

黒さび病菌2菌系に対するオーチャードグラス抵抗性遺伝子の連鎖

誌名	草地試験場研究報告
ISSN	03850196
著者	但見, 明俊
巻/号	4号
掲載ページ	p. 70-76
発行年月	1973年12月

草地試験場研究報告 第4号

正 誤 表

Bulletin of the National Grassland Research Institute No. 4

Errata

ページ Page, Colum, Heading, etc.	行 Line	誤 Printed	正 To be read
1	要約 ↑3	酪酸	酪酸
"	" ↑2	酪添加	無添加
20L	↓14	<i>Tectocephus</i>	<i>Tectocephus</i>
24R	↓8	黒毛和類	黒毛和種
27 (Fig. 1)		同系種	同系種牛
32 (Tab. 3)		(3 表日)	(3 年目)
33 (Tab. 4)		草生産量の夏/春比	日生産量の夏/春比
"	処理Oの列↓3	73.0	72.0
"	処理CWの列↑3	39.9	38.9
"	年の列↑1	1964 (乾物比)	1964 (生草比)
53 (Tab. 3)	↑3	D \dot{C} P, TDN 摂取量の飼養 標準に対する比率 (%)	D \dot{C} P, TDN 摂取量の飼養標準 に対する比率 (%) D \dot{C} P
55R	↓7	dealig	dealing
58L	↑16	菌系として	菌系Ⅲとして
61 (Tab. 3)	脚注 Footnote	No visible sighns	No visible signs
61 (Tab. 4)		菌系 II (Rae \dot{e} II)	菌系 II (Race II)
"		Hyūgo-Kairyō-Guro	Hyūga-Kairyō-Guro
65L	↑19	1964	1966
"	↑15	雑草	野草
65 (Fig. 3)		Kakei No. 2	Nakei No. 2
66L	↓13	抵抗品種	抵抗性品種
67L	↑19	イタリアングラス	イタリアンライグラス
67R	↓6	1964	1966
"	↓11	1966	1964
70	要約↓6	交差	交叉
70R	↑8	草地試験場	草地試験場
72L	↓10	交差	交叉
73R	↑9	Y (SR)	Y1 (SR)
"	↑6	F $\dot{2}$	F $\dot{1}$
75L	↑15	交差	交叉
75R	↓11	Dactylis	<i>Dactylis</i>
"	↓24	Dactylis	<i>Dactylis</i>
"	↑15	Erysiphe polygoni	<i>Erysiphe polygoni</i>
"	↑14	Triforium pratense	<i>Triforium pratense</i>
76	↓8	by single	by a single
"	↓9	for each races	削除 Deletion

黒さび病菌 2 菌系に対するオーチャードグラス 抵抗性遺伝子の連鎖

但見明俊

牧草部病理研究室

(昭和48年10月12日 受付)

要 約

但見明俊(1973): 黒さび病菌 2 菌系に対するオーチャードグラス抵抗性遺伝子の連鎖. 草地試研報 4: 70-76.

黒さび病菌菌系 I および II に対し, オーチャードグラスにおいてはそれぞれに 1 個の優性な抵抗性遺伝子が対応し, これらの遺伝子はいずれも四染色体的に伝えられた。これらの 2 遺伝子座は同一染色体上にあり, かつ, かなり隣接して存在するものと考えられたが, ときに, 恐らくは交差によって二様の連鎖様式を生ずるものようである。いま, 菌系 I に対する抵抗性遺伝子対を A, a, 菌系 II に対するものを B, b, として示すと, 両菌系に対し抵抗性を示す栄養系の中には次の 2 通りが存在した。

$$\begin{array}{cccc} A & a & a & a \\ | & | & | & | \\ B & b & b & b \end{array} \quad \text{および} \quad \begin{array}{cccc} A & a & a & a \\ | & | & | & | \\ b & B & b & b \end{array}$$

今後多数の菌系が認められ, また, それらに対しても上記の二様の連鎖様式のうち後者にみられる連鎖が認められるならば, 個体への多数の抵抗性遺伝子の集積や濃縮が困難となり, 戻し交雑法などによる抵抗性育種の効率を低めることになる。

緒 言

オーチャードグラスの黒さび病抵抗性は優性な 1 遺伝子により四染色体的に遺伝する (Tajimi 投稿中)。しかし, 古くから知られるように黒さび病菌には多くの分化型があり, また, 生態型が存在する。著者は本邦に分布するオーチャードグラスの黒さび病菌 3 菌系の分化型について検討を重ねた結果, このうちの 1 菌系 (菌系 III) を *Puccinia graminis* f. sp. *phlei-pratensis* (Eriks. & Henn.) Stak. & Piem., すなわち, チモシー黒さび病菌の 1 生態型であろうと推論した。また, 残りの 2 菌系 (菌系 I および II) は, 従来の *Puccinia graminis* f. sp. *avenae* Eriks. & Henn., すなわち, エンバク黒さび病菌の 1 生態型とする一般的な説を避け, いずれも, *P. graminis* f. sp. *dactylidis* Guyot et Massenet, すなわち, オーチャードグラス黒さび病菌の 1 生態型であろうと推論した (但見 1973)。

オーチャードグラス黒さび病菌の 2 菌系 (菌系 I および II) はオーチャードグラス品種に対する病原性が極めて似通っているばかりでなく, 多数のオーチャードグラス栄養系に対する病原性もほとんど等しい。しかし, 菌

系 I および II に対し異なった反応を示すオーチャードグラスの個体が認められたので, これを菌系の判別に用いてきた。

本実験においては判別栄養系を含めたオーチャードグラス栄養系の, 黒さび病菌 2 菌系に対する抵抗性の遺伝様式を主として交雑実験によって明らかにしようとした。

本実験の遂行にあたり終始御指導いただいた牧草部山田豊一部長, 渡辺亀彦, 西原夏樹両室長をはじめ, 旧畜産試験場飼料作物部ならびに草地試験場牧草部の植物病理学および育種学研究員諸氏に衷心から感謝の意を表す。本稿を草するにあたり御校閲をいただいた京都大学名誉教授赤井重恭博士, 草地試験場山田豊一博士ならびに田中弘教技官に厚く御礼申し上げる。

実 験 材 料

1. 供試菌系

供試菌系は本邦に分布するオーチャードグラス黒さび病菌のうち 2 菌系, すなわち, 菌系 I および菌系 II である。それらはいずれも著者が 1967 年千葉市において自然感染葉から分離し, 単孢子堆分離を繰り返したのち,

オーチャードグラス栄養系上で培養を続けているものである(Tajimi 1973)。

2. 供試植物

オーチャードグラス供試栄養系は上記2菌系に対してつぎのとおり反応する。

栄養系群 Group of clone	栄養系 Clonal line	反 応 Reaction	
		菌系 I Race I	菌系 II Race II
1	S 1 および C 1	S ^{a)}	S
2	12R, 32B10, YC131 およ び CY126	R	R
3	C 2 および 2B3	R	S
4	Y 1	S	R

a) S: 感受性(susceptible)の表型記号
R: 抵抗性(resistant)の表型記号

実験方法

栄養系間の交雑には両栄養系から穂の高さのできるだけ揃ったものを選び、紙袋をかけて行なったが、除雄は

とくに行なわなかった。それは他殖性牧草においては開花期などが調整できれば、自殖による影響は極めて少ないものと考えられているからである。したがって採種した種子を播く際、両穂の稔実が揃って良好なものを選ぶことにより自殖の影響をできるだけ避けるように配慮した。

播種床でおよそ40日間育苗したのち、木箱におよそ4cm間隔に移植した。

黒さび病菌の接種は夏孢子けんだく液を浸した綿棒でオーチャードグラス葉面をこすって行ない、その後およそ12時間温室に保った。まず菌系Iを接種し、接種後17日に抵抗性もしくは感受性の判定を行なった。判定後刈取って追肥し、再生葉に菌系IIの接種を行なった。判定が不明確な場合には以上の操作をさらに繰り返した。

実験結果

1. 両菌系に感受性または抵抗性を示す栄養系間の交雑後代における分離

表1. 両菌系に感受性または抵抗性を示す栄養系間の交雑後代の分離

Table 1. Crosses among susceptible and resistant clonal lines and segregation of susceptibility in their progenies

交雑組合せ Cross	菌系 I To Race I				菌系 II To Race II								
	R	S	χ^2	P	R	S	χ^2	P	RR:RS:SR:SS	χ^2	P		
S1×C1	0	54			0	54			0 0 0 54				
C1×S1	0	54			0	54			0 0 0 54				
	0	108			0	108			0 0 0 108				
	all S				all S				all SS				
S1×12R	19	22			22	19			19 3 0 19				
12R×S1	26	28			25	29			25 1 0 18				
	45	50			47	48			44 4 0 47				
	1	1	0.2631	0.70~0.50	1	1	0.0104	0.90~0.80	1 : 0 : 0 : 1	0.2736	0.70~0.50		
C1×12R	30	24			30	24			30 0 0 24				
12R×C1	26	28			26	28			26 0 0 28				
	56	52			56	52			56 0 0 52				
	1	1	0.1481	0.80~0.70	1	1	0.1481	0.80~0.70	1 : 0 : 0 : 1	0.1481	0.80~0.70		
C1×32B10	44	10			44	10			44 0 0 10				
32B10×C1	40	11			38	13			38 2 0 11				
	84	21			82	23			82 2 0 21				
	5	1	0.8400	0.50~0.30	5	1	2.0742	0.20~0.10	5 : 0 : 0 : 1	1.0457	0.50~0.30		
12R×32B10	49	5			49	5			49 0 0 5				
32B10×12R	44	0			44	0			44 0 0 0				
	93	5			93	5			93 0 0 5				
	11	1	1.3417	0.30~0.20	11	1	1.3417	0.30~0.20	11 : 0 : 0 : 1	1.3417	0.30~0.20		
S1 selfed	0	50			0	50			0 0 0 50				
	all S				all S				all SS				
32B10 selfed	206	4			206	4			206 0 0 4				
	35	1	0.5745	0.50~0.30	35	1	0.5745	0.50~0.30	35 : 0 : 0 : 1	0.5745	0.50~0.30		

表 3. 判別栄養系 C2 および Y1 の間の交雑後代の分離

Table 3. Crosses between two differential clonal lines and among their progenies and segregation of susceptibility in their progenies

交雑組合せ Cross	菌系 I To Race I				菌系 II To Race II				RR:RS:SR:SS					
	R	S	χ^2	P	R	S	χ^2	P	χ^2	P				
C2×Y1	112	104			99	117			52	60	47	57		
Y1×C2	84	132			105	111			44	41	60	71		
	196	236			204	228			96	101	107	128		
	1	1	3.704	0.10~0.05	1	1	1.148	0.30~0.20	1	1	1	1	6.241	0.20~0.10
YC 131 ×CY 126	59	13			51	21			43	16	7	6		
CY 126 ×YC 131	57	16			61	11			46	10	15	1		
	115	29			112	32			89	26	22	7		
	3	1	1.8148	0.20~0.10	3	1	0.5925	0.50~0.30	19	8	8	1	8.723	0.05~0.02

表 4. 供試栄養系の遺伝子型および連鎖様式

Table 4. Genotypes of susceptibility and types of linkage in each clonal lines

栄養系 Clonal line	菌系 I To Race I	菌系 II To Race II	連鎖様式 Type of linkage
S 1 および C 1	a a a a	b b b b	a a a a b b b b
12R	A a a a	B b b b	A a a a B b b b
32B10	AA a a	BB b b	AA a a BB b b
C2 および 2B3	A a a a	b b b b	A a a a b b b b
Y 1	a a a a	B b b b	a a a a B b b b
YC 131 および CY 126	A a a a	B b b b	A a a a b B b b

この栄養系の場合、それぞれの菌系に対し1個の抵抗性遺伝子が対応していると考えられるから、AaaaおよびBbbbとして示される。しかも、両菌系に対する抵抗性はつねに相伴って伝えられたことから、抵抗性遺伝子AおよびBは同一染色体上にあると考えられる。また、S1(SS)と12R(RR)との交雑後代などに若干のRS個体の出現をみたことから、これらの2遺伝子AおよびBは明らかに異なるもので密接に連鎖していると考えられる。したがって、12R(RR)の遺伝子型は次のように示すことができる。

A a a a
| | | |
B b b b

いっぽう、判別栄養系 C2(RS)および Y1(SR)はい

づれかいっぽうの菌系に対し抵抗性を示すが、他方に対しては感受性を示す。したがって、C2(RS)の遺伝子型はAaaaおよびbbbbとして示され、いっぽう、Y1(SR)の遺伝子型はaaaaおよびBbbbとして示される。C2(RS)とY1(SR)との交雑後代の分離は、RR:RS:SR:SS=1:1:1:1となり、一見両菌系に対する抵抗性が独立に伝えられるようにも思われる。また、C2(RS)とY1(SR)とのF₂のうち両菌系に対して抵抗性を示す2個体、すなわち、YC131(RR)およびCY126(RR)の間の交雑後代においては、RR:RS:SR:SS=9:3:3:1もしくは19:8:8:1に近い分離を示した。すでに表1に示したように、両菌系に対する抵抗性は密接な連鎖関係にあることから、表3における一見独立

ともみられる分離も、A-b および a-B という連鎖様式を想定することにより、連鎖として説明し得るものと思われる。したがって、YC 131(RR)と CY 126(RR)との間の交雑後代の分離は、供試個体数を増加することにより、RR:RS:SR:SS=19:8:8:1 に近づくものと推定される。このような連鎖様式は、YC 131(RR) および CY 126(RR)の両親が C 2(RS)および Y 1(SR)であること、したがって、2 菌系に対する2 抵抗性遺伝子が異なる相同染色体上にあると考えられることから妥当なようである。ゆえに YC 131 (RR) および CY 126 (RR)の遺伝子型はつぎのように表わされる。

$$\begin{array}{cccc} A & a & a & a \\ | & | & | & | \\ b & B & b & b \end{array}$$

以上の考えに基づいて、供試全栄養系の遺伝子型および連鎖様式を示すと表 4 のようである。

2. 抵抗性遺伝子の連鎖とその意義

糸状菌病や線虫病に対する作物の抵抗性の研究において抵抗性遺伝子間に連鎖関係が認められた例は珍しくない。Goplen and Stanford (1960) は、2 種の根こぶ線虫 (*Meloidogyne hapla* Chitwood および *M. javanica javanica* (Treb.) Chitwood) に対するアルファルファ (*Medicago sativa* L.) の抵抗性はそれぞれ優性の1 遺伝子が対応して四染色体的に伝えられ、これら2 遺伝子が密接に連鎖していることを認めた。また、Stavely and Hanson (1967) はアカクロバ (*Trifolium pratense* L.) におけるうどんこ病菌 (*Erysiphe polygoni* DC.) の5 Race に対する5 抵抗性遺伝子は多くの栄養系において同一染色体上に、しかも、極めて隣接して存在するか、さもなければ、同一遺伝子座に存在して複対立関係にあるものと推定した。さらに、McKenzie et al. (1971) によれば、エンバク黒さび病菌 (*Puccinia graminis* f. sp. *avenae* Eriks. & Henn.) に対する6 倍体エンバク (*Avena* spp.) の抵抗性において、彼らが認めた7 抵抗性遺伝子対は3 組のいわゆる allelic group に分けることができるという。すなわち、Pg-1, Pg-2, および Pg-8 はすべてがあるひとつの遺伝子座に存在し、Pg-3 および Pg-9, ならびに Pg-4 および Pg-13 もそれぞれ同一の座に存在すると考えられた。彼らはさらに考察を続け、異質6 倍体のエンバクにおいて3 遺伝子座が対応していることから、黒さび病抵抗性についての基本的なひとつの遺伝子座が3 ゲノムのそれぞれについて存在することを示唆した。

通常栽培されているオーチャードグラスは同質4 倍体であると考えられる (Myers 1940, 1941, 土屋 1950, McCollum 1958 など) から、オーチャードグラスにお

ける黒さび病抵抗性は1 個の優性な抵抗性遺伝子により四染色体的に伝えられる (Tajimi 投稿中)。したがって、Nulliplex (aaaa) は感受性を示し、Simplex (Aaaa), Duplex (AAaa), Triplex (AAAa) および Quadriplex (AAAA) はいずれも抵抗性を示す。Bacterial wilt その他に抵抗性を示すアルファルファ品種 Caliverde の育種経過の例が示しているように、若干の個体に抵抗性遺伝子を集積し、これと、ある地方に適応した個体群(あるいは品種)との間に戻し交雑を繰り返して、選抜を加えることによって、他殖性牧草の病害抵抗性育種を促進することが可能である (金子 1962)。また、オーチャードグラスのわが国の育成系統、那系1号は菌系 I および II に対する抵抗性遺伝子をほとんど欠除していると考えられるが、これと抵抗性個体とを用いて、戻し交雑法により、那系1号の特性を保ち、かつ、黒さび病に高度抵抗性を示す新系統を育成し得るものと考えられる。しかし、ここに菌系の問題が介在する。

今までのところ、オーチャードグラスに寄生する黒さび病菌に3 菌系が認められ、本実験においてはそれらのうちの2 菌系について抵抗性の遺伝様式を明らかにした。また、両菌系に対して抵抗性を示す個体の中には連鎖の様式によって次の2 型を区別した。すなわち、

$$\begin{array}{cccc} A & a & a & a \\ | & | & | & | \\ B & b & b & b \end{array} \quad \text{および} \quad \begin{array}{cccc} A & a & a & a \\ | & | & | & | \\ b & B & b & b \end{array}$$

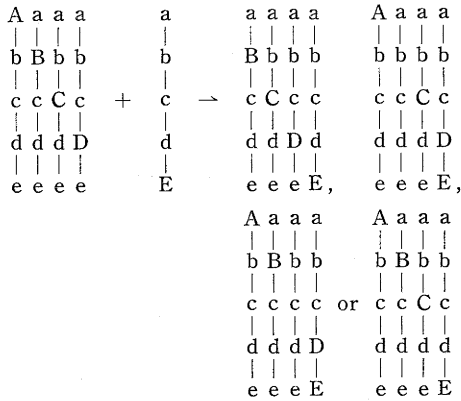
いま、かりに黒さび病菌の菌系が増えて4 菌系となり、これらに対する抵抗性遺伝子 A, B, C および D の間に本実験において認められたような二様の連鎖が存在するとすれば、極端な場合には次の2 例がみられるはずである。

$$\begin{array}{cccc} A & a & a & a \\ | & | & | & | \\ B & b & b & b \\ | & | & | & | \\ C & c & c & c \\ | & | & | & | \\ D & d & d & d \end{array} \quad \text{および} \quad \begin{array}{cccc} A & a & a & a \\ | & | & | & | \\ b & B & b & b \\ | & | & | & | \\ c & c & C & c \\ | & | & | & | \\ d & d & d & D \end{array}$$

さらに菌系が増え、同様に抵抗性遺伝子 E が対応していると想定すると、抵抗性遺伝子がいずれも同一染色体上に存在するような連鎖の場合には新しい菌系に対する抵抗性の取入れは容易で、個体への濃縮も A から E までそれぞれ4 個まで可能である。

$$\begin{array}{cccc} A & a & a & a \\ | & | & | & | \\ B & b & b & b \\ | & | & | & | \\ C & c & c & c \\ | & | & | & | \\ D & d & d & d \\ | & | & | & | \\ E & e & e & e \end{array} \quad \rightarrow \quad \begin{array}{cccc} A & A & A & A \\ | & | & | & | \\ B & B & B & B \\ | & | & | & | \\ C & C & C & C \\ | & | & | & | \\ D & D & D & D \\ | & | & | & | \\ E & E & E & E \end{array}$$

これに対し、4本の相同染色体上にそれぞれ1個ずつの抵抗性遺伝子の存在しか許されない場合には、もし、新しい菌系に対する抵抗性を取入れるならば、それまでに有していた抵抗性遺伝子のうちの一つを放出せざるを得ない。

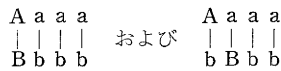


このような場合には個体への全抵抗性遺伝子の集積や濃縮は不可能である。したがって、戻し交雑による抵抗性育種法の効率を低めることになる。

摘 要

1. 黒さび病菌菌系 I および II の両者に対し、感受性(SS)もしくは抵抗性(RR)のいずれかを示すオーチャードグラス栄養系間の主として交雑実験を行ない、後代における抵抗性の分離を観察した。両菌系に対する抵抗性は、それぞれ、優性な1遺伝子により四染色体的に伝えられ、かつ、両菌系に対する抵抗性遺伝子は密接な連鎖関係にあるものと考えられた。また、ときに、両菌系に対し反応をことにする個体(RS)が出現したが、これらは恐らくは交差によるものと推定された。
2. 菌系 I に抵抗性、菌系 II に感受性を示すいわゆる判別栄養系、C2(RS)および2B3(RS)、を用いて交雑実験を行なった。これらを用いた交雑後代では両菌系に対する抵抗性が全く異なった分離比を示した。
3. 2種の判別栄養系、C2(RS)およびY1(SR)の間の交雑後代は、ほぼ、RR:RS:SR:SS=1:1:1:1の分離を示した。F₁のうち、両菌系に対し抵抗性を示した2栄養系(RR)の間の交雑後代は、RR:RS:SR:SS=89:26:22:7の分離を示した。これは、さらに供試個体数を増加することにより、恐らく、RR:RS:SR:SS=19:8:8:1の分離を示すものと推論された。
4. 菌系 I に対する抵抗性遺伝子対をA,a、菌系 II に対するものをB,bで示すと、両菌系に対し抵抗性を示すオーチャードグラス栄養系には、つぎの二様の連鎖様式

を示すものが存在する。



5. 今後多数の菌系が認められ、また、それらに対しても上記の二様の連鎖様式のうち後者にみられる連鎖が認められるならば、個体への多数の抵抗性遺伝子の集積や濃縮が困難となり、戻し交雑法などによる抵抗性育種の効率を低めることになる。

引用文献

1. Cuany, R. L. and Kalton, R. R. (1960): Genetic behaviour of chlorophyll deficiency markers for testing outcrossing in *Dactylis*. Proc. 8th Int. Grassl. Congr. 1960:57-59.
2. Geplen, G. P. and Stanford, E. H. (1960): Autotetraploidy and linkage in alfalfa; a study of resistance to two species of root-knot nematodes. Agron. J. 52:337-342.
3. 金子幸司(1962): アメリカの牧草育種と採種. 海外農業生産性視察報告 42. 農林水産省生産性向上会議, 東京. 125 p.
4. 清沢茂久(1965): 病理遺伝学的に見た植物の特異的病害抵抗性. 植物防疫 19:353-360.
5. McCollum, G. D. (1958): Comparative studies of chromosome pairing in natural and induced tetraploid *Dactylis*. Chromosoma 9:571-605.
6. McKenzie, R. I. H., Martens, J. W. and Green, G. J. (1971): The oat stem rust problem. In Mutation breeding for disease resistance. IAEA-PL-412-16. IAEA, Vienna. 249 p.
7. Myers, W. M. (1940): Tetrasomic inheritance in *Dactylis glomerata* (Abstract). Genetics 25: 126.
8. Myers, W. M. (1941): Genetical consequences of chromosomal behavior in orchardgrass, *Dactylis glomerata* L. J. Am. Soc. Agron. 33: 893-900.
9. Stavelly, J. R. and Hanson, E. W. (1967): Genetics [of resistance to *Erysiphe polygoni* in *Trifolium pratense*. Phytopathology 57: 193-197.
10. Tajimi, A. (1973): Resistance of four diploid orchardgrass subspecies to three Japanese races of stem rust, *Puccinia graminis* Pers. Bull. Natl Grassl. Res. Inst. 2:36-40.
11. Tajimi, A.: Tetrasomic inheritance of stem rust resistance in orchardgrass. J. Japan. Grassl. Sci. (投稿中)
12. 但見明俊 (1973): オーチャードグラス黒さび病菌の分化型について. 草地試研報 4: 57-69.
13. 土屋 工(1950): 植物の倍数性. I. 倍数体の性質. 駒井・木原編 最近の生物学. 1. 培風館, 東京. 323 p.

SUMMARY

Linkage of Genes Controlling Resistance to Two Japanese Races of Stem Rust,
Puccinia graminis Pers., in Orchardgrass, *Dactylis glomerata* L.

Akitoshi TAJIMI

Pasture Plants Division, National Grassland Research Institute, Nishinasuno,
Tochigi, 329-27 Japan

Received October 12, 1973

Resistance of orchardgrass to two Japanese stem rust races was controlled by single dominant tetrasomic gene for each races. The resistant genes were different, but located on closely linked loci of the same or homologous chromosome. Two clonal lines, 12R and 32B10, were resistant to both races with two closely linked dominant genes on the same chromosome. But other clonal lines, such as YC 131 and CY 126, were resistant with two dominant genes on different homologous chromosomes for each races. Genotypes of these four clonal lines tested were determined as follows, where A, a and B, b denoted resistant gene pairs for each races.

12 R	32B10	YC 131 and CY 126
A a a a	A A a a	A a a a
B b b b	B B b b	b B b b

A A a a
| | | |
B B b b

 and

 A a a a
| | | |
B b b b

 can produce

 A A A A
| | | |
B B B B

 in its progeny, but

 A a a a
| | | |
b B b b

 can not. Pla-

nts in which all dominant genes are accumulated will be useful in breeding programs for stem rust resistance.

Bull. Natl Grassl. Res. Inst. 4: 70-76 (1973).