HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	てん菜褐斑病抵抗性と病斑色との関係
Author(s)	細川, 定治; 斎藤, 健一
Citation	北海道大学農学部附属農場報告, 13, 22-28
Issue Date	1965-03-30
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/13282
Type	bulletin (article)
File Information	13_p22-28.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

てん菜褐斑病抵抗性と病斑色との関係

細川定治・斎藤健一

緒　　言

てん菜褐斑病の病斑部の壊死部分の周縁は，赤色を呈するものと，赤色を呈しないものとがあり，一般に赤色のものと着色しないものとに二大別されうる。SCHMIDT, E. W. (1928) はてん菜と野生種 (*Beta maritima*) の交雑後代においては，病斑の周縁部の赤さの程度は，*B. maritima* の形態的類似性と比例すると報告している。NOLL, A. (1956) は根色の赤い *Beta* 属の個体では，その大部分のものはその病斑の周縁部が赤いことを，また FORSYTH, F. R. ら (1963) は葉柄と葉身が共に赤色でなければ病斑の周縁部が赤色にならないことをそれぞれ報告している。

また ROSE, D. D. (1954) は，てん菜と野生種 (*B. maritima*) との交雑後代を観察し，病斑周縁部の赤色とてん菜褐斑病抵抗性との関係は密接で，病斑周縁部の赤色が抵抗性個体の選抜指標となることを発表した。

著者らは，てん菜褐斑病抵抗性品種育成の実際的見地から，病斑周縁部の赤色と，褐斑病抵抗性との関係をあきらかにし，病斑周縁部の赤色が，一般的に抵抗性個体選抜に際しての適切な指標となりうるかどうか，またその赤色の発現に関与している色素および遺伝子を解明するために，実験ならびに調査をおこなった。いままでに得られた結果の大要をつぎに報告する。

実験および調査の部

実験 I. 病斑周縁部の赤色に関与する色素

1) 材料および方法

供試材料と部位は Table 1 に示してあるように，てん菜の栽培品種 (導入 2 号)，テーブルビート (table beet) と自殖系統 (G-67) との交雑による F_2 個体 (葉色が緑の個体) の赤い病斑周縁部 (以下病斑と略記する)，赤色の胚軸，およびテーブルビートの根部である。

色素の抽出方法： 1% メタノール性塩酸で抽出した液に対し，3 倍量のエーテルを加え，アントチアンの純化と沈澱を計った。

定性方法としてはつぎの 2 つの方法を採用した。

a) ペーパークロマトグラフ法： 使用濾紙は，東洋濾紙 No. 50，展開液はブタノール酢酸混合液 (ブタノール：氷酢酸：水 = 4 : 1 : 5)，室温で約 15 時間，一次元上昇法で展開した。

b) 定性反応： NH_3 ガスおよび弱アルカリ液に対する反応。

2) 結果および考察

テーブルビートの赤い根部にみられる色素は betanin と呼ばれる N 化合物を含むアントチアンに属する色素で，その *Rf* 値は 0.06 であることを REZNIK, H. (1955) が報告している。著者らは，この報告を参照し，てん菜の赤い胚軸色および病斑色に関与する色素を検討した。その結果は第 1 表に示した。本実験で供試した赤い病斑および胚軸から抽出した試料の *Rf* 値は 0.07 であった。この結果は REZNIK, H. (1955) が betanin の *Rf* 値は 0.06 であると発表した結果と本質的な差異がないものと考えられる。また URBAN, R. (1958) は，betanin は単独でなく必ず Flavocyanin (Rf=0.09 および 0.20) と共に出現することを報告しているが，本実験ではそれは明確に検出できなかった。

定性反応による検定では，検定対象部位を NH_3 ガスに晒した場合，いずれも赤色を帯びていた部分が緑色に変化した。また赤褐色の抽出液に弱アルカリ液を滴下した場合，いずれも次第に褪色し，最終的には黄色となった。これらの定性反応によってえられた結果は，N 化合物を含むアントチアン，すなわち betanin が示す定性反応の結果と完

Table 1. Chemical properties of red pigment coloring the different parts of *B. vulgaris* L. (1958).

Properties / Part	Rf value	Reaction with NH_3 gas	Reaction of extracted solution with diluted alkaline solution
Surrounding sites of disease spot (Red)	0.07	Changed to green	Changed from brownish red to yellow
Hypocotyls of sugar beets (Red)	—	〃	〃
Root of table beets (Red)	0.07	〃	〃

全に一致する。

上に述べたペーパークロマトグラフ法および定性反応法によって定性した2つの結果から，病斑部に認められる赤色は，アカザ科植物に特異的に存在する betanin または betanin 類似の色素に起因するものと推定された。

MABRY, T. J. ら (1962) の研究によって，betanin は chromoalkaloid の類であること，さらにその構造式の検討によって neobetanidin と呼称することが提唱された。PIATTELLI, M. と L. MINALE (1964) は，betanin は betacyanins の一種で，アカザ科以外の *Opuntia Ficus-indica* Mill. の果実にも存在することを報告している。しかし褐斑病の病斑部に出現する赤色は，テーブルビートの赤い根部および赤い胚軸に関与している色素 (betanin) と同じものか，またはそれに類似した色素によって発現するものと推論しうると考えられる。SPRAGG, S. P. (1960) は，てん菜根中における betanin の含量を生育時期別に調査し，1年目の栄養生長時にはその含量は次第に増加し，2年目では種茎が出てくると減少すること，また betanin の含量は 10°C で最も多くなることを報告している。この報告結果から病斑の赤色程度が秋季になると一般に濃くなることが説明しうると考えられる。

調査 I. 病斑色と心芽色との関係

1) 材料および方法

てん菜の品種試験に供試した17品種について，病斑色と心芽色との関係を調査した。調査個体数は各品種ともに50～60個体。供試品種名は Table 2 参照のこと。

てん菜では，胚軸色と心芽色（冠部の上端にある生長点に近接した幼葉の葉柄基部色）とは同一で，胚軸色の赤いものは心芽色は赤色である。(OWEN, F. V. ら 1942)。また病斑色を調査した秋季には胚軸色を調査することが不可能なので，病斑色と心芽色との関係を調査した。病斑色および心芽色については，赤色の濃淡程度を一応無視し，

Table 2. Relationship between the color of disease spot on leaves and the color of crown bud in Beta (1953).

Color of crown bud / Color of disease spot	R/R	W/R	R/W	W/W	Total	χ^2	P value	Notes
Japanese variety of sugar beet	118 (81)	145 (100)	0 (0)	93 (64)	356	60.41	$P<0.001$	Hon-Iku No. 398, 400, 192, 390, 398-1 Hokko No. 1, 2
American variety of sugar beet	190 (339)	56 (100)	0 (0)	19 (34)	265	48.10	$P<0.001$	GW 304, 344, 395, 443, 476
German variety of sugar beet	60 (61)	99 (100)	0 (0)	49 (49)	208	24.10	$P<0.001$	KW CR, E, N, Z.
B. maritima (Swiss chard)	35 (117)	30 (100)	2 (7)	12 (40)	79	5.72	$0.01<P<0.02$	

Foot note: number in bracket is ratio (%) to W/R. R=reddish color. W=colorless.

赤色を帯びているものを全部赤色とし，その他を無着色とし，それぞれを二大別して調査した。

2) 結果および考察

てん菜の16品種と，ふだん草 (*Beta maritima*) 計17品種について病斑色と心芽色との関係を品種別に調査したが，栽培品種16についてはその育成地別に本育系品種（日本），GW系品種（アメリカ），KW系品種（ドイツ）の3群に群別してTable 2に示した。

ふだん草については，心芽色が赤色でない個体にも赤色病斑がまれに出現することがある。しかし栽培品種の場合には，心芽色が無着色である個体には病斑色が赤色のものは全く認められなかった。また供試した栽培品種を前述のように，その育成地別に群別した場合，W/Rに対するR/Rの割合はGW系品種群では339%であり，他の本育系(81%)およびKW系(64%)品種に比較して著るしく大きかった。

病斑色と心芽色との関係を，独立性の検定法で検討した結果，4群のいずれにおいても χ^2 の値は大きく，両形質間の関連性は極めて大きいことがあきらかとなった。FORSYTH, F. R. (1963) は，赤色病斑は葉柄と葉身が共に赤色の個体にのみ出現すると報告しているが，本調査の結果では，心芽色が無着色の個体には赤色病斑は出現しないが，心芽色の赤い個体には必ずしも赤色病斑のみが出現するとは限らず，無着色病斑を生ずる場合もある。したがって病斑の着色と胚軸色とは密接な関係にあり，赤色病斑が認められる個体の心芽色は必ず赤色であること，また心芽色が無着色の個体には無着色の病斑のみより認められないと結論しうる。

調査 II. 抵抗性と病斑色との関係

1) 材料および方法

前述の調査Iと同様，1958年にてん菜の品種比較試験に供試してしいた19品種 (Table 3 参照) を，また接種試験に供試した導入2号，本育192号および本育401号の3品種について，品種の抵抗性および同一品種内における個体の抵抗性と病斑色ならびに心芽色との関係を調査した。調査個体数は前者の関係については各品種共に約50～60個体，後者の場合は各品種共に約300～350個体である。

抵抗性についてはいずれの場合も強，中，弱の3つに区分して品種および個体を群別した。また病斑色および心芽色についての調査基準は調査Iに示したものに準じた。

2) 結果および考察

供試19品種を，その抵抗性程度によって強，中，弱の3つの品種群に群別し，抵抗性と病斑色とについて調査した結果をTable 3に示した。

この結果はTable 2に示した結果と同様に，心芽色が無着色の個体には赤色病斑は認められなかった。またW/Rに対するR/Rの割合は，抵抗性の強い品種群では146%で，抵抗性が中 (122%)，弱 (128%) の2群に比較して大きかった。しかし抵抗性が中，弱の2群間には明確な差異は認められなかった。他方W/Rに対するW/Wの割合は抵抗性が強い品種群では41%で，抵抗性が中の群 (61%)，弱の群 (115%) に比較して一番少なく，

Table 3. Relationship between the color of disease spot on leaves and the color of crown bud in 3 groups of sugar beet varietes classified on the basis their resistance to leaf spot disease.

Color of disease spot / Color of crown bud / Degree of the resistance	R/R	W/R	W/W	Total	Notes
Resistance (10 varieties)	334 (146)	236 (100)	96 (41)	676	Do-Nyu No. 2, US 401, MW 111, -131, GW 602, -674, 359-52R, 674-56C, SY-D, Cercopoly.
Medium (9 varieties)	287 (122)	236 (100)	144 (115)	667	Hon-Iku No. 192, No. 399, AJ-1, -4, Polyploide K.B.-NP, S.K.-E, MW 391, PZHR-4.
Susceptible (10 varieties)	233 (128)	182 (100)	209 (115)	624	Hon-Iku No. 401, 400, Zwaanesse-1, Czech-1, Hochzucht-E, Polyrave, KW E, Dieckmann-E, -N, -Z.

Table 4. Relationship between the color of disease spot on leaves and the color of crown bud in 3 groups in each variety classified on the basis of their resistance to leaf-spot disease.

Degree of the resistance	Variety											
	Do-Nyu No. 2				Hon-Iku No. 192				Hon-Iku No. 401			
	R/R	W/R	W/W	Total	R/R	W/R	W/W	Total	R/R	W/R	W/W	Total
Resistance plants	41 (293)	14 (100)	0	55	3 (100)	3 (100)	1 (33)	7	0	0	0	0
Medium plants	107 (143)	75 (100)	60 (80)	242	62 (67)	92 (100)	106 (38)	260	10 (59)	17 (100)	16 (94)	43
Susceptible plants	10 (39)	26 (100)	10 (38)	46	19 (58)	33 (100)	38 (115)	90	78 (69)	113 (100)	75 (66)	266
Total	158 (137)	115 (100)	70 (61)	343	84 (66)	128 (100)	145 (113)	357	88 (68)	130 (100)	91 (70)	309

抵抗性程度と W/R に対する W/W の割合とも関連性が強いように観察された。

導入 2 号，本育 192 号および本育 401 号の 3 品種について，各品種を構成する個体の抵抗性程度(強，中，弱) を基準にして，それぞれを 3 つの個体群に群別し，各群における病斑色と心芽色との関係を示したのが Table 4 である。*B. maritima* のもつ抵抗性遺伝子が導入された品種，導入 2 号の抵抗性程度を異にする心芽色の赤い個体群では，W/R に対する R/R の割合は抵抗性の強さに比例し，抵抗性の強い群では 293% と最も大きく，中の群では 143%，弱い群では最も小さく 39% であった。これと同じ傾向は，本育 192 号においても観察されたが，導入 2 号に比較してあまり顕著な群間差異は認め難かった。本育 401 号では抵抗性の強い個体が認められなかったので，導入 2 号および本育 192 号において観察された上記の傾向は全く認められなかった。

また Table 2 に示した調査 I の結果からは，*B. maritima* の抵抗性に関与する遺伝子が導入された GW 系の抵抗性品種では，W/R に対する R/R の割合は著るしく多く，本育系および KW 系品種では R/R 個体は W/R 個体に比較して少ない傾向が認められる。

さらに褐斑病に対する抵抗性の遺伝子をもつ sub-variety, US 201 の胚軸色(心芽色) は無着色であり，赤色病斑を生ずる個体は皆無である。これに反して抵抗性の極めて弱い Deming の自殖系統の胚軸色(心芽色) は全て赤色であるために，病斑の大部分は赤色であることは 1962～1964 年に観察された。この調査は FILUTOWICZ, A. ら (1961) の結果とは全く逆である。以上の調査結果から *B. maritima* の褐斑病抵抗性に関与する遺伝子が導入された抵抗性品種，導入 2 号，およびその品種内の抵抗性の強い個体群では，他の品種および個体群に比較して，赤色病斑の出現する頻度が非常に高い。しかしこの傾向は他品種においては，一般的傾向とは認め難かった。したがって ROSE, D. D. (1954) が，報告しているように，赤色病斑が抵抗性個体の選抜指標となりうるという説を全面的に支持することは不可能と思考される。すなわち赤色病斑を出現させる個体は必ずしも抵抗性個体であるとは断言できない。また病斑色は心芽色と密接な関係があり，心芽色の無着色個体には赤色病斑がほとんど出現しないことから，赤い心芽色 (胚軸色) の発現に関与する優性遺伝子，R 遺伝子，と補足的作用を示す他の遺伝子との共存によって，病斑色が赤色になるものと推定される。

実験 II. 病斑色の発現に関与する遺伝子分析

1) 材料および方法

導入 2 号から選抜した，心芽色と病斑色が共に赤色の個体 (P_1) の sibcross によって採種したものを P_1 集団 (R/R)，また心芽色と病斑色が共に赤色でない個体 (P_2) の sibcross によって採種したものを F_2 集団 (1962 年採種) とし，これら 4 集団を 1963 年に栽培した。試験操作は乱塊法の 6 反復。

褐斑病菌の保存分生胞子によって，7月27日に噴霧接種し，10月21日に病斑色と心芽色との関係を上記4系統の全個体について調査した。調査基準は調査I，IIに示したものと同じである。

2) 結果および考察

Table 5 に示した調査結果から，P_1，P_2 および F_1 の3集団においては心芽色（および胚軸色）については，分離が認められなかった。F_2 集団では，心芽色が赤色の個体と無着色のものとが 493 : 148 とに分離した。

OWEN, F. V. と RYSER, G. K. (1942) は胚軸色および心芽色の発現に関与する遺伝子がRおよびrであり，R遺伝子を1つまたは2つ有する個体の胚軸色および心芽色は赤で，rr 個体ではそれらは無着色であると報告している。この報告に基づいて本実験結果を解析すると，P_1，P_2 および F_1 の3集団の心芽色（胚軸色）に関しての遺伝子型は夫々 RR，rr および Rr で homogenous と仮定できる。この仮定から，F_2 集団では心芽色（胚軸色）が赤色のものと無色のものが理論的には 3:1 に分離することが期待される。Table 6 に示した χ^2 の値から，観察値は理論値とよく一致し，前述の仮定が正しかったことが証明された。

Table 5. Segregation of F_2 for color of crown bud.

Item \ Color of crown bud	Reddish	Colorless	Total
Observed number	493	148	641
Theoretical number	480.7	160.3	641
Segregation ratio	3 : 1		
χ^2	1.249		
Degree of freedom	1		
P values	0.20<P<0.30		

しかし F_1 集団のみならず P_1 集団の病斑色に関しては，赤色のものと無着色のものとが分離して出現することが観察された。この結果は調査IおよびIIにおける調査結果からすでにあきらかなように，心芽色が赤色であっても病斑色が赤色であるとは限らず，無色のものも出現する結果と一致する。しかしこの結果は本実験に供試した P_1 の遺伝子型はR遺伝子に関しては同型接合で RR であったが，R遺伝子との共存によって病斑色の発現に関与する他の遺伝子については異型接合の状態にあると考えられる。いま赤色病斑がR遺伝子およびそれと補足的作用を示すC遺伝子との少なくとも2対の遺伝子の共存によって発現するものと仮定すると，病斑および心芽色がともに赤色である個体の遺伝子型は RRCC または RRCc，心芽色が赤色で病斑色が無着色のものの遺伝子型は RRcc または Rrcc，また心芽色と病斑色がともに無着色の個体の遺伝子型は rrCC，rrCc，rrcc のいずれかである。この仮定に基づいて本実験に供試した P_1，P_2，F_1 および F_2 の4集団における病斑色に関与する遺伝子型の解析を予備的に実施した結果についてつぎに検討する。

Table 6. Segregation of P_1, P_2, F_1 and F_2 population for color of disease spot on leaves.

Population	P_1		P_2	F_1		F_2		
	R/R	W/R	W/W	R/R	W/R	R/R	W/R	W/W
Observed number	220 :	14	228	254 :	16	463 :	30 :	148
Theoretical number	219.4 :	14.6	228	253.1 :	16.9	450.7 :	30.0 :	160.3
Segregation ratio	15 : 1		—	15 : 1		45 :	3 :	16
χ_2	0.0273		—	0.0511		1.280		
Degree of freedom	1		—	1		2		
P values	0.80<P<0.90		—	0.80<P<0.90		0.50<P<0.70		

P_1 集団では表現型が R/R と W/R の個体はそれ

ぞれ220と14個体であり，χ^2検定によるとこれは15:1の分離比によって期待される分離と極めてよく一致する (Table 5)。したがってP_1集団は遺伝子型RRCCとRRCcとのもの（表現型はいずれもR/R）が1:1の割合からなるP_1として選抜群からの採種によってえられたものと推定される。

P_2集団は表現型に関しては分離しておらず，表現型W/Wの個体のみから構成されていること，またF_1集団では表現型がR/RとW/Rとのものがそれぞれ254と16個体であり，15:1の分離比によく一致した。したがってP_2集団はP_1集団と同様にC遺伝子に関してheterogenousであり，遺伝子型rrCCとrrCc（表現型はともにW/W）の個体が1:1の比率で選抜された個体群(P_2)から採種された系統であろうと推定された。

F_2集団の分離は表現型でR/R:W/W:45:3:16となり，この分離比によって算出された理論頻度と観察頻度とはよく一致した。したがって，P_1集団，P_2集団およびF_1集団の採種に供したP_1およびP_2個体群の遺伝子型が，それぞれRRCC, RRCc (1:1)およびrrCC, rrCc (1:1)であると推論したことの妥当性を証明するものと考える。

以上の結果から赤色病斑は，赤い胚軸色の発現に関与するR遺伝子，およびこの遺伝子と補足的作用を示す補足因子C遺伝子との相互作用によって発現するものであろうと推論される。この仮説は赤色病斑が心芽色の赤い個体のみに出現することを確認した結果 (Table 2～Table 4) を遺伝学的に証明するものと考えられる。

病斑色と心芽色との間にみられるこのような関係は，KNAPP, E. (1958) がG遺伝子とR遺伝子との補足的作用によって根部の着色について説明した関係によく一致している。著者らが心芽色と病斑色とについて解析した遺伝子型と表現型との関係を要約すればつぎのとおりである。

遺伝子型

RRCC, RRCc, RrCC, RrCc：病斑色および心芽色は赤。

RRcc, Rrcc：病斑色は無着色で心芽色は赤。

rrCC, rrCc：病斑色は赤で心芽色は無着色。

rrcc：病斑色および心芽色は無着色。

なお詳細については，将来検討の余地はあるが，一応上述の関係によって，病斑色と心芽色との関係を説明することができる。

摘　要

1) 褐斑病の赤色病斑は主にbetacyaninsの1種であるbetanin，またはそれと類似した色素によって発現するものと推定された。

2) 心芽色（胚軸色）が無着色の個体には，赤色病斑は出現しない。しかし心芽色が赤色の個体には赤色および無着色の病斑が出現することが観察された。

3) 赤色病斑は心芽色（胚軸色）の発現に関与するR遺伝子と補足的作用を示す補足遺伝子Cとの共存によって発現することが推定された。

したがって赤色病斑が褐斑病抵抗性個体の選抜指標としては一般に認め難いと結論された。

引用文献

*) FILUTOWICZ, A. and Z. SZOTA: Biul. Inst. Hodorol. Aklimatyz. Roslin. P. B. A. 33, 3, 441, 1961.

FORSYTH, F. R., C. H. UNWIN and F. JURSIC: Jour. Amer. Soc. Sugar Beet Tech. 12, 6, 485-491, 1963.

KNAPP, E.: Kappert and Rudorf, Handbuch der Pflanzenzüchtung 3, 196-284, Paul Parey, 1958.

MABRY, T. J., H. WYLER, G. SASSU, M. MERCIER, I. PARIKH und A. DREIDING: Helv. Chem. Acta, 45, 77, 640-647, 1962.

NOLL, A.: Phytopath. Zeitschr. 27, 4, 467-472, 1956.

OWEN, F. V. and G. K. RYSER: Jour. Agr. Res. 65, 151-171, 1942.

PIATTELLI, M. and MINALE, L.: Phytochemistry 3, 2, 307-11, 1964.

REYNIK, H.: Zschr. Botanik 43, 499-530, 1955.

ROSE, D. D.: Nuovo. G. Bot. Ital. 61, 716, 1954.

*) SCHMIDT, E. W.: Zschr. wiss. Bial. 1. 100-137, 1929.

SPRAGG, S. P.: Pridham, Phenolics in plants in health and disease, 17-24, Pergamon Press, 1960.

URBAN, R.: Züchter 28, 275-283, 1958.

*) 原著に接しなかった。

Relation Between the Resistance to Leaf-Spot Disease and Color of the Disease Spot in Sugar Beets

Sadaji HOSOKAWA and Ken-ichi SAITO

Summary

1. According to paperchomatographic and other chemical analysis, the red pigment coloring the surrounding sites of the disease spots which are caused by leaf spot disease was identified as the betanin or the other kind of betacyanins which is the pigment coloring the hypocotyle and crown bud.

2. The plants having colorless crown buds never produced the reddish disease spots. Some plants having the reddish crown bud produced the reddish disease spots, but the others colorless spots.

3. The genetic behavior of the appearance of reddish color around the disease spots could be explained on the basis of the hypothesis that R-gene controlling the reddish color of crown bud and hypocotyle will coexist with the C-gene complementing the action of R-gene. Accordingly, as far as this result is concerned, the existing opinion that the reddish disease spot is the useful index for the selection of resistant plants to leaf spot disease could not be confirmed.