

Ryoichi IKEDA and Chukichi KANEDA : Genetic Relationships of Brown Planthopper Resistance to Dwarf Disease and Stripe Disease Resistance in Rice. (English summary on p. 184)

イネのトビイロウンカ抵抗性と萎縮病・縞葉枯病抵抗性の遺伝関係

池田 良一・金田 忠吉
(農業研究センター作物第一部・鴻巣市)

イネのトビイロウンカ抵抗性と萎縮病ならびに縞葉枯病抵抗性の連鎖関係を明らかにするため、トビイロウンカ抵抗性 (Mudgo 由来) 中間母本系統関東 PL 2, ツマグロヨコバイおよび萎縮病抵抗性 (白米粉由来) 中間母本系統関東 PL 3, 縞葉枯病抵抗性 (Modan 由来) 品種ミネユタカおよび感受性比較品種日本晴の間で相互交配を行ない、各 F_3 系統において上記 3 病虫害に対する抵抗性検定を実施した。まずトビイロウンカ抵抗性遺伝子 *Bph 1* と萎縮病抵抗性遺伝子は互いに独立であることがわかった。また関東 PL 2 および関東 PL 3 がいずれも縞葉枯病抵抗性を示すので、これら 2 系統の縞葉枯病抵抗性に関する遺伝子分析を行なった。その結果、関東 PL 2 は 3 対の同義遺伝子に、関東 PL 3 はミネユタカの St_2^1 と密接に連鎖している 1 対の遺伝子にそれぞれ支配されていることが明らかにされた。最後に、*Bph 1* と関東 PL 2 の 3 対の縞葉枯病抵抗性遺伝子も互いに独立であった。これらの結果から、トビイロウンカ、萎縮病および縞葉枯病に対する複合抵抗性の集積は実現可能であると結論できた。一方、関東 PL 2 の 3 対の縞葉枯病抵抗性遺伝子はいずれも St_2^1 とは別の遺伝子であると推定された。

緒 言

1978 年に、わが国最初のトビイロウンカ (*Nilaparvata lugens* Stål.) 抵抗性中間母本系統、関東 PL 1 および関東 PL 2 が育成・公表された。これら 2 系統は、いずれもインド品種 Mudgo に由来する抵抗性遺伝子 *Bph 1* をもち、さらに関東 PL 2 は縞葉枯病抵抗性も併せもつものである (金田ら, 1979)。

同年、ツマグロヨコバイ (*Nephotettix cincticeps* Uhler.) および萎縮病抵抗性中間母本系統、関東 PL 3 もわが国初の試みとして育成・公表された。この系統は、遺伝子源品種白米粉のもつ 2 対の優性抵抗性遺伝子のうち 1 対だけを取り込んだものであり (小林ら, 1979)、関東 PL 2 と同様に縞葉枯病に対しても抵抗性を示す。

一方、縞葉枯病抵抗性の遺伝研究は、鷲尾ら (1967) によって始められ、日本陸稲の抵抗性が 2 対の優性補足遺伝子 St_1 および St_2 (WASHIO *et al.*, 1968 a) に、外国稲の抵抗性が劣性に近い 1 対の不完全優性遺伝子 St_2^1 (WASHIO *et al.*, 1968 b, 鷲尾ら, 1968) に支配されていると推定された。ミネユタカは、パキスタン品種 Modan に由来する St_2^1 をもつわが国初の縞葉枯病抵抗性品種である (鳥山ら, 1972)。

将来、トビイロウンカ、萎縮病および縞葉枯病に対する複合抵抗性品種を育成するための基礎的知見として、これら 3 病虫害抵抗性遺伝子間の連鎖関係を明らかにしておく必要がある。

本報告では、上記 3 病虫害抵抗性の遺伝関係の解明と共に、遺伝子源を異にする縞葉枯病抵抗性遺伝子の相互関係について論述する。

材料および方法

1979年に、関東 PL 2, 関東 PL 3, ミネユタカおよび日本晴の間で相互交配を行ない、同年秋から翌春にかけて温室内で F_1 の世代促進栽培を行なった。1980年には、各組合せの F_2 集団を圃場に栽培し、同年秋からトビロウカおよび萎縮病の抵抗性検定を、また 1981年に圃場で縞葉枯病抵抗性検定をそれぞれ F_3 系統で実施した。

(1) トビロウカ抵抗性検定

検定は、PATHAK *et al.* (1969) の集団幼苗検定法に基づく金田 (1975) の改良法によるが、従来のような飼育室内での検定ではなく、ガラス室内に設置した育苗器を利用して実施された。これは、飼育室内での検定の際に光量不足によって生じるとされる萎凋株の出現を抑え、かつ一度に大量のイネ幼苗を検定できるように工夫されたものである。この育苗器 (容量 $132.5 \times 102.5 \times 165.0$ cm) によれば、移植機用苗箱 ($60.0 \times 30.0 \times 3.3$ cm) 3 箱 (計 180 系統, 各 17 株, 催芽播) を 1 組として 6 組 (合計 1,080 系統) を同時に検定することができる。各苗箱には、抵抗性, 感受性の比較品種として関東 PL 2 および日本晴を各 2 反復挿入した。

第 1 本葉展開前のイネ幼苗に 2~3 令の野生型トビロウカ (バイオタイプ I) を苗 1 株あたり 5~7 頭放飼, 感受性比較品種の日本晴が全株枯死する 7~10 日後に F_3 系統の抵抗性判定を行なった。

(2) 萎縮病抵抗性検定

小林ら (1979) の方法にしたがって萎縮病抵抗性検定を行なった。プラスチック製小型苗箱 ($26.5 \times 15.5 \times 3.0$ cm) 1 箱当り F_3 系統 14, 比較品種の日本晴 (感受性) および関東 PL 3 (抵抗性) をそれぞれ 4 および 2 反復とする計 20 系統を, 1 系統 1 列 15 株として催芽播きし, 第 1 本葉展開前に 2 苗箱ずつ飼育箱に入れ, 飼育室内 ($23^\circ\text{C} - 27^\circ\text{C}$ 変温, 16 時間日長) で萎縮病ウイルス保毒ツマグロヨコバイ成虫を苗あたり 1 頭 24 時間放飼した。ヨコバイ回収後, 温室内のバットに移植し, 1 カ月後に発病調査を行なった。検定に用いた保毒虫は, あらかじめ 1 令虫の時に萎縮病株で 24 時間獲得吸汁させたものであり, 吸汁後 18~21 日経過し, 十分ウイルス伝搬可能と思われる成虫である。

(3) 縞葉枯病抵抗性検定

埼玉県鴻巣市にある農事試験場 (現農業研究センター) 水田圃場では通常 6 月初旬までに移植しさえすれば感受性品種にはほぼ 100% の縞葉枯病発病株が認められるので, 早植え栽培による圃場検定を行なった。1981 年 6 月 2 日に, 約 2,300 の F_3 系統について 1 系統 20 株, 1 列栽培とし, 栽植密度 30×18 cm の 1 本植えで本田に移植した。感受性比較品種として日本晴およびツクシバレを 20 列に 1 回交互に, また抵抗性比較品種として関東 PL 2, 関東 PL 3 およびミネユタカを 50 列に 1 回交互に入れて圃場内における発病状況を確認した。発病調査は, 感受性比較品種が配置場所にかかわらず, いずれの列でも 100% に近い発病株率を示すまで 3 回実施された (7 月 17 日, 8 月 3~5 日および 9 月 12~20 日)。調査にあたっては, 少しでも病徴の認められた株を発病株とした。

なお, 2 形質間の独立性の検定については, SNEDECOR (1956) の方法にしたがって算定した。

結 果

(1) トビロウカ抵抗性と萎縮病抵抗性の連鎖関係

トビロウカ抵抗性遺伝子 *Bph 1* と関東 PL 3 の萎縮抵抗性遺伝子との連鎖関係を明らかにするため, 関東 PL 2 と関東 PL 3 の間の正逆交配に由来する F_3 系統 190 および 174 に対して,

Table 1. Segregations of F₃ lines of Kanto PL 2/Kanto PL 3 and Kanto PL 3/ Kanto PL 2 in the reactions to brown planthopper and dwarf disease, with results of the χ^2 tests

Reaction to dwarf disease	Reaction to brown planthopper				Goodness of fit				
	Resistant	Segregating	Susceptible	Total	Item	Ratio	d.f.	χ^2	P.
F ₃ lines, Kanto PL 2/Kanto PL 3									
Resistant+ Segregating	38	65	35	138	BPH (<i>Bph 1</i>)	1:2:1	2	0.852	.50—0.70
					Dwarf disease	3:1	1	0.568	.30—0.50
Susceptible	14	24	14	52	Independence		2	0.048	.95—0.98
Total	52	89	49	190	Total	3:6:3:1:2:1	5	1.480	.90—0.95
F ₃ lines, Kanto PL 3/Kanto PL 2									
Resistant+ Segregating	35	74	28	137	BPH (<i>Bph 1</i>)	1:2:1	2	2.046	.30—0.50
					Dwarf disease	3:1	1	1.295	.20—0.30
Susceptible	6	22	9	37	Independence		2	1.439	.30—0.50
Total	41	96	37	174	Total	3:6:3:1:2:1	5	4.513	.30—0.50

両病虫害抵抗性検定を実施した。

結果は、第1表に示したとおりである。交配組合せ関東 PL 2/関東 PL 3 において、トビイロウンカに対する抵抗性、分離および感受性の F₃ 系統はそれぞれ 52, 89 および 49 であり、*Bph 1* の分離比 1:2:1 によく適合 ($\chi^2=0.852$, $P=0.50-0.70$) している。一方、萎縮病抵抗性の場合、抵抗性比較系統の関東 PL 3 できえ必ずしも 100% の健全株率を示さないで、抵抗性ホモ系統と分離系統の区別がつきにくい、感受性系統は識別できるので、分離比の検定には、抵抗性ホモ+ヘテロ系統:感受性系統の比を用いた。萎縮病抵抗性遺伝子の分離も 3:1 の比に適合 ($\chi^2=0.568$, $P=0.30-0.50$) したので、当交配組合せの F₃ 系統において両抵抗性遺伝子の分離に偏りはないものと考えてよからう。そこで、両形質の独立性に関する適合度をみると、3:6:3:1:2:1 の比に対して ($\chi^2=1.480$, $P=0.90-0.95$) も、2×3 分割表における独立性の検定に対して ($\chi^2=0.048$, $P=0.95-0.98$) もよく一致した。すなわち、両遺伝子は互いに独立である。したがってトビイロウンカおよび萎縮病に対する複合抵抗性は容易に集積できると結論づけられた。

なお、逆交配の関東 PL 3/関東 PL 2 においても同様の結果が得られており、上記結論の確証とともに細胞質による差もないことが明らかにされた。

(2) 関東 PL 2 および関東 PL 3 における縞葉枯病抵抗性の遺伝子分析

1981 年は、5月中旬から6月下旬にかけて平均気温が平年より 1.1°C~6.9°C 低く、特に5月下旬の最高、最低および平均気温は、それぞれ平年より 6.7, 7.2 および 6.9°C 低いいわゆる異常低温を示した。そのせいか、水田へのヒメトビウンカ (*Laodelphax striatellus* Fallen.) の飛び込み数 (第2回成虫) は平年とあまり変わらない (伊藤, 未発表) もの、通常6月下旬~7月上旬に認められる縞葉枯病初期発病株が平年に比べ少なかったように思われる。ただし、第3回および第4回成虫の空中ネットでの捕獲数は前年の 10 倍以上であり (伊藤, 未発表)、後期発病が異常に増加した。したがって、7月17日の第1回調査では、試験区内の感受性比較品種の発病には配置場所による違いが認められたが、日が経つにつれて差が縮まり、全系統がほぼ出穂し終えた9月中旬の調査では、いずれの配置場所でも感受性比較品種はほぼ 100% の発病株率を示した。

第1図に、交配組合せごとの F₃ 系統における発病株率の頻度分布を示した。まず、関東 PL 2 と日本晴の正逆交配組合せにおける縞葉枯病抵抗性の分離をみると、少なくとも3対以上の同義遺伝子が関与していると考えられる。関東 PL 2/日本晴では、抵抗性、分離および感受性系統が 184,

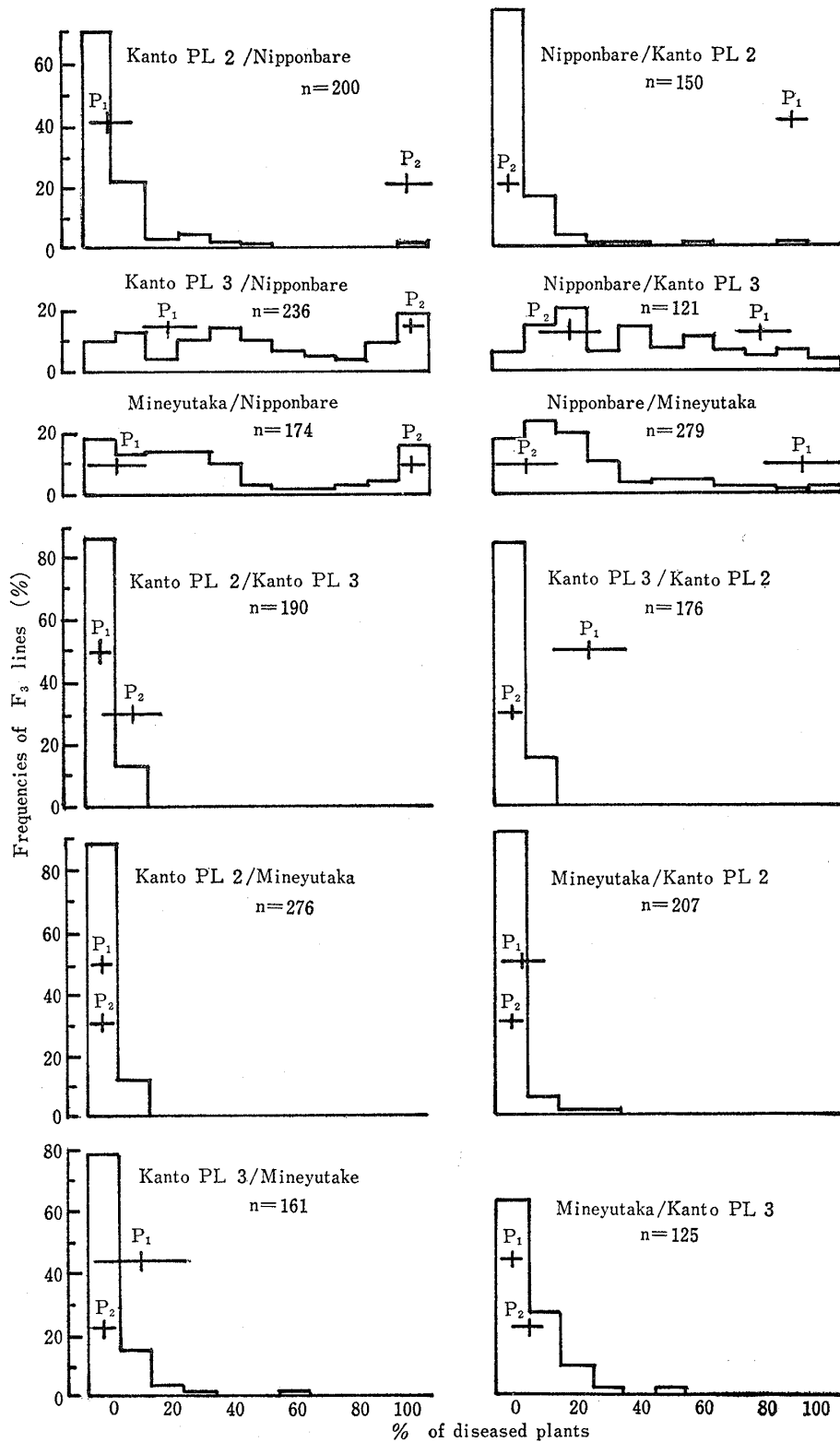


Fig. 1. Frequency distributions of percentage of stripe diseased plants in F_3 lines derived from twelve crosses among Kanto PL 2, Kanto PL 3, Mineyutaka and Nipponbare.

15 および 1 であり、3 対の同義遺伝子の分離を想定すると、57:6:1 の比によく適合する (第 2 表, $\chi^2=2.389$, $P=0.30-0.50$)。これは、抵抗性系統の F_2 世代の遺伝子型を $27 A \cdot B \cdot C \cdot + 9 A \cdot B \cdot cc + 9 A \cdot bbC \cdot + 9 aaB \cdot C \cdot + 1 AA b b c c + 1 aa B B c c + 1 a a b b C C$, 分離系統を $2 A a b b c c + 2 a a B b c c + 2 a a b b C c$, および感受性系統を $1 a a b b c c$ としたものである。抵抗性系統としたものの中には、 F_2

の遺伝子型 4 AaBbcc, 4 AabbCc および 4 aaBbCc ならびに 8 AaBbCc の系統が含まれるが、その理由は、前者 3 ならびに後者 1 の遺伝子型の F_3 系統では感受性株の理論的出現割合がそれぞれ 1/16 ならびに 1/64 となり、本実験の供試個体数 (20 株/系統) では、抵抗性ホモ系統との区別が困難なことによる。したがって、抵抗性と判断した 57/64 には、みかけの抵抗性ホモ系統を 20/64 の割合で含むことになる。同様にして、逆交配の日本晴/関東 PL 2 をみると、抵抗性：分離：感受性が 138：11：1 であり、57：6：1 の比によく適合する (第 2 表, $\chi^2=1.582$, $P=0.30-0.50$)。すなわち、関東 PL 2 の縞葉枯病抵抗性は 3 対の同義遺伝子に支配されていると推定された。

次に関東 PL 3/日本晴の F_3 における頻度分布をみると、抵抗性、分離および感受性系統が 48, 127 および 61 であり、1：2：1 の分離比に適合した ($\chi^2=2.805$, $P=0.20-0.30$) ので、1 対の遺伝子の関与が推定された。しかし、その逆交配では、正交配のような分離の明らかな型は認められなかった。

第 3 に、ミネユタカ/日本晴については、抵抗性系統と分離系統の分布が接近していて両者を区別できないので、抵抗性＋分離：感受性の比でみると、131：43 となり、3：1 の比によく適合した ($\chi^2=0.008$, $P=0.90-0.95$)。一方、その逆交配では、関東 PL 3 の場合と同様、頻度分布の型が正交配と一致せず、細胞質の影響によるもの (鷲尾ら, 1968) と思われる。ここで、関東 PL 3 の抵抗性遺伝子とミネユタカの St_2^1 との縞葉枯病抵抗性に関する作用力を比較すると、関東 PL 3/日本晴の場合、分離系統が病株率 40% 付近を中心に分布しているのに比べ、ミネユタカ/日本晴の分離系統は完全優性の場合の理論的発病株率 25% に近い分布を示しているので、 St_2^1 の方が作用力が大きいといえよう。これは、ミネユタカと関東 PL 3 における縞葉枯病の発病株率を比較した場合も同様であり、関東 PL 3 の方が発病株率がやや高いことからもうなずける。

第 4 に、関東 PL 2 と関東 PL 3 の正逆交配では、互いによく似た頻度分布を示し、しかも全てが抵抗性ホモ系統と思われた。したがって、両系統は同一の抵抗性遺伝子をもつと推定された。

第 5 に、ミネユタカ/関東 PL 2 において分離系統と思われる 6 系統が認められた。ここで、関東 PL 2 の抵抗性が 3 対の同義遺伝子に支配され、かつそのいずれも St_2^1 とは異なる遺伝子であると仮定すると、この組合せでは 4 性雑種の分離をすることになり、分離系統と認知できる分離比 3：1 の F_3 系統が 8/256, 感受性系統が 1/256 の割合でそれぞれ出現する筈である。上記 6 系統は、発病株率 10～25% に分布し (関東 PL 2 が 0%, ミネユタカは 0～5%), 抵抗性ホモ系統とは認められないので、分離系統と仮定すると、抵抗性：分離：感受性が 201：6：0 となり、247：8：1 の分離比に適合する ($\chi^2=0.851$, $P=0.50-0.70$)。すなわち、関東 PL 2 は St_2^1 とは異なる 3 対の同義遺伝子をもつものと考えられる。ただし、この逆交配では、分離と思われる F_3 系統が確認できなかったので、 B_1F_2 系統に対する分析など今後の検討が必要である。

最後に、関東 PL 3 とミネユタカの正逆交配は互いによく似た分布を示し、全て抵抗性ホモ系統とは認め難い反面、感受性と思われる系統も認められなかった。両親ともそれぞれ 1 対の抵抗性遺伝子をもつと推定されたことから、関東 PL 3 の縞葉枯病抵抗性遺伝子は St_2^1 と緊密に連鎖していると考えられる。

(3) 関東 PL 2 のもつ 3 対の縞葉枯病抵抗性遺伝子と *Bph 1* との連鎖関係

第 2 表に、関東 PL 2 と日本晴の正逆交配におけるトビイロウンカおよび縞葉枯病抵抗性の分離を示した。

両交配組合せにおける縞葉枯病抵抗性遺伝子の分離については、前述のとおりである。また、*Bph 1* の分離は、正逆両交配組合せにおいて 1：2：1 の比によく適合した (第 2 表) ので、 F_3 系統における *Bph 1* の偏りはないものと考えられる。そこで、両形質の独立性に関する適合度をみる

Table 2. Segregations of F_3 lines of Kanto PL 2/Nipponbare and Nipponbare/Kanto PL2 in the reactions to brown planthopper and stripe disease, with results of the χ^2 tests

Reaction to stripe disease	Reaction to brown planthopper				Goodness of fit				
	Resistant	Segregating	Susceptible	Total	Item	Ratio	d.f.	χ^2	P.
F_3 lines, Kanto PL 2/Nipponbare									
Resistant	42	100	42	184	BPH (<i>Bph 1</i>)	1:2:1	2	0.680	.70— .80
Segregating	9	3	3	15	Stripe disease	57:6:1	2	2.389	.30— .50
Susceptible	0	1	0	1	Independence		4	11.640*	.20— .05
Total	51	104	45	200	Total	57:114:57:6: 12:6:1:2:1	8	12.310	.10— .20
F_3 lines, Nipponbare/Kanto PL 2									
Resistant	36	69	33	138	BPH (<i>Bph 1</i>)	1:2:1	2	0.080	.95— .98
Segregating	2	6	3	11	Stripe disease	57:6:1	2	1.582	.30— .50
Susceptible	0	1	0	1	Independence		4	1.310	.80— .90
Total	38	76	36	150	Total	57:114:57:6: 12:6:1:2:1	8	2.357	.95— .98

と、57:114:57:6:12:6:1:2:1の比に対してもまた3×3分割表における独立性の検定に対しても適合した(第2表)。すちわち、*Bph 1*と関東PL2のもつ3対の縞葉枯病抵抗性遺伝子は互いに独立であると推定された。したがって、トビイロウンカおよび縞葉枯病に対する複合抵抗性の集積は容易であると結論できよう。現に、関東PL2はその実現系統である。

考 察

トビイロウンカ抵抗性と他の病虫害抵抗性との遺伝関係については、最近いくつかの研究が報告された。まずSUJADI and KHUSH (1977)は、*Bph 1*、白葉枯病抵抗性遺伝子 $X_a 4$ および grassy stunt 病抵抗性遺伝子 G_3 が互いに独立であり、これら3遺伝子の集積が可能であると報告した。次いでSIDHU *et al.* (1979)は、*Bph 1*、セジロウンカ (*Sogatella furcifera* Horvath.) 抵抗性遺伝子 *Wbph* およびタイワンツマグロヨコバイ (*Nephotettix virescens* Distant.) 抵抗性遺伝子 *Glh 3* も互いに独立であると報告した。また、SIDHU and KHUSH (1979)は、*bph 4* が $X_a 4$ とは独立であるが、*Glh 3* とは組換え価34%で連鎖していると推定した。一方、わが国でも金田(1980)は、*Bph 1*をもつ育成系統について葉いもち病抵抗性検定を行ない、両抵抗性の組合せが困難ではないと示唆している。

本研究の結果、トビイロウンカと萎縮病、またはトビイロウンカと縞葉枯病の各抵抗性はそれぞれ互いに独立遺伝することが明らかになった。つまり、上記3病虫害に対する複合抵抗性は困難なく実現できるといえよう。実際、関東PL2および関東PL3の正逆交配に由来する F_3 系統190および174の中から、上記病虫害のいずれに対しても抵抗性ホモと思われる15および23の F_3 系統が認められた。

一方、関東PL2および関東PL3の縞葉枯病抵抗性はいずれも St_2^1 とは別のそれぞれ3対の同義遺伝子および1対の遺伝子に支配され、かつ両系統が同一遺伝子をもつと推定された。

これら系統の抵抗性遺伝子と St_1 および St_2 との異同関係については未分析であり、断定することはできないが、 St_1 と St_2 が優性補足遺伝子であり、いずれも単独では抵抗性を示し得ない(WASHIO *et al.*, 1968 a)ことから、関東PL2の3対の同義遺伝子とは別のものと考えられる。ただし、検定法の違いも考慮しつつ今後の検討が必要と思われる。

また、関東 PL 2 あるいは関東 PL 3 と同一の遺伝子源品種に由来する育成系統が、必ずしも縞葉枯病抵抗性を示す訳ではない。むしろ、育成系統の 1/2 以上は縞葉枯病に感受性である。関東 PL 2 および関東 PL 3 は、系統育成の過程でそれぞれの育種目標形質とは独立の縞葉枯病抵抗性を併せもって選抜された幸運な系統である。前述のように、鴻巣市にある当センターでは、早植えることによって縞葉枯病抵抗性の圃場検定が容易である。この利点を生かして今後の縞葉枯病抵抗性系統の選抜を効率よく行なうことが得策であろう。

ミネユタカは、わが国最初の縞葉枯病抵抗性品種であるが、登熟ムラという実用上不利な形質をもっている。この不良形質は、 St_2^1 と密接に連鎖する複数個の遺伝子によって支配されており（藤巻, 1978）、この連鎖を断ち切ることははなはだ困難である。関東 PL 3 にもミネユタカと同様に登熟ムラが認められる。このことは、関東 PL 3 の縞葉枯病抵抗性遺伝子が St_2^1 と密接に連鎖しているとの推定の傍証となり得よう。ところが、関東 PL 2 には登熟ムラが認められない。関東 PL 2 の 3 対の同義遺伝子のうち 1 対は関東 PL 3 と同一の遺伝子であると推定されたので、関東 PL 2 に登熟ムラを生じて不思議はない。もし、関東 PL 2 が登熟ムラを起こす遺伝子を取り込まなかったとすれば、縞葉枯病抵抗性の母本系統としてきわめて有望であろう。しかし、藤巻 (1978) によれば、 St_2^1 をもつ育成系統の中にも登熟ムラの発現程度に差があり、愛知 15 号などは比較的軽微であるとのことである。一方、関東 PL 2 は、 $Bph 1$ とともにこれとは独立の 3 対の縞葉枯病抵抗性遺伝子を Mudgo から取り込んだことになるので、細胞核には Mudgo 由来の染色体部分がまだかなり残っているのではないかと推察される。これは、関東 PL 2 が低温で苗の黄化を生じ易いこと、登熟期に葉が黄化することならびに日本品種との交配後代に雑種不稔を生じることがあるなどからも容易に推察できよう。案外、関東 PL 2 に登熟ムラが見られない原因の 1 つは、このようなインディカ品種の特性が抜け切らないところにあるのかも知れない。すなわち、インディカ由来の染色体ブロックにある遺伝子が登熟ムラの発現をマスクしているとは考えられないだろうか。

最後に、関東 PL 3 のもつツマグロヨコバイおよび萎縮病抵抗性について論議したい。KOBAYASHI (1981) は、関東 PL 3 および IR 24 のもつツマグロヨコバイ抵抗性と萎縮病抵抗性が同一遺伝子支配によるものとしながらも、強制的に大量の保毒虫を放飼すると、抵抗性品種といえども萎縮病の発病株が多く出現すると報告している。一般に、イネのウイルス病とその媒介虫に対する抵抗性は別の遺伝子支配によるものとの報告が多く、grassy stunt, tungro, hoja blanca 病抵抗性などがその例としてあげられる (LING, 1979)。したがって、関東 PL 3 の場合、萎縮病とツマグロヨコバイの両方に多面発現作用の抵抗性遺伝子をもつのか、あるいはツマグロヨコバイ抵抗性、特に虫の吸汁嗜好を生じさせないような Antixenosis (KOGAN and ORTMAN, 1978) によって萎縮病ウイルスの伝搬が抑制されているにすぎないのかについては不明のままである。これも今後解明されるべき重要な課題である。

引用文献

- 藤巻 宏 1978. イネの戻し交雑育種法の改善に関する遺伝育種学的研究, 農事試研報 27 : 187~246.
 金田忠吉 1975. 水稻のトビイロウンカ耐虫性簡易検定法と育種への利用, 農業および園芸 50(5) : 614—618.
 ———・池田良一・小林 陽 1979. トビイロウンカ耐虫性の水稻中間母本系統「関東 PL 1」および「関東 PL 2」について, 育種 29 別冊 1 : 74—75.
 ——— 1980. イネのいもち病と抵抗性育種, 山崎義人・高坂渚爾共編 博友社, 東京, p.503—507.
 小林 陽・金田忠吉・池田良一・池橋 宏 1979. イネの萎縮病抵抗性の中間母本系統「関東 PL 3」について, 育種 29 別冊 1 : 60—61.
 KOBAYASHI, A. 1981. Inheritance of resistance to green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler., and dwarf virus disease in rice varieties. in Proceedings of 4th. SABRAO Congress, 4—8 May,

1981. Kuala Lumpur, Malaysia. (in press).
- KOGAN, M. & E. F. ORTMAN 1978. Antixenosis—A new term proposed to define Painter's "nonpreference" modality of resistance. *ESA Bulletin* **24**(2) : 175—176.
- LING, K. C. 1979. Rice virus disease. The International Rice Research Institute, Los Banos, Philippines. pp. 142.
- PATHAK, M. D., C. H. CHENG & M. E. FORTUNO 1969. Resistance to *Nephotettix impicticeps* and *Nilaparvata lugens* in varieties of rice. *Nature* **223** : 502—504.
- SIDHU, G. S. & G. S. KHUSH 1979. Linkage relationship of some genes for disease and insect resistance and semidwarf stature in rice. *Euphytica* **28** : 233—237.
- , ——— & F. G. MEDRANO 1979. A dominant gene in rice for resistance to white-backed planthopper and its relationship to other plant characteristics. *Euphytica* **28** : 227—232.
- SNEDECOR, G. W. 1956. 統計の方法. 畑村又好・奥野忠一・津村善郎共訳, 岩波書店, 東京, p. 209—210.
- SUJADI, S. & G. S. KHUSH 1977. Studies on linkage relationships of genes controlling disease and insect resistance and nature of endosperm in rice. *Euphytica* **26** : 337—342.
- 鳥山国土・鷺尾 養・桜井義郎・江塚昭典・篠田治躬・坂本 敏・山本隆一・守中 正・関沢邦雄 1972. イネ縞葉枯病抵抗性水稻新品種「ミネユタカ」の育成について, 中国農試 A21 : 1—19.
- WASHIO, O., A. EZUKA, Y. SAKURAI & K. TORIYAMA 1967. Studies on the breeding of rice varieties resistant to stripe disease. I. Varietal difference in resistance to stripe disease. *Japan. J. Breed.* **17** (2) : 19—26.
- , K. TORIYAMA, A. EZUKA & Y. SAKURAI 1968a. —————. II. Genetic study on resistance to stripe disease in Japanese upland rice. *Japan. J. Breed.* **18**(2) : 96—101.
- , ———, ——— & ——— 1968b. —————. III. Genetic studies on resistance to stripe in foreign varieties. *Japan. J. Breed.* **18**(3) : 167—172.
- 鷺尾 養・江塚昭典・鳥山国土・桜井義郎 1968. イネ縞葉枯病抵抗性の簡易検定法ならびに抵抗性品種の育成に関する研究, 中国農試報 A16 : 39—175.

Summary

In order to clarify the linkage relationships among resistance genes to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål., the dwarf disease and the stripe disease, intercrosses among Kanto PL 2, Kanto PL 3, Mineyutaka and Nipponbare were made. Kanto PL 2 is a parental line of japonica type rice resistant to the brown planthopper, and has *Bph 1* gene derived from Mudgo. On the other hand, Kanto PL 3 is a japonica parental line resistant to the dwarf disease, and has one dominant gene derived from Pe-bi-hun. These two lines are also resistant to the stripe disease. Mineyutaka is the first resistant cultivar to the stripe disease in Japan, and has St_2^1 gene derived from Modan.

Firstly, based on the segregation of F_3 lines of the reciprocal crosses between Kanto PL 2 and Kanto PL 3, it was estimated that *Bph 1* is independent of the gene for resistance to the dwarf disease in Kanto PL 3.

Secondly, the resistance genes to the stripe disease in Kanto PL 2 and Kanto PL 3 were analyzed. It was estimated that Kanto PL 2 had three dominant genes for resistance judging from the segregation of resistance fitted the ratio of 57 resistant : 6 segregating : 1 susceptible. The portion of 57/64 includes not only resistant-homo lines but also segregating lines of dihybrid and trihybrid. Then, it was estimated that the resistance to the stripe disease in Kanto PL 3 is controlled by one gene, because the segregation ratio in the cross of Kanto PL 3/Nipponbare was 1 : 2 : 1. According to the results of allelism tests among resistance genes in Kanto PL 2, Kanto PL 3 and Mineyutaka, it seemed that one of three genes in Kanto PL 2 was identical with the one in Kanto PL 3 and was linked with St_2^1 .

Lastly, in the test for linkage relationship between resistance genes to the brown plant-

hopper and stripe disease, it was estimated that *Bph 1* was independent of three resistance genes to the stripe disease in Kanto PL 2. Therefore, it was concluded that the incorporation of these four resistance genes to both pests should be possible. In other words, resistance to the three pests, the brown planthopper, the dwarf disease and the stripe disease, could be combined in a cultivar.

R. IKEDA

C. KANEDA

Agricultural Research Center, Konosu, Saitama,