

キャベツパーティシリウム萎凋病抵抗性育種の現状

群馬県農業技術センター中山間地園芸研究センター 剣持伊佐男

はじめに

パーティシリウム病は多犯性の植物病原菌によって引き起こされる病害で、防除の難しい土壌病害である。農業を用いた防除は効果が高い反面、経済的・環境的な面での問題が大きく、抵抗性育種もトマト以外ではほとんど実用化されていない。しかしながら、キャベツパーティシリウム萎凋病では、実用的に十分な抵抗性を示す品種の存在が確認されたことから、抵抗性品種の育成とその利用は、最も効果的かつ経済的な防除法として期待が大きい。

本稿では、筆者らが取り組んできた抵抗性素材の検索結果や素材の選抜効果、抵抗性の遺伝に関する検討結果など、本病抵抗性育種の現状について紹介する。

I 抵抗性素材の検索

1 国内産キャベツ品種の本病抵抗性

国内で育成されたキャベツ品種については、本病抵抗性に品種間差異が認められたとするいくつかの報告がある（藤森ら, 1986；武田ら, 1987；剣持ら, 1997；小林・由比, 1998）。しかしながら、体系的な検討が行われていないため、供試した品種の抵抗性程度が明らかにされたに止まっていた。そこで抵抗性育種に向けての知見を得るべく、夏秋どりに適したキャベツ F₁ 品種の本病抵抗性を甚発生圃場において、またこれら F₁ 品種の育成親となった固定品種の抵抗性を菌接種によって、それぞれ大規模な検定を行った（剣持ら, 2000）。

本病に対する抵抗性程度が明らかな F₁ 品種（剣持ら, 1997）の中から、抵抗性の異なる 3 品種（‘秋徳’：強、‘秋早生’：中、‘YR あおば’：弱）を選んで対照とし、これら品種の発病指数との比較によって供試品種の抵抗性を強（ランク I）から弱（ランク V）までの 5 段階に類別し、系統関係を整理したものを表-1 に示した。F₁ 品種の育成親となった固定品種の抵抗性をみると、愛知夏蒔群に属する‘愛知大晩生’や‘野崎夏蒔 3 号’、‘広’などは比較的強い抵抗性を示し、‘中野極早生丸’、‘改良中野

早春’など中野早生群の形質を受け継ぐ品種にも比較的強い抵抗性を有するものが認められた。F₁ 品種では‘秋徳’や‘YR 藍宝’、‘YR 美貌’、‘くさぶえ 2 号’、‘いしづえ’、‘YR 錦秋強力 152’、‘YR 優徳’など、愛知夏蒔群に属するアーリーサマー系や川崎（川崎早生）系、愛知夏蒔（愛知大晩生）系の形質が導入された品種の抵抗性が強かった。また、‘金系 201 号’や‘YR506’など、中野早生群（春系タイプ）の形質を受け継ぐ品種にも比較的強い抵抗性を示すものがあった。これら品種は菌密度の高い本病の甚発生圃場でも、実用的な面での問題はほとんど認められなかった。

以上のような結果から、国内産キャベツ品種の本病抵抗性はもともと愛知夏蒔群や中野早生群に由来し、これらの品種群を元にして育成されたものの中に、抵抗性を有する品種が存在することが明らかとなった。特にアーリーサマー系、愛知夏蒔系から育成された‘川崎（川崎早生）’と遺伝的に近い系統には、強い抵抗性が受け継がれていると推察された。一方で、コペンハーゲンマーケット群（ボールタイプ）や黄葉系・黒葉系のサクセション群、葉深群、札幌群、南部群などの品種群から育成された固定品種や F₁ 品種は、本病抵抗性がおおむね中～弱いランクに区分された。したがって、これらの品種群には本病抵抗性の有望な育種素材はないと判断された。

国内キャベツ産地における春～夏播き作型の品種構成を表-2 に示した。1993 年以降に本病の発生が問題となった群馬県内では、本病に感受性のサクセション群の形質を強く受け継いだ品種の割合が極めて高いことがわかる。これに対し、被害報告のない、または近年の発生が問題となっていない他産地では、本病に強い抵抗性を示す愛知夏蒔群や中野早生群から育成された品種の利用が多い。また、中野早生群の品種とともに、外部病徴（外葉の黄化）が現れにくいとされるコペンハーゲンマーケット群の品種（剣持ら, 1997）の割合も高い。したがって、群馬県外の産地では本病に強い抵抗性をもった品種の作付けによって発病が抑制されたり、また病徴の現れにくい品種の作付けによって、発病が見逃されている可能性もあると考えられた。本病の発生には、栽培品種の影響力が極めて大きいことが推測される。

Breeding of Verticillium Wilt Resistance in Cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*). By Isao KEMMUCHI

(キーワード：キャベツ, パーティシリウム萎凋病, 病害抵抗性育種, 品種抵抗性)

表-1 国内産キャベツ品種の系統関係とバーティシリウム萎凋病抵抗性 (剣持ら, 2000 を改変)

基本品種群	固定品種 (抵抗性ランク ^{a)})	現在の F ₁ 品種 (抵抗性ランク ^{b)})
コペンハーゲンマーケット群	大型コペンハーゲンマーケット(V)	アーリーボール(IV)
中野早生群	中野早生(III), 中野極早生丸(II) ^{c)}	金系 201 号(II) ^{c)}
	渡辺早生丸(V, V), 渡辺魁(V, V)	夏山(IV)
	野崎早生(III, V), 改良中野早春(II)	YR 506(II)
	極早生豊春(IV), 早生豊玉(IV)	YR 青春(IV), 岳陽(V)
	富士早生(III, IV), 富士早生新 1 号(III)	麗峰 1 号(V)
サクセション群	黄葉系	輝吉(IV)
	黄葉系サクセション(IV), 野崎中生(III, IV)	YR 耐病 ST(V), 涼嶺 41 号(V)
	三池中生(III), サクセション(V)	秋早生(III)
黒葉系	黒葉サクセション(IV), マサゴ三季(IV, V)	初秋(V), 秋徳(I)
	渡辺成功 2 号(V, V)	YR 藍宝(I), YR 優徳(II)
葉深群	葉深(V)	YR 錦秋(III), YR 錦秋強力 152(II)
愛知夏蒔群	野崎夏蒔(V, V), 野崎夏蒔 3 号(II)	YR 美貌(I), YR 夏晴(III)
	広(II)	くさぶえ 2 号(I), いしずえ(II)
	川崎(III, III, III)	くさぶえ 921(III)
	愛知大晩生(II), 愛知大晩生夏蒔(II)	
札幌群	札幌大球(V), 札幌大丸(V)	
	ともえ大丸(IV), 種芋原(V)	
南部群	南部(IV), 晩生南部(V)	

^{a)} 菌接種による早期検定により, 固定品種の抵抗性をランク I (強) ~ V (弱) に分類. 複数のランク表示は, 同一品種で採種業者や採種地域が異なる系統別の検定結果を示す. ^{b)} 甚発生圃場を用いた抵抗性検定により, F₁ 品種の抵抗性をランク I (強) ~ V (弱) に分類. ^{c)} アミかけは抵抗性の強かった品種 (ランク I ~ II) を示す.

表-2 国内キャベツ産地における春~夏播き作型の品種構成

産 地	播種期	収穫期	主 要 品 種
北海道	春播き	6/上~7/下	アーリーボール, 北ひかり, 金系 201 号
	夏播き	8/中~10/上	北ひかり, 金系 201 号, 藍春ゴールド
茨城県	早春播き	5/下~6/下	アーリーボール, スピードボール, 金系 201 号, YR 青春
	夏播き	10/中~12/下	アーリーボール, スピードボール, YR 藍宝, 秋徳
群馬県	春播き	7/上~9/下	YR 青春, YR 新風, YR あおば, 麗峰 1 号, 秋早生, 涼嶺 41 号, 岳陽
	夏播き	10/中~下	麗峰 1 号, 涼嶺 41 号
長野県	春播き	6/中~8/下	アーリーボール, SE, YRSE
	初夏~夏播き	8/下~11/上	アーリーボール, プラディボール, 若峰, YR しぶき 2 号
愛知県	春播き	7/上~10/中	YR 藍寿, 秋徳
	夏播き	10/下~12/下	YR 錦秋強力 152, 秋まさり, くさぶえ 2 号, YR もとみや, YR しぶき

注) 「野菜の種類別作型一覧」(1998) により作成.

2 海外産キャベツおよびキャベツ類品種の本病抵抗性

海外のキャベツ類 (*Brassica oleracea*) については, ギリシャからの導入種に無発病のものがあったとする報告 (藤森ら, 1986) や, ブロッコリー品種の抵抗性が極めて強いとする報告がみられる (Koike et al., 1996 ;

SHETTY et al., 2000)。そこで, キャベツ類の原産地であるヨーロッパ西部や地中海沿岸諸国, およびキャベツの主要生産国となっている中国, ロシアからの導入品種を中心に, 南北アメリカ, アフリカ, 東南アジア諸国などから収集したキャベツおよびキャベツ類 (メキャベツ, コールラビ, ケール, ブロッコリー, カリフラワー, カ

イラン) 約 170 品種の本病抵抗性を検定した。しかし、国内のキャベツ品種で最も強い抵抗性を示した‘秋徳’や‘YR 藍宝’ (いずれも F₁ 品種) を超えるような抵抗性素材は見当たらず、キャベツ類の近縁野生種 (*Brassica cretica* Lam.) にまで対象を広げても、完全抵抗性をもった有望素材を見いだすことができなかった。また、国内のブロッコリー品種を中心にパーティシリウム病抵抗性を検討したが、感受性から抵抗性までの品種間差異が大きく、無発病の品種は見当たらなかった (剣持ら, 2003)。

II 抵抗性素材の選抜効果

本病抵抗性 (VR) 品種の育成に向けて、1996 年に素材品種の抵抗性検定を実施し、その後は年 1 回の選抜と自殖を繰り返して固定を進めた。親系統の固定には長年月を要するため、一定の固定が進んだ自殖第 3 代～4 代 (S₃～S₄) の時点で、素材となった品種と選抜育成系統との抵抗性程度を比較し、選抜効果を検討した (剣持ら, 2002)。

S₃ 系統の選抜効果を調べた 1999 年の試験において、同一品種から選抜した系統間には、発病指数の一様性検定で明らかな有意差が認められた。しかし、翌年の S₄ 系統ではごく一部を除いて有意差がなくなり、同一品種からの選抜系統間に抵抗性程度の差がなくなってきたことを確認した。これらのことから、安定した抵抗性系統を得るには、少なくとも 4 回以上の選抜と自殖が必要と考えられた。

本病の場合、同じ土壌病害のキャベツ萎黄病とは異なり、抵抗性個体と感受性個体を 1 回の接種検定によって明確に区別することが難しい。甚発生条件下でも感受性の個体が発病せずに選抜されることがあり、感受性品種から選抜した無発病個体の後代では、総じて若干の選抜効果が認められる傾向があった。しかしながら、このような品種から無発病個体の選抜を重ねても、実用的な抵抗性をもった系統の育成は困難であった。また、親品種の抵抗性程度が高いものの後代 (S₃ および S₄) では選抜効果がなく、抵抗性が中程度のものの後代では選抜効果があるものとならないものに分かれた。

このような選抜効果の有無は、素材品種の両親系統がもともと有している抵抗性程度に由来していると推察される。すなわち、もともと抵抗性程度が高い品種はその両親系統のいずれも高い抵抗性を有しており、自殖による選抜を重ねても両親以上の抵抗性をもった固定系統を作出するのが困難と考えられる。一方、抵抗性程度がやや劣る品種では、両親系統の一方が強い抵抗性をもつて

いた場合に、自殖後代で親品種以上の抵抗性を有する固定系統を育成できる可能性があると考えられる。

III 抵抗性の遺伝

前述のような一連の選抜と自殖の繰り返しにより、抵抗性程度が異なるいくつかの S₃ 系統を得た。これらの系統はなお固定途上にあるが、国内産キャベツ品種の抵抗性や育成系統の選抜効果を調べた結果から、本病に対する抵抗性品種の育成は十分可能であることが推測された。そこで仮交配を行い、遺伝様式の解明に向けての予備試験を実施した。

1 F₁ 世代における抵抗性の遺伝

抵抗性程度が異なる S₃ 17 系統を種子親 (♀) とし、花粉親 (♂) に感受性の‘麗峰 1 号-DH 系’ (小孢子培養系統) および‘つまみどり’ (F₁ 品種) を用いた 22 組合せの F₁ 種子を採種した。また、種子親に感受性の上記系統・品種を使用し、花粉親に抵抗性の強い S₃ 5 系統 (いずれも‘秋徳’の選抜自殖系統) を用いた逆交配 8 組合せの採種を行い、計 30 組合せについての抵抗性検定を実施した。

結果は、両親よりも低い発病を示したものが 2 組合せで、両親の中間的な発病を示したものが 3 組合せ、両親の弱い方と同程度の発病を示したものが 5 組合せであった。これら以外の 20 組合せについては、種子親または花粉親の抵抗性程度が高い方と同程度の抵抗性を示し、多くの組合せで正逆の交配間に抵抗性程度の違いは認められなかった。

2 F₂ 世代における抵抗性の遺伝

F₁ 世代で本病抵抗性がほぼ優性的な遺伝をしていることが確認されたため、遺伝様式の解明に向けて F₂ 世代の抵抗性検定を実施した。強い抵抗性を示す‘秋徳’の S₃ 系統‘S-2-6-2’ (P₁) および中程度の抵抗性を示す‘YR 錦秋’の S₃ 系統‘K-1-3-3’ (P₂) を種子親とし、罹病性の F₁ 品種‘つまみどり’ (P₃) を花粉親とした。これらの交配による F₁ および F₂ の採種を行い、2000 年に各世代を菌接種圃場に同時栽培した。発病程度は内部病徴 (維管束の変色部位) によって、指数 0 (無発病)～5 (結球部に激しい黒褐変) の 6 段階で評価し、得られた各世代の発病指数別株数の分散を基に、Mother の方法を用いて広義の遺伝率を算出した。

検定結果を表-3 にまとめて示した。F₂ では、2 組の交配とも感受性親のような激しい発病を示す個体が少なく、F₁ や抵抗性親に近い発病程度を示した。この結果からはごく小数の主導遺伝子座の関与が推察されるが、F₂ における抵抗性の分離比が 1 遺伝子座あるいは 2 遺

表-3 F2 世代における抵抗性の遺伝

系統 ^{a)} および 交配組合せ	検定株数 (n)	発病指数別株数 ^{b), c)}			発病株率 (%)	平均発病指数 ^{d)}		広義の 遺伝率 ^{e)}
		0.1(R)	2.3(PR)	4.5(S)		平均値 ± SE	分散	
P ₁ S2-6-2 (R) ^{c)}	60	40	20	0	38	0.8 ± 0.1	1.10	
P ₂ K1-3-3 (PR)	57	20	37	0	72	1.4 ± 0.1	0.79	
P ₃ つまみどり (S)	60	5	28	27	92	3.2 ± 0.2	1.47	
F ₁ (P ₁ × P ₃)	62	27	35	0	61	1.4 ± 0.2	1.47	
F ₁ (P ₂ × P ₃)	63	31	32	0	57	1.2 ± 0.1	1.15	
F ₂ (P ₁ × P ₃)	302	144	148	10	54	1.3 ± 0.1	1.67	0.19
F ₂ (P ₂ × P ₃)	300	113	179	8	67	1.6 ± 0.1	1.57	0.27

^{a)} P₁, P₂ : S₃ 系統, P₃ : F₁ 品種. ^{b)} 発病指数: 0 (無発病) ~ 5 (結球部に激しい黒褐変). ^{c)} R : 抵抗性, PR : 部分抵抗性, S : 感受性. ^{d)} n = 57 ~ 302. ^{e)} MOTHER の方法による.

伝子座の分離の理論比とは一致せず、複数種の遺伝子型個体の分布が重なり合っている可能性や3個以上の遺伝子座の関与も推定された。

本検定の親系統は S₃ 系統を用いており、固定にはさらに数世代の選抜と自殖が必要である。よって、今後の選抜をどのように進めるべきかの判断材料を得るため、広義の遺伝率を求めたところ、'S2-6-2' および 'K1-3-3' の2系統の遺伝率は低かった。この要因として、環境分散が大きいことが上げられるが、本病では環境分散を小さくしていくことが難しいと考えられる。抵抗性程度の変異比から関与遺伝子座の数の判定が困難であるのも、環境変異が大きく、遺伝子間で表現型の分布が重なることなどによる影響が大きいと思われる。詳細な遺伝解析は、抵抗性が固定したことを確認したうえでの再検討が必要であるが、環境分散が大きく、広義の遺伝率が小さいことなどから、ある程度抵抗性が固定した S₄ 以降においては、系統選抜を行うのが適当と考えられた。

おわりに

本病の病原菌は根から侵入し、維管束の黒褐変といった内部病徴を発現する。ダイコンやカブなどの根菜類は、軽度の発病であっても根の部分が直接被害を受けることになるため、商品価値を損なうことに直結する。したがって、根菜類では最終的に完全な抵抗性をもった品種の育成が望まれる。一方、キャベツの場合は根や茎に維管束発病がみられても、商品となる結球部の肥大への影響はほとんど認められない(剣持ら, 2001)。このため、キャベツでは根や茎の維管束に変色が見られる軽度の発病では直接的な被害がなく、一定の抵抗性を保有していれば実用面での問題は少ない。

Brassica 属の多数の品種・系統の中で、*B. oleracea*

(キャベツ類)には本病に対して抵抗性の強いものが多いとされるが(由比ら, 1989; 1990; 1991), 検討した国内外の多くのキャベツ類品種や系統の中に、完全抵抗性を有する素材を見いだすことはできなかった。反面、国内の'秋徳'や'YR 藍宝'といった F₁ 品種は、病原菌密度の極めて高い汚染圃場でも栽培上の支障がなく、*B. oleracea* の中で最も強い部類の抵抗性を有する品種であることが明らかになった。したがって、キャベツではこれらの品種と同等またはこれに近い抵抗性をもった品種の育成が、今後の本病抵抗性育種の目標になると考えられる。

現状では、強い抵抗性をもった国内品種は愛知夏蒔系と中野早生系の品種群に偏っており、これら品種群は高冷地の盛夏期に収穫する作型での適性に欠ける部分を有している。抵抗性育種の実用性を高めるためには、一部品種群に限られている抵抗性を、様々な時期に栽培可能なあらゆるタイプのキャベツに導入していくことが必要である。そしてそれは、素材面や抵抗性の遺伝の面から十分な可能性があると考えられ、本病抵抗性 (VR) 品種の早期の育成が期待される。

引用文献

- 1) 藤森基弘ら (1986) : 園学要旨 昭 61 秋: 192 ~ 193.
- 2) 剣持伊佐男ら (1997) : 関東病虫研報 44: 63 ~ 66.
- 3) ——— (2000) : 園学雑 69: 483 ~ 491.
- 4) ——— (2001) : 群馬園試研報 6: 79 ~ 101.
- 5) ——— (2002) : 同上 7: 29 ~ 40.
- 6) ——— (2003) : 日植病報 69: 189 ~ 197.
- 7) 小林逸郎・由比進 (1998) : 群馬園試研報 3: 29 ~ 32.
- 8) Kojke, S.T. et al. (1996) : Calif. Agric. 50 (2) : 24 ~ 27.
- 9) ШЕПТУ, K.G. et al. (2000) : Phytopathology 90: 305 ~ 310.
- 10) 武田和男ら (1987) : 関東病虫研報 34: 62 ~ 63.
- 11) 野菜茶業試験場編 (1998) : 野菜の種類別作型一覽, 野菜・茶業試験場研究資料 8: p. 128 ~ 137.
- 12) 由比進ら (1989) : 野菜試野菜育種部研究年報 2: 128 ~ 132.
- 13) ——— (1990) : 同上 3: 135 ~ 138.
- 14) ——— (1991) : 同上 4: 154 ~ 157.