

## 連載 病虫害抵抗性付与の品種開発 シリーズ (8)

## 落葉果樹における病虫害抵抗性育種の現状と展望

農研機構 果樹研究所

阿部 和幸 (あべ かずゆき)  
加藤 秀憲 (かとう ひでのり)  
河野 淳 (こうの あつし)  
山田 昌彦 (やまだ まさひこ)

## はじめに

日本で栽培されている落葉果樹には多くの種があるが、産出額の多い樹種は、リンゴ、ブドウ、ニホンナシ、モモ、カキ等であり、農研機構では病虫害抵抗性を主要な目標の一つとしてそれらの育種に取り組んでいる。果樹の交雑育種の進展を制限する大きな要因は、樹体が大きいために、選抜圃場で多くの交雑実生を育成して結実させることができず育種の規模が小さいことである。最近、進んできた DNA マーカー選抜は、幼苗において不良個体を淘汰したのち、圃場に栽植することを可能とし、果樹育種の規模を大きく拡大している。

カキ、ニホンナシ、クリ等は、古くから日本で栽培され、多くの在来品種が発達したが、リンゴ、ブドウ、モモ等は、明治以後に海外から導入された品種をそのまま用いたり、それを日本で改良した品種が栽培されている。日本は降雨の多いことが気候の主要な特徴であり、特に雨を介した病害の発生が著しく、栽培を制限する大きな要因となってきた。黒斑病抵抗性の良食味ニホンナシ‘幸水’・‘豊水’、主要な病害に中程度の抵抗性を持つブドウ‘巨峰’などは、日本で育成された病害抵抗性品種である。最近、農研機構で育成したブドウ‘シャインマスカット’の普及が進んでいるが、欧州ブドウの持つ良食味に加え、べと病に一定の抵抗性があり、晩腐病に強いことが、普及の大きな要因である。

虫害については、クリの‘筑波’・‘丹沢’等、交雑育種により育成されたクリタマバチ抵抗性品種がクリ生産の2/3を占める。カキ‘平核無’や‘西条’の栽培ではチャノキイロアザミウマ防除が重要であるが、‘富有’は抵抗性で被害を受けない。これまでに育成された完全甘ガキ品種にこの抵抗性を持つ品種は多い。しかしながら、病害抵抗性と比べ、虫害抵抗性の検定は容易でないうえ、抵抗性の遺伝資源が知られていない場合が多く、全体に

育種が進展していない。

ここでは、リンゴ、ブドウおよびニホンナシについて病害抵抗性育種の現状と展望について紹介する。これらの樹種では虫害抵抗性育種は進展していない。

## I リンゴ

## 1 黒星病

リンゴ黒星病菌 (*Venturia inaequalis* (Cooke) Winter) による病害で、葉や果実にすす状の病斑が形成される (図-1)。幼果に発病した場合、病斑はすす状からかさぶた状となり、果実の奇形や裂果を引き起こす。本病は世界各地で発生し、他のリンゴ病害と比べて被害が大きいとされ、欧州や米国の抵抗性育種における最重要病害とされている。我が国でも黒星病の被害を回避するため8回前後の薬剤散布が必要とされ、薬剤の種類によっては耐性菌の出現も認められていることから、黒星病抵抗性の重要性は高い。

黒星病抵抗性育種として、従来我が国では圃場抵抗性の付与による抵抗性品種の育成が行われ、‘あかね’が有する圃場抵抗性を利用して‘さんざ’や‘あおり9’が育成されている。海外では抵抗性遺伝子 *Vf* を付与した黒星



図-1 リンゴ幼果に発生した黒星病の病斑

病抵抗性品種が多数育成されており、我が国でも、近年これらの *Vf* 抵抗性品種を育種母本とする交雑育種を進めてきた結果、*Vf* を有する抵抗性品種‘あおり 25’が育成された。日本では *Vf* 抵抗性品種はまだそれほど普及していないが、抵抗性個体の選抜に有効な DNA マーカーが開発されており、国内でも *Vf* 抵抗性をもつ実用品種の育成が今後さらに進展すると期待される。

## 2 斑点落葉病

*Alternaria* 属菌の一種の *Alternaria alternata* apple pathotype (*Alternaria mali* Roberts) による病害で、葉や果実に褐色の病斑を生じ、発生が著しい場合には早期落葉や落果を引き起こす(図-2)。*Alternaria* 属菌によって発生する病害には、リンゴ斑点落葉病以外にナシ黒斑病やイチゴ黒斑病等が知られている。‘ル・レクチェ’、‘ゼネラル・レクラーク’等一部のセイヨウナシ栽培品種では黒斑病の発生が問題となるが、その原因となる病原菌はナシ黒斑病菌 (*A. alternata* Japanese pear pathotype) ではなく、リンゴ斑点落葉病菌であることが最近明らかになった。斑点落葉病菌は宿主への侵入に先立って、AM トキシンと呼ばれる宿主特異的毒素を生成分泌して宿主の細胞を侵すことが知られており、本菌の病原性と宿主特異的毒素の生成能は密接に関連している。

斑点落葉病に対する抵抗性程度はリンゴ品種間で明確に異なり、‘スターキングデリシャス’などのデリシャス系品種、‘レッドゴールド’、‘北斗’などは罹病性、‘陸奥’、‘世界一’、‘きおう’、‘ゴールデンデリシャス’等は中程度の罹病性であるのに対して、‘つがる’や‘紅玉’は抵抗性である。本病に対する抵抗性/罹病性は比較的単純な遺伝様式を示し、抵抗性は劣性形質であり、‘紅玉’などの抵抗性品種間の交雑で得られる後代個体はほぼすべてが抵抗性である。リンゴ栽培品種の中に抵抗性品種が存在していたこともあって、斑点落葉病抵抗性を維持しつつ



図-2 リンゴの葉に発生した斑点落葉病の病斑

果実品質をさらに改良することに抵抗性育種の重点がおかれ、現在は‘シナノスイート’、‘シナノゴールド’、‘もりのかがやき’等高品質な抵抗性品種の普及が進みつつある。

## 3 腐らん病

腐らん病菌 (*Valsa ceratosperma* (Tode ex Fries) Marie) による枝幹病害で、摘果後の果柄や採果痕(果実を収穫した痕)、剪定痕等の傷口から菌が侵入・感染して枝枯れや胴枯れを引き起こす。主幹部に発生した場合には樹が枯死することもある。本病に感染した樹を治療しても完治には至らず、翌年以降再発することが多いため、腐らん病抵抗性品種の育成に期待が寄せられている。

リンゴ品種における腐らん病抵抗性の差異は小さく、栽培品種はすべて罹病性である。リンゴ属近縁植物のうちサナシ(ミツバカイドウの一系統)、ニッコウズミ(エゾノコリンゴの一系統)等は腐らん病抵抗性であることが知られており、サナシの抵抗性を栽培品種に導入するための種間交雑と戻し交雑が行われた。抵抗性育種素材がいずれも野生種で果実が極小であることや、渋み・苦みが強く品質が極端に劣ることに加えて、サナシと同程度の抵抗性個体の出現頻度が低いことから、栽培品種並の果実品質をもった抵抗性品種を育成するためには、さらに数回の戻し交雑を要する。

## 4 その他の病害

このほかにリンゴでは褐斑病、モニリア病、炭疽病、すす斑病・すす点病、輪紋病、赤星病、紫紋羽病、白紋羽病、高接病等が知られている。このうち赤星病については、‘あかね’が有する抵抗性を利用して、‘さんざ’や‘あおり 9’等の赤星病抵抗性品種が育成されている。他の病害については、積極的な抵抗性育種は行われていない。

## II ブドウ

新大陸発見後、アメリカからヨーロッパにブドウべと病、ブドウうどんこ病およびブドウネアブラムシ(フィロキセラ)が侵入し、猛威を振るって以降、ブドウ病害虫抵抗性育種はヨーロッパにおいて精力的に行われてきた。一方、栽培の歴史の短い日本では、裂果性や果実品質を改良することが喫緊の育種目標であったため、病害虫抵抗性品種の育成は諸外国に及ばない。そこで本稿では、海外の研究状況を中心とし、研究の進む主要病害であるべと病、うどんこ病および日本国内で問題となる晩腐病、黒とう病について、国内の研究動向も加える形で紹介する。

### 1 べと病

ブドウべと病(病原菌 *Plasmopara viticola*)は米国北

東部が起源であるが、現在では世界中の多くのブドウ産地で問題となっている。国内でも2010年に山梨県などの主産県で罹病性品種を中心に大きな被害が生じている。また、薬剤（ストロビルリン、メタラキシル）耐性菌も既に報告されており、遺伝的にべと病に強い品種は以前にも増して求められている。

海外ではすでに13もの抵抗性遺伝子座が報告されており、特に *Rpv1* と *Rpv3* の研究が進んでいる。*Rpv1* はマスカダインというブドウ近縁属からフランスで苦勞して導入された抵抗性である (PAUQUET et al, 2001)。偶然にも、うどんこ病真正抵抗性遺伝子 *Run1* と非常に強く連鎖しており、ともに原因遺伝子が R 遺伝子であることが証明された (FEECHAN et al, 2012)。一方、*Rpv3* はべと病抵抗性の醸造用品種系統の多くが有していることが明らかにされており (DI GASPERO et al, 2012)、国内に導入されている ‘Chancellor’ もこの抵抗性遺伝子を有する (図-3)。ドイツで一定程度普及している白ワイン用品種 ‘Regent’ も本抵抗性を有し、べと病に抵抗性がある。しかし、*Rpv3* の抵抗性を打破するべと病菌株が既にチェコで発見されている (PERESSOTTI et al, 2010)。こうした背景から、単一ではなく異なる抵抗性遺伝子を複数有する品種の育成が、ヨーロッパでの病害抵抗性育種の主流となっている (EIBACH et al, 2007)。国内の最近の育成品種では、農研機構で育成した ‘シャインマスカット’ はべと病に一定の抵抗性を有し、山梨県ではべと病抵抗性醸造用ブドウ品種 ‘モンドプリエ’ の開発がなされた。また、農研機構果樹研究所において、生食用ブドウから抵抗性遺伝子座を見いだす研究が開始されているとともに、海外から *Rpv1* の導入も進められている。

## 2 うどんこ病

ブドウうどんこ病 (病原菌 *Erysiphe necator*) は風媒伝染の病害であり、カリフォルニアのような非常に乾燥

した産地も含め、世界中すべてのブドウ産地で問題となる病害である。本病の起源も米国北東部とされており、当地におけるうどんこ病菌の遺伝的多様性は非常に高い。国内でもハウス栽培も含めてうどんこ病を対象とした防除は不可欠となっている。抵抗性遺伝子座の研究も盛んであり、九つの遺伝子座が明らかにされている。その中では前述の *Run1* の研究が盛んに進められており、各地でこの遺伝子を用いた品種育成がなされている。しかし、べと病抵抗性遺伝子座 *Rpv3* と同様、*Run1* の抵抗性をも打破する菌がニューヨーク州で見いだされている (CADLE-DAVIDSON et al, 2011)。国内では UV 処理によるレスベラトロール誘導能とうどんこ病の抵抗性に相関があることが見いだされている (SHIRAIISHI et al, 2010) が、国内でのうどんこ病抵抗性品種育成は今後の課題である。

## 3 晩腐病

ブドウ晩腐病 (病原菌 *Glomerella cingulata* および *Colletotrichum acutatum*) は、日本国内では非常に被害の大きい病害である。しかし、主な病徴が果実に限られるうえ、圃場での感染から発病まで数か月かかるため、研究を進めるのが難しい。国内では晩腐病菌の胞子形成法の改良 (SUZAKI, 2011) や、成熟直前の果実を用いた *C. acutatum* 菌接種の簡易評価法が開発されており、‘巨峰’ や ‘シャインマスカット’、‘カッターガン’ や ‘キャンベルアーリー’ 等多様な起源の品種が抵抗性とされている (SHIRAIISHI et al, 2007)。抵抗性品種育成は今後の課題である。

## 4 黒とう病

ブドウ黒とう病 (病原菌 *Elsinoë ampelina*) はヨーロッパ起源の病害であるが、海外の主要なブドウ生産国では大きな問題とされていない。筆者らはブドウ品種系統の黒とう病抵抗性を病斑数と病斑径を基に調査した結果、抵抗性とされる欧米雑種ブドウのみならず、特に醸造用のヨーロッパブドウが病斑の進展を抑制する一定の黒とう病抵抗性を示すことを明らかにした (KONO et al, 2013)。生育期の雨量が少ないことに加え、醸造用ブドウが一定の黒とう病抵抗性を有していることが、ヨーロッパでの黒とう病の被害が大きくない理由である可能性がある。残念ながら主要な生食用ブドウは本病に罹病性であり、抵抗性育種は容易ではないことが明らかになりつつあるが、野生ブドウや一定の抵抗性を有する品種から抵抗性を導入する試みが農研機構果樹研究所で開始されている。

## III ニホンナシ

ニホンナシ栽培における重要病害として、黒斑病・黒

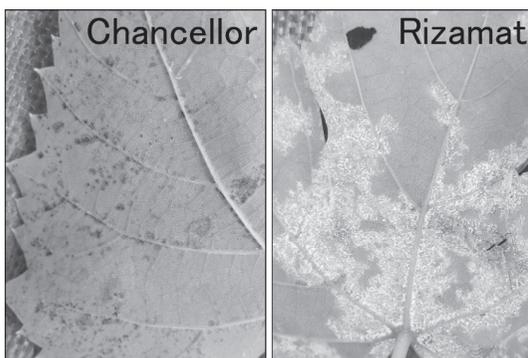


図-3 ベと病病徴

右: ‘Rizamat (罹病性)’. 左: ‘Chancellor (抵抗性)’.

星病・赤星病が知られている。これらの防除には、専ら殺菌剤散布が用いられているが、コストの上昇や環境に対する影響、さらには薬剤耐性菌の出現により防除自体が難しくなっている。このような状況の中、ニホンナシ育種では特に黒斑病と黒星病に対する抵抗性育種が進められてきたので、以下にその概要を述べる。

### 1 黒斑病

ナシ黒斑病は、花卉・果実・葉・伸長中の枝等に広く発生する。特に生育中の果実に発生した場合、果実は亀裂を生じ落果する。本病がニホンナシの重要病害とされるのは、今日でもニホンナシの主要品種の一つである‘二十世紀’が本病に感受性を示し、防除が極めて困難であるためである。

黒斑病に対する感受性の品種間差は極めて明瞭であり、その原因は本病が感受性品種にのみ作用する宿主特異的毒素である AK トキシンを通じて加害するためである (NISHIMURA and KOHMOTO, 1983)。さらに、黒斑病に対する感受性は単一の優性遺伝子に支配されていることが明らかとなっている (小崎, 1973)。そのため、抵抗性品種同士の交雑により得られる個体はすべて黒斑病抵抗性となる。幸いなことにニホンナシ品種の中には多数の黒斑病抵抗性品種が存在することから、現在まで黒斑病抵抗性育種には、この方法が主として利用されてきた。また、感受性遺伝子を破壊することにより抵抗性個体の獲得が期待できることから、‘二十世紀’を材料にガンマ線照射による突然変異育種が試みられた。その結果、黒斑病に抵抗性を示す‘二十世紀’の突然変異体として‘ゴールド二十世紀’が作出された (壽ら, 1992)。同様の手法により‘新水’から‘寿新水’が、‘おさ二十世紀’から‘おさゴールド’が作出された (増田ら, 1998; 北川ら, 1999)。

黒斑病抵抗性の簡便な検定法として、AK トキシンや黒斑病菌の培養ろ液を染み込ませたろ紙の上にリーフディスクを静置し、その後の葉片の黒変程度を指標に抵抗性を判定するリーフディスク法が開発された (MASUDA et al., 1997)。黒斑病感受性品種を交配親として用いた場合は、幼苗時にリーフディスク法による抵抗性個体の選抜が行われていた (壽, 2003)。しかし、TERAKAMI et al. (2007) により、‘おさ二十世紀’と‘南水’由来の黒斑病感受性遺伝子 (*Ani*, *Ana*) に強く連鎖する DNA マーカーが開発されたことにより、現在は、リーフディスク法に替わり DNA マーカーによる選抜が可能となった。より簡便に抵抗性個体を選抜できることから、黒斑病抵抗性育種の加速、そしてこれまで交配親として敬遠されていた黒斑病感受性品種の育種への利用拡大が期待できる。

### 2 黒星病

ナシ黒星病は、葉や果実そして新梢に胞子形成を伴った病徴を示す。果実での発生はもとより、葉に発生した場合も早期落葉の原因となり、果実品質の低下や減収をもたらす。本病の防除には、殺菌剤散布が広く用いられてきたが、近年、薬剤耐性菌の発生が国内各地で確認され、本病による被害が多く報告されるようになっていく。そのため、現在のニホンナシの品種育成において、黒星病抵抗性の付与は特に重要な育種目標となっている。

ナシ属に黒星病を引き起こす病原菌には、*Venturia nashicola* と *Venturia pirina* の 2 種があり。前者はニホンナシおよびチュウゴクナシに病原性を有するが、セイヨウナシには感染しない。一方、後者はセイヨウナシに病原性を有し、ニホンナシやチュウゴクナシには感染しない。そのため、ニホンナシの黒星病抵抗性育種は、セイヨウナシが持つ *V. nashicola* に対する抵抗性をニホンナシに付加することを目指し、セイヨウナシとニホンナシとの種間雑種の利用が早い段階から試みられてきた。しかしながらセイヨウナシの果実は食用とするために追熟処理を必要とする成熟特性をもっているため、ニホンナシと同程度の果実品質をもつ品種を育成するには数世代にわたる世代促進が必要となる。そのため、現在まで品種登録に至ったものはない。一方、黒星病に対する抵抗性検定法として、本病の分生胞子懸濁液を未展開葉に噴霧接種し、その後の病斑や分生胞子の形成を指標として抵抗性の程度を調べる方法が確立された (阿部・栗原, 1992)。本検定法を用いてニホンナシおよびチュウゴクナシの遺伝資源を調査した結果、ニホンナシの在来品種である‘巾着’とチュウゴクナシ品種‘紅梨’・‘蜜梨’が、*V. nashicola* に対して高度抵抗性をもち、単一の優性遺伝子に支配されていることが明らかになった (ABE and KOTOBUKI, 1998; ISHII et al., 2002)。そのため、これら品種を交配親に用いた実生を養成するとともに、幼苗段階での抵抗性検定法を組合せ、黒星病抵抗性品種の効率的な育種が進められた。その結果、黒星病と黒斑病の双方に抵抗性を示す良食味のニホンナシ新品種‘ほしあかり’が育成された (2014 年 12 月出願公表)。また、民間育成品種である‘豊華’も、‘紅梨’を片親とし黒星病に抵抗性を示す (石井・木村, 2012)。

黒星病抵抗性遺伝子を探索していく中で、‘巾着’由来の黒星病抵抗性遺伝子 (*Vnk*) に強く連鎖する DNA マーカーが開発された (TERAKAMI et al., 2006)。胞子接種による抵抗性検定法は、結果の安定性や作業性に問題があり、多くの検体を扱うことができない。DNA マーカーによる検定は、短時間で安定した結果を得ることがで

き、大量の検体を扱うことが可能である。今後の黒星病抵抗性育種は、幼苗段階でのマーカー選抜を活用することにより、育種規模の拡大がはかられ、飛躍的な進歩が期待できる。一方で、DNAマーカーによる選抜は、*Vnk*を有する‘巾着’の後代に限られることから、近交弱性による弊害も見られる。そこで、遺伝的多様性を広げるためにもチュウゴクナシ品種‘紅梨’や‘蜜梨’由来の黒星病抵抗性遺伝子に連鎖するDNAマーカーの開発が望まれる。

#### 引用文献

- 1) 阿部和幸・栗原昭夫 (1992): 果樹試報 23: 155 ~ 168.
- 2) ABE, K. and K. KOTOBUKI (1998): J. Japan Soc. Hort. Sci. 67: 677 ~ 680.
- 3) CADLE-DAVIDSON, L. et al (2011): Vitis 50: 173 ~ 175.
- 4) DI GASPERO, G. et al (2012): TAG 124: 2277 ~ 2286.
- 5) EIBACH, R. et al (2007): Vitis 46: 120 ~ 124.
- 6) FEECHAN, A. et al (2013): Plant J. 76: 4661 ~ 4674.
- 7) ISHII, H. et al. (2002): Acta Hort. 587: 613 ~ 621.
- 8) 石井英夫・木村 豊 (2012): 果実日本 67: 23 ~ 26.
- 9) 北川健一ら (1999): 鳥取県園芸試報 3: 1 ~ 13.
- 10) KONO, A et al (2013): HortScience 48: 1433 ~ 1439.
- 11) 壽 和夫ら (1992): 農業生物資源研究所研究報告 7: 105 ~ 120.
- 12) ——— (2003): 植物防疫 57: 290 ~ 293.
- 13) MASUDA, T. et al. (1997): J. Japan Soc. Hort. Sci. 66: 85 ~ 92.
- 14) 増田哲男ら (1998): 農業生物資源研究所研究報告 12: 1 ~ 11.
- 15) NISHIMURA, S. and K. KOHMOTO (1983): Annu. Rev. Phytopathol. 21: 87 ~ 116.
- 16) 小崎 格 (1973): 園芸試験場報告 A 12: 17 ~ 27.
- 17) PAUQUET, J. et al (2001): TAG 103: 1201 ~ 1210.
- 18) PERESSOTTI, E. et al (2010): BMC plant biology 10: 147.
- 19) Shiraishi, M. et al (2007): Vitis 46: 196 ~ 200.
- 20) ——— et al (2010): Euphytica 176: 3371 ~ 3381.
- 21) SUZAKI, K. (2011): J. Gen. Plant Pathol. 77: 81 ~ 84.
- 22) TERAKAMI, S. et al. (2006): Theor. Appl. Genet. 113: 743 ~ 752.
- 23) ——— et al. (2007): Genome 50: 735 ~ 741.