

ピーマン・トウガラシにおける青枯病抵抗性 および生育諸形質の QTL 解析

京都府農林水産技術センター ^み ^{むら} ^{ゆたか}
三 村 裕

はじめに

青枯病は細菌 *Ralstonia solanacearum* によって引き起こされる難防除土壌病害である (ELPHINSTONE, 2005)。この病害は主に熱帯、亜熱帯および日本を含む温帯地域においてナス科を中心に広い植物種に萎凋と枯死を引き起こす。防除法として、ナス科の連作を避けること、排水対策、土壌消毒、抵抗性台木および拮抗微生物の利用等があり、一定の効果が認められる (吉川・松本, 1999)。しかし、青枯病菌は土壌での生存期間が長く、除去することは困難であり、防除には限界がある。青枯病の予防には抵抗性品種の利用が最も効果的と言われており、トマトとジャガイモの青枯病抵抗性の遺伝はこれまでに広く研究されてきた (GRIMAUULT et al., 1995; THOQUET et al., 1996; WANG et al., 2000)。しかし、トウガラシ・ピーマンでは研究の進展が遅れている。

青枯病抵抗性は多くの種で、ポリジーン支配であり (DANESH et al., 1994; CARMEILLE et al., 2006)、その抵抗性は気温、地温および湿度等の環境条件により大きく左右される (HAYWARD, 1991; NISHI et al., 2003)。青枯病の病原菌は抵抗性品種であっても植物組織にも侵入し、ある程度広がる。ナス科植物の抵抗性品種は植物組織の中で青枯病菌の移動や生長を抑制することが知られている (GRIMAUULT and PRIOR, 1994)。これに加え、抵抗性品種は維管束系においてある程度の病原菌の増殖に耐性があるとの報告もある (PRIOR et al., 1990; NAKAHO et al., 1996)。また、品種によって抵抗性の程度に違いが大きいことが示された (PETER et al., 1984; WANG and BERKE, 1997)。これに加え、病原菌の菌株によって病原性の違いが大きい (HORITA and TSUCHIYA, 2001)。

ピーマン・トウガラシの青枯病は日本国内でも広く観察されており、重要問題である。日本のトウガラシ品種 (*Capsicum annuum*) の中では‘伏見甘長とうがらし’や‘万願寺とうがらし’が、ピーマン品種 (*C. annuum*) では‘三重みどり’が抵抗性品種として分類されてきた

(MATSUNAGA and MONMA, 1999; 津呂ら, 2007)。しかしながらこれらのトウガラシ品種においても青枯病による被害が見られ、病原性の強い菌株の存在を示唆している。

橋本ら (2001) は、京都府内で biovar が 3 および 4 に分類される 81 分離株の調査を行い、品種‘伏見甘長とうがらし’から非常に病原性の高い菌株 KP9547 を発見している。このような現状から、本研究では日本国内の菌株に対する‘万願寺とうがらし’の抵抗性を調査の結果、一部の菌株にのみ抵抗性であり、強度抵抗性の遺伝資源を利用した育種が必要であることを明らかにした。青枯病抵抗性のピーマン・トウガラシ品種・系統はいくつかの研究室から報告されているが (MATOS et al., 1990; MATSUNAGA and MONMA, 1999; SINGH and SOOD, 2004)、これらの試験の多くは一つもしくは二つの病原菌しか用いていない。一方、青枯病の病原菌は広い範囲に分布し、様々な宿主に病原性をもっているため、前述の抵抗性品種・系統が他地域から収集された様々な分離菌株に対して効果を示すかどうかは不明である。そこで、本研究では日本国内において収集された広い範囲の病原菌を候補として接種することによりトウガラシ系統‘LS2341’が抵抗性育種素材として適することを明らかにした。

トウガラシの青枯病抵抗性もトマトやナスの場合と同様にポリジーンであり (LAFORTUNE et al., 2005)、接種検定による選抜だけでは、強度の抵抗性品種育成が困難である。そこで、本研究では‘LS2341’を用いた青枯病抵抗性の QTL 解析による DNA マーカーの開発を行った。一方、トウガラシ‘LS2341’の抵抗性を導入する交配では、腋芽発生、開花日、主茎長および葉数等の様々な経済形質を考慮して選抜する必要があるため、これらの DNA マーカー開発を合わせて行った。

I 日本国内の青枯病菌の病原性

京都府の在来甘トウガラシである‘万願寺とうがらし’、‘伏見甘長とうがらし’等の青枯病抵抗性育種を行うにあたって、基礎的な知見を得るため、在来品種から選抜、固定された‘京都万願寺1号 (MDH)’を用いて、宿主、レース、biovar 等の異なる青枯病菌株に対する抵抗性を評価した。

ガラス温室内のポット試験において‘MDH’および感

QTL Analysis for Bacterial Wilt Resistance and Growth Traits in *Capsicum*. By Yutaka MIMURA

(キーワード: 青枯病, トウガラシ, 抵抗性, LS2341, QTL 解析, DNA マーカー)

受性の対照品種として‘カリフォルニアワンダー (CW)’に対して、38 菌株の接種を行った。試験は3 回行い、各試験に共通の菌株として京都府内および国内の在来ピーマン・トウガラシ品種に強い病原性を示す *R. solanacearum* KP9547 株 (橋本ら, 2001) を供試した (表-1)。接種は、振とう培養菌体の滅菌水懸濁液 (約 10^8 cfu/ml) を植え穴壁面にポット当たり 2 ml 灌注し、翌日に4 週間齢の幼苗を植え付けることにより行い、その後、温室内で栽培した。接種検定時の気温は 20 ~ 32°C であった。青枯病菌株 1 菌株当たり ‘MDH’ は 10 株、‘CW (感受性)’ は 5 株を供試した。発病程度の評価は、0: 無病徴、1: 一部萎凋、2: 大部分が萎凋、3: 枯死の4 段階の発病評点で個体ごとに評価し、接種6 週間後まで調査した。評価には、発病指数 ($DI = \Sigma$ (発病評点 \times 個体数) / 総個体数) を用いた。

調査した 38 菌株では、トウガラシ属、トマト、ナス、ショウガ、カラコエ、スターチスを宿主とする菌株がトウガラシ属に対して病原性を示したが、ジャガイモとタバコ由来の菌株はほとんど病原性を示さなかった ($DI < 0.2$)。biovar は N2, 3, 4 のいずれにも病原性をもった菌株が含まれていた。‘CW’ と比較して ‘MDH’ の DI がほぼ同等な (20% 以内の差) 菌株が 7 菌株、 DI が低い菌株が 20 菌株含まれ、うち 5 菌株では、‘MDH’ にほとんど病原性がなかった ($DI < 0.2$)。一方 ‘MDH’ の DI のほうが高くなる菌株も 3 菌株見られたが、全体的には ‘MDH’ の DI が低くなる傾向であった。‘CW’ での DI が 2.0 以上の激しい病徴を示す菌株は 13 菌株あり、その宿主はトウガラシ属、トマト、ナスであったが、‘MDH’ に対して DI 2.0 以上を示すのは 5 菌株で、いずれも京都府で採取され、うち 4 菌株の宿主がトウガラシ属であった (表-1)。一方、感受性の ‘CW’ に病原性をもつ菌株の中で ‘MDH’ が十分な抵抗性を示す菌株は限られており、抵抗性育種の必要性が示唆された。

II 青枯病抵抗性素材の検索

ガラス温室内のポット試験において一次調査を2 回、二次調査を1 回行った。一次調査は、*R. solanacearum* KP9547 株を接種源として供試し、これまでに国内外で報告された抵抗性の 10 品種・系統および感受性の 1 品種を対照として用い品種間の抵抗性を比較した (表-2)。二次調査では、ナス科植物から分離された国内の青枯病菌株 14 菌株 (表-3) を加えて抵抗性検定を行い、一次調査で選抜された ‘LS2341’ の抵抗性を感受性品種 ‘CW’ を対照として評価した。接種は、振とう培養菌体の滅菌水懸濁液 (約 10^8 cfu/ml) を植え穴壁面にポット当たり

2 ml 灌注し、翌日に4 週間齢の幼苗を植え付けることにより行い、その後、温室内で栽培した。気温は、一次調査の1 回目が 19 ~ 38°C、2 回目が 16 ~ 37°C で、二次調査時は 20 ~ 36°C であった。一次調査では、1 品種当たり 48 株 (6 株 8 反復) を供試し、発病程度の評価は、0: 無病徴、1: 一部萎凋、2: 大部分が萎凋、3: 激しく萎凋、4: 枯死の5 段階の発病評点で個体ごとに評価し、接種6 週間後まで調査した。評価には、発病指数 (DI) を用いた。二次評価では、処理区 (菌株 \times 品種) 当たり 24 株 (6 株 4 反復) を供試し、発病程度の評価に萎凋率 (%) を用いた。

一次調査において、抵抗性系統 ‘LS2341’ は、本試験でも他の品種・系統と比較して最も強い抵抗性を示した。感受性品種 ‘CW’ は、すべて枯死した。‘MDH’ は、初期から萎れる株が多く、抵抗性の程度は弱かった。また、‘伏見甘長’ および ‘三重みどり’ の発病指数も ‘MDH’ と有意差がなかった。マレーシア原産の ‘MC4’, ‘MC5’, ‘Tarat’ および ‘Cabai’ の発病指数は、接種6 週間後で 0.9 ~ 2.2 と比較的低い ‘LS2341’ に次ぐ抵抗性を示した。インドの ‘PBC631’ はマレーシア原産の4 系統に次ぐ抵抗性を示したが ‘IHR-546’ の抵抗性は国産品種と同等であった (表-2)。二次調査においても ‘LS2341’ は、いずれの菌株に対しても、全く病徴を示さないか、わずかな萎凋率にとどまった (表-3)。以上、‘LS2341’ は抵抗性品種・系統間で最も強い抵抗性を示し、供試したすべての菌株に抵抗性を示すことから、青枯病抵抗性育種の素材として有望であることが明らかとなった。

III 系統 ‘LS2341’ の青枯病抵抗性 QTL 解析

青枯病 (*R. solanacearum*) 抵抗性は、トマトを中心に遺伝解析されてきたが、トウガラシ属では、ほとんど明らかになっていない。そこで ‘LS2341’ の解析系統を用いて、幼苗期における青枯病抵抗性の QTL 解析を行った。

青枯病菌には KP9547 株を用いた。植物材料には青枯病感受性品種の ‘CW’ と、青枯病抵抗性系統の ‘LS2341’ の F₁ 蒴培養由来倍加半数体 (F₁DH) 94 系統を解析に用いた。マーカーには、SSR (HUANG et al., 2001; LEE et al., 2004; MINAMIYAMA et al., 2006; Yi et al., 2006) および AFLP を用い、連鎖地図作成には JoinMap3.0 を使用した。その結果、SSR マーカーは 106 座、AFLP マーカーは 253 座からなる 15 連鎖群の総延長 974cM の連鎖地図を構築した。この地図情報と F₁DH の接種検定の DI データを用いて、MapQTL4.0 による QTL 解析を行った。

一方、抵抗性の評価は、人工気象器を用いて、地温

表-1 青枯病 38 菌株接種による‘京都万願寺 1 号 (MDH)’および‘カリフォルニアワンダー (CW)’の接種 6 週間後の発病指数 (MIMURA et al., 2010 b を改変)

菌株	宿主植物	レース	biovar	採取地	採種年	発病指数	
						MDH	CW
(試験 1)							
KP9547	トウガラシ	1	4	京都	1995	1.4	2.4
KP0701	トウガラシ	1	4	京都	2007	2.3	3.0
KP0702	トウガラシ	1	4	京都	2007	1.7	3.0
KP0707	トウガラシ	1	3	京都	2007	1.5	1.4
KP0774	トウガラシ	1	4	京都	2007	1.1	2.4
KP0775	トウガラシ	1	4	京都	2007	0.3	0.6
KP0779	トウガラシ	1	4	京都	2007	0.5	1.4
KP0780	トウガラシ	1	4	京都	2007	1.6	2.4
MAFF106605	トマト	1	N2	熊本	1993	0.5	0.6
MAFF211266	トマト	1	4	広島	1973	0.0	2.4
MAFF211267	トマト	1	4	鳥根	1982	1.5	1.8
MAFF211270	トマト	1	N2	静岡	1995	1.2	3.0
MAFF211514	トマト	1	3	高知	1990	1.2	0.4
MAFF301487	トマト	1	N2	大分	1984	0.8	2.0
(試験 2)							
KP9547	トウガラシ	1	4	京都	1995	1.7	1.8
MAFF211268	ナス	1	4	高知	—	0.6	2.4
MAFF211269	ナス	1	4	奈良	—	0.1	1.2
MAFF211271	ジャガイモ	3	N2	静岡	1994	0.0	0.0
MAFF211280	ナス	1	N2	高知	1993	1.0	1.2
MAFF211281	ナス	1	4	高知	1993	0.2	1.4
MAFF211282	ナス	1	3	高知	1993	1.1	1.2
MAFF211402	ジャガイモ	3	N2	沖縄	2002	0.0	0.0
MAFF211407	ジャガイモ	3	N2	沖縄	2002	0.1	0.0
MAFF211417	ジャガイモ	3	N2	沖縄	2002	0.1	0.0
MAFF211500	ナス	1	3	高知	1993	0.0	0.2
MAFF301069	タバコ	1	3	静岡	1965	0.0	0.0
MAFF327034	ジャガイモ	3	N2	長崎	1996	0.0	0.0
MAFF327041	ジャガイモ	3	N2	長崎	1996	0.0	0.0
MAFF730129	ナス	1	4	高知	1982	0.1	1.0
(試験 3)							
KP9547	トウガラシ	1	4	京都	1995	1.8	2.6
KP9530	トウガラシ	1	3	京都	1995	2.9	3.0
KP9524	トウガラシ	1	4	京都	1995	2.9	2.8
KP9548	トウガラシ	1	4	京都	1995	1.5	2.8
KP9556	トウガラシ	1	3	京都	1995	2.1	0.6
KP9758	トウガラシ	1	—	京都	1997	0.5	2.2
KP9796	トマト	1	4	京都	1997	2.3	1.8
MAFF211471	ショウガ	4	4	高知	1997	0.0	0.6
MAFF211557	カラシコエ	1	3	香川	1997	0.6	1.0
MAFF302550	スターチス	1	3	高知	1987	0.7	1.8
142 *	トウガラシ	1	4	兵庫	2007	0.6	0.8

*菌株は兵庫県立農林水産技術総合センター相野博士の提供。
発病指数 = Σ (発病評点 \times 個体数) / 総個体数。

表-2 ピーマン・トウガラシ 11 品種・系統の特徴および青枯病菌株接種 6 週間後までの発病指数 (三村ら, 2010 を改変)

品種・系統名	原産地	試験 1		試験 2		入手先	果型	辛味	引用文献
		3 週間後	6 週間後	3 週間後	6 週間後				
LS2341 (JP187992)	マレーシア	0.5 a ^{a)}	0.5 a	0.2 a	0.3 a	MAFF ^{b)}	小型	辛	三村ら, 2000
MDH	京都	3.7 d,e	3.8 e	3.5 e	3.8 d	KAB ^{c)}	長くさび	甘	津呂ら, 2007
伏見甘長	京都	2.8 c,d,e	3.1 c,d,e	2.9 d,e	3.1 c,d	KAB	長くさび	甘	HASHIMOTO et al., 2001
三重みどり	三重	3.5 d,e	3.8 d,e	3.4 e	3.6 d	MAFF	ベル	甘	MATSUNAGA and MONMA, 1999
MC4	マレーシア	1.6 a,b,c	1.7 a,b	1.9 b,c,d	1.9 b,c	MAFF	小型	辛	QUEZADO-SOARES and LOPES, 1995
MC5	マレーシア	1.8 b,c	2.0 b,c	1.5 b,c	1.9 b,c	MAFF	小型	辛	MATOS et al., 1990
Tarat (JP187993)	マレーシア	1.4 a,b	1.4 a,b	1.0 a,b	1.1 a,b	MAFF	小型	辛	
Cabai (JP187994)	マレーシア	2.0 b,c	2.2 b,c	0.7 a,b	0.9 a,b	MAFF	小型	辛	
IHR-546	インド	4.0 e	4.0 e	3.4 e	3.5 d	HPKV ^{d)}	小型	辛	SINGH and SOOD, 2004
PBC631	インド	2.3 b,c	2.5 b,c,d	2.3 c,d,e	2.5 c,d	HPKV	ベル	甘	SINGH and SOOD, 2004
カリフォルニアワ ンダー	アメリカ	4.0	4.0	4.0	4.0	MAFF	ベル	甘	PETER et al., 1984

発病指数 = Σ (発病評点 × 個体数) / 総個体数。

発病評点: 0 = 無病徴, 1 = 葉 1 枚が萎凋, 2 = 大部分の葉が萎凋, 3 = 激しく萎凋, 4 = 茎の崩壊, 枯死。

^{a)} 抵抗性の 10 品種・系統において同一英文字のない発病指数間には Kruskal-Wallis 検定 5% レベルで有意差あり。

^{b)} MAFF = 農林水産省, (独) 農業生物資源研究所, ジーンバンク。

^{c)} KAB = 京都府農林水産技術センター生物資源研究センター, ジーンバンク。

^{d)} HPKV = CSK, Himachal Pradesh Agricultural Univ., Palampur, India Singh 教授提供。

表-3 青枯病 14 菌株接種後の 'LS2341' および 'カリフォルニアワ
ンダー (CW)' 発病率 (MIMURA
et al., 2009 a を改変)

接種菌株				発病率 (%) ^{a)}			
菌株名	宿主	採取地	biovar	LS2341		CW	
				3 週間後	6 週間後	3 週間後	6 週間後
KP9547	トウガラシ	京都	4	0	0	75	100
MAFF106605	トマト	熊本	N2	0	0	42	75
MAFF211266	トマト	広島	4	0	0	21	92
MAFF211267	トマト	鳥根	4	0	0	38	88
MAFF211268	ナス	高知	4	0	0	17	96
MAFF211269	ナス	高知	4	0	0	58	96
MAFF211270	トマト	静岡	N2	0	0	38	79
MAFF211280	ナス	高知	N2	0	8	25	83
MAFF211282	ナス	高知	3	0	0	38	79
MAFF211500	ナス	高知	3	0	0	8	79
MAFF211514	トマト	高知	3	0	0	25	63
MAFF301487	トマト	大分	N2	0	0	21	88
MAFF730129	ナス	高知	4	0	0	29	71
香美 1-1	トウガラシ	高知	4	0	0	25	83
北幡 1-4	トウガラシ	高知	4	0	0	25	88
無接種				0	0	0	0

すべての菌株がレース 1, Phylotype I. ^{a)} 発病率は 1 区 24 株 (6 株 4 反復) から計算。

30℃, 気温 26℃ および湿度 60 ~ 80% (RH) の条件で, 幼苗への接種検定を 2 回行った。青枯病の発病の程度は前述の発病評点 (5 段階) に基づく DI および AUDPC を用いた。

'LS2341' は接種 4 週間後でも高い抵抗性を示し, DI は, それぞれ 1.5, 1.6 であったが, 感受性の 'CW' では接種 17 日後にすべて枯死した。Fi は 'LS2341' より感受性であった。病徴の進行は, 1 回目の検定より 2 回目の

検定で早かった。2回の検定で病気の進行程度が異なったため、接種4週間後まで5回のDIおよびAUDPCを用いてQTLを解析したところ、1回目および2回目の検定で、それぞれ接種2週間および3週間後のDIでLOD値がピークに達した(表-4)。

1回目の検定では第1染色体にDIにおける寄与率が33.1%である1個の大きなQTLが認められた。2回目の検定でも同様のQTLが確認され寄与率は32.2%であった(表-5)。このQTLに最も連鎖するマーカーはSSRのCAMS451であり、AFLPマーカーCTGAAG178およびSSRマーカーHpmsE062間(24cM)のQTLを*Bw1*と命名した(MIMURA et al., 2009 b)。

IV 生育諸形質の QTL 解析

ピーマン・トウガラシにおける重要な栽培形質である腋芽発生、開花日、主茎長、主茎節数および節間長のQTL解析を行い、育種利用が可能なDNAマーカー開発を行った。

解析系統には、前述のベル型ピーマン‘CW’と、くさび型トウガラシ‘LS2341’のF₁DH94系統を用いた。腋芽発生程度は、一次分枝までの節に1cm以上伸長した腋芽の数で評価した。開花日は、第1～3分枝節の第1～3花までを調査した。調査時期は2007および08年の6～7月であった。主茎長、主茎の葉数(以後「葉数」)、

節間長とも第1次分枝までを測定した。連鎖地図作成には前述の地図からマーカーを追加し、合計138個のSSRと149個のAFLPマーカーを用いたところ、地図の総延長は1,231cMに伸びた。QTL解析はMapQTL4.0を使用し、LODスコアの閾値は1,000回permutation testにより求めた。

F₁DH集団の2回の検定により、腋芽発生程度では、P2(第2染色体)、P3およびLG8(第8連鎖群)に寄与率が13～27%の三つのQTLが検出された。このうち、P2のQTLは連鎖群末端部に位置した。いずれのQTLも‘CW’の対立遺伝子が腋芽発生を抑制した。第3花の開花日は両親間でほとんど差がないが、F₁DHでは大きな変異が見られた。LG8およびP12に寄与率がそれぞれ34%および17～23%のQTLが検出された。このうちP12のQTLは、連鎖群末端部のLOD値が最も高く、QTLの真のピークは連鎖群の外にある可能性が残された。また、このQTLは、南山ら(2006)が別の交配集団で報告している2箇所(QTLのうち、FD2(P12)と同じ遺伝子座である可能性が示唆された。主茎長では、LG8、P12およびP3に寄与率がそれぞれ14～30%の三つのQTLが検出された。葉数では、LG8およびP12に寄与率が20～34%の二つのQTLが検出された。さらに、節間長にはP3およびLG8に寄与率が16～33%のQTLが検出された(表-6)。

以上から、開花日、腋芽発生程度および主茎長では効果の半分以上を説明するQTL群が、節数および節間長でも複数のQTLが検出された。また、LG8の79～90cMの位置には4形質のQTLが集中した(図-1)。これらQTLの一部は、LODピークが連鎖群外である可能性があり、今後さらにマーカー数を増やして地図を充実する必要がある。

お わ り に

栽培産地の状況や既報によると、京の伝統野菜である‘伏見とうがらし’、‘万願寺とうがらし’や‘三重みどり’等これまで青枯病抵抗性とされた品種が、一部の菌株に

表-4 青枯病菌株接種後日数別の発病指数およびAUDPCを用いた抵抗性QTL解析で得られた第1染色体上の最大LODスコア(MIMURA et al., 2009 bを改変)

試験	接種後日数					AUDPC ^{a)}
	7	10	14	21	28	
	発病指数					
1	5.1	5.7	7.8	6.1	5.4	7.1
2	2.4	4.3	6.4	7.1	4.7	4.9

^{a)} Area under the disease progress curve.

表-5 トウガラシ系統‘LS2341’の青枯病抵抗性QTL(MIMURA et al., 2009 bを改変)

試験	マーカー ^{a)}	染色体番号	位置 ^{b)}	LOD値	寄与率(%) ^{c)}	相加効果 ^{d)}
1	CAMS451	1	26.2	7.79	33.1	-0.54
2	CAMS451	1	26.2	6.44	32.2	-0.45

^{a)} LOD値ピークの近傍マーカー. ^{b)} 第1染色体のマーカー位置(cM). ^{c)} QTL領域が説明する表現型変異の割合. ^{d)} 発病指数に対して‘LS2341’のアリルが与えるQTLの相加効果.

表-6 腋芽発生程度およびその他の栽培形質に関して検出された QTL (MIMURA et al., 2010)

形質	試験	マーカー ^{a)}	染色体番号	位置 ^{b)}	LOD	寄与率 ^{c)}	相加効果 ^{d)}	閾値 ^{e)}
腋芽の発生程度 (腋芽数)	1	HpmsE045	2	34.8	3.7	19.0	-1.40	2.9
	2	HpmsE045	2	34.8	4.4	21.3	-1.21	3.0
	1	CAMS101	3	120.7	4.3	22.2	-1.51	2.9
	2	CAMS101	3	120.7	6.0	27.2	-1.36	3.0
開花まで日数 (第3花)	1	CAMS406	LG8	63.8	3.8	19.1	-1.40	2.9
	1	CAMS406	LG8	63.8	7.2	34.3	-1.63	2.9
	2	CAMS406	LG8	63.8	7.8	33.8	-2.09	2.8
	1	CTGAAG152	12	1.2	4.5	23.0	1.34	2.9
主茎長 (cm)	2	CTGAAG152	12	1.2	3.6	17.3	1.51	2.8
	2	CTGAAG115	3	68.3	2.8	13.7	-0.28	2.8
	1	CAMS211-2	LG8	90.8	6.3	29.9	-3.80	2.8
	2	CAMS211-2	LG8	90.8	5.9	26.8	-3.91	2.8
主茎の葉数 (枚)	1	CTGAAG152	12	1.2	4.1	20.5	3.15	2.8
	2	CTGAAG152	12	1.2	3.5	16.7	3.12	2.8
	1	CAMS606	LG8	67.9	4.0	20.1	-1.11	2.8
	2	CAMS606	LG8	67.9	4.5	21.0	-1.23	2.8
平均節間長 (cm)	1	CTGAAG152	12	1.2	7.3	33.7	1.44	2.8
	2	CTGAAG152	12	1.2	5.4	24.9	1.36	2.8
	1	CTGAAG115	3	68.3	3.7	18.8	-0.16	2.8
	2	CTGAAG115	3	68.3	7.5	32.6	-0.20	2.9
	2	CAMS211-2	LG8	90.8	3.3	16.1	-0.14	2.9

^{a)} LOD スコアピークもしくはその直近のマーカー. ^{b)} 連鎖群内におけるマーカーの位置 (cM).
^{c)} 表現型変異を説明する割合 (%). ^{d)} ‘カリフォルニアワンダー’ アリルにおける QTL の相加効果.
^{e)} 1,000 回パーミュテーションテストによる QTL の閾値 ($P < 0.05$).

対して抵抗性をもたないことが知られていたが、その情報は断片的なものであった。本研究では、品種 ‘MDH’ に対する採取地、宿主の異なる国内の 38 菌株の病原性を接種試験により調査した。使用菌株は国内に存在するすべてのレースおよび biovar を網羅しており、‘MDH’ が多くの菌株に対してある程度の抵抗性を示すものの、病原性の強い一部の菌株に対しては全く抵抗性を発揮しない部分抵抗性であることが明らかとなった。特に京都府で分離された菌株に病原性の高いものが多く、青枯病抵抗性の必要性が明らかとなった。

そこで、既報の抵抗性素材を京都府で分離された病原性の高い ‘KP9547’ 株を用いて一斉に接種試験を行い抵抗性素材の国内菌株に対する相対評価を行った。国内の抵抗性素材はいずれも多くの株で萎れの病徴を示したが、マレーシア原産 ‘LS2341’ はほとんど病徴を示さず、強い抵抗性と評価された。‘LS2341’ は他の病原性の強い国内菌株に対しても強い抵抗性を発揮し、抵抗性品種育

成素材として適することが明らかとなった。

次に ‘LS2341’ を用いた解析集団を作成し 15 連鎖群からなる連鎖地図を作製した。連鎖地図は他の既報に近い領域をカバーしていると考えられる。さらに多くの SSR マーカーが座乗しており、既報地図に比べ育種の MAS (Marker assisted selection) に利用しやすいものとなっている。本研究の最終段階で地図の総延長は 1,213cM となったが、連鎖群は染色体数の 12 には収束していない。このことから、本研究の地図はピーマン・トウガラシゲノム中にカバーできていない領域があることを示している。また、マーカー間の平均距離は 5.0cM であり、マーカー間が離れている場所や SSR マーカーが座乗しない領域も散見される。

ピーマン・トウガラシの育種においてほとんどの交配は *C. annuum* 同士の交配である。この交配組合せでは多型が低いことが知られており、MAS を用いるためには十分な数の DNA マーカーが必要とされる。今後はさ

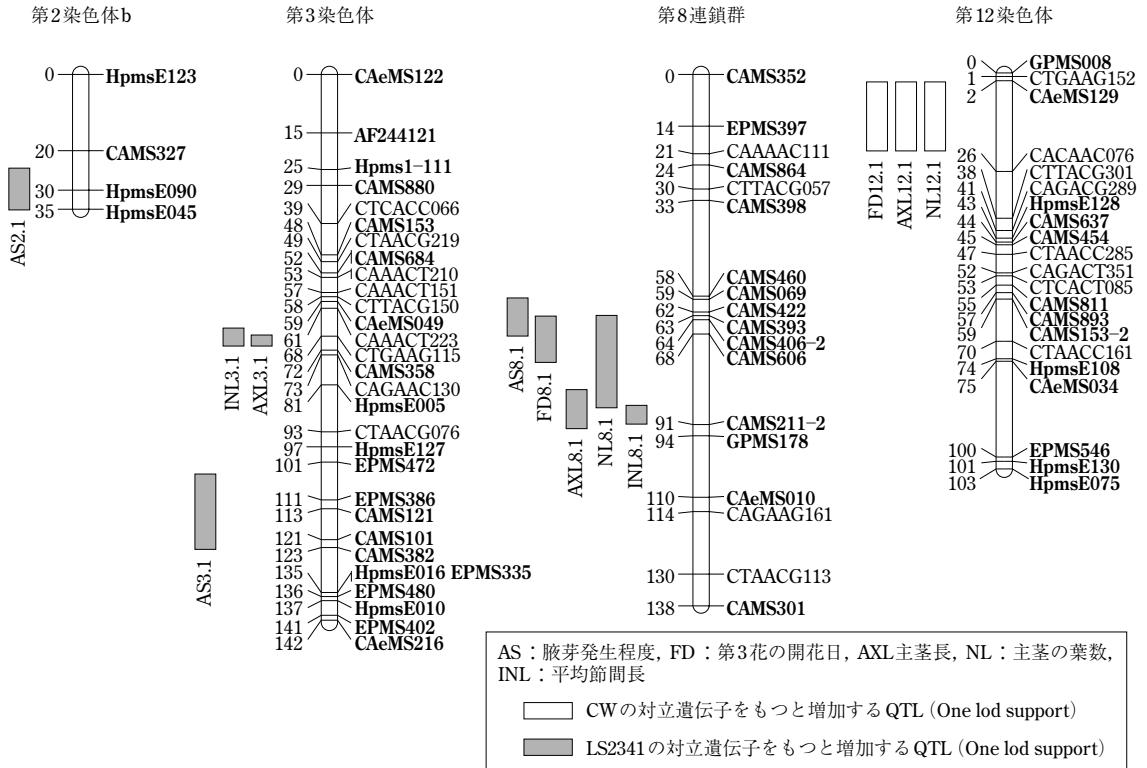


図-1 SSR および AFLP マーカーを用いた連鎖地図における腋芽発生およびその他の生育諸形質に関する QTL の座乗位置 (太字 : SSR マーカー) (MIMURA et al., 2010)

らに SSR マーカーを追加すること,あるいは新たに一塩基多型 (SNP) の開発とその迅速かつ安価な検出方法の開発が望まれるであろう。

‘LS2341’を用いた連鎖地図と解析集団の青枯病接種検定データを用いた QTL 解析では青枯病抵抗性の主要 QTL である *Bw1* を発見し, 育種に利用可能なマーカーを特定した。この結果, 青枯病抵抗性品種育成の選抜には MAS を一部利用できるようになったが, *Bw1* 以外の QTL については二つの候補領域があるものの QTL を検出できていない。今後, 前述の地図の充実を図り, 解析集団の系統数, 検定の系統当たりの個体数を増やし, 検定法の改良を行うことで QTL 解析の精度を高めることが課題である。

青枯病抵抗性育種では抵抗性遺伝子のみを既存品種に付与することが必要とされるので, 育種では戻し交配が主な手法となる。そこで, 抵抗性素材の不良形質である小果実, 辛味, 腋芽発生, 晩生, 節間伸長など形質をできるだけ排除する選抜を行う必要がある。これらの形質も青枯病抵抗性と同様にポリジーン支配である場合が多く, 今回の QTL 解析により栽培形質の MAS の DNA マ

ーカーが開発されたことは, 効率的な育種に大きく寄与すると考えられる。辛みの DNA マーカーは既に開発されており, 果実の QTL も研究が進んでいるので, これらの研究成果を利用することも可能であるが, 本研究と既報の栽培形質の QTL 解析結果を比較すると一つの形質について交配集団が異なると主要 QTL も異なる場合があることから, 果実形質の QTL については ‘LS2341’ の解析集団を用いて QTL 解析を行い, 新しい QTL の存在がないか調べる必要がある。

本研究では青枯病抵抗性と栽培形質の QTL を検出し MAS に利用できる SSR マーカーを多数開発した。これらを表現型選抜と組合せることでこれまで困難であった青枯病抵抗性品種育成が期待される。

引用文献

- 1) CARMILLE, et al. (2006) : Theor. Appl. Genet. 113 : 110 ~ 121.
- 2) DANESH, D. et al. (1994) : Mol. Plant Microbe Interact. 7 : 464 ~ 471.
- 3) ELPHINSTONE, J. G. (2005) : Bacterial wilt disease and the *Ralstonia solanacearum* species complex, APS Press, St. Paul, p. 9 ~ 28.
- 4) GRIMALT, V. and P. PRIOR (1994) : Eur. J. Plant Pathol. 44 : 105 ~ 123.
- 5) ——— et al. (1995) : J. Phytopathol. 143 : 349 ~ 352.

- 6) 橋本典久ら (2001) : 日植病報 **67** : 201 ~ 202.
 7) HAYWARD, A. C. (1991) : Annu. Rev. Phytopathol. **29** : 65 ~ 87.
 8) HORTA, M. and K. TSUCHIYA (2001) : Phytopathology **91** : 399 ~ 407.
 9) HUANG, S. et al. (2001) : Euphytica **117** : 163 ~ 167.
 10) LAFORTUNE, D. et al. (2005) : Plant Disease **89** : 501 ~ 506.
 11) LEE, J. M. et al. (2004) : Theor. Appl. Genet. **108** : 619 ~ 627.
 12) MATOS, F. S. A. et al. (1990) : Horticultura Brasileira **8** : 22 ~ 23.
 13) MATSUNAGA, H. and S. MONMA (1999) : J. Japan Soc. Hort. Sci. **68** : 753 ~ 761.
 14) 三村 裕ら (2000) : 園学雑 **69** (別1) : 231.
 15) ———ら (2008) : 園芸学研究 **7** (別2) : 177.
 16) ———ら (2010) : 同上 **9** (別1) : 106.
 17) MIMURA, Y. et al. (2009 a) : HortScience **44** : 2038 ~ 2040.
 18) ——— (2009 b) : J. Japan Soc. Hort. Sci. **78** : 307 ~ 313.
 19) ——— et al. (2010 a) : J. Japan Soc. Hort. Sci. **79** : 56 ~ 63.
 20) ——— et al. (2010 b) : Trop. Agr. Develop. **54** : 98 ~ 105.
 21) MINAMIYAMA, Y. et al. (2006) : Mol. Breed. **18** : 157 ~ 169.
 22) 南山泰宏ら (2006) : 育種学研究 **8** (別1) : 141.
 23) NAKAHO, K. et al. (1996) : Ann. Phytopathol. Soc. Japan. **62** : 234 ~ 239.
 24) NISHI, T. et al. (2003) : Theor. Appl. Genet. **106** : 765 ~ 770.
 25) PETER, K. V. et al. (1984) : HortScience **19** : 277 ~ 278.
 26) PRIOR, P. et al. (1990) : Symbiosis **9** : 393 ~ 400.
 27) QUEZADO-SOARES, A. M. and C. A. LOPES (1995) : Fitopatologia Brasileira **20** : 638 ~ 641.
 28) SINGH, Y. and S. SOOD (2004) : Capsicum & Eggplant Newsletter **23** : 121 ~ 124.
 29) THOQUET, P. et al. (1996) : Mol. Plant-Microbe Interact. **9** : 828 ~ 836.
 30) 津呂正人ら (2007) : 育種学研究 **9** : 111 ~ 115.
 31) WANG, J. F. and T. BERKE (1997) : Capsicum & Eggplant Newsletter **16** : 91 ~ 93.
 32) ——— et al. (2000) : Mol. Plant Microbe Interact. **13** : 6 ~ 13.
 33) Yi, G. et al. (2006) Theor. Appl. Genet. **114** : 113 ~ 130.
 34) 吉川正巳・松本静治 (1999) : 日植病報 **65** : 375.

(新しく登録された農薬15ページからの続き)

ミニトマト：アブラムシ類，コナジラミ類：収穫前日まで
 なす：アブラムシ類，コナジラミ類：収穫前日まで
 ピーマン：コナジラミ類：収穫前日まで
 きゅうり：アブラムシ類：収穫前日まで
 キャベツ：アブラムシ類：収穫前日まで
 レタス：アブラムシ類：収穫7日前まで
 非結球レタス：アブラムシ類：収穫7日前まで
 ●調合油乳剤
 22801：サフオイル乳剤 (大塚アグリテクノ) 10/10/27
 調合油 (サフラワー油及び綿実油の含量として) : 97.0%
 いちご：ハダニ類：収穫前日まで
 なす：ハダニ類，チャノホコリダニ：収穫前日まで
 トマト：コナジラミ類：収穫前日まで
 ミニトマト：コナジラミ類：収穫前日まで

〔殺虫殺菌剤〕

●ピメトロジン・フィプロニル・オリサストロピン粒剤 ※
 新混合剤
 22792：嵐 プリンステス箱粒剤 (BASF ジャパン)
 10/10/13
 ピメトロジン：3.0%，フィプロニル：1.0%，オリサストロ
 ピン：7.0%
 稲 (箱育苗)：いもち病，紋枯病，ウンカ類，イネミズゾウ
 ムシ，イネドクオイムシ，イネツトムシ，ニカメイチュウ，
 コブノメイガ：は種時 (覆土前) ~ 移植当日

〔殺菌剤〕

●バチルス ズブチリス水和剤 ※既製剤 (新規参入)
 22793：バチスター水和剤 (アリストライフサイエンス)
 10/10/13
 バチルス ズブチリス Y1336 株の生芽胞：1 × 10⁹CFU/g
 野菜類 (トマト，ミニトマトを除く)：うどんこ病，灰色か
 び病：発病前～発病初期
 トマト：うどんこ病，灰色かび病，葉かび病：発病前～発病
 初期
 ミニトマト：うどんこ病，灰色かび病，葉かび病：発病前～

発病初期

●アミスルプロム水和剤 ※既製剤 (新規参入)
 22799：オラクル顆粒水和剤 (日産化学工業) 10/10/20
 アミスルプロム：50.0%
 ぶどう：べと病：収穫14日前まで
 てんさい：黒根病：収穫30日前まで
 てんさい：黒根病：移植前
 キャベツ：根こぶ病：定植前まで
 はくさい：根こぶ病：定植前まで
 ブロッコリー：根こぶ病：定植前まで
 みょうが (花穂)：根茎腐敗病：生育期 但し，収穫3日前
 まで
 みょうが (莖葉)：根茎腐敗病：みょうが (花穂) の収穫3
 日前まで 但し，花穂を収穫しない場合にあっては開花期
 終了まで
 いちご：疫病：育苗期
 ●アミスルプロム粉剤 ※新剤型
 22800：オラクル粉剤 (日産化学工業) 10/10/20
 アミスルプロム：0.50%
 キャベツ：根こぶ病：定植前
 はくさい：根こぶ病：定植前
 ブロッコリー：根こぶ病：定植前
 ●テブコナゾール水和剤 ※新製剤
 22802：ミラージュフロアブル (バイエルクロップサイエン
 ス) 10/10/27
 テブコナゾール：21.4%
 西洋芝 (ベントグラス)：ダラースポット病：発病前～発病
 初期
 日本芝：葉腐病 (ラージパッチ)：発病前～発病初期

〔除草剤〕

●S-メトラクロール乳剤
 22791：シバッチ乳剤 (シンジェンタジャパン) 10/10/13
 S-メトラクロール：83.7%
 日本芝：一年生雜草

(39ページに続く)