



Title	てん菜褐斑病抵抗性に関する育種学的研究
Author(s)	斎藤, 健一; SAITO, Ken-ichi
Citation	北海道大学農学部邦文紀要, 6(1), 113-179
Issue Date	1966-10-11
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/11759
Type	departmental bulletin paper
File Information	6(1)_p113-179.pdf



てん菜褐斑病抵抗性に関する育種学的研究

斎藤 健 一*

(農学科工芸作物学教室)

Studies on the *Cercospora* Leaf Spot Resistance in Sugar Beet Breeding

By

KEN-ICHI SAITO

目 次

第 1 章 緒 言	114
第 2 章 既往の褐斑病抵抗性に関する研究の概要	115
第 3 章 北海道におけるてん菜褐斑病の被害の実態	117
第 4 章 褐斑病抵抗性の遺伝	119
第 1 節 褐斑病抵抗性の遺伝力および遺伝相関	120
第 2 節 一代雑種の褐斑病抵抗性	129
第 3 節 褐斑病に対する遺伝的抵抗性	134
第 5 章 品種の遺伝的抵抗性と菌株の病原力との関連性	136
第 1 節 抵抗性を異にする検定品種に対する菌株の病原力の変動	136
第 2 節 病原力と培地上における菌叢の形態的特性との関連性	140
第 3 節 てん菜褐斑病菌の固有病原力	143
第 6 章 褐斑病抵抗性と環境条件との関係	145
第 1 節 気象条件による抵抗性の変動	145
第 2 節 肥培栄養条件による抵抗性の変動	150
第 3 節 生育時期による抵抗性の変動	151
第 4 節 葉齢による抵抗性の変動	153
第 7 章 てん菜品種の褐斑病抵抗性の推移	155
第 8 章 てん菜褐斑病抵抗性と病斑色 (病斑周縁部色) との関係	158
第 1 節 病斑周縁部の赤色色素	158
第 2 節 病斑色と心芽色との関連性	159
第 3 節 抵抗性と病斑色との関係	160
第 4 節 病斑色発現の遺伝的機構	162
第 9 章 人工接種による褐斑病抵抗性の検定	163
第 1 節 各種接種源とその接種効果	163
第 2 節 抵抗性の稚苗検定	166
第 10 章 褐斑病抵抗性与其他形質との関連性	167
第 1 節 褐斑病抵抗性与其他諸形質との相関関係	167
第 2 節 褐斑病抵抗性とフェノール化合物との関係	169
第 11 章 総括および摘要	171
参 考 文 献	173

* 注 現住所 弘前大学農学部

第1章 緒 言

北海道におけるてん菜栽培上問題となっている主要病害は、立枯病、褐斑病、葉腐病および根腐病などであるが、これら病害のうちで現在最も被害の大きい病害はてん菜褐斑病である。北海道におけるてん菜の作況は、褐斑病発生程度によって大きく左右されるとさえ言われており、てん菜に関する試験研究の歴史は、褐斑病に対する抵抗性品種の育成およびこれに対する防除法の確立などに関する研究の歴史であったといっても過言ではなからう。

褐斑病がてん菜の根重、根中糖分、純糖率および根中の有害性非糖分などにおよぼす影響は極めて大きく、褐斑病によって最終的な単位面積当りの産糖量が著しく減少することはよく知られた事実である。したがって、てん菜褐斑病抵抗性の優良品種を育成すること、および褐斑病に対する適確な防除法を確立することは、北海道のてん菜糖業を安定させるための最も重要な条件である。

北海道にかぎらず、てん菜糖業が盛んな欧米の各国でも褐斑病による被害に悩まされる事が多く、特に抵抗性品種育成に努力が傾注され、育種家と病理学者などの協力によってドイツでは KWCR, Cercopoly, またアメリカでは GW 系の優良品種が育成された。これらの品種の育成がてん菜糖業に寄与した貢献は特筆に値するものである。

COONS, OWEN & STEWART⁸⁾ (1955) らによれば、現在アメリカで広く栽培されている褐斑病抵抗性品種 (GW 系および US 系) はイタリアで褐斑病抵抗性品種として育成された Cesena および Mezzano のもつ褐斑病抵抗性の遺伝子を、戻交雑法によって導入育成されたものであり、これらの Cesena, Mezzano 71 および Rovigo 581 などの褐斑病抵抗性品種は、イタリアの MUNERATI が *B. maritima* の系統を利用して 1932 年頃に育成したものである。

現在北海道で広く栽培されている導入 2 号、合成 2 号およびつきさぶ (E-6) らの優良品種は前述の GW 359 の改良されたものであり、MUNERATI が育成した褐斑病抵抗性品種が本道のてん菜糖業に間接的に寄与したところは大きい。GW 系品種がアメリカから直接導入された当時には、その褐斑病抵抗性が極めて強かった。しかし、この導入 2 号は導入後数年にして年次的にあるいは地帯的に褐斑病の被害を著しく被むようになり、その被害はさらに増加する傾向にある。このような事態に対処するには、導入 2 号の抵抗性を凌駕する抵

抗性品種を育成することが現在の育種上の急務とされている。現在、てん菜の栽培品種は、根重や根中糖分などの水準では世界的にみても、おおよその限界に達しており、根重、根中糖分をさらに上昇させるには、これらの形質に影響を及ぼす形質すなわち、各種病害に対する抵抗性などの改良による間接的な育種手段が必要と考えられる。この点からも褐斑病抵抗性品種育成の意義が認識される。

てん菜褐斑病抵抗性品種を育成するには、抵抗性の遺伝、抵抗性と環境条件との関係、さらにはてん菜褐斑病菌の生理生態的分化現象、適確な抵抗性検定法などの寄主てん菜の抵抗性および該病菌の病原力に関連した基礎的な問題の解決によってえられる遺伝学的ならびに病理学的知見が必要である。しかし欧州特にドイツにおいては、褐斑病菌の生理的分化現象に関する研究が盛んで、褐斑病菌の植物病理学的研究報告は多いが、寄主の抵抗性に関する育種遺伝学的研究は極めて少ない。他方アメリカでは抵抗性品種の実際の育種計画が大々的に実施され、褐斑病抵抗性をもつ多くの優良品種が育成されているが、抵抗性に関連した育種遺伝学的ならびに病理学的研究は少ない。我国においてもてん菜褐斑病抵抗性に関する育種遺伝学的研究および病理学的研究は従来殆どなされておらず、抵抗性品種育成のために必要な基礎的研究は殆どなかった。筆者はてん菜褐斑病抵抗性品種育成上の実地的見地から、抵抗性に関する育種ならびに遺伝学的問題点、すなわち寄主の抵抗性変動と病原菌の病原力変動およびこれら両者の相互作用などの問題点について 1952 年以降研究を継続してきた。本研究は現在までにえられたこれらの結果を取纏めたもので、なお今後の研究によって解決すべき多くの問題点が残されているが、今迄の研究結果がなんらかの形で褐斑病抵抗性品種の育成に寄与し、北海道のてん菜糖業発展のための一助となりうれば幸である。

本論文を草するに当り、本研究開始以来、終始御懇篤なる御指導と御鞭撻を賜わり、さらに本稿の周到なる御校閲を戴いた恩師、細川定治教授に対して衷心より深謝の意を表する。

また本研究に対し、絶えざる御教示と御激励ならびに本報告の御校閲を賜わった長尾正人教授、および研究の進行について多くの御教示と、本稿の御校閲を戴いた宇井格生教授に深く感謝の意を表する。

さらに本研究の実施に対して多大の御激励と御便宜をいただいた、北海道農業試験場草地開発部長、星野達三博士、および北海道大学農学部助教授、津田周弥博士に

衷心より感謝する。

さらにまた、この研究の実際的な遂行に当っては、北海道農業試験場作物部てん菜研究室長、大島栄司、農林技官加藤勝信、元農林技官武田竹雄の諸氏および、てん菜研究所、ならびに北海道大学農学部工芸作物学教室員の方々には御協力を戴いた。これらの多くの諸先生、諸先輩各位の御支援なくしては、本研究は進捗しなかったことを思い、これらの方々に、これを機会に心から感謝の意を表する。

第2章 既往の褐斑病抵抗性に関する研究の概要

通常我々が病害抵抗性と表現している現象は、寄主の抵抗性と病原菌の病原性又は病原力との働き合いの結果に起因する現象である。したがって病害抵抗性を論ずる場合には、寄主の抵抗性および病原性や病原力両者を互に関連させて考慮しなければならない。しかし褐斑病抵抗性研究をいままでの研究経過から一応てん菜の褐斑病抵抗性に関する研究と褐斑病菌の病原性に関する研究とに分け、それらの研究史の概要を述べる。

てん菜の褐斑病に対する抵抗性についての遺伝学的研究は少ないが、POEHLMAN⁷⁵⁾ (1959) がてん菜褐斑病抵抗性の遺伝性は複雑であると述べているように、それらの数少ない研究結果は必ずしも一致していない。

COONS⁷⁾ (1953) の報告によれば、1932年に草勢の低下した自殖系統の交雑によってえられた1組合せの雑種のみが抵抗性について、heterosisを示すことを発見したが、一般に抵抗性に関与する遺伝子は数個あり、抵抗性と罹病性とのものを交雑するとそのF₁は中間の抵抗性を示すとしている。KNAPP⁴²⁾ (1958) は、抵抗性は主働遺伝子(Hauptgen)と微働遺伝子(Nebengen)とに区別できないような極めて多数の遺伝子によって支配されているが、一般にF₁の抵抗性は両親の抵抗性の平均値に近似すると報告しており、これはCOONSの報告結果とほぼ一致し、これらは遺伝子のポリジーン的作用を示唆している。これに対しKOHLS⁴⁵⁾ (1950) は、F₁の抵抗性は罹病性の親に近似する。すなわち部分優性的に行動することを観察している。また選抜によって期待される選抜効果の推定および選抜方法の決定に役立つ遺伝力などの推定についての報告は、細川・斎藤²⁹⁾ (1956) の報告があるのみである。またKNAPP⁴¹⁾ (1957) は倍数性と抵抗性との関係についてoriginを同じくする場合には4倍体の抵抗性は2倍体や3倍体のそれに比較して低いことを報告している。

てん菜褐斑病抵抗性はてん菜の生育する環境条件、例

えば気象条件、栄養肥培条件、年次、場所などによって影響されるが、また植物個体の条件、即ち生育時期、葉齢などの条件によっても変動する。POOL & MCKAY⁷⁶⁾ (1916-a) は気孔の開閉と気象環境条件とを調査し、抵抗性が気温、湿度等の気象的条件によって変化することを報告した。VESTAL & BEEL¹¹⁰⁾ (1931)、VESTAL¹¹¹⁾ (1933) およびNAGEL⁵⁹⁾ (1945) らは、栽植密度と微気象的条件との関係を検討し、一般に生育領域の拡大による畦間、株間の湿度の低下によって罹病度が減少するとしている。松本⁵³⁾ (1962) は、本育192号の罹病度と7、8月の積算温度との相関係数から、夏季の気温が高いほどその罹病度が増加すると報告した。千葉・橋本⁵⁾ (1962) は18~20°C以上の最低気温が3日以上持続すると罹病度が増加すると報告した。PANASSYUK⁷⁰⁾ (1939) は昼間湿度55%以上で、最低気温が12°C以上の日が2~3日続くと罹病度が増加すると推論した。生育時期と褐斑病抵抗性との関係について上原¹⁰⁷⁾ (1959) は生育時期の進んだものほど罹病しやすいことを、またPANASSYUK⁶⁹⁾ (1937) は外葉の罹病度は中葉、心葉に比較して大きい、すなわち葉齢によって抵抗性に差異のあることを報告している。これらの結果から、褐斑病抵抗性は気象条件に対する生理生態的反応、および個体の生育期間および葉の生育度(葉齢)の差異によって変化することが知られる。またSCHLÖSSER⁹²⁾ (1960) は、気象条件を異にする場所で生産された種子の遺伝的構成が変化すると報告しているが、この報告から、抵抗性はいわゆる種場によっても変動することが推定される。このことはSCHLÖSSER & KOCH⁹¹⁾ (1957) および鈴木⁹⁸⁾ (1958) が褐斑病抵抗性は栽培地域の環境条件によって変化すると報告した結果と一致する。

抵抗性と植物体内成分との関係についての研究についてKOVÁCS⁴⁶⁾ (1955) は、てん菜の葉上から集めた水滴中には、分生胞子の発芽を抑制する物質のあることを発見し、この抑制的物質は抵抗性品種の葉上から集めた水滴に多いことを報告している。このような水溶性物質の存在についてKNAPP⁴²⁾ (1958) は否定的である。またHARRISON²⁴⁾ (1961) らは葉中のフェノール化合物の含有率は、抵抗性の自殖系統では罹病性のものに比較して高く、また酸化された形のフェノール化合物、すなわちortho-dihydroxy phenolが菌の発育を抑制することを認め、抵抗性とフェノール化合物含有率との間に密接な関係のあることを報告している。

褐斑病の抵抗性とてん菜の形態的特性との関係についての研究は、抵抗性と気孔数および抵抗性と病斑色との

研究が大部分である。POOL & MCKAY⁷⁶⁾ (1916) および DARPOUX⁹⁾ (1953) らは気孔数と抵抗性とは密接な関係にあり、抵抗性のものは単位面積当りの気孔数が少ないことを認めたが、これに対し SCHMIDT⁹³⁾ (1928) や KOVÁCS⁴⁶⁾ (1955) などは、この関係を否定している。ROSE⁸⁵⁾ (1954) はてん菜品種と野生種 (*B. maritima*) との交雑後代では、赤色病斑を現わす個体は抵抗性個体であり、赤色病斑が抵抗性個体の選抜指標となることを、また、SCHMIDT⁹³⁾ (1928) はこのような交雑後代では、病斑の赤色程度は、*B. maritima* の形態に類似するほど濃色であることを報告している。NOLL⁶¹⁾ (1956) は根色が赤い個体、また FORSYTH ら¹²⁾ (1963) は葉柄と葉身の一部がともに赤色の個体でなければ病斑色は赤くならないと報告している。

褐斑病によるてん菜の被害が著しいことは多数の研究者によって確認され強調されている。NAGEL & LEONARD⁵⁸⁾ (1940) は、被害程度と同化作用との関係を調査し、被害程度が大きくなるにつれて同化作用が減少し、根重、糖分などが減少することを明らかにしている。褐斑病による被害程度とてん菜の減収割合との関係については、VESTAL¹¹¹⁾ (1933) が、アメリカではその被害が50%位に達することがしばしばあると述べている。また、BREWBAKER ら³⁾ (1950)、RADEMACHER⁸¹⁾ (1952)、SCHÜRNBRAND⁹⁵⁾ (1952)、SCHLÖSSER⁸⁹⁾ (1953)、KNAPP^{38), 40)} (1954-b, '55) などの研究者によっても褐斑病の被害が極めて大きいことが報告されている。

てん菜褐斑病菌 (*Cercospora beticola* SACC.) に関する分類学的研究について、分生孢子を形成させるための人工培地の研究が始められた。NAGEL⁵⁶⁾ (1934) の報告によれば、Duggar は1899年に *C. beticola* の分生孢子を、人工培地上で形成させることを最初に試みたが失敗した。その後 COONS & LARMER⁶⁾ (1929)、STOLZE⁹⁷⁾ (1931)、NAGEL⁵⁶⁾ (1934)、SCHMIDT⁹⁴⁾ (1935)、PLOTHO^{73), 74)} (1951, '52)、栃内・竹内¹⁰²⁾ (1953)、FRANDSEN¹⁴⁾ (1953, '55-a, -b, -c, '56-a, -b)、SCHLÖSSER & KOCH⁹¹⁾ (1957)、NOLL⁶²⁾ (1959) および LA^{47), 48)} (1963-a, -b) などの多数の研究者によって分生孢子形成に好適な人工培地や、人工培地における該病菌の生理的、形態的特性について研究が進められ、てん菜の葉、人参の葉の煎汁寒天などが分生孢子形成に好適で、簡単な培地であることが明らかにされた。また STOLZE⁹⁷⁾ (1931)、PLOTHO⁷³⁾ (1951) および FRANDSEN¹⁵⁾ (1955-a) などによって人工培地上での褐斑病菌の発育と培養温度の関係についての研究が行なわれた。これらの研究結果を要約すると、培

養の最低温度は5°C、最高温度は40°Cで、最適温度は25°C前後である。また人工培地上における褐斑病菌の生理的、形態的特性にも顕著な差異があることは、SCHMIDT⁹⁴⁾ (1935)、PLOTHO⁷⁴⁾ (1952)、FRANDSEN^{15), 16)} (1955-a, -b)、NOLL⁶²⁾ (1959) および LA⁴⁷⁾ (1963-a) などによって確認された。病原力の変動、いわゆる育種上問題となる病原性を異にする strain または race の存在については、SCHLÖSSER ら⁹¹⁾ (1957) によって最初に示唆され、その後 NOLL⁶³⁾ (1960) および La ら⁴⁷⁾ (1963-a) によって研究が行なわれ、病原性を異にする strain または race の存在および生態的分化現象の存在が実験的に立証された。

分生孢子の形態やその形成に影響をおよぼす要因についての研究も少なくない。例えば LARMER & COONS⁴⁹⁾ (1930) は、分生孢子の長さは温度によって変化し、27~29°Cの条件下では17~18°Cの場合に比較して長くなると報告している。これに対し、VESTAL¹¹¹⁾ (1933) と FRANDSEN¹⁴⁾ (1953) は、分生孢子の長さは湿度によって影響されやすく、湿度が高い場合には低湿の条件下に比較して長くなると報告している。また FRANDSEN¹⁷⁾ (1955-c) は、分生孢子の長さは明所では短かく、暗所では長くなるとし、さらに LA⁴⁷⁾ (1963-a) は、分生孢子の形成数は明所では、暗所に比して約10倍となると報告している。

褐斑病菌の病原力の変化についての研究は少ない。FRANDSEN¹⁵⁾ (1955-a) は、発育温度によって菌の病原力が変化し、29~31°Cでは最も強く、16.5~17.5°Cでは最も弱くなり、19.5°Cでは、その中間になると述べている。また NOLL⁶²⁾ (1959) は、人工培地上での継続的な培養は菌の特性を変化させることはないが、寄主通過を繰返すことにより次第に病原力が低下することを報告している。

てん菜褐斑病の第一次発生源について、POOL & MCKAY⁷⁷⁾ (1916-b) は、寄主組織内の菌糸体が頭葉のペイルの内部および地下1~5インチのところで越冬が可能であり、これが第一次感染になりうることを報告した。これが褐斑病の第一次発生源についての最初の報告と考えられる。この報告結果は、その後 STOLZE⁹⁷⁾ (1931)、NAGEL⁵⁷⁾ (1938) および KOCH ら⁴⁴⁾ (1958) によって実験的に確認された。VESTAL¹¹¹⁾ (1933) は圃場で通常に見られる6種類の雑草(あおびゆ、あかざ、ちさ、はいあおい、はぎ、そばかずら)に寄生する褐斑病菌は、病原性および形態的特性が共に *C. beticola* SACC. に類似することから、この両者は同一であろうと推定した。さ

らにこれらの雑草に寄生する病原菌が、褐斑病の発生源となりうることを、または接種試験の結果から *C. beticola* SACC. は 12 科、17 属の 26 種の植物に寄生し、寄主範囲が広いことを報告した。また GASSNER²⁰⁾ (1952), RADEMACHER⁸¹⁾ (1952), SCHÜRNBRAND⁹⁵⁾ (1952), KNAPP^{37), 40)} (1954-a, '55) および栃内・竹内¹⁰³⁾ (1955) によって、てん菜の種茎に付着している分生胞子または分生子梗が、褐斑病の第一次感染源になると報告している。FRANDSEN¹⁹⁾ (1956-b) はてん菜 1 個体について 1 回当たり 1~5 億、1 年間では 6~15 億個の分生胞子が生産されることを、また松本⁵³⁾ (1962) は品種の抵抗性によって異なるが、1 病斑当たり 300~2,700 個の分生胞子が形成されることを観察した。POOL & MCKAY⁷⁷⁾ (1916-b), SCHMIDT⁹³⁾ (1928) および STOLZE⁹⁷⁾ (1931) は、このような枯葉に付着している無数の分生胞子の約 50% は、条件が良ければ少なくとも 6~8 カ月位は生存することを実験的に確認した。これらの結果を証明する例として、枯葉に付着している分生胞子を接種源として大規模に育種圃場に接種をおこない、育種効率を高めているアメリカでの実際の例を挙げることができる。

以上はてん菜の褐斑病に対する抵抗性ならびに褐斑病菌の病原性に関する研究の概要であるが、個々の問題についての研究経過は各章ごとに述べる。

第 3 章 北海道におけるてん菜褐斑病の被害の実態

高橋¹⁰⁰⁾ (1957) および後藤²¹⁾ (1958) は、作物の病害に対する罹病程度と被害程度との関係を明らかにすることが、抵抗性品種育成上重要な問題点であることを述べている。

褐斑病の罹病程度と根重、糖分および可製糖量などの減収程度との関係については多くの調査結果が発表されている。RADEMACHER⁸¹⁾ (1952) は、葉部では 50%、根重では 10%、可製糖量は 6% 程度減少するとし、SCHÜRNBRAND⁹⁵⁾ (1952) は、葉部 11.4~34.3%、根部 3.7~17.5%、可製糖量は 4.7~21.6% 減少すると報告した。SCHLÖSSER⁸⁹⁾ によれば早期感染による減少率は後期感染のそれに比較して大きく、罹病によって根重、根中糖分、可製糖量はそれぞれ 7.7~23.2%、2.6~11.4% および 10.1~31.9% 減少し、また純糖率 (6.9~2.9%)、乾物重 (10.4~28.5%)、頸葉重 (17.0~61.1%) などは減少するが、逆に灰分は 2.1~20.9%、可溶性窒素は 6.9~22.0% 増加すると報告している。KNAPP³⁸⁾ (1954-b) は罹病程度が著しい場合は軽微な場合に比較して、根重は 20%、

根中糖分は 9% 減少するとし、また発病時期が早く、罹病程度が著しい区では対照区に比較して葉部、根重、根中糖分および可製糖量はそれぞれ 16, 5, 4 および 9% 減少することを認めている。BRUNE⁴⁾ (1956) は罹病による各種の化学的成分を詳細に研究し、その結果を発表した。BREWBAKER³⁾ (1950) は褐斑病病斑指数 1 単位 (指数は 0~10 までの 11 段階) の増加によって根重は 2~4%、根中糖分は 0.4~1.3%、可製糖量では 2~6% 減少すると報告した。WERNER¹¹⁶⁾ (1959) は、褐斑病を防除することにより、一般に防除費を上回る収入が得られるとし、褐斑病被害に対する防除効果の意義を指摘している。これに関する著者の北海道における調査結果を纏めて Table 1 に示した。早期感染は後期感染に比較して収量形質におよぼす影響は極めて大きく、後期感染による減収率の約 2 倍である。(1962 年の導入 2 号 A と B の比較)。病斑指数と収穫時における根重その他の形質の数値との回帰係数は、一般に負の値であり、また統計的に有意であった。回帰係数は試験年次の環境条件、品種の特性および病斑指数の調査期などによって影響され一定ではないが、しかし褐斑病による被害は根重、頸葉重、根中糖分、純糖率および可製糖量などを著しく減少させることはあきらかである。一般に北海道の場合は病斑指数 1 単位の増加によって根重、可製糖量は 3~10%、根中糖分は 1~5%、純糖率は 0.3~2.8% 程度減少することが推定されたが、この結果は BREWBAKER³⁾ (1950) の報告とほぼ一致する。

北海道における褐斑病発生面積の年次推移について、松本⁵³⁾ (1962) は詳細な実態の報告をおこなった。これを参照して、北海道における褐斑病発生面積の年次 (1951~'62 年) 推移および地理的關係を取纏めた結果を Table 2 および Fig. 1 に示した。

1953 年にアメリカより導入された褐斑病抵抗性品種、導入 2 号の普及によって、褐斑病発生面積は著しく減少したことが明らかである。しかし 1961 年には褐斑病が大発生し、その発生面積割合は約 40% に達し、それ以前の 10% 程度の発生面積割合を著しく上回り、大被害を及ぼした。1962 年以降は、その発生面積割合は減少したが、これは薬剤防除の影響が大きいものと考えられる。近年に至って再び多収罹病性品種の栽培面積が増加してきたことにより、褐斑病発生面積が次第に増加することは必至と思われ、褐斑病発生に対しては今後共予断を許さない状態にある。褐斑病発生の多少は夏季における気温、湿度などの気象条件によって影響されるところが大きいことは Fig. 1 および松本⁵³⁾ (1962) などの報告からも

Table 1. The relations between yield of sugar beet and leaf-spot disease (1960-1962).

Year	Variety	Regression coefficients of yield on leaf-spot index					Increment or decrement (%) of yield per unit of leaf-spot index					Date of scoring of leaf-spot index
		Root weight	Top weight	Sucrose (%)	Purity (%)	Gross sugar	Root weight	Top weight	Sucrose (%)	Purity (%)	Gross sugar	
1960	D-2	-0.26**	-0.14**	-0.21**	—	-50.61**	-4.8	-10.0	-1.3	—	-6.4	Oct. 6
	H-192	-0.16	-0.33**	-0.23**	—	-36.42**	-2.8	-8.1	-1.5	—	-4.6	
	H-401	-0.14	-0.37**	-0.26**	—	-33.41**	-3.9	-13.2	-1.5	—	-6.1	
1961 (A)	D-2	-0.39**	-0.14*	-0.24**	-0.39**	-56.69**	-10.4	-4.6	-1.8	-0.4	-12.7	Aug. 8
	H-192	-0.18	-0.06	-0.23**	-0.22	-30.53**	-4.4	-1.8	-1.7	-0.3	-6.3	
1961 (B)	D-2	-0.16	-0.25	-0.57*	-1.12	-39.59	-4.9	-7.4	-4.2	-1.3	-10.0	Aug. 8
	H-192	-0.44	-0.14	-0.30	-0.70	-61.74*	-13.0	-3.7	-2.2	-0.8	-14.8	
	H-401	-0.14	-0.10*	-0.54*	-0.58	-30.60*	-6.0	-5.3	-4.0	-0.7	-13.5	
	CLR	-0.38*	-0.37*	-0.54	+0.42	-57.10	-12.2	-15.4	-3.7	+0.5	-15.6	
	AJ-4	-0.29	-0.37	-0.01	-0.50	-49.49*	-8.7	-11.6	-0.0	-0.6	-9.6	
	Johnson-E	-0.05	-0.06	-0.44*	-0.99*	-17.03	-2.1	-2.7	-3.9	-1.1	-7.5	
1961 (C)	US 401	-0.13*	-0.21*	-0.59**	-0.22	-20.55*	-3.7	-5.8	-5.6	-0.3	-6.8	Aug. 4
	H-192	-0.12	-0.04	-0.32*	+0.71	-16.70	-3.3	-1.0	-3.0	+0.9	-5.3	
1962	D-2	A	-0.52**	-1.38**	-0.79**	-2.14**	-77.92**	-19.0	-29.2	-7.5	-2.8	July 30 Sept. 3
		B	-0.27**	-0.53**	-0.53	-1.39**	-40.84**	-7.8	-8.4	-4.6	-1.7	

** Significant at 1% level * Significant at 5% level.

D-2: Do-Nyu No. 2 H-192: Hon-Iku No. 192 H-401: Hon-Iku No. 401

Table 2. Yearly changes of the acreage of sugar beet infected with leaf-spot disease in Hokkaido, Japan (*The region of Nippon Beet Sugar Manufacturing Co. LTD*).

Item \ Year	1951	1952	1953	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963
Total acreage of sugar beet (ha)	14,006	13,426	15,356	15,558	16,911	20,110	23,183	22,766	22,106	24,877	25,435	21,916	20,328
Infected acreage of sugar beet (ha)	10,837	7,457	4,119	615	2,490	427	350	2,177	792	3,507	10,400	7,200	4,400
Percentage of infected acreage (%)	77.4	55.5	26.8	4.0	14.7	2.1	1.5	9.6	3.6	14.1	40.9	32.9	21.6

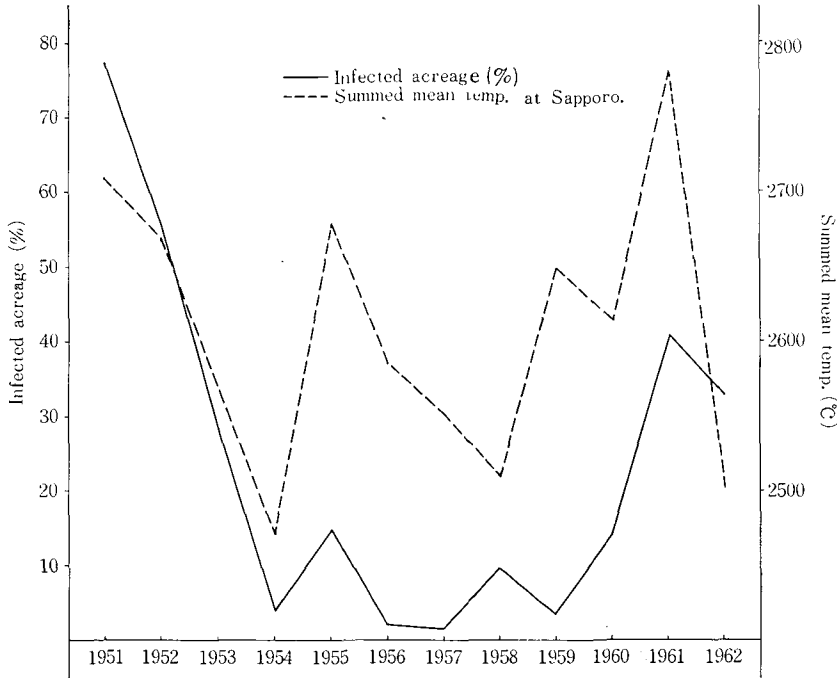


Fig. 1. Relation between acreage (%) of sugar beet infected with leaf-spot disease and summed mean temperature in Hokkaido, Japan.

Table 3. Acreage of sugar beet infected with leaf-spot disease in districts with various climatic conditions in Hokkaido, Japan.

Year		1956		1952	Variety	
District	Item	Infected acreage (ha)	Percentage of infected acreage (%)	Leaf-spot index*	1952	1956
Tokachi		114	26.7	3.58	H-192	D-2
Abashiri		25	5.8	3.82	"	"
Konsen		36	8.5	—	"	H-192
Rumoe, Soya		10	2.3	1.36	"	"
Kamikawa, Sorachi		17	4.0	3.66	"	D-2
Donan		225	52.7	7.05	"	"
Total		427	100.0			

* See Fig. 2.

明らかである。

褐斑病発生面積割合と地域的關係は、Table 3 に示した例 (松本, 1962, 参照) から明らかなように、てん菜栽培期間中の積算温度の低い道東、道北すなわち、導入2号より抵抗性の弱い本育192号が栽培されている根釧、天北地区ではその発生面積割合および被害程度は品種の抵抗性による差異を無視しても、他地区に比較して少な

いが、道南地区では最も多く、ついで十勝、網走地区では多い。この傾向の年次の差異は一般に極めて小さい。

上述の限られた資料よりえられた褐斑病発生の道内における実態からも褐斑病が北海道のてん菜糖業上いかに重要な病害であるかが認識される。

第4章 褐斑病抵抗性の遺伝

てん菜褐斑病抵抗性品種を育成しようとするさいには抵抗性の遺伝様式や遺伝機構の解明が必要である。すなわちこの抵抗性発現に関与する遺伝子の種類やその数およびその効果などについての知識がまず要求される。

ある病害に関与する病原菌が単一で遺伝的変異がない場合、いわゆる菌の病原性に遺伝的変異が存在しない場合には、寄主作物の抵抗性は比較的簡単な遺伝様式で説明しうる。しかし、抵抗性の発現が外的要因によって変化するとともに、病原菌には各種の strain または race の存在が認められる場合が多いので、抵抗性の遺伝様式を解析することは一般に非常に厄介な問題である。

各種作物の病害に対する抵抗性の遺伝様式は、それが少数の遺伝子 (major gene) によって支配される場合と polygene 系によって支配される場合すなわち、遺伝的に連続的な変異を示す場合とに2大別されるものと思われる。細川、斎藤²⁹⁾ (1956) はてん菜褐斑病抵抗性は、polygene 系によって支配される量的形質であることを実験的に認めた。

量的形質、すなわち polygene 系によって支配され、連続的変異を示す形質の遺伝様式を分析するのは、一般に統計遺伝学的手段による。統計遺伝学的方法としては種々の方法があるが、一般に作物の量的形質の遺伝を解析する一つの有力な手段として、その遺伝力を推定する方法があり、いろいろな作物の形質の遺伝力の推定が多数の研究者によって報告されている。またこれと関連した形質間の遺伝相関も、選抜淘汰の有力な指標として研究がおこなわれている。

本章ではこれらの統計的手段による解析方法を中心として、てん菜褐斑病抵抗性の遺伝を解析するために、てん菜褐斑病抵抗性の遺伝力、遺伝相関、 F_1 の抵抗性と両親の抵抗性との関係および遺伝的抵抗性 (Degree of inherent resistance) を推定した結果について検討した。

第1節 褐斑病抵抗性の遺伝力および遺伝相関

他殖性作物としてのてん菜の栽培品種は、遺伝的には一般に heterogenous な集団であり、また heterozygous の個体を多く含んでいる。その育種目標とされる主要形質例えば根重、糖分および病害抵抗性等は、集団内および集団間で連続的な変異を示し、しかも環境条件による変異は相当大きい。

このような量的形質について個体選抜や系統選抜の効果をもめるためには、遺伝力や遺伝相関などについての

知見をうることが重要であることは LUSH⁵⁰⁾ (1949), ROBINSON, COMSTOCK, & HARVEY⁸³⁾ (1949), WEBER & MOOTHY¹¹⁵⁾ (1952), WARNER¹¹³⁾ (1952) および PANSE & SUKHATME⁷¹⁾ (1954) その他多くの研究報告によって認められてきたところである。我国においても酒井⁸⁶⁾ (1954), 井山³³⁾ (1955), 赤藤・根井・福岡⁸⁸⁾ (1958), 鳥山・蓬原¹⁰⁶⁾ (1958), 明峯¹⁾ (1959), 有倉¹¹⁹⁾ (1962) および畑村・斎尾²⁶⁾ (1964) らによって各種作物の量的形質についての研究がおこなわれてきた。これらの研究報告によれば、遺伝力は推定方法、年次、場所、材料やその他の試験方法によって異なり、形質によってはその変異の幅がかなり大きいことが知られている。WARNER¹¹³⁾ (1952) および ROBINSON⁸³⁾ (1963) によれば実際のな面から遺伝力の推定は、材料を広い範囲にとり、いろいろな環境条件での推定結果の累積が必要であるとしている。

本節では以上の観点から、推定方法や材料を異にした場合の褐斑病抵抗性の遺伝力について、いろいろな角度からその検討をおこなった。試験は1955年より1959年にわたっておこなわれた。これらの試験結果を推定方法別に一括して次に述べる。

A. F_2 集団と戻し交配集団の分散による遺伝力の推定

1. 材料および方法

試験年次、供試材料および試験操作を Table 4 に示した。

Table 4. Experimental material and designs (1955).

Cross	Material	Design
A	$P_1 = G-91$ } Inbred $P_2 = G-14$ } line $F_1 = P_1 \times P_2$ F_2 $B_1 = F_1 \times P_1$ $B_2 = F_1 \times P_2$	Randomized blocks, 4 replications, Plot area: 8.1 m ²
B	$P_1 = G-91$ } Inbred $P_2 = G-22$ } line F_2 $B_1 = F_1 \times P_1$ $B_2 = F_1 \times P_2$	

各対象形質の調査基準および方法は、つぎのとおりである。

1) 褐斑病病斑指数: 個体当りの病斑指数を Fig. 2

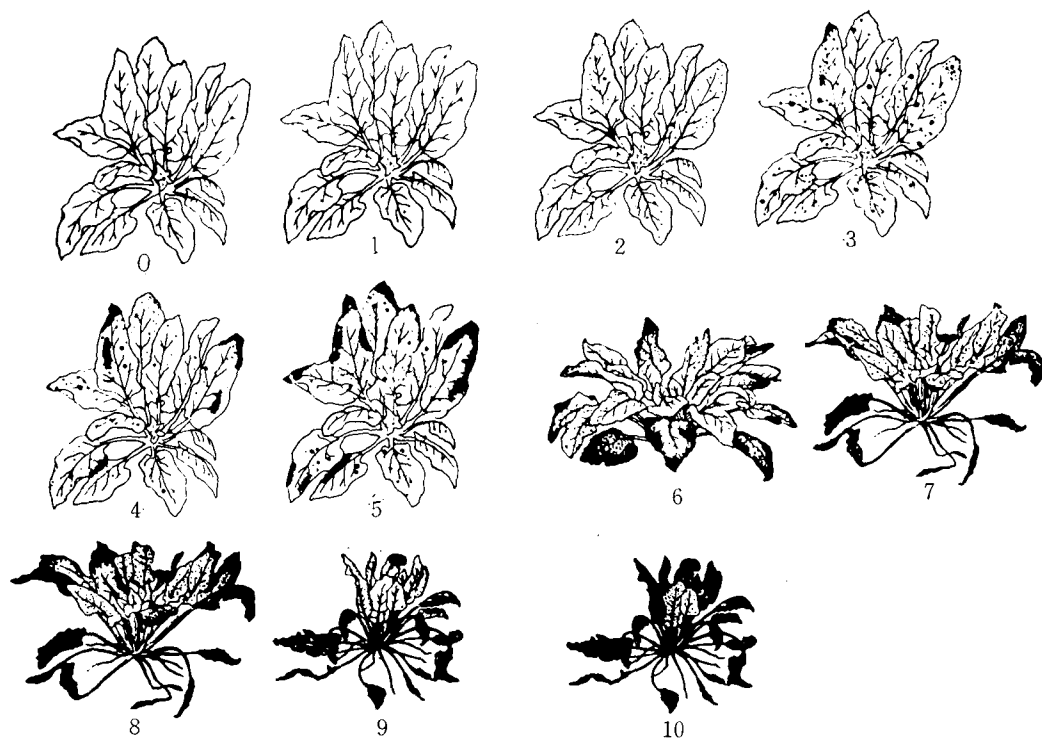


Fig. 2. Reading standard of leaf-spot disease index based on a plant of sugar beets (0=none, 10=complete necrosis).

の調査基準に示したように、0 から 10 までの 11 段階に区分した基準で個体調査をおこなった。

2) 根重： 100 g 単位で秤量した。計算は対数変換値についておこなった。

3) 糖分： シュガー・リフラクトメーターによるブrix度をもって糖分とした。

4) 草丈： 地表面より 1 株の最長葉の先端までの長さ。

5) 葉数： 生葉数。

以上の各形質についての調査期日は Table 5 に示した。

遺伝力の推定方法はつぎの通りである。

1) 広義の遺伝力： WEBER¹¹⁴⁾ (1950) の方法による。

$$h^2_B = (V_{F_2} - V_E) / V_{F_2}$$

ただし

$$V_E = (V_{P_1} + V_{P_2}) / 2$$

または

$$V_E = (V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1}) / 3$$

2) 狭義の遺伝力： WARNER¹¹³⁾ (1952) の方法に

よる。

$$h^2_V = \{2V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2})\} / V_{F_2}$$

ただし V_{P_1} , V_{P_2} , V_{F_1} , V_{F_2} , V_{B_1} , V_{B_2} および V_E はそれぞれ両親, F_1 , F_2 , 両親し交配および環境の分散を示す。MATHER⁵²⁾ (1949) はこれらの雑種世代の全分散をつぎに示す 3 つの分散構成要素に分割した。

$D = \sum d^2$: 相加的遺伝子効果 (d) による分散

$H = \sum h^2$: 非相加的遺伝子効果 (h) による分散

E : 環境による分散

これらの記号を用いると、分離世代の分散構成はつぎのように示される。

$$F_2 \text{ の分散 : } V_{F_2} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + E$$

両親し交雑の分散の和：

$$V_{B_1} + V_{B_2} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{2} H + 2E$$

これらの式より D , H , E の値を推定した。分散の計算はすべて個体の値に基づいておこなった。

2. 結果および考察

1) 尺度適用検定 (scaling test)

Table 5. Average and X, Y values of five characters in each generation (1955).

Cross	Character	Date of reading	Generation						Scaling test	
			P_1	P_2	F_1	F_2	B_1	B_2	X	Y
A	Resistance to leaf-spot [#]	Sept. 13	2.63 ± 0.045	5.68 ± 0.079	3.78 ± 0.063	4.21 ± 0.079	3.29 ± 0.069	4.50 ± 0.012	0.63 ± 0.187	0.97 ± 0.351
		Oct. 3	3.74 ± 0.074	7.07 ± 0.074	5.36 ± 0.060	5.93 ± 0.066	5.20 ± 0.065	6.09 ± 0.060	0.57 ± 0.158	2.19 ± 0.302
	Root weight (log.)	Nov. 11	2.58 ± 0.012	2.24 ± 0.017	2.65 ± 0.017	2.54 ± 0.013	2.64 ± 0.013	2.53 ± 0.014	-0.09 ± 0.032	-0.03 ± 0.066*
	Sucrose (%)	Nov. 11	20.1 ± 0.06	20.5 ± 0.07	21.3 ± 0.07	20.3 ± 0.06	20.6 ± 0.06	20.2 ± 0.06	-0.2 ± 0.15*	-2.0 ± 0.28
	Number of leaves	July 5	12.2 ± 0.11	15.0 ± 0.15	14.0 ± 0.15	13.7 ± 0.12	13.2 ± 0.12	14.8 ± 0.14	-0.6 ± 0.30*	-0.4 ± 0.29*
		Aug. 5	19.2 ± 0.23	25.3 ± 0.35	24.1 ± 0.35	23.4 ± 0.26	22.6 ± 0.24	25.9 ± 0.30	-1.7 ± 0.65	-0.1 ± 1.32
		Sept. 9	24.0 ± 0.37	28.6 ± 0.48	29.5 ± 0.51	29.0 ± 0.33	26.9 ± 0.29	31.4 ± 0.34	-0.3 ± 0.80*	4.4 ± 1.78
	Plant height (cm)	July 5	32.4 ± 0.23	22.4 ± 0.22	28.7 ± 0.24	28.8 ± 0.22	27.0 ± 0.23	26.5 ± 0.21	4.1 ± 0.54	-0.8 ± 1.05*
		Aug. 3	53.6 ± 0.29	36.0 ± 0.27	44.7 ± 0.34	45.0 ± 0.32	47.2 ± 0.30	42.1 ± 0.30	0.7 ± 0.77*	-5.0 ± 1.39
		Aug. 25	53.8 ± 0.36	37.1 ± 0.38	49.8 ± 0.41	44.8 ± 0.34	46.3 ± 0.36	43.8 ± 0.34	-0.5 ± 0.84*	-11.3 ± 1.69
		Sept. 9	52.4 ± 0.43	36.1 ± 0.45	46.4 ± 0.43	44.3 ± 0.38	45.8 ± 0.34	42.7 ± 0.35	0.1 ± 0.90*	-4.1 ± 1.85
		Oct. 3	40.5 ± 0.34	33.4 ± 0.42	47.1 ± 0.39	41.1 ± 0.39	43.3 ± 0.36	40.3 ± 0.35	-1.4 ± 0.93*	-3.7 ± 1.85*
B	Resistance to leaf-spot [#]	Sept. 13	2.59 ± 0.045	5.66 ± 0.065	—	3.99 ± 0.075	3.63 ± 0.050	4.44 ± 0.077	-0.09 ± 0.176*	—
		Oct. 3	3.31 ± 0.045	6.73 ± 0.055	—	5.53 ± 0.060	4.98 ± 0.058	6.01 ± 0.064	0.61 ± 0.147	—
	Root weight (log.)	Nov. 11	2.63 ± 0.011	2.57 ± 0.016	—	2.69 ± 0.011	2.66 ± 0.013	2.71 ± 0.016	0.02 ± 0.030*	—
	Sucrose (%)	Nov. 11	20.3 ± 0.06	15.0 ± 0.08	—	18.1 ± 0.08	19.5 ± 0.08	16.6 ± 0.09	0.2 ± 0.20*	—
	Number of leaves	July 5	12.6 ± 0.10	12.8 ± 0.12	—	13.7 ± 0.10	13.3 ± 0.10	12.7 ± 0.11	1.4 ± 0.26	—
		Aug. 5	19.5 ± 0.25	18.1 ± 0.22	—	20.8 ± 0.20	20.9 ± 0.22	19.9 ± 0.20	0.8 ± 0.49*	—
		Sept. 9	25.2 ± 0.39	17.8 ± 0.29	—	24.5 ± 0.27	24.7 ± 0.28	20.9 ± 0.24	3.4 ± 0.66	—
	Plant height (cm)	July 5	34.3 ± 0.23	28.9 ± 0.26	—	33.9 ± 0.24	35.1 ± 0.19	29.7 ± 0.24	3.0 ± 0.56	—
		Aug. 3	56.7 ± 0.38	46.4 ± 0.38	—	52.5 ± 0.32	57.9 ± 0.32	52.9 ± 0.31	-5.4 ± 0.78	—
		Aug. 25	56.4 ± 0.38	45.1 ± 0.40	—	50.9 ± 0.34	58.4 ± 0.35	51.7 ± 0.35	-8.3 ± 0.84	—
		Sept. 9	55.9 ± 0.48	42.6 ± 0.46	—	48.3 ± 0.38	56.4 ± 0.39	50.2 ± 0.42	-10.0 ± 0.36	—
		Oct. 3	50.5 ± 0.39	36.6 ± 0.43	—	43.5 ± 0.41	50.7 ± 0.39	42.6 ± 0.51	-6.3 ± 1.05	—

[#] Leaf-spot index

Table 6. Variances of five characters in each generation (1955).

Cross	Date of reading	Character											
		Resistance of leaf-spot		Root weight (log.)	Sucrose (%)	Number of leaves			Plant height				
	Generation	Sept. 13	Oct. 3	Nov. 11	Nov. 11	July 5	Aug. 5	Sept. 9	July 5	Aug. 4	Aug. 25	Sept. 9	Oct. 3
A	P_1	0.3964	0.5375	0.03892	1.1146	2.3141	10.1307	22.3396	11.0301	16.3414	22.2636	29.9348	18.4654
	P_2	1.2276	1.0729	0.07524	1.2939	4.3417	23.0301	36.5904	9.5949	13.9519	24.3428	32.3852	26.1987
	F_1	0.6335	0.5830	0.04175	0.7738	3.6401	19.9437	36.4391	9.6833	16.7236	25.8034	24.5195	20.7725
	F_2	1.6169	1.1114	0.04580	1.0556	3.7672	18.0224	27.6067	12.9929	27.6925	31.7312	36.4710	39.5251
	B_1	1.0521	0.9729	0.03647	0.9172	3.4844	12.8648	18.4350	11.9427	19.5495	28.3632	25.3766	30.0280
	B_2	1.1569	0.8403	0.04459	0.6945	4.6830	20.5215	26.2943	10.2982	20.6112	24.6192	26.5466	27.4893
B	P_1	0.4048	0.3959	0.02928	0.9153	2.0173	9.8103	24.5730	10.8335	23.0541	22.8201	37.3176	30.7136
	P_2	0.8365	0.6001	0.06780	1.6532	3.0857	7.7077	13.5994	13.7388	23.1642	25.1472	34.5805	36.7271
	F_2	1.3513	0.8276	0.03214	1.7419	2.7954	10.1756	18.8996	14.6474	26.1381	30.1102	37.7098	43.3456
	B_1	0.6373	0.8611	0.03468	1.3111	2.7708	12.2500	20.3884	9.4658	27.3389	33.1520	40.2649	36.4508
	B_2	1.2127	0.8148	0.04679	1.5553	2.4412	7.7299	12.2029	11.6469	18.9924	25.1325	34.8247	49.5073

Table 7. Estimated values of D , H , E and number of effective factors for five characters (1955).

Cross	Date of reading	Character											
		Resistance to leaf-spot		Root weight (log.)	Sucrose (%)	Number of leaves			Plant height				
	Item	Sept. 13	Oct. 3	Nov. 11	Nov. 11	July 5	Aug. 5	Sept. 9	July 5	Aug. 4	Aug. 25	Sept. 9	Oct. 3
A	D	2.0496	0.8192	0.02108	0.9990	-1.2660	5.3170	20.9682	7.4898	30.4486	20.9600	42.0376	43.0658
	H	-0.6416	-0.1172	-0.06684	-0.2018	3.8728	-9.3504	-58.6684	-3.4188	-12.8204	-11.5416	-53.9772	-15.2800
	E	0.7525	0.7311	0.05197	1.0608	3.4320	17.7015	31.7897	10.1027	15.6733	24.1366	28.9465	21.8122
	K_1	1.1	3.4	1.4	0.04	—	1.7	0.3	3.3	2.5	3.3	1.6	0.3
B	D	1.7052	-0.0414	-0.03438	1.2348	0.7576	0.7426	10.4158	16.3522	11.8898	3.8718	0.6600	1.4662
	H	-0.4880	1.4012	0.00316	-0.6032	-0.5396	4.1812	21.5780	-23.2716	-11.6640	16.7624	5.7228	35.5684
	E	0.6207	0.4980	0.04854	1.2753	2.5515	8.7590	19.0862	12.2862	23.1092	23.9837	35.9491	33.7204
	K_1	1.4	—	—	5.7	0.01	0.7	1.3	0.4	2.2	8.2	67.0	32.9

斎藤：てん菜褐斑病抵抗性に関する有種学的研究

はじめに MATHER⁵²⁾ (1949) の提唱した基準により、各形質の測定平均値について尺度適用検定をおこなった。Table 5 には各試験別に調査形質の平均値とその標準誤差を示した。この表から明らかなように、同一形質を同じ尺度で測定しても、材料および生育時期などを異にすると、尺度適用検定の結果は一般に一致しない。すなわち、このことは MATHER⁵²⁾ (1949) が述べているように、同一形質を取扱った場合でも材料、年次および生育時期等を異にする場合は、それぞれ尺度変換の必要性が異なることを示すと同時に、これらの検定の基礎となる平均値や分散が、標本抽出や環境条件による誤差の変動に大きく影響されることも当然考えられるところであり、さらにこれは遺伝力の推定にも影響を与えるものである。

2) 分 散

各形質の分散を Table 6 に示した。この場合の遺伝力の推定は、各分散に基づいて推定されるものであるから、各世代集団の分散値が妥当であるかどうかが問題である。Table 6 によれば一般に不分離集団に比較して分離集団の分散値が大きい傾向にあるが、材料あるいは調査時期等によって必ずしも予期された値がえられなかった。このことは WARNER¹¹³⁾ (1952) や POWERS⁷⁸⁾ (1959) も述べているように、一般に他殖性作物においては自殖系統の草勢 (vigor) が低い場合が多く、環境に影響されるところが大きいことも大きな原因であろうが、この場合にはむしろ試験方法や標本抽出誤差および環境の影響などが大きいことが考えられる。この試験では葉数および草丈の生育時期別調査の結果では、これらの分散は生育の進行に伴って増加し、平均値と分散の間に正の相関が存在することが認められたので、この点からも尺度適

用検定については再考を要するものと思われる。

3) 分散構成要素 (D, H, E), 最少有効因子数 (K_1) および遺伝力

以上述べた事実に基づいて、褐斑病抵抗性およびその他の形質の分散構成要素 D , H および E と広義 (h^2_N) および狭義 (h^2_B) の遺伝力の算出をおこなった。遺伝力については根井⁶⁰⁾ (1956) の提唱した方法によって有意性の検定をおこなった。なおまた WRIGHT¹¹⁷⁾ (1934) の公式 [$K^2 = (\bar{F}_1 - \bar{F}_2)^2 / 4D$] によって、統計学的遺伝単位である有効因子数 K_1 を推定した。これらの結果を Table 7 および Table 8 に示した。Table 6 の分散に基づいて推定された D および H の値は材料、生育時期等によって著しく変動を示すが、葉数や草丈では生育の進展と共に D の値が大きくなる傾向が認められた。環境分散の推定値 E は比較的一定の傾向を示した。なおまた D および H についての負の値が算出され、とくに各試験ともに H に負の値が多く認められた。このことは非相加的遺伝子効果が極めて小さいことにも関連するものと考えられるが、分離集団 (F_2 , B_1 および B_2) の分散のうち、環境分散 E の占める割合が非常に大きいことが原因し、MATHER⁵²⁾ (1949) が述べているように、標本誤差によることも大きいと思われる。

遺伝力は Table 8 に示されたように、広義、狭義のいずれもその変異が大きい、褐斑病抵抗性については組合わせを異にした A および B 試験の 9 月 13 日の調査では、広義、狭義ともに 54~63% のほぼ一致した推定値がえられている。一般に 9 月 13 日頃は褐斑病抵抗性程度が圃場で最もよく観察される時期であるが、前述の推定値からその遺伝力は 9 月中旬頃にはかなり高くなるので、この時期に褐斑病抵抗性についての選抜が最も効

Table 8. Heritability values of five characters (%), (1955).

Cross	Date of reading	Character											
		Resistance to leaf-spot		Root weight	Sucrose (%)	Number of leaves			Plant height				
	Item	Sept. 13	Oct. 3	Nov. 11	Nov. 11	July 5	Aug. 5	Sept. 9	July 5	Aug., 4	Aug. 25	Sept. 9	Oct. 3
A	h^2_N	63.4**	36.9**	23.0*	23.7*	-16.8	14.8	38.0**	28.8**	55.0**	33.0**	57.6**	54.5**
	h^2_B	53.5**	34.2**	-13.5	-0.5	8.9	1.8	-15.2	22.2	43.4**	23.9	20.6	44.8**
B	h^2_N	63.1**	-2.5	-53.5	35.4**	13.6	3.8	27.6*	55.8*	22.7*	6.4	0.9	1.7
	h^2_B	54.1**	16.6	-51.0	26.8*	8.7	13.9	-1.0	16.1	11.6	20.3	4.7	22.2

h^2_N : Heritability value in the narrow sense.

h^2_B : Heritability value in the broad sense.

*, **: Significant at 5% and 1% level, respectively.

果的であると思われる。その他の時期では明らかな傾向が認め難い。明峯¹⁾(1959)は広義の遺伝力と狭義の遺伝力との関係をつぎのように示した。

$h_B^2/h_N^2 = 1 + \frac{1}{a} K > 1$ (a はそれぞれ相加的遺伝分散 D 、および非相加的遺伝分散 H についての常数、 $K = \frac{H}{D}$: 優性度) で、 $K=0$ すなわち優性効果が認められない場合には $h_B^2 = h_N^2$ となるが、 $K>0$ で優性効果(非相加的遺伝子効果)が認められる場合には $h_B^2 > h_N^2$ となり、広義の遺伝力が低いときは狭義の遺伝力は必ずそれよりも低くなるとしている。Table 8 の結果では h_B^2 は h_N^2 より一般に小さいので、この点では不合理であるが、前にも述べたように分散構成要素 H は多くの場合負の値を示すことと、また分離集団中の環境分散 E の割合が大きいくことから、これらの値が推定されたものでこの場合も標本誤差が最も問題であろう。草丈、葉数等の遺伝力はその生育時期によって広義、狭義ともに変動するが、地上部の生育最盛期に最も大きい値を示す傾向のあることは以前の細川・斎藤²⁹⁾(1956)の試験結果と同じである。根重の遺伝力は糖分に比較して、一般に低かったが、この点は経験的にみて、根重が糖分よりも環境条件の影響を受け易いことから妥当な傾向であろう。前にも述べたように、環境分散 E は自殖系統の分散から推定されたものであるが、てん菜の自殖系統は一般に草勢が低いため環境に対する反応が非常に敏感であるので、環境に基因する変異の割合が極めて大きくなる。また WRIGHT¹¹⁷⁾(1934)の推定方法による最少有効因子数 K_1 の値が一般に小さいのは、両親の平均値間の差があまり大きくなかったこと、また D の値が比較的大きいことによるが、 H の関与する部分が小さいという本試験結果を一応前提として考えれば、糖分、草丈および葉数に関与する有効因子数は比較的多く、根重と褐斑病抵抗性については少ない傾向がある。しかしこの点については F_3 世代をも含めた試験による検定が必要である。

B. 選抜差 (selection differential) による遺伝力の推定

1. 材料および方法

1957年にGW 359集団を養成し、その1567個体について褐斑病抵抗性を調査した(調査基準は前と同じ)。この集団中より、褐斑病抵抗性について差異の大きい2群、すなわち抵抗性の個体248個体(選抜率15.8%、病斑指数の平均値1.00)および罹病性の個体(選抜率16.1%、病斑指数の平均値4.29)の2群を選抜し、1958年に群別集団で隔離採種し、1959年に親集団および1958年には

輸入されたGW 359と共に供試した。試験操作は乱塊法5反復、1区面積8.1m²。調査期日は10月1日と10月11日。褐斑病病斑指数の調査基準および方法は前と同じである。この他に育成選抜系統および親集団の根重および糖分を調査し、褐斑病抵抗性についての選抜が他の主要形質にいかなる影響をおよぼすかについて検討した。

推定方法はつぎの通りである(岡⁶⁴⁾, 1955年参照)。

$$h^2 = \frac{(M'_1 - M'_2)/2}{(M_1 - M_2)/2} \times 100 = \frac{\Delta G}{i} \times 100 \\ = \frac{\Delta G}{S\sigma\bar{y}} \times 100$$

M_1, M_2 : 親集団から選抜された選抜個体群の平均値

M'_1, M'_2 : 育成選抜系統の平均値

i : 選抜をおこなった年次における親集団の平均値(M_0)と選抜個体群の平均値(M_1, M_2)との差、すなわち $i = M_1 - M_0$ 、または $i = M_0 - M_2$ 、で表される選抜差(selection differential)

ΔG : 遺伝獲得量(genetic gain)、検定年次における親集団の平均値(M'_0)と育成選抜系統の平均値(M'_1, M'_2)との差、 $\Delta G = M'_1 - M'_0$ または $\Delta G = M'_0 - M'_2$

$S\sigma\bar{y}$: y 形質の選抜差

2. 結果および考察

褐斑病抵抗性、根重および糖分の各形質に関する親集団、選抜個体群の平均値、育成選抜系統の平均値、 i および ΔG をTable 9に示した。親集団GW 359は褐斑病抵抗性品種としてアメリカから導入された品種であるが、実際に栽培をおこなった場合、集団中には褐斑病抵抗性について明らかな個体間変異が認められる。この集団の褐斑病抵抗性についての頻度分布の両端から抵抗性および罹病性として選抜された2つの個体群の平均値 M_1 と M_2 の差($2i$)は3.29である。これらの選抜個体群より由来した育成選抜系統の10月1日における調査の平均値の差($2\Delta G$)は、1.93、10月11日では2.56であった。以上の結果から計算された遺伝力(Table 10参照)は10月1日で58.7%、10月11日で77.8%で、前に述べた分散構成要素より計算された9月13日における遺伝力の値に大略近似する。同様に推定された根重および糖分の遺伝力(供試材料は本育401号)は、それぞれ21.8%と57.3%であった。また1964年に単胚性系統(Tmm-1)で同様に推定した8月28日および9月4日における褐斑病抵抗性の遺伝力はそれぞれ37.2%、41.5%で前述の1959年の値に較べて小さいが、これは罹病程

Table 9. Observed means and estimates of selection differential (*i*) and genetic gain (*ΔG*) for three characters.

Item Character	<i>M</i> ₀	<i>M</i> ₁	<i>M</i> ₂	<i>i</i> = $\frac{M_1 - M_0}{2i = M_1 - M_2}$ or $\frac{M_1 - M_0}{2i = M_1 - M_2}$	<i>M</i> ' ₀	<i>M</i> ' ₁	<i>M</i> ' ₂	$\Delta G = \frac{M'_1 - M'_0}{2\Delta G = M'_1 - M'_2}$	Matrrial	Date of reading
Resistance to leaf-spot		4.29	1.00	3.29		4.87	2.94	1.93	GW359	Oct. 1, 1959
						4.68	2.12	2.56		Oct. 11, 1959
		8.10	2.80	5.30		5.20	3.23	1.97	Tmm-1	Aug. 28, 1964
						5.15	2.95	2.20		Sept. 4, 1964
Root weight (gr)	332.05	682.73		350.68	356.34	432.67		76.33	H-401	Nov., 1957
Sucrose (%)	22.12	24.11		1.99	22.13	23.27		1.14	H-401	Nov., 1957

*M*₀: Mean of original population when selection was made.
M'₀: Mean of original population when progeny test was made.
*M*₁, *M*₂: Mean of selected plants.
M'₁, *M*'₂: Mean of progeny of selected plants.

Table 10. Heritability values (%).

Character	Estimating method		Date of reading
	$\frac{M'_1 - M'_2}{M_1 - M_2} \times 100 = \frac{2G}{2i} \times 100$	$\frac{M'_1 - M'_0}{M_1 - M_2} \times 100 = \frac{G}{i} \times 100$	
Resistance to leaf-spot	58.7		Oct. 1. 1959
	77.8		Oct. 11. 1959
	37.2		Aug. 28, 1964
	41.5		sept. 4. 1964
Root weight		21.8	Nov., 1957
Sucrose (%)		57.3	Nov., 1957

Table 11. Performance test of the strains selected from GW 359-O population for resistance to leaf-spot disease (1959).

Character Strain or variety	Resistance to leaf-spot		No. of plant (per 10 a)	Top weight (kg/10 a)	Root weight (kg/10 a)	Sucrose (%)	Purity (%)	Gross sugar (kg/10 a)	T/R	Percentage to GW 350-O			
	Oct. 1	Oct. 11								Top weight	Root weight	Sucrose (%)	Gross sugar
GW 359-O	3.60	3.54	9794	3520	3967	15.98	90.52	575	0.89	100	100	100	100
GW 359-S	4.87	4.98	9520	3429	3849	16.16	90.20	561	0.89	97	97	101	98
GW 359-R	2.61	2.12	9492	3981	3989	16.35	90.62	591	1.00	113	101	102	103
GW 359-I	3.23	2.93	9465	3654	3901	16.37	90.59	579	0.94	104	98	102	101
LSD (5%)	0.54	0.72	—	311	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	—	—	—	—	—

GW 359-O: Original population.
GW 359-S: Susceptible strain, selected from GW 359-O, to leaf-spot.
GW 359-R: Resistant strain, selected from GW 359-O, to leaf-spot.
GW 359-I: Introduced variety from Holland.

度の年次間変異が大きかったことに起因すると考えられる。これらの値は分散構成要素より計算された値と大体等しく、前の例のように負の値として算出されることがなく、またより具体的である。

とくにてん菜のように他殖性作物で、品種集団が遺伝的にヘテロな状態にある作物では、この方法による遺伝力の推定は適切である。このことは、HANSON²³⁾ (1963) が、遺伝力に関する批判的な報告の中で述べているように、遺伝力を“観察全分散に対応する遺伝的な変異の部分” (KNIGHT⁴³⁾, 1948) と定義するよりは、“選抜が一定の基準でおこなわれた時、獲得されることが期待される selection differential の部分” と定義する方がより適切で有用であるとする考え方を支持するもので、遺伝力を淘汰という概念で統一するものである。

つぎに褐斑病抵抗性についての選抜が他の形質すなわち葉重、根重および糖分等に及ぼす影響について調査をおこなった。その結果を Table 11 に示した。葉重については親集団と選抜育成系統との間には統計的な有意差が認められ、抵抗性のものは葉重が多かった。ただし根重、糖分については統計的な有意差は認められなかった。抵抗性の側に選抜した育成系統では、 T/R が非常に大きくなった。このことは、これらの形質間の遺伝的な関連性を示すよりも、罹病程度の低下または増加による葉重の変化に起因するものであろう。これらの試験結果では、褐斑病抵抗性に関する 1 回のみの選抜は根重、糖分等の実用形質に影響を与えないように思われる。

C. 分散分析法による分散成分からの遺伝力の推定

1. 材料および方法

1957 年に褐斑病抵抗性およびその他の特性を異にする

る 26 品種を供試して比較試験をおこない、褐斑病抵抗性、葉重、根重および根中糖分について調査をおこなった。褐斑病抵抗性以外の形質についての調査は区単位でおこなった。試験操作は乱塊法の 4 反復、1 区面積は 8.1 m²。

26 の供試品種を褐斑病抵抗性程度によって強、中、弱に群別し、これに全体を加えて 4 群について遺伝力の算出をおこなった。広義の遺伝力は Table 12 に示した分散成分により算出した (ROBINSON ら⁸³⁾ 1949 年参照)。また各形質の分散および共分散によって遺伝相関を推定した。

用いた公式はつぎに示した。

$$\text{遺伝力: } \sigma_g^2 / (\sigma_e^2 + \sigma_g^2)$$

$$\sigma_g^2: \text{遺伝分散}$$

$$\sigma_e^2: \text{環境分散}$$

$$\text{遺伝相関: } \sigma_{gij} / \sqrt{\sigma_{gi}^2 \cdot \sigma_{gj}^2}$$

$$\sigma_{gij}: i, j \text{ 両形質の遺伝共分散}$$

$$\sigma_{gi}^2: i \text{ 形質の遺伝分散}$$

$$\sigma_{gj}^2: j \text{ 形質の遺伝分散}$$

2. 結果および考察

Table 13 に供試品種の各形質の平均値、Table 14 にはそれら形質の遺伝力の推定値、Table 15 にそれら形質間の遺伝相関および表現型相関の値を示した。この方法による推定では、遺伝力は各形質ともに一般に大きい。褐斑病抵抗性はとくに大きかった。また前にのべた結果とはやや異なり、この場合では根重の遺伝力が大きく、葉重はむしろ小さい値を示した。群別した場合にはその遺伝的な変異の幅 (genetic range) が減少し、これが直接に分散値に影響を与えるものと思われる。このために群別された場合、褐斑病抵抗性の遺伝力はいずれの群でも著しく小さくなり、葉重、根中糖分でも強、中の 2 群においては同様な傾向を示す。褐斑病抵抗性が弱い品種群においては、各形質ともに遺伝力が大きかった。このことはてん菜の形質におよぼす褐斑病の影響が大きく、これに基因する変異が遺伝変異に加えられたものと考えられる。各形質ともに、その遺伝力が約 30% 以上ではその値が統計的に有意であり、このことは品種間に統計的に有意な遺伝的差異のあることを示す。

畑村ら²⁶⁾ (1964) によれば、この遺伝力は標本系統 (品種) 平均値の遺伝力であり、その区内の個体数によって変化するので、平均値を算出した個体数を示す必要があるとしているが、これらの点についてさらに検討を要する。なお本実験では褐斑病抵抗性以外の形質については

Table 12. Expected components of variance and covariance.

Source	D.F.	Expected component of variance	Expected component of covariance
Total Replications	$nr-1$		
Replications	$r-1$		
Varieties	$n-1$	$\sigma_e^2 + r\sigma_g^2$	$\sigma_{eij} + r\sigma_{gij}$
Error	$(r-1)(n-1)$	σ_e^2	σ_{eij}

r : Number of replication.

n : Number of variety.

σ_e^2 : Environmental variance.

σ_g^2 : Genetic variance.

σ_{eij} : Environmental covariance.

σ_{gij} : Genetic covariance.

Table 13. Means of five characters in sugar beet varieties classified into three groups on the basis of their resistance to leaf-spot disease (1957).

Degree of the resistance	Variety	Character			
		Resistance to leaf-spot*	Root weight (kg/plot)	Top weight (kg/plot)	Sucrose (%)
Resistant	D-1	2.41	37.55	29.70	16.21
	D-2	2.58	38.08	30.83	16.41
	D-4	2.34	39.38	33.30	16.33
	C L R	2.66	34.83	25.50	17.11
	US 216 MS × 226	2.99	36.88	30.48	15.99
	K W C R	2.28	31.25	31.08	16.76
	KWCR-6106	1.99	30.55	30.48	16.62
	Cercopoly	2.63	37.23	31.43	16.70
Intermediate	P Z H R	3.48	34.03	29.28	17.17
	H-192	3.50	39.05	29.75	16.20
	Bologna	2.59	36.85	29.98	16.52
	P. Cesena	3.24	32.20	27.03	16.59
	Spese-K	3.93	37.88	29.63	16.80
	Beta-1	4.10	35.43	32.20	16.36
	Beta-2	3.01	36.50	29.28	16.82
	Beta-3	3.56	37.28	32.58	16.28
Susceptible	Dieckmann-E	5.08	42.40	28.70	14.48
	Dieckmann-N	4.98	41.45	28.93	15.86
	Dieckmann-Z	5.00	41.13	26.93	15.67
	Hilleshög-R-Poly	4.40	40.25	27.85	16.09
	Hilleshög-R	4.39	41.73	27.85	15.68
	Hilleshög-Standard-Poly	4.50	40.88	28.00	15.55
	H-398	4.68	33.85	28.23	15.98
	H-400	3.60	37.05	29.03	16.42
	H-401	5.84	26.15	20.68	17.21
	Zwaanesse-1	4.45	38.18	23.88	15.24

*Leaf-spot index

Table 14. Heritability value (%) (1957).

Group	Character			
	Resistance to leaf-spot	Root weight	Top weight	Sucrose (%)
Whole (26 varieties)	82.8**	65.5**	25.5**	49.3**
Resistant	27.8*	51.4**	6.4	15.8
Intermediate	35.9*	35.2**	-2.1	14.4
Susceptible	34.9*	76.1**	34.7*	48.5**

*, **: Indicate F-value of varieties was significant at 5 and 1% level, respectively.

Table 15. Phenotypic and genetic correlation (1957)

Group Char- acter	Character											
	Resistance to leaf-spot				Top weight				Sucrose (%)			
	Whole	Resist.	Inter.	Suscept.	Whole	Resist.	Inter.	Suscept.	Whole	Resist.	Inter.	Suscept.
Root weight	0.200 ¹⁾	0.542	0.087	-0.362	0.240	0.257	0.497	0.718*	-0.697*	-0.497	-0.435	-0.763*
	0.223 ²⁾	0.704	0.198	-0.491	0.198	0.195	—	0.808	-0.786	-0.801	-0.605	-0.850
Sucrose (%)	-0.453*	-0.262	-0.116	0.141	0.039	-0.540	-0.473	-0.483	—	—	—	—
	-0.473	-0.277	0.042	0.330	0.189	-1.076	—	-0.530	—	—	—	—
Top weight	-0.602**	-0.259	0.463	-0.554	—	—	—	—	—	—	—	—
	-0.797	-0.529	—	-0.783	—	—	—	—	—	—	—	—

1) Phenotypic correlation. 2) Genetic correlation.

*, **: Significant at 5 and 1% level, respectively.

区単位で調査した。

遺伝相関は分散分析表の各成分に基づいて算出し、Table 15 に示した。すなわち、いずれの群においても褐斑病抵抗性と根重、または葉重との表現型相関は、遺伝相関の値より一般にやや小さかった。この結果は後藤²²⁾ (1956) の分散分析より求めた結果や、WEBER ら¹¹⁵⁾ (1952) の F_2 集団の測定値による結果と一致する。このことはてん菜の栽培品種では、高糖性の品種には一般に褐斑病抵抗性が認められず、また抵抗性の強い品種は葉重の多い傾向があるとする経験的な観察を数値的に裏づけるものである。抵抗性の強、中、弱と群別に取扱った場合、その相関係数は全体の場合より小さく、しかも群間に大きな差が認められた。このことは前に遺伝力の推定の場合でも述べたように、genetic range の関連するところが大きく、材料の取扱い方に問題があることを示す。

上述の推定方法別にえられた結果およびその考察から、育種上有益な指標としてのてん菜の褐斑病抵抗性やその他の量的形質の遺伝力を適確に推定するためには、次の点を充分に考慮することが必要であろうと結論しうる。

1) 同一形質でも材料、年次、生育時期によって満足しうる尺度は異なる。とくに分散値と平均値とが相関しているような生育時期別の測定値の尺度については、十分な検討が必要である。また草勢の低下による環境変異を示しやすい自殖系統を、供試材料にすることは考慮すべきである。

2) 圃場試験による正確な遺伝力の推定は、環境条件をコントロールすることが非常に困難であり、ROBIN-

SON⁸⁴⁾ (1963) が述べているように区の大きさ、栽植密度や反復数などによる差によってその推定値が変動する。

3) 分散分析法による分散成分によって推定される遺伝力は、供試材料間の genetic range によって遺伝力の値が大きく変異するので、供試材料の genetic range には十分な考慮が必要である。

4) 同一形質でも生育時期によってその遺伝力の値が異なるので、遺伝力が高い時期にその形質について選抜することが、その効率を高めるための必要条件と考えられる。

5) てん菜のような他殖性作物では、選抜差および遺伝獲得量によって遺伝力を推定することが最も適切と考えられる。

6) 一般に広義の遺伝力は狭義の遺伝力に比較してその有用性は少なく、狭義の遺伝力の上限を示すものとされるが、てん菜褐斑病抵抗性の交雑試験に見られるように、その F_1 は中間親に一致し、遺伝子の優性効果または上位性効果が認められない場合には、広義の遺伝力は有用であろう。

7) 分散分析による分散成分より算出した遺伝相関の変動は大きかったが、高糖性の品種は一般に罹病性であり、また抵抗性品種は葉重が多い傾向が認められた。抵抗性の強、中、弱と3群に群別した場合、各群における遺伝相関は全体の場合のそれよりも小さく、その値は genetic range の大きさに関連するところが大きいことが示された。

第2節 一代雑種の褐斑病抵抗性

てん菜の育種対象となる主要形質、根重、糖分および褐斑病抵抗性などのうち、特に根重については特定な組合せに限らず、一般に顕著な雑種強勢が認められる(細川・武田³⁰⁾, 1957)。従来報告では糖分についての雑種強勢は一般に認め難いとされているが、POWERS⁷⁸⁾ (1959)は少数の特定組合せにおいて雑種強勢が認められることを報告している。

F_1 の褐斑病抵抗性については2, 3の研究者によって遺伝学的解析がおこなわれているが、それらの結果は必

らずしも一致していない。KNAPP⁴²⁾ (1958)は F_1 の抵抗性は平均して中間親の値 (mid-parent value) と同程度で、両親を凌駕するものは現われないと報告しているが、この結果はCOONS⁷⁾ (1953)が抵抗性に関与する遺伝子は数個で、抵抗性のものと罹病性のものとを交配すると、その F_1 の抵抗性は中間親の値を示す、と報告した結果と一致する。しかしKOHLS⁴⁵⁾ (1950)は、 F_1 の抵抗性は一般に罹病性の親に類似することを報告している。細川・斎藤²⁹⁾ (1956)は、褐斑病抵抗性はpolygene系によって支配される量的形質であり、その遺伝力は比較的大きいこと、 F_1 の抵抗性は中間親の値に一致するこ

Table 16. List of experimental materials.

Year	Mateiral	Note
1959	D-2MS×H-400 " ×Naarden P " ×Dieckmann N " ×Hilleshög R " ×Buszczynski NP	Mother parent: Resistant strain to leaf-spot and male sterile. Pollen parent: Susceptible vaieties to leaf-spot.
	D-2MS×KWCR6106 " ×KWCR	Pollen parent: Resistant varieties to leaf-spot.
	D-2 ×H-400 " ×KWCR	Mother parent: Resistant variety to leaf-spot.
	H-400 Naarden Dieckmann N Hilleshög R Buszczynski NP	Susceptible varieties.
	KWCR6106 KWCR D-2	Resistant varieties
	D-2MS	
1957	H-400 H-399	Susceptible varieties
	PZHR	Intermediate variety.
	D-2 CLR KWCR	Resistant varieties

と、および抵抗性に関与する遺伝子の働きは一般に相加的で、有効因子数 (K_1) は少なくとも3対以上であろうと報告した。

褐斑病抵抗性品種のうちとくに合成品種および F_1 利用の抵抗性品種育成に際しては、両親の抵抗性がその F_1 や、それ以降の後代にどのように遺伝するかを解明することが必要である。それで雌性不稔系統の利用による完全な F_1 ならびに放任授粉 (open-pollination) による品種間一代雑種の褐斑病抵抗性の遺伝について 1957 年および 1959 年の 2 カ年に簡単な解析をおこない、その結果について検討した。

1. 材料および方法

1957 年には放任授粉による品種間一代雑種 (以下 F_1 と略記する) 30 (reciprocal cross を含む) および親品種 6、合計 36 系統。1959 年には導入 2 号の雌性不稔系統 (以下導入 2 号 MS と略記する) 利用によってえられた 7 つの完全な F_1 (これから F_1 と略記する) と、2 つの F_1 および親品種 9、合計 18 系統を供試した (Table 16 参照)。

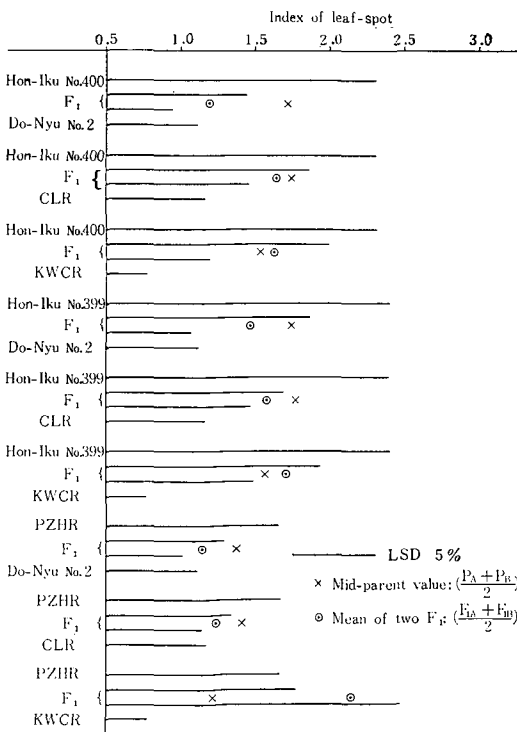


Fig. 3-1. Relation between F_1 and the parents for the resistance to leaf-spot disease (1957).

導入 2 号 MS 利用による F_1 の採種は隔離温室内で、またその他の F_1 の採種は隔離温室内または隔離圃場でおこなった。 F_1 の採種に際しては開花前に雄性不稔程度を調査し、完全な雌性不稔個体のみを残し、残された完全雌性不稔の導入 2 号の個体から採種した。 F_1 は品種別にそれぞれの個体から採種した。

1957 年には格子型配列法の 4 反復。同一集区内には花粉親または採種親のいずれかを共通とする F_1 を配置した。1 区面積は 8.1 m² である。

1959 年には病害防除および無防除区を大試験区に、系統を小試験区に配置した分割試験区法 4 反復。なお F_1 および F_1 とそれらの両親は隣接して配置した。1 区面積は 4.05 m²。なお両年次ともに標準の方法によって圃場で栽培した。

褐斑病抵抗性は褐斑病病斑調査の基準表 (前節参照) によって、各区から無作為に抽出した 20 個体について調査をおこなった。

2. 結果および考察

1957 年には褐斑病の発生はやや軽微であったが、供試系統の抵抗性間には明らかな差異が認められた。細川・武田³⁰⁾ (1957) が報告した結果から明らかなように、供試した一代雑種はすべて F_1 で採種親の sibcross による個体が約 50% 含まれているものと推定される。したがって、同一組合せでも採種親を異にする 2 つの reciprocal 別の F_1 の抵抗性間には差異がある。本育 400 号 (弱) と

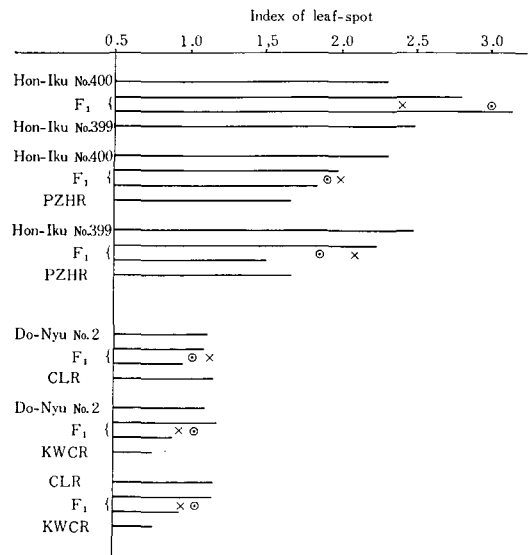


Fig. 3-2.

Table 17. Relation between F_1 and parents for the resistance to leaf-spot disease (*Date of reading was Oct. 9, 1957*).

Mother parent	Pollen parent						Mean
	H-400	H-399	PZHR	D-2	CLR	KWCR	
H-400	2.30	2.80	1.98	1.43#	1.85*	1.98*	2.06
H-399	3.13**	2.48	2.23*	1.85#*	1.68#	1.93#*	2.22
PZHR	1.83	1.50#	1.65	1.28	1.33	1.75*	1.56
D-2	0.93#	1.05#	1.00#	1.10	1.10	1.18	1.06
CLR	1.45#	1.45#	1.13	0.95	1.15	1.15	1.21
KWCR	1.18#	1.48#*	2.45**	0.88	0.93	0.75	1.28
Mean	1.80	1.79	1.74	1.25	1.34	1.46	

: More resistant significantly than one of parents.
#* : More resistant significantly than one parent and more susceptible significantly than the other.
* : More susceptible significantly than one of the parents.
** : More susceptible significantly than the parents. L.S.D. (%)=0.56.

Table 18. Relation between F_1 and parents for the resistance to leaf-spot disease (1959).

Variety	Leaf-spot index			Deviation from pollen parent ¹⁾		Deviation from mother parent ¹⁾		Deviation from ²⁾ mid-parent value	
	C	T	Mean	C	T	C	T	C	T
D-2MS×H-400	0.13	2.54	1.33	−0.46	−4.00	+0.03	+0.24	−0.22	−1.88
H-400	0.59	6.54	3.56						
D-2MS×Naarden P	0.71	4.33	2.52	−0.97	−3.47	+0.61	+2.03	−0.18	−0.82
Naarden P	1.68	7.80	4.75						
D-2MS×Dieckmann N	0.59	4.98	2.78	−0.97	−2.41	+0.49	+2.68	−0.24	+0.13
Dieckmann N	1.56	7.39	4.48						
D-2MS×Hilleshög R	0.76	3.34	2.05	−1.27	−4.14	+0.66	+1.04	−0.31	−1.55
Hilleshög R	2.03	7.48	4.75						
D-2MS×Buszczyński NP	0.88	3.68	2.28	−0.71	−2.40	+0.78	+1.38	+0.03	−0.51
Buszczyński NP	1.59	6.08	3.83						
D-2×H-400	0.38	2.99	1.68	−0.21	−2.55	+0.22	+0.53	0	−1.94
D-2MS	0.10	2.30	1.20						
D-2MS×KWCR6016	0.60	2.43	1.51	+0.57	+0.58	+0.50	+0.13	+0.53	+0.35
KWCR6016	0.03	1.85	0.94						
D-2MS×KCWR	0.13	2.33	1.23	+0.08	−0.11	+0.03	+0.03	+0.05	−0.04
KCWR	0.05	2.44	1.24						
D-2×KWCR	0.18	2.56	1.37	+0.13	+0.12	+0.02	+0.10	+0.07	+0.11
D-2	0.16	2.46	1.31						

1) − : More resistant than one of the parents. + : More susceptible than one of the parents.
2) − : More resistant than the mid-parent value. + : More susceptible than the mid-parent value.
C : Control (No treatment with fungicide). T : Treatment with fungicide.

本育 399 号 (弱) および PZHR (強) と KWCR (強) との交配による F_1' の抵抗性はいずれも両親の抵抗性よりも低下している。この場合には他の組合せにおける関係とは異なり、Table 17 および Fig. 3 から明らかなようにいずれの組合せにおいても F_1' の抵抗性が花粉親よりも、採種親の抵抗性により近似する場合が極めて多い。 F_1' の抵抗性が花粉親よりも採種親の抵抗性に近似する第 1 の原因として、受粉および受精の不均等などに起因する sibcross による個体割合の増加が考えられる。また採種親の抵抗性に関与する遺伝子効果が、花粉親の抵抗性に関与する遺伝子効果より大きいこと、さらには採種親の細胞質に起因する効果などの傾母的な遺伝的要因が考えられる。

いま両親を同じくする 2 つの F_1' を F_{1A}' ($P_A \times P_B$) および F_{1B}' ($P_B \times P_A$) とし、これら F_1' に含まれる採種親の sibcross による個体の割合を 50%，さらに抵抗性に関与する遺伝子効果が相加的であると仮定すると、
$$F_{1A}' = \frac{F_1}{2} + \frac{P_A}{2}, F_{1B}' = \frac{F_1}{2} + \frac{P_B}{2}$$
 となる。したがって 2 つの F_1' の抵抗性の平均値 $\left(\frac{F_{1A}'+F_{1B}'}{2}\right)$ は (1) 式で示される。

$$\frac{F_{1A}'+F_{1B}'}{2} = F_1 = \frac{P_A+P_B}{2} \dots\dots\dots (1)$$

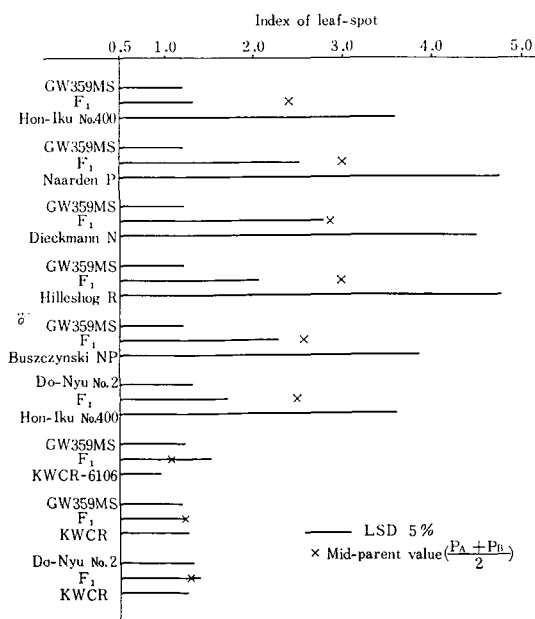


Fig. 4. Relation between F_1 and the parents for resistance to leaf-spot disease (1959). (The values were mean of control and treatment of fungicide)

ただし F_1 : 完全な一代雑種の抵抗性、すなわち中間親の値と等しい。

P_A : 交配親品種 A の抵抗性

P_B : 交配親品種 B の抵抗性

また F_1' 中に採種親の sibcross による個体が全く含まれておらず、さらに抵抗性に関与する遺伝子効果が相加的であると仮定しても、 F_{1A}' と F_{1B}' の抵抗性はともに F_1 と等しく、それらの平均値は (1) 式と全く同じに示される。したがって (1) 式を成立するためには、1) 抵抗性に関与する遺伝子効果が相加的であること、2) F_1' 中に含まれる sibcross による個体の割合が 0 または 50% のいずれかであること、の 2 つの条件が必要である。放任受粉によって採種した F_1' 中に、sibcross による個体が全く含まれないことは考えられない。本実験では最初に仮定した 2 つの条件が適切であれば、(1) 式で示した関係が成立すると考えた方が妥当である。

さきに述べたように、一般に F_1' の抵抗性は採種親の抵抗性に近似するが、この傾向は統計的には認め難く、 F_1' の抵抗性は一般に F_1 すなわち中間親の値に一致するとするほうが妥当である。この推論ならびに COONS²⁷⁾ (1953), KNAPP⁴²⁾ (1958) および細川・斎藤²⁹⁾ (1956) が一代雑種の抵抗性は、中間親の値に近似すると報告した結果から、抵抗性に関与する遺伝子は相加的效果を示す polygene であることがさらに推定される。

1959 年には、病害無防除区での褐斑病発生の程度が顕著であったが、防除区での発生は比較的少なかった。しかしいずれの処理区においても系統間に顕著な抵抗性差異が認められた。また防除区と無防除区の両処理区間における抵抗性の関係は一般に平行的であった。Table 18 と Fig. 4 から明らかなように、導入 2 号 MS と罹病性品種との交配による完全な F_1 の抵抗性は、一般に中間親の値に比較してやや大きいが、統計的には完全な F_1 の抵抗性が中間親の値に近似する場合が多い。放任受粉による導入 2 号と本育 400 号との交配によってえられた F_1' 集団の抵抗性 (両処理区の平均値) と両親との関係は、導入 2 号 MS $\times$ 本育 400 号の交配による完全な F_1 の抵抗性 (両処理区の平均値) の両親との関係は極めて良く近似し、いずれの F_1 もその抵抗性は花粉親よりも採種親の抵抗性に近似していた。しかし、処理別に考察すると、これら F_1 の抵抗性は採種親の抵抗性または中間親の値に近似し、いずれの場合が一般的であるかは判断し難い。導入 2 号 MS および導入 2 号を採種親とし、抵抗性について導入 2 号とほぼ等しい品種 KWCR および KWCR 6106 を花粉親とする抵抗性品種間の交雑に

よる F_1 および F'_1 の抵抗性は、いずれも両親および中間親の値と近似しており、統計的にもこれらの間には有意差が認められず、1957年の結果と完全に一致した。

以上の2カ年の試験結果を総合して考察すると、 F_1 の抵抗性ならびに reciprocal 別の2つの F'_1 の抵抗性の平均値 $\left(\frac{F'_{1A} + F'_{1B}}{2}\right)$ は、中間親の値と統計的に等しいとみなされ、(1)式で示される関係が一般的である。したがって一般に抵抗性に関与する遺伝子の効果は相加的であり、 F'_1 中に占める F_1 の割合は約50%であると推論される。

F'_1 中に占める F_1 の割合が約50%と推論したことの妥当性は、細川・武田³⁰⁾ (1957) が F'_1 中では間引前の F_1 の割合は48~56%であるが間引後には58~73%に増加すると報告した結果からも説明されうる。

以上の交雑試験の結果から、てん菜の育種において根重、糖分などの主要形質について、雑種強勢利用による一代雑種を育成する際には、その一代雑種の抵抗性程度をその両親の抵抗性程度ならびに交雑方法によっては予測しうるものと考えられる。

第3節 褐斑病に対する遺伝的抵抗性

てん菜褐斑病に対するてん菜品種や系統の抵抗性は、罹病程度の量的差異に対する表現とみなされる。しかもこの抵抗性については品種や系統間にきらかに認めうる差があって、糖分や収量などの生産形質にも差異を生ずる。すなわち抵抗性と罹病性との交雑によってえられた F_1 の抵抗性は、中間親の値に一致する。その F_2 集団は抵抗性に関して正規分布を示す(細川・斎藤、未発表)。また抵抗性に関与する遺伝子の働きは前節で論議したように一般に相加的であると推定された。両親平均値間の差と相加的效果に起因する遺伝分散(D)の値より推定した抵抗性に関与する有効因子数(K_1)は最少2~3対以上と推定された。したがって、ある分離集団内におけるこれら遺伝子の分布の方向や集中の程度によって、その集団の抵抗性は様々な程度に変異することになる。

また、一方、その抵抗性は気温、湿度および肥料養分等のいわゆる環境条件によって変化しやすいことは、斎藤・細川³²⁾ (1964) の報告で明らかであるが、また実際の栽培面よりよく認められている事実である。

これらの現象について酒井・後藤⁸⁷⁾ (1963) は統計学的な解析をおこなった。すなわち、植物の病害抵抗性はある環境条件下でのある病害に対する植物の生理的または形態的反応による抵抗性 (environment-respondent resistance) と、その植物のもつ遺伝的抵抗性 (inherent

resistance, または true resistance) およびそれらの相互作用 (interaction) の和として現わされるとして、これら3つの成分に分割し、それぞれの抵抗性の分散および共分散と、抵抗性の全分散との割合によって、3つの parameter を規定した。すなわち、遺伝的抵抗性指数 (degree of inherent resistance)、環境反応抵抗性指数 (degree of environment-respondent resistance) および相互作用効果指数 (degree of interaction) である。これらの3つの parameter によって、遺伝的抵抗性 (true resistance) と圃場抵抗性 (field resistance) を規定することを提唱した。

本節では、上記の酒井らの考え方に則り、その環境条件を ecological な概念まで拡大し、てん菜褐斑病抵抗性における遺伝的抵抗性および圃場抵抗性を解析し検討をおこなった。本試験は1963年に実施した。

1. 材料および方法

供試集団は1962年にアメリカ農務省より分譲をうけた、褐斑病抵抗性について異なる6集団である (Table 19 参照)。苗をてん菜用のペーパーポットで育成し、本葉が3枚前後になった5月16日に圃場に移植した。圃場設計は complete randomized block の40反復、栽培法は慣行によった。発病を均一にするため7月18日に褐斑病菌の保存分生胞子によって噴霧接種をおこなった。調査は8月8日および8月22日の2回、各集団の個体 (1集団480個体) ごとに、前述の病斑指数の調査基準によっておこなった。

計算方法は酒井・後藤⁸⁷⁾ (1963) の方法を参照した。いまある作物のA品種の、異なった2つの環境条件 (E_0 , E_1) における病害に対する抵抗性を、それぞれ C_A および S_A とすると、 E_1 におけるA品種の抵抗性はつぎのように示される。

$$S_A = C_A + b_A \quad (1)$$

ただし b_A は環境の変化に対する品種Aの反応による抵抗性である。供試品種数がAからNまであれば、 E_1 における品種の抵抗性の分散は、

$$\sum_{i=A}^N (S_i - \bar{S})^2 = \sum_{i=A}^N (C_i - \bar{C})^2 + \sum_{i=A}^N (b_i - \bar{b})^2 + 2 \sum_{i=A}^N (C_i - \bar{C})(b_i - \bar{b}) \quad (2)$$

(2)式を簡単に表示すれば

$$V_S = V_C + V_b + 2W_{bc} \quad (3)$$

(3)式の右辺の各項を左辺の V_S で割ると、つぎの3つの parameter がえられる。

$$D_e = V_e/V_S \quad \text{遺伝的抵抗性指数}$$

$$D_b = V_b/V_S \quad \text{環境反応抵抗性指数}$$

$$D_{b \cdot c} = 2W_{bc}/V_S \quad \text{相互作用効果指数}$$

2. 結果および考察

Table 19 に 8 月 8 日と 8 月 22 日の調査における各集団の病斑指数の平均値と 3 つの parameter の値を示した。この表に示したように、遺伝的抵抗性指数 (D_e) は 96.18% で極めて大きく、環境反応抵抗性指数 (D_b) と相互作用効果 (D_{bc}) はそれぞれ 3.37% と 0.45% でいずれも極めて小さかった。このことは、ある与えられた条件下で抵抗性に関与する遺伝子型の差異をあきらかに識別できることを示す。すなわち、これら 3 つの parameter の値から、てん菜の褐斑病抵抗性は環境条件を異にした場合には、これに関与する遺伝子型と生育環境条件との相互作用によって変化するが、その相対的な関係は殆んど変化しないことが示される。また 8 月 8 日と 8 月 22 日における病斑指数の相関係数は 0.9984 で、統計的に極めて有意性が高かったこと、さらに抵抗性の広義の遺伝力 (Table 20 参照) の値が比較的大きいことは上述の実験結果の側面的な証明となる。褐斑病抵抗性は、遺伝子の相加的作用の効果に起因するところが大きいことは、すでに知られたところであるが、これは遺伝的抵抗性指数 (D_e) の値が極めて大きいこととよく一致する。

酒井らは環境反応抵抗性指数 (D_b) と相互作用効果指

Table 19. Resistance of 6 populations in sugar beets to leaf-spot disease on Aug. 8 (L_0) and Aug. 22 (L_1), 1963. Degree of inherent resistance (D_e), of environment-responder resistance (D_b), and of interaction ($D_{b \cdot c}$) are also represented.

Population	Resistance to leaf-spot disease of sugar beets*.		
	L_0 (Aug. 8)	L_1 (Aug. 22)	L_1-L_0
US 201	2.40	2.98	0.58
51-319	7.34	7.98	0.64
5 B	5.16	5.96	0.80
5 B ₁	5.20	6.00	0.80
5 B ₂	5.15	6.00	0.85
5 B ₃	5.16	5.83	0.67
Mean	5.07 ± 0.64	5.79 ± 0.65	0.72 ± 0.04
Variance	$V_e = 2.4643$	$V_s = 2.5622$	$V_b = 0.0116$
D-value	$D_e = 0.9618$	$D_{b \cdot c} = 0.0337$	$D_b = 0.0045$

* Leaf-spotpot index.

数 (D_{bc}) とを含めて MÜLLER & HAIGH⁵⁵⁾ (1953) の提唱によって、遺伝的抵抗性 (true resistance) に対する圃場抵抗性 (field resistance) を規定しうるものとした。他方、高瀬¹⁰¹⁾ (1962) は、馬鈴薯疫病に対する抵抗性の研究結果から、true resistance は質的 (major gene) 抵抗性であり、field resistance (圃場抵抗性) は量的 (poly-gene) 抵抗性と解釈した。しかし圃場抵抗性は複雑な要因 (各種の形態的生理的特性など) によって発現されること、さらに圃場抵抗性の適正な検定法が確立されていないことが、育種上の根本的障害であることから、圃場抵抗性の育種遺伝学的解析が重要課題であるとしている。本節で採用した統計学的方法による解析から、てん菜の褐斑病抵抗性は、その生育環境条件によって変化するが、一般にいかなる環境条件下でも圃場抵抗性は遺伝的抵抗性に比例して発現されるので、圃場抵抗性から遺伝的抵抗性を相対的にかなり正確に推定しうるものと結論される。

Table 20 に褐斑病抵抗性についての広義の遺伝力の計算値を示した。推定方法および調査時期によってかなりの変異を示すが、糖分の遺伝力と同じく比較的大きい

Table 20. Heritability values (%) of resistance to leaf-spot disease and sucrose percentage of sugar beets, 1963.

Method of estimation	Resistance to leaf-spot		Sucrose (%)
	Aug. 8	Aug. 22	
Total variance of inbred line, 51-319 = environmental variance	24.13	60.15	51.32
$\frac{\sigma_g^2}{\sigma_e^2 + \sigma_g^2}$	89.77	89.21	96.06
$\frac{\sigma_g^2}{\sigma_{E_1}^2 + \sigma_{E_2}^2 + \sigma_g^2}$	84.72	82.90	—

Table 21. Analysis of variance of resistance to leaf-spot disease on Aug. 8 (L_0) and Aug. 22 (L_1), 1963.

Source	L_0		L_1	
	D.F.	M.S.	D.F.	M.S.
Populations	5	1183.32**	5	1227.46**
Error	195	3.36**	195	3.70*
Between individuals	2640	2.14	2640	2.85

* Significant at 5% level.

** Significant at 1% level.

値を示している。このことは本章の第1節で論議したように、推定方法ならびに調査時期によって遺伝力の変異することと一致する。

Table 21 に示した分散分析の結果では、8月8日と8月22日のいずれの時期でも、供試集団の褐斑病抵抗性間に顕著な差異のあることが認められた。このような通常の分散分析法によってえられる結論と、3つの parameter の推定値からの結果とはよく一致するが、後者の方法による解析は抵抗性品種育成上有益な具体的知見がより多く提示される。したがって本節で採用した統計学的解析方法は、てん菜の褐斑病抵抗性のうちの圃場抵抗性の解析および圃場抵抗性と遺伝的抵抗性の関係を解析するためには、有効でしかも簡便な方法と考えられる。

第5章 品種の遺伝的抵抗性と菌株の病原力との関連性

病害抵抗性品種の育成に際しては、育種材料の抵抗性を正確に検定し、その結果に基づいて有用な gene source を求めこれを利用することが重要な条件の一つであることは周知の事である。育種に関連する病害抵抗性を検定するうえの問題点として、明日山²⁾ (1962) は 1) race, 2) 接種法, 3) 植物環境, 4) 判定, 表示法, 5) 抵抗性と相関の高い形質, の5点を指摘し、これらの点について研究することの重要性を述べている。

近年、各種病害に対する抵抗性品種の育成、とくに病害抵抗性検定に関連して、植物病理の研究や作物育種に従事している多くの研究者によって、いろいろな病原菌の strain または race についての多くの研究がなされ、抵抗性品種育成上に有益な多数の知見がえられている。その成果として、抵抗性品種の育成計画は著しく進歩した。また明日山²⁾ (1962) は race の研究が抵抗性品種の育成に寄与した点として、1) 育種目標の地域性が明らかにされたこと、2) 育種材料の選定に示唆を与えたこと、の2点を指摘した。したがって病原菌の strain または race についての研究は、抵抗性品種育成のために必要な基本的でしかも重要な研究課題の一つである事は論をまたない。一般に多くの作物においては、ある病害に対する抵抗性品種が新たに広く栽培されるにつれて、これらの抵抗性品種が年次の経過とともに次第に罹病するようになる例が多い。このような現象は、多くの研究によって、一般に寄主植物の抵抗性が低下したためではなく、病原性を異にする新しい strain または race の出現に起因するところが大きいことが明らかにされている。

てん菜褐斑病菌 (*C. beticola* SACC.) の strain または

race の存在についてはさきに述べたように、SCHMIDT⁹⁴⁾ (1935), PLOTHO⁷⁴⁾ (1952), RADEMACHER⁸¹⁾ (1952), FRANDSEN¹⁵⁾ (1955-a), SCHLÖSSER⁹⁰⁾ ら (1957) および NOLL^{62, 63)} (1959, '60) らによって主に欧州各国から採集した菌について、また LA⁴⁷⁾ (1963-a) らはアメリカから採集した菌について単孢子分離をおこなった各菌株の培養基上の特性およびてん菜品種に対する接種試験の結果によって、褐斑病菌における strain または race の存在を指摘した。

本邦においては、褐斑病菌における strain または race の存在有無に関する研究は従来全くおこなわれていなかった。この研究については斎藤・細川³²⁾ (1964) の報告があるが、前記の研究者らと同じ結果をえている。

本章では本邦の褐斑病菌に抵抗性品種育成上問題となる病原性を異にする strain または race の存在について検討をおこなった結果を述べる。

本報告では、病原性と病原力の2つの表現を MILES⁵⁴⁾ (1955) の提案によって次のように規定した。

病原力は検定品種に対する発病程度の量的差異を表示する際に用いた。また病原性は検定品種の抵抗性と病原力との相互作用を問題とする場合に用いた。

病原力の検定は試験圃場で標準栽培法で栽培された検定品種や系統についておこなわれた。圃場でこのような検定は実際の育種と最も関連性が大きい有効な検定手段であるという考えに基づいたものである。

第1節 抵抗性を異にする検定品種に対する菌株の病原力の変動

いかなる病原菌においてもその病原力を判定する際には、抵抗性に関して遺伝的に homogenous でしかも抵抗性程度を異にするいくつかの検定品種に対する反応を基準とすることは必要にして不可欠な条件の1つである。てん菜は他殖性作物であるため、一般にその品種および系統は各種の形質についても遺伝的に heterogenous であり、かつ heterozygous の個体からなる集団である。また自殖系統といえども、全ての形質について遺伝的に homozygous な個体の集団であるとはいえない。さらに自殖系統は一般に草勢 (vigor) の低下が認められ、量的形質は環境の影響を受け易く、変異が増大する。てん菜の場合にはこれらの事実が前提条件となる。

LA⁴⁷⁾ (1963-a) は検定品種の遺伝的な整一性をうるために、同一個体の葉位を異にする数枚の葉、ならびに1つの根部を5つに分割した clone の夫々に対し、採集地を異にする菌株を接種し、その病原性を検定した。この

場合、葉位を異にする葉、ならびに正常な生育を示さない clone はいずれも遺伝的には整一であっても厳密な意味では葉齢間、clone 間の抵抗性が同一でないことは当然である。したがって LA⁴⁷⁾ (1963-a) の採用した上述の方法も完全とは考えられない。

著者は、てん菜の同一品種 (または系統) の多数個体 (20~30 個体) 群を 1 つの検定品種として、てん菜褐斑病菌の病原性を検定し、これを統計学的に取扱った。すなわち検定品種を個体単位でなく、つねに個体群として扱い、これら個体群の平均値と標準偏差に基づいて褐斑病菌の病原力ならびに病原性を検定した。この試験は 1958 年から 1961 年迄の 4 カ年継続して実施された。

1. 材料および方法

1958, '59, '60, '61 年の各年次ともに褐斑病抵抗性を異にする導入 2 号 (強), 本育 192 号 (中), および本育 401 号 (弱) の 3 品種を共通な 1 組の検定品種とした。1961 年には SP-5481-0 (強), G-91 (中, 自殖系統), S-12 (弱, 自殖系統) と CLR (強), AJ-4 (中), JOHNSON-E (弱) との 2 組を検定品種として追加した。試験操作は各年次とも分割区試験法の 3 反復で、大試験区に菌株を、小試験区には品種を配置した。

供試菌株および接種方法

供試菌株の採取地、分離年次は Table 22 に示した。いずれの菌株も圃場より採取した材料を用いて稀釈法によって単孢子分離を行ない、てん菜葉の煎汁培地 (蒸溜水

1ℓ, てん菜の乾燥葉 50 g, 寒天 15 g) で培養した。これらに形成された孢子を接種源とした。人工接種は噴霧接種法を採用し、小型の手押し噴霧器を使用し、一定濃度 (1 mm² 当り分生孢子数 2~3 ケ) の分生孢子懸濁液を一定量均一に散布した。植物体に対し灌水、保温等の操作は全く行なわなかった。

褐斑病々斑指数調査の基準および方法

前述のように個体当りの被害程度を 0 (無感染) から 10 (全葉枯死) までの 11 階級に区分した基準 (Fig. 2) によって個体調査をおこなった。病原力の表示は病斑指数の大小によった。

2. 結果および考察

1) 潜伏期間

潜伏期間は、各年次ともに 7~10 日間 (積算温度で約 160~230°C) で、菌株および品種間にあきらかな差異が認められなかった。SCHLÖSSER⁹¹⁾ ら (1957) は、採取地を異にする菌株の潜伏期間に差異があり、最も長い場合は 24 日 (積算温度で 390°C), 短い場合は 19 日 (積算温度で 300°C) と報告しているが、この結果に比べて著しく潜伏期間は短い。PANASSYUK⁶⁹⁾ (1937) は、潜伏期間の長短には大気湿度は直接関係ないが、気温の影響が大きく、9~15 日と変異すると報告している。POZHAR⁸⁰⁾ (1938) は、潜伏期間は気温および葉齢などによって著しく異なり、最短 7 日、最長 57 日で非常に変異し、平均気温 19°C のときに最も短くなると述べている。WERNER¹¹⁶⁾ (1959) は、潜伏期間 22°C で 11 日、15°C では 22 日位であるとし、また LA⁴⁷⁾ (1963-a) は接種箱 (関係湿度 100%, 温度 20~25°C) に入れている期間が 2 日以上の場合は潜伏期間 11~14 日、2 日以下では 22~23 日であると報告している。これらの報告から潜伏期間に及ぼす気温の影響は著しく大きいものと考えられる。

2) 菌株の病原力

分生孢子の飛散によって生ずる contamination による誤差を避けるために、潜伏期間を考慮して接種後 2~3 週間以内で病原力に関する調査を打切った。このようにして調査した褐斑病々斑指数は Fig. 5, 6 に、またその分散分析の結果は Table 23 に示した。

1958 年に菌株の病原力について予備的な試験を 1 回、翌 '59 年にはその確認の試験を 2 回おこなった。Fig. 5 よりあきらかなようにいずれの接種試験の結果も同じ傾向を示し、R-5, R-17, R-21 の各菌株の病原力は、抵抗性の強い導入 2 号に対し、R-5<R-17<R-21 の関係が認められた。また導入 2 号より抵抗性の弱い本育 192 号および本育 401 号に対しては R-5<R-21<R-17 の関係

Table 22. List of *C. beticola* isolates used for inoculation tests (1958-1961).

Isolate	District	Year of isolation	Year of test
R-5	Sapporo, Hokkaido	1957	1958, '59
R-15	Ōdate, Akita Prefect.	1957	1959
R-17	Morioka, Iwate Prefect.	1957	1958, '59
R-21	Inawashiro, Fukushima Prefect.	1957	1958, '59
R-1	Ōita, Ōita Prefect.	1959	1960
R-9	Ōita, Ōita Prefect.	1959	1960, '61
R-12	Sapporo, Hokkaido	1959	1960
R-18	Sapporo, Hokkaido	1959	1960
R-19	Misawa, Aomori Prefect.	1959	1960
R-27	Morioka, Iwate Prefect.	1960	1961
R-37	Misawa, Aomori Prefect.	1960	1961
R-67	Sapporo, Hokkaido	1960	1961
R-87	Hiyama, Hokkaido	1960	1961

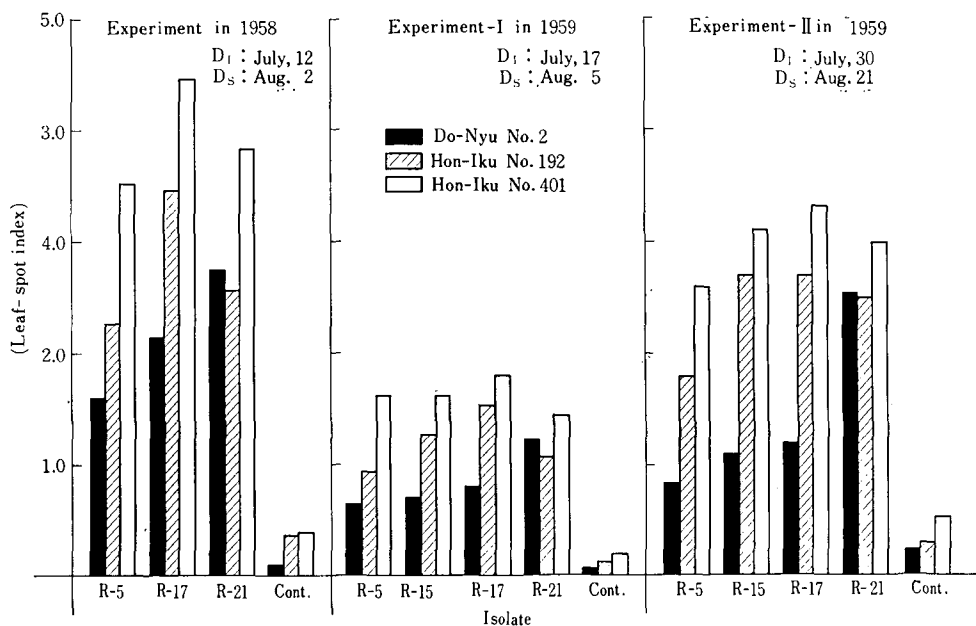


Fig. 5. Relation between the resistance of variety to leaf-spot disease and the pathogenicity of isolate (*C. beticola*).

(D_1 : Date of inoculation, D_S : Date of reading of leaf-spot index)

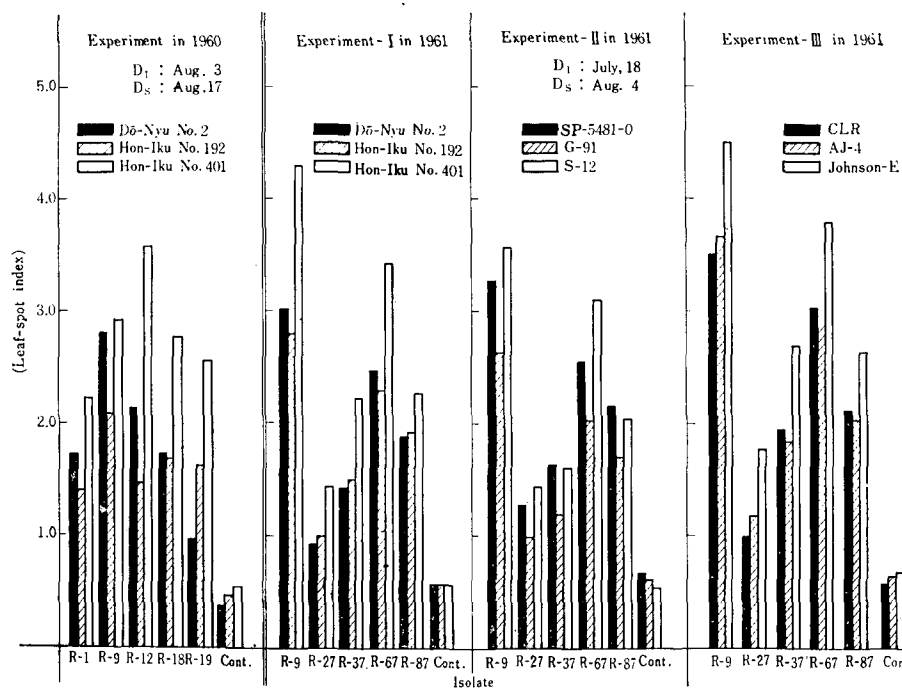


Fig. 6. Relation between the resistance of tester variety to leaf-spot disease and the pathogenicity of isolate (*C. beticola*).

(D_1 : Date of inoculation, D_S : Date of reading of leaf-spot index)

Table 23. Analysis of variance of leaf-spot disease index.

Year	1959				1960	1961		
	Experiment-1		Experiment-2			Group-1	Group-2	Group-3
Source of variation	D. F.	<i>F</i>	D. F.	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>	<i>F</i>
Blocks	14		17					
Replications	2	1.65	2	4.04	—	—	2.06	2.75
Isolates	4	51.68**	5	75.73**	42.14**	72.49**	21.71**	171.04**
Error (a)	8		10					
Varieties	2	41.62**	2	43.97**	47.38**	26.71**	30.82**	23.12**
Var.×Isolates	8	5.84**	10	4.98**	5.09**	4.43**	3.01*	1.12
Error (b)	30		24					

** Significant at 1% level * Significant at 5% level

が認められ、R-17 と R-21 の病原力の強さの順位が逆転している。Table 23 に示したように品種と菌株の相互作用が統計的に有意である。

以上のように反復された試験結果から、これらの試験に用いた R-5, R-17, および R-21 は、それぞれ病原性を異にする菌株であることが確認される。

1960 年には供試菌株を新たにとり、5 菌株についてその病原力の検定をおこなった。これらの試験結果も Fig. 6 (左) からあきらかなように、5 菌株の病原力間には統計的に顕著な差異があること、さらに病原性を異にする菌株の存在することも統計的に認められた。導入 2 号と本育 192 号に対しては、大分県で栽培されていたてん菜葉から分離された菌株 R-9 の病原力が一番大きかった。また R-1, R-9 および R-12 の 3 菌株は、本育 192 号よりも抵抗性の強い導入 2 号に対して病原力が大きく、他の 2 菌株と比較して、品種に対する病原性分化の異なる菌株であることも考えられる。

1961 年度には '60 年度の検定で病原力が一番大きかった菌株 R-9 と新たな 4 菌株、計 5 菌株を供試し、3 組の検定品種に対する病原力を検定した。その結果を Fig. 6 (右) に示した。Table 23 からあきらかなように検定品種のいずれの組においても、5 菌株の病原力間に顕著な差異が存在する。また R-9 は病原力がこの場合も最も大きく、'60 年度の結果と同じであった。R-27 の病原力は最も小さく、病原力は R-9 > R-67 > R-87 > R-37 > R-27 の順位であった。この関係は検定品種を異にしたいずれの組においても変化なく一定であった。検定品種の 1 組と 2 組では品種の抵抗性と菌株の病原力との相互作用が統計的に有意であった。

SCHMIDT⁹⁴⁾ (1935) は欧米の各国および朝鮮から採集

したてん菜褐斑病菌の菌株の人工培地上の特性および病原力の検定結果に基づいて、該病菌に生理的な分化の存在することを報告した。また SCHLÖSSER & KOCH⁹¹⁾ は、カナダ、フランス、イタリア、ドイツ、スペインおよびトルコから採集したものについて、その病原力ならびに人工培地上での特性検定を行ない、病原性の異なる race の存在を証明した。NOLL⁹³⁾ (1960) は、西ドイツの約 90 カ所から蒐集した褐斑病菌を供試し、その病原力の検定をおこなった。その結果から、同一の検定品種に対して採取地を異にする菌株間の病原力に大きな差異があり、いわゆる physiologic race の存在を報告している。LA⁴⁷⁾ (1963-a) はアメリカの各地から採集した菌株の病原性、ならびに人工培地上での菌叢の着色程度に明らかな差異があり、アメリカにおいても病原性を異にする race が存在することを報告している。

さらに SCHLÖSSER⁹¹⁾ ら (1957) はドイツでの抵抗性品種 KWCR が、北米ではその抵抗性が認められず、また逆にアメリカでは抵抗性品種であっても、ドイツで栽培すると罹病程度が増加することを報告し、このような現象は病原性を異にする race の存在、気象条件の相違ならびに異なった気象条件に対する寄主植物の生理的または形態的反応の相違に起因するものであろうと述べている。

以上の 1958 年から 1961 年まで継続した 4 カ年の試験結果から、我国におけるてん菜褐斑病菌にも、褐斑病抵抗性品種育成上問題となる病原性を異にする strain または race の存在することが、これらの試験の反復からあきらかに認められる。したがって褐斑病抵抗性を検定する際は、いちおう strain または race の存在を考慮に入れること、また褐斑病菌の病原性を検定する場合には

検定品種を統一して研究を進めることが必要であろう。これら菌株の病原力および病原性変化の原因について問題が残されていることはもちろんである。

3) 人工培地上での培養期間と病原性との関係

1957 年秋に分離した R-5, R-17, R-21 の菌株を 1958, '59 年の 2 年供試した。

1959 年度の試験にもちいられた菌株は、約 20 カ月間人工培地上で培養が継続されたものである。Fig. 5 からあきらかなように前記の 3 菌株は人工培地上で数カ月間培養された場合 (1958 年の結果) と、約 20 カ月間培養を継続された場合 (1959 年の結果) とでは、とくにその病原性に变化が認められなかった。また菌株 R-9 は 1960 年と翌 '61 年の 2 回にわたって接種試験に供用されたが、前記の 3 菌株と同様に長期間人工培地上で培養された場合 (1961 年の結果) でも、短期間培養された場合 (1960 年の結果) と同じ傾向を示し、病原力が最も強く、病原力の低下する傾向または病原性の変化は認められなかった。

NOLL⁶²⁾ (1959) は、人工培地上で継続培養された菌株の病原力が容易に変化し、一般にその病原力が低下すると報告しているが、著者の試験結果は、NOLL の報告とは異なっていた。この点については更に回を重ねて検討する必要がある。

第2節 病原力と培地上における菌叢の形態的特性との関連性

てん菜褐斑病菌 (*C. beticola* SACC.) の分生胞子を形成させるための、人工培地ならびに人工培地上における菌叢発育の生理的および形態的特性についての研究は数多い。NAGEL⁵⁶⁾ (1934) の報告によれば、DUGGER は 1899 年に、*C. beticola* の分生胞子を人工培地上で形成させることはじめて試みたが失敗した。

その後 COONS & LARMER⁶⁾ (1929), STOLZE⁹⁷⁾ (1931), NAGEL⁵⁶⁾ (1934), SCHMIDT⁹⁴⁾ (1935), PLOTHO^{73), 74)} (1951, '52), 柄内・竹内¹⁰²⁾ (1953), FRANDSEN^{14), 15)} (1953, '55-a), SCHLÖSSER⁹¹⁾ ら (1957), NOLL⁶²⁾ (1959) および LA⁴⁸⁾ (1963-b) などの多数の研究者によって、分生胞子形成のための人工培地の各種処法およびその培地上における菌叢発育の生理的ならびに形態的特性について研究がおこなわれた。これらの研究から、てん菜の葉、人参の葉の煎汁および蔬菜類の汁液を用いることによって、褐斑病菌の分生胞子を形成しうること、またこのような人工培地上で菌叢の発育や着色の様相ならびに分生胞子の生産数を異にする菌株が存在することが明らかにされ

た。しかし病原力とこのような培地上の特性との間には一定の関係を認め難いことが報告されている。本節ではこれらの関係について検討をおこなった。本試験は 1961 年におこなった。

1. 材料および方法

病原力の検定は、褐斑病抵抗性を異にする 2 品種、US 401 (強) と本育 192 号 (中) を検定品種として供試した。試験操作は分割試験区法の 2 反復とし、大試験区には菌株を、小試験区には検定品種を配置した。

供試菌株は、本邦の各地から採集した 36 菌株 (Table 24 参照) である。7月 19 日にこれら菌株を前記の 2 つの検定品種に対して噴霧接種した。接種方法および褐斑病々斑指数調査の基準および方法は前節の試験に準じた。

人工培地上における菌叢発育の形態的特性の検定は、病原力の検定に供試した 36 菌株と、2 種類の人工培地を使用しておこなった。人工培地は次の処法によって作成した。

1) A 培地…てん菜葉の煎汁培地 (水 1 ℓ, 寒天 15 g, てん菜の乾燥葉 50 g)。培地の色は暗褐色。

2) B 培地…麦芽エキスを培地 (水 1 ℓ, 寒天 15 g, 麦芽エキス 5 g)。培地の色は乳白色。

これらの培養基を直径 9 cm のシャーレに約 15 cc 宛分注し、A, B 両培地を作成した。反復は 3 (シャーレ数) とした。

各菌株を A 培地上で平面培養し、14 日間培養された菌叢の周縁部を 2 × 3 mm 大に切断し、各切片を接種源として A, B 両培地上に移植し、25°C の恒温器内で 14 日間平面培養をおこなった。A, B 両培地上で形成された各菌株の菌叢の形態的特性、とくに菌叢の同心輪紋の各部位 (同心円的に区分した 5 つの部位) の色調にもとづいて一応 8 つの type に分類した (Fig. 7 参照)。

2. 結果および考察

1) 潜伏期間

潜伏期間は前節と同じく約 1 週間であったが、潜伏期間の長短には菌株間差異を認め難かった。前節で述べたように、潜伏期間は気温によって著しく影響されるが、また接種源の種類によってもかなり影響されると考えられる。SCHLÖSSER⁹¹⁾ ら (1957) の実験結果によれば潜伏期間は菌株によって異なり、各菌株の発病までの潜伏期間中の積算温度は 300°C ~ 390°C と変異すると報告している。本試験では潜伏期間中の積算温度は 157.6°C ~ 230.8°C の範囲内で、前記の試験結果とは著しく異なる。このことは SCHLÖSSER⁹¹⁾ らの実験では接種源に栄養体 (菌糸の fraction) を用いていることと、実験時の平均気

Table 24. List of *C. beticola* isolates and the results of inoculation and culture test (1961).

No. of isolates	District	Host	Index of leaf-spot disease*		Morphological type of isolates on culture medium
			US 401	Hon-Iku No. 192	
7	Kuriyagawa	D-2	2.81	3.11	Type-1
9	Furumagi	"	2.92	2.60	"
16	"	"	2.45	2.60	"
10	Towada	"	3.34	2.77	"
5	Hirosaki	"	2.88	2.73	"
1	Noheji	"	2.72	2.67	"
13	Kotoni	"	4.02	3.77	"
21	"	H-192	2.34	2.69	"
3	"	"	2.03	2.48	"
22	Ōita	D-2	2.87	2.67	Type-2
6	Kuriyagawa	"	2.27	2.33	"
35	Furumagi	H-192	2.45	2.47	"
20	Mukainakano	D-2	2.64	2.88	Type-3
36	Furumagi	"	3.14	2.60	"
14	"	"	3.38	3.38	"
8	Tateyamashita	"	2.97	3.56	"
28	Sekinai	"	2.50	1.83	"
25	Sannohara	"	3.27	3.53	"
32	Kimobetu	"	2.39	2.58	"
12	Kotoni	"	2.88	2.75	"
23	Mukainakano	H-192	3.15	3.27	"
33	Towada	"	1.12	1.22	"
38	"	"	2.61	2.78	"
34	Hirosaki	"	2.97	3.24	"
30	"	"	2.36	2.20	"
17	Kotoni	"	2.40	2.51	"
18	Sannohara	H-400	2.66	2.71	"
26	Kotoni	"	2.95	2.71	"
4	Ikeda	D-2	3.00	2.77	Type-4
24	Hirosaki	"	3.61	3.85	Type-5
15	Kuriyagawa	H-192	2.65	2.34	"
2	Ikeda	D-2	2.85	2.90	Type-6
19	Kotoni	H-400	2.59	2.88	"
27	Tateyamashita	Polanowice-N	3.82	3.38	Type-7
29	Kimobetu	D-2	2.21	1.78	Type-8
40	Kotoni	"	3.19	3.24	?
LSD 5% $\frac{[(I_1V_1)-(I_1V_0)]}{[(I_1V_1)-(I_0V_1)]}$			0.60	0.43	

*: Date of reading=Aug. 4.

温が約5°C 低いことなどの差異によるものであろう。

2) 菌株の病原力

8月4日に調査した病斑指数は Table 24 に示してある。この表から各菌株の病原力間に統計的に有意な差が認められる。菌株の病原力の差異の大きさを病斑指数で比較すると、US 401 に対して菌番号 (菌株名の代りにこの番号を用いて略記する) No. 13 が 4.02 で最も強い病原力を示し、No. 33 は最も弱く 1.12 でその差は 2.90 であった。本育 192 号に対しては No. 24 が最も強い病原力を示し 3.85、最も弱かったのは (US 401 に対してと同様) No. 33 で 1.22、その差は 2.63 であり、病原力の変異が極めて大きいことが認められた。

Table 25. Analysis of variance of leaf-spot disease index on Aug. 4, 1961.

Source	D.F.	M.S.
Replications	1	0.0370
Isolates	36	1.5978**
Error (a)	36	0.1313**
Varieties	1	0.0043
Var.×Isolates	36	0.0879*
Error (b)	37	0.0451

*, **: Significant at 5 and 1% level, respectively.

また、Table 25 に示した分散分析の結果から、品種の抵抗性と菌株の病原力との相互作用は 5%水準で統計的に有意であることが認められた。このことは前節での結果と同様に、病原性を異にする菌株の存在を示唆するものである。本試験では Table 24 に示した L.S.D. の値より明らかなように No. 10, 27, 28, 29, および 36 の 5 菌株が本育 192 号に対してよりもより抵抗性の US 401 に対し大きい病原力を示すことが統計的に認められた。したがって 36 の供試菌株の中で No. 10, 27, 28, 29, および 36 の 5 菌株は、他の 31 菌株に比較して病原性を異にするものであると言える。この結果は前節での結果ならびに SCHLÖSSER⁹¹⁾ ら (1957), NOLL⁶³⁾ (1960) および LA⁴⁷⁾ (1963-a) の結果と完全に一致する。

3) 人工培地にみられる菌叢発育の形態は、極めて多種多様の変異を示すが、一応形態的にみてこれらのちがいは環境による変異と、生理、形態的分化とによるものであろう。形態的な群別を少なくすれば環境変異と生理、形態的分化による変異とを混同する危険性が少なくなると考えられ、この点に留意して本試験では人工培地 (A, B 両培地) 上で 8 つの Type に類別した (Table 24,

Fig. 7 参照)。一般に Type 1 と 3 に属する菌株が多く、その他の Type に属するものは少なく、採取地ならびに寄主品種と人工培地上での生態的特性との間には、特定な関係は認め難かった。

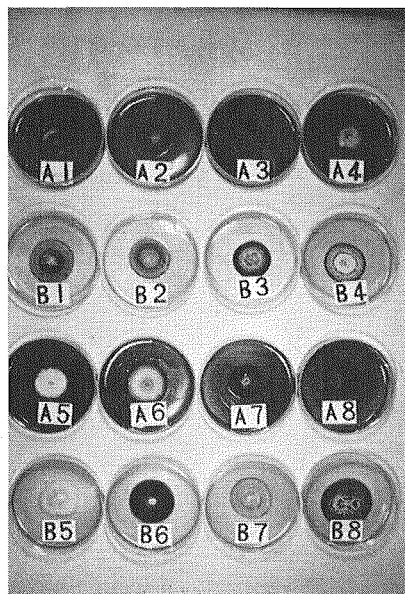


Fig. 7. Morphological types of isolates on A and B culture media (1961).

人工培地上での、てん菜褐斑病菌の発育と温度については STOLZE⁹⁷⁾ (1931), PLOTHO⁷³⁾ (1951) および FRANDSEN¹⁵⁾ (1955-a) らによって研究がおこなわれ、菌の発育に必要な最低温度は 5°C で、40°C 以上では発育が停止し、最適温度は 25°C 前後であるとほぼ一致した結果が報告されている。

また人工培地上における生理、形態的特性については、SCHMIDT⁹⁴⁾ (1935), PLOTHO⁷⁴⁾ (1952), FRANDSEN^{15), 16)} (1955-a, -b), NOLL⁶²⁾ (1959) および LA⁴⁷⁾ (1963-a) らによって研究がおこなわれ、いずれの場合も供試した菌株の菌叢の色調に顕著な差異があり、白色から赤色を帯びるものまで存在するというほぼ一致した結果が報告されている。FRANDSEN^{15), 16)} (1955-a, -b) はこのような変異は培養日数、培地の成分、pH および培養温度に起因することが多く、光線の影響は小さいとしている。

しかし培養条件を出来るだけ均一にして実施した本試験の結果で認められた菌叢の発育の形態的変異は、当然菌株の遺伝的変異に起因するところと考えられる。

4) Table 24 と Fig. 8 から明らかなように、人工培地上の菌叢形態の特性による各 Type の群内では、病原

力が一定でなく変異に富んでおり、人工培地上の菌叢形態の特性と病原力との間には一定の傾向が認められなかった。この結果もまた SCHLÖSSER⁹¹⁾ ら (1957), NOLL⁶³⁾ および LA⁴⁷⁾ (1963-a) らの結果と一致する。このような関係については、本邦においても稲熱病菌などで多くの研究者によって確認されている。

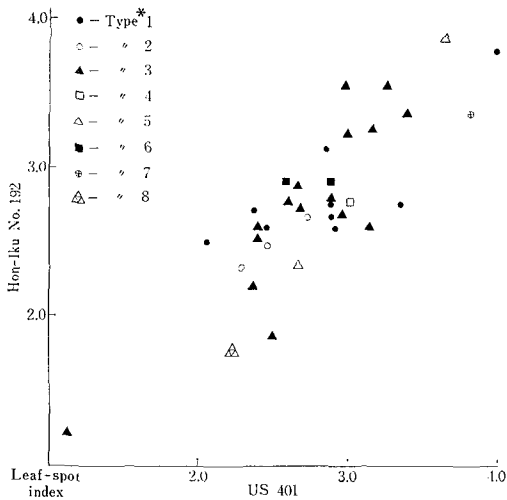


Fig. 8. Relation between the pathogenicity and the morphological type on culture media in *C. beticola* isolates, in 1961.
(* Morphological type on culture media)

本試験結果から、本邦におけるてん菜褐斑病菌にも生理的分化現象の存在が示唆された。

第3節 てん菜褐斑病菌の固有病原力

植物の病害に対する抵抗性の程度は、寄主の抵抗性に関与する遺伝子と、病原菌の病原力に関与する遺伝子との働き合いの場において成立するものである。この考え方に立って FLOR¹³⁾ (1947) はいわゆる gene for gene hypothesis によって、植物病害抵抗性の発現機構を説明しうることを提唱し、亜麻の銹病に対する抵抗性の発現機構を遺伝学的に解析した。日浦²⁷⁾ ら (1954) の大麦のうどん粉病に関する研究もこれと軌を同じくするものである。その他同じ考え方によった研究が多く行なわれた。

他方、病原菌の環境による病原性や病原力の変動についても多くの研究がなされ、一般に病原力は病原菌の発育温度、菌の栄養条件および抵抗性を異にする寄主植物の通過などによって変異することが明らかにされた。

前にも述べたようにある環境条件下でのてん菜の褐斑

病に対する抵抗性は、その環境におけるてん菜の生理的または形態的反応による抵抗性、抵抗性に関与する遺伝子型に起因する遺伝的抵抗およびこれらの両者の相互作用の和であると見做すことができる。すなわち病害抵抗性は遺伝的抵抗性と圃場抵抗性とに区別される。酒井および後藤は以上のような考え方で水稻のいもち病抵抗性の統計学的解析を提唱した。すなわちてん菜褐斑病菌の病原力についても、該病菌の寄生する寄主てん菜の遺伝的抵抗性または生理、形態的な条件の差異に対する反応による環境反応病原力 (environment-responsible virulence), 病原力に関与する遺伝子型に起因する固有病原力 (inherent virulence) およびこれら両者の相互作用との3つに分割して検討することが可能と考えられる。

本節では第4章第3節で述べたと同じ方法によって固有病原力指数、環境反応病原力指数および相互作用効果指数を算出し、てん菜褐斑病菌の病原力について統計学的に解析し、検討をおこなった。本試験は1961年におこなった。

1. 材料および方法

本節での解析に使用したデーターは、前節の試験と同じものである。また固有病原力指数、環境反応病原力指数および相互作用効果指数も前述の方法によって計算した。ただし、固有病原力指数などの算出は検定品種のUS 401 および本育 192 号を該病菌の寄生環境として計算をおこなった。

2. 結果および考察

結果は Table 26 に示した。表にみられるように固有病原力指数 D_o は 95.26% で、他の2つの指数に比較して極めて大きく、各菌株の病原力間に固有の差異、すなわち遺伝的とみなされる大きな差異が存在することを示す。また US 401 に対する病原力 (病斑指数) と本育 192 号に対する病原力との間の相関係数は、0.8443 (1% 水準で有意) で極めて大きく、US 401 に対して病原力の強い菌株は、本育 192 号に対してもその病原力が強く、逆に US 401 に対して病原力の弱いものは本育 192 号に対してもその病原力の弱い傾向が一般的であることが示された。しかし、環境反応病原力指数 (D_b) は 30.49% で比較的大きく、相互作用効果指数 ($D_{b \cdot n}$) も負で -25.75% と大きな値を示した。この相互作用効果指数が負であることは、固有病原力と環境反応病原力との関係が一定でない場合の多いことを示す。すなわち、多くの菌株の中には寄主を異にした場合、その病原力にかなりの質的変異が認められることを意味するものと解釈される。また菌株の病原力間に遺伝的とみなされる大きな差異の存在す

Table 26. Virulence of 36 isolates (*Cercospora beticola* SACC.) to tester varieties, US 401 (H_0) and Hon-Iku No. 192 (H_1) on Aug. 4, 1961. Degree of inherent virulence (D_e), that of environment-respondent virulence (D_b) and of interaction ($D_{b \cdot e}$) are also represented.

No. of isolate	H_0 (US 401)	H_1 (H-192)	$H_0 - H_1$
7	2.81	3.11	-0.30
9	2.92	2.60	0.32
16	2.45	2.60	-0.15
10	3.34	2.77	0.57
5	2.88	2.73	0.15
1	2.72	2.67	0.05
13	4.02	3.77	0.25
21	2.34	2.69	-0.35
3	2.03	2.48	-0.45
22	2.87	2.67	0.20
6	2.27	2.33	-0.06
35	2.45	2.47	-0.02
20	3.64	2.88	-0.24
36	3.14	2.60	0.54
14	3.38	3.38	0.00
8	2.97	3.56	-0.59
28	2.50	1.83	0.67
25	3.27	3.53	-0.26
32	2.39	2.58	-0.19
12	2.88	2.75	0.13
23	3.15	3.27	-0.12
33	1.12	1.22	-0.10
38	2.61	2.78	-0.17
34	2.97	3.24	-0.27
30	2.36	2.20	0.16
17	2.40	2.51	-0.11
18	2.66	2.71	-0.05
26	2.95	2.71	0.24
4	3.00	2.77	0.23
24	3.61	3.85	-0.24
15	2.65	2.34	0.31
2	2.85	2.90	-0.05
19	2.59	2.88	-0.29
27	3.82	3.38	0.44
29	2.21	1.78	0.43
40	3.19	3.24	-0.05
Mean*	2.79 ± 0.09	2.77 ± 0.09	0.02 ± 0.05
Variance	$V_e = 0.2812$	$V_s = 0.2952$	$V_b = 0.0900$
D-value	$D_e = 0.9526$	$D_{b \cdot e} = -0.2575$	$D_b = 0.3049$

*: Leaf-spot index.

ることは、いわゆる病原性を異にする strain または race の存在を示唆する。すなわち一般に菌株の病原力の間にはあきらかな遺伝的差異に帰せられるべきものを認めることが出来るが、同一菌株の病原力に關与する遺伝子型は、寄主を異にした場合には寄主の抵抗性に關与する遺伝子型との相互作用による病原力として表現され、その変化の程度および方向は一定でない。褐斑病抵抗性は polygene によって遺伝的に支配され、しかも普通の品種や系統はこれらについて heterogenous であり heterozygous であることは前に述べたとおりであるが、褐斑病菌の病原性の異なる strain または race においても相加的働きをもつ polygene 系を仮定すれば、この両者間の結びつきと、さらに環境条件によって様々な抵抗性程度、あるいは病原力程度が発現することになる。これらの病原力に關する polygene は、preadaptation の状態で存在し、罹病性の品種が一般に栽培されている場合にはその集団の遺伝子構成には大きな変化はないが、たとえば抵抗性品種が栽培されるようになると、このことが自然淘汰または人為淘汰の契機となって病原力の強い遺伝子型をもつ strain または race が優先するようになることも考えられるが、これらについては将来実験的な証明を必要とする。

Table 27. Analysis of variance of virulence to tester varieties, US 401 and Hon-Iku No. 192., Aug. 4, 1961.

Tester variety	US 401 (H_0)		H-192 (H_1)	
Source	D.F.	M.S.	D.F.	M.S.
Block	1	0.0180	1	0.0006
Isolate	35	0.5638**	35	0.5879**
Error	35	0.1191	35	0.0686

** : Significant at 1% level.

Table 27 に 2 つの検定品種別にとりまとめた分散分析の結果を示したが、この結果から供試 36 菌株の病原力間には顕著な差異のあることが認められる。また Table 25 に分割試験区法による分散分析の結果を示してあるが、この場合も菌株の病原力の間には統計的に有意な差異があり、また品種の抵抗性と菌株の病原力との相互作用が 5% 水準で統計的に有意であることが示された。このことは通常の分散分析による結果と、3 つの parameter (D_e , D_b , $D_{b \cdot e}$) の推定によって与えられた結果とは本質的には一致することを示すものである。JEFFREY³⁴⁾

ら(1962)も通常の分散分析によって、馬鈴薯疫病菌に *race* の存在することを示唆している。本節で病原性の解析に採用した統計学的解析方法と、通常の分散分析による結果とは本質的に同一である。

第6章 褐斑病抵抗性と環境条件との関係

褐斑病に対するてん菜品種間に認められる抵抗性の差異は、それら品種の抵抗性と菌の病原力との働き合いによる結果の差異として観察されるものである。また、品種の抵抗性は遺伝的抵抗性、環境反応抵抗性およびそれら両者の相互作用との和に分割しうるのは第4章第3節で論議したが、我々が観察し、評価しうる品種の抵抗性は前述の遺伝的抵抗性、環境反応抵抗性とその両者の相互作用との和である。一般に病原菌による影響を無視しても、品種の抵抗性はその品種の生育する環境条件、例えば気象条件、肥培栄養条件、年次および地域などによって変動する。また同一個体についても個体の生育時期や葉齢などによって抵抗性に差異が認められる。すなわち品種の病害抵抗性は多数の要因によって複雑多岐にわたる変動を示す。これら要因の解析は褐斑病抵抗性品種育成のために必要な課題である。

てん菜の褐斑病抵抗性と環境条件との関係についての研究は、POOL & MCKAY⁷⁶⁾ (1916-a) が気象的環境条件と気孔の開閉との関係が密接であり、てん菜の褐斑病菌は気孔侵入によるもので、その抵抗性は気温、湿度などの気象条件によって著しく左右されることが報告されている。VESTAL & BELL¹¹⁰⁾ (1931) は、生育領域(株間)を広げると、風通しが良くなり、湿度が低下し、褐斑病による罹病は著しく低下するとし、また VESTAL¹¹¹⁾ (1933) は株間を 20, 22 インチの区では 12 インチの区に比較して、褐斑病の蔓延が約 10 日遅れたと報告している。これに対し NAGEL⁵⁹⁾ (1945) は多湿の年には発病が著しく、また乾燥の年次には発病が少ないので生育領域の差と発病との間には明確な差異を認め難いが、発病が中庸の気象条件下では、生育領域の広い区では狭い区に比較してその発病は少なく、生育領域を広めることによって、ある程度罹病度を減少させることが可能であると示した。松本⁵³⁾ (1962) は本育 192 号の罹病度と 7, 8 月の 2 カ月の積算温度との相関係数は統計的に有意で、夏季の気温が高い程その罹病程度が増加すると報告している。PANASSYUK⁷⁰⁾ (1939) は昼間湿度 55% 以上の日が少なくとも 2, 3 日続き、その間の最低気温が 12°C 以上のときに褐斑病の発生が著しくなるとしている。さらに褐斑病菌の分生孢子が発芽しうる温度範囲について、FRAND-

SEN¹⁸⁾ (1956-a) は、最高が 36°C、最低 7°C で、最適は 23~27°C であるとし、また分生孢子の形成の最適は 25°C で、最高は 30~35°C であると報告している。これらの報告からも、褐斑病の発生またはその罹病程度、すなわち抵抗性は気象条件、特に微気象条件(気温、湿度など)によって非常に影響されることは明らかである。

生育時期の差異によっても抵抗性程度はかなり変化する、上原¹⁰⁷⁾ (1959) は西南暖地におけるてん菜の秋作栽培では、8 月上、中旬に播種をおこなうが、てん菜褐斑病は 9 月中、下旬から発生しはじめ、この場合には播種期の早いもの(生育時期の進んだもの)ほど罹病程度が増加し、抵抗性が低下することを観察しているが、これと同じ傾向は斎藤・細川³²⁾ (1964) によって報告されている。

一般に、てん菜の同一個体内では、中葉および外葉に病斑数が多く、心葉には殆んど認められず、葉位すなわち葉齢によって抵抗性に差異が存在することが認められている。PANASSYUK⁶⁹⁾ (1937) は外葉の抵抗性は中葉、心葉の抵抗性に比較して小さいことを報告している。

SCHLÖSSER & KOCH⁹¹⁾ (1957) は、ドイツで育成された抵抗性品種は、アメリカではその抵抗性が低下し、これと反対に、アメリカでの抵抗性品種はドイツで栽培されるとその抵抗性はあまり認められなくなることを報告した。鈴木⁹⁸⁾ (1958) は、北海道で褐斑病抵抗性を示す導入 2 号は東北地方の北部を境として、それ以南においてはその抵抗性が認められなくなることを、また斎藤・細川³²⁾ (1964) は導入 2 号は西南暖地で栽培されると著しくその抵抗性が低下することを報告している。

これらの限られた報告からも、てん菜品種の抵抗性は気温、湿度等の気象条件、および生育時期、葉齢などの差異、さらには環境条件に対する生態的、生理的反応の差異を包含する、いわゆる広義の環境条件によってその程度が著しく変動することが示される。

本章では、気象条件および肥培栄養条件と抵抗性との関係、さらに生育時期や葉齢と抵抗性との関係を解析した試験について述べる。

第1節 気象条件による抵抗性の変動

小野⁶⁶⁾ (1962) は、いもち病抵抗性の変動は 2 つの面にかけて考えられ、ひとつは個々の品種の変動であり、他はいくつかの品種のつながりにおいての変動であるとした。このように抵抗性の変動を 2 つに区分して考え、各品種の抵抗性程度の範囲および品種間の抵抗性程度の順位と環境条件との関係を知ることは、抵抗性品種育成の

ためには重要なことである。

また柄内¹⁰⁴⁾ (1956) は、いもち病の病原菌は比較的高温で良好な発育をし、その蔓延侵害は高温、多湿な気象条件のもとでは最も著しいといわれているが、稲の該病原菌に対する抵抗性は生育期の気象条件によって変化し、低温、多湿、日照不足の場合にはその抵抗性が低下し、高温下で良好な発育をした場合にその抵抗性が良く発現することを述べている。

本節では、てん菜の褐斑病に対する抵抗性と気象条件との関係を明らかにするためにおこなった試験について述べる。この試験は1959年から3カ年継続して実施した。

1. 材料および方法

材料および方法は各年次ともほぼ同一である。褐斑病

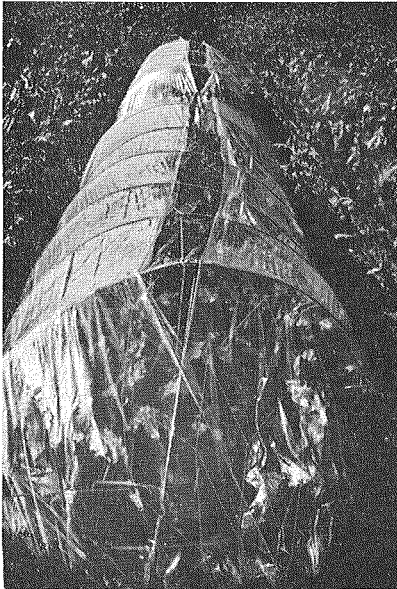


Fig. 9. Treatment method of sugar beets with vinyl-film tunnel in the field.

抵抗性を異にする2~3品種、導入2号(強)、本育192号(中)および本育401号(弱)を供試し、分割試験区法の2~3反復とした。大試験区には処理、小試験区には品種を配置した。

気象条件を人為的に変え、高温多湿条件を与えるため、圃場においてビニールトンネル(幅0.9m、高さ0.8m、長さ3.0m)による処理をおこなった(Fig. 9を参照)。極端な高温によるてん菜の生育障害を避けるため、処理期間中、昼間(8~17時)はトンネルの上部を約20cm開け、トンネル内部の気温が最高40°C以上にならぬよう換気をおこなった。ビニールトンネル処理を受けたてん菜は高温、多湿、日照不足等の異常な環境条件で生育したにもかかわらず、大きな生育障害は認められなかった。

一般にビニールトンネル処理により、トンネル内部の平均気温は外界の気温に比較して約5°C高められたが、照度は約20%減少した。関係湿度は常に90%以上に保持された(Table 28, 29 参照)

処理区分として次の3区を設けた。

- 1) ビニールトンネル処理、人工接種区
- 2) ビニールトンネル無処理、人工接種区
- 3) ビニールトンネル無処理、無接種区(対照区)

ビニールトンネル処理期間および処理時期はTable 30に示した。1961年度には8月以降、自然感染による褐斑病の発生が著しくなり、第3回目以降の接種では所期の成果をうることができなかったため、第4、5回目の試験結果は除外した。

供試菌株はTable 30に示した。いずれもてん菜葉の煎汁培地上で培養した分生胞子を接種源とした。人工接種は小型の噴霧器を使用し、一定濃度の分生胞子懸濁液を一定量散布した(Table 30 参照)。

褐斑病病斑指数調査の基準および方法は前述と同じである。

Table 28. Influence of vinyl-film tunnel treatment on light and relative humidity in tunnel (1961).

Date	Time	Weather	Light (percentage to control)		Relative humidity (%)		
			With water drops on the inside of vinyl-film tunnel	Without water drops on the inside of vinyl-film tunnel	Outside of the tunnel	Inside of the tunnel	
						O	C
Sept. 7	11. 30 A.M.	Clear	66.7~74.4%	74.4~79.4%	90	95	100

O: Opening upper part of tunnel by about 15 cm.

C: Closing upper part of tunnel.

Table 29. Influence of vinyl-film tunnel treatment on mean temperature and summed mean temperature (1961).

Test	Period	Treatment	Mean temp. (°C)	Summed mean temp. (°C)	Percentage of summed mean temp.
1	July 1-July 10	<i>T</i>	26.9	242.5	100
		<i>C</i>	21.4	192.9	80
		<i>T-C</i>	5.5	49.6	20
2	July 15-July 27	<i>T</i>	27.1	325.6	100
		<i>C</i>	22.5	270.2	83
		<i>T-C</i>	4.6	55.4	17
3	Aug. 1-Aug. 11	<i>T</i>	27.7	276.5	100
		<i>C</i>	22.4	224.4	81
		<i>T-C</i>	5.3	52.1	19
4	Aug. 18-Aug. 20	<i>T</i>	25.3	253.0	100
		<i>C</i>	21.0	209.8	83
		<i>T-C</i>	4.3	40.2	17
5	Aug. 28-Sept. 7	<i>T</i>	24.8	248.0	100
		<i>C</i>	20.9	209.3	84
		<i>T-C</i>	3.9	38.7	16

T: Inside of tunnel (Treatment).

C: Outside of tunnel (Control).

Table 30. Duration of treatment with vinyl film tunnel and method of inoculation (1959-1961).

Year	No.	Duration of treatment	Period of treatment	Date of inoculation	Isolate	Density of conidium suspension per 1.1 mm ²	Quantity of conidium suspension per plot
1959	1	15	June 29-July 14	July 16	R-5 and R-17	2-3	30 cc
	2	10	July 4-July 14	"		2-3	30 "
	3	5	July 9-July 14	"		2-3	30 "
	4	0		"		2-3	30 "
1960	1	21	June 30-July 21	July 22	R-1 and R-15	2-3	30 cc
	2	14	July 7-July 21	"		2-3	30 "
	3	7	July 14-July 21	"		2-3	30 "
	4	0		"		2-3	30 "
1961	1	9	July 1-July 10	July 10	R-86	3-4	40 cc
	2	12	July 15-July 27	July 27		2-3	50 "
	3	10	Aug. 1-Aug. 11	Aug. 11		2-3	50 "
	4	10	Aug. 18-Aug. 28	Aug. 28		3-4	50 "
	5	10	Aug. 28-Sept. 7	Sept. 7		4-5	50 "

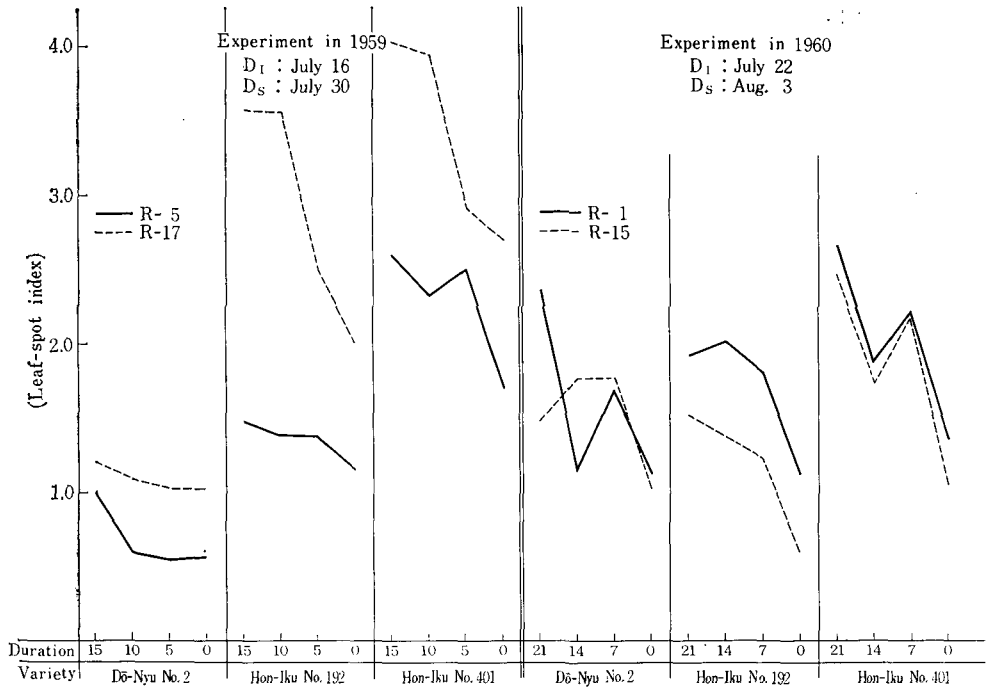


Fig. 10. Relation between the resistance of sugar beet variety to leaf-spot disease and climatic condition.

(D_I : Date of inoculation, D_S : Date of reading of leaf-spot index)

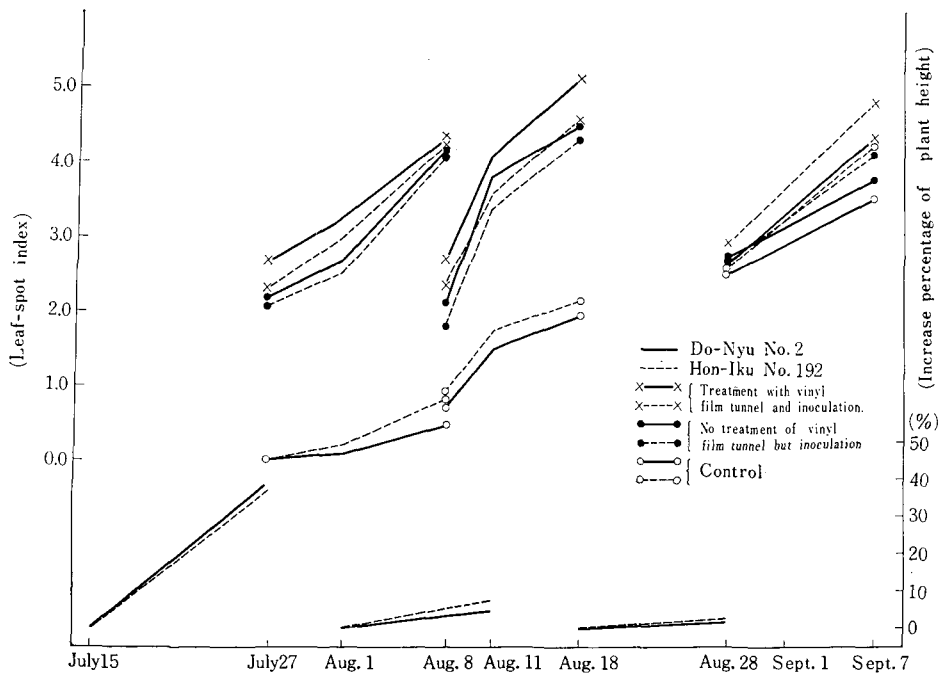


Fig. 11. Relation between resistance of sugar beet to leaf-spot disease and plant age, or climatic condition (1961).

2. 結果および考察

1) 気象条件と抵抗性との関係

1959, '60, '61年のいずれの年においても、ビニールトンネル処理によって褐斑病に対する罹病程度が増加すること、換言すれば抵抗性が一般に低下すること、また抵抗性低下の程度はビニールトンネルによる処理日数に比例して増大することが Fig. 10, 11 から明らかである。これらの傾向はいずれの年次においても統計的に有意であった。ただし1961年8月以降の処理では、処理間に統計的有意差が認められなかった。このことは外気温とくに夜温の低下によって接種が完全におこなわれなかったこと、および人工接種前の自然感染による発病の増加によって、ビニールトンネルによる処理効果が打ち消されることによるものと考えられる (Table 31, 32 参照)。

Table 31. Analysis of variance of leaf-spot index

Source	D.F.	F value (1959)	F value (1960)
Replications	1	4.31	15.12**
Isolates	1	100.92**	5.15
Treatments	3	12.19**	17.39**
Treat.×Isolates	3	3.21	—
Error (a)	7		
Varieties	2	582.10**	7.02**
Treat.×Var.	6	8.10**	—
Isolates×Var.	2	50.67**	1.79
Treat.×Isolates×Var.	6	6.56**	1.04
Error (b)	16		

*, **: Significant at 5 and 1% level, respectively.

Table 32. Analysis of variance of leaf-spot disease index (1961).

Test		1		2		3
Source	D.F.	F value (July 27)	F value (Aug. 8)	F value (Aug. 8)	F value (Aug. 18)	F value (Aug. 28)
Treatments	2	138.80**	480.04**	13.07*	109.93**	2.42
Replications	2	2.07	—	—	—	2.60
Error (a)	4					
Varieties	1	2.83	—	—	2.41	4.50
Var.×Treat.	2	1.42	—	3.43	3.24	4.03
Error (b)	6					

*, **: Significant at 5 and 1% level, respectively.

いずれの処理および年次においても、一般に抵抗性を異にする品種間には明らかな抵抗性の差異が認められ、品種の抵抗性序列は罹病程度の序列と平行的であり、この関係が逆転するような場合は極めて稀であった。

これら3カ年の試験結果から、高温 (日中 35~40°C)、多湿 (関係湿度で 90~100%)、日照不足等のやや異常な気象条件下で生育したてん菜は、褐斑病抵抗性が低下し、病斑数の増加、ならびに病斑の大きさが増大する。またいずれの品種もその抵抗性は変動するが、同一処理においては品種の抵抗性程度の間には明らかな差異が認められ、本試験の範囲内では一般に、いかなる環境条件下でもその抵抗性に関与する遺伝子型の差異を相対的に把握することが可能であることが認められた。ただし同一条件下で品種の遺伝的な抵抗性と罹病度とが平行でない場合もあった。このことは抵抗性品種育成上重要なことであり、ある地域での抵抗性序列が環境条件を異にする他の地域ではその序列が逆となり、抵抗性の強い品種は

弱い品種に比較して罹病程度が著しくなる場合のあることを意味する。褐斑病抵抗性品種の育成に際しては、品種の特性とその対象地域の気象的環境条件等を考慮に入れることが必要である。

2) 菌株の病原力

1959年に供試した R-5, R-17 の2菌株間では、その病原力の関係はいずれの品種に対しても R-5<R-17 であった。1960年には供試2菌株 R-1, R-15 の病原力間には R-1>R-15 の関係が認められ、いずれの品種においてもこの傾向は変らなかった。しかし1961年の供試菌株 R-86 は、抵抗性の強い導入2号に対しては、本育192号に対してよりも強い病原力を示し、この接種試験の範囲内でも品種に対する病原性分化の異なった菌株の存在が推定される。この結果は第5章第1, 2節で述べた結果と良く一致する。

以上の結果から抵抗性を検定する際には、気象的環境条件の同じ場で生育したものを検定の対象とするととも

に、検定時にはそれらの条件を統一にすることが必要である。また発病の少ない年次および場所で抵抗性を検定するさいには、発病に好適な気象条件を人為的に作り、その条件下で検定することが望ましい。

第2節 肥培栄養条件による抵抗性の変動

病害抵抗性が各種肥料の施用量によって変動することは、多くの作物で認められている。例えば高橋⁹⁹⁾ (1951) は、稲の同一品種が窒素肥料の多施によって、いもち病に対する罹病率の高まることを報告している。また河合³⁵⁾ (1961) はごまはがれ病に対する稲の罹病度は、とくに窒素質肥料の分施によって減少すると述べている。

てん菜の肥料試験圃では、施肥量とくに窒素質肥料の施肥量の多少と草丈および草勢は正の相関関係にあることは、よく観察されるところである。KIRCHHOFF³⁶⁾ (1938) は6月末から7月始めの窒素質肥料の追肥は、褐斑病発生に抑制的な効果があると報告している。FINKNER¹¹⁾ ら (1962) は窒素肥料の施用がてん菜褐斑病の発生におよぼす影響を調査し、窒素肥料はとくに抵抗性とは関係がないとしている。

これらのことから、肥培栄養条件によって影響されるてん菜の生育程度と褐斑病に対する抵抗性との関係を明らかにすること、また施肥処理による同一品種内の罹病程度の変動、および施肥処理に対する罹病程度の品種間変動等を把握することを目的として簡単な試験をおこなった。本節ではその結果について検討する。本試験は1961年に実施した。

1. 材料および方法

供試品種は導入2号、本育192号および本育401号の3品種である。施肥量を4段階とし、標準施肥量区(要素量で10a当り、N: 11.25 kg, P: 11.25 kg, K: 4.50 kg)の他に標準施肥量に対して50%減肥区、50%増肥区および無施肥区を設けた。大試験区には施肥処理区を、小試験区には品種を配置し、分割試験区法の3反復とした。7月13日に前述の方法によって人工接種をおこなった。分生孢子の懸濁液濃度は1.1 mm²当り3~4コであった。7月30日に褐斑病病斑指数を個体別に全個体調査した。ただし本育401号は発芽不良で欠株が多かったので調査から除外した。

2. 結果および考察

地上部の生育は各品種いずれも無施肥区が最も悪く、施肥量が多くなるにしたがってその生育は良好であった。7月12日の調査結果によると、草丈は両品種ともに無施肥区で最も低く、50%増肥区では最も高く、施肥量に比例していた。葉数では草丈と同様に、無施肥区が最も少なく、他の3処理間には統計的有意差は認められなかった (Table 33 参照)。このような傾向は、発芽後より8月下旬まで比較的顕著に認められた。すなわち地上部の生育量は施肥量によって変えることができた。このような状態において、人工接種による褐斑病の罹病程度と施肥量との関係を調査した結果は Table 33 と Fig. 12 に示した。本育192号では、施肥量と罹病程度との間にあまり明確な傾向を把握できなかったが、導入2号では施肥量と罹病程度との間にかなり明確な一定の関係が存在することが認められた。すなわち、生育不良な無施肥

Table 33. Relation between resistance to leaf-spot disease and amount of fertilizer (1961).

Character Variety Amount of fertilizer*	Resistance to Leaf-spot* (July 30)		Plant Height (cm) (July 12)		Number of Leaves (July 12)	
	Do-Nyu No. 2	Hon-Iku No. 192	Do-Nyu No. 2	Hon-Iku No. 192	Do-Nyu No. 2	Hon-Iku No. 192
0.0	3.30	3.38	20.7	20.6	8.4	8.2
0.5	2.80	3.19	39.1	37.6	15.1	16.2
1.0	2.54	3.07	40.4	38.3	15.7	16.9
1.5	2.51	3.25	47.7	48.7	15.7	16.5
L.S.D. 5%	N.S.	N.S.	5.1	3.2	1.9	2.7
10%	—	—	7.6	4.8	1.3	4.0

* 1.0: Standard amount. 0.5, 1.5: 50%, 150% of standard amount, respectively.

** : Index of leaf-spot.

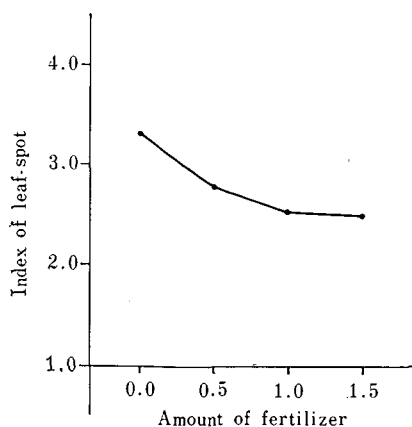


Fig. 12. Relation between resistance to leaf-spot disease of sugar beet variety Do-Nyu No. 2, and amount of fertilizer (1961).

区では罹病程度が最も大きく、標準および50%増肥区では最も小さかった。統計的には有意でないが、一般に施肥量の増加による生育量または草勢の増大が、罹病程度の減少すなわち、みかけの抵抗性の増加をもたらすことが認められた。これらの試験結果から、てん菜の栽培に際しては、褐斑病の発生時期である7月中旬から8月下旬の時期に、地上部の生育を促進させるような適正な施肥量を合理的に施与することは、間接的に褐斑病に対する抵抗性を大きくする手段の1つであることが推定された。本試験の範囲内では、施肥量の増減による抵抗性の変動の傾向は、導入2号と本育192号との2品種間には大きな差異が認められなかった。ただし、この結果から施肥量による抵抗性の変動の傾向に品種間差異が存在しないと推論することは早計であり、この問題は回を重ねてさらに検討を要する。なお、抵抗性検定を適確に実施するためには、施肥量、地力などの寄主てん菜に対する栄養の条件を可能な限り均一にするよう留意することは、重要な事項の1つであることは勿論である。

第3節 生育時期による抵抗性の変動

前節の結論では施肥量の多少による地上部の生育の良否は抵抗性と密接な関係にあることが知られ、一般に地上部の生育(草勢)の良好のものは生育の劣るものに比較して抵抗性が大きいことが明らかにされた。

小野⁶⁶⁾(1952)は播種時期の移動によって設定された生育時期を異にする稲の抵抗性を検定することは非常に難しい問題であるとし、接種時の環境、接種方法などの要因を同一に出来る点はいいが、その時期までに寄主が経過してきた生育環境が問題となることを指摘した。

てん菜の栄養生長期における一定期間中の地上部の生育量の割合は一定でなく、7月下旬または8月上旬の生育最盛期を境として、その前半での生育量は後半のそれに比較して著しく大きい。褐斑病の発生は生育最盛期の直前または直後に著しくなることも一般に認められている。その発生は、気温、湿度などの気象条件、感染源の増加などによって影響されることは明らかである。

生育時期の段階を播種期の移動によって設定し、圃場で試験をおこない、えられた結果を統計学的に検討することによって、かなり信頼しうる結論がえられるものと考えられる。

本試験は1960年におこなわれた。

1. 材料および方法

抵抗性を異にする導入2号(強)、本育192号(中)および本育401号(弱)の3品種を供試し、それぞれ播種期を変えて試験をおこなった。播種期は5月10日から15日間隔の4回とし、6月25日を最終の播種期とした。大試験区は播種期、小試験区には品種を配置し、試験操作は分割区試験法の3反復とした。

7月25日に2菌株(R-15, -19)を用いて人工接種をおこなった。調査方法および基準は前述と同じである。

2. 結果および考察

試験結果はTable 34, 35に示した。表によれば8月9日および9月16日のいずれの時期でも、菌株の病原性に顕著な差異が認められ、菌の病原性およびそれらの病原性と寄主の抵抗性の相互作用がともに統計的に有意であった。

8月9日の調査では、生育時期の差による罹病程度の差異は認められなかったが、9月16日の調査結果では生育時期の差によって罹病程度が一定でないことが統計的に認められた。一般に地上部の一定期間内における生育速度の早い時期には罹病程度が小さく、生育の遅い時期には罹病程度が大きくなる傾向が認められ、この傾向はいずれの品種においても同一で、品種間差異が統計的にも認められない。

前節に示した結果も含めてさらに検討すると、1961年に調査した生育時期別(処理時期別)における一定期間(ビニールトンネル処理期間)中の草丈や葉数の増加割合すなわち生育量は(Table 36, Fig. 11参照)生育時期によって異なり、一般に生育最盛期を境として前期では後期に比較して著しく大きい。

Table 36とFig. 11からあきらかなように、試験2では試験1に比較して約10日間(7月27日~8月8日および8月8日~8月18日)における病斑指数の増加度が

大きかった。このことは処理期間中の気温および感染源としての分生孢子密度の差によるものと考えられるが、外気の平均気温 23.5°C (7月27日~8月18日) および 23.8°C (8月8日~8月18日) との間にはほとんど差のな

いところから、前述の1960年の試験で明らかにされたように、生育時期によって寄主の抵抗性が一定でなく、旺盛な生育をする時期では生育の殆んど停滞した時期に比較して、抵抗性は大きい。この結果は上原¹⁰⁷⁾ (1959) が報告した西南暖地の秋作てん菜における結果とも一致する。

以上の結果から、てん菜褐斑病に対する抵抗性は生育時期によって一定でなく、一般にいずれの品種においても旺盛な生育を示す生育時期では抵抗性が大きい。

気象的条件、栄養的条件を均一にするとともに、以上の実験結果によって、生育時期が適当でしかも同じ生育時期に抵抗性の検定をおこなうことも、褐斑病抵抗性検定に必要な条件のひとつであることは勿論である。

Table 34. Relation between resistance to leaf-spot disease and plant age (1960).

Variety	Date of seeding	Isolate	Aug. 9*	Sept. 16*
D-2	May 10	{ R-15	2.44	6.78
		{ R-19	1.39	5.60
	May 25	{ R-15	2.75	7.58
		{ R-19	0.93	5.85
	June 10	{ R-15	0.99	6.76
		{ R-19	1.10	5.43
	June 25	{ R-15	2.60	6.07
		{ R-19	0.89	4.35
H-192	May 10	{ R-15	1.85	6.44
		{ R-19	2.49	7.55
	May 25	{ R-15	2.10	6.96
		{ R-19	2.67	7.13
	June 10	{ R-15	3.27	6.44
		{ R-19	2.80	7.10
	June 25	{ R-15	2.71	6.06
		{ R-19	2.22	6.13
H-401	May 10	{ R-15	3.17	9.04
		{ R-19	3.00	9.13
	May 25	{ R-15	4.24	9.36
		{ R-19	3.76	9.28
	June 10	{ R-15	4.59	8.78
		{ R-19	3.78	8.68
	June 25	{ R-15	3.48	8.13
		{ R-19	2.75	8.10

*: Leaf-spot index.

Table 35. Analysis of variance of leaf-spot disease index (1960).

Source	Item		
	D.F.	F value (Aug. 9)	F value (Sept. 16)
Replications	1	—	6.41*
Ages	3	2.02	12.55**
Isolates	1	13.76**	6.59*
Ages × Isolates	3	1.31	—
Error (a)	7		
Varieties	2	62.13**	147.12**
Ages × Varieties	6	1.77	—
Isolates × Varieties	2	15.86**	19.40*
Ages × Isolates × Var.	6	—	—
Error (b)	16		

*, **: Significant at 5 and 1% level, respectively.

Table 36. Increasing percentage of plant height and number of leaves at various plant ages (1961).

Variety	Test No. (period) Reading time	Character							
		Plant height				Number of leaves			
		1 (July 1-10)	2 (July 15-27)	3 (Aug. 1-11)	4 (Aug. 18-28)	1 (July 1-10)	2 (July 15-27)	3 (Aug. 1-11)	4 (Aug. 18-28)
D-2	Beginning of test	100	100	100	100	100	100	100	100
	End of test	146	139	105	102	126	134	105	103
H-192	Beginning of test	100	100	100	100	100	100	100	100
	End of test	138	137	108	102	127	126	111	99

第4節 葉齢による抵抗性の変動

てん菜の葉数はその品種によって異なるが、その全生育期間中に60~70枚生じ、これらは順次抽出され、普通の個体は生育最盛期で20~30枚程度の葉数を示す。それで同一個体においても、葉齢（葉位）を異にする葉に出現する褐斑病病斑の数および大きさは一定でない。一般に外側葉には比較的大きな病斑が多数認められるが、中央部に近い葉齢の若い葉には小さな病斑が少数より認められない。このことから、てん菜の褐斑病に対する罹病程度が葉位によって異なり、若い葉は老葉に比較して罹病程度が小さく、抵抗性は葉位によって異なることが一般に認められている。

PANASSYUK⁽⁶⁹⁾ (1937) は葉齢の進んだ葉は葉齢の若い葉よりも罹病度が高いことを、また POZHAR⁽⁸⁰⁾ (1938) は葉齢によって潜伏期間は異なり、老葉は若葉に比較して短いと報告している。

本節では同一条件で圃場に栽培された導入2号について、同一個体内の葉齢を異にする葉の褐斑病による抵抗性の差異を検討した試験結果について述べる。調査は1961年と'64年におこなった。

1. 材料および方法

圃場で標準栽培法によって栽培された導入2号集団から任意に抽出された10 ('61年)~20 ('64年) 個体を対象とし、'61年は8月10日、'64年には7月21日に人工接種をおこなった。分生胞子の濃度は1.1 mm² 当り胞子数は約10コ、各個体のすべての葉が均一に接種されるように特に留意し、個体当り分生胞子の懸濁液約50 ccを噴霧した。葉長5 cm以下の心葉および黄変した外葉を除き、同一個体の葉を葉位（葉齢）に基づいて4段階に区分し（Table 37 参照）、各葉齢を代表する1枚について葉長、葉幅、潜伏期間および褐斑病病斑指数を調査した。1葉

当りの病斑指数の調査基準は Fig. 13 に示した。

葉齢（葉位）を異にする葉における気孔開閉の activity を知るために、キシロール滴下法で判定した。この調査

Table 37. Standard for the classification of leaf age (1961)

Leaf age	Position of leaf
I	2/18*~ 3/20
II	7/18~ 8/20
III	12/18-13/20
IV	17/18-18/20

* Denominator: Total number of leaves larger than 5 cm.

Numerator: Number of leaves counted from the center.

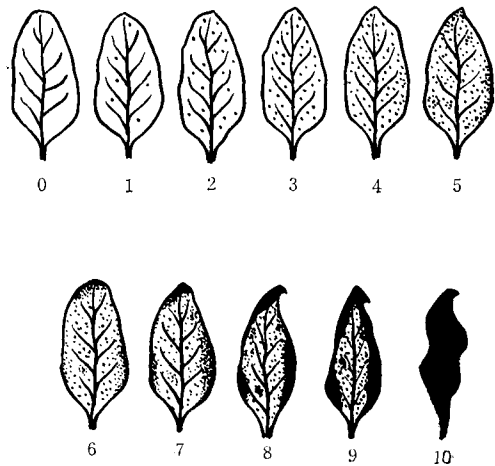


Fig. 13. Reading standard of leaf-spot disease index based on a leaf of sugar beets. (0: none, 10: complete necrosis)

Table 38. Relation between resistance to leaf-spot disease and leaf age.

Year	1961					1964	
	Leaf-spot index	Leaf size on Aug. 10		Increment (%) of leaf size during Aug. 10-Aug. 15		Leaf-spot index Aug. 13	Incubation period (days)
		Length (cm)	Width (cm)	Length (cm)	Width (cm)		
Leaf age*	Aug. 21						
I	5.0	10.6	5.0	100	100	3.2	13.0
II	6.5	14.0	7.8	58	58	3.6	12.1
III	7.1	17.7	9.4	28	37	3.2	9.3
IV	6.1	21.3	11.8	8	9	2.9	7.0

* See table 37.

は晴天の'61年9月11日午後1~2時の間におこなった。

2. 結果および考察

各個体の各葉齢を代表する葉の大きさを表示するために、葉長と最大葉幅とを'61年8月10日および8月15日の2回調査し、その結果を Table 38 に示した。葉齢と葉形の大きさは比例し、葉齢 I の葉の大きさは最も小さく、葉齢 IV の葉長、葉幅に比較していずれも約 1/2 であった。8月10日から8月15日までの5日間における葉形の伸展率(拡大率)は葉齢と反比例の関係にあり、葉齢 I における伸展率は一番大きく、葉齢 IV では葉長、

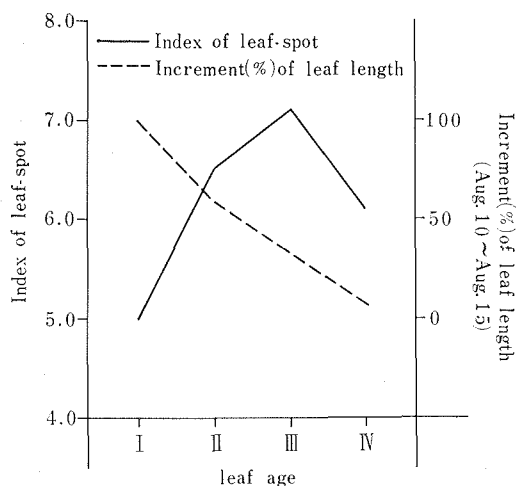


Fig. 14. Relation between resistance to leaf-spot disease and leaf age (1961).

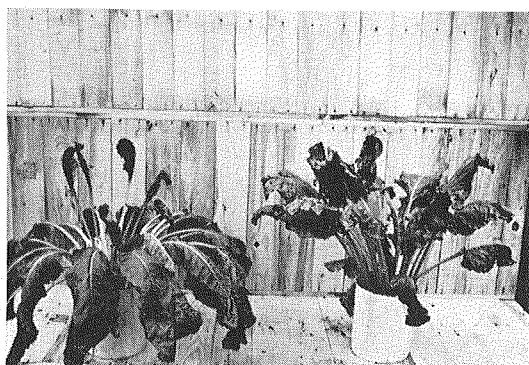


Fig. 15. Left: Inner leaves were artificially infected with high inoculum potential and outer leaves were free from inoculation.

Right: All the leaves were artificially infected with low inoculum potential.

From this picture, inner leaves are obviously infected with leaf-spot disease, but they are more resistant compared with outer leaves.

葉幅ともにほとんど変化しなかった。すなわち、葉齢を異にする葉の生育速度には差異があり、新しい葉ほどその生育速度が早く、外側葉に属する古い葉(葉齢 IV)の生育は殆んど停止していることを示す。このように葉齢と密接な関係にある葉の生育速度と、褐斑病による罹病程度ともまた特定の関係にあることは Table 38 と Fig. 14 からあきらかである。

2 年間の試験結果から、葉齢に関係なくいずれの葉も感染し、発病するが(Fig. 15 参照)、葉齢 I に属する葉では葉齢 II, III および IV に属するものに比較して罹病程度が小さい。このことから、一般に葉齢と罹病程度との間には正の相関関係があり、生育伸展率の高い若い葉ほど褐斑病に対する抵抗性が強いように観察された。この結果は PANASSYUK⁶⁹⁾(1937) が報告した結果とほぼ一致する。しかし、葉齢の進んだ外側に位する葉(葉齢 IV の葉)の罹病程度は、中央部の葉(葉齢 II, III の葉)に比較して小さい。この現象は、葉齢と発病との関係と同じく、葉位を異にする葉における気孔開閉の activity および葉の周辺の微気象(温度、湿度、照度等)の差異も関与しているものと推定された。

'61 年の試験では、葉齢と潜伏期間との間には顕著な差異を認め難かったが、'64 年の試験では Table 38 に示したように、若い葉ほど潜伏期間が長く、葉齢が進むにつれて潜伏期間は短くなった。個体間に多少の変異はあるが、20 個体の平均値で比較すると、'64 年の条件下では葉齢 I の葉では葉齢 IV のものに比較して、潜伏期間は約 2 倍であった。PANASSYUK⁶⁹⁾(1937) および POZHAR⁸⁰⁾(1938) は、褐斑病菌の潜伏期間は葉齢によって著しい差異があり、老葉は若葉に比較して、潜伏期間が短

Table 39. Relation between leaf age and, size and activity of stomata (1961).

Leaf age	Part	Activity of stomata*	Size of stomata (%)	
			Length	Width
I	Surface	+	100	100
	Back	⦿		
II	Surface	+	172	191
	Back	⦿		
III	Surface	⦿	213	241
	Back	⦿		

*: Tested by the method described by E. OSHIMA.

+: Stomata activity low.

⦿: Stomata activity high.

いことを報告している。

葉齢を異にする葉における気孔開閉の activity を、キシロール滴下法で判定した結果は Table 39 に示した。測定は1葉当り4回反復し、5個体についておこなった。キシロールが気孔を通して滲透するに要する時間は、滴下量の差によっても多少異なるが、いまキシロールの滲透に要する時間が短いほど気孔開閉の activity が大きいとすると、一般に葉の表面は裏面に比較して、気孔開閉の activity は小さい。また葉齢別には、葉齢 I, II の葉における気孔開閉の activity は葉齢 III のそれに較べて小さかった。FRANDSEN¹⁷⁾ (1955-c) は葉の表面では気孔数は1 mm² 当り110で、裏面では148と報告しているように、てん菜葉の表面と裏面では単位面積当りの気孔数に差異があり、後者の方が前者に比較して多い。また若葉では老葉に較べて単位面積当りの気孔数は多いが、若葉の気孔の大きさは老葉のそれよりも小さい。キシロール滴下法による気孔開閉の activity の大小は、単位面積当りの気孔数の多少とは逆の関係にあるが、気孔の大きさは正の関係が認められた。また大島⁶⁷⁾ (1962) は葉齢別の葉における光合成を測定し、一般に光合成量は葉齢に比例し、葉齢と気孔開閉の activity が比例することを報告した。褐斑病は気孔からの侵入によって発病し、単位面積当りの気孔数と抵抗性とは密接な関係にあると報告している POOL⁷⁶⁾ ら (1516-a) および DARPOUX⁹⁾ ら (1953) に対し、SCHMIDT⁹³⁾ (1928) や KOVÁCS⁴⁶⁾ (1955) などは反対の意見を述べているが、しかし気孔開閉の activity と罹病度とは、この実験の範囲内では密接な関係があるように考えられる。この点については、将来さらに検討を重ねたい。

以上のことから、病原菌の侵入は葉齢と無関係に、いずれの葉でもおこるが、潜伏期間および罹病程度は葉齢によって異なる。一般に生育旺盛な若い葉ほど潜伏期間が長く、罹病程度は小さい。この結果は生育旺盛な個体および時期には生育不良な個体および時期に比較して、その抵抗性が大きい結果 (第6章第2, 3節の結果) と一致する。葉内の栄養状態、特に窒素化合物 (細川³¹⁾, 1959), ortho-dihydroxy phenolic compound (HARRISON ら²⁴⁾, 1961) および気孔開閉の activity などは葉齢による抵抗性程度との関係が深いものと推定される。

LA⁴⁷⁾ (1963-a) は褐斑病菌の病原力の検定に、同一個体の葉齢を異にする数枚の葉を供試しているが、これらの葉は遺伝的に等しいものではあるが、葉齢の差による生理生態的差異の存在を無視する危険性がある。したがって病原力、および個体の抵抗性を検定する際には、葉

齢の等しい葉についてそれらを判定することに留意すべきである。

第7章 てん菜品種の褐斑病抵抗性の推移

てん菜の褐斑病抵抗性にかぎらず、一般に作物の各種病害に対する抵抗性は年次的にあるいは地域的に変動しやすい形質である。このことは、病害抵抗性品種の育種上極めて重要な問題で、作物育種家によって最も問題とされる研究課題となっている。

前にも述べたように、現在北海道で広く栽培されているてん菜品種、導入2号は、1953年にアメリカより導入されたGW系品種の1つであり、導入当時はその抵抗性が極めて優れていたため、その栽培が急速に拡大した。しかし、1959年頃より年次的にあるいは地域的に褐斑病の被害を著しく被るようになった。このような現象の原因としては、気象的環境条件の変化、褐斑病菌における病原性を異にする新しい strain または race の発生および導入2号集団の抵抗性に関する遺伝子組成の変化などが主にあげられる。

またてん菜は他殖性作物であり、自然淘汰や人為淘汰などによって、その集団内の遺伝子型の種類や頻度が変化し、集団としてもつ平均的な形質が変化する場合も少なくない。他殖性作物の品種集団が遺伝的に変化する原因としては、1) 交雑による場合 (hybridization), 2) 人為的な淘汰による場合 (selection), 3) 他品種種子の機械的な混入による場合 (contamination), 4) 集団内に含まれる遺伝子型の相関的反応および地理的または気候的環境の影響による各種遺伝子型の頻度が変化する場合の4つに大別される。これらの4つは突然変異と共に、他殖性植物集団の変異の大きな原因として普遍的に認められている。しかし、てん菜品種の採種においては、他品種との交雑ならびに他品種種子の機械的な混入は一般には考えられないので、人為淘汰または環境条件の影響による遺伝子型頻度の変化が大きな問題となる。

本章では、導入2号の褐斑病抵抗性が低下した現象を解析しその原因を明らかにするために、採種年次を異にする導入2号の複種集団の間の褐斑病抵抗性の差異および導入2号の褐斑病抵抗性の年次的推移について検討した。本試験は1962年におこなった。

A. 採種年次を異にする導入2号集団の抵抗性

1. 材料および方法

日本甜菜製糖株式会社の野幌採種圃で生産された、採種年次を異にする導入2号の8集団 (1954~'61年産)、本育192号の3集団 (1954, '58, '61年産)、および1960

年度輸入の GW 359 集団の計 12 集団を供試し、接種区と無接種区の 2 区を設け 3 反復で試験をおこなった。

接種に供試した菌株は、第 5 章第 1 節の試験に供試した R-9 である。接種源としては、含菌寒天に水を加えミキサーで破砕し、それをさらに稀釈したものを用いた。分生孢子懸濁液の濃度は 1 視野 ($1/4,000 \text{ mm}^3$) 当り分生孢子数約 5、菌系のフラクション約 60 とした。散布量は 4.5 m の畦当り 450 cc とし、7 月 18 日に噴霧接種をおこなった。

褐斑病々斑指数調査の基準および方法は第 4 章第 1 節

に示したと同じである。

2. 結果および考察

草勢について 5 月 23 日に区単位で調査した (Table 40 参照)。

潜伏期間は 1961 年までの結果と同様に約 1 週間であった。しかし発病が認められてからは急速に罹病度が増加し約 3 週間後には大部分の成葉では病斑指数が 9~10 程度に達した。接種区については 7 月 30 日、無接種区は 9 月 3 日に病斑指数を調査し、Table 40 にその結果を示した。

Table 40. Vigor, plant height and index of leaf-spot disease in populations successively produced from 1954 to 1961 (1962).

Variety	Year of seed production	Vigor*	Plant height (cm)	Number of leaves	Index of leaf-spot disease	
		May 23	July 2	July 2	July 30	Sept. 3
D-2	1954	1.6	25.4	12.6	2.47	4.48
	1955	2.3	26.0	12.3	2.76	5.33
	1956	1.6	25.4	13.2	2.28	4.49
	1957	2.6	28.7	12.3	2.48	4.13
	1958	1.6	24.3	11.7	2.43	5.42
	1959	3.7	30.2	12.3	2.40	4.38
	1960	4.6	30.5	13.5	2.32	4.92
	1961	5.0	30.7	12.9	2.16	4.96
GW 359	1959	2.6	24.7	12.3	2.89	5.14
H-192	1954	1.0	22.8	11.8	3.52	5.74
	1958	3.3	30.1	11.9	3.13	5.28
	1961	4.0	29.6	12.4	2.91	5.18
LSD	5%	1.0	2.6	N.S.	0.69	0.87
	1%	1.3	3.5	N.S.	0.94	1.18

* 1= Poor, 5= Best.

採種年次の古い集団の種子は、一般に発芽が不良であった。5 月 23 日における草勢は導入 2 号および本育 192 号では共に採種年次と関連し、一般に採種年次の古いものは草勢が不良で、採種年次の新しいものは良好であった。

同一品種における採種年次別集団の抵抗性間には、統計的有意差が認められなかったこのことは、採種年次を異にする集団の抵抗性に関する遺伝子型組成が殆んど同一で、大きな差異が認められなかったことを示すものと推定された。てん菜は他殖性作物であり、mutation あるいは natural selection を考慮しなければ、ある程度の大

きさの集団の遺伝子型構成は、平衡状態になることが理論的に考えられ、この場合もそれに相当するものであろう。ただし、この点については再検討を要する。

本試験の結果から、近年道内での導入 2 号の褐斑病による被害の増加した現象は導入 2 号集団の抵抗性の変化、すなわち遺伝的变化によるものでなく、第 5, 6 章で検討したように、むしろ気象的環境条件の変化ならびに褐斑病菌における病原性の異なる strain あるいは race が生理的分化現象によって発生し、存在していることに起因するところが大きいものと考えられる。

また本試験結果は、導入 2 号に対する採種体系が優良

形質の淘汰について適切であったことを示す。てん菜品種の育成ならびにその増殖に際しては、対象集団の各形質に対する取扱い方、とくに人為淘汰における各形質の変動、それと関連する形質等について十分に検討し、適確な手段を適用することが極めて重要であることをも示唆している。

B. 導入 2 号の抵抗性の年次的推移

1. 材料および方法

1955 年から 1962 年までの 8 ケ年、北海道農業試験場の試験圃場 (札幌市琴似) で実施した、てん菜の品種比較試験に供試された導入 2 号および本育 192 号の 2 品種を本調査の対象品種とした。これらの品種は各年次ともに標準の栽培法で栽培された。ただし病害に対する防除は実施しなかった。試験操作は乱塊法の 4 反復である。

褐斑病々斑指数の調査基準は、いずれの年次でも同一で、第 4 章第 1 節に示した基準である。調査個体数は 1 区当たり 10~20 個体で、調査時期は 9 月下旬から 10 月中旬の間で、年次による差異は小さい。

抵抗性の年次的変化の傾向を把握するために、品種別に年次に対する病斑指数の回帰係数を算出し、回帰直線を求めた。

2. 結果および考察

導入 2 号および本育 192 号の各集団の各年次における病斑指数は Table 41 と Fig. 16 に示した。いずれの品種においても、その病斑指数は年次によって変異するが、一般的傾向として導入 2 号では年次の経過とともに病斑

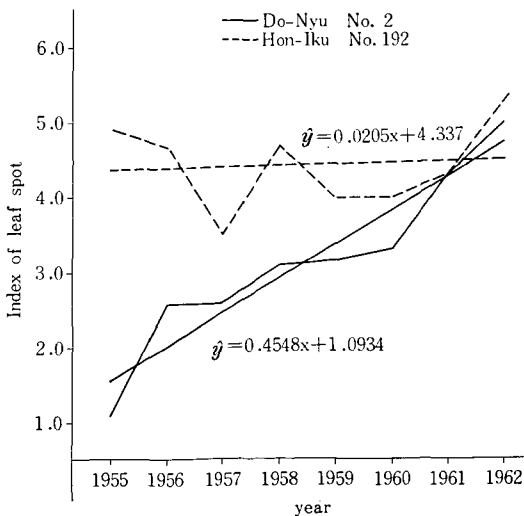


Fig. 16. Yearly changes of resistance to leaf-spot disease in the commercial varieties of sugar beets at Sapporo, Japan.

指数が増加しているのに対し、本育 192 号ではいずれの年次においてもほぼ一定であることが認められる。このような傾向を統計的に明らかにするために、回帰直線を品種別に算出し Fig. 16 と Table 42 に示した。

Table 41. Yearly changes of resistance to leaf-spot disease in the commercial varieties of sugar beets at Sapporo, Japan.

Variety	Year								Mean
	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	
D-2	1.09	2.58	2.58	3.10	3.17	3.30	4.30	5.00	3.14
H-192	4.91	4.66	3.50	4.70	4.00	4.30	5.30	4.42	4.42

Table 42. Regression coefficients of leaf-spot disease index on year (1955-1962).

Variety	Item	
	Regression coefficient	Regression line
D-2	$0.4548 \pm 0.0625^{**}$	$\hat{y} = 0.4548x + 1.0934$
H-192	0.0205 ± 0.0965	$\hat{y} = 0.0205x + 4.3377$

** : Significant at 1% level.

年次に対する病斑指数の回帰係数は品種によって異なり、導入 2 号では $b_1 = 0.4548 \pm 0.0625^{**}$ 、本育 192 号では $b_2 = 0.0205 \pm 0.0965$ であった。導入 2 号での回帰係数は統計的に 1% 水準で有意であるが、本育 192 号での回帰係数は統計的に有意でなく、0 とみなされる。本育 192 号の罹病程度は年次により殆んど変動しないが、導入 2 号の罹病程度は年次の経過とともに著しく増加してきたことが統計的に明らかにされた。

以上の試験および調査の結果から、導入 2 号の褐斑病抵抗性の低下、すなわち罹病程度の増加は、気象的環境条件の変化、または遺伝的变化によるものとするよりは、むしろ導入 2 号集団のような抵抗性品種に対しても、これを侵す病原力の強い菌型、すなわち病原性を異にする strain または race の発生優先が示唆される。

病原力の異なる菌型の存在について仮説的な考え方としては、mutation も大きな要因であろう。また褐斑病菌の病原力の差異は、菌の集団の遺伝的変異として preadaptation の状態で存在し、罹病性品種が単独に栽培されている場合には、該病原菌の集団における病原力についての遺伝的組成には変化が認められないが、抵抗性品種が罹病性品種とともに栽培されるようになると、これが自然淘汰の媒体となって、抵抗性品種を容易に侵

害出来るような遺伝子型をもつ病原力の強い菌がその集団内に優先する割合が次第に増加するようになることが想定され、年次の導入2号集団の罹病程度の増大、すなわち抵抗性の低下がこれによって説明されうる。

いずれにせよ、近年における導入2号の褐斑病抵抗性の低下は、導入2号に対し特異的に働く、病原力の強い strain または race の発生および存在に起因するところが極めて大きいと考えられる。

第8章 てん菜褐斑病抵抗性と病斑色 (病斑周縁色) との関係

てん菜褐斑病菌によって、てん菜葉上に形成される病斑の壊死部を取りまく組織は、赤色のものと無着色のものがある。この病斑色の発現に関与する生理学的、または遺伝学的研究結果の発表は極めて少ない。ROSE⁸⁵⁾ (1954) は、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報告した。

Beta 属植物では、根部(表皮および内部組織を含む)、胚軸、葉身および葉柄などが赤色または黄色に着色することがよく観察される。これら着色形質の発現に関与する遺伝学的および生理学的研究は早くからおこなわれ、OWEN & RYSER⁶⁸⁾ (1942) は、これらの着色現象について遺伝学的研究をおこない、それら形質に関与する遺伝子を決定するとともに、連鎖関係についても詳細な研究をおこなった。また KNAPP⁴²⁾ (1958) は根部および胚軸部の着色に関与する遺伝学的研究を総合した結論を発表している。

またテーブルビート (table beet) の赤色根部に関与している色素についての研究もおこなわれ、REZNIK⁸²⁾ (1955) は中心子目の植物に含まれる anthocyan は、すべて N-anthocyan で、いわゆる betanin 類が数種の flavoanthocyan 類と共存していることを見出した。そ

の後 betanin の構造式決定について多くの研究報告が発表された。

本章では、てん菜葉上に形成される褐斑病病斑の周縁部に現われるリング状の赤色病斑の発現に関与している色素、抵抗性と病斑色との関係、赤色病斑と心芽色(胚軸色)との遺伝学的関係を明らかにする目的で、試験および調査をおこなった。

第1節 病斑周縁部の赤色色素

てん菜褐斑病菌によって、てん菜葉上に形成される病斑部の周縁は、一般に赤色を呈するものと着色しないものとに区別される。この病斑色と他形質との関係については、NOLL⁶¹⁾ (1956) および FORSYTH ら¹²⁾ (1963) はそれぞれ根色および葉柄や葉身の色との関係が密接であることを報告している。それで病斑色および胚軸色に関与する色素を明らかにするための試験をおこなった。本試験は1958年におこなった。

1. 材料および方法

供試材料と部位は Table 43 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(以下病斑色と略記する)、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、アントシアンの純化と沈澱を計った。

定性方法としては次の2つの方法を採用した。

1) ペーパークロマトグラフ法: 使用ろ紙は東洋ろ紙 No. 50、展開液はブタノール醋酸混合液(ブタノール: 氷醋酸: 水=4:1:5)、室温で約15時間、一次元上昇法で展開した。

2) 定性反応: NH_3 ガスおよび弱アルカリ液に対す

Table 43. Chemical properties of red pigment coloring the different parts of *B. vulgaris* L. (1958).

Part	Property	R_f value	Reaction with NH_3 gas	Reaction of extracted solution with diluted alkaline solution
Surrounding sites of disease spot in sugar beets, D-2, (Red).		0.07	Changed to green	Changed from brownish red to yellow
Surrounding sites of disease spot in F_2 plants of table beet $\times$ G67, (Red).		0.07	"	"
Hypocotyls of sugar beets, (Red).		—	"	"
Root of table beets, (Red).		0.07	"	"

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シアニンに属する色素で、その R_f 値は 0.06 であることを REZNIK⁽⁸²⁾ (1955) が報告している。本試験で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關与する色素を検討した結果を Table 43 に示した。本試験で供試した赤い病斑および胚軸から抽出した試料の R_f 値は 0.07 であったが、この値はテーブルビートの根部より抽出された betanin を対照として用いた結果によって、betanin と同一物質であることが推定された。また URBAN⁽¹⁰⁹⁾ (1958) は、betanin は単独でなく必ず flavoanthocyan ($R_f=0.09$ および 0.20) と共に出現することを報告しているが、本試験で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窒素化合物を含む anthocyan, すなわち、betanin が示す定性反応の結果と一致する。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、中心子目の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る。

MABRY ら⁽⁵¹⁾ (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 & MINALE⁽⁷²⁾ (1964) は betanin は betacyanins の 1 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關与している色素 (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である。SPRAGG⁽⁹⁶⁾ (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 年目の栄養生長期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より濃色に発現されることが説明しうると考えられる。

第 2 節 病斑色と心芽色との関連性

前節で述べた試験結果から、赤色病斑および赤色胚軸に關与する色素は、ともに table beet の赤色根部に存在する betanin または betanin に類似した色素と同一のものであることが推定された。このことから、病斑色と胚軸色との関係は生理学的にもまた遺伝学的にも全く独立的なものであると考えられない。

また、胚軸色と心芽色との関係について、OWEN & RYSER⁽⁶⁸⁾ (1942) が、胚軸色と心芽色とは密接な関係にあり、胚軸色の赤い個体の心芽色は赤色で、胚軸色が無着色の個体では心芽色も無着色であると発表している。このことは胚軸色と心芽色との発現は pleiotropic gene によるものか、あるいは両形質に關与する gene が完全に linkage していることに原因するものと考えられる。

これらの結果に基づいて、本節ではてん菜における褐斑病病斑色と心芽色 (胚軸色) との関係を調査した結果を述べる。調査は 1953 年におこなった。

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

Table 44. Relation between the color of disease spot on leaves and the color of crown bud in *Beta* (1953).

Variety	Color of crown bud/Color of disease spot				Total	χ^2	P value	Notes
	R/R	W/R	R/W	W/W				
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, -359 -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.
<i>B. maritima</i> (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.

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 44に示した。

てん菜は、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。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、病斑色と心芽色胚軸色との関係を調査した。病斑色および心芽色については、赤色の程度を一応無視し、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2大別した。

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。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 44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(61%)品種に比較して著しく大きかった。

病斑色と心芽色との関係について、独立性の χ^2 検定をおこなった結果、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明らかとなった。

FORSYTH ら¹²⁾(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、本調査の結果からみて、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。

第3節 抵抗性と病斑色との関係

前述のようにSCHMIDT⁹³⁾(1928)は、てん菜と野生種(*B. maritima*)の交雑後代においては、病斑周縁部の赤色の程度は、*B. maritima*の形態的類似性に比例すると報告している。NOOL⁶¹⁾(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

色であることを、またFORSYTH ら¹²⁾(1963)は葉柄と葉身がともに赤色でなければ、病斑の周縁部が赤色にならないことをそれぞれ報告した。

さらにROSE⁸⁵⁾(1954)は、てん菜品種と野生種(*B. maritima*)との交雑後代を観察し、病斑周縁部の赤色と抵抗性とは密接な関係にあり、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報告している。またFILUTOWICZ ら¹⁰⁾(1962)は一般に罹病性品種の胚軸色は無色で、抵抗性と胚軸色との関連が大きいとしている。

本節では、てん菜褐斑病抵抗性品種育成の実際の見地から、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さいしての適切な指標となりうるかどうかについて調査した結果について検討する。本調査は1958年におこなった。

1. 材料および方法

てん菜の品種比較試験に供試した29品種(Table 45参照)について、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との関係を調査した。調査個体数は、品種の抵抗性と病斑色との関係については各品種約50個体、また同一品種内における個体の抵抗性と病斑色との関係については各品種ともに約300個体であった。

品種および個体の抵抗性は、いずれも強、中、弱の3つに区別し、群別した。

てん菜では、胚軸色と心芽色とは同一の遺伝子によって支配される形質とされ、胚軸色の赤いものは心芽色は赤である(OWEN ら⁶⁹⁾, 1942)。また病斑色を調査した秋季には、前にも述べたように胚軸色を調査することが不可能であるので、病斑色と心芽色との関係について調査をおこなった。

2. 結果および考察

供試29品種をその抵抗性程度によって、強、中、弱の3品種群に群別し、抵抗性程度と病斑色、抵抗性程度と心芽色、および病斑色と心芽色との関係について調査した結果をTable 45に示した。表によれば、W/R(病斑は無着色、心芽色は赤色)に対するR/R(病斑は赤色、心芽色も赤色)の割合は、抵抗性の強い品種群では146%、抵抗性が中(122%)、弱(128%)の2群に比較して大きかったが、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(61%)、弱(115%)の2群に比較して最も小さく、抵抗性程度と

Table 45. Relation between the color of disease spot on leaves and the color of crown bud in 3 groups of sugar beet varieties classified on the basis of their resistance to leaf-spot disease (1958).

Degree of the resistance	Color of disease spot/Color of crown bud				Notes
	R/R	W/R	W/W	Total	
Resistant (10 varieties)	334 (146)	236 (100)	96 (41)	676	D-2, US 401, MW 111, -131, GW 602, -674, -359-52R, -674-56C, SY-D, Cercopoly.
Intermediate (9 varieties)	287 (122)	236 (100)	144 (61)	667	H-192, -339, AJ-1, -4, Polyploide, K. B.-NP, S. K.-E, MW 391, PZHR-4.
Susceptible (10 varieties)	233 (128)	182 (100)	209 (115)	624	H-401, -400, Zwaanesse-1, Czech-1, Hochzucht-E, Polyrave, KW E, Dieckmann-E, -N, -Z.

Table 46. Relation 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 (1958).

Degree of the resistance	Variety											
	D-2				H-192				H-401			
	R/R	W/R	W/W	Total	R/R	W/R	W/W	Total	R/R	W/R	W/W	Total
Resistant plants	41 (293)	14 (100)	0	55	3 (100)	3 (100)	1 (33)	7	0	0	0	0
Intermediate 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

W/R に対する W/W の割合は関連性が強いように観察された。

Table 46 には、褐斑病抵抗性程度を異にする導入 2 号 (強)、本育 192 号 (中) および本育 401 号 (弱) 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。*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、抵抗性の強い個体群では 293% と最も大きく、抵抗性中位の群では 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られなかった。本育 401 号では抵抗性の強い個体が全く認められなかったの、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認めることができなかった。

また、褐斑病に対する抵抗性の遺伝子をもつ subvari-

ety US 201 の心芽色 (胚軸色) 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 51-319 の心芽色 (胚軸色) は全て赤色であり、病斑の大部分は赤色である。この結果は FILUTOWICZ ら¹⁰⁾ (1962) の報告結果とは著しく相違した。

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をもつ抵抗性品種導入 2 号と、この品種集団を構成する抵抗性個体群では、ほかの品種集団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 (*B. maritima* の抵抗性遺伝子が導入されていない品種) においては、一般的傾向であるとは認め難かった。それで、ROSE⁸⁵⁾ (1954) が報告しているような、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支持することはできない。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ず、赤色病斑が抵抗性個体の選抜に際しての一般的指標であるとはいえない。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全く出現しないことも留意すべき点である。

第4節 病斑色発現の遺伝的機構

根部と胚軸色の遺伝学的発現機構については KNAPP⁴²⁾ (1958) が G と R の2対の遺伝子を仮定し、これらの2つの遺伝子の組合せによって胚軸および根部の色は無色、赤色および黄色等に変化すると報告している。これに対し、OWEN & RYSER⁶⁸⁾ (1942) は胚軸色および心芽色は1対の遺伝子 R, r の存在で説明しており、RR, または Rr であれば両形質ともに帯赤色となり、rr であれば無着色になるとしている。

これら2つの異なる結果の研究報告は一見単純な形質とみなされる胚軸色および心芽色などの形質が複雑な遺伝行動をとる事を示している。

前節で述べた調査結果から、病斑色と心芽色との関係は密接であり、赤色病斑は心芽色が赤色の個体にのみ出現し、心芽色が無着色の個体には赤色病斑が出現しないことが明らかとなった。この調査結果にもとづいて、本節では病斑色と心芽色との関係を遺伝学的に解析することを目的としておこなった調査について述べる。本試験は1963年におこなった。

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 P_2 集団とし、1961年に両者の交配による F_1 および F_2 (1962年) を採種し、これら4集団を1963年に栽培した。試験操作は乱塊法の6反復であった。褐斑病菌の保存分生孢子によって、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 Fig. 2 に示したものと同一である。

2. 結果および考察

Table 47 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が493:148に分離した。

OWEN & RYSER⁶⁸⁾ (1942) は、胚軸色および心芽色の発現に関与する遺伝子は完全優性のメンデル性の遺伝行動を示すとしているから、この報告に基づいて本試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それぞれ RR, rr および Rr で homogenous な集団と仮定できる。この仮定か

ら F_2 集団では心芽色 (胚軸色) が赤色のものと無着色のものが、理論的には3:1に分離することが期待される。Table 47 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る。

Table 47. Segregation of F_2 for color of crown bud (1963).

Item	Color of crown bud		Total
	Reddish	Colorless	
Observed number	493	148	641
Theoretical number	480.7	160.3	641
Segregation ratio	3 : 1		
χ^2	1.294		
Degree of freedom	1		
P value	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が分離して出現することが観察された。この結果は本章の第2, 3節における調査結果からすでに明らかのように、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、無着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ものと考えられる。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 RRCCc となり、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試験に供試した 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次に検討する。

P_1 集団では表現型が R/R と W/R の個体はそれぞれ220個体と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一致する (Table 48)。したがって P_1 集団は遺伝子型 RRCC と RRCCc とのものの (表現型はいずれも R/R) が1:1の割合からなる P_1 として選抜した個体群からの採種によってえられた

Table 48. Segregation of P_1 , P_2 , F_1 and F_2 populations for color of crown bud and disease spot (1963).

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 value	0.80 < P < 0.90	—	—	0.80 < P < 0.90	—	0.50 < P < 0.70	—	—

ものと推定される。

P_2 集団は表現型に関しては分離を示さず、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 の分離比に良く一致した。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/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する。

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 遺伝子の存在によって発現するものであると推論される。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 44~46) 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⁽¹²⁾ (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次の通りである。

遺 伝 子 型	表 現 型
RRCC, RRCc, RrCC, RrCc	病斑色および心芽色は赤
RRec, Rrec	病斑色は無着色で心芽色は赤
rrCC, rrCc, 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出来る。この関係からも、一般に赤色病斑は抵抗性個体の選抜指標とはなりえないことが明らかとなった。

第 9 章 人工接種による褐斑病抵抗性の検定

褐斑病抵抗性品種を育成するためには、その育成材料として有用な遺伝子をもつ個体ならびに系統を正確にまた能率的に検出できる接種方法の確立が必要である。自然発病に依存する抵抗性の検定結果は、環境条件とくに気象条件および感染源の多少によって影響を受け、年次および地域によって著しく変異し、また試験圃場の大きい場合には、発病状態は不均一となる。したがって正確でかつ能率的な人工接種方法の確立は、褐斑病抵抗性品種育成のための重要な条件である。それで実際の育種面で利用され得る有用な接種方法を探索するために試験をおこなった。

第 1 節 各種接種源とその接種効果

人工接種を実施する際には、接種源を容易にかつ任意の時期に多量えられることが必要条件である。てん菜褐斑病の接種源は、一般に分生胞子と栄養体の菌糸とに区別される。これらはてん菜葉の煎汁培地上で比較的容易に培養することが可能である。他方、褐斑病によって病死した枯葉には極めて多数の分生胞子が付着している。FRANDSEN⁽¹⁹⁾ (1956-b) はてん菜 1 個体について 1 回当り 1~5 億、1 年では 6~15 億コの分生胞子が形成されるとし、また松本⁽²⁰⁾ (1962) は寄主の抵抗性によって異なるが、1 病斑当り 300~2,700 コの分生胞子が形成されると報告している。アメリカでは一般に褐斑病の人工接種に

はこの分生胞子を接種源として用い、その効果および実用性については広く認められている。

一方ドイツでは接種源として培養菌糸を磨砕した菌糸片を利用している (SCHLÖSSER⁹⁰⁾ 1957)。しかし培地上で培養された分生胞子または菌糸を多量にうるための操作が繁雑であること、また培養にかなりの日数を必要とする点から、これらを接種源とし、抵抗性の検定をおこなうことは実際的手段であるとは考えられない。このような観点から、本節では実際の抵抗性品種育成の場利用できる接種源について検討した。試験は 1952, '61, '62, '63 年におこなった。

1. 材料および方法

次に示した 3 種の接種源を供試し、その効果を比較検討した。1) 培地上で形成された分生胞子、2) 枯葉に付着している分生胞子、3) 培地上で培養した菌糸片 (極く少数の分生胞子を含む)。

褐斑病抵抗性を異にする導入 2 号、本育 192 号および本育 401 号の 3 品種に対し、8 月 2 日に上記の常法により接種をおこない、8 月 18 日に褐斑病病斑指数を調査した。接種源の懸濁液濃度は 1.1 mm² 当り分生胞子または菌糸片 4~5 とし、散布量は 1 区当り 30 cc であった。試験操作は乱塊法の 2 反復、区当り調査個体数は 20 個体とした。

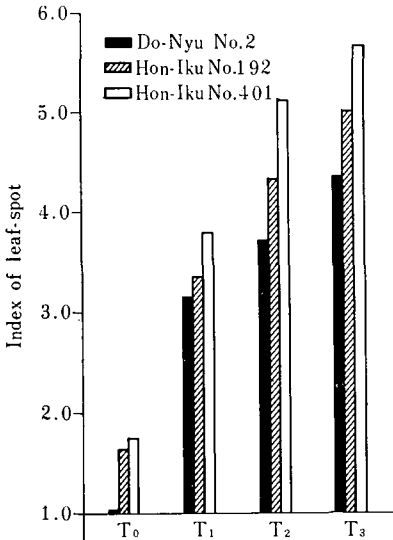


Fig. 17. Effects of inoculum on inoculation of *C. beticola* in sugar beets (1961).

T₀: Control.
T₁: Mycelial fragments on culture media.
T₂: Conidium on culture media.
T₃: Conidium on died leaves.

2. 結果および考察

潜伏期間は 8 日間で、接種源の相違による潜伏期間の差異は認め難かった。

Table 49 および Fig. 17 から、いずれの品種においても接種区と無接種区における罹病度には顕著な差異が認められ、いずれの接種源によっても発病が誘起されることが確認された。また同一処理における品種の罹病度は品種の抵抗性と逆の関係にあり、いずれの接種源を用いても抵抗性を正確に判定しうることが認められた。

Table 49. Results of inoculation test used three kinds of inoculum for the leaf-spot disease (1961).

Variety	Inoculum			Control
	Conidium on culture medium	Conidium on leaves died by leaf-spot	Fragment of mycelia on culture medium	
D-2	3.72*	4.38	3.16	1.04
H-192	4.33	5.02	3.38	1.54
H-401	5.12	5.67	3.80	1.75

*: Leaf-spot index.

培養菌糸を接種源とした場合には罹病度が最も小さく、枯葉に付着していた分生胞子では最も大きく、培養分生胞子では中程度の罹病程度を示した。この差異は統計的に有意であり、培養分生胞子と培養菌糸、また培養分生胞子と枯葉に付着していた分生胞子との間に、寄主侵入速度ならびに病原力の点で差異が認められた。

枯葉に付着している分生胞子が接種源として利用することは明らかであるが、さらに接種源としてその分生胞子の保存期間を知るために 1952 年と '62 年の 2 回におこなった調査結果は Table 50 に示した。この結果から、分生胞子の発芽能力は採取後次第に低下するが、保存期間が 300 日程度であれば、少なくとも 50% 程度の分生胞子は発芽能力を示す。POOL & MCKAY⁷⁷⁾ (1916-b), SCHMIDT⁹³⁾ (1928) および STOLZE⁹⁷⁾ (1931) はいずれも枯葉に付着している分生胞子は 6~8 カ月位生存しうることを、報告しているが、本調査結果から、乾燥、低温 (+5°C 前後) の条件下では、秋に枯葉と共に採集された分生胞子は、翌年の人工接種時期 (7~8 月) に接種源として有効に使用できることが明らかとなった。

培地上で培養された分生胞子が、接種源として利用しうることは、1955 年の圃場試験で確認された。その結果は Table 51 に示した。すなわち培養分生胞子も圃場での接種に有効な接種源であることが明らかとされた。ま

Table 50. Longevity of conidium *C. beticola*.

Material	Days of storage								Year	Storage condition
	15	75	200	300	450	470	500	660		
A-1	92.8*	90.8	88.5	—	±	1.7	0.0	0.0	1952	Room temp. and drying
A-2	94.3	88.8	86.3	—	48.0	1.4	±	0.0	1954	
B-1	—	—	—	75.2	—	—	—	0.0	1962	Low temp. (+5°C) and drying
B-2	—	—	—	57.8	—	—	—	0.0	1964	

*: Germination percentage of conidium in distilled water.

Table 51. Effect of inoculation test (1955).

Treatment	Variety	Index of leaf-spot							Total (%)	Mean**
		0	1	2	3	4	5	6		
Control	D-2	80.4*	19.0	0.6					100	0.2
	H-192	68.0	30.7	1.3					100	0.3
	Johnson	60.4	36.7	2.9					100	0.4
Inoculation	D-2	3.2	35.3	41.0	16.7	3.8			100	1.8
	H-192	0.0	2.8	15.3	27.8	41.0	13.1		100	3.5
	Johnson	0.0	0.7	7.2	26.1	35.5	25.4	5.1	100	4.4

*: Percentage of plants showing the corresponding leaf-spot index.

**: Leaf-spot index.

Table 52. Relation between longevity of conidium on culture medium and temperature of storage (1963).

Treatment	Duration of treatment (day)	Item							
		Number of conidium				Germination ability			
		0	1	2	3	0	1	2	3
Low temp. (+5°C)		5*	5	4	3	5**	5	4	4
Room temp. (+20°C)		5	5	3	1	5	5	4	4

*: Score of number of conidium (5; highest, 1; lowest)

**: Score of number of conidium (5; best, 1; poorest)

た無接種区では病斑の認められた個体が20~40%であったのに対し、接種区ではほぼ100%罹病していたことから、人工接種によって発病を均一にし、抵抗性を正確に検定しうることも確認された。

人工培地上では、培養をはじめてから12~24時間後に分生胞子の形成が開始され、4~5日後にはその形成が最大に達するがそれ以降は次第に減少し、培養日数が10~15日経過すると分生胞子は全く認められず菌叢のみが拡大する。それで培養分生胞子を接種源として利用する有効な期間は自ら限定される。また培養分生胞子を保存す

ることは普通の条件では一般に困難であるので、このような培養分生胞子の保存期間を延長する手段について予備的に調査した。培地上での分生胞子形成が最大に達した時に低温(+5°C)に保ち、室内に放置したものを対照として、分生胞子およびその発芽能力の推移を比較検討した。すなわち Table 52 に示された結果から、低温(+5°C)保存によって、培地上で形成された分生胞子の減少は、一般に2~3日間抑制されること、また分生胞子の発芽能力も、低温保存によってほとんど影響されないことが明らかにされた。ついで、分生胞子を殺菌水で水洗

して採取した培地を数日間放置すると、再び新たな分生胞子が形成されることも認められ、この調査から、同一培地から10~14日間に少なくとも2回程度分生胞子を採取できる。

これらの結果から、分生胞子は接種源として最適であるが、実際の育種計画においては、枯葉に付着している分生胞子を接種源として人工接種を圃場で実施することが最も簡便で、しかも能率的な手段と考えられる。しかし褐斑病菌の strain または race を考慮に入れた抵抗性検定、育種計画および遺伝学的研究を実施するさいには、培養分生胞子を接種源とすることが必要条件となる。培養菌糸を接種源とすることはあまり効果的な手段とはいえないが、天候その他の事情で培養分生胞子を使用できない場合には、菌叢を破碎し、それを接種源とすることも可能である。さらに同一培地から少なくとも培養胞子を2回採取できることが確認された。

第2節 抵抗性の稚苗検定

作物の病害抵抗性検定法としての稚苗検定は、時間的にまた労力的に抵抗性検定の能率を上げ得るため、いろいろな作物について研究がおこなわれ、また実際面にも利用されている。しかし、これは稚苗時の抵抗性とある程度生育の進んだ植物体の抵抗性とが平行的関係にあり、また稚苗の抵抗性を正確に判定出来る場合でなければ利用できない。

てん菜の褐斑病抵抗性について、山口・西沢¹¹⁸⁾(1962)は稚苗の抵抗性検定によって品種の抵抗性を検定することが可能であり、稚苗検定が有効な抵抗性検定法である

とした。本節では人工接種による稚苗ならびに切葉によっておこなった抵抗性の検定試験について検討する。試験は1953年におこなった。

1. 材料および方法

供試品種は KWCR, 導入3号, KW POLYBETA, 本育192号および本育401号の5品種である。各品種を素焼鉢に養成し、本葉2枚の時期および草丈約30cm, 葉数10枚の時期に噴霧接種をおこなった。また葉身長約20cmのものを切り三角フラスコにさし、直ちに噴霧接種をおこない、切葉による抵抗性判定の可能性についても検討した。

培地上で形成された分生胞子を接種源として、懸濁液の胞子濃度は1.1mm²当り約10とした。散布量は検定対象植物体の大きさによって変え、胞子付着密度が均一となるように調節した。接種後は接種箱に24時間 incubation した。温度は約25°C 関係湿度100%に調節された。

褐斑病病斑指数調査は、標準の調査基準によっておこなった (Fig. 2 参照)。

2. 結果および考察

試験結果は Table 53 に示した。表によれば本葉2枚程度の稚苗に人工接種をおこなっても発病させることは可能であるが、全個体には発病しないこと、また植物体が小さいために病斑数が少なく且つ不規則でその抵抗性程度を正確に判定することは非常に困難であった。しかし、草丈30cm程度に生育したものはその抵抗性を人工接種によって判定することは容易であった。この検定によってえられた結果は圃場での結果と良く一致した。ま

Table 53. Relation between effect of inoculation and plant stage (1953).

Test	Variety	Incubation period (days)	Leaf-spot index	Plant age
I	KWCR	11	2.0	Number of leaves $\approx$ 2 Length of leaves $\approx$ 2.0-2.5 cm
	GW 443	—	—	
	KW polybeta	9	3.0	
	H-192	—	—	
II*	GW 443	7	1.7	Plant height $\approx$ 30 cm Number of leaves $\approx$ 10
	H-192	6	4.0	
	KWE	6	4.3	
III	GW 443	5	2.5	Plant height $\approx$ 20-30 cm Number of leaves $\approx$ 8-10
	H-192	5	4.5	
	H-401	5	5.5	

*: Cut leaf test.

た葉身長約 20 cm のものを切離し、三角フラスコに定置し、人工接種をおこなった場合の罹病率は、前述の結果 (Table 53 III の試験結果) とほぼ一致した。このことは切葉を対象としても抵抗性はある程度は検定しうることを示すが、潜伏期間が 6~7 日であるために、発病時には切葉が著しく黄化、凋萎し、これらの生理的变化によって正常な病斑形成は全く認められずまた病斑形成と遺伝的抵抗性程度が相関するや否やも不明である。このことから、切葉を対象とする抵抗性検定は、簡便ではあるが好結果は期待し難い。

以上の結果から、てん菜の場合には、稚苗ならびに切葉を対象とする抵抗性検定が適切な手段であるとは認め難かった。これに反し、生育の進んだ時期のもの (草丈 20~30 cm、葉数 10~15 枚以上のもの) を対象とすれば、抵抗性を正確に検定することが可能である。

山口・西沢¹¹⁸⁾ (1962) は、本葉 2~7 枚の幼苗を対象とし、その褐斑病に対する抵抗性検定をおこない、幼苗検定の可能性を示唆した。また LA⁴⁷⁾ (1963-a) はてん菜褐斑病菌の病原力の検定寄主として、葉数 10~15 枚の時期のものを使用している。これらの報告結果と本試験結果から、褐斑病抵抗性検定の対象として、稚苗によるよりは葉数で少なくとも 7~8 枚以上の生育時期に達しているものを供試すべきであろう。

第 10 章 褐斑病抵抗性その他形質との関連性

てん菜の褐斑病抵抗性は、polygene 系によって支配される量的形質である事が推定され、さらにまた多くの環境的要因によって変動しやすい形質である事も一般によく認められたところである。表現型にもとづいて抵抗性として選抜された個体の子孫が遺伝的には必ずしも優れた抵抗性を示すとは限らない。

褐斑病抵抗性その他の主要形質即ち収量、糖分などを組合せた品種を育成する難易は、これらの形質間の相関の程度とくに遺伝相関の大きさおよび方向に影響される。また一般に抵抗性についての選抜効果を高めるためには、この形質と関連性の高い他形質をも加味して選抜をおこなうことが望ましい。

それで褐斑病抵抗性その他の主要形質との関連性についての解析的な研究をおこなった。

第 1 節 褐斑病抵抗性その他諸形質との相関関係

褐斑病抵抗性と、その他の主要形質として、根重、根中糖分、全窒素、可溶性窒素および気孔数の 5 形質をとりこれらの間の表現型相関を求め、抵抗性とこれら 5 形

質との関連性の程度を推定した。

抵抗性と葉面の単位面積当りの気孔数との関係については、前にも述べたように POOL ら⁷⁶⁾ (1916-a) および DARPOUX ら⁹⁾ (1953) は、抵抗性のものは気孔数が多いとしているが、これに対し SCHMIDT⁹³⁾ (1928) や KOVÁCS⁴⁶⁾ (1955) は抵抗性と気孔数との間には一定の傾向を認め難いと報告している。

また一方根重根中糖分、全窒素および可溶性窒素などの形質は、褐斑病抵抗性程度によって影響されることが非常に大きい事は今更述べるまでもない。しかし、これらの形質は環境によって変動しやすいので、これらの間の表現型相関を求めても、それらの遺伝的関連性を把握することは困難である。遺伝的相関を知る事が育種上望ましいが、しかし一応の傾向を把握するためこれらの形質間の表現型相関を求めた。試験は 1953 年におこなった。

1. 材料および方法

供試品種数は 19、ただし単位葉面積当りの気孔数を調査したのは 11 品種、根重、根中糖分、全窒素および可溶性窒素については 16 品種であった (Table 54 参照)。

気孔数の調査はスンプ法でおこない、調査部位は最も新しい展開葉の中央部で、調査時期は 8 月上旬である。その他の形質は収穫時に調査した。試験操作は単純格子型配列法の 4 反復である。

2. 結果および考察

各形質ともに品種間に顕著な差異が認められ、これらは統計的に有意であった (Table 54 参照)。抵抗性その他の 5 形質との表現型相関は Table 55 に示した。本試験で取扱われた材料の範囲内では、一般に抵抗性品種は多収で、全窒素および可溶性窒素の根部における含有率が低いことが統計的に確認された。この結果は、細川³¹⁾ (1959) が多収性品種は根中糖分が低く、根部における全窒素ならびに有害性窒素 (可溶性窒素) の含有率も低い傾向を示すと報告した結果によく一致する。このような傾向は、罹病性品種が褐斑病の被害によって誘因される 2 次的影響によるか、または遺伝的關係に基因したものであるかは判断し難い。しかし細川³¹⁾ (1959) が有害性窒素 (可溶性窒素) の含有率の遺伝力 (親子の回帰係数で +0.4925**) は極めて高く、環境条件に影響される程度が極めて小さいと報告している結果から、抵抗性品種は一般に多収で全窒素および可溶性窒素の根部における含有率が低い傾向にあると思われる。

抵抗性と根中糖分および気孔数との相関は統計的に有意ではなかった。抵抗性と気孔数との相関係数は +0.59 で統計的には有意でない。

また高瀬¹⁰¹⁾ (1962) の報告によれば、馬鈴薯の疫病に
対する抵抗性は、熟期との関連性が強く、一般に晩熟品
種は抵抗性品種であるとしている。観察によればてん菜
においても褐斑病に対する抵抗性品種は一般に晩熟で、

罹病性品種は早熟の傾向も認められるが、現在取扱われ
ている抵抗性品種は、その抵抗性遺伝子を同一の origin
によっているので、熟期との関連性には更に検討を要
する。

Table 54. Means of 6 characters in each variety (1953).

Variety	Character					
	Resistance to leaf-spot* (Oct. 10)	Root weight (kg/plot)	Sucrose (%)	Total nitrogen (mg per 10 gr. fresh weight of root)	Soluble nitrogen (mg per 10 gr. fresh weight of root)	Number of stomata per 0.33 mm ²
GW 304	2.2	26.7	16.16	103.3	30.3	33.1
GW 359	1.8	29.2	16.27	102.9	25.9	—
GW 443	2.1	27.4	16.13	106.6	27.5	34.1
GW 479	1.8	27.3	16.60	115.3	38.5	—
US 216 MS×226	2.2	27.8	16.19	107.5	29.8	—
American No. 1	2.7	26.2	15.88	112.1	32.7	37.9
American No. 3	3.2	25.2	16.19	110.1	30.5	32.8
KW-Z	7.9	20.5	17.16	139.1	52.0	—
KW-N	7.2	23.5	16.59	127.2	47.4	—
KW-E	7.2	24.4	15.40	111.2	36.5	44.5
KW-CR	1.6	22.4	16.92	115.4	37.1	39.4
H-192	4.0	26.5	16.41	119.0	37.8	37.7
H-390	2.9	20.8	17.10	131.8	38.3	49.9
H-398-1	4.8	26.2	16.50	129.1	45.5	—
Hokko No. 1	4.0	26.4	16.90	133.0	47.5	—
Hokko No. 2	4.4	21.9	17.79	140.0	49.7	—
US 216	1.5	—	—	—	—	40.2
H-398	5.9	—	—	—	—	50.2
H-400	5.4	—	—	—	—	55.4
L.S.D. 5%	—	3.1	—	—	10.4	—

*: Leaf-spot index.

Table 55. Correlation coefficient between resistance to leaf-spot disease and other characters (1953).

Factor	Correlation coefficient	D.F.
Resistance to leaf-spot#: Root weight	−0.51	14
” : Sucrose (%)	+0.06	14
” : Total nitrogen	+0.57*	14
” : Soluble nitrogen	+0.69**	14
” : Number of stomata	+0.59	9

#: Leaf-spot index.
*, **: Significant at 5 and 1% level, respectively.

第2節 抵抗性とフェノール化合物との関係

一般に植物の病害において寄主組織が病原菌の侵入をうけると、その被害部に隣接した組織にフェノール化合物が生成集積されることは、多数の研究者によって報告され、現在では病理学における原則的な通念とされている。

てん菜褐斑病抵抗性とフェノール化合物との関係については、HARRISON ら²⁴⁾ (1961) が、てん菜葉中のフェノール化合物の含有率は、褐斑病抵抗性と関係があり、一般に抵抗性の自殖系統では罹病性の自殖系統に比較して含有率が高く、その酸化された ortho-dihydroxy phenol 類似の化合物は褐斑病菌の生育に対して抑制的に働く事を報告した。

本節ではてん菜品種の褐斑病抵抗性とフェノール化合物との関係、および温度処理による葉中におけるフェノール化合物の含有率の変化について検討した試験結果について報告する。本試験は 1963, '64 年におこなった。

1. 材料および方法

'63 年は開場で栽培された褐斑病抵抗性を異にする 13 品種から、9 月下旬に採取した最も新しい展開葉を供試し、葉中のフェノール化合物を測定した。

'64 年には直径 21 cm の素焼鉢で養成した 3 品種 (導入 2 号、本育 192 号、本育 401 号) を温室内の growth

chamber で、高温 (平均気温 26.5°C) および低温 (平均気温 18.0~18.5°C) 処理をおこなった。なお対照区として温室内放置区を設けた (Table 56 参照)。第 1 回目の温度処理期間は '64 年 3 月 19 日から 4 月 10 日迄の 22 日間、第 2 回目は '64 年 5 月 1 日から 5 月 20 日迄の 19 日間とした。処理開始時の草丈、葉数は Table 57 に示した。供試個体数は処理当たり 6 ケ体 (2 鉢) とし、処理終了後直ちに分析に供試する葉を採取し、冷蔵庫内で凍結 (-5°C) させた。

フェノール化合物の分析は、次に示す手順でおこなった。

1) 凍結葉 25 g とエタノール 50 cc をミキサーで 5 分間混合破砕し 100 cc のエタノールで洗滌し抽出液をブフネルの漏斗で濾過する。

2) 濾過後室温で約 1 時間放置し、その後クライゼンのフランスコで濃縮し更にこれを蒸発皿で乾固させる。

3) 乾固されたものに蒸留水 10 cc を加え、濃塩酸で pH を 2.5 に調節する。

4) これに 10 cc のエーテルを加え、分液漏斗で分離する。この操作を 3 回おこなう。

5) この液 0.5 cc に 10 cc の Arnou の試薬 (nitrite-molybdate reagent) を加え、さらに蒸留水 25 cc および 10% の苛性ソーダ 1.0 cc を加えると黄色ないしは淡赤色となる。このようにして発色された液を光電光度計で

Table 56. Range of temperature in each treatment (1964).

Treatment	Test	Maximum temp. (°C)	Minimum temp. (°C)	Range (Max.-Min.) (°C)	Mean temp. (°C)
Control	I	29.0	3.0	26.0	16.0
	II	32.0	4.0	28.0	18.0
High temp.	I	29.0	24.0	5.0	26.5
	II	31.0	22.0	9.0	26.5
Low temp.	I	22.0	15.0	7.0	18.5
	II	22.0	14.0	8.0	18.0

Table 57. Plant height and number of leaves of sugar beet at the beginning of treatment (1964).

Test	Variety Character	D-2		H-192		H-401		Date of reading
		Plant height (cm)	No. of leaves	Plant height (cm)	No. of leaves	Plant height (cm)	No. of leaves	
I		23.1	12.4	22.1	11.6	19.2	11.7	March 19
II		32.1	13.9	33.3	12.9	33.3	15.3	May 1

比色し、透過率 (T%) の値でフェノール化合物の含有率を相対的に推定した。

2. 結果および考察

品種の褐斑病々斑指数とフェノール化合物の含有率 (透過率の T% で表示) を Table 58 に示した。表によれば抵抗性品種のフェノール化合物の含有率が罹病性品種のそれに比較して高い傾向が認められる場合もあるが、病斑指数と T% との相関係数は +0.3305 で統計的に有意でなかった。すなわち褐斑病抵抗性品種の葉におけるフェノール化合物の含有率は罹病性品種のそれに比較して高いが、抵抗性と葉中のフェノール化合物含有率との間には特定の関係を認め難い。この結果は

HARRISON ら²⁴⁾ (1961) が、一般に抵抗性の自殖系統では罹病性の自殖系統に比較して、葉中のフェノール化合物の含有率が高く、抵抗性についての個体選抜に有効な手段となりうることの可能性を示唆した報告結果とは必ずしも一致しなかった。いろいろな作物で抵抗性とフェノール化合物含量との関係について多くの報告がなされており、例えば、水稻のいもち病抵抗性品種は, ortho-dihydroxy phenol の含有率が高いことを脇本・吉井¹¹²⁾ (1958) が報告している。また馬鈴薯が疫病抵抗性を示す場合には、フェノール化合物含量の増加がみられると富山¹⁰⁵⁾ (1955) が報告している。本試験はてん菜褐斑病抵抗性とフェノール化合物との関連性はとくに認められ

Table 58. Relation between resistance to leaf-spot disease and transparency percentage of phenolic compound extracted from the leaves in sugar beet (1963).

Variety	Item	Leaf-spot index (L)	Transparency percentage (%) (T)	Degree of resistance to leaf-spot
D-2		2.0	36.0	Resistant
Alba-N		2.0	56.0	"
SP 5481-0 Sel.		1.3	55.0	"
T-37-1		1.7	29.0	"
Cercopoly		2.7	20.0	Intermediate
HH-1		2.7	30.0	"
H-192		3.0	22.0	"
MS×Lat		2.7	51.0	"
HK-631		3.0	45.0	"
KWE		5.0	58.0	Susceptible
Hilleshög Stand. KL		4.3	46.0	"
Dippes N		5.0	54.0	"
Polyrave		4.3	50.0	"

$$r_{L.T} = +0.3305$$

Table 59. Relation between treatment of temperature and transparency percentage (T%) of phenolic compound extracted from the leaves in sugar beets (1964).

Treatment	Test	Variety								
		D-2			H-192			H-401		
		I	II	Mean	I	II	Mean	I	II	Mean
Control		100	100	100	100	100	100	100	100	100
Low temp.		106	94	100	101	98	100	98	91	95
High temp.		109	78	94	103	90	97	100	95	98

Treatment period of test I: March 19-April 10.

Treatment period of test II: May 1-May 20.

なかったが、資料の採取、分析方法などの検討によってさらに確認する必要がある。

また高温、高湿等の気象的環境条件によって、てん菜の褐斑病抵抗性が低下することは第6章第1節で明らかにされたところであるが、高温処理によって褐斑病抵抗性が低下する原因として、フェノール化合物との関連性を調査した。その結果は Table 59 に示した。抵抗性系統のフェノール化合物の含有率が罹病性のそれに比較して高い結果 (HARRISON ら²⁴⁾ 1961) が一般的であれば、抵抗性が低下する高温処理は低温処理に比較してフェノール化合物の含有率を低下させることが予測されたが、Table 59 に示された結果は必ずしもこの予測と一致しなかった。第1回目の処理では、いずれの品種においても高温処理は低温処理に比較して、フェノール化合物の含有率は低下し、第2回目の処理では本育 192 号においてのみ第1回目と同じ傾向が認められ、導入 2 号および本育 401 号では逆の傾向を示した。また無処理の対照区と高温および低温処理区と比較すると、第1回目の実験では、一般に各品種ともに温度処理によってフェノール化合物の含有率が低下する傾向が認められたが、第2回目の実験では逆に温度処理によってフェノール化合物の含有率の増加する傾向がいずれの品種においても認められた。このように、2回の実験結果が著しく相違することは、処理時における生育時期の差、および供試個体数の少ないことによる標本誤差などが考えられるが、さらに高温処理による抵抗性の低下は単にフェノール化合物

の含有率の低下よりも、一般的にいわれる機能的抗菌性の低下に起因するところが大きいものと推定される。この点についてもさらに検討を重ねたい。

本試験ではフェノール化合物として抽出されたものは、培養基上で培養した褐斑病菌の発育を抑制する傾向を示したが、さらに過酸化水素で酸化された形態のものは該病菌の発育に対する抑制作用を著しく増大することが予備の実験によって確認された (Fig. 18 参照)。この結果から、フェノール化合物の酸化形の ortho-dihydroxy phenolic compound は褐斑病菌に対して抑制的に働く物質であるとする HARRISON²⁴⁾ の試験結果と一致した。

第 11 章 総括および摘要

緒論において述べたように、てん菜褐斑病はてん菜に対する病害のうちで最も被害が大きく、この病害に対する抵抗性品種の育成、効果的な防除法の確立、防除薬剤の開発等は、北海道におけるてん菜糖業安定の大きな要因とされてきていた。これを世界的にみれば、近年漸く褐斑病に対する抵抗性品種の育成や、防除効果の勝れた薬剤の使用がみられるに至っているが、なおその被害による収量、糖分の低下は著しいものとされている。北海道においては、1953 年アメリカより褐斑病抵抗性品種 GW 359 の導入により、その後数年間褐斑病の被害は激減し、てん菜の栽培もやや安定を示した。しかし近年になって、褐斑病はこの抵抗性品種をも激しく害するに至り、これが防除はまた大きな問題となりつつある。

本報告中にはしばしば述べたように、世界的にみててん菜褐斑病に関する研究報告は比較的少なく、とくに抵抗性品種育成上の基礎となるべきその抵抗性に関する育種遺伝学的な研究には見るべきものは殆んどない実状である。てん菜の褐斑病病原菌の病原性や strain または race 等の問題についても、ドイツの SCHLÖSSER ら⁹¹⁾ (1957) や、NOLL⁶³⁾ (1960)、アメリカでの研究、LA⁴⁷⁾ (1963-a) などのわずかの報告が見られるのみである。著者はこれらの事実に鑑み、てん菜の褐斑病抵抗性品種育成上の問題点に関する知見をうるべく研究を実施してきた。研究対象の性格上その取扱われた分野は広汎で、個々の問題についての研究は不十分ではあるが、しかもなお育種の実際面に裨益すると思われる新しい知見が 2, 3 えられた。そのうち特に選抜と関連する抵抗性の遺伝力の問題、また抵抗性の遺伝、すなわち褐斑病抵抗性は相加的效果をもつ polygene 系に支配され、mass selection の効果が大きいこと、GW 359 の抵抗性の推移に関連する褐斑病菌における病原性を異にする strain

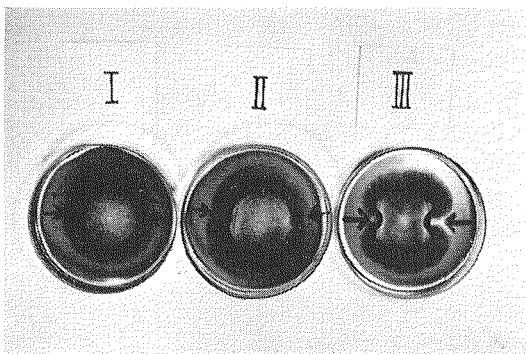


Fig. 18. Effect of phenolic compound extracted from leaves of sugar beet, on growth of *C. beticola* on culture medium (1964).

- I : Dropping of distilled water (control).
- II : Dropping of the phenolic compound.
- III : Dropping of the phenolic compound + H_2O_2 .
- : Position of the dropping.

または race の存在、環境条件による抵抗性の変動等の研究結果は、抵抗性品種育成上多少の寄与となることが期待される。その他については、ある部分は諸外国における報告によってそのヒントが示されたものも多いが、これを北海道における問題として取上げたもので、将来さらに研究を深化させなければならない。以上本報の試験結果を要約すると次の如くである。

1) 病斑指数と根重や糖分などとの間の回帰によると、根重、根中糖分および可製糖量等によぼす褐斑病の影響は大きく、一般に病斑指数1単位の増加によって根重、可製糖量は3~10%、根中糖分は1~5%程度減少する。

2) てん菜褐斑病抵抗性の遺伝力について、両親およびその交雑による分離世代を含む各集団からの分散構成要素 D , H および E に基づく広義および狭義の遺伝力の推定、selection differential による推定、および品種試験に基づく分散分析の成分による推定の3つの方法によって計算をおこなった。その結果から次の点が明らかとなった。

(1) 褐斑病抵抗性の遺伝力は、その調査時期によって大きく変動するが、その発生最盛期である9月中旬頃における遺伝力は大きく60~80%程度で、各方法いずれも近似した値がえられた。 D , H および E の分散構成要素による推定は、自殖系統の vigor の減少による変動が大きく、全分散中の環境分散の割合が大きく、ある場合には負の遺伝力が示され、特に参考として調査した褐斑病抵抗性以外の形質には負の遺伝力がしばしば示された。てん菜の場合には selection differential による遺伝力の推定が最も適切である。

(2) 品種または集団中における抵抗性は連続変異を示す量的形質であり、抵抗性のものと罹病性のものとの交配による F_1 は mid parent の値を示し、また分散構成要素の H の部分が極めて小さく、 D の値の変動が比較的少ないことから、褐斑病抵抗性は相加的效果を示す polygene 系によって支配されているものと推定される。selection differential による genetic gain が統計的に有意であることは、この事実を裏づけるものである。

(3) 相加的分散構成要素 (D) と genetic range とによる褐斑病抵抗性に関する有効因子数は2~3対と推定された。この場合には、供試材料の抵抗性に関する genetic range の大きさが問題である。

(4) 分散分析による分散成分より遺伝相関を算出した。分散成分による遺伝力の推定におけると同じく、その推定値の変動は大きかったが、高糖性のてん菜品種は

一般に褐斑病抵抗性が認められず、また抵抗性の強い品種は葉重が多い傾向が認められた。遺伝相関の値も K_1 の値と同様に genetic range の大きさに影響されるところが大きく、材料の取扱いに問題のあることが示された。

3) 完全な一代雑種の抵抗性ならびに open-pollination によってえられた reciprocal 別の2つの一代雑種集団の抵抗性の平均値は、統計的に中間親の値と等しい。このことから、抵抗性に関する遺伝子の効果は原則的には相加的であると解釈される。

4) 褐斑病抵抗性を遺伝子によって直接支配される遺伝的抵抗性、異なった環境条件における生理的または形態的反応による環境反応抵抗性および両者の相互作用による抵抗性とに分割し、これら3つの成分に対応する parameter を D_e , D_b , $D_{b \times e}$ とし、これらについて推定した。遺伝的抵抗性指数の値 ($D_e=0.9618$) は極めて大きく、環境反応抵抗性指数の値 ($D_b=0.0045$) および相互作用効果指数の値 ($D_{b \times e}=0.0337$) が小さかった。これらの値から、褐斑病抵抗性はその生育環境条件によって変化するが、一般にどのような環境条件下でも遺伝的抵抗性を相対的にかなり正確に推定しうるものと結論される。この方法によってえられた結果は、通常の分散分析による結果とは本質的には同一であったが、前者の方法は育種学的により具体的な解釈が可能である。

5) 我国の各地から採取し、単孢子分離をおこなった各菌株の病原力の差異および検定品種の抵抗性と菌株の病原力との相互作用は、統計的に有意である。また培地上でも長期間(約20ヶ月)培養を継続しても一般に病原性が変化しない。これらのことは、褐斑病菌に病原性を異にする strain または race の存在することを示唆するものである。この研究で取扱われた褐斑病の菌株間には病原力および病原性の他に人工培地上での形態的特性にも顕著な差が認められた。ただし病原力および病原性と人工培地上での形態的特性との間には一定の傾向は認められなかった。

6) 前述の考え方と同じく、病原力を遺伝子型によって直接支配される固有病原力、寄主てん菜の遺伝的または生理、形態的な条件の差異に対する反応による環境反応病原力およびこれら両者の相互作用との3つに分割した。固有(遺伝的)病原力指数の値 ($D_e=0.9526$) は極めて大きく、菌株の病原力間に遺伝的とみなされる大きな差異の存在することが認められた。環境反応病原力指数の値 ($D_b=0.3049$) も比較的大きく、相互作用効果指数の値 ($D_{b \times e}=-0.2575$) は負であるが比較的大きかった。

すなわち、抵抗性を異にする寄主（検定品種）によって、病原力が質的に変動する菌株の多いことを意味する。この試験によっても、我国の褐斑病菌にはいわゆる病原性の分化している strain または race の存在することが示された。

7) 気象的環境条件、とくに高温多湿の条件によって褐斑病に対する抵抗性は低下する。一般に平均気温で 27～28°C（最高気温 35～40°C）、関係湿度が 90～100% の条件が 5～7 日間程継続するとこの傾向が明らかに認められるようになる。また夏季の気温が低く、自然発病が少ない場合には、ビニールトンネル等の処理により、人為的に発病させることによって適確な抵抗性検定が可能である。

8) 適正な施肥量の増加により抵抗性が高まることが明らかにされた。このことは褐斑病の発生時期（7 月中旬～8 月下旬）に地上部の生育を促進させる施肥手段によって、抵抗性を高めることの可能性を示す。

9) 抵抗性は生育時期によって変化し、一般に地上部の生育曲線の極大点の認められる時期を境にして、茎葉が旺盛な生育を示す生育前期では生育後期に比較して抵抗性が大きい傾向が認められた。すなわち生育時期の等しいものを抵抗性検定の対象とし、適期に検定することの必要性が強調される。

10) 褐斑病菌の接種をおこなった場合、その発病に至るまでの潜伏期間および罹病程度は葉令（leaf-age）によって異なる。一般に生育旺盛な若い葉ほど潜伏期間が長く、罹病程度も小さい。

11) 採種年次を異にする導入 2 号集団の抵抗性間には統計的な有意差は認められず、これら集団の抵抗性に関する遺伝子型組成については、年次の推移による変化がないものと推定された。また 1955 年以降の品種試験圃における調査結果から、年次に対する褐斑病病斑指数の回帰係数は導入 2 号と本育 192 号とは異なり、導入 2 号ではその回帰係数は 1% 水準で統計的に有意であるが、本育 192 号ではその回帰係数は統計的に有意でなく、0 とみなされる。このことは本育 192 号の罹病度は年次によりほとんど変動しないが、導入 2 号の罹病程度は年次の経過とともに増加してきたことが統計的に明らかにされ、褐斑病菌における病原性の異なる strain または race 間における自然淘汰の問題が考えられる。

12) てん菜褐斑病々斑の周縁に見られる赤色は、ペーパクロマトグラフ法および定性反応による試験結果から、主に betacyanine 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である。

ROSE⁸⁵⁾ によるてん菜褐斑病々斑部に見られる赤色が、抵抗性個体の選抜指標になるという報告について検討をおこなった。その結果、てん菜褐斑病々斑部の赤色と心芽色の赤色とは密接な関係にあり、病斑色と抵抗性とは特に関連性が認められなかった。すなわち、赤色病斑が抵抗性個体の選抜にさいして、一般的指標であることは認め難い。また心芽色（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。なお、赤色病斑は心芽色（胚軸色）の発現に関する遺伝子（R）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ものと推定された。

13) 褐斑病抵抗性検定のための接種源として、枯葉に付着している分生孢子、培地上で形成される分生孢子および培養基上の栄養体菌系の 3 つを供試して接種試験をおこなった。褐斑病菌の strain または race を考慮に入れた抵抗性検定および育種をおこなう際には、培地上で形成された strain または race の分生孢子を接種源としなければならないが、通常の育種計画の過程での抵抗性を検定する場合には、枯葉に付着している分生孢子を接種源とすることが最も簡便で、しかも能率的手段である。培養された菌系を接種源とすることは試験の結果からみて効果的な手段ではない。

14) 稚苗および切葉を対象とする褐斑病抵抗性の検定は、適切な検定手段であるとは認め難かった。抵抗性を正確に判定するためには、生育時期の進んだもの（草丈 20 cm、葉数 10 枚程度以上のもの）を対象として抵抗性を検定することが最も望ましい。

15) 表現型相関の値から、抵抗性品種は一般に、多収で根部における全窒素および可溶性窒素の含有率が低い傾向にあることが認められた。抵抗性と気孔数および根中糖分との関連性は大きくないものと考えられる。

16) 褐斑病抵抗性と葉中のフェノール化合物との間には特定の関係を認められなかった。しかし、フェノール化合物の酸化された形のもの（ortho-dihydroxy phenol 類似の化合物）は、培地上で生育している褐斑病菌の発育を抑制することが認められた。

引用文献

- 1) 明峰英夫, 1959: 育種数値表解説, 植物の集団育種法研究, 314-337 養賢堂, 東京.
- 2) 明日山秀文, 1962: 耐病性育種における検定技術, 育種学最近の進歩, 第 3 集, 36-42 養賢堂, 東京.
- 3) BREWBAKER, H. E., H. L. BUSH and R. R.

- WOOD, 1950: A quarter century of progress in sugar beet improvement by the Great Western Sugar Company. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Tech. 6: 202-207.
- 4) BRUNE, H., 1956: Veränderungen des Nährstoff- und Mineralstoffgehaltes von frischem Zuckerrübenblatt nach Befall mit *Cercospora beticola*. Zucker 9 (11): 262-266.
- 5) 千葉末作, 橋本晃, 1962: てん菜褐斑病の気温からみた防除時期, 日植病報, 27 (2): 64 (講演要旨).
- 6) COONS, G. H. and F. G. LARMER, 1929: The physiology and variations of *Cercospora beticola* in pure culture. Paper Mich. Acad. Sci, 11: 75-104.
- 7) ———, 1953: Disease resistance breeding of sugar beets, 1918-1952. Phytopath. 43: 297-303.
- 8) ———, F. V. OWEN and D. STEWART, 1955: Improvement of the sugar beet in the United States. Advance in agronomy, 7: 89-139.
- *9) DARPOUX, H., A. LEBRUN and M. ARNOX, 1953: On the phenomenon of infection by *Cercospora beticola*. Phytiatric-Phytopharm. 2: 125-131.
- *10) FILUTOWICZ, A. and Z. SZOTA, 1962: Korelacja odpornosci na cercospore i choroby wirusowe z barwa hypokotylu burakow cukrowych. Biul. Inst. Hodowl. Aklimatyz. Roślin No. 3-4: 75-79.
- 11) FINKNER, R. E., D. E. Falus, D. B. OGDEN, C. W. DOXTATOR and R. H. Helmerick, 1962: Chemical control of *Cercospora* leaf spot in sugar beets. Jour. Amer. Soc. Sugar Beet Tech. 12 (1): 43-52.
- 12) FORSYTH, F. R., C. H. UNWING and F. JURISIC, 1963: Cultural and pathogenic studies of an isolate of *Cercospora beticola* Sacc.. Jour. Amer. Soc. Sugar Beet Tech. 12 (6): 485-491.
- 13) FLOR, H. H., 1947: Inheritance of reaction to rust in flax. Jour. Agr. Res. 74: 241-262.
- 14) FRANDSEN, N. O., 1953: Konidienbildung bei *Cercospora beticola* in künstlichen Kulturen. Zucker. 6 (18): 441-443.
- 15) ———, 1955-a: Untersuchungen über *Cercospora beticola*. I. Verhalten des Pilzes in künstlicher Kultur. Zucker. 8 (20): 451-456.
- 16) ———, 1955-b: Untersuchungen über *Cercospora beticola*. II. Pigmentbildung. Zucker. 8 (21): 469-472.
- 17) ———, 1955-c: Untersuchungen über *Cercospora beticola*. III. Morphologie des Pilzes. Zucker. 8 (23): 513-516.
- 18) ———, 1956-a: Untersuchungen über *Cercospora beticola*. IV. Die Konidienkeimung. Zucker. 9 (1): 3-5.
- 19) ———, 1956-b: Untersuchungen über *Cercospora beticola*. V. Konidienproduktion. Zucker. 9 (3): 51-53.
- 20) GASSNER, G., 1952: Zur Frage der Uebertragung von *Cercospora beticola* durch das Rübensaatgut. Angewandte Botanik. 26, 55-59.
- 21) 後藤岩三郎, 1958: 稲胡麻葉枯病の研究, 一主として収量に与える被害について—山形大学紀要, (農学), 第2巻4号, 237-388.
- 22) 後藤寛治, 1956: ナスにおける量的遺伝の分散ならびに共分散分析, 育種学雑誌, 6 (3): 180-184.
- 23) HANSON, W. D., 1963: Heritability. Statistical genetics and Plant breeding. 125-140, Nat. Acad. Sci. Nat. Res. Coun.
- 24) HARRISON, M., M. G. PAYNE and J. O. GASKILL, 1961: Some chemical aspects of resistance to *Cercospora* leaf-spot in sugar beets. Jour. Amer. Soc. Sugar Beet Tech. 11 (6): 457-468.
- 25) 橋口渉子, 1958: Heritability の信頼区間表 (未定稿), (統計, 設計研究室資料 IX), 農業技術研究所
- 26) 畑村又好, 齋尾乾二郎, 堀江正樹, 伊藤綾子, 1964: 水稻, 大豆および蚕における遺伝力の推定値, 第1報 目的, 見解および推定方法について, 育種学雑誌, 14 (1): 11-16.
- 27) 日浦運治, 部田英雄, 1954: オオムギの耐病性に関する研究, 第6報 ウドンコ病に対する抵抗性遺伝子について (1), 農学研究, 42 (2): 67-78.
- 28) 堀江正樹, 齋尾乾二郎, 畑村又好, 伊藤綾子, 1964: 水稻, 大豆および蚕における遺伝力の推定値, II 水稻について, 育種学雑誌, 14 (2): 130-140.
- 29) 細川定治, 齋藤健一, 1956: 甜菜褐斑病耐病性の遺伝力に就いて (第1報), 北農試彙報, 70号, 50-55.
- 30) 細川定治, 武田竹雄, 1957: 甜菜の雑種強勢に関する研究, 第1報 甜菜の品種間一代雑種について, 北農試彙報, 73: 1-8.
- 31) 細川定治, 1959: 甜菜の有害性窒素に関する研究, 北海道農業試験場報告, 第51. 1-110.
- 32) 細川定治, 齋藤健一, 1964: てん菜における褐斑病抵抗性品種育成上の問題点, 育種学雑誌, 14 (4): 247-258.
- 33) 井山審也, 1955: 葉タバコの中骨歩合と葉形の遺伝学的研究, 育種学雑誌, 4 (4): 203-207.
- 34) JEFFREY, S. I. B., J. L. JINKS and M. GRINDLE, 1962: Intraracial variation in *Phytophthora infestans* and field resistance to potato blight.

- Genetica. 32:323-338.
- 35) 河合一郎, 1961: 作物病害編, 養賢堂, 東京.
- *36) KIRCHHOFF, H., 1938: On the leaf-spot disease of sugar beets. Deutsch. Landw. Pr. 65:8.
- 37) KNAPP, E., 1954-a: Zur Frage der Bedeutung der Uebertragung von *Cercospora beticola* durch das Rübensaatgut. Zucker. 7 (5):91-97.
- 38) ———, 1954-b: Können *Cercospora*-Infektionsquellen im Feld über mehrere Jahre erhalten bleiben?. Zucker. 7 (8):169-170.
- 39) ———, 1954-c: Combined assay of six sugar beet varieties for productivity and resistance to *Cercospora*. Z. Zuckerind. 4:382-385.
- 40) ———, 1955: *Cercospora* und Ultraschall. Zucker. 8 (15):329.
- 41) ———, 1957: The significance of polyploidy in sugar beet breeding. Suppl. Vol. Cytologia. 300-304.
- 42) ———, 1958: Beta-Rüben. Handbuch der Pflanzen-züchtung. 3:196-284.
- *43) KNIGHT, R. L., 1948: Dictionary of genetics. Waltham, Mass., Chronica Botanica Co.
- *44) KOCH, F., 1958: Results of a further field infection test on the question of race formation in *C. beticola*. Pflanzenschutz., 10 (4):46-47.
- 45) KOHLS, G. L., 1950: A genetic study of 17 F_1 hybrids and their inbred parents. Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Tech. 6:165-170.
- 46) KOVÁCS, A., 1955: Ueber die Ursachen der unterschiedlichen Resistenz der Zucker-rübensorten gegen *Cercospora beticola* Sacc.. Phytopath. Z. 24:283-298.
- 47) LA, Y. J., 1963-a: Studies on variability and pathogenicity of *Cercospora beticola* Sacc. on sugar beet. Seoul Univ. Jour. (B). 13:53-69.
- 48) ———, 1963-b: Conidial production of *Cercospora beticola* Sacc. on tomato juice agar. Kor. Jour. Bot. 6 (1):8-10.
- *49) LARMER, F. G. and G. H. COONS, 1930: The physiology and variations of *Cercospora beticola* in pure culture. Papers Michigan Acad. Science, Arts and Letters 11:75-104.
- 50) LUSH, J. L., 1949: Heritability of quantitative characters in farm animals. Suppl. Vol. Hereditas. 356-375.
- 51) MABRY, T. J., H. WYLER, G. SASSU, M. MERCIER, I. PARIKH und A. DREIDING, 1962: Die Struktur des Neobetamidins. Ueber die Konstitution des Randen-farbstoffes Betanin. Helv. Chem. Acta. 45 (77):640-647.
- 52) MATHER, K., 1949: Biometrical genetics. Methuen, London.
- 53) 松本広治, 1962: 北海道におけるてん菜褐斑病の推移, ビート生産技術研究報告, No. 2:57-70, 日本ビート糖業協会, 東京.
- 54) MILLES, A. A., 1955: Mechanism of microbial pathogenicity. Cambridge.
- 55) MÜLLER, K. O. and J. C. HAIGH, 1953: Nature of "field resistance" of the potato *Phytophthora infestans* DeBary. Nature, 171 (4357):781-783.
- 56) NAGEL, C. M., 1934: Conidial production in pure culture. Phytopath. 24:1101-1110.
- 57) ———, 1938: The longevity of *Cercospora beticola* in soil. Phytopath. 28:342-350.
- 58) ———, and O. A. LEONARD, 1940: The effect of *Cercospora* on the chemical composition and carbon assimilation of *Beta vulgaris*. Phytopath. 30:659-666.
- 59) ———, 1945: Epiphytology and control of sugar beet leaf spot caused by *Cercospora beticola*. Agr. Exp. St. Iowa State College of Agr. and Mechanic Arts. Research Bull. 338:680-706.
- 60) NEI, M., 1955: The test of significance for heritability estimates. Jap. Jour. Breed., 5 (4):213-219.
- 61) NOLL, V. A., 1956: Untersuchungen an den durch *Cercospora beticola* auf Beta-Rüben hervorgerufenen Blattflecken. Phytopath. Z. 27 (4):467-472.
- 62) ———, 1959: Untersuchungen über die Variabilität von *Cercospora beticola* auf künstlichen Nährboden. Nachrichtenblatt Pflanzenschutz. 11 (12):181-185.
- 63) ———, 1960: Untersuchungen zur Frage des vorkommens von physiologischen Rassen bei *Cercospora beticola*. Nachrichtenblatt Pflanzenschutz. 12 (7):102-104.
- 64) 岡克, 1955: 選抜系統におけるたばこ葉型の遺伝力について, 育種学雑誌, 5 (別冊):32.
- 65) 小野小三郎, 1956: 抵抗性の類別と形態—植物病害抵抗性の研究 4, 農業技術, 11 (5):160-162.
- 66) ———, 1962: いもち病に対する稲品種抵抗性の変動に関する問題, 育種学最近の進歩, 第3集, 26-35, 養賢堂, 東京.
- 67) 大島栄司, 1962: 受光条件を中心としたてん菜の光合成に関する研究, 北農試報告, 第59号, 1-59.
- 68) OWEN, F. V. and K. RYSER, 1942: Some Me-

- ndelian characters in *Beta vulgaris* and linkages observed in the Y-R-B group. Jour. Agr. Res. 65: 155-171.
- *69) PANASSYUK, M. P., 1937: Main results of the scientific research work during 1936 of the Pan-Soviet Scientific Research Institute for the Sugar Industry. 285 pp. Kieff.
- *70) ———, 1939: Main results of the scientific research work during 1937 of the Pan-Soviet Scientific Research Institute for the Sugar Industry. 483 pp. Leningrad.
- *71) PANSE V. G. and P. V. SUKHATME, 1954: Statistical methods for agricultural workers. 361 pp. Ind. Coun. Agr. Res., New Delhi.
- 72) PIATTELLI, M. and L. MINALE, 1964: Pigment of *Centrospermae*-1. Betacyanins from *Phyllocactus hybridus* Hort. and *Opuntia ficus-indica* Mill.. Phytochemistry. 3 (2): 307-311.
- 73) PLOTHO, O. V., 1951: Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie der *Cercospora beticola*. Zucker. 4 (22): 461-467.
- 74) ———, 1952: Weitere Untersuchungen zur Zytologie und Morphologie der *Cercospora beticola*. Zucker. 5 (17): 379-383.
- 75) POEHLMAN, J. M., 1959: Breeding field crops. Henry Holt and Company, Inc., New York.
- 76) POOL, V. W. and M. B. MCKAY, 1916-a: Relation of stomatal movement to infection by *Cercospora beticola*. Jour. Agr. Res., 5: 1011-1038.
- 77) POOL, V. W. and M. B. MCKAY, 1916-b: Climatic conditions as related to *Cercospora beticola*. Jour. Agr. Res. 6: 21-60.
- 78) POWERS, L., R. E. FINKNER, G. E. RUSH, R. R. WOOD and D. F. PETERSON, 1959: Genetic improvement of processing quality in sugar beets. Jour. Amer. Soc. Sugar Beet Tech., 10 (7): 578-593.
- 79) ———, 1963: The partitioning method of genetic analysis and some aspects of its application to plant breeding. Statistical genetics and plant breeding, 280-318, Nat. Acad. Sci. Nat. Res. Coun.
- *80) POZHAR, Z. A., 1938: The effect of temperature on the length of the incubation period of *Cercospora beticola* on sugar beet. Sci. Notes Sug. Ind. Kieff. 15 (3-4): 198-203.
- 81) RADEMACHER, B., 1952: Die *Cercospora*-Blattfleckenkrankheit bei Zuckerrüben. Zucker, 5 (16): 357-360.
- 82) REZNIK, H., 1955: Die Pigmente der *Centrospermen* als systematisches Element. Z. Botanik, 43: 499-530.
- 83) ROBINSON, H. F., R. E. Comstock and P. H. Harvey, 1949: Estimates of heritability and the degree of dominance in corn. Agr. Jour. 41 (8): 353-359.
- 84) ———, P., 1953: Heritability: A second look. Statistical genetics and plant breeding. 609-614. Nat. Aca. Sci. Nat. Res. Coun.
- 85) ROSE, D. D. 1954: Probables relations entre pigmentation et cercosporiose dans "*Beta vulgaris*". Nuovo. G. Bot. Ital. 61: 716.
- 86) 酒井寛一, 1954: 植物育種法に関する理論的研究, I: 自殖性植物の雑種後代における遺伝力の変化, 育種学雑誌, 4 (3): 145-148,
- 87) SAKAI, K. I. and I. Goto, 1953: Inherent and environment-responder susceptibility to *Piricularia oryzae* in rice-plant. Ann. Phytopath. Soc. of Japan, 28 (3): 124-130.
- 88) 赤藤克巳, 根井正利, 福岡寿夫, 1958: 遺伝的パラメータと環境, 植物の集団育種法研究, 77-88, 養賢堂, 東京.
- 89) SCHLÖSSER, L. A., 1953: Ein Infektionsversuch mit *Cercospora*. Zucker, 6 (5): 89-91.
- 90) ———, 1957: Cercopoly-ein Fortschritt in der *Cercospora*-Resistenz-züchtung. Zucker. 10 (2) 35-38.
- 91) ———, und F. KOCH, 1957: Rassenbildung bei *Cercospora beticola*. Zucker. 10 (22): 489-492., 10 (24): 539.
- 92) ———, 1960: Saatguterzeugung in verschiedenen Klimaraumen bei der Zuckerrübe. Zucker. 13 (19): 482-484.
- *93) SCHMIDT, E. W., 1928: Untersuchungen über die *Cercospora*-Blattfleckenkrankheit der Zuckerrübe. Z. Parasitenkunde. 1: 100-137.
- 94) ———, 1935: Notizen zur angewandten Botanik. I. Ueber das Verhalten von verschiedenen *Cercospora beticola*-Herkünften und über künstliche Infektion mit diesem Pilz. Angew. Bot., 17: 445-453.
- 95) SCHÜRNBRAND, E., 1952: Ein Beitrag zur Frage der Bedeutung der Samen-infektion durch *Cercospora beticola*. Zucker, 5 (13): 295-299.
- 96) SPRAGG, S. P., 1960: The mobilization of betanin in beetroot. Phenolics in plants in health and disease. 17-24., Pergamon press.

- *97) STOLZE, K. V. 1931: Beitrag zur Biologie, Epidemiologie und Bekämpfung der Blattfleckkrankheit der Zuckerrübe (*Cercospora beticola* Sacc.), Arb. Biol. Reichsanstalt. 19: 337-402.
- 98) 鈴木精華, 1958: 東北地方における甜菜の病害について, 東北研究, 8: 1-7.
- 99) 高橋喜夫, 1951: 稲熱病抵抗性の検定に関する植物病理学的並びに育種学的研究, 北海道立農試報告, 第3号, 1-65.
- 100) ———, 1957: 作物寄生病抵抗性問題の取扱い方についての一私見, 植物防疫, 11 (1): 13-17.
- 101) 高瀬昇, 1952: 馬鈴薯の疫病耐病性品種における検定と選抜, 育種学最近の進歩, 第3集, 9-17, 養賢堂, 東京.
- 102) 栃内吉彦, 竹内昭士郎, 1953: 甜菜褐斑病菌の培養基上に於ける孢子形成について, 北日本病虫害研究会年報, 4: 108-109.
- 113) ———, ———, 1955: 甜菜褐斑病の第一次発生源について, 日植病報, 19 (3-4): 177, (講演要旨).
- 104) ———, 1956: 植物病理学通論, 誠文堂新光社, 東京.
- 105) 富山宏平, 高瀬昇, 酒井隆太郎, 高桑亮, 1955: 疫病菌の侵入に対する馬鈴薯の抵抗反応に関する生理学的研究, II. 病原性の異なる疫病菌系統の侵入に対する馬鈴薯塊茎の生理学的反応, 日植病報, 20 (2-3): 59-63.
- 106) 鳥山国土, 蓬原雄三, 1958: 水稻における個体および系統の遺伝力の推定, 日本育種学雑誌, 9: 208-212.
- 107) 上原等, 1959: 暖地甜菜の病虫害, 植物防疫, 13: 529-531.
- 108) 宇井格生, 1960: テンサイの主要病害とその研究, 甜菜研究会研究報告, 第2号, 26-90.
- 109) URBAN, R., 1958: Analyse der Färbungen der Beta-Rüben, insbesondere der Futter-rüben, Züchter. 28 (6): 275-283.
- 110) VESTAL, E. F. and F. G. BELL, 1931: A preliminary study of some environmental factors on the spread of *Cercospora* leaf spot and yield in checked and drilled sugar beets. Amer. Jour. Bot. 18: 705-716.
- 111) ———, 1933: Pathogenicity host response and control of *Cercospora* leaf-spot of sugar beets. Iowa State Coll., Agr. Exp. Stat. Res. Bull. 168: 41-72.
- 112) 脇本哲, 吉井甫, 1958: 植物体内のポリフェノール成分と植物病原菌, (1) 水稻体内のポリフェノールについて, 日植病報, 23 (2): 79-84.
- 113) WARNER, J. N., 1952: A method for estimating heritability. Agr. Jour. 44 (8): 427-430.
- 114) WEBER, C. R., 1950: Inheritance and interrelation of some agronomic and chemical characters in an interspecific cross in soybean, *Glycine max* × *G. ussuriensis*. Res. Bull. 374 Ames. Iowa.
- 115) ———, and B. R. MOORTHY, 1952: Heritable and nonheritable relationships and variability of oil content and agronomic characters in the F₂ generation of soybean crosses. Agr. Jour. 44 (4): 202-209.
- 116) WERNER, M., 1959: Mikroklimatische Untersuchungen als Voraussetzung für die Einrichtung eines *Cercospora*-Warndienstes im niederbayerischen Zuckerrüben-anbaubereich. Zucker, 12 (2): 25-29.
- 117) WRIGHT, S., 1934: The results of crosses between inbred strains of guinea pigs, differing in number of digits. Genetics, 19: 537-551.
- 118) 山口武夫, 西沢正洋, 1962: 暖地テンサイ褐斑病に関する研究, 第1報, 品種の耐病性検定方法について, 日植病報, 27 (5): 254.
- 119) 有倉保雄, 1962: 蔬菜類の採種に関する統計遺伝学的研究, 特に他殖性蔬菜の母本選抜の効果について, 玉川大学農学部研究報告, 第3号: 1-76.

* 印は原著に接しなかった。

Summary

In sugar beet cultivation, it is generally known that the *Cercospora* leaf spot disease conflicts severe damage and that it causes a marked reduction in root yield and sucrose content. Hence, insofar as the sugar beet cultivation in Hokkaido is concerned, in order to stabilize the cultivation, the breeding of disease resistant varieties an effective means for the control of the disease and the development of fungicides etc. are considered to be the most important contributing factors concerned.

In Hokkaido, since 1953 with the introduction of leaf spot resistant variety (Do-Nyu No. 2 etc.) a remarkable drop in damage by leaf spot was seen and since 1953, a temporary stabilization of the sugar beet cultivation resulted. However, in recent years a yearly and ever severe increase in leaf spot damage against the above resistant variety has appeared and the control of the disease are becoming an important problem again.

Based on the above, in the present paper, an

investigation was conducted to clarify such problems related to the development of resistant variety as the variability in resistance of host plant and variability in the pathogenicity of the pathogen and their interaction.

The results of the present investigation may be summarized as follows.

1) Based on the regression of root yield and sugar content on the leaf spot index, it was recognized that the influence of leaf spot disease on the root yield, sugar content and the gross sugar was considerably large. Generally, it was shown that a single unit increase in the leaf spot index resulted in a 10-23% decrease in gross sugar and a 1-5% decrease in sugar content.

2) The heritabilities of sugar beet leaf spot resistance were estimated with various methods taking many combinations of materials in different years, and variance component, variance analysis and selection differential are used for the calculation. It was noted that the heritability value varies greatly with the method of estimation and the time of the investigation. The values were the highest in the middle 10 days of September when the incidence of leaf spot disease was luxuriant: these values showed 60-80%. As far as these values are concerned, they were approximately similar, irregardless of the method of estimation. The values of heritability estimated with variance component (D , H and E) in some cases showed negative values. This is partly because the vigor of inbred lines used in the estimation of environmental variance, declined and as a result the variation caused by environmental factors likewise increases. A similar tendency in the heritability of root weight, sugar content and plant height was seen. It was found that insofar as sugar beet is concerned, the value of heritability estimated by selection differential seemed to be the most reliable.

3) The leaf spot resistance, in varieties and in lines showed a continuous variation and the F_1 between resistant strain and susceptible strain showed mid-parent values. Further, based on the fact that the component of H is exceedingly small and the changes in the value of D component are comparatively small, it may be estimated that the leaf spot resistance is governed by a polygene system which shows an additive effect. The genetic gain by selection differential was statistically significant. These facts seem to provide proof for the above.

4) The number of effective factors concerned with the leaf spot resistance which was calculated based on D of variance component derived from the additive gene effect and the genetic range ($P_1 - P_2$) were estimated to be 2-3. It was noted that the number of effective factors calculated by this method was remarkably influenced by the extent of the genetic range of the sample material.

5) The genetic correlation was also calculated based on the variance component. As in the case of the calculation of heritability, the values showed a considerable fluctuation. Insofar as the sample material is concerned, the sugar content was in a negative correlation with leaf spot resistance and further the resistance was in a positive correlation with the top weight. The values of genetic correlation showed considerable fluctuation depending on the sample material.

6) The resistance of an F_1 hybrid using male-sterile line and the mean value of the resistance of 2 reciprocal F_1 hybrids by means of open pollination, coincided statistically with the mean value of both parental varieties. This fact indicates that the gene effect related to resistance is additive.

7) By statistical methods, leaf spot resistance was divided into the following three components: i.e. inherent resistance directly governed by genetic factors, environment-respondent resistance brought about by physiological or morphological reaction under varying environmental conditions and interaction of the above two components. The parameters corresponding to the above 3 components were expressed as D_c , D_b and $D_{b \cdot c}$, and these values were estimated statistically. As a result it was shown that the degree of inherent resistance index D_c was exceedingly large (0.9618), while the degree of environment-respondent resistance D_b and the degree of interaction $D_{b \cdot c}$ was small ($D_b = 0.0045$, $D_{b \cdot c} = 0.0337$). In other words, it may be concluded that inherent resistance readily makes its appearance regardless of environmental conditions. It was noted that the results from this method were essentially the same as the results from the usual variance analysis. However, it may be said that the results from the above mentioned method may be explained more reasonably with consideration to breeding and genetics of disease resistance.

8) The difference in pathogenicity of various isolates collected from various regions in Japan on

which single spore isolation was conducted, was statistically significant. Likewise the interaction of resistance of testers and the pathogenicity of isolates was statistically significant. When continuous culture of various isolates on artificial media was conducted over a long period (aprox. 20 months), no changes in the pathogenicity was seen. These facts seem to suggest the presence of strains and/or race with different pathogenicity in the leaf spot pathogen. The characteristics of various strains on artificial culture media showed a great difference. However, it is noted here that between the pathogenicity and the characteristics on artificial media, no definite tendency was seen.

9) The virulence of leaf spot pathogen was divided into the following three components. i.e. inherent virulence in which the virulence of the pathogen was directly governed by genotype, environment-respondent virulence which is the reaction to the difference in physiological and morphological condition of the host, and the interaction of the above two components. The value of the inherent virulence was exceedingly large ($D_e=0.9526$) and between the virulence of various strains a considerable difference which may be considered as hereditary exists. The value of environment-respondent virulence index ($D_b=0.3049$) was somewhat large while the value of interaction index ($D_{b \cdot e}=-0.2575$) was negative. This seems to indicate that the relationship between inherent virulence and environment-respondent virulence is relatively not equal.

10) In meteorological conditions, especially in high temperature and high humidity conditions a relative decrease in resistance was seen. Under appropriate nutritional conditions the resistance increased.

11) Leaf spot resistance varied with the stage of growth. Likewise the degree of onset of the disease differed with the leaf age.

12) Between 8 populations sampled from each of 8 stocks, which were harvested for seeds each successive year for seed increase of Do-Nyu No. 2, no statistical difference in leaf spot resistance was seen. Thus, it was considered that no special yearly difference existed in the genotypic constitution of the resistance between the aforesaid populations. As a result of an investigation (1955-1962) on the leaf spot index in the fields for performance test with Hon-Iku No. 192 and Do-Nyu No. 2 the following was revealed. The regression coefficient of the leaf spot

index on year in Do-Nyu No. 2 was statistically significant at 1% level, the coefficient but in Hon-Iku No. 192 was not statistically significant. From the results, the resistance to leaf spot in Hon-Iku No. 192 showed no difference with the passing of the years. On the other hand, rate of incidence of resistance to leaf spot in Do-Nyu No. 2 showed a remarkable increase with the passing of the years. These facts seem to suggest that these exist numerous strains with varying pathogenicity in the leaf spot pathogen. It is conjectured that these strains have become predominant by natural selection owing to the cultivation of resistant varieties.

13) It was conjectured that the red color appearing in the margin of the disease spots is a pigment resembling betanin. From the genetical point of view, these red disease spots make their appearance as a result of the interaction of gene (R) which has to do with the appearance of color of hypocotyle (crown bud) and the gene (C) which has a complementary effect.

14) In an attempt to determine an effective inoculum for the testing of resistance, the inoculation effect of the following three kinds of inoculum were checked: i.e. the conidiospores on withered leaves, the conidiospores forming on artificial media and the fragments of artificially cultured mycelium. The former 2 were found to be effective inoculums, but the inoculation by fragments of mycelium was not effective and no usefulness was seen. When the strain or race of pathogene of leaf spot is to be considered, it is necessary to use the conidiospores forming on artificial media as the inoculum at the same time, it was demonstrated that in the selection of resistant individual plants, usage of conidiospores attached to withered leaves as the inoculum is an effective method.

15) Testing of resistance by seedlings and cut leaf was generally found to be not effective.

16) From the phenotypic correlation, it was found that resistant varieties are generally high yield plants, and it was recognized that these varieties showed a lower tendency of total nitrogen and soluble nitrogen in roots. The relationship between the density of stomata and resistance was not statistically significant.

17) Insofar as this experiment is concerned, there seemed no special relations between the phenol compounds in the leaf of sugar beet and *Cercospora* leaf spot resistance.