奨励品種決定調査、ビール大麦合同品種比較試験等にて良好な成績を得、2000年度、品種登録出願を行った。‘スカイゴールデン’の特性は、表-2～4のとおりで、粗タンパク質含量が高くなりやすく、麦芽の溶けが高い欠点があるもの、ビールオオムギとして初めて III 型系統に抵抗性を示し、耐倒伏性に優れ、多収で整粒歩合（製品歩留）が高く、うどんこ病にも抵抗性で、

優れた醸造用品質を有する。2001～03年に工場規模の試験を実施し、致命的な欠点がないことが確認され、2004年産にはビール大麦契約対象品種の限定品種、2005年産から一般栽培に移された。

また、同様な手法にて選抜した抵抗性遺伝子集積系統‘栃系 253’を母本として、同様に遺伝子を集積し（非醸造用大麦では初めて）、世界初となる炊飯後褐変の極め

表-2 スカイゴールデンの主な特性

品種名	出穂期	稈長	穂長	収量性	千粒重	外観品質	耐倒伏性	縞萎縮病		うどんこ病	麦芽エキス	コールパッサバ数	ジアスターゼ力
								I型	III型				
スカイゴールデン	やや早	中	短	やや多	やや大	中の中	強	抵抗性	抵抗性	極強	多	極大	大
あまぎ二条	中	中	中	やや多	中	中の中	やや弱	罹病性	罹病性	中	中	大	やや大
ミカモゴールデン	早	中	短	中	中	中の中	中	抵抗性	罹病性	弱	多	大	大
関東二条 25号	早	中	短	やや多	—	中の中	やや強	抵抗性	罹病性	極強	多	大	大
栃系 216	早	短	短	中	—	中の中	強	抵抗性	抵抗性	中	多	大	大

特性の項目および評価は、「大麦種苗特性分類調査報告書」((社)農林水産技術情報協会 1980)に基づく。

表-3 スカイゴールデンの生産力検定試験調査結果 (農業特性)

品種名	成熟期 月/日	稈長 cm	穂長 cm	倒伏	うどんこ病 罹病程度	子実重 kg/a	同左標比 %	整粒重 kg/a	同左標比 %	千粒重 g	整粒 歩合 %					
スカイゴールデン	5/31	a	84	6.1	ab	0.4	0.0	43.0	108	40.4	a	111	42.8	a	94.0	a
あまぎ二条	6/2	b	79	6.5	a	0.1	0.8	40.6	100	36.8	ab	100	39.9	b	90.3	ab
ミカモゴールデン	5/31	a	81	5.7	b	0.3	1.5	39.1	97	34.1	b	93	38.9	b	87.2	b

栃木分場における生産力検定試験標準栽培 (水田跡) 調査結果 (1994~96年産)。

あまぎ二条を標準とした。

うどんこ病の罹病程度: 0 (無) ~ 3 (中) ~ 5 (甚)。

同一アルファベットの記述のある品種間には Tukey の多重比較 ($P < 0.05$) で有意差がないことを示す。

表-4 スカイゴールデンの生産力検定試験調査結果 (醸造品質)

品種名	粗蛋白質 含量 %	エキス %	麦芽全 窒素 %	可溶性 窒素 %	コール パッサバ数 %	ジアスターゼ力 WK/TN	エキス 収量 %	最終発 酵度 %	評点	標準差									
スカイゴールデン	10.5	ab	84.9	a	1.65	ab	0.84	a	50.9	b	239	a	78.2	a	88.7	a	82.8	a	22.8
あまぎ二条	9.6	b	82.3	c	1.54	a	0.71	b	47.2	ab	192	b	75.7	b	86.5	b	59.6	b	0.0
ミカモゴールデン	10.6	a	83.5	b	1.70	b	0.76	ab	45.2	a	214	ab	76.0	b	86.7	b	66.4	b	6.3

栃木分場における生産力検定試験標準栽培 (水田跡) 調査結果 (1994~96年産)。

あまぎ二条を標準とした。

調査は栃木県農業試験場栃木分場 (1998) に従った。

同一アルファベットの記述のある品種間には Tukey の多重比較 ($P < 0.05$) で有意差がないことを示す。

て小さい食用大麦品種‘とちのいぶき’ (高山ら, 2011) も育成されている。

III 栃木県におけるオオムギ縞萎縮病抵抗性遺伝子集積品種の普及

ビールオオムギの生産にあたっては、安定した収量と優れた品質の確保のため、オオムギ縞萎縮病の被害を回避する必要がある。また、新品種の導入にあたっては、生産現場の現状に対応した効率的な普及に努めることが望ましい。

オオムギ縞萎縮病抵抗性遺伝子を集積した‘スカイゴールデン’は、当初、III型系統の発生が激化していた栃木県の県南地区にのみ普及を計画していた。しかし、

2005年、栃木県の3割を生産し、オオムギ縞萎縮病の発生が微とされていた県北地区那須地方において、ビールオオムギを作付けしていた5,351筆 (圃場) を対象にオオムギ縞萎縮病の発生を調査したところ、面積の70.5%で発病が確認され、さらに程度のひどい「多」発生が44.5%であることが判明した。この調査では、圃場の遠くからでもオオムギ縞萎縮病発生圃場とわかる「多」発生以外にも、発生の認められた「中」程度以下の圃場 (図-6) について、生産者は発生の認識がほとんどないことも明らかになった。この結果を受け、急きよ県北地区でも普及が必要と考え、‘スカイゴールデン’の普及を推進した。

このように県南地域および県北地域のオオムギ縞萎縮

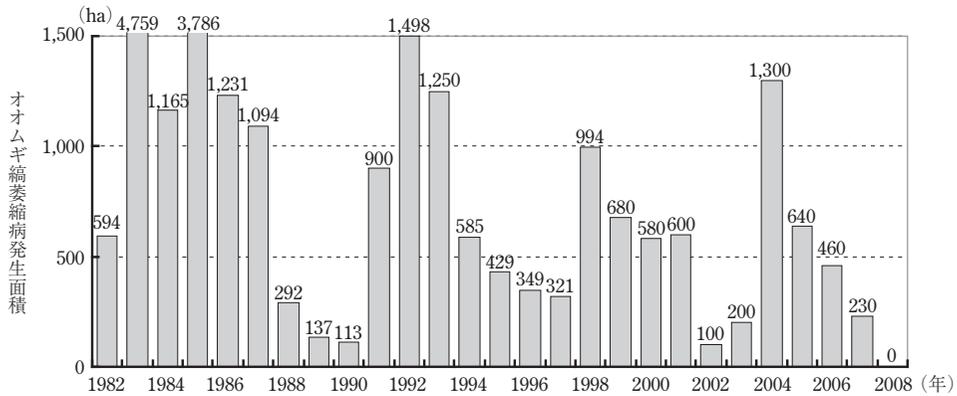


図-7 栃木県におけるオオムギ縞萎縮病発生面積の推移 (栃木県農業環境指導センター調べ)



図-6 オオムギ縞萎縮病発生圃場の例
発病の激しい圃場(右)に比べて、黄化が軽い場合(左)でもよく観察すると症状(モザイク斑)が見られる。

病常発地帯を中心に普及を図ったことにより、2008年産‘スカイゴールデン’の作付面積は、6,639 haに拡大し、栃木県の品種割合で71.3%まで普及した。加えて、栃木県におけるオオムギ縞萎縮病発生面積は1982年からの調査史上初めて0 ha(図-7)となり、オオムギ縞萎縮病被害によらない高品質安定生産が実現した。その後、2009年には二条大麦として国内作付け面積1位となり、2011年産では7,234 haまで拡大した。

おわりに

ビールオオムギ生産にとって最も重要な病害はオオムギ縞萎縮病である。その被害を防ぐためには、抵抗性遺伝子を集積することが有効と考えられる。しかし、ビールオオムギの育種には時間がかかるうえ、効率的に遺伝子を集積するにはさらなる時間と労力を要する。加えて、抵抗性遺伝子を犯す新しい系統の出現が繰り返され、産地崩壊の予防策も未だに確立されていない。

ビールオオムギの安定生産および自給率向上のためには、オオムギ縞萎縮ウイルスの各系統に対応し、多くの

抵抗性遺伝子を集積した品種の開発が急務であるが、より効率的な被害回避のためには、ウイルスと植物(抵抗性遺伝子)との生物間相互作用機構を解明し、この機構に基づき抵抗性遺伝子を選抜することが必要となる。今後、このように迅速な品種育成を可能とする先端的抵抗性育種システムの開発が必須であろう。

引用文献

- 1) FRIEDT, W. and B. FORUGHIWEHR (1987): *Barley Genetics V*: 659 ~ 664.
- 2) 藤井敏男ら (1981): 育種 **31** (別1): 20 ~ 21.
- 3) ———ら (1984): 同上 **34** (別1): 306 ~ 307.
- 4) 春山直人ら (2011): 育種学研究 **13** (別1): 300.
- 5) KASHIWAZAKI, S. et al. (1989): *Ann. Phytopath. Soc. Japan* **55**: 15 ~ 25.
- 6) 柏崎 哲 (1990): 農業技術 **45**: 111 ~ 115.
- 7) KAWADA, N. and M. TSURU (1987): *Barley Genetics V*: 651 ~ 657.
- 8) ——— (1991): *Bull. Kyushu Natl. Agric. Exp. Stn.* **27**: 65 ~ 79.
- 9) 河田尚之・五月女敏範 (1998): 栃木農試研報 **7**: 65 ~ 77.
- 10) KOBAYASHI, S. et al. (1987): *Barley Genetics V*: 667 ~ 672.
- 11) 小西猛朗 (1989): 昭和63年度科学研究費補助金研究成果報告書: p. 1 ~ 150.
- 12) KONISHI, T. et al. (2002): *Barley Genet. Newsletter* **32**: 46 ~ 48.
- 13) 増田澄夫ら (1993): ビール麦育種史を作る会, ビール酒造組合, 東京: p. 452.
- 14) 長嶺 敬ら (2008): 育種学研究 **10** (別2): 273.
- 15) NISHIGAWA, H. et al. (2008): *Arch. Virol.* **153**: 1783 ~ 1786.
- 16) NOMURA, K. et al. (1996): *J. Phytopathol.* **144**: 103 ~ 107.
- 17) OKADA, Y. et al. (2003): *Theor. Appl. Genet.* **106**: 181 ~ 189.
- 18) 大兼善三郎ら (1988): 栃木農試研報 **35**: 77 ~ 86.
- 19) 下平英寿 (2002): 数理科学 **474**: 14 ~ 20.
- 20) 五月女敏範ら (1997): 育種 **47** (別1): 279.
- 21) ———ら (2010): 日作紀 **79**: 29 ~ 36.
- 22) STRACKE, S. et al. (2007): *Genetics* **175**: 805 ~ 817.
- 23) 高山敏之ら (2011): 栃木農試研報 **66**: 53 ~ 66.
- 24) TAMURA, K. et al. (2007): *Mol. Biol. Evol.* **24**: 1596 ~ 1599.
- 25) 栃木県農業試験場栃木分場 (2006): 栃木県のビール麦育種50年史, 栃木県農業試験場, 栃木県, 82 pp.
- 26) 戸嶋郁子ら (1991): 関東東山病害虫研報 **38**: 35 ~ 36.
- 27) 遠山 明・草葉俊彦 (1970): 日植病報 **36**: 223 ~ 229.
- 28) 氏原和人ら (1984): 育種 **42** (別1): 302 ~ 303.
- 29) 渡辺 健ら (1995): 茨城農総七農研報 **2**: 53 ~ 100.
- 30) 山口昌宏ら (2002): 栃木農試研報 **51**: 1 ~ 8.
- 31) 吉田 久ら (1988): 同上 **35**: 31 ~ 50.