

いもち病抵抗性の遺伝 第VIII報
—— 戦捷の葉いもち病抵抗性遺伝子 ——

後藤 岩三郎
(山形大学名誉教授)
(平成元年9月1日受理)

Genetic Studies on Resistance of Rice Plant to Blast Fungus VIII
On leaf blast resistance genes of Sensho

Iwasaburo GOTO
Professor emeritus, Yamagata University
(Received September 1, 1989)

Summary

Upland variety Sensho was adopted as one of donors of high level field resistance to blast some 60 years ago and useful descendants have been bred in Japan, but it has still remained many problems on genetic analysis of blast resistance. In the present paper resistance genes of Sensho was studied with near homozygous lines raised from crosses with Gingga, Kamenoo and Fujisaka No. 5 by the artificial inoculations and under natural infection.

Materials were four, A, B, C, and D. A consisted of 114 near homozygous progeny lines from *la*-Sensho × Kamenoo and from *la*-Kamenoo × Sensho, and their lines were established by promoting lazy F_2 plants in F_3 and subsequent generation, raising an individual progeny plant from a plant in each generation without any selection for a particular trait. B consisted of 79 lines raised similarly as A done but selected normal plant on laziness. C of 63 lines from *la*-Sensho × Gingga and from *la*-Gingga × Sensho were selected for normal plant on laziness. D of 97 lines raised from F_2 plants of *la*-Sensho × Fujisaka No. 5 randomly selected. Material lines were observed on four or three characters; 1) Response to spray inoculation with Ken 53-33 (Race 137), in which R type of Sensho was discriminated from S of Kamenoo (cf. Tab. 7). *Pi-i* was identified with Naga 64-08 (Race 033). Being segregated 75 R vs. 35 S in A, 38 R vs. 41 S in B, Sensho seemed to be controlled by one major gene or by more two complementary genes. The present gene(s) were independent from *Ph* and *Pi-se-1* but linked with shedding. 2) *Ph*, Phenol reaction of grain. 3) Response to sheath test, controlled by *Pi-se-1*³⁴⁾ (= *Rb1*¹⁴⁾). 4) Shedding, easily lines of Sensho were discriminated from persistent of other parental vars. The present character was presumed to be controlled by one gene.

The layout of natural infection experiments on heavily fertilized nursery bed simple randomized design with three or two replication, and disease severity degree of each line was scored after Asaga's scale⁵⁾ ranged from 0 to 10. According to number of characters traited, each material was divided into 16 or 8 groups. Four items were followed on each group, 1) number of line belonging, 2) mean disease severity degree, 3) Duncan's range test and 4) the variance analysis. On Tab. 5, effectiveness of variance source (A/B) was estimated in % with two differences, A among two groups of each character in mean disease severity degree and B among two control vars.

Resistance gene (s) clarified by spray inoculation with Ken 53-33 was expected to control a main part of Sensho's high resistance. Linkage block with *Ph* loci and with shedding was relatively significant but not so much high as the present gene (s) of spray inoculation. *Pi-se-1* of sheath test revealed its low level effects. Additive effects of genic systems traited were surely expected from no significance of their secondary interaction, and clearly proved by Duncan's range test. When Sensho was exposed under fungi virulent to the present gene (s), its high "field resistance" presented in Spray R group may be break down⁵¹⁾ reducing to near Ginga's level of Spray S group.

Ginga, one of descendant variety of Sensho¹⁵⁾, was assumed to have two genic systems; the one caused pedigree lines of Kamenoo lesion type from Ginga × Sensho more susceptible than parental vars in spray inoculation with Ken 53-33 gene (s) to spray inoculation with Ken 53-33, the other no F₂ plant susceptible to Ken 54-04 from the present cross. The former seemed to be covered by the additive effects of the latter, *Ph* linked gene (s) and *Pi-se-1*.

I 緒 言

イネいもち病抵抗性の遺伝的研究に連鎖分析, 転座分析は有力な方法である. 遺伝子分析の不十分な年代にも, 少数ではあるが連鎖を利用した報告がある^{41,46)}. 連鎖群が確定⁴⁵⁾するとともに, その利用が始められた^{7,13,28,49)}. 染色体地図は連鎖分析^{33,34)}. 転座分析⁴⁶⁾によってその精密さを増し, いもち病抵抗性遺伝子の分析は次第に容易になった. 真性抵抗性遺伝子^{11,18,38,40)}だけでなく, 標識遺伝子ブロックによる自然発病程度の差を用いて, 圃場抵抗性遺伝子の連鎖分析が多く発表された^{19,25,26,42)}. 転座分析の利用は稔性調査が必要なため, 連鎖分析程には多くない⁵⁴⁾.

陸稲品種戦捷の高度ないもち病抵抗性の導入は, 60年以前より始められ, 多くの品種が育成されている^{32,43,59)}. 本報告では前報²⁰⁾に続き, 戦捷の葉いもち病抵抗性遺伝子をまず人工接種により分析し, 次にそれら遺伝子群の自然発病に対する効果を検討した.

II 実験材料

1. 供試親品種および交配後代系統

(1) 品種: 戦捷, 銀河, 藤坂5号, 亀の尾およびもつれ同質遺伝子品種. 戦捷は外来陸稲品種, 銀河と藤坂5号は戦捷に由来^{31,35,43)}し, 亀の尾は在来日本水稲品種である. 藤坂5号は真性抵抗性について石狩白毛型であり, 他の3品種は新2号型である⁴⁰⁾. 戦捷の圃場抵抗性は高度, 銀河はそれに次ぎ, 亀の尾は最弱なものと評価され, 藤坂5号は強~最弱と変動している¹¹⁾. もつれ品種としてもつれ戦捷, もつれ銀河, もつれ亀の尾が用いられた. 各品種は [(H-79×品種)×各品種] の B₆F₆ より選ば

た^{14,17)}.

(2) 供試交配後代: 材料A) 交配1 (もつれ戦捷×亀の尾), 交配2 (もつれ亀の尾×戦捷) の F₂ ではほぼ同数のもつれ系統を選び, 各個体から 1F₃ 系統を採種した. その後代も 1系統から 1系統を育成し, F₇, F₈, F₉ を供試した. 各系統は同質遺伝子型に近いと考えられる. 材料B) 交配1, 交配2 の F₃ 検定により, ほぼ同数の「もつれ正常同質系統」を選び以下材料Aと同じように時代を育成し, F₆, F₇ を供試した. F₁ は材料Aと異なる個体を使用した. 材料C) 交配3 (もつれ戦捷×銀河), 交配4 (もつれ銀河×戦捷) から材料Bと同じ方法でほぼ同数の「もつれ正常同質系統」を育成し, F₆, F₇ を供試した. 材料D) 交配5 (もつれ戦捷×藤坂5号) の F₂ 個体を無作為に選び, F₃ 以下は 1系統から 1系統を育成し, F₈, F₉ を供試した.

2. 実験材料の構成遺伝子と形質

(1) 同定した遺伝子および諸形質

1) 噴霧接種反応: 既報^{21,22)}に準じ第8葉期の苗を用い, 菌系研53-33(レース番号137)を接種し戦捷型の抵抗性(R), 亀の尾型の罹病性(S)とに区分した. 戦捷型は壊死部のみの褐色斑点か, 崩壊部を伴う場合には縦に細長い. 亀の尾型は円形あるいは楕円形で崩壊部が明瞭である. 亀の尾型病斑の系統はしばしばずりこみ症状を現した. この反応を抵抗性遺伝子(噴霧接種)によるものと推定した. また菌系長64-08(レース番号033)により *Pi-i* を同定した. 2) 糶の石炭酸による着色性: 1%石炭酸に対する反応であり, 第2連鎖群所属の Phenol 反応遺伝子 *Ph* が支配する. 3) 葉鞘検定に対する反応: 既報¹⁴⁾の方法により菌系研53-33を接種し, 戦捷と同じ最高伸展度を示す場合は抵抗性(R), それよりも低い場合を罹

第1表 供試親品種の遺伝子構成および形質

Tab. 1 Gene construction and characters of parental vars

Vars	<i>la</i>	<i>Ph</i>	<i>Pi-i</i>	Spray inoc.*	Sheath test*	Shedding
Sensho	+	<i>Ph</i>	+	R	R (<i>Pi-se-1</i>)	easily
<i>la</i> -Sensho	<i>la</i>	<i>Ph</i>	+	R	R (<i>Pi-se-1</i>)	easily
Ginga	+	+	+	R-M	M(+)	persistent
<i>la</i> -Ginga	<i>la</i>	+	+	R-M	M(+)	persistent
Kamenoo	+	+	+	S	S(+)	persistent
<i>la</i> -Kamenoo	<i>la</i>	+	+	S	S(+)	persistent
Fujisaka No. 5	+	+	<i>Pi-i</i>	S	S(+)	persistent

*Inoculated with Ken 53-33

第2—1表 材料A：交配親品種と検定形質・遺伝子による後代系統の区分

Tab. 2-1 Material A: Parental vars and number of pedigree lines grouped according to observed characters and gene

Group	Characters and Gene				Crosses and Number of line		
	Spray inocu	<i>Ph</i>	Sheath test	Shedding	Cross 1	Cross 2	Total
					<i>la</i> -Sensho × Kamenoo	<i>la</i> -Kamenoo × Sensho	
1-1	R	<i>Ph</i>	R	easily	4	1	5
1-2	R	<i>Ph</i>	R	persistent	13	1	14
2-1	R	<i>Ph</i>	S	easily	3	9	12
2-2	R	<i>Ph</i>	S	persistent	0	11	11
3-1	R	+	R	easily	7	1	8
3-2	R	+	R	persistent	7	0	7
4-1	R	+	S	easily	3	9	12
4-2	R	+	S	persistent	1	5	6
5-1	S	<i>Ph</i>	R	easily	3	2	5
5-2	S	<i>Ph</i>	R	persistent	4	2	6
6-1	S	<i>Ph</i>	S	easily	0	1	1
6-2	S	<i>Ph</i>	S	persistent	1	10	11
7-1	S	+	R	easily	2	0	2
7-2	S	+	R	persistent	5	1	6
8-1	S	+	S	easily	3	0	3
8-2	S	+	S	persistent	1	4	5
Total					57	57	114

病性(S)とした。戦捷の *Pi-se*¹⁹⁾ (= *Rb*₁¹⁴⁾ は、近年 *Pi-se-1* と登録^{33,34)} されているので、以後本報告においてはこれを使用した。4) 脱粒性：検定系統は 1/5,000 a ボットに1株ずつ屋外に育成し、開花後ガラス室に搬入

した。完熟期に穂を握ると戦捷は容易に脱粒する。戦捷と同じ程度またはより容易に脱粒する系統を「易」とし、「難」系統と区別した。戦捷と他親品種との F₁ は全部「難」と判定された。この形質の判定は難しいとされて

第2—2表 材料B：交配親品種と検定形質・遺伝子による後代系統の区分

Tab. 2-2 Material B: Parental vars and number of pedigree lines grouped according to observed characters and gene

Characters and gene				Crosses and number of line		
Group	Spray inocu.	<i>Ph</i>	Sheath test	Cross 1		Total
				<i>la</i> -Sensho ×Kamenoo	<i>la</i> -Kamenoo ×Sensho	
1	R	<i>Ph</i>	R	3	6	9
2	R	<i>Ph</i>	S	7	3	10
3	R	+	R	0	7	7
4	R	+	S	10	2	12
5	S	<i>Ph</i>	R	0	7	7
6	S	<i>Ph</i>	S	7	3	10
7	S	+	R	1	12	13
8	S	+	S	9	2	11
Total				37	42	79

第2—3表 材料C：交配親品種と検定形質・遺伝子による後代系統の区分

Tab. 2-3 Material B: Parental vars and number of pedigree lines grouped according to observed characters and gene

Characters and gene				Crosses and number of line		
Group	Spray inocu.*	<i>Ph</i>	Sheath test	Cross 3		Total
				<i>la</i> -Sensho ×Kamenoo	<i>la</i> -Kamenoo ×Sensho	
1	R	<i>Ph</i>	R	7	18	25
2	R	<i>Ph</i>	S	3	6	9
3	R	+	R	5	2	7
4	R	+	S	7	0	7
5	S	<i>Ph</i>	R	2	2	4
6	S	<i>Ph</i>	S	3	1	4
7	S	+	R	0	4	4
8	S	+	S	3	0	3
Total				30	33	63

*¹) R stands for Sensho's and Ginga's lesion type, S for type of more susceptible type as Kamenoo.

第2—4表 材料D：交配親品種と検定形質・遺伝子による後代系統の区分
 Tab. 2-4 Material A: Parental vars and number of pedigree lines grouped according to observed characters and gene

Characters and Gene					Crosses and laziness		
Group	<i>Pi-i</i>	<i>Ph</i>	Sheath test	Shedding	<i>la-Sensho</i> × <i>Fujisaka</i> No. 5		
					Total	lazy	normal
1-1	<i>Pi-i</i>	<i>Ph</i>	R	easily	11	9	2
1-2	<i>Pi-i</i>	<i>Ph</i>	R	persistent	7	6	1
2-1	<i>Pi-i</i>	<i>Ph</i>	S	easily	5	1	4
2-2	<i>Pi-i</i>	<i>Ph</i>	S	persistent	3	2	1
3-1	<i>Pi-i</i>	+	R	easily	10	9	1
3-2	<i>Pi-i</i>	+	R	persistent	6	4	2
4-1	<i>Pi-i</i>	+	S	easily	2	1	1
4-2	<i>Pi-i</i>	+	S	persistent	1	0	1
5-1	+	<i>Ph</i>	R	easily	6	3	3
5-2	+	<i>Ph</i>	R	persistent	9	7	2
6-1	+	<i>Ph</i>	S	easily	4	1	3
6-2	+	<i>Ph</i>	S	persistent	7	2	5
7-1	+	+	R	easily	8	5	3
7-2	+	+	R	persistent	7	6	1
8-1	+	+	S	easily	5	1	4
8-2	+	+	S	persistent	6	1	5
Total					97	58	39

いる⁵⁸⁾が、供試材料は固定しているのでこれを標識形質として使用した。5) もつれ：第8連鎖群所属⁴⁾のもつれ遺伝子 *la* の支配する重力に対する地上部の反応である。

(2) 実験材料の検定形質とそれによる遺伝子の同定と推定

親品種、親系統の遺伝子構成及び形質を第1表にあげた。各材料の検定形質による区分と、それに所属する系統数を第2表にあげた。材料内の形質、遺伝子間の独立性を検定し第3表を作成した。これらの表により各材料の遺伝子構成を説明する。

材料A：噴霧接種反応、石炭酸反応、葉鞘検定により8群に、更に脱粒性により16群に区分した。各群に所属する系統数を両交配に分けて第2—1表にあげた。両交配から育成された系統数は同じである。前報²⁰⁾に研究の1部が報告された。噴霧接種反応はR75系統：S39系統となり、3対の抵抗性遺伝子(噴霧接種)(1対の主働遺伝子と2対の補足遺伝子)支配によるR：S=5：3の

分離に適合した($\chi^2=0.598$, $P=0.50\sim0.30$)。脱粒性の分離は、「易」48系統：「難」66系統で、やや「難」系統が多いが1対遺伝子の支配が推測された($\chi^2=2.842$, $P=0.10\sim0.05$)。しかしその所属連鎖群は同定されなかった。葉鞘検定による *la-Pi-se-1* の組換え価は12.5%と前報²⁰⁾の10.5%に近い。噴霧接種反応と脱粒性とはR易：R難：S易：S難=37：38：11：28 ($\chi^2=4.699$, $P=0.05\sim0.02$)で連鎖関係が認められ、その他の組合せでは各遺伝子、形質は独立であった(第3表)。材料B：噴霧接種反応、石炭酸反応、葉鞘検定により8群に区分した。各群に所属する系統数を両交配に分けて第2—2表にあげた。両交配の系統数はほぼ同じである。噴霧接種反応はR38系統：S41系統で1対抵抗性遺伝子(噴霧接種)支配に適合した($\chi^2=0.114$, $P=0.95\sim0.50$)。材料Aと異なる推定となるが、1対の主働遺伝子が効果を現す点では同じであった。*la-Pi-se-1* の組換え価は10%であり前報²⁰⁾と一致した。噴霧接種反応、*Ph* および葉鞘検定反応は互いに独立であった。材料C) 噴霧接種反応、

石炭酸反応，葉鞘検定により8群に区分した。各群に所属する系統数を両交配に分けて第2—3表にあげた。噴霧接種反応で銀河は戦捷よりやや弱い病斑型を示した。しかし病斑型の違いが不明瞭となる場合があり，両品種と明確に識別可能な亀の尾型の反応をSとした。48R：15Sに分離し銀河には戦捷と異なる抵抗性遺伝子（噴霧接種）が推定された。これを戦捷，銀河各1対による2遺伝子支配とすると， $R:S=3:1$ によく適合した（ $\chi^2=0.048$, $P=0.95\sim 0.50$ ）。*la-Pi-se-1*の組換え価14%は前報¹⁷⁾よりやや大きい値を示した。噴霧接種反応，*Ph*および葉鞘検定反応は互いに独立であった。材料D：*Pi-i*，石炭酸反応，葉鞘検定，および脱粒性により材料Aと同じに16群に区分した。各群に所属する系統数をもつれ，正常の両群に分けて第2—4表にあげた。脱粒性の分離は「易」51系統，「難」46系統で，1遺伝子支配が推定できた（ $\chi^2=0.258$, $P=0.95\sim 0.50$ ）。*la-Pi-se-1*の組換え価は20%で既に得られた15%⁶⁾に近かった。*Pi-i*系統に*Pi-se-1*系統および脱粒性「易」系統が多くなる傾向が認められた。

Ⅲ 実験方法

1982～85の4ケ年，本学高坂農場において，畑晩播自然感染を観察した。各材料の各世代について，2または3副試験区より成る試験区を設けた。畑地苗床には基肥として合成肥料（14N：7P：11K）を m^2 当り62.5g施した。1副試験区に1系統1列を無作為に播種した。種子はベンレート0.2%液に浸漬後25～28Cに3～4日催芽し，1列当り乾燥時3gを使用した。列長40cm，

列間15cmとし，苗床の外周は発病源としてササニシキを播種した。実験圃場は前報²⁰⁾と同じである。播種6月中下旬，硫酸追肥7月中下旬の後8月中旬に，浅賀の「畑苗代における圃場抵抗性調査基準」⁵⁾により発病程度を評価した。

Ⅳ 実験結果

材料の各世代各群の供試系統数，平均発病程度とそのダンカン比較，両親品種あるいは対照品種の発病程度とその範囲，さらに変動要因の分散分析結果を第4-1—4表にあげた。その中の第2次効果は2要因ずつの組合せにより計算した。各要因内2群間の平均発病程度差と戦捷，亀の尾の差を第5表にまとめた。前者の後者に対する割合を%を示し「抵抗効果度」とした。第4，5表および次の第6表により結果を要約した。

- 1) 戦捷の抵抗性遺伝子（噴霧接種）は，全実験において1%水準で有意となり，その抵抗効果度は他の3項目より著しく大きい。第6表は各材料で噴霧接種反応の平均平方が，他の要因に比べて最大となる場合のR，S両群の発病程度頻度分布である。S群の系統は材料A，B，Cでは銀河・亀の尾間に，材料Dでは戦捷・亀の尾間に分布した。
- 2) *Ph*連鎖ブロックは1または5%水準で有意となるが，まれに材料AF₈の様に無意となる場合があった。抵抗効果度は抵抗性遺伝子（噴霧接種）より低かった。
- 3) 葉鞘検定に対する反応は無意となる場合があり，*Pi-se-1*の抵抗効果度は低かった。
- 4) 脱粒性の連鎖ブロックは材料A，Dにおいて，明瞭に有意である。
- 5) 第2次効果は無意となり，各要因が相加的效果を持つ。

第3表 形質・遺伝子間の独立性

Tab. 3 Independency of each character or gene between others

Character and gene*	Material							
	A		B		C		D	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
(1)×(2)	0.093	0.50-0.30	0.579	0.50-0.30	0.877	0.50-0.30	0.587	0.50-0.30
(1)×(3)	0.118	0.95-0.50	0.354	0.95-0.50	1.575	0.30-0.20	3.429	0.10-0.05
(1)×(4)	4.699	0.05-0.02	3.132	0.10-0.05
(2)×(3)	0.011	0.95-0.50	0.034	0.95-0.50	1.678	0.20-0.10	0.317	0.95-0.50
(2)×(4)	2.802	0.10-0.05	0.299	0.95-0.50
(3)×(4)	0.776	0.50-0.30	0.336	0.95-0.50

*) (1) stands for spray inoculation, (2) for Phernol reaction *Ph*, (3) for Sheath inoculation *Pi-se-1*, (4) for shedding, respectively.

第4—1表 材料Aにおける区分間の自然発病程度の比較とその要因分析

Tab. 4-1 Comparison of disease severity degree of leaf blast under natural infection and variance analysis among groups of Material A and parental and control vars

Gener.	F ₇ (1982) ¹⁾			F ₈ (1983)			F ₉ (1984)		
Group	No. ²⁾	Mean	D-test ³⁾	No.	Mean	D-test	No.	Mean	D-test
1-1	4	5.00±0.00	a b	5	3.90±0.48	a b	4	4.00±0.49	a
1-2	12	4.88±0.24	a	12	4.13±0.29	a b c d	14	4.81±0.37	a
2-1	9	5.52±0.31	a b	11	3.81±0.62	a	12	4.38±0.48	a
2-2	7	5.48±0.36	a b	10	4.05±0.41	a b	11	4.03±0.44	a
3-1	5	5.67±0.26	a b	7	3.93±0.75	a b	8	5.46±0.80	a b
3-2	4	6.04±0.17	b c	6	5.25±0.42	c d e f g	6	5.78±0.44	a b c
4-1	8	6.81±0.31	c d e	12	4.42±0.39	a b c d	11	5.73±0.52	a b
4-2	5	6.93±0.41	c d e	6	5.00±0.72	b c d e f g	5	5.47±0.89	a b
5-1	5	5.80±0.37	a b	5	5.40±0.58	e f g	5	6.00±0.43	a b c d e f
5-2	5	7.67±0.24	c d e f	6	6.50±0.48	f g h	6	7.67±0.31	b c d e f
6-1	1	7.67	c d e f	1	6.00	f g h	0	—	—
6-2	11	7.71±0.22	e f	10	7.45±0.28	h i	11	7.97±0.30	c d e f
7-1	1	8.50	e f g	2	6.75±1.25	g h i	2	8.67±1.34	e f
7-2	3	9.33±0.33	g	5	5.90±0.99	e f g	6	8.67±0.59	e f
8-1	2	8.75±0.75	f g	3	8.33±0.33	i	3	9.00±0.33	f
8-2	5	8.70±0.37	f g	4	7.50±0.54	h i	5	8.13±0.48	d e f
Total	87	6.50±0.16		105	5.12±0.19		109	5.94±0.21	

Control vars

<i>la</i> -Sensho	5.0(3—6) ⁴⁾	3.5(2—3)	3.3(3—4)
<i>la</i> -Kamenoo	8.7(8—9)	8.5(8—9)	10.0(10)
<i>la</i> -Ginga	7.0(6—8)	6.0(5—7)	6.7(6—7)

Variance analysis

Generation		F ₇		F ₈		F ₉	
Source of variance		df	MS	df	MS	df	MS
Main effect	A Spray inoculation	1	89.28** ⁵⁾	1	152.39**	1	218.39**
	B Phenol reaction	1	29.60**	1	3.46	1	36.18**
	C Sheath test	1	16.04**	1	3.07	1	0.57
	D Shedding	1	7.37**	1	19.06**	1	14.69**
	Error (residual)	82	0.66	100	2.02	104	2.01

Secondary interaction

of significant level ⁶⁾	No	A×C**	No
------------------------------------	----	-------	----

1) Year of experiment carried out. 2) Number of used line. 3) Duncan's range test. 4) Mean and range. 5) * Significant at 5 % and ** at 1 % level. 6) Estimated with each two ones.

第4—2表 材料Bにおける区分間の自然発病程度の比較
とその要因分析

Tab. 4-2 Comparison of disease severity degree of leaf
blast under natural infection and variance analy-
sis among groups of Material B and parental and
control vars

Gener.	F ₆ (1984)			F ₇ (1985)		
	No. ²⁾	Mean	D-test ³⁾	No.	Mean	D-test
1	8	4.29±0.59	a	9	2.81±0.58	a
2	7	5.38±0.52	a b	10	3.80±0.31	a b
3	7	5.38±0.27	a b	7	3.48±0.20	a b
4	12	6.42±0.50	b	12	4.36±0.44	b
5	5	8.13±0.74	c	7	6.33±0.73	c
6	7	8.57±0.51	c	10	6.90±0.34	c
7	13	8.28±0.38	c	13	6.90±0.29	c
8	7	8.24±0.58	c	11	7.09±0.44	c
Total	66	6.86±0.23		79	5.28±0.24	

Control vars

Sensho	2.7(2—5) ⁴⁾	2.0(1—3)
Kamenoo	10.0(10)	9.0(8-10)
Ginga	7.7(7—9)	3.7(3—4)

Variance analysis

Generation	F ₆		F ₇	
	df	MS	df	MS
Main effect				
A Spray inoculation	1	131.27** ⁵⁾	1	208.37**
B Phenol reaction	1	9.80*	1	13.06*
C Sheath test	1	2.18	1	2.17
Error (residual)	62	2.18	75	1.91

Secondary interaction
of significant level⁶⁾

No No

1) Year of experiment carried out. 2) Number of used line. 3)
Duncan's range test. 4) Mean and range. 5) * Significant at
5 % and ** at 1 % level. 6) Estimated with each two ones.

つと考えられ、ダンカン比較がこれを明示している。第
4-1表における AF₈ の噴霧接種×葉鞘検定が唯一の例
外である。噴霧接種R群内では *Pi-se-1* による差は認め
られず、S群内ではその有意差が認められた。

考察の項において必要に応じさらに詳しく述べる。

V 考 察

イネのいもち病抵抗性の研究は一般的に、真性抵抗性
と圃場抵抗性とに区分して進められてきた。真性抵抗性
遺伝子³⁷⁾ (質的抵抗性遺伝子³⁹⁾ の同定・分析は圃場抵

第4—3表 材料Cにおける区分間の自然発病程度の比較とその要因分析

Tab. 4-3 Comparison of disease severity degree of leaf blast under natural infection and variance analysis among groups of Material C and parental and control vars

Gener.	F ₆ (1984) ¹⁾			F ₇ (1985)		
	No. ²⁾	Mean	D-test ³⁾	No.	Mean	D-test
1	22	4.02±0.39	a	25	2.33±0.29	a
2	9	4.70±0.60	a	8	2.44±0.55	a
3	5	4.87±0.97	a b	7	2.57±0.46	a
4	7	7.29±0.73	b c d	7	3.95±0.44	b
5	3	6.78±1.42	b c d	4	5.17±0.65	b c
6	4	6.83±0.32	b c d	4	5.42±0.48	b c
7	4	8.25±0.63	c d	4	6.42±0.66	c
8	3	9.56±0.29	d	3	7.78±0.87	c
Total	57	5.53±0.32		62	3.51±0.26	

Control vars

Sensho	1.7(0—3) ⁴⁾	1.7(1—2)
Ginga	8.0(7—9)	4.7(4—5)
Kamenoo	9.7(7-10)	8.3(7—9)

Variance analysis

Generation		F ₆		F ₇	
Source of variance		df	MS	df	MS
Main effect	A Spray inoculation	1	96.25** ⁵⁾	1	131.63**
	B Phenol reaction	1	56.17**	1	33.34**
	C Sheath test	1	54.28**	1	20.67**
	Error (residual)	53	2.26	58	1.30

Secondary interaction of significant level⁶⁾

No No

1) Year of experiment carried out. 2) Number of used line. 3) Duncan's range test. 4) Mean and range. 5) * Significant at 5% and ** at 1% level. 6) Estimated with each two ones.

抗性遺伝子(量的抵抗性遺伝子)よりも容易である。真性抵抗性遺伝子はレース特異的で、それを識別する適当なレースの人工接種により検出・同定が行われている^{40,61)}。人工接種に対する反応は安定し、育種上の利用方法も種々論議されている⁵⁰⁾。

一方真性抵抗性遺伝子による品種型の同じ品種の中に、栽培条件の異なる多くの地域で、永い年月の間いもち病の被害程度が相対的に低い品種がある。これらの品種は圃場抵抗性品種^{8,10,11)}と呼ばれ、それを支配する遺伝子にはレース非特異的な抵抗性が期待されていた。し

第4—4表 材料Dにおける区分間の自然発病程度の比較とその要因分析

Tab. 4-4 Comparison of disease severity degree of leaf blast under natural infection and variance analysis among groups of Material C and parental and control vars

Gener.	F ₆ (1983) ¹⁾			F ₇ (1984)		
	Group	No. ²⁾	Mean	D-test ³⁾	No.	Mean
1-1	11	1.91±0.45	a	11	1.21±0.25	a
1-2	7	2.21±0.42	a b	7	1.67±0.75	a
2-1	5	1.70±0.46	a	5	1.13±0.34	a
2-2	3	2.00±0.76	a b	3	0.55±0.22	a
3-1	10	2.85±0.36	a b	9	1.96±0.36	a
3-2	6	1.58±0.24	a	6	1.17±0.22	a
4-1	2	2.25±0.75	a b	2	1.50±0.50	a
4-2	1	2.00	a b	1	1.33	a
5-1	6	4.58±1.06	c d	6	6.06±1.00	b c
5-2	9	4.72±0.68	c d	9	6.37±0.70	b c
6-1	4	4.00±0.54	a b c d	4	4.91±0.76	b
6-2	6	6.08±1.17	d	7	7.91±0.56	c d
7-1	8	5.00±0.76	c d	7	8.19±0.81	c d
7-2	7	5.79±1.38	d	7	6.91±1.30	b c d
8-1	6	4.27±0.84	b c d	6	7.07±1.46	b c d
8-2	5	6.10±0.84	d	5	9.11±0.19	d
Total	96	3.81±0.25		95	4.48±0.36	

Control vars

<i>la</i> -Sensho	2.0(1—3) ⁴⁾	3.1(3—4)
Fujisaka No.5	2.5(2—3)	2.0(1—3)
Sensho	2.0(1—3)	2.8(2—3)
Kamenoo	7.5(5—9)	10.0(10)

Variance analysis

Generation		F ₇		F ₈	
Source of variance		df	MS	df	MS
Main effect	A <i>Pi-i</i> vs +	1	242.01** ⁵⁾	1	781.26**
	B Phenol reaction	1	18.33*	1	43.98**
	C Sheath test	1	16.92*	1	38.53**
	D Shedding	1	13.45*	1	41.11**
	Error (residual)	91	3.11	90	2.47

Secondary interaction of significant level⁶⁾

No No

1) Year of experiment carried out. 2) Number of used line. 3) Duncan's range test. 4) Mean and range. 5) * Significant at 5 % and ** at 1 % level. 6) Estimated with each two ones.

第5表 要因内2群間, 戦捷・亀の尾間の発病程度差および各要因の抵抗効果度
 Tab. 5 Difference between two groups of each source of variance and between Sensho and Kamenoo in disease severity degree and effectiveness of each source of variance in %

Material and Generation	Spray inocu.		Phenol reaction		Sheath test		Shedding		Sensho vs Kamenoo B ³⁾
	A ¹⁾	A/B ²⁾	A	A/B	A	A/B	A	A/B	
A F ₇	2.09	(57)	1.20	(32)	0.86	(23)	0.59	(16)	3.7*
A F ₈	2.54	(51)	0.59	(12)	0.34	(9)	0.85	(17)	5.0*
A F ₉	2.87	(43)	1.17	(18)	0.15	(2)	0.75	(11)	6.7*
B F ₆	2.82	(39)	0.78	(11)	0.36	(5)	—		7.3
B F ₇	3.26	(47)	0.87	(12)	0.08	(1)	—		7.0
C F ₆	3.02	(38)	1.01	(13)	1.05	(13)	—		8.0
C F ₇	3.40	(52)	1.53	(23)	1.22	(19)	—		6.0
D F ₇	3.18	(58)	0.88	(16)	0.89	(16)	0.75	(14)	5.5
D F ₈	5.75	(80)	1.36	(19)	1.33	(19)	1.32	(18)	7.2

1) Difference between two groups in mean disease severity degree. 2) Effectiveness in % . 3) Difference between Sensho and Kamenoo. * Different between *la*-Sensho and *la*-Kamenoo

第6表 噴霧接種による区分間の自然発病程度の比較

Tab. 6 Comparison of disease severity degree of leaf blast under natural infection among two groups, Spray R and S.

Material, Generation and group	Disease severity degree										Total	Mean	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10			
A F ₈	Spray R	2	2	12	26	8	12	7				69	4.25±0.18
	Spray S				3	3	5	8	12	5		36	6.79±0.25
	Total	2	2	12	29	11	17	15	12	5		105	5.12±0.19
	P. C. Vars*		S1	S1	S1	G1	G1	G1	K1	K1			
B F ₇	Spray R	1	4	12	9	7	1	2	2			38	3.59±0.24
	Spray S		1	0	0	4	8	9	13	5	1	41	6.85±0.22
	Total	1	5	12	9	11	9	11	15	5	1	79	5.28±0.24
	P. C. Vars	S	S	SG	G	G			K	K			
C F ₇	Spray R	8	13	11	7	6	1	1				47	2.62±0.21
	Spray S				1	3	5	3	1	1	1	15	6.09±0.39
	Total	8	13	11	8	9	6	4	1	1	1	62	3.51±0.26
	P. C. Vars	S	S		G	G	G	K	K	K	K		
D F ₈	<i>Pi-i</i>	23	14	4	2	0	1					44	1.39±0.16
	<i>Pi-i</i> ⁺		2	1	6	4	4	5	6	10	13	51	7.18±0.34
	Total	23	16	5	8	4	5	5	6	10	13	95	4.48±0.36
	P. C. Vars	F	FS	FS		G	G	G	G		K		

*) S stands for Sensho, S1 for *la*-Sensho, G for Ginga, G1 for *la*-Ginga, K for Kamenoo, K1 for *la*-Kamenoo, F for Fujisaka No. 5, respectively.

かし人工接種に対する反応が諸条件により大きく変動するため、圃場抵抗性遺伝子の検出・同定は真性抵抗性遺伝子よりも困難である。圃場抵抗性品種が自然発病下で認定されたように、多くの圃場抵抗性遺伝子が、連鎖分析・転座分析を利用し、圃場の自然発病条件下で指摘された。しかし接種方法、菌系、材料苗の育成法、生育期さらに接種温度条件^{30,44}等が研究され、人工接種による抵抗性遺伝子の分析は次第にその範囲が拡大された。

いもち病抵抗性の程度を、噴霧接種により比較する研究は早くから行われている。鑄方²⁹は戦捷を含む約50品種に単離菌を接種し、発生した病斑数により「抵抗性階級」を免疫・最強・強・中・弱・最弱に区分した。試験3ケ年とも最強と評価されたのは戦捷だけで、同時に行われた圃場試験でも抜群の抵抗性を示した。また戦捷では病斑の拡大が認められなかった。人工接種により抵抗性判定する場合、病斑数のみを基準とするのは方法上困難が多い。そのため病斑内外部の形態・変色等を総合した病斑型が基準として定められた。病斑型（感染型）は外国イネを含む広い範囲の品種、栽培条件の下に共通する基準^{3,4,51,60}として設けられた。安定した抵抗性病斑型はレース判別^{23,24,61}の基準となり、また真性抵抗性遺伝子の識別、同定³⁹に用いられる。戦捷の真性抵抗性遺伝子は新2号型、その高度な抵抗性は圃場抵抗性と認定され¹¹、定量的に他品種と比較されている^{27,48,60,62}。

高橋⁵⁵は葉鞘検定との比較のため、戦捷と亀の尾の第5葉期の苗50本に、菌系北-1を噴霧接種し第7表に引用した結果を得た。頻度の高い病斑型（感染型³）は戦捷では b, yb (R)、亀の尾では ybg, w (S) である。病斑型による両品種の判別の確度は相当高い。戦捷に認められた ybg 型は細長い場合が多く、亀の尾の丸形病斑とは識別できる。戦捷と近縁の黒禾では、*Pi-kur-1*²²が噴霧接種に反応し、圃場抵抗性に大きい役割を示す。黒禾の病斑型は戦捷に類似し、戦捷の高度抵抗性遺伝子の病斑型による分析が可能と考えられる。

作物の病害抵抗性は生育期により変化する場合がある。本論文の噴霧接種は生育の進んだ第8葉期を用い、抵抗性のやや高い状態で分析が行われた。注射接種³⁰は噴霧接種よりも若い葉を用いて、抵抗効果の低い遺伝子の分析を可能にした。生育期により抵抗性の逆になるイネ品種群⁵³の遺伝子は、まだ分析の対象とされていない。

研53-33の噴霧接種に対する戦捷の反応は、材料Aで1対主動抵抗性遺伝子（噴霧接種）と2対補足遺伝子、材料Bで1対主動抵抗性遺伝子（噴霧接種）とそれぞれ少数

第7表 戦捷、亀の尾の H-1 噴霧接種に対する病斑型（高橋⁵⁵）

Tab. 7 Reaction of individual seedlings of two varieties, Sensho and Kamenno, to the spray inoculation with H-1, cited from Takahashi⁵⁵

Variety	Number of seedlings exhibiting respective lesion type			
	0	b or yb	large b or small bg	ybg or w
	R	R	M	S
Sensho	8	27	11	4
Kamenoo	3	1	3	43

遺伝子の支配が推定された。戦捷の抵抗性遺伝子（噴霧接種）が少数である事は、戦捷を片親とする育成品種陸稲農林糯4号、同26号の研究からもうかがわれた。両品種は *Pi-se-1* を持ち¹⁹、圃場における自然発病の抵抗性も戦捷と同じ、またはそれより強い。戦捷の高度圃場抵抗性を保持する品種と考えられる。阿部ら^{1,2}の研53-33噴霧接種による F₂ 分析では1対または2対遺伝子支配が、F₃ 分析では3対遺伝子（その1対の作用力は他の2倍）が推定された。以上から抵抗効果の比較的大きい1対の抵抗性遺伝子（噴霧接種）が推定できる。この遺伝子は *Ph*, *Pi-se-1* とは独立である。脱粒性遺伝子とは連鎖の可能性がある。戦捷には *Ph*, *lg* と独立の台湾レース22, 25抵抗性遺伝子²⁸があり、また圃場抵抗性と連鎖する遺伝子が多い²⁶ので、密接な連鎖を示す標識遺伝子が期待できる。

戦捷の葉いもち病抵抗性遺伝子のうち、*lg*, *Ph* 付近の連鎖ブロックが特に効果の大きい事は既に認められている。本報告と同じ方法で計算した抵抗効果度は、前報²⁰によれば *Ph* で約40%、東・斎藤²⁶によれば *Ph* で31%、*lg* で32%である。第5表材料A, Bにおいては上記よりは低く30~10%である。抵抗性遺伝子（噴霧接種）の60~40%よりもその効果は小さい。*Ph* 連鎖抵抗性遺伝子の他に、抵抗性遺伝子（噴霧接種）（群）があり、この2つを加算すると60%台の大きい抵抗効果度を持つと推定された。

人工接種により遺伝子を識別する場合、接種方法、接種条件が判定にどのような相違をもたらすかが問題とな

第8表 銀河×藤坂5号 F₂ の研54-04による葉鞘検定 (未発表)
 Tab. 8 Segregation of blast resistance to Ken 54-04 among F₂ plants of Ginga×Fujisaka No.5 (unpublished)

Parental vars and pedigree	Highest degree of phyphal growth (H. D.)							
	1	2	3	4	6	8	12-	Total
Ginga	25	7	1					33
F ₁	6	0	1					7
Fujisaka No.5	37	10	1					48
F ₂	283	50	2	4	9	6	1	355
R vs S observed		R=335			S=20			355
expected 15:1		332.8			22.2			355.0*

*) $\chi^2=0.233$ df=1 P=0.7-0.50

る。本報告において抵抗性遺伝子(噴霧接種)と、葉鞘検定に反応する *Pi-se-1* とは独立である。高橋⁵⁶⁾は本邦農業技術研究所、米国 USDA の噴霧接種判定と葉鞘接種とを比較した。それによれば同じ判定品種および菌系を用いた437例のうち、両所噴霧接種と葉鞘接種とが一致したのは267例(61.1%)、反対の判定が50例(11.4%)である。噴霧接種と葉鞘接種とで、逆の結果を得た50例は特定の品種、菌系に集中している。これは検出される抵抗遺伝子(系)が、接種方法によって異なる場合のある事を意味し、その可能性については清沢^{35,38)}も言及している。戦捷¹⁴⁾、黒禾²²⁾、Zenith¹⁶⁾、および Tadukan (未発表)等の特定品種の交配後代で *Pi-se-1*、*Pi-kur-2* およびそれに類似する遺伝子(系)の関与する場合は、葉鞘検定の分析結果と噴霧、注射接種とは独立となる。しかしそのほかの場合は高橋^{55,57)}が噴霧接種との対比で証明したように、真性抵抗性遺伝子の高度な抵抗性はいうまでもなく、特に低—中程度の抵抗性の検定には有力な方法である。戦捷のいもち病抵抗性遺伝子 *Pi-se-1* は、畑晩播自然発病に抵抗効果を持つが、多くの場合本報告の他の要因より低い抵抗効果度を示した。黒禾²²⁾の *Pi-kur-2* の場合も *Pi-kur-1* の60%に比べ17%と抵抗効果度は低かった。

レース判定基準設定の噴霧接種²³⁾によると、戦捷は銀河と同じかあるいはより強く、研53-33にはRとS、研54-04には共にRと判定された。研53-33の噴霧接種に対してより罹病性の系統が材料Cに見いだされ、銀河は戦捷と異なる抵抗性遺伝子(噴霧接種)を持つことが判明した。銀河×戦捷の 137 F₂ 個体は葉鞘検定で研54-04(レー

ス番号003)に対し全部R(未発表)で、両品種に共通の抵抗性遺伝子(系)が推定された。第8表の研54-04の葉鞘検定による銀河×藤坂5号 F₂ 分析では、藤坂5号の *Pi-i* と共に銀河に抵抗性遺伝子1対が推定できる。同じ材料の噴霧接種でも 197 F₂ 個体のうち9個体が両親品種よりも弱い病斑型を示し、この推定が確かめられた。第9表の研54-04葉鞘接種による、藤坂5号×戦捷の F₂ 分析においても、両親品種より弱い個体が分離する。銀河は戦捷の研54-04に対する抵抗性遺伝子の1対を共通に持つと考えられる。Kiyosawa³⁵⁾の同菌系注射接種によれば、1対遺伝子が主効果を示し、それを補足する2対遺伝子が推定されている。銀河の圃場抵抗性は戦捷よりやや低いとされ^{10,11)}、葉鞘検定においてもこの差は認められた¹⁵⁾。これは両品種の抵抗性遺伝子(噴霧接種)の他に、*Ph* 連鎖抵抗性遺伝子および *Pi-se-1* の

第9表 藤坂5号×戦捷 F₂ の研54-04による葉鞘検定 (未発表)

Tab. 9 Segregation of blast resistance to Ken 54-04 by theath test among F₂ plants of Fujisaka No.5×Sensho (unpublished)

Parental vars and pedigree	Highest degree of phyphal growth (H. D.)							
	1	2	3	4	6	8	12-	Total
Fujisaka No.5	11							11
Sensho	9							9
F ₂	106	4	2	3	3	2	0	120

欠除が原因と考えられる。しかし銀河には研54-04に1対の抵抗性遺伝子もあり、亀の尾よりは畑晩播自然発病に対して高い抵抗性を示す。

品種育成過程で戦捷の圃場抵抗性遺伝子が導入されない場合、あるいはレース変異で抵抗性遺伝子が効果を失えば、当然抵抗力は低下する。材料A、Bの例では戦捷の抵抗性遺伝子（噴霧接種）が失効すると、第6表のR群の分布からS群の分布に移行した。そして高度抵抗性系統は戦捷程度から、銀河程度に低下した。材料Cでは銀河の抵抗性遺伝子（噴霧接種）もR群に含まれているが、S群には銀河程度の系統が分布した。これは銀河の抵抗性遺伝子（噴霧接種）の効果が、戦捷の *Ph* 連鎖抵抗性遺伝子、*Pi-se-1* の相加効果に近いと考えられる。材料Dの *Pi-i*⁺ 群内には戦捷の抵抗性遺伝子群がそのまま残るので戦捷、銀河、亀の尾の範囲に分布した。真性抵抗性遺伝子の崩壊程には壊滅的ではないが、戦捷の1対あるいは少数対の遺伝子支配による部分の崩壊で、圃場抵抗性は高度から中程度に低下する。本邦において戦捷は *rr*、銀河は *r* と評価されている^{10,11}。しかしIRRI（フィリピン）では共にSと判定された⁵²。戦捷の抵抗性遺伝子（噴霧接種）の崩壊と考えられる。同じ現象は黒禾の *Pi-kur-1* について報告された^{22,52}。

戦捷の抵抗性遺伝子（噴霧接種）、黒禾の *Pi-kur-1* の崩壊、また抵抗性果度の低い *Pi-se-1*、*Pi-kur-2* にも認められるレース特異性^{14,22}は、真性抵抗性遺伝子、圃場抵抗性遺伝子の共に菌系特異性であることを示す。「抵抗性・罹病性は抵抗の程度の相対的な差」⁵⁷であり、両者の違いは人工接種による同定、検出の難易ということになる。圃場抵抗性の菌系特異性を示す報告は次第に多くなっている^{12,62}。圃場抵抗性の地域による変動¹¹はありうると考えられる。

VI 摘 要

(1) 戦捷、銀河、藤坂5号、亀の尾、もつれ戦捷、もつれ銀河、もつれ亀の尾を親品種とし、交配後代4材料の同質に近い系統を育成した。材料A：もつれ戦捷×亀の尾、もつれ亀の尾×戦捷の F_2 でもつれ個体を選び、 F_3 以降1系統1株を育成し F_7 、 F_8 、 F_9 を供試した。材料B：材料Aの交配組合せから、 F_3 で正常系統を選び、 F_4 以降1系統1株を育成した F_6 、 F_7 を供試した。材料C：もつれ戦捷×銀河、もつれ銀河×戦捷から材料Bと同じ方法で正常系統を育成し、 F_6 、 F_7 を供試した。材料D：もつれ戦捷×藤坂5号の F_2 を無作為に選び、 F_3

以降は1系統1株を育成し、 F_8 、 F_9 を供試した。

(2) 次の形質、遺伝子を各系統について検定あるいは同定した。1) 研53-33の噴霧接種に対する反応によりR、Sに区分。*Pi-i* は長64-08の噴霧接種により同定。2) *Ph* の同定。3) 研53-33の葉鞘検定に対する反応によりR、Sに区分。4) 脱粒性の難、易。

(3) 各材料の系統を上記の4要因により16群に、脱粒性を除く3要因により8群に区分し、次の遺伝子およびその作用が推定された(第2表)。1) 戦捷は1対あるいはそれを補足する2対の、研53-33に対する抵抗性遺伝子（噴霧接種）を持つ。銀河は同菌に対する抵抗程度の戦捷よりやや低い抵抗性遺伝子（噴霧接種）を持つ。戦捷のこの遺伝子（群）は *Ph*、*Pi-se-1* と独立、脱粒性遺伝子（群）とは連鎖の可能性が高い。2) *Ph* は *Pi-se-1* および脱粒性遺伝子と独立である。3) *Pi-se-1* は脱粒性遺伝子と独立である。

(4) 各系統の畑晩播自然発病程度より、各群の平均値を求めそのダンカン多重検定を行った。さらに分散分析法により要因を分析した(第4、5、6表)。1) 戦捷の研53-33に対する抵抗性遺伝子（噴霧接種）は発病抵抗に最も大きい効果を示した。2) *Ph* 連鎖ブロックは上記遺伝子よりその効果は低かった。3) *Pi-se-1* の効果は更に低かった。4) 脱粒性連鎖ブロックは *Ph* 連鎖ブロックに近い効果を示した。5) 各要因の第2次効果はほとんどの場合認められず、抵抗作用の相加効果が期待され、ダンカン比較がそれを示した。6) 戦捷の研53-33に対する抵抗性遺伝子（噴霧接種）が崩壊した場合、銀河程度まで発病抵抗が低下することが知られた。7) 銀河は戦捷と異なる研53-33に対する抵抗性遺伝子（噴霧接種）と、戦捷と共通する班54-04に対する1対の抵抗遺伝子を持つ。

謝 辞

永い間有益な討議を賜った高橋先生、終始優れた技術をもって実験をすすめて戴いた斎藤澄子技官に深甚の謝意を申し上げます。永い年月この研究を支えて戴きました多くの人々に感謝いたします。

引用文献

- 1) 阿部祥治・清沢茂久・小野信一(1974). 茨城農試報 15: 47-64.
- 2) 阿部祥治・須賀立夫・小野信一(1976). 茨城農試報 17: 67-76.

- 3) 鏡谷大節(1955). 栃内・福土両教授還暦記念論文集 197-201.
- 4) 鏡谷大節(1959). 東北農試報 17 : 1-101.
- 5) 浅賀宏一(1981). 農事試研報 35 : 51-138. Asaga, K. J. Cent. Agr. Exp. St. (with English summary)
- 6) Baluch, Ahmed, Ali (1983). Master Degree Thesis of Yamagata university. 25 pp.
- 7) Chang, T. M. and Hsieh, S. C. (1965). Jour. Taiwan Agr. Res. 14 : 1-10.
- 8) Eezuka, A. (1972). Rev. Plant Protec. Res. 5 : 1-21.
- 9) 江塚昭典(1977・78). 今日の農薬21(12) : 40-45, 22(1) : 70-76, 22(2) : 74-79.
- 10) Ezuka, A. (1979). In Proceedings of the Blast Workshop IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines. 27-48.
- 11) 江塚昭典(1980). イネのいもち病抵抗性育種(山崎・高坂編著) 博友社 東京 251-284.
- 12) 江塚昭典・鳥山国士(1987). 農業技術 42 : 337-340.
- 13) 後藤岩三郎(1965). 日植病報 30 : 70.
- 14) Goto, I. (1970). Ann. Phytopath. Soc. Japan 36 : 304-231.
- 15) 後藤岩三郎(1973). 日植病報 39 : 35-41.
- 16) Goto, I. (1976). Ann. Phytopath. Soc. Japan 42 : 253-260.
- 17) Goto, I. (1978). Ann. Phytopath. Soc. Japan 44 : 447-455.
- 18) Goto, I., Jaw, Y. L. and Baluch, Ahmad Ali (1981). Ann. Phytopath. Soc. 47 : 252-254.
- 19) 後藤岩三郎・バルチ アフメッド アリ(1983). 山形大紀要(農学) 9 : 121-125.
- 20) 後藤岩三郎・バルチ アフメッド アリ(1984). 山形大紀要(農学) 9 : 273-283.
- 21) 後藤岩三郎・佐山 充(1985). 日植病報 51 : 318.
- 22) 後藤岩三郎(1988). 日植病報 54 : 460-465.
- 23) 後藤和夫ら(1961). 病害虫発生予察特別報告 5 : 1-89.
- 24) Goto, K. *et al.* (1967). Ann. Phytopath. Soc. Japan 33 (Extra Issue) : 1-87.
- 25) 東 正昭・榊淵欽也(1978). 育雑 28 : 277-286.
- 26) 東 正昭・斎藤 滋(1985). 育雑 35 : 438-448.
- 27) 平野哲也・松本 顕(1973). 農林水産技術会議研究成果 63 : 113-126.
- 28) Hsieh, S. H., Lin, M. H. and Liang, H. L. (1967). Bot. Bull. Acad. Sinica 8 : 255-266.
- 29) 鋳方末彦・松浦 義・田口重良(1931). 農林省農事改良資料 20 : 140 pp.
- 30) 井辺時雄・松本省平(1985). 育雑 35 : 332-339.
- 31) Ito, R. (1965). In The Rice Blast Disease. IRRI The Johns Hopkins Press, Baltimore, Maryland pp. 361-377.
- 32) 岩槻信治(1942). 育種研究 1 : 25-41.
- 33) 木下俊郎(1982). イネ遺伝子分析の現状(大村武編) イネ遺伝子研究班発行 11-28.
- 34) Kinoshita, S. (1984). Rice Genetics Newsletter 1 : 28-91.
- 35) Kiyosawa, S. (1970). Bull. Natl. Inst. Agr. Sci. D 21 : 73-105.
- 36) 清沢茂久(1970). 日植病報 36 : 325-333.
- 37) 清沢茂久(1970). 農業技術 25 : 95-97.
- 38) Kiyosawa, S. (1972). In Rice Breeding. IRRI Los Banos, Philippines. pp 203-225.
- 39) 清沢茂久(1974). 農技研資 D 1 : 1-58.
- 40) 清沢茂久・相原次郎・井上正勝・松本範裕(1979). 育雑 29 : 77-83, 166-170.
- 41) 鋳塚喜久治(1942) : 育種研究 1 : 43-52.
- 42) 丸山清明・菊池文雄・横尾政雄(1983). 農技研報 D 37 : 1-31.
- 43) 森元 武(1980). イネのいもち病と抵抗性育種(山崎・高坂編著) 博友社 東京 25-34.
- 44) 茂木静夫・内藤秀樹(1981). 昭和56年度九州農試年報 : 29-35.
- 45) Nagao, S. and Takahashi, M. (1963). J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 53 : 72-130.
- 46) 中森栄一(1936). 農及園 11 : 823-834.
- 47) 西村米八(1961). 農技研報告 D 9 : 171-235.
- 48) 中西 勇・西岡幹弘(1972). 農作物有害動物発生予察特別報告 24 : 108-115.
- 49) Oka, H. I. and Lin, K. M. (1957). Japan J. Genet. 32 : 20-27.
- 50) 岡部四郎・清沢茂久(1980). イネのいもち病と抵抗性育種(山崎・高坂編著) 博友社 東京 440-472.
- 51) 小野小三郎(1953). 北陸農業研究 2 : 1-77.
- 52) Ou, S. H. (1979). In Proceedings of the rice blast workshop IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines. pp 81-137.
- 53) 進藤敬助(1980). イネのいもち病と抵抗性育種(山

- 崎・高坂編著) 博友社 東京 320.
- 54) 篠田治躬・鳥山国土・柚木利文・江塚昭典・桜井義郎(1971). 中国農試報 A20:1-25.
- 55) 高橋喜夫(1951). 北海道農試報 3:1-65.
- 56) Takahashi, Y. (1965). Ann. Phytopath. Soc. Japan 33 (Extra Issue): 89-114.
- 57) 高橋喜夫・後藤岩三郎(1967). 育種学最近の進歩 8:79-87.
- 58) 武田和義(1982). イネ遺伝子分析の現状(大村武編) イネ遺伝子研究班発行 39-45.
- 59) 氏原光二(1951). 愛知県農試彙報 5:11-24.
- 60) 氏原光二・中西 勇(1953). 愛知県農試彙報 7:15-30.
- 61) Yamada, M. *et al.* (1976). Ann. Phytopath. Soc. Japan 42:216-219.
- 62) 八重樫博志(1973). 農林水産技術会議研究成果 63:203-208.
- 63) 柚木利文・江塚昭典・守中 正・桜井義郎・篠田治躬・鳥山国土(1970). 中国農試報 E6:21-41.