

オオムギうどんこ病 (*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei*) 菌株間の雑種から育成したコムギおよび カモジグサに病原性のある菌株

部田 英雄・武田 和義

緒 言

イネ科植物うどんこ病菌 (*Erysiphe graminis* DC.) はコムギ, オオムギ, カモジグサ, ライムギなど多くのイネ科植物に寄生するが, それぞれの菌は宿主特異性によっていくつかの *formae speciales* に分化しており¹⁰⁾, 例えば, オオムギうどんこ病菌はオオムギ属以外の植物には感染しないといわれている。

しかしながら, Cherewick¹⁾ はイネ科植物うどんこ病菌について, 元々の宿主とは異なる植物に接種する交互接種を試み, カモジグサから分離したうどんこ病菌がコムギを犯す事例を見出した。また Hardison³⁾ はいろいろなイネ科植物から分離したうどんこ病菌を用いて多くの交互接種を行った結果, ほとんどの菌株は2つあるいはそれ以上の属の植物に病原性を持っていることを認めた。

さらに, 日浦⁷⁾ および日浦と部田^{8,9)} はコムギうどんこ病菌とカモジグサうどんこ病菌の種間交雑によって得られた後代から, コムギあるいはカモジグサのいずれかに病原性を持つ菌株はもちろん, コムギとカモジグサの両方に病原性を持つ新しい菌株も容易に作れることを報告している。

一方, これらの分化型の中にはそれぞれの宿主の品種あるいは系統に対して病原性の異なる多くの *physiologic race* が分化しており⁶⁾, それらの宿主-病原関係には, いわゆる *gene for gene* 仮説²⁾ が適合すると考えられている。しかしながら, 部田^{4,5)} はオオムギうどんこ病抵抗性遺伝子 *JMlsn* に対して病原性のない菌株 h 9 と H14 の交雑後代から *JMlsn* に病原性のある菌株を作出した。これらの事実はうどんこ病における宿主-病原菌の相互作用が単純な主働遺伝子による *gene for gene* 仮説では説明し切れないことを示しており, このような非病原性菌株間の交雑後代から病原性のある菌株が派生する遺伝的な機構を解明することは, うどんこ病抵抗性育種を進める上でも極めて重要であると思われる。

本研究では, オオムギうどんこ病菌株間の交雑後代に対して選抜と交雑を繰り返し, 本来の宿主ではないコムギとカモジグサを犯し得る菌株を育成してその遺伝性を解析した。

実験材料および方法

オオムギうどんこ病菌の野生株 h9 (北海道で採取) と Hna (香川県で採取) の交雑後代を、それぞれコムギ 2 品種とカモジグサ 2 系統の上で選抜し、病原力の最も強い菌株の間で交雑と選抜を 4 回繰り返すことによって、本来の宿主ではないコムギとカモジグサに対して病原力のある菌株を育成した。

交雑等の方法は次の通りである。最初の宿主として高度罹病性のオオムギ品種黒麦148号を直径15cmの植木鉢に 4 粒ずつ播種して18-23℃の温室内で育苗した。2面にガラス、他の2面と上部にサラシを張った隔離育苗枠(縦横22cm, 高さ34cm)を被せて第3葉に菌株 h9 の分生胞子を一次接種した。その3日後に h9 の菌叢上に Hna の分生胞子を二次接種した。うどんこ病菌はヘテロタリツクなので、このようにして確実に雑種を得ることができる。子のう殻を形成した葉身を交雑後30日目に採集し、5日間風乾後、さらに約35℃で5日間乾燥して分生胞子や菌糸を死滅させた。

乾燥処理した葉身を吸水したろ紙に貼りつけ、予めガラス円筒(直径10cm, 高さ18cm)内で育苗しておいたオオムギ品種黒麦148号の上に吊し、子のう胞子を飛散させた。その子のう胞子によって発病した100個の病斑のそれぞれから、あらかじめ100本の試験管内で育苗しておいた黒麦148号に分生胞子を接種した。

それぞれの個体に形成された分生胞子を顕微鏡下で単胞子分離し、あらかじめ試験管の中で育苗しておいた100個体の黒麦148号の上で増殖して供試菌株を育成した。それぞれの菌株の単胞子分離は成功するまで繰り返し行った。これらの菌株の病原性を検定するためにあらかじめ試験管の中で育苗しておいたそれぞれ100個体のコムギおよびカモジグサに十分な量の分生胞子を接種した。コムギとしては農林52号および農林61号、カモジグサとしては *Agropyron tsukuchiense* (Honda) Ohwi var. *transiens* (Hackel) Ohwi. の 2 系統 Ag. E. e. および Ag. S. 4. を供試して実験の再現性をみた。

第2世代以後の接種実験は、それぞれ前の世代の雑種菌株の中から交配型にも配慮しながら病原力の最も強い菌株を選び、これらの菌株を黒麦148号の上で再度交雑して雑種を作り、第1世代と同様に黒麦148号の上に展開した100菌株を検定植物に接種して感染程度を調べ、選抜と交雑を繰り返した。供試菌株数はいずれも各世代100菌株とした。感染程度は接種後10日目に次のような判定基準に従って調査した。

- i : 免疫性。肉眼的に葉は完全に健全であり、病徴は全く認められない。
- 0 : 高度抵抗性。菌糸および分生胞子は認められないが、小さな褐斑あるいは黄変のえ死斑ができる。
- 1 : 抵抗性。菌糸がわずかに発生し、分生胞子を形成する。多くは顕著な褐斑あるいは黄斑ができる。
- 2 : 中間性。かなりの菌糸が発生し、分生胞子を形成する。また、いろいろな程度の褐斑あるいは黄斑ができる。
- 3 : 罹病性。多くの菌糸が発生し、よく分生胞子を形成する。また、わずかの褐斑あるいは黄斑ができる。
- 4 : 高度罹病性。多くの菌糸が発生し、豊富に分生胞子を形成する。

親の h 9 および Hna をコムギ, カモジグサおよびオオムギに接種した場合の反応を Table 1 に示す. 検定品種の反応から h 9 はレース 9, Hna はレース 4 に属することが明らかにされている.

Table 1. Pathogenicity of *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* isolates on the wheat, *agropyron* and barley

Isolate	Wheat		<i>Agropyron</i>		Barley
	Norin 52	Norin 61	Ag. E. e.	Ag. S. 4.	Kuromugi 148
h 9	i-0	i-0	i-0	i-0	4
Hna	i-0	i-0	i-0	i-0	4

i : immune, 0 : highly resistant, 4 : highly susceptible.

実 験 結 果

1. コムギ品種農林52号に対する病原性菌株の作出

オオムギうどんこ病菌株 h 9 と Hna の交雑に由来する第 1 世代, ならびにそれらの中から病原力の強い菌株を選んで交雑した後代 (第 2 ~ 第 5 世代) をコムギ農林52号に接種した場合の感染程度の変異を Table 2 に示す.

Table 2. Pathogenicity of hybrid progenies at each generation derived from crossing between h9 and Hna on a wheat variety Norin 52

Gene-ration	Cross combination	Number of progenies with the infection type of											Total
		i ^{b)}	i-0	0	0-1	1	1-2	2	2-3	3	3-4	4	
1 ^{a)}	i-0 × i-0	3	6	23	68	0	0	0	0	0	0	0	100
2	0-1 × 0-1	2	9	18	65	6	0	0	0	0	0	0	100
3	1 × 1	2	3	14	64	9	5	3	0	0	0	0	100
4	1-2 × 2	0	3	12	54	15	7	5	4	0	0	0	100
5	2 × 2-3	0	2	4	28	9	25	12	14	6	0	0	100

a) : h9 × Hna.

b) : i : immune, 0 : highly resistant, 1 : resistant, 2 : intermediate, 3 : susceptible
4 : highly susceptible.

▼ : Parents.

その結果, h 9 と Hna の雑種後代 100 菌株を接種した第 1 世代における感染程度は交雑親並の i または i-0 から親菌株よりもわずかに病原力の強い 0-1 まで連続的な変異を示した. そこで, 親の h 9 および Hna よりも強い感染程度を示した 0-1 の菌株を選んで交雑を行い, 得られた第 2 世代の雑種後代 100 菌株を再度農林52号に接種した結果, 感染程度の変異は i から 1 まで拡大した.

第 2 世代で最も感染程度の高かった菌株間で交雑 (1 × 1) を行い, 第 3 世代の雑種後

代100菌株を作って接種した結果、感染程度の変異は更に拡大して i から 2 に及んだ。

第 3 世代の菌株の中から病原性が強かった菌株を選び、交配型にも配慮して交雑 (1-2 × 2) を行い、第 4 世代の雑種後代100菌株を作って接種した結果、3 菌株は i-0 で非病原性を示したが、4 菌株は感染程度が 2-3 で第 4 世代の交雑親菌株よりも明らかに強い病原性を示した。

さらに、第 4 世代の菌株の中から病原性が強かった菌株を選んで交雑 (2 × 2-3) を行い、第 5 世代の雑種後代100菌株を作って接種した結果、2 菌株は元々の親菌株 (h 9 および Hna) とほぼ同程度の i-0 の非病原性を示したが、6 菌株は感染程度が 3 で、第 4 世代の交雑親菌株よりも強い病原性を示した。

このように、オオムギうどんこ病菌の種内菌株間の交雑と病原力に対する選抜を繰り返すことにより、本来の宿主ではないコムギ農林52号に対して病原力のある菌株が作出された。

2. コムギ品種農林61号に対する病原性菌株の作出

オオムギうどんこ病菌株 h 9 と Hna の交雑に由来する第 1 世代、ならびにそれらの中から病原力の強い菌株を選んで交雑した後代 (第 2 ~ 第 5 世代) をコムギ農林61号に接種した場合の感染程度の変異を Table 3 に示す。

Table 3. Pathogenicity of hybrid progenies at each generation derived from crossing between h9 and Hna on a wheat variety Norin 61

Gene-ration	Cross combination	Number of progenies with the infection type of											
		i ^{b)}	i-0	0	0-1	1	1-2	2	2-3	3	3-4	4	Total
1 ^{a)}	i-0 × i-0	31	21	13	35	0	0	0	0	0	0	0	100
2	0-1 × 0-1	10	14	18	53	5	0	0	0	0	0	0	100
3	0-1 × 1	10	12	15	50	13	0	0	0	0	0	0	100
4	1 × 1	5	6	27	43	7	8	4	0	0	0	0	100
5	1-2 × 2	0	5	8	49	13	11	6	8	0	0	0	100

a) : h9 × Hna.

b) : cf. Table 2.

▼ : Parents.

菌株 h 9 と Hna の雑種後代100菌株を接種した第 1 世代における感染程度は 52 菌株が i または i-0 で、親の h 9 および Hna とほぼ同じ程度であったが、35 菌株は 0-1 で親菌株より感染程度が僅かに高かった。そこで、親菌株 h 9 および Hna より感染程度が高い菌株を選んで交雑 (0-1 × 0-1) を行ない、得られた第 2 世代の雑種後代100菌株を農林61号に接種した結果、24 菌株が i または i-0 の感染程度で親菌株 h 9 および Hna と同じ非病原性を示したが、5 菌株では感染程度が 1 であった。

第 2 世代で強い病原性を示した菌株間で交配型にも配慮して交雑 (0-1 × 1) を行ない、第 3 世代の雑種後代100菌株を作って農林61号に接種した結果、22 菌株は感染程度が i または i-0 で非病原性を示し、13 菌株が感染程度 1 を示した。

第 3 世代で最も感染程度の高かった菌株間で交雑 (1 × 1) を行ない、第 4 世代の雑種

後代100菌株を作って接種した結果、感染程度の変異は更に拡大して11菌株は *i* または *i-0* で非病原性を示したが、4 菌株は感染程度が 2 で第 3 世代の交雑親菌株よりも強い病原性を示した。

第 4 世代で感染程度の高かった菌株間の交雑 (1-2 × 2) によって第 5 世代の雑種後代 100 菌株を作り、農林61号に接種した結果、5 菌株は感染程度が *i-0* で元々の親菌株 (h 9 および Hna) とほぼ同じ程度の非病原性であったが、8 菌株は感染程度が 2-3 で、第 4 世代の交雑親菌株よりも強い病原性を示した。

このように、オオムギうどんこ病菌株間の交雑と病原性に対する選抜を繰り返すことにより、コムギ農林52号に対すると同様に農林61号に対しても病原性のある菌株が得られた。

3. カモジグサ系統 Ag. E. e. に対する病原性菌株の作出

オオムギうどんこ病菌株 h 9 と Hna の交雑に由来する第 1 世代ならびにそれらの中から病原性の強い菌株を選んで交雑した後代 (第 2 ~ 第 5 世代) をカモジグサ系統 Ag. E. e. に接種した場合の感染程度の変異を Table 4 に示す。

Table 4. Pathogenicity of hybrid progenies at each generation derived from crossing between h9 and Hna on an *Agropyron* strain Ag. E. e.

Gene-ration	Cross combination	Number of progenies with the infection type of											
		<i>i</i> ^{a)}	<i>i-0</i>	0	0-1	1	1-2	2	2-3	3	3-4	4	Total
1 ^{a)}	<i>i-0</i> × <i>i-0</i>	3	40	39	15	3	0	0	0	0	0	0	100
2	0-1 × 1	2	35	40	15	4	4	0	0	0	0	0	100
3	1 × 1-2	1	4	12	69	8	4	2	0	0	0	0	100
4	1-2 × 2	0	5	10	49	6	22	5	3	0	0	0	100
5	2 × 2-3	0	2	6	29	15	27	6	8	7	0	0	100

a) : h9 × Hna.

b) : cf. Table 2.

▼ : Parents.

菌株 h 9 と Hna の雑種後代100菌株を接種した第 1 世代における感染程度は43菌株が *i* または *i-0* で親菌株 h 9 および Hna とほぼ同じ非病原性を示したが、11菌株は 0-1 または 1 で親菌株よりも僅かに強い病原性を示した。

そこで、親菌株 h 9 および Hna より強い病原性を示した菌株を選んで交雑 (0-1 × 1) し、得られた第 2 世代の雑種後代100菌株を再度カモジグサ系統 Ag. E. e. に接種した結果、37菌株の感染程度が *i* または *i-0* で親菌株 h 9 および Hna と同じく非病原性であったが、4 菌株は 1-2 で交雑親菌株よりも強い病原性を示した。

第 2 世代で強い病原性を示した菌株間で交雑 (1 × 1-2) を行ない、第 3 世代の雑種後代100菌株を作って接種した結果、5 菌株は感染程度が *i* または *i-0* で非病原性を示したが、感染程度の上限は前の世代よりも 0.5 ランク高まって 2 となった。

第 3 世代の感染程度の高い菌株間で交雑 (1-2 × 2) を行い、第 4 世代の雑種後代100菌株を作って接種した結果、5 菌株は感染程度が *i-0* で非病原性を示したが、3 菌株は 2

-3で第3世代の交雑親菌株よりも明らかに強い病原性を示した。

また、第4世代の病原性が強い菌株間の交雑(2×2-3)から第5世代の雑種後代100菌株を作って接種した結果、2菌株は感染程度がi-0で非病原性を示したが、7菌株は3で明らかな病原性を示した。

以上のように、オオムギうどんこ病菌株h9とHnaの交雑後代に選抜と交雑を繰り返すことにより、コムギの場合と同様に本来の宿主ではないカモジグサの系統 Ag.E.e. に病原性のある菌株を作出することが出来た。

4. カモジグサ系統 Ag. S. 4. に対する病原性菌株の作出

オオムギうどんこ病菌h9とHnaの交雑に由来する第1世代、ならびにその中で病原性の強かった菌株間の交雑後代(第2～第5世代)をカモジグサ系統 Ag. S. 4. に接種した場合の感染程度の変異をTable 5に示す。

Table 5. Pathogenicity of hybrid progenies at each generation derived from crossing between h9 and Hna on an *Agropyron* strain Ag. S. 4.

Generation	Cross combination	Number of progenies with the infection type of											Total
		i ^{b)}	i-0	0	0-1	1	1-2	2	2-3	3	3-4	4	
1 ^{a)}	i-0 × i-0	18	40 ^{▼▼}	13	29	0	0	0	0	0	0	0	100
2	0-1 × 0-1	5	14	45	34 ^{▼▼}	2	0	0	0	0	0	0	100
3	0-1 × 1	2	8	20	53 [▼]	10 [▼]	7	0	0	0	0	0	100
4	1-2 × 1-2	0	6	12	46	9	10 ^{▼▼}	12 [▼]	5	0	0	0	100
5	2 × 2-3	0	5	9	60	13	4	5 [▼]	2 [▼]	2	0	0	100

a) : h9 × Hna.

b) : cf. Table 2.

▼ : Parents

菌株h9とHnaの雑種後代100菌株を接種した第1世代における感染程度は58菌株がiまたはi-0で親菌株のh9およびHnaとほぼ同じ非病原性を示したが、8菌株は0-1で交雑親菌株よりわずかに強い病原性を示した。

そこで、親菌株h9およびHnaよりも強い病原性を示した菌株を選んで交雑(0-1×0-1)を行い、得られた第2世代の雑種後代100菌株を再度カモジグサ系統 Ag. S. 4. に接種した結果、19菌株では感染程度がiまたはi-0で親菌株h9およびHnaと同じ非病原性であったが、2菌株の感染程度は1であった。

第2世代で強い病原性を示した菌株間で交雑(0-1×1)を行い、第3世代の雑種後代100菌株を作って接種した結果、10菌株の感染程度はiまたはi-0で非病原性を示したが、7菌株は1-2で第2世代の交雑親菌株よりも強い病原性を示した。

第3世代で強い病原性を示した菌株間で交雑(1-2×1-2)を行い、第4世代の雑種後代100菌株を作って接種した結果、6菌株は感染程度がi-0で非病原性を示したが、感染程度の上限は1ランク上って2-3となった。

さらに第4世代で病原性の強かった菌株間で交配型にも配慮して交雑(2×2-3)を行い、第5世代の雑種後代100菌株を作って接種した結果、5菌株は感染程度がi-0で非病

原性を示したが、2菌株は3で明らかに強い病原力を示した。

このように、オオムギうどんこ病菌株間の交雑と病原力に対する選抜を繰り返すことにより、カモジグサ系統 Ag. E. e. の場合と同様に Ag. S. 4. に対しても病原力のある菌株を得ることができた。

考 察

本研究では、オオムギうどんこ病菌株間の交雑後代に選抜と交雑を繰り返すことにより、本来の宿主ではないコムギとカモジグサに対して病原性のある菌株を作出することができた。Table 2～5 に示される結果は相互に極めて近似しており、この実験の再現性が高いことを示している。

Table 2～5 に示される変異は半数体である分生胞子を単胞子分離した菌株によるものであるから、遺伝子のヘテロ効果を考慮する必要はなく、また、感染程度を示す病斑型は環境変動の少ない質的形質と考えられるので、各世代における感染程度の変異はそれぞれの菌株の持つ遺伝子の効果を示すとみてよい。

これらの表で特徴的なことは、いずれの世代においても感染程度は直接の交雑親の範囲を越えて連続的に変異し、強、弱いずれの方向にも超越分離が起って世代が進むにつれて変異が拡大することである。Table 2～5 に示される大きな変異は遺伝子の自然突然変異によっては説明できず、遺伝子の組換えによるものと考えられる。

そのような材料に対して交雑と選抜を繰り返すことによって病原力の上限が明らかに向上したという事実は、元々の交雑親である h 9 と Hna の遺伝子構成が相互に異なっており、補足的な、あるいは相加的な微動遺伝子が交雑後代において集積されたことを示唆する。Table 2～5 に示される材料において、一定方向への選抜を4回繰り返してもまだ大きな遺伝的分離が認められることから、交雑親の h 9 と Hna は相当多数の遺伝子座において遺伝的構成が異なるものとみられる。

各世代における病原力の上限は毎世代ほぼ0.5ランクずつ着実に上っており、4回の交雑と選抜を経た第5世代では感染程度の上限が3に達している。感染程度3の菌株は分生胞子をよく形成し、宿主の上で繁殖することができる。

このように、オオムギうどんこ病菌の交雑後代に病原力に関する選抜を加えながら交雑を繰り返すことによって、僅か5世代で本来の宿主ではないコムギならびにカモジグサに対して病原性のある菌株が現われたという事実は、イネ科植物うどんこ病菌の *formae speciales* がそれほど安定なものではなく、自然界においても菌株間の交雑と自然淘汰によって多様な病原性を持った子孫が生じ得ることを示している。

従って、うどんこ病の抵抗性育種においては単純な gene for gene 仮説に基づいた育種計画には限界があり、病原菌の *formae speciales* ならびに種内変異においても、新たな遺伝子型が容易に出現し得ることを認識しなければならない。なお、このような遺伝子型を持つ新たな菌株が既存の菌株との競合にうち勝って自然界で生存し得るかどうかは次の研究課題である。

摘 要

オオムギうどんこ病菌の野生株 h 9 と Hna の交雑後代をコムギあるいはカモジグサに接種し、病原力の強い菌株を選んで再度交雑する選抜と交雑のサイクルを 4 回繰り返した結果、本来の宿主ではないコムギあるいはカモジグサに対して明らかに病原力のある菌株を育成することができた。

従って、イネ科植物うどんこ病菌の *formae speciales* はそれほど安定なものではなく、自然界においても交雑と自然淘汰によって様々な病原性を持った菌株が生じ得ると考えられる。

引 用 文 献

1. Cherewick, W. J. 1944. Studies on the biology of *Erysiphe graminis* DC. *Canad. Jour. Res. C.* 22 : 52-86.
2. Flor, H. H. 1956. The complementary genic systems in flax and flax rust. *Adv. Genetics* 8 : 29-54.
3. Hardison, J. R. 1944. Specialization of pathogenicity in *Erysiphe graminis* on wild and cultivated grasses. *Phytopathology* 34 : 1-20.
4. 部田英雄. 1989. オオムギうどんこ病抵抗性遺伝子 *JMlsn* に対する非病原性菌株間の交雑による病原性菌系の作出. *農学研究* 61 : 279-286.
5. 部田英雄, 日浦運治. 1985. オオムギうどんこ病菌の *H. spontaneum nigrum* に対する病原性菌系の生成. *日植病報*, 51 : 74. (講要).
6. Hiura, U. and Heta, H. 1953. Studies on the disease-resistance in barley. II. Physiologic races of *Erysiphe graminis hordei* in Japan. *Ber. Ohara Inst. Landw. Biol. Okayama Univ.* 10 : 17-28.
7. Hiura, U. 1962. Hybridization between varieties of *Erysiphe graminis*. *Phytopathology* 52 : 664-666.
8. 日浦運治, 部田英雄. 1968. *Erysiphe graminis* f.sp. *tritici* x *Erysiphe graminis* f.sp. *agropyri* 雑種のコムギ品種に対する病原性. 坂本教授還暦記念論文集 : 199-204.
9. 日浦運治, 部田英雄. 1973. コムギのカモジグサうどんこ病に対する抵抗性の仕組. 平塚直秀博士古稀記念論文集 (菌草研究所研究報告第10号) : 505-510.
10. Marchal, M. Em. 1902. De la specialisation du parasitisme chez l'*Erysiphe graminis*. *Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris)* 135 : 210-212.

**Hybrid Progenies Virulent to Wheat and *Agropyron* Derived
from a Cross Between Barley Mildew Isolates
(*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei*)**

Hideo HETA and Kazuyoshi TAKEDA

Summary

Repeated selection and hybridization among progeny isolates derived from a cross between two strains of barley mildew originally avirulent to wheat and *Agropyron* has given rise to isolates virulent on those plants.

Barley mildew isolates h9 and Hna were hybridized on a susceptible barley host Kuromugi 148 to produce perithecia. After meiosis a number of haploid ascospores developed in the diploid perithecium. The resulting ascospores were inoculated onto Kuromugi 148 to develop conidiospores. Conidiospores sampled from 100 disease lesions were separately inoculated onto 100 seedlings of Kuromugi 148 and single conidiospores collected from each seedling were individually inoculated onto 100 seedlings of Kuromugi 148 to establish 100 progeny isolates. For evaluating pathogenicity of the isolates, conidiospores sampled from each isolate were inoculated onto 100 seedlings each of wheat cultivars Norin 52 and Norin 61, *Agropyron* Ag. E. e. and Ag. S. 4. The most virulent among the 100 isolates were selected and hybridized again on Kuromugi 148 to produce the next generation. This cycle of hybridization and selection was repeated four times.

In the first generation, which was not subjected to selection, most of the isolates showed no or very weak growth on the non-host wheat and *Agropyron* plants. In the second generation which was derived from hybridization between the most virulent isolates of the first generation, some of the progenies showed weak virulence on the wheat or *Agropyron* plants. In the succeeding generations the degree of virulence on the wheat or *Agropyron* plants increased gradually in response to selection.

After four cycles of hybridization and selection some isolates developed highly virulent symptoms on the originally resistant wheat and *Agropyron* non-host plants.

This increased virulence on wheat and *Agropyron* plants may be due to the recombination and segregation of minor genes promoting virulence derived from the parents h9 and Hna which were originally avirulent on both wheat and *Agropyron*.

Our results indicate that new virulent mildew isolates may develop in nature after hybridization between two avirulent isolates.