

花き類病虫害抵抗性育種の現状と今後の課題

農林水産省野菜・茶業試験場花き部 いけ だ ひろし
池 田 広

はじめに

花き類における病虫害抵抗性育種の成功例は、少ないのが実状である。その理由として、花色や花形などの鑑賞価値が優先されがちであること、農業に占める比率が小さく研究勢力もわずかでしかも種類が多く生育特性も多様であるために育種勢力が分散されやすいこと、品種の変遷が非常に速く単発の抵抗性品種育成の意義が他の作物と比較して相対的に低いこと、花・茎・葉のすべてが健全であることが経済価値を有するための基本的な条件でありしかもそれらのいずれについてもゼロレベルでの防除が求められるので化学防除に頼るところが大きいこと、栄養繁殖性のもものが多く遺伝的背景が複雑であること、などがあげられる (SPARNAIJ, 1991)。

化学農業主体の防除体系は薬剤耐性系統の出現による防除効果の低下をもたらし、他方、農作物に対する安全性指向の高まりや化学農業による環境汚染に対する関心の増大から、農業使用量の削減が求められており、花き類もその例外ではない。

以下、本稿では花き類におけるこれまでの病虫害抵抗性育種の成果例を紹介し、参考としたい。

I 抵抗性育種の事例

1 病害

キク白さび病、カーネーション萎ちょう病、カーネーション萎ちょう細菌病について、紹介する。

(1) キクの白さび病抵抗性育種

キク白さび病はキクの重要病害の一つである。DE JONG and RADEMAKER (1986) はキク栽培品種に見られる抵抗性を完全抵抗性、不完全抵抗性、胞子形成阻害型の三つに分類した。そして、抵抗性を異にする品種間の交雑実生の抵抗性検定を行って遺伝様式の解析を行い、抵抗性は1優性遺伝子に支配されメンデル比の分離をすること、抵抗性品種間の交雑でも感受性の品種が出現するのは親品種が単式遺伝子型か複式遺伝子型かにより、また親品種の抵抗性程度から予測される分離比からはずれる場合は胞子形成阻害型の抵抗性が関与していること、当

時オランダで主力品種であった「レフォル (日本名: 精興の翁)」は不完全抵抗性品種であること、キクは6倍体であるが白さび病抵抗性の遺伝について検討する場合は2倍体とみなして差し支えないこと、などを明らかにした。そして、抵抗性系統の育成には交配親は完全抵抗性か不完全抵抗性の系統を用いる必要があり、罹病性系統は用いるべきではないと結論している。

(2) カーネーション萎ちょう病

花きの病害抵抗性育種の成功例であり、研究蓄積も現在までのところ最も多い。育種の発端は萎ちょう病と似た症状を示す導管を犯す病害の *Phialophora cinerescens* に対する抵抗性育種がオランダの園芸研究所で開始された1960年代にさかのぼる。その当時は施設生産ではシム系品種が栽培されていたがシム系品種は感受性であるので、抵抗性の遺伝子を他の品種に求める必要があった。検索の結果、フランスの地中海沿岸地域で栽培されていた露地栽培用品種の中に高い抵抗性を示す素材が見つかり、栽培品種を6世代戻し交雑して抵抗性に関して満足しうる水準の素材系統が育成された。抵抗性素材が育成された時点では萎ちょう病のほうが重要な病害になっていたが、幸いなことに育成された系統は萎ちょう病に対しても抵抗性を示したので、萎ちょう病抵抗性育種として継続された。

抵抗性検定は挿し穂を用いて行いが、検定結果が一致しない場合があり、その原因が不明であった。BAAYEN and DE MAAT (1987) は挿し穂基部のカルス形成が不十分な場合には病原菌が水とともに吸収されるために発病することを明らかにし、それ以降は検定には茎の基部にカルスが完全に形成された挿し穂を供試するように改められた。抵抗性系統間でさらに交雑・選抜を繰り返して、抵抗性遺伝子の集積を図るとともに、花形などの形質について改良を数年間行った後、育種業者に育種素材として提供されて、地中海系と総称される品種群育成の源となった。

抵抗性系統と感受性系統の発病経過の比較観察の結果、抵抗性系統では地下部の導管に菌が侵入すると速やかにガム状物質で導管がふさがれ付近の木部柔組織の細胞壁が褐変・厚化して病徴の拡大を抑えるのに対し、罹病性系統では同様の反応が見られるが規模が小さく反応開始も遅れるので病徴が拡大していくこと、菌の侵入に

反応して数多くのフェノール化合物が生成されるが抵抗性の程度により生成される主要なフェノール化合物の種類や量が異なること(図-1), などが報告されている。

表-1 に示したように, 地中海系品種間でレースに対する反応に差のあることが報告されている。世界的にみるとレース 2 が最重要であり, 我が国でもレース 2 が主であると報告されている。なお, レース 2 に対する抵抗

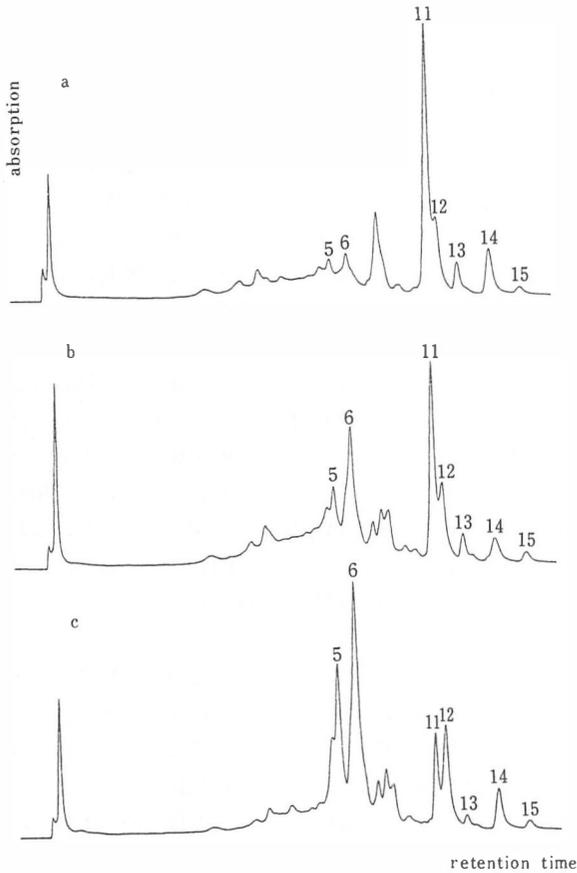


図-1 抵抗性の異なる系統の茎切片のアセトン抽出画分の HPLC クロマトグラム (BAAYEN, 1988)
a: 抵抗性系統, b: 不完全抵抗性系統, c: 罹病性系統

表-1 カーネーション品種の萎ちょう病菌レースに対する抵抗性の差異 (DEMHNK et al., 1989)

品 種 名	レース 2	レース 4	レース 1
Sam's Pride	-	-	-
Alice, Sacha	-	-	+
Lena	-	±	+
Pallas	±	-	+
Niky, Elsy	±	+	-
Revada, Novada	±	+	+

- : 罹病性 ± : 不完全抵抗性 + : 抵抗性

性はポリジーン, レース 1 に対する抵抗性は一遺伝子に支配されることが既に知られている。また抵抗性の広義の遺伝率は 0.4~0.6, 狭義の遺伝率は 0.37 であった。

(3) カーネーション萎ちょう細菌病抵抗性育種

カーネーション萎ちょう細菌病は日本のカーネーション栽培で最も重要な土壌伝染病害の一つである。感染が地際や地下部で起こるために, 地上部の萎ちょうに気付いたときには病気が進行していて防除が困難な場合が多い。品種間で抵抗性に差のあることが報告されているが, 最近の品種を用いた検定では抵抗性の品種は見られなかった(植松ら, 1991)。

野菜茶試では, 1988 年から本病の抵抗性育種を開始した。新たに開発した接種検定法により栽培品種の抵抗性を検定した結果, 「ウィコ」など 3 品種が強い抵抗性を示した。これらの品種は育種素材として利用するには難点があったので, 野生種に範囲を拡大して抵抗性を検定した結果 *D. capitatus* などが育種素材として有望と判定された。1990 年からカーネーション品種と抵抗性の野生種の間で交雑を行ったが, 結実率, 種子数ともに少なかった。得られた実生のうち, 「スーパーゴールド」と *D. capitatus* との交雑系統で, 抵抗性が極めて高く, かつ極早生性で四季咲き性の 1 系統を 1996 年に抵抗性育種素材「カーネーション中間母本農 1 号」として発表した(小野崎, 1996)。花径が小さく, 草姿などに野生種の性質が強く残っていて実用品種とするには改良の余地があるが, カーネーション品種との交雑親和性は高く, 萎ちょう細菌病抵抗性育種の素材として十分に利用できる。

萎ちょう病抵抗性品種を含む既存品種の抵抗性検定において本病の強抵抗性系統が見いだされなかったことか

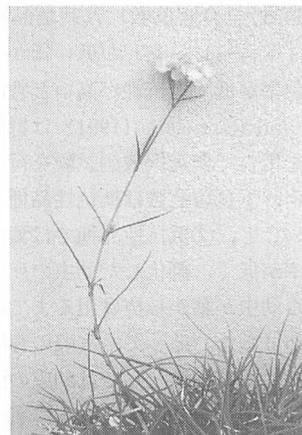


図-2 萎ちょう細菌病抵抗性の育種素材「カーネーション中間母本農 1 号」

らみて、萎ちょう病抵抗性と萎ちょう細菌病抵抗性は独立した形質であると考えられる。表-1に示した品種のうち、「ノバダ」、「レバダ」は本病に対しても比較的抵抗性であり、萎ちょう病と萎ちょう細菌病に対して複合抵抗性を有する品種育成の可能性は十分に考えられる。

2 虫害

ゼラニウムのダニ抵抗性系統がアメリカのペンシルバニア大学で育成されたほかは、選抜手法の検討や抵抗性の機作解析などに関する報告が多い。本稿では、キクのマメハモグリバエ抵抗性、キクのみカンキイロアザミウマ抵抗性、について紹介する。

(1) キクのマメハモグリバエ抵抗性育種

マメハモグリバエはカナダなどでは1970年代からキクで被害の発生が報告されていたが、1980年代に入って世界に分布を広げ、寄主植物が広範なこと、葉肉を食害するため農業による防除効果が低いこと、1世代の期間が短いこと、などの理由から重要な害虫の一つになった。特にキク、ガーベラなどのキク科を好み、大きな被害を及ぼしている。幼虫が葉の海绵状組織を食害し、生育阻害や外観品質の低下をもたらす。適温下では産卵から成虫の羽化まで3週間程度である。我が国では1990年に発生が確認された。

DE JONG and VAN DE VRIE (1987) は栽培品種数品種とイソギク1系統を供試して4日間放飼し、放飼終了7日後の食害痕数から食餌程度を6段階で評価した。そして14日後の食害痕数を計数し、全食害痕数を産卵数、短い食害痕を幼虫段階での死亡数、長い食害痕を蛹数、の指数として抵抗性の解析を行った。その結果、供試した全品種・系統で食餌、産卵が認められたが、イソギクと「ホワイトスパイダー」では食餌、産卵が少なく抵抗性が高く、「ポンポン」は感受性が最も高かった。蛹化率(長い食害痕数/全食害痕数)は栽培品種では「ピンクポストン」、「ベニーレーン」が低いほかは高く、またイソギクも蛹化率が低く抵抗性が高いと判断された。その後、DE JONG and RADEMAKER (1991) は抵抗性程度の異なる栽培品種を用いて非選択放飼試験を行って抵抗性の要因解析を行い、①食害痕数は抵抗性品種と感受性品種の間で差がないこと、②抵抗性品種では葉に産み付けられた卵の孵化率が低く、孵化した幼虫の死亡率も高く、加えて産卵から幼虫が葉から抜け出るまでの期間が長いこと、を明らかにした。そして、実際の育種場面で抵抗性系統を選抜する際の指標としては幼虫の死亡率がよいとしたが、SPARNAAIJ (1991) は幼虫死亡率を算出するためには幼虫数と蛹数をとともに計数する必要があるため、相関は多少低くなるが幼虫数を指標として抵抗性系統を

選抜するのが労力面から見て実際的であるとしている。抵抗性には葉中のフェノール化合物の種類や含量が関与していると言われているが、抵抗性の機作は未解明である。

(2) キクのみカンキイロアザミウマ抵抗性育種

みカンキイロアザミウマは、発育を停止する発育零点が低く施設生産では周年発生の可能性が高いこと、寄主範囲が50科と広いこと、Tomato spotted wilt virus (TSWV) と Impatiens necrotic spot virus (INSV) を媒介すること、薬剤抵抗性が発達していること、などから欧米ではキクの最重要害虫とされている。日本では1990年に発生が確認された。

抵抗性には品種間差が見られ、最近の品種では「スタリオン」、「アルパートハイン」などが抵抗性が高く、「レーガン(日本名:セイローザ)」、「リネカー」などは低い。DE JAGER ら (1993) は抵抗性には品種間差があること、収穫時の1花当たりの成虫数を説明変数とした多変量解析により花の発育速度、花重、花型が抵抗性に関与する植物体側の主要因であることを示した。抵抗性と花の発育速度や花重は負の相関にあり、花型については管咲き品種が抵抗性である。抵抗性系統育成のためには花数や花重が小さい系統を選抜すればよいという実用品種に求められる方向とは相反する結果になったが、これら3形質の抵抗性に対する寄与率は61%であり、リコンビネーションにより抵抗性品種の育成は可能であると結論づけている。

興味深いことにみカンキイロアザミウマ抵抗性と、モアアカアブラムシ、ワタアブラムシ、マメハモグリバエに対する抵抗性の間に正の相関があることが明らかになり、複合抵抗性品種育成の可能性が指摘されている (DE JAGER ら, 1995)。抵抗性のメカニズムは不明であるが、葉の硬さや表面の毛じ数は抵抗性と無関係であること、いっぴつ液中の成分が抵抗性に関与していることが報告されている。

II バイテク手法の利用

いわゆるバイテク手法を利用して病虫害抵抗性を高める試みは花きでも行われており、細胞選抜や形質転換による抵抗性系統開発に関する報告も増加している。

細胞選抜は、*Fusarium* 菌が産生する毒素のフザリン酸を用いた選抜がユリ茎腐病、グラジオラス乾腐病、カーネーション萎ちょう病 (ARAI and TAKEUCHI, 1993)、などで試みられている。MERCURI ら (1991) は花粉を用いたカーネーション萎ちょう病検定法を報告している。一方、茶谷ら (1996) はバラの葉外植体カルスからの再分

化個体へうどんこ病菌を接種した、抵抗性変異系統の選抜を報告している。

形質転換技術の利用による病虫害抵抗性の育種素材開発の研究は、花きでは他作物と比較すると遅れていたが報告が多くなってきた。ナス科の花きであるペチュニアにCMVのコートタンパク質遺伝子を導入してCMV抵抗性を高めた系統の作出は、花きの形質転換による病害抵抗性向上の最初の成功例であろう(大平ら, 1994)。また、キクのTSWV抵抗性系統を得る目的でTSWVのヌクレオカプシド遺伝子を導入し、再分化個体を得たという報告がある(SHERMAN et al., 1993; SHERMAN et al., 1996)。再分化個体をミカンキイロアザミウマを用いてTSWVに再感染させた結果、病斑の発現は吸汁された部分に限定された。その後、無病徴個体では病斑は広がらなかったが、感受性個体では病斑は株全体に広がった。無病徴株はさらにELISAでウイルス保毒の有無を検定したところ、転換体の12.7%が抵抗性個体であった(DAUB et al., 1997)。

形質転換による虫害抵抗性付与についても、プロテナーゼ阻害遺伝子、Bt合成遺伝子などを利用して抵抗性を高める研究が行われている。キクでBt遺伝子を導入した形質転換カルス獲得の報告がある(VAN WORDRANGEN et al., 1993)が、再分化個体のBt発現レベルは非常に低かった。花きではないが、タバコの葉緑体ゲノムにBt遺伝子を導入した場合、葉の全可溶性タンパク質の3~5%がBt毒素タンパク質であり、3種類の昆虫を用いた生物検定において無処理のタバコ葉では死亡率が0~14%であったのに対して転換体では90~100%の死亡率であったという、興味深い報告がある(McBRIDE et al., 1995)。

抵抗性とリンクした遺伝子マーカーの検索はユリ乾腐病で報告されている(STRAATHOF et al., 1995)。遺伝子マーカーを利用した早期選抜は既に野菜や果樹などでは実際の育種場面で用いられており、花き分野においても研究の進展が待ち望まれる。

おわりに

以上のとおり、花き類では病虫害抵抗性が成果を収め

た例は少なく、今後の進展に期待されるところが大きいが、花き類の育種は民間を中心に行われてきているが、病虫害抵抗性育種は育種年限が長く育種に要する費用が大きくなるので、少なくとも遺伝資源の探索と育種素材の育成までの段階について公的機関の果たす役割は大きいと考えられる。

そして、抵抗性の遺伝子源が見いだされた場合の効率的な育種のためには、抵抗性を数値で客観的に評価する方法の検討、再現性に優れる検定手法や早期選抜手法の検討、などが必要である。さらに、抵抗性の機構の解析や抵抗性に関与する要因の検討により育種年限の短縮を図っていく必要がある。これらのためには、病害や虫害をはじめとする関係領域の研究者との共同研究が不可欠である。

引用文献

- 1) ARAI, M. and M. TAKEUCHI (1993): *Plant Cell Tissue and Organ Culture* 34: 287~293.
- 2) BAAYEN, R. P. and A. L. DE MAAT (1987): *Neht. J. Pl. Path.* 92: 273~285.
- 3) 茶谷和行ら (1996): *園学雑* 65: 381~385.
- 4) DAUB, M. E. et al. (1997): *Biotechnology of ornamental plants*, CABI, Wallingford, pp. 335~351.
- 5) DE JAGER, C. M. et al. (1993): *J. Appl. Entomol.* 115: 519~525.
- 6) ——— et al. (1995): *Entomol. Exp. Appl.* 77: 277~287.
- 7) DE JONG, J. and W. RADEMAKER (1986): *Euphytica* 35: 945~952.
- 8) ——— and W. RADEMAKER (1991): *ibid* 56: 47~53.
- 9) ——— and VAN DE VRIE (1987): *ibid* 36: 719~724.
- 10) DEMMINK, J. F. et al (1989): *ibid* 42: 55~63.
- 11) McBRIDE, K. E. et al. (1995): *Biotechnology* 13: 362~365.
- 12) MERCURI, A. et al. (1991): *Acta Hort.* 307: 225~232.
- 13) 大平和幸ら (1994): *育雑* 44 (別2): 53
- 14) 小野崎隆 (1996): *農業技術大系花き編7*, 農文協, 東京, pp. 51~56.
- 15) SHERMAN, J. M. et al. (1993): *Phytopath.* 83: 1355.
- 16) ——— et al. (1996): *Acta Hort.* (in press)
- 17) SPARNAAIJ, L. D. (1991): *Genetics and breeding of ornamental species*, Kluwer, Amsterdam, pp. 179~211.
- 18) STRAATHOF, T. P. et al. (1995): *Acta Hort.* 414: 209~218.
- 19) 植松清次ら (1991): *関東東山病虫研報* 38: 107~110.
- 20) VAN WORDRANGEN, M. F. et al. (1993): *Transgenic Research* 2: 170~180.