

キク品種の白さび病抵抗性と白さび病菌レース

宮城大学食産業学部 ^{いわ}岩 ^い井 ^{たか}孝 ^{よし}尚
 宮城県農業・園芸総合研究所 ^{なかむら}中村 ^{しげお}茂雄・^{いたはし}板橋 ^{たける}建・^{ささき}佐々木 ^{あつし}厚

はじめに

キク白さび病は、担子菌類さび菌目に属する糸状菌の *Puccinia horiana* Hennings によって引き起こされるキクの主要病害である。我が国のキク栽培では、葉を付けて出荷するために本病の要防除水準は高く、対策が難しくなっている。本病の防除は薬剤の利用を中心に行われ、オキシカルボキシシン（プラントバックス：2003年登録失効）やストロピルリン系化合物などの効果的な薬剤も開発されてきたが、常に耐性菌の出現という問題に悩まされている。近年、栽培の低コスト化が求められていることもあり、本病の防除に抵抗性品種の利用が期待されている。しかしながら、白さび病菌は人工培養できない活物寄生の植物病原菌であるため、育種に必要な白さび病抵抗性の遺伝様式の研究や抵抗性遺伝子の探索などがあまり進んでいないのが現状である。本稿では、これまでのキク白さび病抵抗性に関する研究と、筆者らの白さび病抵抗性キク品種育成のために調査した、2004～06年の宮城県内で発生したキク白さび病菌と輪ギク品種の抵抗性との関係について述べる。

I キク白さび病菌の生活環

キク白さび病は、葉裏に白い粉を吹いたようなイボ状の病斑（冬孢子堆）を形成し、発病がひどい場合には葉が巻き上がる病徴が見られる（図-1）。キク白さび病菌の感染には、冬孢子と担子胞子が関係している。冬孢子は、長だ円形～こん棒形または紡錘形で淡黄色の $30 \sim 52 \times 11 \sim 17 \mu\text{m}$ の大きさをしていて2細胞からなる胞子で、発芽して先端に担子胞子を形成する。担子胞子は、1細胞からなる小型の胞子で、空気中を浮遊してキク葉面に付着し、発芽して表皮細胞へ侵入する。侵入した菌糸は、葉組織内で増殖して1週間前後に葉裏に白色の小斑点を生じ、12日前後に隆起して黄白色のイボ状の斑点となり、20日前後には葉裏の隆起した病斑表面に白い粉を吹いたように冬孢子を形成して冬孢子堆とな

る。その後、冬孢子は担子胞子を形成・飛散し、キクでのみ感染・増殖を繰り返して病気を拡散する。発病のための環境要因については、山田（1956）や FIRMANN and MARTIN（1968）が詳しく報告しているが、本菌のこれら2種類の胞子では生存や発芽に必要な湿度や温度の条件に違いが見られる。冬孢子の病葉上での生存期間は、気温 25°C 前後で湿度 $79 \sim 100\%$ で10日間であるが、湿度の低下に従って生存期間は長くなり、 32% で30日前後である。担子胞子の生存には連続した高湿度が必要で、低湿度では短時間に死滅する。ちなみに 20°C で湿度 93% では12時間以上生存するが、 18°C で湿度 60% では数秒以内に死滅する。2種類の胞子の発芽には共に高湿度が必要であるが、発芽適温は冬孢子で $18 \sim 27^{\circ}\text{C}$ 、担子

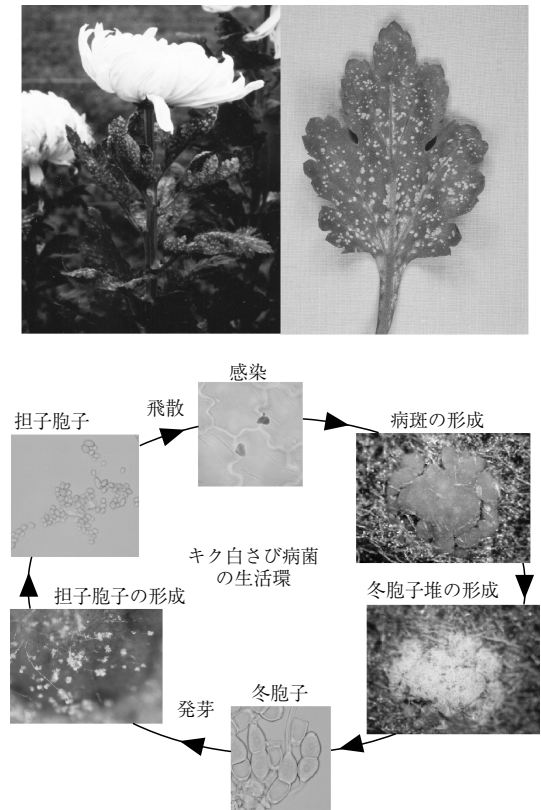


図-1 キク白さび病の病徴と白さび病菌の生活環

Resistance to *Puccinia horiana* in Chrysanthemum Cultivars.
 By Takayoshi IWAI, Shigeo NAKAMURA, Takeru ITABASHI and Atsushi SASAKI

(キーワード：キク白さび病, レース, 抵抗性遺伝子, 過敏反応)

胞子で17～22℃である。両胞子のこのような性質から、発病は担子胞子形成の適温に支配され、最適な条件は17℃前後で、湿度が高く葉面が濡れている状態である。

II キク白さび病菌レースと白さび病抵抗性 キク品種

植物病原菌では、同じ菌であっても病原性の異なるレースに分化しているものがある。レースの寄生性は、宿主としている植物の品種によって異なり、通常は菌がもっている病原性遺伝子と植物の品種がもっている抵抗性遺伝子との組み合わせによって決定されている。

キク白さび病においても、栽培現場では品種によって発病程度に違いが見られることが経験的に知られていたが、山口(1981)は、病葉つり下げ接種による抵抗性検定法を開発し、40品種のキクについて各品種の白さび病抵抗性と菌株との関係を調べた。全国6県(奈良, 松本, 鹿児島, 広島, 香川, 三重)から分離した6菌株(各地1菌株)に対する40品種それぞれの反応は菌株によって異なり、少なくとも6レースの白さび病菌が存在することを報告している。さらに、抵抗性はキクの成長段階に関係なく発揮されることを報告している。DEJONG and RADEMAKER(1986)は、キク品種の中に単因子優性の遺伝様式を示す白さび病抵抗性の遺伝子があることを報告している。近年、工藤・岡村(1998)もキク白さび病菌の病原性についてスプレーギク5品種を判別品種として、1995～97年に国内9地域から分離した11菌株を四つのグループに分類した。その後さらに3産地から採集した5菌株を二つのグループに分類し(工藤, 1999)、国内には少なくとも6レース以上の白さび病菌が存在していることを明らかにした。しかしながら、県単位レベルの範囲で発生している白さび病菌のレース数や判別品種として利用できる抵抗性キク品種など不明な点が多く、いまだに解明すべき問題が残されている。

(1) 宮城県内のキク産地で発生したキク白さび病菌の寄生性分化

2004～06年に宮城県内8市町村の栽培地の17地点から白さび病感染葉を収集し、輪ギク6品種(精海, 深志の匠, 名門, 神馬, 寒精雪, 秀芳の力)を判別品種として、病葉つり下げ接種による抵抗性検定を行った(岩井ら, 2006)。接種実験では、図-2に示したアクリル樹脂製のボックス内に冬胞子堆を形成した罹病葉をつり下げ、下に判別品種の幼苗を置き、接種開始後3日間は噴霧器で水を噴霧して加湿状態を維持した。各品種の抵抗性・罹病性は接種開始20日後に冬胞子堆の形成の有無によって判断し、反応の違いにより各分離菌株の寄生性

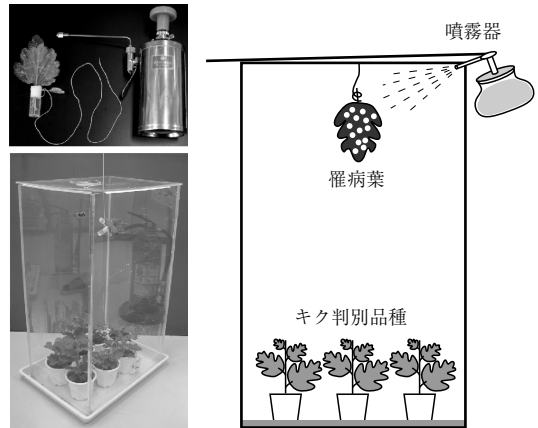


図-2 病葉つり下げ接種による白さび病抵抗性検定

を評価した。表-1に17菌株の反応の違いを示したが、判別品種の反応は10グループに分類され、県内では最低でも10レースの白さび病菌が発生していたことが明らかになった。さらに、品種‘精海’は17菌株中14菌株に対して抵抗性を示し、白さび病抵抗性の遺伝資源としても有望であると考えられた。

(2) キク白さび病菌の感染過程

白さび病抵抗性を示したキク品種の葉では、いずれも肉眼的には無病徴であった。感染過程における抵抗性と罹病性の違いを調べるため、ラクトフェノールトリパンブルーを用いて白さび病菌感染葉の菌体を染色した後に光学顕微鏡下で観察した。材料としては、キク品種‘精海’に南三陸町B分離菌株(抵抗性)または美里町分離菌株(罹病性)をそれぞれ接種する組み合わせと、品種‘深志の匠’(抵抗性)または‘天寿’(罹病性)それぞれに柴田町B分離菌株を接種する組み合わせの2組み合わせを用いた(図-3)。いずれの組み合わせでも、抵抗性と罹病性の双方で接種後1日目には表皮細胞に付着した白さび病菌の担子胞子が発芽し、表皮細胞へ侵入しているのが観察された。接種後2日目から抵抗性と罹病性で違いが観察された。すなわち抵抗性の組み合わせでは、接種2日後に過敏感反応による感染細胞の褐変化が引き起こされ、その後は葉組織内で菌糸の増殖が全く観察されなかった。品種‘精海’と‘深志の匠’は共に抵抗性を示したが、過敏感反応が引き起こされる細胞の範囲に違いが見られた。罹病性の組み合わせでは、接種後6日目ごろから葉組織内で菌糸の増殖を示す青い染色がはっきりと観察され、接種後12日目には増殖した菌糸が葉裏の表皮細胞を突き破り、接種20日後には冬胞子堆の形成が見られた。

表-1 宮城県内産地から収集した白さび病菌の栽培キク品種に対する感受性

| 白さび病菌 収集地 | 収集年度 | | | レース判別品種 | | | | | | タイプ |
|--------------|------|------|------|---------|------|----|----|-----|------|------|
| | 2004 | 2005 | 2006 | 精海 | 深志の匠 | 名門 | 神馬 | 寒精雪 | 秀芳の力 | |
| 南三陸町 | A | | ○ | R | R | S | S | S | S | I |
| | B | ○ | ○ | ○ | R | S | S | S | S | II |
| | C | | ○ | ○ | R | R | S | S | R | III |
| | D | | | ○ | R | S | R | S | S | IV |
| 栗原市 | A | | ○ | ○ | R | S | R | S | S | IV |
| | B | | ○ | | R | S | S | S | R | V |
| | C | | | ○ | R | S | S | S | S | II |
| 美里町 | ○ | | | S | R | S | R | S | S | VI |
| 東松島市 | | | ○ | R | R | R | S | S | S | VII |
| 石巻市 | | | ○ | R | S | R | S | R | S | VIII |
| 川崎町 | | ○ | | S | S | R | S | S | S | IX |
| 柴田町 | A | | ○ | R | R | S | S | S | S | I |
| | B | ○ | | | R | R | S | S | S | I |
| | C | | ○ | ○ | S | S | R | S | R | X |
| 亶理町 | A | | ○ | ○ | R | S | S | S | S | II |
| | B | | ○ | | R | S | S | S | R | V |
| | C | | | ○ | R | R | R | S | S | VII |

R: 抵抗性, S: 罹病性.

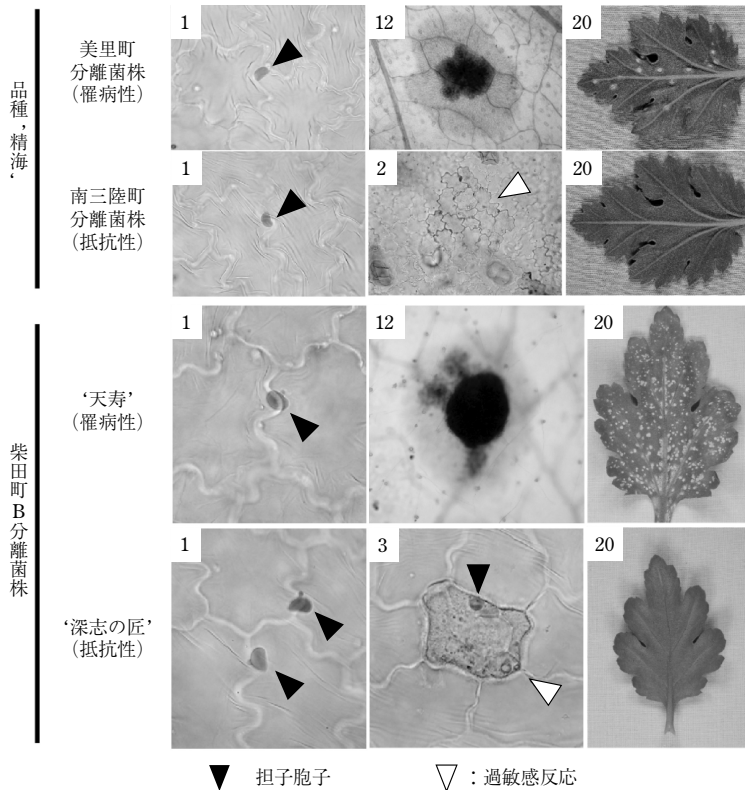


図-3 白さび病菌に対するキク品種の反応
写真中の数字は、接種後日数を示す。

表-2 品種間交雑後代 (F₁) の白さび病抵抗性

| 交雑組み合わせ | 実生数 | 白さび病抵抗性 | | 分離比 | χ ² | P |
|-----------------|-----|---------|-----|-----|----------------|------|
| | | 抵抗性 | 罹病性 | | | |
| ‘精海’×‘深志の匠’ | 60 | 32 | 28 | 1:1 | 0.20 | 0.61 |
| ‘精海’×‘スーパーイエロー’ | 40 | 21 | 19 | 1:1 | 0.10 | 0.75 |
| 品種間交雑合計 | 100 | 53 | 47 | 1:1 | 0.36 | 0.55 |

白さび病抵抗性検定は、南三陸町 B 分離菌株を用いて行った。

表-3 品種‘精海’由来の白さび病抵抗性の遺伝様式

| 交雑組み合わせ | 実生数 (F ₂) | 白さび病抵抗性 | | 分離比 | χ ² | P |
|----------------|-----------------------|---------|-----|-----|----------------|------|
| | | 抵抗性 | 罹病性 | | | |
| 抵抗性×抵抗性 | | | | | | |
| KSY15 × KFT7 | 19 | 16 | 3 | 3:1 | 0.86 | 0.35 |
| KSY18 × KFT7 | 18 | 13 | 5 | 3:1 | 0.07 | 0.79 |
| (抵抗性×抵抗性)の合計 | 37 | 29 | 8 | 3:1 | 0.23 | 0.64 |
| 抵抗性×罹病性 | | | | | | |
| KSY15 × KFT2 | 21 | 12 | 9 | 1:1 | 0.42 | 0.51 |
| KSY18 × ‘深志の匠’ | 151 | 72 | 79 | 1:1 | 0.32 | 0.57 |
| (抵抗性×罹病性)の合計 | 172 | 84 | 88 | 1:1 | 0.09 | 0.76 |

KFT 系統: ‘精海’×‘深志の匠’の交雑後代 (F₁)。KSY 系統: ‘精海’×‘スーパーイエロー’の交雑後代 (F₁)。白さび病抵抗性検定には南三陸町 B 分離菌株を用いた。

これらの観察から、キク品種の白さび病抵抗性には過敏反応が伴うと考えられる。レース判別に用いた他の品種が示した抵抗性も調べたが、いずれでも過敏反応が見られた。また、接種菌株の違いによってキク品種の反応が異なることが示され、菌株の違いをキク品種の抵抗性遺伝子が認識していることを裏付ける結果となった。

(3) キク品種の白さび病抵抗性の遺伝様式

キク白さび病抵抗性の遺伝様式の解明は、キク白さび病菌のレース判別や抵抗性品種の育種においても重要である。しかし、栽培ギクは、6倍体を中心とした高次倍数性の作物であるとともに自家不和合性が強いなど、遺伝解析に難しい点がある。判別品種の‘精海’は、宮城県内から分離した多くの菌株に抵抗性を示したため、交雑による抵抗性の遺伝解析を行った。初めに、南三陸町 B 分離菌株に対して抵抗性を示す品種‘精海’と罹病性を示す品種‘スーパーイエロー’または‘深志の匠’との交雑を行った(表-2)。「スーパーイエロー」との交雑で得られた実生 40 個体 (F₁ 世代) の南三陸町 B 分離菌株に対する抵抗性検定では、抵抗性 21 個体と罹病性 19 個体に分離し、‘深志の匠’との交雑によって得られた実生 60 個体 (F₁ 世代) では抵抗性 32 個体と罹病性 28 個体に分

離した。この結果は、品種‘精海’と罹病性品種との交雑後代での抵抗性と罹病性の分離比がほぼ 1:1 になることを示し、‘精海’は単因子優性の白さび病抵抗性遺伝子を 6本の相同染色体中に 1個のみ有していると推察された。より詳細に遺伝様式を知るため、後代 (F₁) 系統を用いて交雑を進めた(表-3)。抵抗性を示した後代 (F₁) 系統間の交雑で得られた後代 (F₂ 世代) は、南三陸町 B 分離菌株に対する抵抗性と罹病性を示す個体の分離比がいずれもほぼ 3:1 となり、抵抗性を示した後代 (F₁) 系統と罹病性を示した後代 (F₁) 系統または罹病性品種との交雑で得られた後代 (F₂ 世代) では、いずれも抵抗性と罹病性を示す個体の分離比がほぼ 1:1 となり、抵抗性を示した後代 (F₁) 系統は 6本の相同染色体中に 1個の抵抗性遺伝子を有し、メンデルの遺伝の法則に従って遺伝することが確認された。

(4) キク品種の白さび病抵抗性発現のメカニズム

キク白さび病菌の感染過程の観察や白さび病抵抗性の遺伝様式の結果から、キクの白さび病抵抗性は、単因子優性の抵抗性遺伝子が特定レースのキク白さび病菌を認識して過敏反応を引き起こし、葉組織内でのキク白さび病菌の増殖を抑制すると考えられる。病害抵抗性のメ

表-4 キク品種の白さび病抵抗性

| 抵抗性品種 | | 罹病性品種 |
|-------|-------|-------|
| 複数の菌株 | 1菌株 | |
| 文明 | 精興の寿 | 銀鏡 |
| 金丸富士 | スノードン | 祝い酒 |
| 寒欄 | 秀芳の心 | 黄秀芳の力 |
| 金晃 | 轟秀芳 | 岡山平和 |
| 乙女桜 | | 精興の玉 |
| 山陽黄金 | | 秀芳の誇 |
| 精興の峰 | | 田毎の月 |

カニズムは、シロイヌナズナなどのモデル植物で分子生物学的によく調べられ、サリチル酸やジャスモン酸、エチレン等の物質が内在2次シグナルとして抵抗性反応にかかわっていることが明らかになっている (GLAZEBROOK, 2005)。過敏反応を伴った抵抗性反応は、宿主植物を生かしながら養分を摂取するタイプの病原体に対してよく見られる抵抗性反応であるが、この情報伝達にはサリチル酸が関与しているとともに、プロベナゾールやアシベンゾラル S メチルといった薬剤が抵抗性遺伝子の有無に関係なく抵抗性反応機構を活性化することが知られている。筆者らもこれらのシグナル物質と薬剤の効果をキクにおいて見たところ、サリチル酸やプロベナゾール、アシベンゾラル S メチルの処理は白さび病に対する抵抗性を誘導し、キクの白さび病抵抗性の機構がモデル植物とかなり類似していると考えられた (岩井ら, 2005)。一方で、エチレン合成の基質である 1-アミノシクロプロパン-1-カルボン酸 (ACC) やエチレン発生剤のエテホンの処理が罹病化を促進し、感染においてはキクとモデル植物とで異なる点もあると考えられた。

III キク白さび病抵抗性遺伝子の探索

白さび病抵抗性を示すキク遺伝資源を探すために、(独)農研機構花き研究所から輪ギク 18 品種の分譲を受け、抵抗性検定を行った (表-4)。その結果、複数の菌株に対して抵抗性を示した 7 品種と 1 菌株に対してのみ

抵抗性を示した 4 品種を白さび病抵抗性の遺伝資源として得た。新たに見いだされた白さび病抵抗性品種の中には、判別品種として用いた‘寒精雪’と抵抗性検定に用いた複数の菌株に対して同じ反応を示す‘金丸富士’と‘文明’が含まれ、これら品種は同じ抵抗性遺伝子を有している可能性が考えられた。品種登録情報によると‘寒精雪’は‘秀芳の力’と‘金丸富士’との交雑で得られた品種であるので、‘寒精雪’の白さび病抵抗性は‘金丸富士’の抵抗性を受け継いだものであると考えられた。‘金晃’と‘山陽黄金’についても同一の反応を示し、同じ抵抗性遺伝子を有している可能性が考えられた。

おわりに

キク品種の白さび病抵抗性は、単因子優性の抵抗性遺伝子が白さび病菌の非病原性遺伝子を認識し、感染部位で過敏反応を引き起こし、葉組織内での菌の増殖を抑制すると考えられる。白さび病菌レースは判別品種の白さび病抵抗性遺伝子によって識別されるので、キク品種がもつ抵抗性遺伝子の種類の全容が明らかになっていない現段階でのレース数はあまり正確ではない。筆者らがレース判別に用いた暫定的な 6 品種でも、宮城県という狭い範囲で最低 10 レースは存在することから、全国的にはかなりの数のレースが存在するものと考えられる。一方で、輪ギク 18 品種からの白さび病抵抗性を示すキク遺伝資源の探索からも推測されるように、これまで栽培されてきたキク品種の中に多数の白さび病抵抗性遺伝子が存在していると考えられる。今後は、レース判別や抵抗性育種のために白さび病抵抗性遺伝子の種類を明らかにし、体系的な判別品種を決定する必要がある。

引用文献

- 1) DEJONG, J. and W. RADEMAKER (1986): *Euphytica* 35: 945 ~ 952.
- 2) FIRMAN, I. D. and P. H. MARTIN (1968): *Ann. Appl. Biol.* 62: 429 ~ 442.
- 3) GLAZEBROOK, J. (2005): *Annu. Rev. Phytopathol.* 43: 205 ~ 227.
- 4) 工藤博司・岡村正愛 (1998): *日植病報* 64: 436.
- 5) ——— (1999): 同上 65: 411 ~ 412.
- 6) 岩井孝尚ら (2005): 同上 71: 203.
- 7) ———ら (2006): *園学雑* 75(別 1): 192.
- 8) 山田峻一 (1956): *日植病報* 20: 148 ~ 154.
- 9) 山口 隆 (1981): *育種* 31: 121 ~ 132.

(新しく登録された農薬 21 ページからの続き)

「殺菌剤」

●フルスルファミド粉粒剤

22478: ネビリュウ (三井化学アグロ) 09/10/07

フルスルファミド: 0.30%

キャベツ: 根こぶ病: 定植前

はくさい: 根こぶ病: 定植前

●カスガマイシン・トリシクラゾール粉剤

22480: ダブルカット粉剤 3DL (北興化学工業) 09/10/07

カスガマイシン: 0.34%, トリシクラゾール: 0.50%

稲: いもち病, もみ枯細菌病: 収穫 14 日前まで

●カスガマイシン・トリシクラゾール粉剤

22489: ダブルカット粉剤 DL (北興化学工業) 09/10/21

カスガマイシン: 0.11%, トリシクラゾール: 0.50%

稲: いもち病: 収穫 14 日前まで

(46 ページに続く)