

特集：高品質・安定多収および環境調和をめざした飼料作物病害虫の研究動向

ライグラスうどんこ病および冠さび病抵抗性育種について

畜産草地研究所 ^{あらかわ}荒川 ^{あきら}明・^{きよし}清 ^{たかこ}多佳子

はじめに

ライグラス類 (*Lolium* spp.) は、葉が柔軟なために家畜の嗜好性が高く、乾物全体に対して消化される割合 (消化性) も高い。また、秋や春の生育も旺盛であるため、寒地型牧草種の中でも特に重要なものとなっている。耐湿性が高いために水田裏作に適している点も、我が国で広く利用されている要因となっている。種としては単年性のイタリアンライグラス (*L. multiflorum* Lam.)、多年生のペレニアルライグラス (*L. perenne* L.) および両者の種間雑種であるハイブリッドライグラスが用いられている。夏期に高温多湿で、寒地型牧草を越夏させて利用することが難しい地域の多い我が国においては、単年利用のイタリアンライグラスが主流であるが、近年、耕作放棄地の活用や労働力低下への対応として放牧が注目される中、放牧地で永年的に利用されるペレニアルライグラスにも大きな関心が寄せられている。

牧草類において、うどんこ病や冠さび病などの病害は、品質や収量の低下を招く (KOPEC et al., 1983; 杉田ら, 1995) が、防除に殺菌剤が使用できないことから、抵抗性育種が進められてきた。ここではイタリアンライグラスを中心に、うどんこ病および冠さび病の抵抗性育種のこれまでの成果および今後の方向性について紹介する。

I うどんこ病抵抗性イタリアンライグラス中間母本の育成

うどんこ病は4月から7月にかけて、葉身および葉鞘に発生し、初め表面に白色粉状の楕円形の菌叢を形成し、後に拡大して灰白色の菌叢となる。発生後期には病斑は相互に融合して不定形となり、植物体全体にうどん粉を振りかけたような状態になる。激発時には葉先から黄褐色に変色して、株全体が枯死する場合もある。本病は1996年の宮崎県における発生が国内で最初の報告であり、病原菌は *Blumeria graminis* (DC.) E. O. Speer

(= *Erysiphe graminis* DC.) と同定されている (月星ら, 1998)。その後、新潟県 (荒井ら, 2000) や 2005 ~ 07 年には栃木県 (口絵①) でも発生が観察されている。イタリアンライグラスにおいては、これまでにうどんこ病抵抗性をもつ品種はなく、特に、早生品種群は罹病性の高いものばかりであった。早生イタリアンライグラスはトウモロコシなどの夏作飼料作物との輪作体型に適合するため、我が国でのイタリアンライグラス品種利用の主体をなす。そこで、早生でうどんこ病に抵抗性をもつ育種素材の開発に着手した (荒川ら, 2005; 2009)。

イタリアンライグラスを含め多くの牧草種は他殖性であり、育種の方法としては、ある程度の多様性のある (ヘテロな) 集団より、目的の形質をもつ遺伝子型の選抜と相互交配を繰り返し、望ましい遺伝子型の頻度を高めることによって集団の改良を図ることが手順の一つとなっている。うどんこ病抵抗性についても、この方法を用いた。

早生の主力品種である ‘ワセユタカ’、‘ニオウダチ’ など、極早生から早生の8品種・系統を、日当たりおよび風通しの悪い隔離圃場に個体植えたところ、いずれの品種・系統とも大半の個体が罹病した。その中から、罹病が認められなかった個体を選抜し、他の花粉源から隔離された条件で選抜個体間の風媒交配 (隔離交配) を行い、採種した。全く罹病しなかった、すなわち抵抗性と考えられた個体は639個体中、4.4%に当たる28個体であった。

以後、ガラス室における雨滴を妨げた条件により、より安定してうどんこ病が発生する条件での選抜を試みた。隔離圃場で選抜された28個体の後代 (第1世代) をガラス室で栽培すると、59.3%の個体で病徴が認められず、選抜の効果があったものと考えられた。病徴の認められなかった個体から、草勢の良い個体を選抜し、隔離交配・採種し、第2世代とした。第2世代で病徴の認められなかった個体の割合は87.2%と、さらに抵抗性が向上した。同様の選抜、隔離交配、採種を行い、第3世代とした。この第3世代系統を、*Erysiphe* (うどんこ病菌の学名) に抵抗性 (Resistance) で3回選抜したものであるという意味で ‘ER3’ と名付けた。第2および3回目の選

Breeding of Ryegrasses for Powdery Mildew and Crown Rust Resistance. By Akira ARAKAWA and Takako KIYOSHI

(キーワード：イタリアンライグラス, うどんこ病, 冠さび病, 抵抗性育種)

抜において、ガラス室には‘ワセユタカ’および‘ニオウダチ’を同時に栽培しており、いずれも著しく罹病したため、有効な抵抗性選抜が行われたことが裏付けられている。

このように選抜された第1世代、第2世代および第3世代(‘ER3’)のうどんこ病抵抗性を、ガラス室において、早生の主力品種である‘ワセアオバ’、‘ニオウダチ’、‘ワセユタカ’および‘はたあおば’と比較した(図-1)。選抜の世代が進むに従い、選抜系統の抵抗性は強くなっており、早生の品種群との比較では抵抗性の違いは明らかである。また、‘ER3’と罹病性品種とを交配した後代でも平均で40%以上の抵抗性個体が出現し、‘ER3’のもつうどんこ病抵抗性が遺伝形質であることが示された。なお、‘ER3’は‘イタリアンライグラス中間母本農1号’として品種登録された。

うどんこ病については、現在のところ農業現場で大きな問題とされていないが、麦類やオーチャードグラスなどでもうどんこ病が問題になっていることから、今後、温暖化などの気象変動などにより重要病害となって被害が発生するようになる可能性も考えられる。このような事態に速やかに育種的に対応するために、うどんこ病抵抗性中間母本を育成したことは有意義であり、今後の育種母本として活用していく計画である。

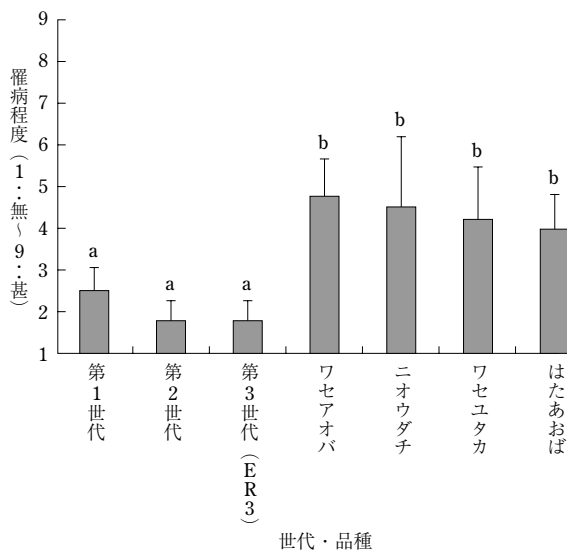


図-1 イタリアンライグラスうどんこ病抵抗性選抜各世代および早生品種のうどんこ病罹病程度(ガラス室) 誤差線は標準偏差。異なる英小文字間に5%水準で有意差あり (RYANの多重検定法)。

II 冠さび病抵抗性ライグラス類の育種

1 冠さび病の発生状況と被害

ライグラス類の冠さび病は、*Puccinia coronata* Cda. f. sp. *lolii* Eriks. によって引き起こされる、ライグラス類の最重要病害の一つであり、被害は大きい。主に葉に発生し、初め黄色の腫れ物状の病斑であるが、やがて長さ1~2 mm、幅0.5 mm程度の楕円形病斑となり、表皮が破れて中から黄色~オレンジ色の夏胞子が現れる(口絵②)。激発すると、葉身全体が黄色い粉を吹いたように見え、やがて枯死する(飼料作物病害図鑑: <http://nilgs.naro.affrc.go.jp/db/diseases/dtitle.html> から引用)。冠さび病によるイタリアンライグラスの被害は量と質の両方に及ぶ。発病程度が激しい場合、草重は40%減少することもあり、さらに再生株の草の収量にも影響を及ぼす。また、牛など家畜の嗜好性も低下し、罹病葉の摂食量は無発病のものに比べ30%も減少すると報告されている(杉山ら, 1976; 1977)。罹病程度が進むにつれて飼料価値も低下するが、これは糖、タンパク等の細胞内物質の割合が減少し、逆にセルロース、リグニン、粗灰分、粗珪酸等の割合が増加し、消化率が低下するためである。冠さび病については、古くから国内、海外を問わずその抵抗性が重要な育種目標として位置づけられてきた。日本においては、ライグラス類は品種の利用体系が分化しており、冠さび病の発生が問題になる時期・場面は栽培地域・利用体系ごとに異なる。春までに収穫を終え、夏作飼料作物との輪作体系に用いられるイタリアンライグラスの極早生~早生の品種群においては、九州など西南暖地での春期の発生が問題になる。夏期まで利用するイタリアンライグラスの晩生(長期利用型)品種、越年利用する極長期利用型品種やベレニアルライグラスにおいては、東北地方など比較的冷涼な地域でも冠さび病の発生が見られ、その発生時期は8~10月が中心である。

2 冠さび病抵抗性育種のこれまでの取り組み

冠さび病抵抗性は、我が国でもライグラス類の重要な育種目標の一つである。国内でのライグラス育種の初期(1970年代前半まで)に育成されたもののうち、積雪地への適応性に重点が置かれたイタリアンライグラスの‘ワセアオバ’は冠さび病に弱く、また、イタリアンライグラスの‘ワセユタカ’やベレニアルライグラスの‘キヨサト’等はいずれも本病抵抗性を付与して育成されたが、その抵抗性程度はほとんどが圃場での自然感染により検定されていた。本病については山口県農林総合技術センター(旧山口県農業試験場、以下、山口農総セ)の牧

草病害および牧草育種指定試験地において1961年から一連の研究が行われている。この中で、西南暖地向け極早生～早生のイタリアンライグラス品種育成の傍ら、人工接種法および検定方法の開発などが行われ、より効率的な抵抗性検定が可能となった。すなわち、野菜用セルトレイを用いて栽培した幼苗に、冠さび病菌夏胞子による人工接種を行い、省力的に個体ごとの冠さび病抵抗性程度を判定する幼苗検定法が確立され、抵抗性育種に活かされた。その結果、西南暖地向け極早生品種群については、育成年代が新しい品種ほど冠さび病抵抗性が向上している。特に、2005年に品種登録された‘さちあおば’は初のいもち病抵抗性をもつ品種として注目を集めたが、冠さび病抵抗性についても極めて高いレベルにある(水野ら, 2003)。一方、イタリアンライグラスで最も普及している早生の品種群については、収量性および耐倒伏性に育種目標の重点が置かれたため、育成された冠さび病抵抗性系統も永らく品種登録には至らなかった。このほど山口農総セで育成された‘山系33号’はこれらの目標をクリアし、品種登録されることが決まった。

3 DNA マーカーを用いた冠さび病抵抗性遺伝子の同定と育種への利用

近年 DNA マーカーを用いて冠さび病抵抗性遺伝子を同定し、さらにそれらを利用した高度抵抗性中間母本の開発が進められている。畜産草地研究所と日本草地畜産種子協会の共同でイタリアンライグラスの SSR (Simple Sequence repeats, 単純反復配列) マーカーが開発された。これにより AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism, 増幅断片長多型) マーカーなどと合わせ、ライグラスの連鎖地図が比較的容易に作成できるようになった。イタリアンライグラスの冠さび病抵抗性遺伝子の解析では、最初の解析材料として、山口農総セで育成された冠さび抵抗性系統‘山育130号’を用いた。イタリアンライグラスは他殖性作物であるため、系統・品種などの集団は遺伝子型の異なる個体から成っている。そのため、抵抗性系統といっても抵抗性個体と罹病性個体が含まれており、その比率も様々である。初めに抵抗性検定により、‘山育130号’から抵抗性個体を選抜し、‘山育131号’、‘ワセアオバ’等から選んだ罹病性個体と単交配を行い、解析集団候補を作製した。ここでは、主働抵抗性遺伝子に絞って解析を試みるため、解析集団候補について冠さび病抵抗性検定を行い、罹病性と抵抗性個体の割合が1:1で分離した集団は一つの主働抵抗性遺伝子により分離しているものと予想されるため、その集団の連鎖解析を行い、抵抗性遺伝子を同定した。‘山育130号’からは、連鎖群4および7に座乗する抵抗性

遺伝子が同定され、それぞれ *LmPc1* および *LmPc3* と命名された。これに引き続き、‘さちあおば’や‘Axis’といった国内外の品種などから同様に抵抗性遺伝子が同定された (FUJIMORI et al., 2003; 清ら, 2005)。また、同様の手法を用いて、ペレニアルライグラスの冠さび病主働抵抗性遺伝子も複数同定された (佐分ら, 2005; 大浦ら, 2005)。

また、同定した抵抗性遺伝子を用いて、高度抵抗性育種素材および系統の作出を行った。近交弱勢が起らないように遺伝的な多様性を維持するために、目的とする抵抗性遺伝子のみをホモでもつ系統を作出している。具体的には、抵抗性を示した F₁ 個体を交配し、その後代でさらに後代検定を行い、抵抗性が分離しないものを選ぶことにより抵抗性遺伝子座をホモにもつ個体を選抜した。ホモ個体間の多交配により目的遺伝子を固定し、冠さび病抵抗性ホモ系統とした。最初に *LmPc3* をホモでもつ系統を作出し、‘イタリアンライグラス中間母本農2号’ (旧系統名: Hm3Pc) として品種登録した (荒川ら, 2008)。続いて、これまでに同定した冠さび病抵抗性遺伝子についても同様にホモ系統の作出を行っている。これらのホモ系統は、罹病性系統との交配後代がすべて抵抗性であることが育種で利用するうえでの利点であり、1回目の交配後代では冠さび病罹病性検定およびマーカー解析を省略できる。また、育種素材としてだけではなく、レース判別系統群としての利用も期待される。

ライグラスの冠さび病のレースは、日本国内では分化していないとされていたが、最近、菌株によって抵抗性遺伝子に対する反応が異なる、つまりレースの存在を示唆する報告がされている (藤森ら, 2009)。レース分化については、近い将来明らかになることが期待される。それぞれの抵抗性遺伝子の病原菌への有効性はまだ明らかになっていないが、レース分化の問題に対応するため、複数の抵抗性遺伝子の導入により安定した抵抗性をもつ系統の作出を目指している。現在、イタリアンライグラスの優良品種である‘はたあおば’に複数の抵抗性遺伝子を戻し交雑した集積系統の開発に着手している (図-2)。また、近縁種間での抵抗性遺伝子の利用として、ペレニアルライグラスで同定された冠さび病抵抗性遺伝子を戻し交雑によりイタリアンライグラスに導入したもの、逆にイタリアンライグラスで同定された冠さび病抵抗性遺伝子を同様にペレニアルライグラスに導入した新規育種素材の作出も行っている。

おわりに

これまで見てきたとおり、うどんこ病および冠さび病

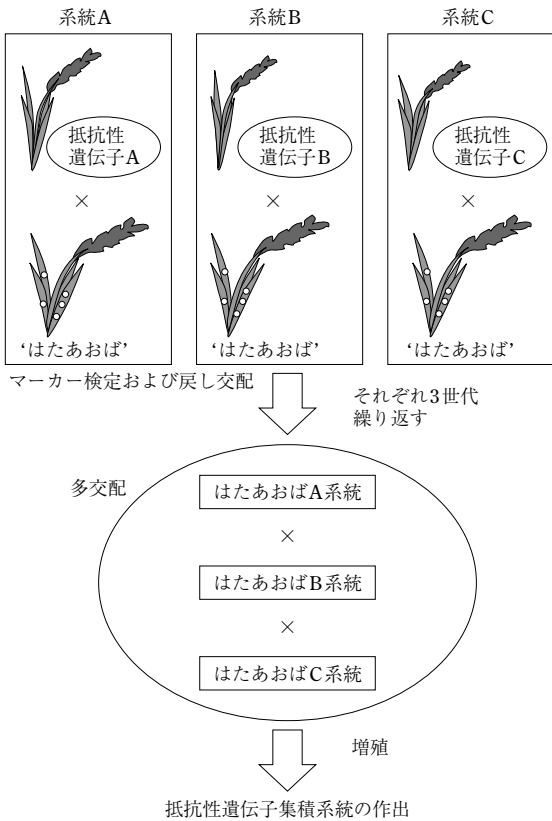


図-2 冠さび病抵抗性遺伝子集積系統作出の流れ
マーカー戻し交配で複数の冠さび病抵抗性遺伝子をイタリアンライグラスの優良品種‘はたあおば’に集積する。

のいずれに対しても、高度に抵抗性をもつ育種素材が育成されてきた。今後はこれらの育種素材を活用し、実用性をもつ品種の育成が課題となる。利用場面の多いライグラス類の病害抵抗性育種は、育種場所を含めた複数場所での連携が重要である。今後は実用品種の開発についても、DNAマーカー技術を併用した効率の良い育種が進んでいくと期待される。また、DNAマーカーは、品種への複数の抵抗性遺伝子の集積や他の病害との複合抵抗性の付与などにも有効と考えられている。このため、冠さび病抵抗性を一つのモデルとして、他の各種病害に対して開発された抵抗性システムを用いて、DNAマーカーなどを利用したそれらに対する抵抗性をもつ品種の育成が今後の課題である。

本原稿を作成するに当たり、山梨県酪農試験場の藤森雅博氏にご協力いただいた。ここに記して、厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) 荒井治喜ら (2000): 北陸病虫研報 48: 45 ~ 48.
- 2) 荒川 明ら (2005): 日草誌 51(別): 440 ~ 441.
- 3) ———ら (2008): 平成 19 年度畜産草地研究成果情報 7: 1.
- 4) ———ら (2009): 畜草研報 9: 15 ~ 22.
- 5) FUJIMORI, M. et al. (2003): Molecular breeding of forage and turf, Kluwer Academic publishers, Netherlands, p. 21 ~ 25.
- 6) 藤森雅博ら (2009): 日草誌 54(別): 140.
- 7) 清多佳子ら (2005): 育種学研究 7(別 1・2): 458.
- 8) KOPEC, D. M. et al. (1983): Plant Dis. 67: 98 ~ 100.
- 9) 水野和彦ら (2003): 山口農試研報 54: 11 ~ 24.
- 10) 大浦康子ら (2005): 日草誌 51(別): 238 ~ 239.
- 11) 佐分淳一ら (2005): 同上 51(別): 236 ~ 237.
- 12) 杉田紳一ら (1995): 草地試研報 52: 1 ~ 11.
- 13) 杉山正樹ら (1976): 日植病報 42: 75.
- 14) ———ら (1977): 山口農試研報 28: 145 ~ 150.
- 15) 月星隆雄ら (1998): 草地飼料作研究成果最新情報 13: 35 ~ 36.

発生予察情報・特殊報 (21.7.1 ~ 7.31)

各都道府県から発表された病害虫発生予察情報のうち、特殊報のみ紹介。発生作物：発生病害虫（発表都道府県）発表月日。都道府県名の後の「初」は当該都道府県で初発生の病害虫。

※詳しくは各県病害虫防除所のホームページまたはJPP-NET (<http://www.jpnn.ne.jp/>) でご確認下さい。

- トマト：萎凋病レース3 (高知県：初) 7/2
- トマト：茎えそ病 (仮称) (千葉県：) 7/15
- トルコギキョウ：えそ輪紋病 (山口県：初) 7/22
- ホウレンソウ：ハコベハナバエ (奈良県：初) 7/23
- トルコギキョウ：えそ輪紋病 (長崎県：初) 7/29