

# ブドウにおける病害抵抗性育種

## —素材開発の現状—

独立行政法人農業技術研究機構 しら いし み き お  
果樹研究所ブドウ・カキ研究部 白 石 美 樹 夫

### はじめに

従来、我が国のブドウ生産は耐病性に優れるが果実品質の劣る 'Delaware' や 'Campbell Early' 等のアメリカブドウ (*Vitis labruscana*: 北アメリカ起源の *V. labrusca* を遺伝的背景に持つ) に加えて、やや耐病性の劣る '巨峰' やその改良品種群によって行われてきた。しかし、近年耐病性に優れたアメリカブドウ品種に対する消費量が漸次低下してきていることや露地栽培における十数回にわたる防除回数が生産者の労力配分上問題となっている。一方、高品質であるが耐病性の劣るヨーロッパブドウ (*V. vinifera*) の栽培は、現在の病害防除技術体系の中でも困難であるため、比較的降雨の少ない適地に限られている。したがって、今後のブドウ産業の維持・発展を図るためには、耐病性を備えた高品質品種の育成が不可欠である。

現行の育種では、組換え DNA 技術利用による品種作出はまだ一般消費者の理解を得るには困難な状況であるため、従来から行われている交雑育種法の利用が主流となる。戦略としては、耐病性の優れたアメリカブドウと品質の優れたヨーロッパブドウとの相互交配・選抜を繰り返す中で、両親の長所を融合したブドウ品種の育成が目標となる。特に、耐病性の付与は、薬剤散布回数の削減等の省力化をもたらすとともに農薬使用の軽減化を重視する現在の社会情勢の流れとも合致するため、我が国における農林水産研究の基本目標ともなっている。

ブドウの病害は、糸状菌、細菌およびウイルスに感染することによって生じる。ウイルスによる病害対策は、熱処理を併用して茎頂培養等により育成したウイルスフリー苗を栽植する以外に根本的な対処法がないため、本稿では細菌 (根頭がんしゅ病、ピアース病) および糸状菌 (黒とう病、べと病、うどんこ病、灰色かび病、晩腐病) による主要な病害について、これまでに報告された特徴と抵抗性育種の現状について総括的に記したい。

### I 根頭がんしゅ病 (Crown gall)

冷涼な気候帯で生育するヨーロッパブドウに発生する重要病害である。本症状のがんしゅは根、地際部、接木部、主幹、垂主枝および二～三年枝等に形成される。病原菌は *Agrobacterium vitis* である。'巨峰' や 'ネオマスカット' 等我が国の主要品種は罹病性であるが、'Delaware' や台木品種の 'テレキ 5 BB' は抵抗性なので圃場でのがんしゅ形成は見られない。

抵抗性の発現機構は、病原細菌の宿主細胞への結合が起こらない、あるいは、感染後のカルス形成抑制と考えられている (SZEGEDI et al., 1989)。抵抗性の遺伝資源として、北アメリカ起源の *V. labrusca* と東アジア起源の *V. amurensis* (表-1) があり、後者における抵抗性の発現は単一の優性遺伝子支配とされる (SZEGEDI and KOZUMA, 1984)。

表-1 主要病害に対する抵抗性遺伝資源のブドウ野生種

病害名 (病原菌)	野生種
細菌病	
根頭がんしゅ病 Crown gall ( <i>Agrobacterium vitis</i> )	<i>V. labrusca</i> , <i>V. amurensis</i>
ピアース病 Pierce's disease ( <i>Xylella fastidiosa</i> )	<i>V. candicans</i> , <i>V. simpsoni</i> , <i>V. rupestris</i> , <i>V. rotundifolia</i>
糸状菌病	
黒とう病 Anthracnose ( <i>Elsinoë ampelina</i> )	<i>V. labrusca</i> , <i>V. simpsoni</i> , <i>V. champini</i> , <i>V. lincedumii</i> , <i>V. rotundifolia</i>
べと病 Downy mildew ( <i>Plasmopara viticola</i> )	<i>V. labrusca</i> , <i>V. riparia</i> , <i>V. rupestris</i> , <i>V. lincedumii</i> , <i>V. berlandieri</i> , <i>V. amurensis</i> , <i>V. flexuosa</i> , <i>V. rotundifolia</i>
うどんこ病 Powdery mildew ( <i>Uncinula necator</i> )	<i>V. labrusca</i> , <i>V. riparia</i> , <i>V. rupestris</i> , <i>V. berlandieri</i> , <i>V. aestivalis</i> , <i>V. cinerea</i> , <i>V. rotundifolia</i>
灰色かび病 Graymold ( <i>Botrytis cinerea</i> )	<i>V. riparia</i> , <i>V. rupestris</i> , <i>V. rotundifolia</i>

Breeding of Disease Resistant Cultivars in Grapevine. By  
Mikio SHIRAIISHI

(キーワード: ブドウ, 耐病性, 糸状菌, 遺伝資源, 形質転換体)

## II ピアース病 (Pierce's disease)

フタテンヒメヨコバイによって媒介される病害で北アメリカのフロリダ地方等の温暖地で発生するが、我が国での発生は認められていない。病原菌は *Xylella fastidiosa* で、本病に対する抵抗性は3種類の優性遺伝子支配である (MORTENSEN, 1968)。抵抗性の遺伝資源としては、北アメリカ起源の *V. candicans*, *V. simpsoni*, *V. rupestris*, *V. rotundifolia* が知られる (表-1)。

## III 黒とう病 (Anthracnose)

病原菌は子のう菌類に属する *Elsinoë ampelina* で、新梢、巻きひげ、若葉および果粒などの若い組織を侵す。世界のブドウ産地で発生が見られるほか、温暖で降雨の多い我が国における重要病害でもある。本病に対する抵抗性には明瞭な遺伝的変異が認められ、ヨーロッパブドウは罹病性であるのに対し北アメリカ起源の野生種 (*V. labrusca*, *V. simpsoni*, *V. champini*, *V. lincecumii*, *V. rotundifolia*: 表-1) およびアメリカブドウ ('Concord', 'Ontario' 'Niabell', 'Urbana' 等) は抵抗性である (MORTENSEN, 1981; MAGAREY, et al., 1993)。しかし、アメリカブドウにおいても遺伝的分化が見られ、ヨーロッパブドウとの交雑が進んで肉質や果粒重等の品質が改良された雑種後代では罹病性になりやすく、我が国で育成された '巨峰' や近年育成された品種群は総じて弱い傾向にある。

黒とう病の抵抗性については、MORTENSEN (1981) が三つの独立した遺伝子座 (罹病性の優性遺伝子 An1 および An2, 耐性を調節する優性遺伝子 An3 を仮定して本病の抵抗性についての遺伝学的解釈を試みた。すなわち、An1 と An2 が同時に存在すると An3 の存在に関わらず表現型は罹病性となるが、An1 と An2 のどちらか存在しない場合の表現型は An3 では抵抗性の、an3 では罹病性となる。HOPKINS and HARRIS (2000) は、耐病性 ('Blue Lake': an1 an1 An2 an2 An3 an3) × 罹病性 ('Stover': An1 an1 An2 an2 An3 an3) の交雑から抵抗性個体: 罹病性個体 = 1:1 を得ている。

## IV べと病 (Downy mildew)

病原菌はべん毛菌類に属する *Plasmopara viticola* で、葉、花穂、葉および果粒を侵す絶対寄生菌である。本病に対する抵抗性遺伝資源として、北アメリカ (*V. labrusca*, *V. riparia*, *V. rupestris*, *V. lincecumii*, *V. berlandieri*, *V. rotundifolia*) および東アジア起源の野生種で我が国でも自生する *V. amurensis* や *V. flexuosa*

がある (EIBACH et al., 1989: 表-1)。一般にヨーロッパブドウは罹病性であるが、我が国固有の品種である '甲州三尺' やワイン用品種の 'Merlot', 'Pinot Noir' 等は比較的抵抗性である。アメリカブドウにおいても抵抗性には品種間差異が認められ、'Niagara' や 'Campbell Early' は強抵抗性、'巨峰' は中程度である。

べと病に対する遺伝的反応性については二つの機構が考えられている: 一つは感染時に気孔細胞を過敏反応させる単一の遺伝子があって罹病性のヨーロッパブドウでは劣性ホモ、抵抗性の野生種では優性ホモとなる; 宿主における菌糸の生長を抑制する複数の遺伝子がある (COUTINHO, 1963)。また、LANGCAKE (1981) は、灰色かび病やうどんこ病の場合と同様にファイトアレキシン ( $\epsilon$ -および  $\alpha$ -viniferin) の産生がべと病抵抗性と相関が高いと推察している。本病に対する広義の遺伝率は 0.83~0.94, 狭義の遺伝率は 0.26~0.39 で抵抗性の判定実験において環境変動が小さいことが示唆されている (EIBACH et al., 1989)。

べと病の抵抗性品種では、ニューヨーク農試において交雑育種法で北アメリカ野生種の抵抗性を導入したワイン用品種の 'Cayuga White' が有名である。我が国では、別所ら (1998) によるワイン用ブドウ実生の幼苗検定結果において、抵抗性品種 ('Cayuga White' や 'S-13053') と罹病性品種 ('Chardonnay' や 'Cabernet Sauvignon') 間の交雑から約 1/3~2/3 の割合で '巨峰' 以上の抵抗性を示す系統を判定・選抜している。

## V うどんこ病 (Powdery mildew)

病原菌は子のう菌類に属する *Uncinula necator* で、新梢、葉、花穂および果実を侵す。施設栽培環境下で多発しやすい絶対寄生菌である。本病に抵抗性の遺伝資源はべと病の場合とほぼ同様である。一般にヨーロッパブドウは罹病性であるが、ワイン用品種の中には 'Pinot Blanc' や 'Gamay Beaujolais' のように比較的抵抗性の品種もある。'Delaware' や 'Campbell Early' 等のアメリカブドウは抵抗性であるが、'ネオマスカット', '巨峰' および '巨峰' との交雑から育成された品種群は弱い傾向がある。

抵抗性の発現には、細胞壁構造の違いや窒素施用量との関係が推察されている (HEINZ and BLAICH, 1989; BAVARESCO and EIBACH, 1987)。遺伝学的にはポリジーン支配によるとされ、狭義の遺伝率は 0.31~0.51 で相加的遺伝子効果が高いと考えられている (EIBACH et al., 1989)。YAMAMOTO et al. (2000) はイネキチナーゼ遺伝子を導入して形質転換させたネオマスカット個体群を作

出し、うどんこ病に強度の抵抗性を示す個体 (NM-Chi-19) を選抜している。本個体では対照とする非形質転換ネオマスカットと比較して胞子発芽、菌糸生育および胞子形成の阻害が観察され、病徴の軽減が認められた。

## VI 灰色かび病 (Gray mold)

病原菌は不完全菌類に属する *Botrytis cinerea* で、花穂および貯蔵、輸送、販売中の果実を侵し、PDA 培地で人工培養できる。本病に対する抵抗性には遺伝的変異があり、抵抗性の *V. riparia*, *V. rupestris* に加えてヨーロッパブドウの中に抵抗性品種がある。'Delaware' や 'Campbell Early' 等のアメリカブドウは一般に抵抗性であるが、'巨峰' は弱い。

抵抗性の発現には、葉および果実組織中に産生されるファイトアレキシンであるスチルベン (レスベラトールおよびその誘導体) との相関が高いと考えられている (STEIN and BLAICH, 1985)。EIBACH et al. (1989) は葉組織中のスチルベン含量に着目して本病への抵抗性程度を判定し、狭義の遺伝率 0.23~0.26, 広義の遺伝率 0.82~0.92 であったことから環境変動が少ないと報告している。

井樋ら (1997) は灰色かび病菌毒素を添加した培地で抵抗性個体を評価・選抜する *in vitro* 検定法を開発し、周期的に調査できる点を活かして灰色かび病抵抗性を付与する施設向け生食用ブドウ育種を実施している。また、一般にレスベラトールは灰色かび病菌、べと病菌、うどんこ病菌の感染により合成されるため、高いレスベラトール産生能を持つ野生種からの遺伝子導入によって既存の栽培品種に上記の病害に対する複合抵抗性を付与できる可能性が高まる。KOBAYASHI et al. (2000) は、レスベラトール合成のキエンザイムであるスチルベンシンターゼ (SS) 遺伝子を *V. riparia* から単離して構造解析を行った。SS 遺伝子は 1 つのイントロンを含む二つのエクソンからなり、罹病性のヨーロッパブドウとよく似た塩基配列を示したほか、SS 遺伝子を導入した形質転換体ブドウでは、レスベラトールの配糖体であるパイシードが産生されていることを明らかにした。さらに、KOBAYASHI et al. は、得られたパイシード含量の高い形質転換体ブドウを用いて、糸状菌病耐性の高いブドウ系統の選抜を試みている (未発表)。

## VII 晩腐病

病原菌は子の菌類に属する *Glomerella cingulata* (不完全時代 *Colletotrichum gloeosporioides*) と不完全菌類に属する *C. acutatum* で、PDA 培地で人工培養できる。葉および果粒に発病するが成熟果の腐敗が生産上最も被害が大きい。本病に対する耐病性には明らかな品種間差異が見られないが、果皮の薄いヨーロッパブドウは発病しやすい。

抵抗性の発現機構については、現在のところ不明であるため、通風・日照条件をよくし、降雨時の袋掛けをしないなどの耕種的防除対策を講じる。

## おわりに

耐病性ブドウ育種では、ニューヨーク農試において交雑育種および遺伝子組換えの両法を駆使して野生種の病害抵抗性を栽培品種に付与する事例が有名である (REISCH and PRATT, 1996)。一方、我が国では、各種病害についての検定法の確立が遅れており、抵抗性の育種素材作出も緒に着いたばかりである。なお、公的機関における取り組みとしては、果樹研究所ブドウ・カキ研究部で黒とう病、べと病、晩腐病に対して抵抗性を付与した露地栽培向け生食用ブドウの、福岡県農業総合試験場うどんこ病および灰色かび病に抵抗性の施設栽培向け生食用ブドウの、山梨県果樹試験場ではべと病抵抗性のワイン用ブドウの作出を目標に育種を展開しているところである。

## 引用文献

- 1) BAVARESCO, L. and R. EIBACH (1987): *Vitis*. 26: 192~200.
- 2) 別所英男ら (1999): 園芸学会雑誌 66(1): 161 (講要).
- 3) COUTINHO, M. P. (1963): *Agron. Lusit.* 25: 355~365.
- 4) EIBACH et al. (1989): *Vitis*. 28: 209~228.
- 5) HEINZ, C. and R. BLAICH (1989): *ibid.* 28: 153~160.
- 6) 井樋昭宏ら (1997): 園芸学会雑誌 66(1): 80~81 (講要).
- 7) KOBAYASHI et al. (2000): *Plant Cell Reports*. 19: 904~910.
- 8) LANGCAKE, P. (1981): *Plant Path.* 18: 213~226.
- 9) MAGAREY, R. D. et al. (1993): *Plant Protection Quartely*. Vol. 8 (3): 106~110.
- 10) MORTENSEN, (1968): *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 92: 331~337.
- 11) MORTENSEN (1981): *J. Hered.* 72: 423~426.
- 12) REISCH, B. I. and C. PRATT (1996): *Fruit Breeding* Vol. II: 326~327.
- 13) STEIN and BLAICH, (1985): *Vitis*. 24: 75~87.
- 14) SZEGEDI, E. and P. KOZUMA (1984): *ibid.* 23: 121~126.
- 15) ——— et al. (1989): *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 35: 35~43.
- 16) YAMAMOTO et al. (2000): *Plant Cell Reports*. 19: 639~646.