

ミニ特集：病害抵抗性育種の現状

メロンつる割病菌レース 1,2y 抵抗性台木品種
‘どうだい1号’と‘どうだい2号’の育成北海道立道南農業試験場 ^{なか}中 ^{ずみ}住 ^{はる}晴 ^{ひこ}彦*

はじめに

メロン (*Cucumis melo* L.) 栽培において、メロンつる割病は重要な土壌伝染性病害である。その病原菌である *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* はレース 0, 1, 2 および 1,2 の 4 レースに類別され、さらに、レース 1,2 は 1,2w (wilting type) と 1,2y (yellowing type) に細類別されている (RISSEr et al., 1976; 表-1)。

北海道ではレース 0 の発生が多く (北海道立中央農業試験場, 1995), 東北以南ではレース 0 とレース 2 が同程度に発生している (並木, 1996; 2000)。レース 1 は 1994 年に滋賀県で発生が確認され (並木ら, 1995; 並木, 1996; NAMIKI et al., 2000), その後 99 年に茨城県でも発生が確認されている (小河原ら, 2001; 2003)。茨城県で発生したレース 1 は滋賀県のレースとは判別品種に対する病原性が若干異なるため (小河原ら, 2003; 薄ら, 2004), 発生経緯についての研究が行われている。

1984 年に高知県でメロンつる割菌レース 0 とレース 2 に真性抵抗性を有する F₁ 品種が罹病化し、発病株から分離された菌株は病原性検定によってレース 1,2y であることが明らかになった (小林ら, 1988; 1989; 小林, 1989)。さらに 1993 年に北海道空知支庁管内で、メロンつる割菌レース 0 とレース 2 に真性抵抗性を有する台木品種に接ぎ木したメロン F₁ 品種の葉が顕著に萎凋する土壌伝染性病害が発生し (岩田ら, 1994), 発病株から分離された菌株は病原性検定によってレース 1,2y であることが明らかになった (田中・田村, 1997)。レース 1,2y に侵された株は、着果始めごろから下位葉表面に光沢を生じ、葉身が肥厚して硬化し、まもなく葉脈が網目状に末端まで黄化し、次第に葉全体が激しく黄化・萎凋し、株全体が枯死するというレース 0, あるいはレース 2 によるメロンつる割病とは明らかに異なる特徴的な病徴を有する。

レース 0, レース 1 およびレース 2 については優性の真性抵抗性遺伝子を利用した抵抗性品種が多数育成されており、被害回避に大いに役立っている。しかし、北海道内でレース 1,2y の発生が確認された当初、実的に使えるほど強い抵抗性を有する品種がなく、太陽熱土壌消毒などの土壌消毒の効果も不安定であったためメロン産地では大きな問題となった。そこで、メロン関係者からつる割病に対して強い抵抗性を有する台木品種の育成が要望され、北海道立中央農業試験場においてレース 1,2y 抵抗性台木の育成が開始された。

I レース 1,2y 抵抗性の遺伝解析

抵抗性台木品種の育成を開始した当時、北海道の菌株に対する抵抗性の情報は、抵抗性は量的なものであり (RISSEr and RODE, 1973), ネットメロン、マクワウリおよびシロウリの抵抗性には品種間差が存在し、高知県の菌株についてはマクワウリの品種の中に抵抗性をもつものが多いのに対し、北海道の菌株はシロウリの品種の中に抵抗性をもつものが多いことから (石内ら, 1995; 1996), 北海道の菌株の病原性は高知県のものとはやや異なるのではないかという程度のものしかなく、遺伝解析は行われていなかった。

抵抗性品種を効率よく育成するためには抵抗性の遺伝解析が必要であるため、保有していたメロンとシロウリの遺伝資源の中から表-2 に示した 7 品種を選定し、それらの品種間で正逆総当たり交配 (ダイヤレル交配) を行った。親品種とそれら品種間の F₁ の計 49 品種・系統について幼苗接種検定 (中住・平井, 2004) を行い、得られたデータをダイヤレル分析した結果、以下のことがわかった。

表-1 メロンつる割病菌のレースと抵抗性遺伝子

判別品種	レース					抵抗性 遺伝子
	0	1	2	1,2y	1,2w	
Charentains T	S	S	S	S	S	—
Doublon	R	S	R	S	S	Fom-1
CM17187	R	R	S	S	S	Fom-2

Breeding of Melon Rootstock Cultivars 'Dodai No. 1' and 'Dodai No. 2' Resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* race 1,2y.

By Haruhiko NAKAZUMI

(キーワード: メロン, メロンつる割病, 抵抗性, 台木)

* 現所属: 北海道農政技術普及課

表-2 7×7のダイアレルクロスにおける親品種とF₁の発病度(2反復の平均値, 中住(2007)を改変)

♂ \ ♀	1	2	3	4	5	6	7
1. 東京早生(丸葉)	1.3	11.7	20.7	24.5	12.0	22.4	24.0
2. メロン中間母本農1号	15.4	17.5	17.2	26.1	30.7	32.6	16.9
3. パーネットヒルフェボリット	25.0	22.4	32.8	34.4	41.2	56.5	41.1
4. アールスフェボリット	32.8	19.8	32.6	40.9	52.4	47.7	39.3
5. シャランテ	11.5	43.0	53.7	59.9	50.3	53.9	41.1
6. スパイシー	26.6	39.6	51.1	52.1	47.7	58.6	65.7
7. 安濃4号	35.7	17.3	34.7	32.8	33.9	62.5	71.5

表-3 発病度に関するダイアレルクロスの分散分析表(中住, 2007)

項目	7×7		6×6		
	自由度	平方和	自由度	平方和	
相加効果	a	6	1564.20 ^{a)}	5	1500.89 ^{a)}
優性効果	b	21	135.35 ^{a)}	15	107.07 ^{a)}
平均優性偏差	b ₁	(1)	104.94 ^{a)}	(1)	97.31 ^{a)}
優性偏差の系列間差	b ₂	(6)	115.05 ^{a)}	(5)	128.28 ^{a)}
各F ₁ 固有の優性偏差	b ₃	(14)	146.21 ^{a)}	(9)	96.37 ^{a)}
平均的正逆交雑差	c	6	43.03 ^{b)}	5	29.86
特定組み合わせの正逆交雑差	d	15	15.26	10	11.02
誤差		48	11.18	35	12.06

a), b): 0.1%および1%水準で有意.

- ① 7×7のダイアレル交配において平均的正逆交雑差を現すc項に有意な差が見られ, 'シャランテ'を除く6×6のサブダイアレル表を作り, 分散分析を行ったところ正逆交雑間差は有意ではなくなった(表-3)。したがって, 'シャランテ'のレース1,2yに対する抵抗性には, 核外遺伝子が関与していると推定される。
- ② a項が有意で, しかも大きな値を示したことから(表-3), 遺伝的変異の大部分は相加効果によるものである。
- ③ b₁項が有意であることから(表-3), 一般的な優性効果が存在する。
- ④ b₂項が有意であることから(表-3), ある親品種は他の親品種よりも効果が著しい遺伝子をもつ。
- ⑤ b₃項が有意であることから(表-3), 特定のF₁組み合わせで, 顕著な優性偏差がある。
- ⑥ Vr(各系列の分散)のWr(各系列のF₁と非共通親との共分散)への回帰係数が0.942と1に近似していることから(図-1), 非対立遺伝子間の相互作用(エピスタシス)は小さい。
- ⑦ Vrに対するWrの回帰直線のY軸切片が正の値であることから(図-1), 遺伝子作用は不完全優性である。
- ⑧ 平均優性度が小さい値を示したことから, 超優性(ヘテロシス)の程度は小さい(表-4)。

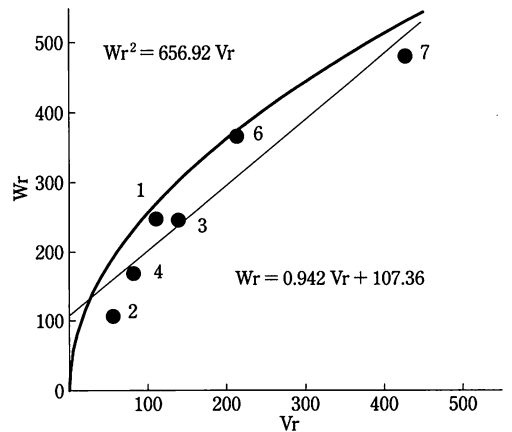


図-1 発病度に関する6×6ダイアレルクロスのWr/Vr
図中の番号は表-1の品種番号に対応(中住, 2007)。

- ⑨ 広義および狭義の遺伝率がそれぞれ0.96と0.81と高い値を示したことから遺伝率は高い(表-4)。
- ⑩ 各親における発病度(Pr)と優性遺伝子対劣性遺伝子の相対的割合を示すWr + Vrとの間に有意な値(自由度=4でr=0.811)に近い正の相関(r=0.777)が見られたことから(図-2), 発病度が低い品

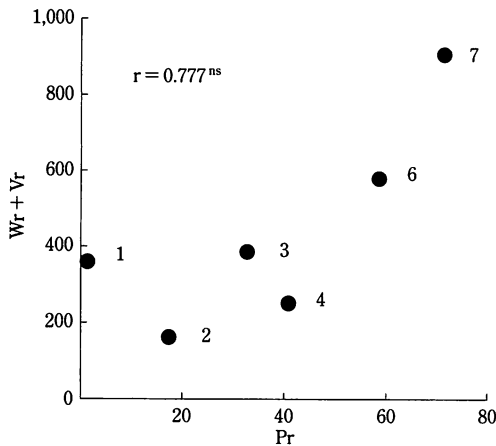
表-4 発病度における 6×6 ダイアレククロスから評価した遺伝成分 (中住, 2007)

	成分	評価値
相加効果	D	656.92
優性効果	H1	267.51
	H2	190.69
優性対劣性遺伝子の相対的割合	F	238.12
環境分散	E	12.06
平均優性度	$\sqrt{H_1/D}$	0.64
対立遺伝子の平均頻度	$H_2/4H_1$	0.64
優性遺伝子と劣性遺伝子の総数の比	$(\sqrt{4DH_1} + F)/(\sqrt{4DH_1} - F)$	0.18
優性を示す遺伝子数	h^2/H_2	0.30
狭義の遺伝率		0.81
広義の遺伝率		0.96

表-5 メロンつる割病菌レース 1,2y 抵抗性品種育成過程における各世代の発病度 (中住 (2007) を改変)

世代	品種名	調査個体数	発病度
P (♀)	メロン中間母本農 1号	32	97.9 a ^{a)}
P (♂)	東京早生 (丸葉)	31	85.6 a
F ₁		32	93.8 a
F ₂		32	91.2 a
F ₃		32	35.8 b
F ₄		24	25.7 bc
F ₅		16	16.3 bc
F ₆	どうだい 1号	17	12.4 c

a) 異文字間に有意差あり (5%水準, Tukey-Kramer).

図-2 6×6 ダイアレククロスにおける $W_r + V_r$ と Pr の関係

図中の番号は表-1 の品種番号に対応 (中住, 2007).

種ほど相加的な抵抗性遺伝子を多く集積している傾向がある。

- ⑪シロウリの ‘東京早生 (丸葉)’ は Pr の値が小さいにもかかわらず $W_r + V_r$ の値が比較的大きかったことから (図-2), ‘東京早生 (丸葉)’ が劣性の抵抗性遺伝子をもっていると推定される。

II 抵抗性品種の育成

遺伝解析の結果から、レース 1,2y 抵抗性の強い台木品種を新たに育成するためには、雑種強勢によって抵抗性を高めることを期待した F₁ 品種育成は困難であり、相加効果を有する抵抗性遺伝子を多く集積したうえで、‘東京早生 (丸葉)’ がもつ劣性の抵抗性遺伝子を発現さ

せる育種手法、つまり系統選抜法などによる固定種の育成が最適であると考えられた。そこで、遺伝解析に用いた材料の中で最も多くの相加的抵抗性遺伝子を集積していると推定されるネットメロンの ‘メロン中間母本農 1号’ を種子親に、劣性抵抗性遺伝子を保有していると推定されるシロウリの ‘東京早生 (丸葉)’ を花粉親にし、それらの交雑後代から相加的抵抗性遺伝子と劣性抵抗性遺伝子を併せ持った “強度” 抵抗性台木品種の育成をねらいとして育種を開始した。

1994 年 3 月に ‘メロン中間母本農 1号’ × ‘東京早生 (丸葉)’ の F₁ 採種を行い、F₁ の自殖種子採種を 95 年 7 月に行って F₂ 種子を得た。F₂ の 30 個体を母集団とし、1996 年 8 月に最初の選抜を行い、その後系統育種法により温室内で年間 1～4 世代の選抜を行った。選抜は幼苗接種検定の結果に基づいて行った。

合計 5 回の個体選抜を経て得られた F₆ 系統を ‘どうだい 1号’ (‘北海道の台木品種’ の意) と命名し、1999 年に品種登録申請を行い、2002 年に品種登録された。

次に、世代ごとの選抜効果を明らかにするため、‘どうだい 1号’ の親品種と、それらの F₁, F₂ 種子および F₃ 系統から F₆ 系統 (‘どうだい 1号’) の選抜余剰種子を供試し、レース 1,2y 抵抗性が世代を経るごとにどのように変化したかを調査したところ (表-5), 以下のことが明らかになった。

- ① F₂ 集団の発病度 91.2 に対して F₃ 系統の発病度は 35.8 であり、選抜初期世代において相加効果を有する比較的少ない数の微働遺伝子の同型接合化に由来すると考えられる顕著な選抜効果が存在する。
- ② F₃ から F₅ 系統までの世代では緩やかな選抜効果が見られ、F₃ 世代以降においても相加効果を有する抵抗性微働遺伝子のホモ接合化が進んだと考えられる。
- ③ F₆ 系統 (‘どうだい 1号’) の発病度は 12.4 であり、レース 1,2y に強い抵抗性を有するとされた ‘東京早生

(丸葉)'の発病度 85.6 より顕著に強い量的抵抗性を有する。

これらのことから、レース 1,2y 抵抗性育種では分離初期世代での選抜が有効であり、選抜によって顕著に強い抵抗性を有する系統が得られることが明らかになった。

なお、最近では、ヨーロッパで量的抵抗性品種 'Nad-1' と 'Nad-2' (FICCADENTI et al., 2002), 'Isabelle' (PERCHEPIED and PITRAT, 2004) が育成され、国内でも多くの抵抗性台木品種が育成されている。また、PERCHEPIED and PITRAT (2004) は、レース 1,2 に関する遺伝解析を行い、抵抗性遺伝子数は 4 ~ 14 個で、遺伝率は 0.72 ~ 0.96 であると推定し、PERCHEPIED et al. (2005) は、レース 1,2 に抵抗性を示す微働遺伝子は、12 連鎖群のうち五つの連鎖群に属する計九つの QTL からなると推定している。

表-6 各形質間の相関係数 (中住 (2007) を改変)

形質	試験 1		試験 2	
	2	3	2	3
1. 発病度	0.947**	0.948**	0.981**	0.901*
2. 感染率	—	0.832*	—	0.960**
3. 侵入した菌糸の長さ	—	—	—	—

** , * : 1% および 5% 水準で有意。

表-7 レース 1,2y に対する発病度、根端における菌糸の感染率および侵入した菌糸の長さ (中住 (2007) を改変)

品種・系統名	発病度	根端における感染率 (%)	侵入した菌糸の長さ (mm)
(試験 1)			
P (♀)	97.9 a ^{a)}	37.3	2.81
P (♂)	85.6 a	34.7	2.02
F ₁	93.8 a	29.3	2.90
F ₂	91.2 a	40.0	2.14
F ₃	35.8 b	16.0	0.88
F ₄	25.7 bc	20.0	0.91
F ₅	16.3 bc	8.0	0.80
F ₆	12.4 c	6.7	0.95
(試験 2)			
金剛 1 号	97.6 a ^{a)}	65.0	2.18
バーネットヒルフェボリット	60.4 b	53.3	2.41
メロン中間母本農 1 号	49.0 b	35.0	1.19
東京早生 (丸葉)	13.9 c	13.3	0.42
どうだい 1 号	0.4 c	7.3	0.44

^{a)} 異文字間に有意差あり (5% 水準, Tukey)。

III 抵抗性の機作

量的抵抗性であるレース 1,2y 抵抗性が根端においてどのような機作で発現されているかを明らかにするため、'どうだい 1 号' 育成過程における各世代 (試験 1) とレース 1,2y 抵抗性について広い変異を示す 5 品種 (試験 2) について、HOOD and SHEW (1996) の方法により根端組織内に侵入した菌糸の蛍光顕微鏡観察を行い、感染率 (菌糸の感染が確認された根の数 × 100 / 観察した根の総数) と根端組織内に侵入した菌糸の長さを求めた (表-6)。その結果、以下のことが明らかになった。

- ① 根端組織への菌糸の侵入は、根冠部あるいは分裂帯からの侵入が主である (口絵①)。
- ② 抵抗性が比較的強い '東京早生 (丸葉)' や 'メロン中間母本農 1 号' の根端でも菌糸の侵入が見られるような厳しい接種条件下であっても、'どうだい 1 号' では菌糸の侵入がほとんど見られない (口絵②, ③)。
- ③ メロンでは、一般的に根端における感染率、根端組織内に侵入した菌糸の長さ、および発病度には相互に高い相関関係がある (表-6)。
- ④ 抵抗性品種育成過程において認められた発病度の経代的な低下は (表-7)、根端における感染率の低下、および根端組織内に侵入した菌糸の伸長抑制によって生じている。

これらのことから、メロンにおけるレース 1,2y 抵抗性は、侵入抵抗である根端における菌糸の感染阻止、および進展抵抗である菌糸の伸長阻止によって発現されており、それらの阻止程度は、相加効果を有する抵抗性微働遺伝子のホモ接合化の程度と密接な関係にあることが明らかになった。

IV 抵抗性台木品種の特性

'どうだい 1 号' は、レース 1,2y に対する強い抵抗性を

表-8 各品種のメロンつる割病菌レース 1,2y に対する発病度 (中住 (2007) を改変)

品種	発病度
どうだい 1 号	0.5 d ^{a)}
どうだい 2 号	28.5 c
メロン中間母本農 1 号	49.0 bc
東京早生 (丸葉)	13.9 c
バーネットヒルフェボリット	60.4 b
金剛 1 号	97.6 a
アムス	93.1 a
黄金 9 号	47.9 bc

^{a)} 異文字間に有意差あり (1% 水準, Tukey)。

表-9 メロンつる割病菌レース 1,2y 発生圃場における穂木品種の罹病程度と収量（中住，2007）

試験場所	農家名	供試株数 (株)	発病株率 (%)	枯死株率 (%)	平均1果重 (g)	株当たり 収穫果数(個)	株当たり 収量(kg)
夕張市	A	8	0	0	1,671	3.0	5.0
		8	87.5	75.0	1,985	0.6	1.2
奈井江町	B	17	0	0	1,713	4.0	6.9
		17	11.8	11.8	1,949	3.5	6.9
奈井江町	C	9	0	0	1,785	2.0	3.6
		42	100	66.7	1,783	0.7	1.2
夕張市	D	10	0	0	1,570	3.4	5.3
		10	0	0	2,410	3.8	9.2
		10	50.0	40.0	2,190	0.4	0.9
富良野市	E	25	0	0	1,853	3.1	5.7
		11	0	0	2,115	3.6	7.6
		4	25.0	25.0	2,036	1.8	3.7

農家 A, B, C, は 1998 年, 農家 D, E は 99 年に行った。

有する台木品種の開発が緊急に必要とされたことから、台木品種として必要な「接ぎ木作業のしやすさ」や「穂木品種の草勢の維持」については選抜の対象とせずに育成した品種である。そのため、これらの形質について問題があるとの指摘が‘どうだい1号’を栽培したメロン農家や栽培指導に当たった農業改良普及員から寄せられた。そこで、レース 1,2y 抵抗性の程度は‘どうだい1号’よりやや弱くなるが、胚軸が太くて接ぎ木作業がしやすく、草勢も強い台木品種の育成を目標とし、北海道内で台木品種としての栽培実績がある‘バーネットヒルフェボリット’を種子親として‘どうだい1号’を花粉親とする F₁ 系統‘どうだい2号’を 2001 年に育成し、同年に品種登録申請を行って 04 年に品種登録された。

‘どうだい2号’はレース 1,2y に対する抵抗性は両親のほぼ中間を示し(表-8)、胚軸は種子親の‘バーネットヒルフェボリット’とほぼ同じ太さを有している。

レース 1,2y が発生している 5 箇所の農家圃場において‘どうだい1号’と‘どうだい2号’に接いだ場合は穂木品種に発病が認められず、接ぎ木により強い抵抗性が付与されることが明らかになった(表-9)。また、株当たり収量は‘どうだい1号’と‘どうだい2号’ともに自根栽培および‘金剛1号’を台木とした場合より多く、さらに‘どうだい2号’は‘どうだい1号’より多かった(表-9)。

おわりに

‘どうだい1号’と‘どうだい2号’のレース 1,2y 抵抗性

は真性抵抗性ではなく量的抵抗性であり、菌密度が高い場合は罹病する危険性がある。したがって、レース 1,2y 対策は、抵抗性台木品種の利用と菌密度を低下させるための土壤消毒や輪作などを組み合わせた総合的な対策とすることが必要である。

引用文献

- 1) FICCAGENTI, N. et al. (2002): *Plant Disease*. 86: 897 ~ 900.
- 2) 北海道立中央農業試験場 (1995): 北海道農業試験会議資料: 1 ~ 84.
- 3) HOOD, M. E. and H. D. SHEW (1996): *Phytopathology* 86: 704 ~ 708.
- 4) 石内傳治ら (1995): 野菜・茶業試験場野菜育種部研究年報 8: 68 ~ 71.
- 5) ———ら (1996): 園学雑 65: 190 ~ 191.
- 6) 岩田康広ら (1994): 北日本病虫研報 45: 62 ~ 66.
- 7) 小林達夫 (1989): 施設園芸 11: 24 ~ 26.
- 8) ———ら (1988): 日植病報講演要旨 54: 106.
- 9) ———ら (1989): 同上 55: 91.
- 10) 中住晴彦 (2007): 北海道立農業試験場報告第 114 号: 1 ~ 48.
- 11) ———・平井 剛 (2004): 育学研 6: 65 ~ 70.
- 12) 並木史郎 (1996): 平成 8 年度野菜・茶業試験場課題別研究会資料: 17 ~ 25.
- 13) ——— (2000): 土壤伝染病談話会レポート 20: 96 ~ 108.
- 14) ———ら (1995): 日植病報講演要旨 61: 227.
- 15) NAMIKI, F. et al. (2000): *J. Gen. Plant Pathol.* 66: 12 ~ 17.
- 16) 小河原孝司ら (2001): 日植病報講演要旨 67: 201.
- 17) ———ら (2003): 同上 69: 273.
- 18) PERCHEPIED, L. and M. PTRAT (2004): *Phytopathology* 94: 1331 ~ 1336.
- 19) ——— et al. (2005): *Theor. Appl. Genet.* 111: 65 ~ 74.
- 20) RISSER, G. and J. C. RODE (1973): *Eucarpia*, RISSER, G. ed., INRA, Montfaret-Avigron, France, p. 37 ~ 39.
- 21) ——— et al. (1976): *Phytopathology* 66: 1105 ~ 1106.
- 22) 田中民夫ら (1997): 北日本病虫研報 48: 91 ~ 95.
- 23) 薄 史暁ら (2004): 日植病報講演要旨 70: 211.