

連載 病虫害抵抗性付与の品種開発 シリーズ(5)

葉根菜類における病虫害抵抗性育種の現状と展望

農研機構 野菜茶業研究所

小原 隆由 (おはら たかよし)

「葉根菜類」とは、主に茎葉や根部を食用とする野菜の総称であり、その種類は極めて多岐にわたる。特に重要なものとして、農林水産省が指定している「指定野菜」14品目のうち、10品目（アブラナ科のキャベツ、ハクサイおよびダイコン、ユリ科のネギおよびタマネギ、その他レタス、ニンジン、ホウレンソウ、サトイモ、ジャガイモ）が含まれる。露地栽培が多く、病虫害のコントロールが比較的難しいこれら葉根菜においては、多くの難防除病害虫が存在するうえ、近年の気候温暖化や異常気象の影響もあって、これまであまり問題にならなかった病虫害の被害が拡大することも多くなっている。一方、多くの野菜については、生産者によって栽培される実用品種の育成は、ほとんどが民間種苗会社において行われている。その品種の持つ生産性や品質、揃い等の能力は世界的に見て極めて高く、病害抵抗性や耐病性の向上についても、これらの種苗会社の日々の努力に負ってきた部分が大きい。しかし、抵抗性素材の検索や検定法の開発、次々に発生する新たな病虫害やレースへの対応に関しては、個々の種苗会社では対応が困難であり、公的研究機関の役割に大きな期待がかかっている。公的研究機関における先導的研究は、米麦等の主要作物に比べ研究者が少ないこともあって、一部の主要病害を除き必ずしも十分な対応ができていないのが現状であるが、本稿では、比較的研究の進んでいるアブラナ科野菜を中心に、公的研究機関で実施されてきた抵抗性導入の事例を紹介する。

I アブラナ科野菜の病害抵抗性導入事例

1 根こぶ病

根こぶ病は、キャベツ、ハクサイ、ブロッコリー、カブ等のアブラナ科作物に広く感染する難防除の土壌伝染性病害であり、ネコブカビ *Plasmodiophora brassicae* によって引き起こされる。感染すると根がこぶ状に肥大し、養水分の吸収が阻害されて枯死に至る。一度発生す

ると休眠胞子が土壤中に長期間残存し、輪作などの耕種的防除も困難となることから、1960年代から全国的なまん延を見せていた。根こぶ病抵抗性の導入は、ハクサイ (*Brassica rapa*) において最も早く実用化が進んだ。野菜・茶業試験場では、1980年代に‘Siloga’、‘Gelria R’等ヨーロッパの飼料カブ（ハクサイと同じ *B. rapa* に属する）が強度の抵抗性を有していることを明らかにするとともに、交雑育種により抵抗性を導入したハクサイの中間母本を発表した。その後、これらの育種素材を用いた多くの抵抗性実用品種が民間種苗会社から発表され、産地に広く普及している。しかしその後、抵抗性品種が発病する例が日本各地で報告されるようになり、菌の病原性の分化が問題となっている。我が国で発生した菌株の分類方法については、二つの抵抗性 F₁ 品種を用いて四つの病原型グループに分類する実用的な方法が報告されている (HATAKEYAMA et al., 2004)。一方、植物側の有する抵抗性遺伝子については、これまでに八つの遺伝子座が報告されている。このうち単因子優性に働く遺伝子座 *CRa* あるいは *CRb* は、四つの病原型グループのうちグループ3とグループ4の菌に抵抗性を示す。国内の民間種苗会社が育成した抵抗性品種の多くは、この単因子優性の遺伝子を有すると考えられている。また、抵抗性飼料カブ‘Siloga’に由来する二つの不完全優性の遺伝子座 *Crr1* と *Crr2* は、両遺伝子をともに抵抗性型ホモに有することで、従来の抵抗性品種では抵抗性を発揮できない多犯性の菌株（グループ1）に対して抵抗性を発揮するほか、グループ2および4に対しても抵抗性を示す。野菜茶業研究所ではDNAマーカーを利用して *Crr1* と *Crr2* をハクサイに導入し、‘はくさい中間母本農9号’を育成した（2011年品種登録）。さらに、この中間母本とマーカー選抜技術を用いて、民間種苗会社との共同研究により、実用 F₁ 品種‘あきめき’が育成された（2013年品種登録）。「あきめき」は *Crr1* と *Crr2* に加え、グループ3に抵抗性を示す単因子優性遺伝子を持っているた

め、国内の四つの病原型グループすべてに抵抗性を示す初めての実用品種となり、現在普及が進んでいる。

一方、キャベツ、ブロッコリー等の *B. oleracea* 類においては、1970年代から国内および海外の遺伝資源の抵抗性遺伝資源が調査され、これらを用いた育種素材系統‘かんらん中間母本農1号’、‘同農2号’が1990年代始めに育成されている。しかし、その後民間種苗会社によって発表されている抵抗性品種の数はわずかでしかない。キャベツ類では十分な抵抗性を示すためには複数の遺伝子の効果を集積する必要があり、抵抗性と優れた実用形質を併せ持つ品種の開発が難しいためと考えられる。このような中、抵抗性品種‘安寿’などに由来する四

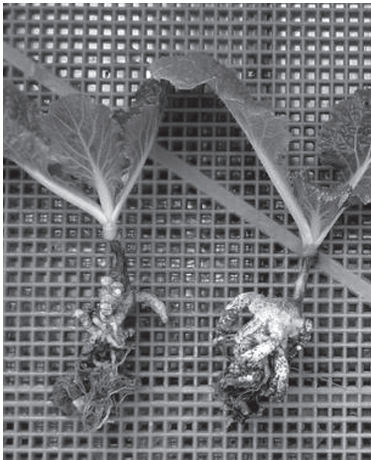


図-1 ハクサイ根こぶ病の病徴 (幼苗接種検定)



図-2 幅広い根こぶ病菌に抵抗性を示すハクサイ‘あきめき’の収穫物 (写真 松元哲)

つの量的遺伝子座 (QTLs) が見いだされるなど (NAGAOKA et al., 2010)、DNA マーカーの開発が進んでおり、マーカー選抜を利用した抵抗性品種の開発が、ごく近い将来に実現すると思われる。

2 萎黄病

糸状菌 *Fusarium oxysporum* によって引き起こされる土壌伝染性病害であり、罹病した株は導管が侵されて黄化し、萎凋、枯死に至る。過去にキャベツおよびダイコンに特に大きな被害をもたらしてきたが、どちらも抵抗性品種 (YR 品種 : Yellows Resistance) が開発されたことによって、その被害は減少した。

キャベツの YR 品種は、20世紀始めに米国で開発された。抵抗性には、単因子優性の遺伝子に支配される Type-A 抵抗性と、不完全優性の複数遺伝子による Type-B 抵抗性が利用されている。現在国内で市販されているキャベツ F₁ 品種の多くには、遺伝が単純で完全抵抗性を示す Type-A の抵抗性が導入されており、キャベツでの本病害の被害は大幅に少なくなった。近年、Type-A 抵抗性にかかわる遺伝子が同定され、DNA マーカーが公表されたことから、抵抗性品種の開発はより効率的になると考えられる。

一方、ダイコンの萎黄病抵抗性は、キャベツの Type-B 抵抗性と同様、複数遺伝子支配で不完全優性の遺伝をする。国内のダイコンの中に抵抗性を有する在来品種が見いだされ、野菜茶試では1980年代前半にこれらを基にした抵抗性育種素材‘だいこん中間母本農1号’～‘同農4号’を育成した。その後、民間種苗会社から多くの YR 品種が発表されて被害は減少しているが、抵抗性が量的なものであるため、条件によっては発病する場合がある。最近の研究により、安定した効果を持つ三つの QTLs が報告されている (Yu et al., 2013)。

3 パーティシリウム病

Verticillium 属菌による多犯性の土壌伝染性病害で、被害株は導管が侵され、黄化、萎凋して商品価値を失う。ハクサイ黄化病、キャベツパーティシリウム萎凋病、ダイコンパーティシリウム黒点病の被害が大きいほか、多種類のアブラナ科野菜で発生する。1980年代より、ハクサイ類、キャベツ類、ダイコン等の市販品種を含む広範な遺伝資源の抵抗性が調査され、抵抗性のレベルに大きな品種間差が見いだされたが、完全な抵抗性を示す育種素材は見いだされていない。しかし、キャベツでは実用レベルの抵抗性を示す市販 F₁ 品種も存在しており、その抵抗性は複数因子支配で、優性に遺伝することが報告された (剣持ら, 2000)。群馬園試ではこの成果を基に、パーティシリウム萎凋病に強く、萎黄病 (Type-A) 抵

抗性を併せ持つ、複合病害抵抗性 F₁ 品種 ‘YR 恋豊’、‘YR 清美’ (ともに 2009) を民間種苗会社と共同で育成している。

4 黒腐病

病原細菌 *Xanthomonas campestris* によって引き起こされる地上部病害である。種子あるいは土壌から伝染し、キャベツの結球葉やブロッコリーの花蕾が侵されると大きな被害が生じる。抵抗性育種は古くから世界的に行われ、日本の古いキャベツ品種 ‘富士早生’ や ‘金杯’ 等の抵抗性素材が知られている。また、市販 F₁ 品種における品種間差異も認められているが、抵抗性の遺伝様式が複雑なこと、簡便で安定した接種検定法がないこともあって、これまでに強度の抵抗性を有する品種は育成されていない。近年、‘富士早生’由来の黒腐病抵抗性について、一つの主要な QTL と、環境要因に影響を受ける二つのマイナーな QTLs が報告された (KIFUJI et al., 2013)。今後のマーカーを利用した抵抗性品種の開発に期待がかかる。

II その他の葉根菜類の病害抵抗性導入事例

1 ネギさび病

糸状菌 *Puccinia allii* によって発生し、ネギのほか、タマネギ、ニラ、ニンニクも感染する。葉の表面に橙黄色の斑点が多数発生するため、ネギやニラでは商品価値を著しく落とす重要病害である。特に被害の甚大なネギについて、野菜茶業研究所では国内外の遺伝資源を用いて抵抗性素材の検索を行ったが、強い抵抗性を示す育種素材は認められなかった。そこで、発病程度が比較的軽かった六つの品種を基本集団として、循環選抜法による育種を実施した。循環選抜は、集団内の無作為交配と選抜を繰り返すことによって集団中の有用遺伝子の割合を高めていく育種法であり、トウモロコシなど他殖性作物の改良に古くから用いられているが、野菜への適用例は少ない。2 サイクルの自殖—選抜—相互交配を行った結果、六つの素材品種の持つ抵抗性遺伝子を集積することにより、従来の品種に比べ強い抵抗性を持つ ‘ねぎ中間母本農 1 号’ を育成し、2011 年に品種登録された。

2 レタス根腐病

Fusarium oxysporum による土壌伝染性病害で、連作によって多発し、感染すると導管が侵されて株全体が萎れ、枯死する。1990 年代以降に全国のレタス主産地で発生が確認され、重大な問題となっている。本病では病原性分化が認められ、国内ではレース 1~3 が確認されている。長野県野菜花き試験場では、安定した抵抗性検定法を開発するとともに、国内外の玉レタス品種から抵抗性素材を見だし、この成果を基に、レース 1 抵抗性

を示す品種 ‘シナノホープ’ (2004)、レース 1, 2 抵抗性の ‘長・野 45 号’ (2009) を育成している。なお、レース 2 抵抗性は優性に働く主働遺伝子に支配されており、連鎖する DNA マーカーが報告されていることから (ARUGA et al., 2012)、これを用いたマーカー選抜が可能になっている。

3 レタスピッグベイン病

土壌伝染性のウイルス病で、ミラフィオリピッグベインウイルス (MLBVV) を保毒した糸状菌 *Olpidium virulentus* がレタスに感染するとき、同時にウイルスを感染させる。発病すると葉脈周辺が退緑化し、葉脈が太くなったように見えることからこの病名がある。世界各地で問題となっており、日本国内でも近年発生地域が拡大



図-3 ネギさび病の病徴 (写真 若生忠幸)



図-4 右: さび病抵抗性の ‘ねぎ中間母本農 1 号’、左: 普及品種 ‘金長’ (写真 若生忠幸)

している。強い抵抗性の育種素材はないため、若干の抵抗性を示す素材を3~4品種組合せて複数の抵抗性因子を集積した中程度抵抗性の品種が米国で育成されている。野菜茶業研究所では、この抵抗性品種と国内品種の交雑により、素材と同レベルの抵抗性を導入した実用品種‘フユヒカリ’を育成し、2012年に品種登録した。一方、並行して、病原ウイルスの外皮タンパク質遺伝子を遺伝子組換えによって導入し、既存の抵抗性品種に比べ極めて強い抵抗性を示す組換えレタスを開発した。強度抵抗性品種の開発において、遺伝子組換えが非常に強力な技術であることが示されたが、遺伝子組換え食品が我が国の消費者に受け入れられる環境は整っておらず、実用化にはまだ時間がかかると思われる。

4 ホウレンソウベと病

糸状菌 *Peronospora effusa* (*P. farinosa* f. sp. *spinaciae*) による地上部病害であり、海外では19世紀始めから発生し問題となっていた。1950年ごろにイランの遺伝資源が持つ単因子優性遺伝子を導入した最初の抵抗性品種が育成され、その後1980年代までは、べと病菌のレースは三つ報告されただけだった。しかし、1990年代以降、栽培面積の拡大、栽培の周年化、連作等が要因となり、抵抗性品種を侵す菌が次々に現れた。これまでに米国およびヨーロッパでは14以上のレースの存在が報告されている (FENG et al., 2013)。べと病抵抗性の遺伝的・分子的基礎は十分に解明されていないが、*RPF1* ~ *RPF6* の6個の抵抗性遺伝子座 (あるいは複対立遺伝子) による仮説で説明されている。そのうちレース1~7, 9, 11, 13に抵抗性を示す *RPF1* は、近年連鎖するDNAマーカーが報告されている (CORRELL et al., 2011)。一方、日本国内においても民間種苗会社により海外品種由来の抵抗性が導入され、幅広いレースに対して抵抗性を示す *F1* 品種が多数リリースされている。国内ではこれまでにレース8までの発生が報告されているが、これに対応可能とされる抵抗性品種も既に発売されている。

III 虫害抵抗性の研究事例

葉根菜類は露地栽培が大部分であり、特にアブラナ科野菜はチョウ目を中心とする害虫の食害によって致命的な被害を受ける。虫害抵抗性品種への期待は病害と同等以上に大きいと言えるが、実用品種の開発事例はほとんどないのが現状である。

多くのアブラナ科野菜を加害するコナガは、タイプの異なる殺虫剤に対し容易に抵抗性を獲得するため、防除の極めて困難な害虫である。過去にキャベツやブロッコリーにおいて、光沢葉 (ワックスレス) の系統はブルー

ムを有する通常の系統に比べコナガの生存率や加害率が少ないことが報告され、このことを利用した育種が米国を中心に行われている。一方、アブラナ科の帰化雑草であるハルザキヤマガラシが、コナガ幼虫の摂食阻害物質ハルザキサポニンを持していることが我が国で見いだされた。遠縁交雑や遺伝子組換えにより、ハルザキヤマガラシからコナガ抵抗性を導入したキャベツ類が開発できる可能性がある。

ネギハモグリバエは、ネギ、タマネギ等の葉身組織内に産卵し、その後ふ化した幼虫が葉身組織内部をスジ状に食害する。特に、万能ネギなど葉身部分を食用する葉ネギでは、商品価値が著しく損なわれるため大きな問題となっている。福岡県では、ネギのハモグリバエ抵抗性の品種間差を調査し、台湾から導入した遺伝資源‘北葱’が、吸汁痕や幼虫の数が少なく、被害程度が低いことを見いだした (末吉ら, 2006)。その後、野菜茶研では卵の人工接種による安定したハモグリバエ抵抗性検定法を開発するとともに、‘北葱’の抵抗性にかかわる QTLs の存在を報告している。今後、信頼性の高いマーカーが開発できれば、ハモグリバエ抵抗性の画期的品種が開発可能になるかもしれない。

おわりに

はじめに述べた通り、野菜において導入が求められる病害虫抵抗性は極めて多いが、実際に品種に導入され利用されている事例は限られているのが現状である。これまでに、民間種苗会社によって実用的抵抗性品種が多数育成されている例は、遺伝様式がシンプルで、接種検定法が確立されている病害、ハクサイ根こぶ病、キャベツ萎黄病、ホウレンソウベと病等、一部に限られている。複数の遺伝子を集積する必要がある病害や、評価法が不安定な病害、例えばアブラナ科のパーティシリウム病、黒腐病や軟腐病等の細菌病、ネギのさび病など多くの病害虫については、効率的な選抜が困難なため実用形質を併せ持つ品種の育成は容易でない。しかし、本稿で紹介したようにDNAマーカーの開発が進んでいる事例もあり、今後、多くの品目および病害虫について、マーカーを用いた効率的な実用品種育成が可能になることが期待される。一方、ハクサイ根こぶ病やホウレンソウベと病等のように、抵抗性品種が普及すると、それを侵す新たな菌株やレースの分化が常に問題となる。新規素材からの抵抗性導入や複数の抵抗性因子の利用など、育種的な対応が必要となるが、迅速な対応はますます困難になることが想定される。今後、貴重な抵抗性遺伝子を長期にわたって利用できるようにするためには、圃場で発生し

ている菌やレースを正確に把握した抵抗性品種の選択や、予防を中心とした適切な薬剤防除および耕種的防除を組合せた総合防除を行うことが、これまで以上に重要になると考えられる。

引用文献

- 1) ARUGA, D. et al. (2012): *Euphytica* **187**: 1 ~ 9.
- 2) CORRELL, J. C. et al. (2011): *Eur. J. Plant Pathol.* **129**: 193 ~ 205.
- 3) FENG, C. et al. (2013): *Plant Disease* **98**: 145 ~ 152.
- 4) HATAKEYAMA, K. et al. (2004): *Breeding Sci.* **54**: 197 ~ 201.
- 5) 剣持伊佐男ら (2000): *園学雑.* **69**(4): 483 ~ 491.
- 6) KIFUJI, Y. et al. (2013): *Euphytica* **190**: 289 ~ 295.
- 7) NAGAOKA, T. et al. (2010): *Theor. Appl. Genet.* **120**: 1335 ~ 1346.
- 8) 末吉孝行ら (2006): *福岡県農業総合試験場研究報告* **25**: 37 ~ 41.
- 9) YU, X. et al. (2013): *Theor. Appl. Genet.* **126**: 2553 ~ 2562.