

アブラナ科黒腐病抵抗性

独立行政法人農業技術研究機構
野菜茶業研究所葉根菜研究部

つか
塚

ざき
崎

ひかる
光

はじめに

アブラナ科黒腐病は、病原細菌 (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris*) により引き起こされる世界的に重要な病害の一つである。発病により、葉縁部にV字型または不整形の黄褐色(暗褐色)の典型的な病斑を生じ(図-1)、キャベツでは結球葉、ブロッコリーでは花蕾部が侵されることにより、商品価値が著しく低下する。また種子伝染することからも、植物防疫上、防除が重要な病害である。

黒腐病に関する総説は塚崎(1999)を参照していただき、本稿では、黒腐病のレース分化とキャベツ類を中心とした抵抗性育種に関する近年の知見を中心に報告する。本稿が今後の黒腐病抵抗性育種に役立つことを期待する。

I 発病要因

罹病茎葉の残渣とともに土壤中に生存する菌は、降雨時の雨滴とともにねあがり、葉縁の水孔組織や気孔、または風や虫による傷口から植物体に侵入する。5月ごろと9~10月ごろの比較的気温が低く、降雨の多い時期に多く発病する。

また、黒腐病は植物側の生理的な要因によっても発病

しやすくなることが知られている。一般的に高温、多湿、低日照条件下になると発病が助長される。さらに、生育初期から多肥栽培されることが多いことから、窒素過多による過繁茂または軟弱化によっても発病が助長される。

II 防 除

1 薬剤防除

キャベツやブロッコリーについては、黒腐病に対する多くの登録防除薬剤があり効果的である。しかし、その他のアブラナ科野菜については、臭化メチルを除いて登録防除薬剤がない状況である。

2 耕種的防除

黒腐病抵抗性は苗齢によっても変化する。感染時期が早いほど被害が大きくなるため、雨よけハウスなどを用いて育苗中の黒腐病菌の汚染を防ぐことで、発病地でも定植後の早期発病を抑制でき、収穫物への影響を小さくすることができる。

3 種子消毒

黒腐病は種子伝染するので、病原菌汚染のない圃場で健全種子を採種するか、または種子消毒を行う必要がある。最近では、採種を海外で行っている場合が多く、新たな病原菌を侵入・拡散させないためにも、種子消毒は非常に重要である。種子消毒法としては、温湯浸漬法(CLAYTON, 1924; 1925)、薬剤処理法(HUMAYDAN et al., 1980; SCHULTZ et al., 1986)、温湯薬剤処理法(BABADOOST et al., 1996)、乾熱処理法(塩見, 1991)などが報告され、これらを改良して実用化している。

4 抵抗性品種の利用

現在、種苗会社などから、キャベツ、ブロッコリー、カリフラワーなどの抵抗性品種が数多く育成されており、発病地ではある程度の効果をあげている。なお、黒腐病抵抗性については、IV節で詳しく述べる。

この他にも、罹病作物残渣の除去や土壤消毒などによる防除が行われており、これらを組み合わせることにより、ある程度黒腐病の発病を抑えることができる。

III 黒腐病菌とは

黒腐病菌は、グラム陰性の桿状細菌の一種で、大きさ

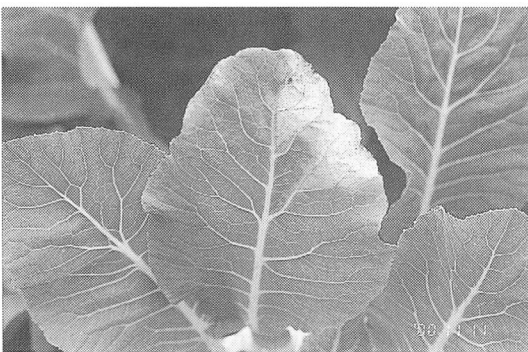


図-1 カリフラワー黒腐病

Resistance to Black Rot in Cruciferous Vegetables. By
Hikaru TSUKAZAKI
(キーワード: アブラナ科, 黒腐病, 抵抗性, レース, gene-for-gene)

表-1 アブラナ属植物と黒腐病菌レースとの関係で推定される gene-for-gene モデル (VICENTE et al., 2001)

					レース/非病原性遺伝子					
					1	2	3	4	5	6
					A 1	…	A 1	A 1?	…	…
					…	A 2		…	…	…
					…	A 3	A 3	…	A 3	…
					…	…	…	A 4	…	…
					…	…	…	…	…	…
品種・系統(種)					抵抗性遺伝子					
					…	…	…	…	?	…
Wirosa F 1 (<i>B. oleracea</i>)	…	…	…	…	+	+	+	+	+	+
Just Right Turnip (<i>B. rapa</i>), Line 14 of Cobra (<i>B. napus</i>)	…	…	…	R 4	+	+	+	—	+	+
Seven Top Turnip (<i>B. rapa</i>)	…	R 2	…	R 4	+	—	+	—	+	+
PI 199947 (<i>B. carinata</i>)	R 1	…	…	R 4?	—	+	—	—	+	+
Florida Broad Leaf Mustard (<i>B. juncea</i>)	R 1	…	…	R 4?	—	+	—	—	(+)	+
Miracle F 1 (<i>B. oleracea</i>)	…	…	R 3	…	+	—	—	+	—	+

+: 罹病性, —: 抵抗性, (+): 弱い病原性.

は 0.7~3.0×0.4~0.5 μm である。乾燥に強く、発育温度は 5~39℃, 死滅温度は 52~53℃である。

近年になって、黒腐病菌のレース分化が報告された。KAMOUN et al. (1992) は、10 菌株をカブ (*Brassica rapa*) とカラシナ (*B. juncea*) の品種に接種し、5 レースに分類できることを示した。その後、レースは再分類され (IGNATOV et al., 1999; VICENTE et al., 2001), これまでに 6 レースが確認されている (表-1)。

IGNATOV et al. (1998 a) は、日本国内 10 県から採取・分離した黒腐病菌 85 菌株を用い、レース判別を行った。その結果、国内にはレース 1 および 4 が存在し、地域によるレースの偏在は明確でなく、また圃場では両レースが混在していることが推定された。また、VICENTE et al. (2001) は、イギリス国内で収集した菌および NCPPB (National Collection of Plant Pathogenic Bacteria) で保有している世界各国の黒腐病菌を分類した結果、レース 1 および 4 がほとんどであり、そのほかのレースは少ないことを示した。これらの結果により、黒腐病菌は、国内外を問わず、レース 1 および 4 が多く存在すると考えられる。

またこのほど、黒腐病菌とカンキツかいよう病菌 (*X. axonopodis* pv. *citri*) の全塩基配列が明らかになった (da SILVA et al., 2002)。これらの塩基配列情報から、黒腐病菌の宿主特異性や抵抗性のメカニズムが解明されると考えられる。

IV 黒腐病抵抗性

黒腐病抵抗性の品種間差異は顕著であるため、発病多発地域では抵抗性品種が導入されている。キャベツ品種

‘富士早生’や‘金盃’の黒腐病抵抗性は古くから知られており、これを育種素材として数多くの抵抗性品種が国内外で育成されている。しかし、これらの抵抗性品種における黒腐病抵抗性は十分ではなく、また、黒腐病抵抗性は植物の苗齢によっても変化することが知られており、黒腐病抵抗性育種を困難にしている一因である。

これまでに、噴霧接種法、剪葉接種法、刺針接種法など、多くの黒腐病菌の接種・検定法が開発され、各接種法を比較した報告 (SHARMA et al., 1977; SHAW and KADO, 1988) や、黒腐病抵抗性の品種間差を調査した報告 (NARENDRA et al., 1980; 大畑ら, 1982; MONTEIRO and WILLIAMS, 1989; FERREIRA et al., 1993; 我孫子ら, 1998) がある。

これまでのところ抵抗性遺伝子については解明されていないものの、抵抗性の遺伝解析を行った報告は多く (表-2)。キャベツ類およびシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) では、いくつかの遺伝子座が抵抗性に関与していると考えられている (DICKSON and HUNTER, 1987; CAMARGO et al., 1995; BUELL and SOMERVILLE, 1997)。

CAMARGO et al. (1995) は、黒腐病抵抗性程度の異なる *B. oleracea* 2 系統 (BI-16, OSU Cr-7) を両親とした F₃ 集団を用いて、幼苗 (2.5 週苗) と成苗 (11 週苗) に黒腐病菌を接種し、抵抗性に関する QTL 解析を行った。その結果、三つの連鎖群に四つ存在することが推定された。第 1 連鎖群と第 9 連鎖群にマップされた QTL は、苗齢に関係なく働き、また葉柄の長さとも相関があった。また第 2 連鎖群にマップされた二つの QTL は、幼苗期の黒腐病抵抗性に関係があると推定した。

表-2 黒腐病抵抗性の遺伝様式

作物	遺伝様式	接種方法	品種・系統	文献
キャベツ	単因子優性	圃場での噴霧接種および茎への菌液注入による接種	Huguenot	BAIN (1955)
キャベツ	1個の主働遺伝子(優性)と2個の変更遺伝子	圃場での噴霧接種	‘富士早生’	WILLIAMS et al. (1972)
カリフラワー	単因子優性	圃場での噴霧接種	SN 445	JAMWAL and SHARMA (1986)
キャベツ	1個の劣性遺伝子と1または2個の変更遺伝子	実生への噴霧接種	PI 436606	DICKSON and HUNTER (1987)
<i>B. carinata</i>	単因子優性	葉脈への刺針接種および菌液の注入	PI 199947	GUO et al. (1991)
キャベツ	抵抗性に関する QTL が3連鎖群に四つ存在	幼苗：剪葉接種，圃場：噴霧接種	BI-16	CAMARGO et al. (1995)
シロイヌナズナ	抵抗性に関する QTL が第5染色体に二つ，第2染色体に一つ存在	菌液の減圧浸漬	Columbia	BUELL and SOMERVILLE (1997)
<i>B. oleracea</i>	レース1に対する抵抗性は単因子優性，レース5に対する抵抗性は劣性	ピンセットによる葉縁への刺針接種	PI 436606, ISA 454, SR 1	IGNATOV et al. (1998 b)
<i>B. oleracea</i>	一つ以上の優性遺伝子によるレース非特異的な抵抗性	子葉切断部への菌液接種	SR 1	IGNATOV et al. (1999)
キャベツ	レース3に対する抵抗性(<i>Xca3</i>)は単因子優性	ピンセットによる葉縁への刺針接種	BOH 85 c, PI 436606	VICENTE et al. (2002)
キャベツ	レース1および3に対する抵抗性は，量的で劣性	ピンセットによる葉縁への刺針接種	BI-16	VICENTE et al. (2002)
<i>B. carinata</i>	レース1および4に対する強い抵抗性(<i>Xca1</i>)は単因子優性で，Bゲノムに由来	ピンセットによる葉縁への刺針接種	PI 199947	VICENTE et al. (2002)
西洋ナタネ	レース4抵抗性(<i>Xca4</i>)は単因子優性，Aゲノム由来のN5連鎖群にマッピング	ピンセットによる葉縁への刺針接種	Cobra, CrGC 5, N-o-1	VICENTE et al. (2002)

また，BUELL and SOMERVILLE (1997) は，シロイヌナズナの組換え近交系統を用いた QTL 解析によって，第5染色体に二つ，第2染色体に一つの抵抗性に関わる遺伝子が存在していると推定し，染色体上にマッピングした。しかし，キャベツ類における黒腐病抵抗性との関連について論議されていない。また，これらの報告では，菌のレース分化については考慮されていなかった。

一方，近年になって黒腐病菌のレース分化と並行して，gene-for-gene モデルに従った抵抗性遺伝子の存在が報告されている (IGNATOV et al., 1998 b; VICENTE et al., 2001)。TAYLOR et al. (2002) は，アブラナ属各種を用いて各レースに対する抵抗性を調査した。キャベツ類 (*B. oleracea*; Cゲノム) では，野生種を含めてほとんどがレース1または4に対して罹病性であった。これに対して，カブ (*B. rapa*; Aゲノム) や西洋ナタネ (*B. napus*; ACゲノム) ではレース4に対して抵抗性，クロガラシ (*B. nigra*; Bゲノム) やアビシニアガラシ

(*B. carinata*; BCゲノム) ではレース1に対して抵抗性，カラシナ (*B. juncea*; ABゲノム) では，両レースに対する抵抗性をもつ系統が多いことを示した。つまり，レース4に対する抵抗性はAゲノムに，レース1に対する抵抗性はBゲノムに起因することを示唆した。さらに，VICENTE et al. (2002) は，さまざまなレース特異的抵抗性系統と罹病性系統との分離集団を用いて，レース特異的抵抗性の遺伝性を調査し，Aゲノムに由来するレース4抵抗性遺伝子座 (*Xca4*) を西洋ナタネの連鎖地図にマッピングした (表-2)。

以上のことから，キャベツ類には，国内外に広く存在していると考えられるレース1および4に対して，十分な抵抗性をもつ素材が見出されていないため，キャベツ類における黒腐病抵抗性育種を行うには，AまたはBゲノムに由来する抵抗性を導入する必要があると考えられる。実際に，*B. carinata* の系統 ‘PI 199947’ がもつ黒腐病抵抗性 (Guo et al., 1991; 論文では *B. napus* とさ

れている)を、細胞融合法によってブロッコリーに導入し、抵抗性を付与できたという報告 (HANSEN and EARLE, 1995) がある。

おわりに

アブラナ科野菜の栽培において、黒腐病は常に大きな被害をもたらす病害ではないものの、病原菌は被害残渣とともに長期間生存できるために、年次によっては大きな被害をもたらす。これまでに、キャベツ類を中心とした黒腐病抵抗性育種は古くから行われ、数多くの抵抗性品種が作出されているにもかかわらず、これらの抵抗性は十分でなく、今日においても大きな問題となっている。

最近になって、シロイヌナズナや黒腐病菌の全塩基配列が解読され、塩基配列情報を利用することで、抵抗性のメカニズムが解明され、従来とは異なる手法で抵抗性育種が進む可能性があると考えられる。

また、黒腐病菌のレース分化が報告され、gene-for-gene モデルに従った抵抗性遺伝子の存在が示唆されている。しかし、キャベツ類には有効な抵抗性素材がほとんどないことから、キャベツ類における黒腐病抵抗性育種を行うには、種間交雑による抵抗性の導入を考慮する必要があると考えられる。

参考文献

- 1) 我孫子和雄ら (1998) : 関西病虫研報 40 : 47~49.
- 2) Bain, D. C. (1955) : Phytopathology 45 : 35~37.
- 3) BABADOOST, M et al. (1996) : Seed Sci. & Technol. 24 : 7~15.
- 4) BUELL, C. R. and S. C. SOMERVILLE (1997) : The Plant Journal 12 : 21~29.
- 5) CAMARGO, L. E. A. et al. (1995) : Phytopathology 85 : 1296~1300.
- 6) CLAYTON, E. E. (1924) : Phytopathology 14 : 24~25.
- 7) ——— (1925) : Phytopathology 15 : 49.
- 8) da SILVA, A. C. R. et al. (2002) : Nature 417 : 459~463.
- 9) DICKSON, M. D. and J. E. HUNTER (1987) : HortSci. 22 : 108~109.
- 10) FERREIRA, M. E. et al. (1993) : Euphytica 65 : 219~227.
- 11) GUO, H et al. (1991) : Hort Sci. 26 : 1545~1547.
- 12) HANSEN, L. N. and E. D. EARLE (1995) : Theor. Appl. Genet. 91 : 1293~1300.
- 13) HUMAYDAN, H. S. et al. (1980) : Phytopathology 70 : 127~131.
- 14) HUNTER, J. E. et al. (1987) : Plant Dis. 71 : 263~266.
- 15) IGNATOV, A. ら (1998 a) : 園学雑 67 別 2 : 330.
- 16) ——— et al. (1998 b) : European Journal of Plant Pathology 104 : 821~827.
- 17) ——— et al. (1999) : Can. J. Bot. 77 : 442~446.
- 18) JAMWAL, R. S. and P. P. SHARMA (1986) : Euphytica 35 : 941~943.
- 19) KAMOUN, S. et al. (1992) : MPMI 5 : 22~33.
- 20) MONTEIRO, A. A. and P. H. WILLIAMS (1989) : Euphytica 41 : 215~225.
- 21) NARENDRA, S et al. (1980) Indian J. Agric. Res. 13 : 187~189.
- 22) 大畑賢一ら (1982) : 農技研報 C 36 : 89~96.
- 23) SCHULTZ, T. et al. (1986) : Plant Dis. 70 : 1027~1030.
- 24) SHARMA, B. R. et al. (1977) : Sci. Hort. 7 : 1~7.
- 25) SHAW, J. J. and C. I. KADO (1988) : Phytopathology 78 : 981~986.
- 26) 塩見敏樹 (1991) : 農及園 66 : 1177~1180.
- 27) TAYLOR, J. D. et al. (2001) : Phytopathology 92 : 105~111.
- 28) 塚崎 光 (1999) : 日種協育技シンボ資料. 1~10.
- 29) VICENTE, J. G. et al. (2001) : Phytopathology 91 : 492~499.
- 30) ——— et al. (2002) : Phytopathology 92 : 1134~1141.
- 31) WILLIAMS, P. H. et al. (1972) : Phytopathology 62 : 247~252.
- 32) ——— (1980) : Plant Dis. 64 : 36~42.

発行図書

種子伝染病の生態と防除

— 健全種子生産をめざして —

大畑 賢一他編 B5判 本文 281頁+索引8頁

定価 9,030 円税込み (本体 8,600 円) 送料 380 円

種子伝染病に関する体系的な研究やその啓蒙的な成書の必要性が強く叫ばれて来ている。本書は総論と各論から構成されており、総論では種子伝染病の重要性、生態と防除について研究の経過と現状について解説し、各論ではわが国に発生する 33 種作物の主要種子伝染病 96 種について、それぞれの専門家に解説していただいた。また、国際化がますます進む中で種子の健全性についても当然国際的な高水準が求められることになるが、本書ではこのことについても掲載した。

お申し込みは直接当協会へ、前金 (現金書留・郵便為替) で申し込むか、お近くの書店でお取り寄せ下さい。

社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込 1-43-11

郵便振替口座 00110-7-177867 TEL (03) 3944-1561 (代) FAX (03) 3944-2103 メール : order@jppa.or.jp