原 著 論 文

テンサイの黒根病抵抗性に関する片側ダイヤレル分析

田口和憲¹⁾・大瀧直樹^{1,2)}¹⁾農業・食品産業技術総合研究機構北海道農業研究センター, 芽室町, 〒082-0081²⁾農業・食品産業技術総合研究機構作物研究所, つくば市, 〒305-8518

摘 要

圃場抵抗性の異なる5つのテンサイ自殖性O型系統の親および片側ダイヤレル交配したF₁を用い、黒根病の圃場抵抗性に関するダイヤレル分析を行った。2年間にわたり同じ実験計画のもとに抵抗性検定を実施した。両年の分析結果は概ね一致し、ダイヤレル分析における分散分析では、a項（相加効果）ならびにb項（優性効果）は1%水準で有意であった。次に、(V_p, W_p) グラフを用いて分析の妥当性を調べたところ、2004年はV_pとW_pの一次回帰式の傾きが1に近く、相加・優性モデルに適合したが、2005年は傾きが0.5と小さく、エピスタシスの存在が疑われた。そこで、回帰直線から離れた1系統（「NK195」）の系列を除き、4系統で分析しなおしたところ、回帰式の勾配は1に近くなり、相加・優性モデルに適合した。広義の遺伝率(h²_B)は、両年とも約0.95、狭義の遺伝率(h²_N)は2004年の実験では0.66、2005年では0.83と推定された。分析の結果、優性分散(H₁)に対し相加分散(D)が大きく、平均優性度($\sqrt{H_1/D}$)2004年では0.776、2005年では0.523と不完全優性を示した。優性対立遺伝子の平均的作用方向(h)はいずれも負値を示し、発病指数が低下する方向、すなわち、抵抗性の強い方が優性であった。これは、一代雑種育種を基本とするテンサイでのF₁品種育成に有利な結果である。

キーワード

テンサイ (*Beta vulgaris* L.), 黒根病, ダイヤレル分析, 抵抗性, *Aphanomyces cochlioides*

緒 言

テンサイ黒根病は、糸状菌 *Aphanomyces cochlioides* Drechsler の感染により引き起こされるテンサイの重要病害であり、概ね6月下旬から7月初旬頃より根部の黒色腐敗をもたらす(宇井・中村 1963, 内野・渡辺 1998)。夏季に高温、多雨の年に発生が多く、排水不良の圃場を中心に、近年、テンサイ栽培上の大きな問題となっている(内野ら 1997, 梶山・田中 2000)。北海道では、原料栽培における「根腐れ症状」の発生が作付面積の約1～2割程度あり(てん菜糖業年鑑 2008)、発生状況からこの大部分は黒根病に起因する腐敗と考えられている。本病は、土中に潜在する *A. cochlioides* が、高温、多湿の条件でテンサイ根へ感染を繰り返すため(内野・渡辺 1999)、農業や栽培方法により防除することが難しい難防除土壌

病害である。本病発生は、糖収量の低下とともに、製糖過程に腐敗根が混入し、パイル貯蔵中の腐敗の原因を引き起こすなど大きな問題となっている。

テンサイ黒根病の原因菌である *A. cochlioides* は、幼苗期に苗立枯病を引き起こすため、直播栽培を主体とする海外では苗立枯病(damping-off; 中苗期の black root もしくは black leg)の原因菌としての認識が強く、幼苗期の人工接種を用いて抵抗性育種が進められてきた(Coe and Schneider 1966, Schneider 1978)。日本では、ペーパーポットによる移植栽培の普及率が9割以上を占めており、ペーパーポット栽培法ではヒドロキシイソキサゾールを育苗時に灌注することにより、苗立枯病の発生を抑制することが可能となった。しかし、同菌の感染に起因する成熟根における根部腐敗、すなわち、黒根病(*Aphanomyces root rot*)に対する抵抗性についての知見は少ない。本病に対する抵抗性には、明かに品種間差が認められているが、その遺伝的背景については未だ不明な点が多い(Panella 2005)。近年、著者らは、テンサイ黒根病に対し高度抵抗性を示す系統「NK-310mm-O」を選抜し、本系

統に由来する作用力の大きい QTL により抵抗性の大部分が説明できることを報告した (Taguchi *et al.* 2009). しかし, 複数の自殖系統に対して黒根病の圃場抵抗性を評価したところ, 連続的で幅広い変異が認められ, 発見された QTL に起因した変異だけでなく, 抵抗性に関与する遺伝子の累積効果による抵抗性変異が存在するものと考えられた (田口ら 2008).

テンサイの品種育成方法は, ヘテロシスをねらった一代雑種育種法が一般的であり, 近年では, 育種素材の育成過程を省力化するために自殖因子を導入した近交系の親系統 (自殖系統) を複数育成している (八戸ら 1984, 藏之内ら 1997). 育成された自殖系統は, 一代雑種の交配親系統として利用されている. ダイアレル分析は, 自殖系統を用いた原集団の遺伝性を把握するとともに, F_1 における形質発現の傾向を調査するのに有効な手法である (鶴飼 1989, 2002). テンサイでは, 本手法を用いて, 草丈および葉数について, 遺伝解析を行い, 有効性を確認している (大瀧ら 2002). 本手法を病害抵抗性の遺伝解析に応用した例には, イネの穂いもち圃場抵抗性 (東ら 1983), トウモロコシすず紋病圃場抵抗性 (高宮・千葉 2000), チャの炭疽病抵抗性 (池田・安間 2004) などがあり, 分析結果に基づいた交配計画の策定に有効と確認されている. そこで, テンサイの黒根病圃場抵抗性についてダイアレル分析を行い, 遺伝様式を検討した.

材料および方法

実験材料には, 北農研がこれまで育成した細胞質雄性不稔系統の内, 実際の品種育成に利用されている「NK-185BRmm-CMS」, 「NK-195mm-CMS」, 「NK-235BRmm-CMS」, 「NK-237BRmm-CMS」および「NK-229BRmm-CMS」の 5 系統 (表中では, それぞれ「NK185BR」, 「NK195」, 「NK235BR」, 「NK237BR」および「NK229BR」と記載) およびこれらを用いた片側ダイアレル交配によって得られた F_1 10 系統の計 15 系統を用いた.

親の 5 系統の選定にあたっては, 系統育成時に見られた黒根病の発病指数の系統間差を考慮し, Table 1 に示すとおり育成起源がそれぞれ異なる雄性不稔維持系統を選

定した. 雄性不稔維持系統は, 収量性に対する個体選抜を行い, 遺伝的固定度を高めるため自殖を 6 世代以上経過させた. また, 雄性不稔系統は, これら雄性不稔維持系統を細胞質雄性不稔系統へ 5 回以上連続戻し交配した系統である. F_1 雄性不稔系統の育成に当たっては, 雄性不稔系統と遺伝子型がほぼ同質である雄性不稔維持系統を花粉親として効率的に交配した.

病害発生程度の検定は, 北海道池田町にある黒根病汚染圃場で, 自然発生の条件で行った. 圃場設計は, 株間 22.5 cm, 畦幅 66 cm, 1 畦あたり 30 株の 1 畦 / 区で 1 区面積 4.46 m² の乱塊法 3 反復とした. 施肥量は, テンサイの標準施肥方法に従い, 基肥として, 10 a 当たり N を 15.0 kg, P_2O_5 を 31.5 kg, および K_2O を 21.0 kg とし, 根腐病の防除を徹底した. 2004 年では, 4 月 20 日に材料をペーパーポットに播種し, 5 月 15 日に圃場へ定植した. 2005 年では, 4 月 20 日にペーパーポットに播種し, 5 月 15 日に圃場へ定植した.

2004 年は 10 月 7 日に, 2005 年は 10 月 4 日に圃場での自然発病による病害程度を個体別に調査した. 調査は, 試験区の両端 2 株を除き, 1 区当たり 26 株とした. 各系統の黒根病の抵抗性評価は, 収穫時に根部を洗浄後, 0 ~ 5 (0: 病徴がほとんど認められない. 1: 内部腐敗を伴わない病徴が根表皮の半分以下に認められる. 2: 内部腐敗を伴わない病徴が根表皮の半分以上に認められる. 3: 内部腐敗を伴う病徴が認められる. 4: 内部腐敗が半分以上を占める. 5: 根のほとんどが腐敗が枯死する.) の 6 段階の発病指数で評価し, 各系統の平均発病指数を計算した. 調査データのダイアレル分析は, 統計分析プログラム「DIALLEL」(鶴飼 1989) を用いて F_1 における片側ダイアレル分析を行った.

結 果

2004 年および 2005 年に行った黒根病発病指数に関する平均値を Table 2 に示す. 2004 年では, 「NK185BR」の発病指数が低く, 「NK195」および「NK229BR」の発病指数が高かった. 2005 年では, 2004 年よりも発病指数が若干高かったが, 親系統間の強弱に関する序列はほぼ同

Table 1. Origins and pedigree for the parental lines

Name of lines	Generation	Cross combinations	Year of rearing
NK-185BRmm-O	F_7	(Tmm-1/Ta-30/Ta-30)/Ta-5	1978
NK-195mm-O	F_7	(Tmm-1/Ta-36/Ta-36)/((Tmm-1/Ta-36/Ta-36)/Ta-5)	1983
NK-229BRmm-O	F_8	(Tmm-1/Ta-27/Ta-27/Ta-36/Ta-29/Ta-29)/((Tmm-1/Ta-37/Ta-37)/((Tmm-1/Ta-37/Ta-37)/Ta-5))	1989
NK-235BRmm-O	F_8	((Tmm-1/Ta-30/Ta-15/Ta-15/Ta-15)/(7001/(6807/(6807/Ta-5)))/((Tmm-1/Ta-30/Ta-15/Ta-15/Ta-15)	1991
NK-237BRmm-O	F_8	((Tmm-1/Ta-37/Ta-37/Ta-5)/Ta-30	1991
6807		(Tmm-1/TA-30)/TA-30	1968
7001		((Tmm-1/TA-30)/TA-30)/TA-30	1970

¹⁾ The countries of each origin are as follows; Tmm-land TA-5; USA, TA-27 and TA-29; England, TA-15 and TA-30; Poland, TA-36; Germany, TA-37; Sweden

Table 2. Average of *Aphanomyces* root rot score of parents and F₁ lines in a set of half diallel crosses of sugar beet

Trait	Parents	NK185BR	NK195	NK229BR	NK235BR	NK237BR
Aphanomyces root rot index (2004 season)	NK185BR	<u>0.38</u>				
	NK195	1.35	<u>2.61</u>			
	NK229BR	0.76	1.85	<u>2.79</u>		
	NK235BR	1.09	1.94	1.59	<u>1.71</u>	
	NK237BR	0.86	1.08	1.13	1.37	<u>1.58</u>
	mean of F ₁ s	1.01	1.40	1.33	1.50	1.11
Aphanomyces root rot index (2005 season)	NK185BR	<u>0.86</u>				
	NK195	2.10	<u>3.33</u>			
	NK229BR	1.75	2.38	<u>3.39</u>		
	NK235BR	1.68	2.41	2.31	<u>1.94</u>	
	NK237BR	0.99	1.38	1.54	2.04	<u>1.94</u>
	mean of F ₁ s	1.63	1.98	1.99	2.11	1.49

¹⁾ Mean of F₁s of an array.

様の傾向が認められ、明らかな系統間差が認められた。親系統群と F₁ 系統群の平均値を比較すると、2004 年ではそれぞれ 1.8 および 1.3、2005 年は 2.3 および 1.9 で、両年とも F₁ が親系統より低かった。

Walters and Morton (1978) によるダイアレル交配の分散分析表を Table 3 に示す。両年ともに各項が統計的に有意となり、反復間差は認められなかった。分散分析の結果、相加効果を表す a 項、優性効果を表す b 項は 1% 水準で有意となり、両年ともに a 項が、b 項を大きく上回った。なお、平均優性効果を示す b₁ 項、平均的偏差のアレイ間差に相当する b₂ 項、個々の F₁ 固有の優性偏差に相当する b₃ 項は、両年ともに 1% 水準で有意となった。

優性効果が存在することがわかったので、さらに詳細に親系統のもつ優性遺伝子について検討を加えた。(V_r, W_r) グラフ (V_r: 系列の分散, W_r: 親と系列の共分散)

Table 3. Analysis of variance according to Walters and Morton (1978) for *Aphanomyces* root rot score in a set of half diallel crosses of sugar beet

Source	Degrees of freedom	2004 season		2005 season	
		MS	F	MS	F
a	4	2.808	44.94 **	3.729	53.57 **
b	10	0.685	10.97 **	0.819	11.77 **
b ₁	1	2.601	41.63 **	2.168	31.15 **
b ₂	4	0.412	6.59 **	0.679	9.75 **
b ₃	5	0.521	8.33 **	0.662	9.51 **
Block	2	0.179	2.86	0.024	0.35
Error	28	0.062		0.070	
Total	44				

¹⁾ Analysis of variance according to Walters and Morton (1978).

²⁾ ‘***’ means significant at 1% level.

³⁾ a; Additive variance

b; Dominance variance

b₁; Variance for average dominance deviation

b₂; Variance for additional dominance deviation due to parents

b₃; Variance for the residual deviation

を Fig. 1 に示す。2004 年の W_r の V_r の上への回帰式は、 $W_r = 0.997V_r + 0.091$ で勾配がほとんど 1 に近く、また、回帰式の決定係数は、 $R^2 = 0.943$ と高く、回帰直線の傾きは 1 に近かった。これらのことから、黒根病発病指数に関するエピスタシスの影響は小さくなく、相加・優性モデ

Fig. 1. (V_r, W_r) graphs for *Aphanomyces* root rot score. A. 2004 season, B. 2005 season

ルに適合すると判定された。一方、2005年の回帰式は、 $W_r=0.523 V_r+0.279$ で勾配が1より著しく低く、回帰式の決定係数は $R^2=0.531$ と低く、非対立遺伝子間の相互作用（エピスタシス）の存在が疑われた。そこで、 (V_r, W_r) グラフにおける回帰直線から離れた「NK195」の系列をダイアレル表から除いた4×4副ダイアレル表に対し、再び Walters and Morton (1978) による分散分析を行った (Table 4)。その結果、a 項、b 項、 b_1 項、 b_3 項は1%水準で、 b_2 項は5%水準で有意になった。さらに、 (V_r, W_r) グラフを検証したところ、回帰式は、 $W_r=1.090V_r+0.170$ となり、決定係数も $R^2=0.993$ と高く、回帰式の傾きは概ね1に近くなったため、エピスタシスの影響は小さくなく、相加・優性モデルに適合すると判定した (Fig. 2)。

2004年は5系統、2005年は「NK195」系列を除いた4系統に基づき Hayman (1954) によるダイアレル分析により推定した各種遺伝成分を Table 5 に示す。なお、遺伝分散に関しては、両年ともに、相加分散 (D) が優性分散 (H_1) の2倍以上あり、環境分散 (E) は低かった。平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$) は、2004年が0.776、2005年が0.523で両年ともに不完全優性を示した。優性遺伝子の平均的作用方向 (h) は、2004年が-0.816、2005年が-0.472で、ともに負値となった。なお、供試材料における優性遺伝子の割合 ($Kd/(Kd+Kr)$) は、2004年が0.679、2005年が0.652と優性遺伝子の割合が、劣性遺伝子より多く関与していた。広義の遺伝率 (h^2_B) および狭義の遺伝率 (h^2_N) については、2004年は、それぞれ0.948、0.657、2005年は、それぞれ0.954、0.829で両年ともに高い値を示した。

考 察

テンサイ黒根病の圃場抵抗性の遺伝様式を把握するため、圃場抵抗性が異なる5つの代表的な親系統を用い、片側ダイアレル分析により、圃場抵抗性の遺伝解析を行った。ダイアレル分析に用いた自殖系統には、①実際の品

Table 4. Analysis of variance for *Aphanomyces* root rot score in a set of half diallel crosses after exclusion of “NK195” array

Source	Degrees of freedom	2005 season		
		MS	F	
a	3	3.253	44.98	**
b	6	0.629	8.70	**
b_1	1	0.713	9.86	**
b_2	3	0.274	3.79	*
b_3	2	1.120	15.49	**
Block	2	0.009	0.12	
Error	18	0.072		
Total	29			

¹⁾ Analysis of variance according to Walters and Morton (1978).

²⁾ ‘*’, ‘**’ means significant at 5%, 1% level, respectively.

³⁾ a; Additive variance

b; Dominance variance

b_1 ; Variance for average dominance deviation

b_2 ; Variance for additional dominance deviation due to parents

b_3 ; Variance for the residual deviation

Fig. 2. (V_r , W_r) graph for *Aphanomyces* root rot score in a sub-set of half diallel (4×4) crosses after exclusion of the “NK195” array in 2005

Table 5. Genetic parameters estimated by the method of Hayman (1954) for the resistance to *Aphanomyces* root rot

Genetic parameters		2004 season		2005 season	
		Estimate	S.E.	Estimate	S.E.
Additive variance	D	0.916	0.143	1.063	0.169
Dominance variance	H_1	0.552	0.116	0.291	0.120
	H_2	0.450	0.090	0.236	0.095
Environmental variance	E	0.020	0.004	0.022	0.006
Average degree of dominance	$\sqrt{H_1/D}$	0.776	0.114	0.523	0.095
Proportion of dominant genes	$kd/(kd+kr)$	0.679	0.028	0.652	0.044
Average direction of dominance	h	-0.816	0.114	-0.472	0.127
Heritability in a broad sense	h^2_B	0.948	0.011	0.954	0.013
Heritability in a narrow sense	h^2_N	0.657	0.047	0.829	0.045

¹⁾ Genetic parameters were estimated by the method of Hayman (1954).

²⁾ Genetic parameters estimated after exclusion of the “NK195” array in 2005

³⁾ S.E. means standard error.

種育成に利用されている系統であること、②圃場抵抗性が異なること、③特定の品種に系譜が偏らないこと、を考慮し、選んだ。なお、正逆交配差を含む完全ダイアレル分析を行わなかった理由は、テンサイで期待される抵抗性は雄性不稔細胞質上で発現するものに限られ、材料数および試験規模が制約されるためである。

黒根病抵抗性を検定した結果、親系統における発病指数は、「NK185BR」が低く、「NK195」および「NK229BR」が高く、「NK235BR」および「NK237BR」は中間の値を示し、この結果は2年とも同様であった。供試系統の平均発病指数は、2004年が2005年にくらべ若干低かったが、両年とも反復間差は認められず、系統間差は明瞭であった。なお、2004年では、 (V_p, W_p) グラフにおける W_p の V_p 上への回帰式の勾配は 0.997 と 1 に近かったが、2005年では 0.523 と低く、エピスタシスの存在が疑われた。このような場合、ダイアレル表から回帰直線から離れた親系列を除き、副ダイアレル表にもとづいて分析をやり直すことがすすめられている(鶴飼 2002, Dwivedi *et al.* 1980)。そこで、5材料のうち内部腐敗の進展が著しかった「NK195」の系列をダイアレル表から除いたところ、 W_p の V_p 上への回帰式の勾配は 1.090 と 1 に近くなり、エピスタシスの影響を排除できたものと考えられた。このように両年の分析の間で認められた年次間差の原因は、発病調査における指数の尺度が影響したことが推察された。テンサイ黒根病の病徴では、最終的に根全体への腐敗進行が認められる内部腐敗とともに、内部腐敗に至らないが *A. cochlioides* の感染によって根表面にかさぶた状の粗皮斑や水浸状の壊死が生じることが確認されており(内野ら 1997)、多様な遺伝的背景を持ったテンサイ品種の抵抗性を比較する上で、これら症状を根部の被害程度に応じて指数評価を行っている。このため、指数 0～3 が、原因菌の感染に起因した根表皮での抵抗性を評価した値に対して、指数 3～5 は感染が成立した後に内部腐敗が進展した度合いを評価した値であり、発病指数が高かった 2005 年の計量評価の中では、これら 2 つの要因が混在していたと推察された。なお、*A. cochlioides* は、感染に好適な高温・多湿の状況では、遊走子嚢を生じて感染と増殖を繰り返すとされているが、根の壊死部から遊走子嚢の発現は見られず卵胞子が形成されていることから(宇井・中村 1963)、テンサイ根を直接腐敗させる菌ではないと考えられている。よって、本分析で得られた黒根病抵抗性の遺伝様式は、*A. cochlioides* の感染に際して根表皮で発現した抵抗性について評価した可能性が高い。これは、*A. cochlioides* の感染および侵入時での根表皮の抵抗性が育種利用において重要であることを意味するが、内部腐敗の進行程度に関し、何らかの圃場抵抗性が存在する可能性も示唆している。

Walters and Morton (1978) による分散分析結果ならびに Hayman (1954) による遺伝パラメータは両年間で近い値を示した。広義の遺伝率 (h^2_B) は、両年とも 0.95 と

高く、実験精度は十分高いと判断された。各遺伝成分については、相加・優性の遺伝モデルに適合しており、相加分散 (D) が優性分散 (H_1) より 2 倍以上大きい値を示した。全分散に占める相加分散 (D) の割合は高く、推定された狭義の遺伝率 (h^2_N) は 0.66 および 0.83 と高かったことから、本抵抗性は主として相加的な遺伝効果に支配されていると考えられた。2 カ年の抵抗性検定においても、 F_1 の発病指数が中間親か若干低い傾向があり、抵抗性の遺伝子集積によって F_1 の育種改良効果を期待できるものと考えられた。実験に用いた親 5 系統の中では、「NK185BR」の発病指数が低く、これを交配親とした F_1 では、全体的に発病指数が低く、親の抵抗性に対応して F_1 の抵抗性も強くなることが期待できると考えられた。すなわち、本病の抵抗性育種では、親系統の育成時において個体選抜を加えるなど、積極的に遺伝子集積を図ることが有効と考えられた。

一方、優性分散に関しては、 b_1 項、 b_2 項、 b_3 項のいずれも統計的に有意となり、優性効果の存在も明らかであった。平均優性度 ($\sqrt{H_1/D}$) は、2004 年、2005 年ともに 0 から 1 の間の値で不完全優性を示した。優性遺伝子の平均的方向 (h) は、両年とも負値を示したことから、発病指数の低い方向、すなわち抵抗性の強い方向を示した。テンサイでは、一代雑種育種法を基幹の育種方法としているため、抵抗性の方向に示される優性効果を積極的に育種へ利用することが重要と考えられた。注目すべきは、「NK237BR」を交配親とした F_1 の発病指数が、交配相手となる親の発病指数に関わらず「NK237BR」並みか「NK237BR」より小さい値を示したことである。「NK237BR」は、 (V_p, W_p) グラフにおいて原点付近に位置し、優性遺伝子割合が高いと推察された。よって、「NK237BR」を交配親とすれば、他方の交配親の抵抗性に左右されず、抵抗性を持った一代雑種が効率的に作出できると期待される。このような遺伝的特性を応用することにより、抵抗性品種の短期育成が進められると予想される。 b_3 項は、特定組合せ能力に相当する優性偏差、すなわち、各 F_1 において固有の優性偏差を表しており、「NK195×NK229BR」や「NK237BR×NK229BR」のように、両親の発病指数は高かったにもかかわらず、 F_1 の発病指数が低かった組合せなどに起因するものと考えられた。

高度抵抗性系統に由来した抵抗性遺伝子の利用は、抵抗性育種を推進させ、加速化させると期待される。テンサイの黒根病抵抗性育種では、「NK-310mm-O」に由来する抵抗性 QTL 領域を交雑育種で保持するように選抜すれば、抵抗性系統の作出が可能と考えられる (Taguchi *et al.* 2009)。しかし、実際の栽培で重要である「糖収量の組合せ能力」、「高糖分」、「抽苔耐性」などの形質を同時に付与するには、長年月を要する。また、少数の遺伝資源に依存した交配が進むため、一代雑種育種法を基幹育種方法とするテンサイでは、親間の近縁係数が高くなり、期

待されるヘテロシスが小さくなることが危惧される（田口ら 2006）。このため、一代雑種の育成に利用している優良な親系統の圃場抵抗性の遺伝様式を把握し、その性質をうまく一代雑種の交配計画策定に利用できれば、効率的な抵抗性系統の作出に有効と考えられる。今回の実験で選ばれた系統のうち、抵抗性遺伝子の集積程度が高く、相加効果が期待できる「NK185BR」や F_1 品種としての優性効果が期待できる「NK237BR」などは、それぞれの遺伝的特性を利用した抵抗性育種の可能性を示している。

謝 辞

本研究の一部は、「新たな農林水産政策を推進する実用技術開発事業」により行われた。ここに記し謝意を述べたい。

引用文献

- 東 正昭・堀末 登・斎藤 滋・渡辺進二（1983）イネの穂いもち圃場抵抗性の遺伝分析。育種 33: 62–68.
- Coe, G.E. and C.L. Schneider (1966) Selecting sugar beet seedling for resistance to *Aphanomyces cochlioides*. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 14: 164–167.
- Dwivedi, S.L., K.N. Rai and R.B. Singh (1980) Diallel analysis of heading date in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 57: 43–47.
- 八戸三千男・関村 潔・永田伸彦・武田竹雄・長谷川寿保（1984）Sf 因子有するテンサイ O 型自殖系統の実用的特性。てん菜研究会報 26: 22–31.
- Hayman, B.I. (1954) The theory and analysis of diallel crosses. Genetics 39: 789–809.
- 池田奈美子・安間 舜（2004）チャ炭疽病抵抗性に関するダイヤレル分析。育種学研究 6: 135–141.
- 梶山 努・田中文夫（2000）テンサイ黒根病がテンサイの収量、品質に及ぼす影響。てん菜研究会報 42: 59–64.
- 藏之内利和・大潟直樹・田中征勝（1997）系統間交配法によるテンサイ新 O 型系統の育成。てん菜研究会報 39: 28–33.
- 大潟直樹・田口和憲・田中征勝（2002）テンサイの草丈、葉数及び茎葉重に関する片側ダイヤレル分析。育種学研究 4: 77–85.
- Panella, L. (2005) Black root. In: Biancaldi, E., L. Cambell, M. De Biaggi and G.N. Skaracis (eds.) Genetics and Breeding of Sugar Beet. Science Publishers, Enfield, pp. 101–102.
- Schneider, C.L. (1978) Use of oospore inoculum of *Aphanomyces cochlioides* to initiate black root disease in sugar beet seedlings. J. Am. Soc. Sugar Beet Technol. 20: 55–62.
- 高宮泰宏・千葉茂行（2000）トウモロコシす紋病圃場抵抗性の自殖系統差異と遺伝解析。北海道立農試集報 78: 59–67.
- 田口和憲・中司啓二・高橋宙之・岡崎和之・吉田智彦（2006）テンサイ一代雑種の近縁係数と収量の関係。育種学研究 8: 151–159.
- Taguchi, K., N. Ogata, T. Kubo, S. Kawasaki and T. Mikami (2009) Quantitative trait locus responsible for resistance to *Aphanomyces* root rot (black root) caused by *Aphanomyces cochlioides* Drechs. in sugar beet. Theor. Appl. Genet. 118: 227–234.
- 田口和憲・高橋宙之・岡崎和之・阿部英幸（2008）テンサイ自殖系統における褐斑病、根腐病および黒根病抵抗性の評価と複合病害抵抗性品種育成の可能性。てん菜研究会報 49: 1–7.
- てん菜糖業年鑑（2008）「てん菜の主要病害虫発生面積等」。新井定雄・石原伍朗・木山邦樹・高橋吉清・根津隆次・山田保彦・横田勝美編。（社）北海道てん菜協会，日孔社，札幌。304–307.
- 内野浩克・渡辺英樹・神沢克一（1997）テンサイ根部粗皮症状から分離された微生物の病原性。てん菜研究会報 39: 94–100.
- 内野浩克・渡辺英樹（1998）テンサイの黒根病の発生推移と薬剤防除適期。てん菜研究会報 40: 85–91.
- 内野浩克・渡辺英樹（1999）テンサイの黒根病の発生推移と病原菌の部位別分離頻度。てん菜研究会報 41: 67–72.
- 宇井格生・中村重治（1963）てん菜の黒根病，特にその病原菌 *Aphanomyces cochlioides* Drechsler の病原性と寄主範囲について。甜菜研究会研究報告 3: 78–95.
- 鵜飼保雄（1989）量的形質のダイヤレル分析のためのパソコン用プログラム DIALL の作成。育種 39: 107–109.
- 鵜飼保雄（2002）第 8 章ダイヤレル分析，“量的形質の遺伝解析”，医学出版。東京。173–217.
- Walters, D.E. and J.R. Morton (1978) On the analysis of variance of a half diallel table. Biometrics 34: 91–94.

Half-diallel analysis of *Aphanomyces* root rot (black root) resistance of sugar beet (*Beta vulgaris* L.)

Kazunori Taguchi¹⁾ and Naoki Ogata^{1,2)}

¹⁾ National Agricultural Research Center for Hokkaido Region (NARCH), Memuro 082-0081, Japan

²⁾ National Institute of Crop Science, Tsukuba 305-8518, Japan

Analysis of a set of half-diallel crosses for *Aphanomyces* root rot (black root) resistance was conducted in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Five selfed O-type parental lines and ten F₁ lines derived from half-diallel crosses between parental lines were used for analysis. Disease evaluation was carried out in an *Aphanomyces*-infested field in Ikeda-cho, Hokkaido, Japan for two seasons (2004 and 2005). Diallel analysis related to genetic variances and parameters was conducted using “DIALL” developed by UKAI (1989). In analysis of variance according to Walters and Morton (1978), the additive effect (a) and dominance effect (b) were significant at the 1% level. The (V_r , W_r) graph indicated that the results showed a good fit to the additive-dominance model in the 2004 season, but in 2005, the slope of the regression line of W_r on V_r in the (V_r , W_r) graph was much lower than 1, suggesting the presence of non-allelic interaction. However, the (V_r , W_r) graph of the 4×4 sub-diallel table resulting from exclusion of the array due to a parent “NK195” that greatly deviated from the V_r - W_r regression line showed a regression coefficient close to 1, indicating the absence of epistasis, also in 2005. The estimate of broad sense heritability was 0.95 in both years, and the estimates of narrow sense heritability were 0.66 in 2004 and 0.83 in 2005. Additive variance was larger than dominance variance. The average degree of dominance was 0.776 in 2004 and 0.523 in 2005, indicating incomplete dominance. The average direction of the dominant gene was minus in both years. In conclusion, the results showed that the resistance of sugar beet varieties utilizing the F₁ hybrid could be improved efficiently by the accumulation of resistant genes and by utilizing the dominance effect.

Key Words: sugar beet (*Beta vulgaris* L.), *Aphanomyces* root rot, diallel analysis, resistance, *Aphanomyces cochlioides*.