

ナシにおける病害抵抗性育種

—素材開発の現状—

独立行政法人農業技術研究機構果樹研究所遺伝育種部

ことぶき
壽

かず
和
お
夫

はじめに

ナシ栽培においては数多くの病害が障害になっているが、特に黒斑病、黒星病、赤星病の3病害が重要病害として防除の対象とされてきた。これらの防除のために年間で十数回の薬剤散布が行われ、コストの上昇をもたらしてきた。近年は環境への影響も考慮されるようになり、病虫害抵抗性育種の重要性が強調されるようになったが、ニホンナシにおいては特に‘二十世紀’の黒斑病対策が困難であったことから、果樹の中でも古い時代から抵抗性育種に関心が払われてきた。最近ではさらに黒星病に対する抵抗性育種に関心が集まっている。以下に、黒斑病および黒星病抵抗性育種の現状について、その概要を述べる。

I 黒斑病抵抗性

黒斑病は古くから発生が知られていたが、重要視されるようになったのは明治時代になって‘二十世紀’が広く普及するようになってからのこととされる。黒斑病に対するニホンナシ品種の反応は明瞭に分かれ、‘二十世紀’が高度の罹病性を示すのに対し、‘長十郎’は抵抗性を示す。‘二十世紀’栽培における黒斑病対策は極めて困難であったために、ニホンナシ育種においては黒斑病に強い‘二十世紀’の作出が永年の目標とされてきた。

1 抵抗性の検定法と遺伝様式

圃場条件におけるナシ品種の黒斑病抵抗性は発現が不安定で、葉と果実の抵抗性が一致しないこともあった。しかし新梢の第3位葉を用い、孢子懸濁液の点滴接種を行う検定法が確立され、葉の抵抗性と果実の抵抗性が一致すること、幼苗による検定が可能であることが明らかになった。

葉や果実を用いる検定法によって抵抗性を知るためには、接種後の検体を湿室状態に保つ必要があるが、検体が比較的大型であるために多数の検体を扱うには大きな培養器が必要になり効率が悪い。これを改善するために

リーフディスク法が検討され、ガラスシャーレに敷いたろ紙に黒斑病菌のAKトキシンや液体培養した培養液を染み込ませ、リーフディスクを並べる方法が確立された。これを25°Cに置くと24~48時間で抵抗性の判定が可能になる(図-1)。この方法では多数の検体を小さな容積で扱うことができ、実生選抜のような場合には効果的である。

交雑によって得た後代実生の幼苗検定の結果、黒斑病に対してナシ品種が示す抵抗性は一对の主動遺伝子に支配されることが明らかになった。このとき抵抗性は遺伝的に劣性形質であり、抵抗性品種は劣性ホモである。罹病性品種には優性ホモの品種が存在する可能性があるが、これまでの試験では優性ホモの品種は確認されておらず、罹病性品種の中でも高い罹病性を示すといわれる‘二十世紀’を含め、調査された罹病性品種はすべて遺伝的にヘテロであることが確認されている。

2 突然変異の利用

(1) 枝変わりの探索

果樹では枝変わり(自然突然変異)によって新品種が成立する例が多い。‘二十世紀’でも黒斑病に対する耐性を獲得した枝変わりの存在が期待される。

鳥取県は‘二十世紀’の栽培を定着させて以来、国内最

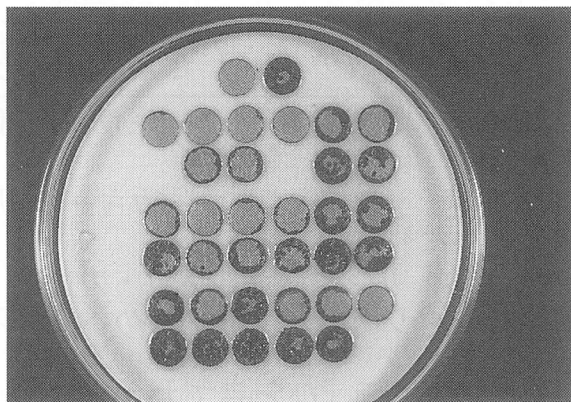


図-1 リーフディスクによる黒斑病抵抗性検定

培養液を染みこませたろ紙を敷いた12cmシャーレに36枚程度のディスクを並べることができる。罹病性(下列の5枚)は完全に黒変し、中位のもは周囲が黒変している。

Breeding of Disease Resistant Cultivars in Japanese pear.

By Kazuo KOTOBUKI

(キーワード: ナシ, 病害抵抗性, 黒斑病, 黒星病, 突然変異, ガンマ線)

大の‘二十世紀’の産地としての地位を維持してきている。最盛期には県内で約3,000 haもの‘二十世紀’が栽植されており、その中には樹齢が進んだ樹も多かったことから、黒斑病抵抗性を獲得した枝変わりの探索が行われた。その結果、‘二十世紀’の展開直後の若葉は紫褐色であるのに対し、緑色の若葉を持つ枝変わりや、果面にさびを生じて赤ナシに変異したものなどが見つかった。しかしながら、当初の目的であった黒斑病抵抗性を獲得した変異体は見つからなかった。

(2) ‘ゴールド二十世紀’の発見

1) ガンマーフィールドでの緩照射

‘二十世紀’の発見以来百年を過ぎた今日でも交雑によって‘二十世紀’に変わり得る黒斑病抵抗性の青ナシ品種は育成されていない。そこで黒斑病に強い‘二十世紀’を獲得する手法として突然変異育種の利用が計画された。

‘二十世紀’は高い黒斑病罹病性を示すものの他の罹病性品種と同様に遺伝的にはヘテロであり、しかも罹病性が優性で、単因子支配であることは突然変異育種の適応対象として好適である。

1962年に開設された放射線育種場のガンマーフィールドに‘二十世紀’の苗木を定植し、ガンマ線の照射が開始された。1981年になって薬剤散布を控えて調査したところ、病徴が見られない変異体を発見した。後の‘ゴールド二十世紀’である。

AKトキシンの0.1 ppm水溶液に対し‘二十世紀’では新梢上の第1位葉から第5位葉まで黒変症状を呈する。だが、‘ゴールド二十世紀’では第2位葉あたりまではわずかに黒変症状を呈するが、第4位葉では症状が見られなくなる。このように‘ゴールド二十世紀’が獲得した黒斑病抵抗性は長十郎のような完全な抵抗性ではなく、それまでに知られていなかった中位の抵抗性である。この中位の抵抗性の理由として‘ゴールド二十世紀’が周縁キメラであることと、獲得した抵抗性そのものが中位の抵抗性であることが後代検定により確認されている。

圃場条件下で‘ゴールド二十世紀’には黒斑病の発生が

認められることがある。特に二次伸長枝の若葉で発病が多い傾向にあるが、‘二十世紀’の場合とは異なって病徴が著しく進展することは少なく、病斑は乾固して後に病斑部分が脱落することも多い。このときに病斑周囲の健全全部には表皮組織に似た細胞の列が観察される(図-2)。このように‘ゴールド二十世紀’の黒斑病抵抗性は中位の抵抗性であるものの、圃場条件での実用性は十分であることが認められ、鳥取県では‘二十世紀’におきかわって着実に普及してきている(表-1)。

2) 急照射による変異の誘発と選抜

ガンマーフィールド内には線源からの距離が異なる位置に栽植された‘二十世紀’が数本あり、それらの木から‘ゴールド二十世紀’以外にも数系統の変異体が見ついている。しかし、隣接して栽植されている罹病性の‘早玉’からはこれまでのところ、黒斑病抵抗性の変異体は見つかっていない。そこで‘二十世紀’以外の品種からの変異体誘発が可能であるかが検討された。

鳥取県は放射線育種場との共同研究により‘新水’の黒斑病抵抗性変異体獲得を計画した。ガンマ線の照射はガンマーフィールドでの緩照射に加え、穂木への急照射も取り入れた。急照射された穂木は鳥取県園芸試験場内の

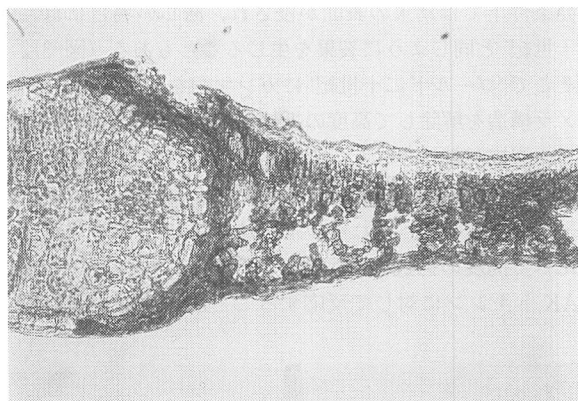


図-2 ゴールド二十世紀の黒斑病病斑部の断面(長柄原図)
左側の健全部外側に細胞の列が観察される。

表-1 鳥取県における‘ゴールド二十世紀’の普及状況

	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
‘二十世紀’	2,159	2,018	1,882	1,766	1,601	1,496	1,356	1,281	1,146	1,080	987	848	770
	75.3	72.9	70.0	68.0	66.1	65.4	63.5	62.4	59.5	58.3	56.9	52.5	49.8
‘ゴールド二十世紀’		48	103	131	145	150	155	163	202	236	270	314	354
		1.7	3.8	5.0	6.0	6.6	7.3	7.9	10.5	12.7	15.6	19.5	22.9
全品種合計	2,864	2,767	2,689	2,597	2,422	2,289	2,135	2,053	1,926	1,852	1,736	1,614	1,546

JA 全農とっとり資料(2002)より抜粋。上段は面積(ha), 下段は合計に対する割合(%)。

ナシ成木に高接ぎされ、伸長した新梢を毎年基部付近で切り戻し処理を行った。その結果、2.5 Gy/h の線量率で80 Gy の照射を行った区から目的とする変異枝を発見し、1996年に‘寿新水’と命名、登録された(北川ら、1999)。

‘寿新水’の育成は‘二十世紀’以外の品種からもガンマ線照射によって黒斑病抵抗性変異体の獲得が可能であることを証明した。また、それまでの変異体はガンマフィールドでの緩照射で誘発、選抜されたものであったが、ガンマ線の急照射によっても類似の変異体が獲得できることを証明している。これをきっかけに長野県南信農業試験場の育成品種である‘南水’や、静岡県松永氏育成の喜水などを供試して黒斑病抵抗性変異体の誘発と選抜が試みられるようになった。特に‘喜水’では培養物へのガンマ線照射による変異体の選抜が進められている。

3) キメラ解除の試み

‘ゴールド二十世紀’が中位の抵抗性を示すことの一理由は周縁キメラであるためとされ、生長円錐のL-1には原品種である‘二十世紀’の罹病性組織が残存している構造と考えられている。このために、すでに述べたように圃場ではまれに黒斑病が発生することがあるが、多発条件下では幼果の表面が侵され、激しい場合には‘二十世紀’と同じように裂果を生じることもある(図-3)。そこで‘ゴールド二十世紀’にガンマ線を再度照射し、キメラ構造を解除して高度の抵抗性を獲得した変異体の誘発、選抜が試みられた。その結果、60 Gy を照射した区から3系統、80 Gy 区から1系統を、緩照射によって2系統を選抜した。これらの系統は‘ゴールド二十世紀’に比べて高度の抵抗性を示すが、第1~3位葉でわずかにAKトキシンに対して反応することから、‘長十郎’のよ

うな完全な抵抗性ではないと考えられている(MASUDA et al., 1999)。

3 DNA マーカーの探索

BANNO et al. (1999) は黒斑病罹病性遺伝子座から3.1 cM の遺伝距離にあるRAPD マーカーCMNB 41/2350 を見いだした。このマーカーは‘おさ二十世紀’×‘大原紅’の黒斑病罹病性後代実生19個体および‘ゴールド二十世紀’を含む黒斑病罹病性の6品種からなる集団内に96%の頻度で出現することを確認した。

IKETANI et al. (2001) は‘巾着’×‘幸水’の後代82個体からなるF1集団からRAPD マーカーを用いた連鎖地図を作成している。そのなかで巾着の連鎖地図は18連鎖群からなり、黒斑病罹病性に関連する遺伝子座は黒星病抵抗性とは異なる連鎖群に座乗していることを明らかにした。

II 黒 星 病

1 抵抗性の種、品種間差と遺伝様式

黒星病の病原菌には *Venturia pirina* と *V. nashicola* の2種があり、前者はセイヨウナシに寄生し、欧米に広く分布している。後者はニホンナシおよびチュウゴクナシの一部に寄生して、セイヨウナシには寄生しない。本病に対するニホンナシ品種の抵抗性は圃場での自然発病によって評価されてきたが、最近になって病原菌の分生孢子懸濁液を人工的に接種することにより的確に判定されるようになった。

セイヨウナシでは *V. nashicola* による発病が見られないことから、抵抗性育種の初期にはニホンナシとセイヨウナシとの種間雑種の利用が計画された。在来品種の中にも日欧種間雑種があるが、いずれも果実品質に問題がある。これはセイヨウナシの果実は食用に供する前に追熟処理を必要とする成熟特性を持っているため、ニホンナシと同程度の果実品質をもつ品種の育成には長い年月が必要になると考えられる。

圃場での自然発病による観察結果から、ニホンナシ品種間にも抵抗性に差があると考えられていたが、孢子懸濁液の接種によってほとんどの品種が罹病性と判定され、わずかに‘巾着’だけが抵抗性であった。また、チュウゴクナシ品種の‘紅梨’、‘蜜梨’も抵抗性であることが明らかになった。その後さらにチュウゴクナシの‘昌溪梨’、中国原産の *Pyrus pyrifolia* である‘蒼溪梨’、野生種の‘イワテヤマナシ’が抵抗性であることが確認されたが、これらの品種は接種による病徴を全く示さない高度の抵抗性であった。これに対し、チュウゴクナシの‘北京白梨’、‘南果梨’、‘満園香’、‘八里香’など、およびニホ

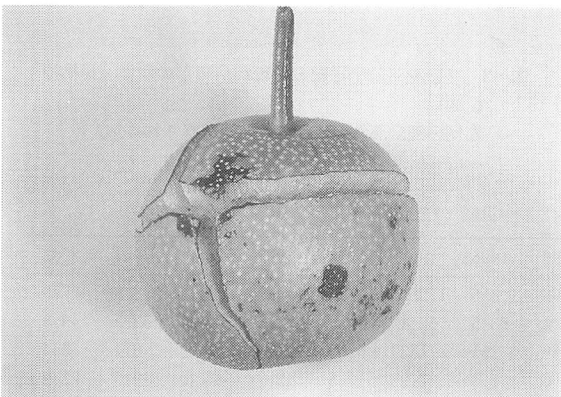


図-3 ゴールド二十世紀の幼果に発生した黒斑病
黒斑病の症状は果実表面の浅い部分に留まっている。

ンナシの‘晩三吉’は接種によって壊死斑を生じるが分生胞子の形成は認められないタイプの抵抗性を示した。なお‘バートレット’、‘ラ・フランス’などのセイヨウナシ品種はいずれも高度の抵抗性であった。

ニホンナシとチュウゴクナシ品種を用いた後代検定により、高度抵抗性は単因子支配の優性形質であり、供試した品種はいずれもヘテロであることが明らかになった。しかし、高度抵抗性品種の‘紅梨’および‘蜜梨’と罹病性品種との後代では壊死斑型の実生が比較的高い頻度で出現している (ABE and KOTOBUKI, 1999 a)。また、壊死斑型の抵抗性を示すニホンナシの‘晩三吉’、チュウゴクナシの‘北京白梨’、‘象牙梨’、‘円把梨’、‘早酥’などを供試した後代検定から、罹病性品種との特定の組み合わせでは壊死斑型個体を生じ、‘晩三吉’と壊死斑型チュウゴクナシ品種との交雑では高度抵抗性、壊死斑型抵抗性、罹病性の各個体を生じている。この結果から、壊死斑形成反応には複数の遺伝子が関与していると考えられる (ABE and KOTOBUKI, 1999 b)。

2 病原菌のレース分化と遺伝子座の対立性

V. nashicola ではニホンナシ‘幸水’とナシの1保存系統である‘マメナシ12’を指標品種としてこれまでに三つのレースの存在が明らかにされている。レース1は‘幸水’に病原性をもつが‘マメナシ12’には病原性がなく、レース2はその逆の関係にあり、レース3は両品種に病原性を示す。

これまでは黒星病菌を人工的に培養して多量の分生胞子を得ることが困難であったために、抵抗性の検定には自然発病した病斑から接種源を採取してきた。しかし、最近になって多量の分生胞子を獲得できる培養条件が明らかになったことから、今後はレースの明らかな胞子を接種源とする検定が望ましい。

各レースに対するナシ属の種・品種の反応に関する調査が進められているが、その結果によっては抵抗性の遺

伝様式にも新しい知見が得られる可能性がある。黒星病菌は子のう胞子を形成することから、今後さらに新しいレースが出現する可能性もある。その中には既知の抵抗性を侵すレースが分化することも考えられる。このため、ニホンナシ‘巾着’とセイヨウナシ、チュウゴクナシの高度抵抗性が同じ遺伝子座にあるかどうか、その対立性を明らかにしておく必要があり、現在研究が進められている。

3 DNA マーカーの開発

黒星病に関してこれまでに多様なオリジンの抵抗性遺伝子が明らかになっているが、これらを取り込んだ新品種の育成にはDNAマーカーの利用が期待される。現在、セイヨウナシ品種‘ラ・フランス’とニホンナシとの交雑実生群を用いた連鎖地図の作成が進められており、利用価値の高いマーカーの開発が期待されている。

おわりに

黒斑病については抵抗性検定が短時間でできること、ニホンナシ品種の中に抵抗性品種があって育種素材が豊富であること、罹病性が優性形質で突然変異育種を適応しやすかったことなどの有利な条件が重なり、育種の面ではほぼ解決できたと考えられる。しかし、黒星病については優良な育種素材がニホンナシ品種群中にない、病原菌のレース分化が知られていて抵抗性が崩壊する危険も懸念される等不利な点が多い。黒星病抵抗性育種は緒に就いたばかりであり、今後の進展が期待される。

引用文献

- 1) ABE, K. and K. KOTOBUKI (1999 a): J. Japan. Soc. Hort. Sci. **67**: 677~680
- 2) ———— (1999 b): *ibid* **67**: 839~842
- 3) BANNO, K. et al. (1999): *ibid* **68**: 476~481.
- 4) IKETANI, H. et al. (2001): *Breeding Science* **51**: 179~184.
- 5) 北川健一ら (1999): 鳥取県園試報 **3**: 1~13.
- 6) MASUDA, T. et al. (1999): *Bull. Natl. Inst. Agrobiol. Resour.* **13**: 135~144.

主な次号予告

次号7月号に予定されている掲載記事は下記のとおりです。

シアゾファミゾ剤の灌注処理を用いたハクサイ根こぶ病の総合防除について 吉本 均
 ダイズサヤタマバエの命名と冬寄主の発見 上地奈美・湯川淳一
 果樹カメムシ類の天敵、マルボシヒラタヤドリバエの寄生生態 檜垣守男
 ヒノキにおけるチャバネアオカメムシ幼虫発生開始時期の推定法 堤 隆文
 リレー随筆：産地、今

(15)熊本県の野菜の産地 小牧孝一
 水耕栽培根腐病防除剤：金属銀剤の使い方 草刈真一
 植物防疫基礎講座：
 線虫の見分け方(9) ユミハリセンチュウ類 宍田幸男
 アブラムシ類の見分け方(10) 緑化樹木のアブラムシ類(1)サクラ類 宗林正人
 談話室 山田昌雄

定期講読者以外のお申込みは至急前金にて本会へ
 定価1部920円 送料76円