

ビワの育種におけるビワがんしゅ病
抵抗性の改良に関する研究

2015

稗圃 直史

ビワの育種におけるビワがんしゅ病
抵抗性の改良に関する研究

2015

稗圃 直史

目次

緒言	1
第1章 ビワの育種におけるビワがんしゅ病抵抗性個体の早期選抜	5
第1節 中肋接種と葉肉接種における抵抗性判定の時期および最適葉齢の検討	5
第2節 ビワがんしゅ病抵抗性と樹齢との関係	9
第3節 ビワがんしゅ病抵抗性と果実諸形質との関係	11
第4節 考察	14
第5節 摘要	17
第2章 ビワがんしゅ病Aグループ菌に対する抵抗性の遺伝	18
第1節 遺伝資源を親とする遺伝解析集団における遺伝	18
第2節 育種実生集団における遺伝	20
第3節 考察	22
第4節 摘要	25
第3章 ビワがんしゅ病Cグループ菌に対する抵抗性の遺伝	26
第1節 ‘白茂木’の有する抵抗性の遺伝	26
第2節 ‘シャンパン’と罹病性品種との後代における抵抗性個体の分離	30
第3節 考察	36
第4節 摘要	41
第4章 近年国内で育成あるいは海外から導入された品種・系統のビワがんしゅ病抵抗性	43
第1節 わが国の育成品種におけるビワがんしゅ病抵抗性	43
第2節 海外導入品種・系統におけるビワがんしゅ病抵抗性	45
第3節 考察	48
第4節 摘要	49
第5章 総合考察	50
総摘要	55
引用文献	58
謝辞	66

緒言

ビワ [*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.] はバラ科シモツケ亜科ナシ連ナシ亜連ビワ属に属する果樹である (Potterら, 2007). 原産地は中国南部で, 中国では2千年前にはすでに栽培の記録がある (Zhangら, 1993). 日本では, 大分県, 山口県, 福井県など, 各地で野生種の存在が確認されており (菊池, 1948), かなり以前に中国から伝播したと考えられている. 江戸時代には日本からヨーロッパへ観賞用植物として伝わり, その後, ヨーロッパおよび日本から南北アメリカ等へ伝わった (Badenesら, 2009 ; Morton, 1987). 現在では, アジアやヨーロッパの低緯度地帯 (20~35°) を中心に栽培されている (Linら, 1999). 世界のビワ生産量は50万トン以上で, その8割以上が中国で生産されており, 次いで, スペイン, パキスタン, 日本などで多く生産されている (Lin, 2007).

日本では, 江戸時代末期の天保・弘化年間 (1830~1847年) に, 出島を通じて‘茂木’が誕生し (月川, 1971), 明治時代になってその優秀性が認知されるに伴い, 西日本を中心に栽培が急速に広まった. また, 明治時代には大果の‘田中’が誕生し (田中, 1888), 今日に至るまで, 東日本の主力品種として栽培されている. 昭和の初めまでは各地に多くの在来種が栽培されていたが (池田, 1925), やがて, ‘茂木’および‘田中’にとって代わられ, 幼果の耐寒性の関係から, 耐寒性の比較的低い‘茂木’は九州を中心とした西南暖地で, 一方, 耐寒性の高い‘田中’は千葉を中心とした東日本の産地で栽培され, いわゆる「一産地一品種」という特異的な栽培形態がとられるようになった. その後, 国公立試験研究機関を中心に育種が行われ, これまでに農林水産省旧園芸試験場から‘瑞穂’, ‘大房’など4品種が, 千葉県から‘房光’, ‘富房’など5品種が, 長崎県から‘長崎早生’, ‘涼風’など8品種が育成された. 一方, 民間育種からも‘長生早生’など数品種が育成された. しかし, これらの中でビワ産地に広く普及した品種は‘長崎早生’および‘大房’のみである. その結果, 全国における品種構成は2011年時点で‘茂木’, ‘長崎早生’, ‘田中’および‘大房’の4品種で全体の90%以上を占めており (農林水産省平成23年産特産果樹生産動態等調査, 2013), 各産地における栽培品種は依然として1~2品種に限られているのが実状である. 農林水産省品目別作付面積, 収穫量及び出荷量累年統計 (2013) によると, 生産量は1979年の17,600tを, また, 結果樹面積は1991および1992年の2,440haをピークに近年では減少傾向が続いているが, 特に, 生産量の減少が顕著である. これは, 生産者の高齢化や台風などの気象災害もさることながら, 難防除病害であるビワがんしゅ病の慢性的な感染・拡大による樹勢低下ならびに収量性の悪化によるところが大きいと思われる.

ビワは収穫期間が短いうえに高木性であるため, 脚立あるいは樹に登って収穫すること

が多く、収穫に多大な労力がかかる。さらには、果実は軟弱で傷みやすいとともに、果面の毛じがとれると果実等級が下がることから、選果、箱詰めはすべて手作業で行わなければならない。出荷・調製にも多くの労力がかかる。したがって、1~2品種の栽培では小規模な栽培しかできないため、零細な経営体とならざるを得ない。そこで、規模拡大を可能とするため、熟期の異なる品種の育成を目指して品種改良が進められてきた。また、新品種の備えるべき特性として、消費者サイドでは、大果性や良食味性が、また、生産現場では収量性、耐寒性、ビワがんしゅ病抵抗性などが育種目標として掲げられている(稗圃, 2009)。

ビワがんしゅ病は*Pseudomonas syringae* pv. *eriobotryae*の感染による病害で、ビワの枝、芽、葉、果実等、あらゆる部位にがんしゅ状病斑を形成し(森田, 1978; 向, 1952; 写真1, 写真2), 樹体生育並びに果実生産に多大な悪影響を及ぼす(森田, 1991a)。日本ではかなり以前からその発生が知られており(鑄方, 1927; 中田, 1934), また、中国(Linら, 1999), アメリカ(Laiら, 1971), オーストラリア(Wimalajeewaら, 1978), ニュージーランド(McRae・Hale, 1986), アルゼンチン(Alippi・Alippi, 1990)などにおいても発生が報告されている。本病原細菌が幼木時に枝に感染すると、その病斑は将来的には主枝や亜主枝の病斑となり、その結果、有力な感染源となる(森田, 1991b; 1992)。また、最近では地下部にも病斑を形成することが明らかになり、苗木生産現場でも深刻な問題となっている(菅ら, 2007)。「茂木」, 「長崎早生」, 「田中」など、現在の経済栽培品種はいずれも本病害に罹病性であり(森田, 1980; 1988), 本病害はビワ栽培における最重要病害の1つとなっている。そのため、長崎県では森田のグループを中心に本病害の防除技術の開発に精力的に取り組んできた。その結果、耕種的防除法(森田, 1971), 薬剤散布による防除適期(森田ら, 1975a; 1975b; 1981), 外科的治療法(森田, 1976, 森田ら, 1977)などが確立され、生産現場では薬剤を主体とした防除が行われている(森田, 2008)。しかし、難防除病害である上に、労力、コストの両面から薬剤防除にも限界があり、依然として防除に苦慮しているのが現状である。その結果、長崎県のビワ栽培圃場では発病樹率が100%の園が約6割に達する(森田, 2005)など本病害の被害は深刻で、近年は樹勢の衰退による収量の低下が顕著である。また、本病害は台風や春季の晩霜害の発生後に生じた傷口から感染しやすいため、これらの気象災害の増加により近年被害は拡大傾向にある。そのため、生産現場からは本病害に抵抗性を有する品種の育成が強く望まれている。また、近年は環境保全型農業の観点からも抵抗性品種への要望が強くなってきている。

これまでの本病害に関する生理学的研究から、森田(1978)は全国のビワ産地から分離した病原菌を培地への色素産生の有無および葉への病原性(ハロー形成)の有無により、A(色素を産生せず、葉に病原性を示さない), B(色素を産生せず、葉に病原性を示す)



写真1 ビワがんしゅ病の病徴（その1） 左：芽，中：新梢，右：枝幹



写真2 ビワがんしゅ病の病徴（その2） 左：主幹，中：果実，右：花房



写真3 ビワがんしゅ病菌の培地への色素産生および葉への病原性の有無による分類
 左：Aグループ菌の培地（色素産生なし），中：Cグループ菌の培地（色素産生あり），
 右：Bグループ菌によるハロー形成

およびC（色素を産生し，葉に病原性を示さない）の3グループに類別し（写真3），ビワ品種・系統の抵抗性は各グループ菌により異なること（森田，1980；1988）などを明らかにしている．また，抵抗性品種を育成するために不可欠な抵抗性検定法（森田，2005）や，Bグループ菌に対する抵抗性の遺伝についても報告（森田ら，1985）がある．しかし，抵抗性個体の選抜をビワ育種のシステムに組み込むために不可欠な，簡易で精度の高い大量個体の幼苗検定法は確立されていない．また，ビワがんしゅ病抵抗性と果実諸形質との関係も不明であるため，抵抗性個体の早期選抜を行っても抵抗性と優れた果実形質を併せ持つ品種の育成の可能性についても明らかにする必要がある．一方，抵抗性の遺伝様式に関しては，Bグループ菌に対する抵抗性は複数の遺伝子に支配されていると推察されているものの，AおよびCグループ菌に対する抵抗性の遺伝は明らかになっていないため，合理的な交雑計画の立案に支障をきたしている．また，Bグループ菌は長崎県内の産地にのみ分布しているが，AおよびCグループ菌は関東から九州までの全国の産地に広く分布している（森田，1980）ことから，両グループ菌に対する抵抗性の遺伝様式の解明は喫緊の課題である．さらには，抵抗性育種を進める上では，近交弱勢などを避けるためには，多様な育種素材が必要であるが，国内外の品種や遺伝資源の中には抵抗性が不明なものが多い．

そこで，本研究では，ビワがんしゅ病抵抗性個体の選抜をビワ育種のシステムに組み込み，抵抗性品種を効率的に育成するため，幼苗における接種検定の判定時期，抵抗性と樹齢の関係，抵抗性と果実形質の関係などを検討し，抵抗性個体の早期選抜法を確立した．また，抵抗性個体を効率的に獲得するために，AおよびCグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を明らかにした．さらに，将来，限られた抵抗性素材の反復利用による近交弱勢を回避するため，新たな抵抗性素材の探索を行った．

第1章ビワの育種におけるビワがんしゅ病抵抗性個体の早期選抜

抵抗性育種において幼苗の早期選抜を行う場合には、短期間で大量の個体を検定する必要があるため、簡易かつ精度の高い検定法が必須である。これまでに、葉肉接種法が開発されている（森田，2005）が、この接種法は葉に病原性を示すBグループ菌にしか適用できない。また、葉に病原性を示さないAおよびCグループ菌では新梢への付傷接種による検定法が確立されているが、この検定法は、個体サイズが小さく側枝がまだ発生していない1~2年生の幼苗では主幹に接種せざるを得ないため、樹体生育に及ぼすダメージが大きく適用できない。そこで、幼苗における早期選抜を行うためには、葉の中肋に接種することで樹体生育に悪影響を及ぼさない新たな接種法を検討するとともに、接種後の抵抗性の判定時期や接種に最適な葉齢などを明らかにする必要がある。また、実際のビワ育種の中に抵抗性個体の早期選抜を取り入れるには、まだ不明な点も残されている。モモの線虫抵抗性でみられるように（Fernándezら，1995）、抵抗性反応が樹齢の影響を受け、幼苗期から結実期の間で変化する可能性がないとは言えない。また、仮に果実諸形質とビワがんしゅ病抵抗性との間に何らかの遺伝的関係が存在すれば、果実品質の優れたビワがんしゅ病抵抗性個体の育成が困難になることも予想され、この点についても検討する必要がある。

本章では、ビワの育種においてビワがんしゅ病抵抗性個体を効率的に選抜するために、幼苗検定による早期選抜法を確立するとともに、抵抗性と果実諸形質の関連性を明確にすることを目指した。

第1節 中肋接種と葉肉接種における抵抗性判定の時期および最適葉齢の検討 材料および方法

1) 供試材料

2000年3月8日に、加温ハウスに植栽されている高接ぎ3年生の‘シャンパン’および‘涼峰’（以上抵抗性）、‘長崎早生’および‘茂木’（以上罹病性）の4品種各1樹の5枝について、成葉の概ね1/3~2/3の大きさまで展開した幼葉3枚の裏面の中肋および葉肉に付傷接種を行った。1葉当たりの接種孔数は中肋接種では6あるいは9孔、葉肉接種では9孔とした。接種時と展葉完了時に葉身長を計測し、既報（森田ら，1975b）に従って葉齢を求めた。即ち、葉齢IV、VおよびVIは、 $(\text{接種時の葉長} \times 100 / \text{展葉完了時の葉長})$ がそれぞれ30.1~40.0、40.1~50.0および50.1~60.0である。

2) 接種源

AおよびCグループ菌は葉に病原性を示さないため葉肉接種は適用できないが、Bグループ菌は葉にも病原性を示すため、中肋接種と葉肉接種の両方が適用可能である。そこで、両接種法が適用可能なBグループ菌を用いて両接種法を比較した。接種に用いたBグループ菌は、1995年11月27日に長崎県西海市大瀬戸町内のビワ園の罹病葉から分離し、葉への病原性および色素産生性からBグループ菌と確認し保存している菌株である。ジャガイモ煎汁寒天 (PSA) 培地 [potato 300g, Ca(NO₃)₂ 0.5g, NaHPO₄·12H₂O 2g, sucrose 15g, polypeptone 5g, agar 15g, H₂O 1000ml, pH7] を用い25℃で2日間培養した菌叢を滅菌水に約10⁸ cfu/mLとなるように懸濁し、展着剤として0.02%のポリオキシエチレン (20) ソルビタンモノラウレートを追加したものを接種源とした。

3) 接種法

中肋接種では、幼葉裏面の中肋部にBグループ菌の懸濁液を昆虫針で1葉につき6~9か所ずつ付傷接種した。付傷接種には、ゴム栓に昆虫針3本を針先3mmを出して埋め込んだものを用いた。数枚に重ねたガーゼを針先が出ている面に張り、ガーゼに菌懸濁液を含ませた状態で針を中肋に刺して付傷接種した (図1.1)。接種後は直ちに接種葉をビニールフィルムで被覆し、24時間温室状態に保った。また、葉肉接種は既報 (森田, 2005) に従って行った。この場合も、接種後は直ちに接種葉をビニールフィルムで被覆し、24時間温室状態に保った。



図1.1 ビワがんしゅ病菌懸濁液の中肋に対する付傷接種法

左：ゴム栓に埋め込んだ昆虫針で幼葉裏面の中肋に付傷接種しているところ。ガーゼを張り、菌懸濁液を含ませている。

右：接種後温度を保つためにビニールフィルムで接種葉を被覆しているところ。

接種から約2か月間にわたっておおむね10日毎に中肋接種は発病程度を、また、葉肉接種では発病孔数を調査した。すなわち、中肋接種においては表1.1の基準 (森田, 1971) に

従って各接種孔の発病程度を判定し、発病指数を以下の式に従って算出した。また、葉肉接種については発病孔率（発病孔数／接種孔数）を算出した。

表1.1 中肋接種における接種孔の発病程度基準

発病程度	発病状況
—	無病斑
±	不明瞭な病斑
+	明瞭な病斑
++	拡大された病斑

$$\text{発病指数} = \frac{(\pm\text{の孔数}) \times 1 + (+\text{の孔数}) \times 3 + (++\text{の孔数}) \times 6}{(\text{全調査孔数}) \times 6} \times 100$$

結 果

1) 中肋接種における葉齢と判定時期との関係

抵抗性品種の‘シャンパン’および‘涼峰’はいずれの葉齢でも全く病斑を形成しなかった（図1.2, 左）。一方、罹病性品種の‘長崎早生’および‘茂木’では、いずれの葉齢でも接種20日後から病斑が形成されはじめ、50～60日後には病斑の形成・拡大はほぼ停止した。病斑形成の速度は葉齢が若いほど速かった。また、最終的な発病指数は葉齢IVで最も高く、次いで葉齢Vで高かった。

2) 葉肉接種における葉齢と判定時期との関係

抵抗性品種の‘シャンパン’および‘涼峰’は中肋接種と同様、いずれの葉齢でも全く病斑を形成しなかった（図1.2, 右）。一方、罹病性品種の‘長崎早生’および‘茂木’では、いずれの葉齢でも接種20日後から病斑が形成されはじめた。また、病斑の形成はほとんどの品種、葉齢で40日後にはほぼ停止したが、‘長崎早生’の葉齢Vでは50日後まで病斑形成が続いた。病斑形成の速度は葉齢VおよびVIで速く、最終的な発病孔率は葉齢Vで最も高く、葉齢IVで最も低かった。また、葉齢による差は‘長崎早生’で顕著であった。なお、葉齢VおよびVIでは発病孔率の接種葉によるばらつきが大きかった。

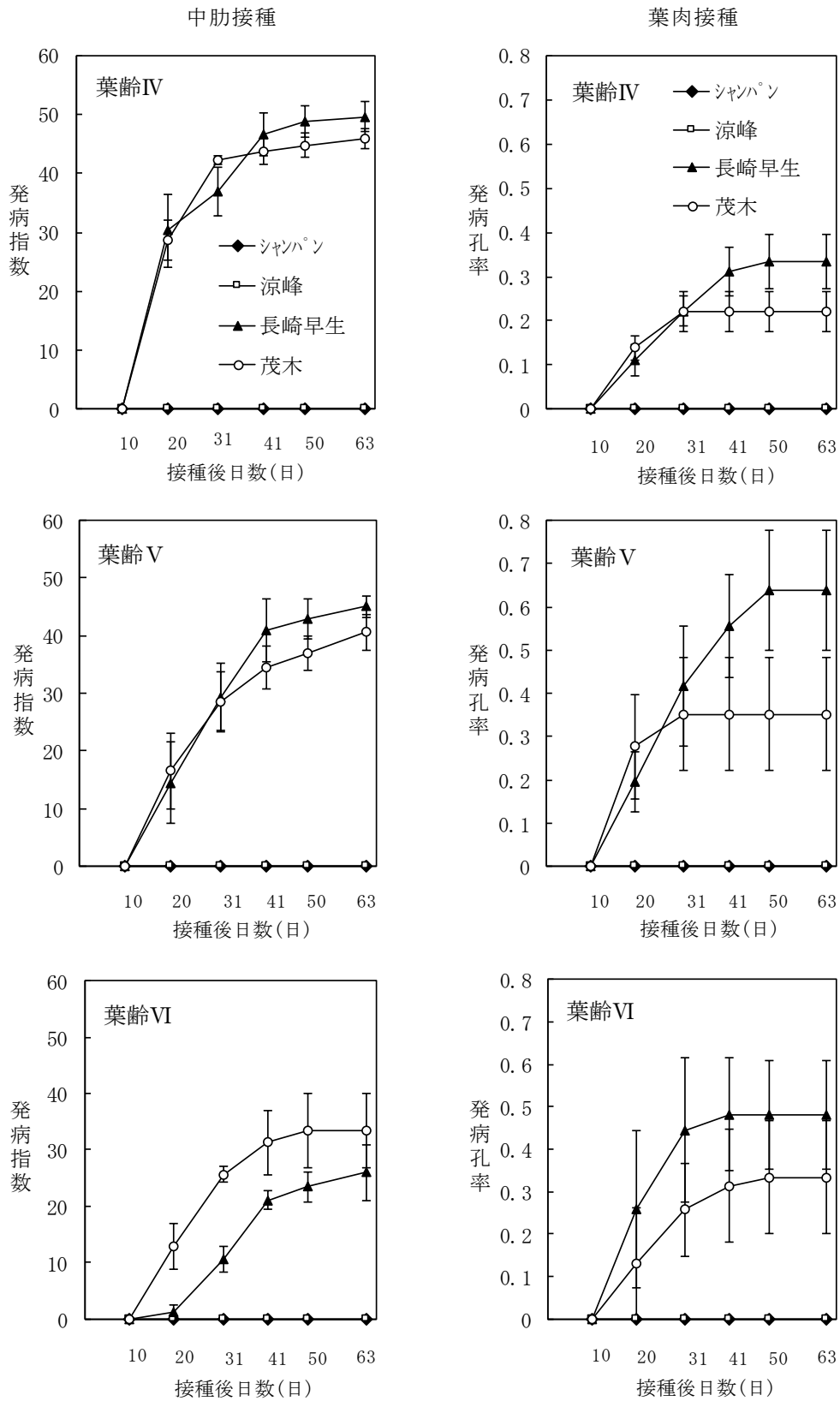


図1.2 中肋接種および葉肉接種における発病の経時的变化
 上段:葉齢IV, 中段:葉齢V, 下段:葉齢VI. 縦線は標準誤差を示す.

第2節 ビワがんしゅ病抵抗性と樹齢との関係

材料および方法

表1.2に示す3家系82個体について、3年生時の幼苗期（1996年3月）および6年生時の結実期（1999年4月）の2回にわたりAグループ菌を中肋接種し、抵抗性を検定、比較した。成葉の約半分の大きさまで展開した幼葉裏面の中肋部に、Aグループ菌の懸濁液を昆虫針で1葉につき6～9か所、各個体2葉ずつ付傷接種した。なお、接種に用いたAグループ菌は、1995年4月27日に長崎県果樹試験場（現：長崎県農林技術開発センター果樹研究部門）圃場内の罹病葉から分離し、葉への病原性および色素産生性からAグループ菌と確認し保存している菌株である。接種法は前節と同様にして行った。接種の約2か月後に、黒褐色のがんしゅ状病斑を形成した個体を罹病性、形成しなかった個体を抵抗性と判定した（図1.3）。また、外観で判定が困難なものについては接種部を薄く削り、組織内部に黒褐色のえ死部を形成している個体を罹病性、形成していない個体を抵抗性とした。3年生時の接種は降雨などにより接種した菌以外の感染を避けるために無加温のガラス室内で行った。しかし、6年生時の接種時には圃場に定植していたため露地栽培のまま接種、検定した。

表1.2 供試した家系の交雑組合せと個体数

家系	交雑組合せ		個体数
241	涼峰	× 長崎11号 ²	26
242	涼峰	× 福原早生	24
243	陽玉	× 涼峰	32

²長崎県農林技術開発センター果樹研究部門における育成系統（楠×茂木）

結 果

家系241および242では樹齢によって抵抗性判定が異なった個体はなく、全ての個体で一致した（表1.3）。しかし、家系243では32個体中1個体の判定が樹齢により異なり、その比率は3.1%であった。なお、この個体は幼苗期には2度にわたる接種の結果、抵抗性と判定されたが、結実期の接種では罹病性と判定されたものであった。

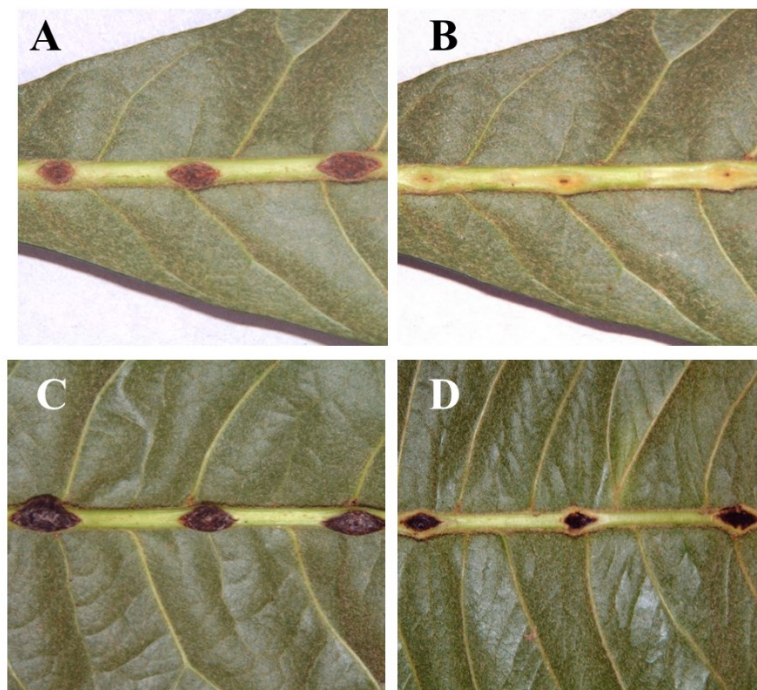


図1.3 ビワがんしゅ病菌懸濁液の中肋への付傷接種における抵抗性個体および罹病性個体の反応

- AおよびB：抵抗性個体の接種痕（A：外観，B：中肋の表層を薄く削ったもの）。表層には褐色のかさぶたは形成されるが，内部は針の刺し傷が残っているのみである。
- CおよびD：罹病性個体に形成された病斑（C：外観，D：中肋の表層を薄く削ったもの）。表層に黒褐色のがんしゅ状の病斑が形成されている。内部にも病斑が形成されているのが確認できる。

表1.3 ビワがんしゅ病抵抗性の樹齢による変化

家系	幼苗期/結実期				不一致率 ^y (%)
	R/R ^z	R/S	S/R	S/S	
241	16	0	0	10	0.0
242	15	0	0	9	0.0
243	14	1	0	17	3.1

^z 幼苗期の反応/結実期の反応. R:抵抗性, S:罹病性

^y $(R/S+S/R)/(R/R+R/S+S/R+S/S) \times 100$

第3節 ビワがんしゅ病抵抗性と果実諸形質との関係

材料および方法

罹病性個体と抵抗性個体の両方が分離した家系について（表1.4），1996年3月～1999年4月にA，BおよびCの3グループ菌それぞれに対する抵抗性の有無を中肋接種により検定した．家系ごとに抵抗性の個体群と罹病性の個体群に分け，収穫期，果実重，果肉硬度，糖度およびpHの5形質について，t検定により群間の差異を検定した．さらに，果皮色が橙黄色と黄白色に分離した家系209については，Cグループ菌抵抗性と果皮色の遺伝の独立性についても検討した．病原菌の培養は本章第1節と，また，接種方法および抵抗性の判定は本章第2節と同様の方法で行った．接種源に用いたAグループ菌は本章第2節と同一の菌株を，Bグループ菌は本章第1節と同一の菌株を供試した．また，Cグループ菌は1996年8月5日に長崎県果樹試験場圃場内のビワ園の罹病葉の中肋部から分離し，培地への色素産生性および葉肉への病原性からCグループ菌と確認し，保存している菌株を用いた．

表1.4 供試した家系の交雑組合せ，接種したビワがんしゅ病グループ菌および果実調査年次

家系	交雑組合せ		グループ菌	果実調査年次
199	長崎早生	× 74-1489 ²	A, B, C	1996
208	白茂木	× 長崎3号 ²	C	1999
209	白茂木	× 長崎早生	C	1999
211	ゴールドナゲット	× 白茂木	B	1996
212	ゴールドナゲット	× 長崎早生	B	1996
228	福原早生	× 涼風	A, B	1996
229	福原早生	× 長崎早生	A, B	1996
231	涼風	× 白玉	A, B	1997
232	長崎3号	× 白玉	B	1997
241	涼峰	× 長崎11号 ²	A, B	1999
242	涼峰	× 福原早生	A, B	1999
243	陽玉	× 涼峰	A, B	1999

²長崎県農林技術開発センター果樹研究部門における育成系統．

74-1489：交雑親不明，長崎3号：長崎早生×大房，長崎11号：楠×茂木

結 果

1) Aグループ菌抵抗性と果実形質

果実重では供試した7家系中3家系において，抵抗性個体群と罹病性個体群で異なると判定され，そのうち家系231では罹病性個体群の方が大きかったのに対し，家系241および242

では反対に抵抗性個体群の方が大きかった (表1.5). また, 糖度およびpHは, 7家系中1家系において, 抵抗性個体群の方が有意に高いと判定された. 収穫期および果肉硬度は7家系のいずれにおいても抵抗性と罹病性の両群間に差は認められなかった.

表1.5 ビワがんしゅ病Aグループ菌抵抗性と果実形質の関係

家系	抵抗性	個体数	収穫期 (月.日)	果実重 (g)	果肉硬度	糖度	pH
199	抵抗性	11	6.8	42	180	12.5	4.38
	罹病性	12	6.5	43	240	12.9	4.40
228	抵抗性	8	6.18	57	220	10.8	4.40
	罹病性	9	6.18	59	200	10.2	3.99
229	抵抗性	20	6.18	52	180	10.6	4.25
	罹病性	12	6.19	50	230	9.9	4.32
231	抵抗性	12	5.28	38	190	11.5	4.11
	罹病性	24	5.3	41	180	11.6	4.20
241	抵抗性	27	6.4	46	150	13.7	4.20
	罹病性	7	6.6	40	100	12.8	4.31
242	抵抗性	27	6.4	56	150	13.6	4.14
	罹病性	8	6.5	48	120	13.1	4.13
243	抵抗性	13	6.3	51	190	12.7	4.17
	罹病性	22	6.4	55	200	11.8	4.18

^z N.S., *および**はそれぞれ検定で有意差なし, 5%および1%レベルで有意.

2) Bグループ菌抵抗性と果実形質

供試した10家系中, 果実重では家系242において, また, pHは家系228において抵抗性個体群と罹病性個体群とで有意に異なると判定されたが, 他の9家系では有意な差は認められなかった (表1.6). 一方, 収穫期, 果肉硬度および糖度はすべての家系で両群間に差は認められなかった.

3) Cグループ菌抵抗性と果実形質

家系209において, 抵抗性個体群の果肉硬度が罹病性個体群に比べ有意に高いと判定されたが, 他の2家系では差はなかった (表1.7). また, その他の4形質についてはいずれの家系でも両者の間に有意な差は認められなかった. 家系209における果皮色について検討したところ, 果皮色にかかわらず抵抗性および罹病性個体が3~5個体ずつ出現し, 抵抗性の違いによる有意な偏りは認められなかった (表1.8)

表1.6 ビワがんしゅ病Bグループ菌抵抗性と果実形質の関係

家系	抵抗性	個体数	収穫期 (月.日)		果実重 (g)		果肉硬度		糖度		pH	
199	抵抗性	11	6.7	N.S ^z	42	N.S	160	N.S	12.4	N.S	4.31	N.S
	罹病性	14	6.5		42		230		13.0		4.41	
211	抵抗性	14	6.19	N.S	52	N.S	200	N.S	9.9	N.S	3.87	N.S
	罹病性	7	6.18		46		220		9.1		3.85	
212	抵抗性	15	6.13	N.S	46	N.S	290	N.S	11.6	N.S	4.39	N.S
	罹病性	17	6.13		45		290		11.0		4.33	
228	抵抗性	8	6.18	N.S	57	N.S	220	N.S	10.8	N.S	4.40	*
	罹病性	9	6.18		59		200		10.2		3.99	
229	抵抗性	21	6.18	N.S	52	N.S	190	N.S	10.6	N.S	4.24	N.S
	罹病性	11	6.19		50		230		9.8		4.35	
231	抵抗性	14	5.28	N.S	39	N.S	180	N.S	11.5	N.S	4.10	N.S
	罹病性	23	5.3		42		190		11.6		4.21	
232	抵抗性	10	5.29	N.S	42	N.S	150	N.S	10.9	N.S	4.15	N.S
	罹病性	12	6.1		38		150		10.5		4.05	
241	抵抗性	27	6.4	N.S	46	N.S	150	N.S	13.6	N.S	4.18	N.S
	罹病性	4	6.5		44		130		12.5		4.51	
242	抵抗性	25	6.4	N.S	56	*	150	N.S	13.6	N.S	4.13	N.S
	罹病性	8	6.5		48		120		13.1		4.13	
243	抵抗性	12	6.3	N.S	51	N.S	200	N.S	12.7	N.S	4.22	N.S
	罹病性	16	6.5		57		200		11.9		4.16	

^z N.S., *および**はそれぞれ検定で有意差なし, 5%および1%レベルで有意.

表1.7 ビワがんしゅ病Cグループ菌抵抗性と果実形質の関係

家系	抵抗性	個体数	収穫期 (月.日)		果実重 (g)		果肉硬度		糖度		pH	
199	抵抗性	10	6.8	N.S ^z	39	N.S	190	N.S	12.6	N.S	4.39	N.S
	罹病性	15	6.5		44		210		12.8		4.35	
208	抵抗性	8	6.2	N.S	48	N.S	210	N.S	12.5	N.S	4.11	N.S
	罹病性	13	6.2		46		260		12.7		4.22	
209	抵抗性	6	6.2	N.S	39	N.S	250	**	12.9	N.S	4.46	N.S
	罹病性	9	5.31		40		170		13.4		4.34	

^z N.S., *および**はそれぞれ検定で有意差なし, 5%および1%レベルで有意.

表1.8 家系209におけるビワがんしゅ病Cグループ菌抵抗性と果皮色の分離状況

	橙黄色		黄白色		χ^2	P
	R ^z	S	R	S		
観察値	5	4	3	4	0.5	0.90–0.95
期待値	4	4	4	4		

^zR: 抵抗性, S: 罹病性

第4節 考察

永年性作物である果樹の育種では、開花、結実までの期間が非常に長い上に、個体が大きく圃場も大面積が必要となる。そのため、幼苗期における早期選抜の効果は極めて大きく、耐病性検定を初めとして以前よりその可能性が検討されてきた。果樹の耐病性検定法については、ビワごま色斑点病 (*Entomosporium eriobotryae*) (禧久・河野, 1973), カンキツかいよう病 (*Xanthomonas campestris* pv. *citri*) (松本・奥代, 1988), ニホンナシの黒斑病 (*Alternaria kikuchiana*) (小崎, 1974) および黒星病 (*Venturia nashicola*) (阿部・栗原, 1992), リンゴの斑点落葉病 (*Alternaria mali*) (土屋ら, 1967) および褐斑病 (*Diplocarpon mali*) (阿部ら, 2009), モモの根頭がんしゅ病 (*Agrobacterium tumefaciens*) (石澤ら, 1992) およびせん孔細菌病 (*Xanthomonas arboricola* pv. *pruni*) (Civerolo, 1974 ; Suesadaら, 2013), ニホンスモモ黒斑病 (*Xanthomonas arboricola* pv. *pruni*) (三宅ら, 1999), ブドウの根頭がんしゅ病 (*Agrobacterium tumefaciens*) (家城・澤田, 1992), 黒とう病 (*Elsinoë ampelina*) (澤田ら, 1998), べと病 (*Plasmopara viticola*) (宇土ら, 2005), 晩腐病 (*Colletotrichum acutatum*) (Shiraishiら, 2006) など、多くの報告があるが、それらの検定法が実際の育種事業に取り入れられて早期選抜が行われている例は少ない。このことは、耐病性育種は検定法の開発のみでは難しく、病理学的分野ならびに育種学的分野の両面からの研究が不可欠であることを示していると言えよう。

ビワがんしゅ病については、これまでに森田 (1978 ; 1988) によってグループ菌の類別など病理学的研究が詳細に行われるとともに、付傷接種による抵抗性検定法 (森田, 2005) や抵抗性の品種間差異 (森田, 1980 ; 1988) など、育種的研究も行われてきた。さらに、Bグループ菌に対する抵抗性の遺伝についても報告 (森田ら, 1985) があり、交雑計画から接種による選抜に至るまで、抵抗性育種に必要な知見はおおむね得られている。しかし、幼苗期の早期検定を実際の育種に適用するには解決すべき点がいくつか残されている。すなわち、多数の個体を取り扱う育種の場合には樹体の小さな幼苗に適用できる、簡易かつ精度の高い検定法はもちろんのこと、接種から抵抗性を判定するまでの期間の短縮化など、選抜の効率化が不可欠となる。さらに、抵抗性反応に及ぼす樹齢の影響および抵抗性と果実諸形質との遺伝的關係も明らかにしておく必要がある。

1. 効率的な早期選抜法の検討

葉肉への付傷接種ができないAおよびCグループ菌では、新梢に対する付傷接種（森田，2005）により抵抗性を検定する必要があるが、この方法は小さな幼苗には適用できないため、中肋に対する付傷接種を検討した。また、葉肉への付傷接種に最適な葉は成葉の約半分の大きさに展開した幼葉であり（森田，2005）、ビワがんしゅ病菌の生育適温は25～26℃で33℃以上では全く生育しない（森田，1988）ことから、接種検定は通常春と秋の年2回しかできず、定植までの接種回数も1～2回程度に限られる。さらに、接種、判定後に鉢の植え替えなど他の管理作業が続く場合には、接種後はできるだけ早期に、かつ正確に抵抗性の判定を行い、罹病性個体を淘汰、除去することが望ましい。そこで、中肋接種において、接種してから抵抗性判定までの期間および最適葉齢について検討した。

接種してから抵抗性を判定するまでの期間は、中肋接種が50～60日であったのに対し、葉肉接種では40～50日であり、葉肉接種の方が若干早く判定できた（図1.2）。また、最適葉齢は中肋接種でIV、また、葉肉接種でVと両接種方法で若干異なったが（図1.2）、葉肉接種での結果は森田の結果（森田，2005）と一致した。なお、Bグループ菌では中肋接種と葉肉接種の両方が可能であるが、判定までの期間の長さでは葉肉接種が若干優れているものの、中肋接種は最適葉齢の幅が広く、また、接種葉によるばらつきが少ないため、中肋接種の方がより精度の高い接種法であると考えられる。以上のことから、葉齢IVの幼葉に中肋接種を行い、50～60日後に抵抗性を判定することで、新梢への接種が困難な幼苗においても精度の高い早期選抜ができることが明らかになった。

2. 抵抗性個体の早期選抜の妥当性

抵抗性反応に及ぼす樹齢の影響を3家系について調査したところ、82個体中1個体のみが幼苗期と結実期で異なる反応を示した（表1.3）。小崎（1974）はニホンナシ黒斑病で数百個体について同様の試験を行い、常に95%以上の個体で接種結果が一致したとしている。また、不一致の原因は樹齢による抵抗性の変化ではなく、材料を扱う際の過誤の可能性が高いことを指摘している。一方、Abe・Kotobuki（1996）はニホンナシ黒星病抵抗性において認められた接種結果の不一致は、そのほとんどが1年生時には罹病性であった個体が4年生時には抵抗性を示したものであることから、抵抗性反応が樹齢により変化したことを示唆している。また、リンゴ黒星病においても樹齢が進めばある程度感受性が低下したとする報告がある（Visserら，1974）。本試験で幼苗期と結実期で反応が異なった1個体は、幼苗期の最初の検定では不明瞭な病斑しか形成しなかったため、再度検定した結果抵抗性と判断されたが、結実期の接種では明瞭な病斑を形成し、罹病性と判定されたものである。接種した幼苗期が3年生時と、比較的生育の進んだ樹齢であったことを考慮すると、本試験における不一致の原因は、ニホンナシ黒星病およびリンゴ黒星病で認められた抵抗性反応

の変化ではないと考えられる。すなわち、本来この個体は罹病性であるものの発病程度が比較的低いため、幼苗期の接種では何らかの原因で十分に病斑を形成しなかったと考えるのが妥当であろう。したがって、ビワがんしゅ病抵抗性は幼苗期から結実期まで変化しないと言えるため、幼苗期の接種検定により高い精度で抵抗性個体を選抜できると結論づけられる。

3. ビワがんしゅ病抵抗性と優れた果実形質を兼ね備えた品種育成の可能性

ビワがんしゅ病抵抗性個体を早期選抜しても果実品質の優れた品種を育成する上で支障がないかを確認するため、各グループ菌に対する抵抗性と果実諸形質との遺伝的關係について検討した。Aグループ菌では供試した7家系中3家系において抵抗性個体群と罹病性個体群の間で果実重が有意に異なると判定された(表1.5)。しかし、家系231では罹病性個体の方が、一方、家系241および242では抵抗性個体群の方が大きく、その方向性は一貫したものではなかった。したがって、果実重とAグループ菌に対する抵抗性との間には遺伝的關係はないと推察される。なお、Bグループ菌では10家系中9家系において、Cグループ菌では3家系すべてにおいて果実重は抵抗性個体群と罹病性個体群との間に有意な差は認められなかった。また、他の4形質においても両群間で異なった家系はごくわずかであり、各グループ菌に対する抵抗性と各果実形質の間には遺伝的關係は存在せず、両者はおおむね独立して遺伝していると考えられる。セイヨウナシ火傷病 (*Erwinia amylovora*) についても抵抗性と果実形質の間にはほとんど相関がなく、良質性と抵抗性を兼ね備えた個体の獲得は可能であるという報告がある (Bellら, 1976)。なお、Bグループ菌に対する抵抗性には複数の遺伝子が関与していることが示唆されているが (森田ら, 1985)、その分離は1対の主働遺伝子が関与した場合の分離比に近く、ポリジーンよりもむしろごく少数の遺伝子に支配されていると考えるのが妥当である。このことは、これらの抵抗性はポリジーン支配と考えられる果実諸形質 (稗圃ら, 2001 ; 2007) とは独立して遺伝するという本試験の結果とは矛盾しないと考えられる。したがって、圃場定植前に抵抗性個体のみを早期選抜しても、果実諸形質に関する交雑実生集団の遺伝的変異は変化しないと考えられるので、果実品質の優れた品種の育成に支障はない。

ビワの果皮色を橙黄色と黄白色の2つのタイプに大別した場合、果皮色は1対の遺伝子に支配され、橙黄色が優性であることが示唆されている (吉田ら, 1988) が、本試験の結果、Cグループ菌抵抗性と果皮色は独立して遺伝していると推察される (表1.8)。ニホンナシの果皮色は2対の遺伝子に支配されているが (菊池, 1924)、ニホンナシ黒星病抵抗性もビワがんしゅ病抵抗性と同様に、果皮色とは独立して遺伝していることが報告されている (阿部ら, 1996)。

以上のことから、精度の高い接種法の確立と早期選抜の妥当性が示されたとともに、抵抗性個体を早期選抜しても果実品質の優れた品種を育成できることが明らかになった。今後は、抵抗性個体を効率的に獲得するために、抵抗性の遺伝様式を解明する必要がある。

第5節 摘要

ビワの育種においてビワがんしゅ病抵抗性品種を効率的に育成するために、幼苗検定による早期選抜法の可能性について検討した。

1. 接種してから判定するまでの期間は、中肋接種で50～60日、葉肉接種で40～50日であった。接種に最適な葉齢は中肋接種でIV、葉肉接種でVであった。判定までの期間では葉肉接種が、また、検定の精度では中肋接種が優れていた。
2. 幼苗期（3年生）にAグループ菌抵抗性を検定した実生個体について、結実期（6年生）に再度Aグループ菌を接種し両者を比較したところ、82個体中81個体で検定結果が一致した。
3. 抵抗性と罹病性が分離した家系を供試して、果実諸形質について両群間の差異を検定したところ、いずれのグループ菌においても抵抗性と各果実形質の間に明確な遺伝的関係は認められず、両者は独立して遺伝していることが示唆された。

第2章 ビワがんしゅ病 A グループ菌に対する抵抗性の遺伝

病害抵抗性個体を合理的に獲得するには、抵抗性の遺伝様式を解明する必要がある。本病害に対する抵抗性の遺伝については、森田ら（1985）がBグループ菌抵抗性の遺伝について、供試した品種はいずれもヘテロで、抵抗性は複数の遺伝子に支配されていると推察しているが、AおよびCグループ菌抵抗性の遺伝様式は未だに解明されていない。本章では、ビワがんしゅ病抵抗性品種を効率的に育成するため、中肋への付傷接種による抵抗性検定法を用いて、Aグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を明らかにした。

第1節 遺伝資源を親とする遺伝解析集団における遺伝

材料および方法

外国導入品種や国内収集野生種を含む11品種・系統（表2.1）を交雑親とする30組合せ、1261個体の交雑実生を供試した。2年生時の1999年3～4月に、幼葉裏面の中肋部にビワがんしゅ病Aグループ菌の付傷接種を行った。病原菌の培養は前章第1節に、また、接種方法ならびに抵抗性の判定は前章第2節に従って行った。

表2.1 遺伝資源を親とする遺伝解析集団の交雑親とその来歴および抵抗性

品種・系統	来歴	抵抗性
シャンパン	アメリカ・カリフォルニアで育成	抵抗性
福聚院	偶発実生	抵抗性
房光	‘瑞穂’ × ‘田中’	抵抗性
長生早生	‘室戸早生’ × ‘田中’	抵抗性
本田早生	‘茂木’の自然交雑実生	罹病性
メキシコNo.3	メキシコより導入	罹病性
茂木	中国のビワの偶発実生	罹病性
長崎早生	‘茂木’ × ‘本田早生’	罹病性
大分野生235	大分県自生の野生種	罹病性
蘇州白	中国より導入	罹病性
大正	‘茂木’の枝変わり	罹病性

結 果

組合せごとの抵抗性および罹病性個体の分離状況を表2.2に示した。抵抗性同士の交雑では、抵抗性個体のみが出現する組合せ（4組合せ）と抵抗性個体および罹病性個体の両方が出現する組合せ（2組合せ）の2タイプがあった。抵抗性個体のみが出現する組合せでは少なくとも片親が‘シャンパン’あるいは‘福聚院’であった。また、抵抗性個体と罹病性

個体の両方が出現した2組合せでは、いずれも抵抗性個体の方が罹病性個体よりも多く出現した。抵抗性×罹病性およびその逆交雑では、抵抗性同士の交雑と同様に抵抗性個体のみが出現する組合せが5組合せあり、いずれも‘シャンパン’あるいは‘福聚院’が交雑親となっていた。一方、その他の組合せでは、抵抗性および罹病性個体がおおむね半数ずつ出現した。罹病性同士の交雑では、すべての組合せで抵抗性個体が出現せず、いずれも罹病性個体のみであった。なお、30組合せ中4組の正逆交雑が含まれるが、分離に大きな差は認められなかった。

表2.2 遺伝解析集団におけるビワがんしゅ病Aグループ菌に対する抵抗性の分離状況

交雑組合せ		調査実 生数	観察値		理論比	χ^2	P
種子親	花粉親		R ^z	S ^z			
<i>抵抗性×抵抗性</i>							
シャンパン	房光	31	31	0	1:0	—	—
福聚院	福聚院	37	37	0	1:0	—	—
房光	シャンパン	57	57	0	1:0	—	—
房光	福聚院	33	33	0	1:0	—	—
房光	長生早生	50	35	15	3:1	0.427	0.5 — 0.75
長生早生	長生早生	63	49	14	3:1	0.132	0.5 — 0.75
<i>抵抗性×罹病性</i>							
房光	本田早生	40	20	20	1:1	0.025	0.75 — 0.9
房光	メキコNo.3	62	29	33	1:1	0.145	0.5 — 0.75
房光	大分野生235	48	23	25	1:1	0.021	0.75 — 0.9
房光	蘇州白	24	10	14	1:1	0.375	0.5 — 0.75
房光	大正	49	24	25	1:1	0.000	0.99 —
長生早生	本田早生	57	22	35	1:1	2.526	0.1 — 0.25
<i>罹病性×抵抗性</i>							
メキコNo.3	シャンパン	59	59	0	1:0	—	—
メキコNo.3	房光	63	26	37	1:1	1.587	0.1 — 0.25
長崎早生	シャンパン	44	44	0	1:0	—	—
長崎早生	房光	35	19	16	1:1	0.114	0.5 — 0.75
長崎早生	長生早生	39	17	22	1:1	0.410	0.5 — 0.75
大分野生235	シャンパン	34	34	0	1:0	—	—
蘇州白	福聚院	53	53	0	1:0	—	—
大正	福聚院	10	10	0	1:0	—	—
大正	房光	33	17	16	1:1	0.000	0.99 —
<i>罹病性×罹病性</i>							
メキコNo.3	大分野生235	55	0	55	0:1	—	—
茂木	茂木	14	0	14	0:1	—	—
長崎早生	本田早生	15	0	15	0:1	—	—
長崎早生	メキコNo.3	41	0	41	0:1	—	—
長崎早生	大分野生235	45	0	45	0:1	—	—
大分野生235	メキコNo.3	48	0	48	0:1	—	—
蘇州白	蘇州白	53	0	53	0:1	—	—
大正	大正	42	0	42	0:1	—	—
大正	蘇州白	27	0	27	0:1	—	—

^zR:抵抗性, S:罹病性

以上の結果を基に、抵抗性同士の組合せからは抵抗性個体と罹病性個体が、1:0（‘シャンパン’あるいは‘福聚院’が交雑親の組合せ）あるいは3:1（それ以外の組合せ）、抵抗性×罹病性の交雑からは1:1、罹病性×抵抗性の交雑からは1:0（‘シャンパン’あるいは‘福聚院’が交雑親の組合せ）あるいは1:1（それ以外の組合せ）、罹病性×罹病性からは0:1の比率で出現すると仮定し、3:1あるいは1:1に分離すると期待される12組合せについて χ^2 検定を行ったところ、いずれも仮定は棄却されなかった。また、1:0あるいは0:1に分離すると期待される18組合せでは、全ての組合せにおいて仮定に適合した。

第2節 育種実生集団における遺伝

材料および方法

長崎県果樹試験場で行われているビワ育種試験に供試している交雑実生を供試した。1996～1999年にかけて（2～8年生時）、15品種・系統（表2.3）およびそれらを交雑親とする15組合せ（うち正逆交雑2組）の1189個体に本章第1節と同様の方法でビワがんしゅ病Aグループ菌を接種し、抵抗性を判定した。ポットで養成している個体は前章第2節と同様に施設内で接種したが、接種時にすでに圃場に定植している個体については接種直後の24時間は接種葉をビニールフィルムで被覆したものの、その後は雨よけなどは行わなかった。

表2.3 育種実生集団の交雑親とその来歴および抵抗性

品種・系統	来歴	抵抗性
白玉	中国より導入	抵抗性
福原早生	‘瑞穂’ × 中国の白ビワの実生	抵抗性
房光	‘瑞穂’ × ‘田中’	抵抗性
ゴールドナゲット	アメリカから導入	抵抗性
長崎11号 ^z	‘楠’ × ‘茂木’	抵抗性
麗月	‘森尾早生’ × ‘広東’	抵抗性
涼峰	‘楠’ × ‘茂木’	抵抗性
74-1737 ^z	‘楠’ × ‘茂木’	抵抗性
75-142 ^z	‘大房’ × ‘茂木’	抵抗性
長崎早生	‘茂木’ × ‘本田早生’	罹病性
長崎3号 ^z	‘長崎早生’ × ‘大房’	罹病性
白茂木	‘茂木’の自然交雑種子にガンマ線照射	罹病性
涼風	‘楠’ × ‘茂木’	罹病性
陽玉	‘茂木’ × ‘森本’	罹病性
74-871 ^z	53-80 ^y × ‘茂木’	罹病性

^z長崎県農林技術開発センター果樹研究部門における育成系統

^y茂木×本田早生

結 果

育種実生集団における各組合せの抵抗性および罹病性個体の分離状況をみると(表2.4), 抵抗性同士の交雑には抵抗性個体のみが出現する組合せはなく, 6組合せ全てで抵抗性および罹病性個体の両方が出現し, その比率は χ^2 検定の結果, 3:1にすべて適合した. また, 抵抗性×罹病性およびその逆交雑でも抵抗性と罹病性の両方が出現し, 8組合せ中7組合せで1:1に分離するという仮定に適合した. しかし, 74-871×‘涼峰’では抵抗性を示した個体が91個体であったのに対し, 罹病性個体は59個体しか出現しなかったため, 抵抗性個体は罹病性個体よりも有意に多く, 1:1に分離するという仮説は棄却された. また, 罹病性同士の交雑は1組合せのみであったが, 前述の仮説どおり, 罹病性個体のみが出現した.

表2.4 育種実生集団におけるピワがんしゅ病Aグループ菌に対する抵抗性の分離状況

交雑組合せ	調査実 生数	観察値		理論比	χ^2	P	
		R ^z	S ^z				
<i>抵抗性×抵抗性</i>							
福原早生×涼峰	67	49	18	3:1	0.045	0.75	— 0.9
房光×涼峰	102	78	24	3:1	0.052	0.75	— 0.9
涼峰×福原早生	44	35	9	3:1	0.273	0.5	— 0.75
涼峰×長崎11号	48	37	11	3:1	0.028	0.75	— 0.9
麗月×涼峰	104	78	26	3:1	0.013	0.9	— 0.95
長崎11号×涼峰	65	44	21	3:1	1.482	0.1	— 0.25
<i>抵抗性×罹病性</i>							
福原早生×長崎早生	32	20	12	1:1	1.531	0.1	— 0.25
福原早生×涼風	20	10	10	1:1	0.05	0.75	— 0.9
<i>罹病性×抵抗性</i>							
白茂木×75-142	153	75	78	1:1	0.026	0.75	— 0.9
涼風×白玉	36	12	24	1:1	3.361	0.05	— 0.1
陽玉×涼峰	42	19	23	1:1	0.214	0.5	— 0.75
陽玉×長崎10号	148	71	77	1:1	0.169	0.5	— 0.75
陽玉×74-1737	159	76	83	1:1	0.226	0.5	— 0.75
74-871×涼峰	150	91	59	1:1	6.407	<	0.05
<i>罹病性×抵抗性</i>							
白茂木×長崎3号	19	0	19	0:1	—	—	—

^zR:抵抗性, S:罹病性

第3節 考察

本章第1節では、抵抗性同士の交雑では抵抗性のみが出現した組合せおよび抵抗性と罹病性が3:1の比率で分離した組合せの2パターンがあった。また、抵抗性と罹病性の組合せでも抵抗性のみが出現する組合せと、両者が1:1の比率で分離する組合せがあった。罹病性同士の交雑では全ての個体が罹病性で、抵抗性個体は出現しなかったことから、抵抗性は罹病性に対して優性であると考えられた。以上のことから、ビワがんしゅ病Aグループ菌抵抗性には1対の主働遺伝子が関与し、抵抗性が優性、罹病性が劣性であり、さらに、抵抗性には優性ホモの個体とヘテロの個体が存在する、という仮説が成り立つ。そして、この仮説は、本章第2節において、実際の育種実生集団を供試して検証したところ、その妥当性が確認された。なお、本章第1節では30組合せ中4組の正逆交雑が含まれるが、分離に大きな差は認められなかったため、細胞質は抵抗性の遺伝に関与していないと思われた。

74-871×‘涼峰’で抵抗性個体が罹病性個体よりも多く出現し、1:1に分離するという仮説は棄却された。この組合せの抵抗性個体の中には、黒褐色の病斑はもちろん、通常抵抗性個体で見られるような接種孔の治癒組織も形成されず、大きな亀裂のみが残るものが数個体あった。これらの個体では、接種後の早い時期に形成された病斑が崩壊、欠落した結果、抵抗性の判定時には死組織は残らず大きな亀裂のみが形成され、抵抗性と判定した可能性がある。また、他の原因として近親交配の影響も考えられる。74-871の交雑組合せは53-80×‘茂木’であるが、53-80の花粉親である‘本田早生’は‘茂木’の実生であることから、74-871は‘茂木’の子である‘本田早生’に‘茂木’を2回戻し交雑して得られた、‘茂木’と非常に近縁な系統である。一方、‘涼峰’の交雑組合せは‘楠’×‘茂木’であることから、74-871×‘涼峰’は‘茂木’の近縁個体同士の近親交配であり、このことが近交弱勢などを通じて抵抗性個体と罹病性個体の分離に影響した可能性は否定できない。

本試験では、前述の仮説に1組合せは矛盾したものの、それ以外のすべての組合せでは仮説に矛盾しなかったことから、Aグループ菌抵抗性には1対の主働遺伝子が関与し、抵抗性が優性、罹病性が劣性であると結論づけられる。そこで遺伝子型を推定すると、抵抗性の優性遺伝子を病原菌の学名にちなんで*Pse-a*、劣性遺伝子を*pse-a*とすれば、‘シャンパン’および‘福聚院’の遺伝子型は優性ホモ (*Pse-a/Pse-a*)、その他の抵抗性品種・系統はヘテロ (*Pse-a/pse-a*)、罹病性品種・系統はすべて劣性ホモ (*pse-a/pse-a*) と仮定することができる (表2.5)。

表2.5 ビワがんしゅ病Aグループ菌の接種結果から推定される各品種・系統の遺伝子型

表現型	遺伝子型	品種・系統
抵抗性	<i>Pse-a/Pse-a</i>	シャンパン 福聚院
抵抗性	<i>Pse-a/pse-a</i>	白玉 福原早生 房光 長生早生 麗月 涼峰 長崎10号 長崎11号 74-1737 75-142
罹病性	<i>pse-a/pse-a</i>	本田早生 メキシコNo.3 茂木 長崎早生 長崎3号 大分野生235 白茂木 蘇州白 涼風 大正 陽玉 74-871

果樹の細菌病に対する抵抗性の遺伝に関しては、カンキツかいよう病、ブドウ根頭がんしゅ病、セイヨウナシ火傷病などについて報告がある。このうち、カンキツかいよう病（松本・奥代，1990）およびブドウ根頭がんしゅ病（Szegedi・Kozma，1984）に対する抵抗性は、1対の主働遺伝子によって支配され、抵抗性が優性であること、さらに優性ホモ個体が存在することが明らかになっており、本実験の結果と一致する。また、セイヨウナシ火傷病においては、Thompsonら（1962）は、*Pyrus ussuriensis* の抵抗性は1対の主働遺伝子（抵抗性が優性）の存在を、一方、*P. serotina* の抵抗性はポリジーン支配を示唆しているのに対し、Thompsonら（1975）は*P. communis* L.では、1対の主働遺伝子（抵抗性が劣性）に支配されているとしている。糸状菌による果樹病害についてみると、リンゴ斑点落葉病およびニホンナシ黒斑病の抵抗性は、1対の主働遺伝子関与で抵抗性が劣性であることが示されている（斎藤・武田，1984；小崎，1973）のに対し、ニホンナシ黒星病ではビワがんしゅ病Aグループ菌の抵抗性と同様に1対の主働遺伝子支配で抵抗性が優性である（Abe・Kotobuki，1998a）と報告されている。

ビワがんしゅ病抵抗性に関しては、Bグループ菌抵抗性の遺伝について報告がある（森田ら，1985）。彼らは14品種の自殖実生個体の葉肉にBグループ菌を接種し、自殖実生の発病個体率によって供試した14品種を、自殖実生の発病個体率が3.2～4.3%のグループ、12.7～39.6%のグループおよび86.8～92.8%のグループの3群に分類した。そして、本試験でAグループ菌に対して優性ホモであると推定された‘シャンパン’および‘福聚院’は自殖実生の発病個体率が3.2～4.3%の群に、また、劣性ホモと推定された‘茂木’および‘長崎早生’は86.8～92.8%の群に分類されている。本試験における‘福聚院’および‘茂木’の自殖実生の罹病性個体率がそれぞれ、0および100%であったことを考えると、両試験の結果は概ね同様の傾向を示していると言える。したがって、Bグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式はAグループ菌と類似しており、ほぼメンデル遺伝で説明できると思われる。

本試験では、第1節で供試した‘蘇州白’および第2節の‘福原早生’のAグループ菌に対する抵抗性をそれぞれ罹病性および抵抗性と判定した。しかし、森田（1988）によるとこの2品種の抵抗性はそれぞれ免疫性および罹病性である。このようにAグループ菌に対する抵抗性について本試験と森田（1988）の間で判定が異なる品種が存在した原因として、両試験で用いた菌株あるいは接種方法の相違が考えられる。両試験で供試した接種源はともにAグループ菌ではあるものの菌株は異なる。しかし、同一グループ菌であれば菌株が異なってもほぼ一定の発病度を示す（森田，1988）ことを考えると、異なる菌株を用いたことが2品種の抵抗性判定の相違の原因ではないと考えられる。次に接種方法について比較すると、森田（1988）は枝に菌懸濁液を接種し、その発病程度を「無病徴」～「拡大した病斑」の4段階に分類し、第1章の表1.1と同様の方法で発病指数を求め、発病指数が0～10の品種を抵抗性、10.1～100を罹病性と判定した。したがって、葉の中肋部に接種し、黒褐色のえ死部形成の有無によって抵抗性あるいは罹病性に二分した本試験と森田（1988）の検定方法では、接種部位および抵抗性の判定基準が異なり、この点が2品種の判定が異なった原因の可能性がある。他の果樹病害においても多く認められる（小崎，1974；阿部・栗原，1992）ように、ビワがんしゅ病においても病斑の大きさなどの発病程度は葉齢で異なる（森田，1975）。しかし、がんしゅ状病斑の形成は、病斑の外観から判定した発病程度に比べ葉齢による差が小さいため、本試験ではがんしゅ状病斑の有無という質的な違いを抵抗性の判定基準とした。

一般に、耐病性品種の育種においては、抵抗性品種が広く普及することで菌系の優占種に変化が生じ、抵抗性品種に病原性を持つ新たな菌系が出現、優占することにより、抵抗性品種の罹病性化が懸念される（日浦，1977；Kiyosawa，1982；Parisiら，1993）。しかし、永年性作物であり、しかも品種更新が進みにくいビワにおいては、現在の罹病性品種が直ちに抵抗性品種に置き換わる可能性は極めて低い。また、ビワがんしゅ病の病原細菌はA、BおよびCの3グループ菌に類別されることがすでに明らかにされており（森田，1978）、さらに、同一グループ菌であれば菌株が異なってもほぼ一定の発病度を示す（森田，1988）ことから、ビワがんしゅ病では抵抗性品種の罹病性化は起こりにくいと考えられる。

ビワがんしゅ病に完全に抵抗性を示す品種を育成するには、A、BおよびCのいずれの菌にも抵抗性を有する個体を選抜しなければならない。Aグループ菌については本試験の結果、抵抗性個体の獲得および選抜は容易であることがわかった。一方、Bグループ菌では、抵抗性品種は比較的多く（森田，1980；1988）、また、抵抗性品種を交雑親に用いれば、後代には半数以上の抵抗性個体が得られている（森田ら，1985）ので、Aグループ菌と同様に抵抗性個体の選抜が比較的容易であると考えられる。しかし、Cグループ菌については

抵抗性品種が少なく（森田，1980；1988），また，抵抗性の遺伝様式も明らかにされていないため，海外からの品種導入も視野に入れた抵抗性品種の探索および遺伝様式の解明が必要である．

第4節 摘要

ビワがんしゅ病抵抗性品種を効率的に育成するため，中肋への付傷接種による抵抗性検定法を用いてビワがんしゅ病Aグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を検討した．

1. 遺伝資源11品種・系統を親とする30組合せ，1261個体からなる交雑実生群を抵抗性あるいは罹病性に分類した．
2. 抵抗性品種同士の交雑において，少なくとも片親が‘シャンパン’あるいは‘福聚院’である組合せではすべての個体が抵抗性と判定された．一方，両品種を含まない交雑組合せでは，抵抗性と罹病性が3:1に分離した．
3. 抵抗性品種と罹病性品種間の交雑においても，少なくとも片親が‘シャンパン’あるいは‘福聚院’の場合はすべての個体が抵抗性と判定されたのに対し，それ以外の組合せでは抵抗性と罹病性が1:1の比率で出現した．
4. 罹病性同士の交雑では，すべての組合せで罹病性個体のみが出現した．
5. 以上の結果から，Aグループ菌に対する抵抗性は，単一の優性遺伝子（*Pse-a*）に支配され，抵抗性品種のうち‘シャンパン’および‘福聚院’は優性ホモ，それ以外はヘテロであり，罹病性品種はすべて劣性ホモと推察された．
6. この仮説に基づき，育種試験の交雑実生についても抵抗性の分離状況を検定したところ，15組合せ中14組合せで分離に矛盾は認められず，この仮説の妥当性が裏付けられた．

第3章 ビワがんしゅ病Cグループ菌に対する抵抗性の遺伝

前章では、Aグループ菌に対する抵抗性は優性で、1対の主働遺伝子支配であることを明らかにした。また、Bグループ菌に対する抵抗性もメンデル遺伝のような比較的単純な遺伝で(森田ら, 1985), さらに, 両グループ菌に抵抗性を有する品種は多く存在する(森田, 1980 ; 1988) ことから, 両グループ菌に対する抵抗性を有する品種の育成はそれほど困難ではないと思われる。

一方, Cグループ菌に対する抵抗性品種は, ‘白茂木’, ‘シャンパン’ など数品種に限られる上に(森田, 1980 ; 1988), Cグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式は未だ明らかになっていないため, AおよびBグループ菌に比べ, 抵抗性品種の育種は非常に困難であることが予想される。3グループ菌すべてに抵抗性を有しないと完全な抵抗性とはならないことから, AおよびBグループ菌だけでなく, Cグループ菌にも抵抗性を有する品種の育成が非常に重要である。

‘白茂木’は果肉が柔軟で糖度が高く食味良好, かつ, 果実も比較的大果であることから(一瀬ら, 1982), Cグループ菌抵抗性品種の中では最も優れた育種素材である。そこで, 本章の第1節では, ‘白茂木’の有するCグループ菌抵抗性の遺伝様式を検討した。一方, ‘白茂木’あるいはその後代を育種親として多用すると近親交配となりがちで, 一般に優性効果で支配される樹勢や収量性などの形質に近交弱勢を生じる可能性が考えられる。このため, ‘白茂木’とは遠縁の品種も積極的に利用する必要がある。‘シャンパン’は1908年頃にアメリカのカリフォルニアで育成された, 両親不明の品種(Condit, 1915)で, 日本には1952年に導入された。‘シャンパン’はA, BおよびCのいずれのグループ菌に対しても全く病斑を形成しない完全な抵抗性を有し(森田, 1988), 近年ではその実生をビワがんしゅ病抵抗性台木として利用している(富永ら, 2003)。また, ‘白茂木’とは遠縁である(Fukudaら, 2013)ため, ‘シャンパン’と‘白茂木’の両方をCグループ菌抵抗性の育種素材として用いることで, 近交弱勢を生じることなく抵抗性育種が進展することが期待される。そこで, 第2節では‘白茂木’とは遺伝的に遠縁な育種素材である‘シャンパン’の後代におけるCグループ菌抵抗性個体の分離状況を明らかにした。

第1節 ‘白茂木’の有する抵抗性の遺伝

材料および方法

交雑試験の親にはCグループ菌抵抗性品種として‘白茂木’および‘シャンパン’を, また, 罹病性品種・系統として13品種・系統(表3.1)を供試した。抵抗性品種同士の交雑

は3組合せ，‘白茂木’×罹病性品種・系統の交雑は7組合せ，罹病性品種×‘白茂木’は7組合せ，罹病性品種同士の交雑は7組合せ，合計24組合せの交雑を行い，1062個体の交雑実生を育成し，原則として2年生時にCグループ菌の付傷接種を行った．病原菌の培養，接種方法ならびに抵抗性の判定は第2章第2節と同様に行った．なお，接種源には第1章第2節で供試した菌株と同一のものをを用いた．

表3.1 ‘白茂木’の有するビワがんしゅ病Cグループ菌抵抗性の遺伝を明らかにするための交雑実生集団の交雑親，その来歴および表現型

品種・系統	来歴	表現型
シャンパン	アメリカ・カリフォルニアで育成	抵抗性
白茂木	‘茂木’の自然交雑種子にガンマ線照射	抵抗性
福原早生	‘瑞穂’×中国の白ビワの実生	罹病性
房光	‘瑞穂’×‘田中’	罹病性
ゴールドナゲット	アメリカから導入	罹病性
楠	中国のビワの偶発実生	罹病性
茂木	中国のビワの偶発実生	罹病性
長崎早生	‘茂木’×‘本田早生’	罹病性
長崎2号 ²	‘長崎早生’×‘広東’	罹病性
長崎3号 ²	‘長崎早生’×‘大房’	罹病性
大正	‘茂木’の枝変わり	罹病性
田中	中国のビワの偶発実生	罹病性
津雲	‘茂木’×‘田中’	罹病性
陽玉	‘茂木’×‘森本’	罹病性
75-142 ²	‘大房’×‘茂木’	罹病性

²長崎県農林技術開発センター果樹研究部門における育成系統

結 果

交雑組合せごとの抵抗性および罹病性個体の分離状況を表3.2に示した．抵抗性品種同士の交雑では，3組合せともに抵抗性個体のみが出現し，罹病性個体は出現しなかった．

‘白茂木’×罹病性品種・系統の組合せでは，抵抗性と罹病性の両方が出現する組合せと，罹病性のみが出現する組合せの2パターンがあった．すなわち，罹病性品種・系統のうち，‘長崎早生’，長崎3号，‘大正’および75-142が交雑親の組合せでは，抵抗性と罹病性が分離し，その比率はほぼ1:1に近いものであった．一方，罹病性品種・系統のうち，‘房光’，長崎2号および‘陽玉’が交雑親の組合せでは，罹病性のみが出現し，抵抗性は出現

しなかった。また、罹病性品種×‘白茂木’の組合せにおいても、抵抗性と罹病性の両方が出現する組合せと罹病性のみが出現する組合せの2パターンがあった。すなわち、罹病性品種として‘茂木’および‘長崎早生’が交雑親の組合せでは、抵抗性と罹病性の両方が出現したが、その比はそれぞれ1:0.6および1:2であり、ともに1:1とは大きく異なっていた。一方、罹病性品種として‘福原早生’、‘ゴールドナゲット’、‘楠’、‘田中’および‘津雲’が交雑親の組合せでは、抵抗性は全く出現せず、全ての個体が罹病性であった。

罹病性品種同士の組合せにおいても、‘白茂木’と罹病性品種・系統との組合せの場合と同様に、抵抗性と罹病性の両方が出現する組合せと罹病性のみが出現する組合せの2パターンがあった。すなわち、‘茂木’×‘茂木’および‘大正’×‘大正’の2組合せでは、抵抗性と罹病性の両方が出現し、抵抗性と罹病性の比率は1:3に近いものであった。一方、この2組合せを除く他の罹病性品種同士の5組合せでは罹病性のみが出現し、抵抗性は出現しなかった。また、24組合せの中には3組の正逆交雑が含まれていた。そのうち、‘白茂木’と‘シャンパン’の正逆交雑ではともに抵抗性個体のみが、反対に、‘房光’と‘大正’の正逆交雑ではともに罹病性個体のみが出現した。一方、‘長崎早生’と‘白茂木’との正逆交雑では抵抗性および罹病性個体の両方が出現し、比率は若干異なったが、 χ^2 検定の結果、その差は有意なものではなかった。

以上の結果を基に、Cグループ菌抵抗性に関して1対の主働遺伝子*Pse-c* (*pse-c*)を想定し、抵抗性品種の遺伝子型を劣性ホモ (*pse-c/pse-c*)、罹病性品種・系統のうち、‘茂木’、‘長崎早生’、長崎3号、‘大正’および75-142をヘテロ (*Pse-c/pse-c*)、‘福原早生’、‘房光’、‘ゴールドナゲット’、‘楠’、長崎2号、‘田中’、‘津雲’および‘陽玉’を優性ホモ (*Pse-c/Pse-c*)と仮定し(表3.3)、各組合せの抵抗性と罹病性の分離状況が期待値に適合するか否かを検定した。その結果、‘茂木’×‘白茂木’および‘長崎早生’×‘白茂木’では、抵抗性と罹病性が1:1に分離すると期待されたが、 χ^2 検定の結果、この仮説は棄却された。しかし、それ以外の22組合せでは仮説と矛盾しなかった(表3.2)。このように、‘白茂木’のCグループ菌抵抗性は主に主働遺伝子*Pse-c* (*pse-c*)によって支配されていると考えられる。しかし、その一方で、仮説と一致しない組合せが生じたことは、*Pse-c* (*pse-c*)以外にもがんしゅ病抵抗性に影響する遺伝子座があることを示唆している。

表3.2 交雑実生集団におけるビワがんしゅ病Cグループ菌に対する抵抗性の分離状況

交雑組合せ	観察値		理論比	χ^2	P
	R ^z	S ^z			
<i>抵抗性品種 × 抵抗性品種</i>					
シャンパン × 白茂木	24	0	1:0	-	-
白茂木 × シャンパン	38	0	1:0	-	-
白茂木 × 白茂木	42	0	1:0	-	-
<i>白茂木 × 罹病性品種</i>					
白茂木 × 房光	0	54	0:1	-	-
白茂木 × 長崎早生	12	14	1:1	0.154	0.695
白茂木 × 長崎2号	0	13	0:1	-	-
白茂木 × 長崎3号	9	13	1:1	0.727	0.394
白茂木 × 大正	5	9	1:1	1.143	0.285
白茂木 × 陽玉	0	21	0:1	-	-
白茂木 × 75-142	77	79	1:1	0.026	0.873
<i>罹病性品種 × 白茂木</i>					
福原早生 × 白茂木	0	54	0:1	-	-
ゴールドナゲット × 白茂木	0	16	0:1	-	-
楠 × 白茂木	0	111	0:1	-	-
茂木 × 白茂木	52	32	1:1	4.762	0.029
長崎早生 × 白茂木	22	43	1:1	6.785	0.009
田中 × 白茂木	0	88	0:1	-	-
津雲 × 白茂木	0	34	0:1	-	-
<i>罹病性品種 × 罹病性品種</i>					
福原早生 × 長崎早生	0	21	0:1	-	-
房光 × 大正	0	27	0:1	-	-
ゴールドナゲット × 長崎早生	0	12	0:1	-	-
茂木 × 茂木	13	49	1:3	0.538	0.463
長崎早生 × 房光	0	25	0:1	-	-
大正 × 房光	0	26	0:1	-	-
大正 × 大正	7	20	1:3	0.012	0.912

^zR:抵抗性, S:罹病性

表3.3 ビワがんしゅ病Cグループ菌の接種結果から推定される各品種・系統の遺伝子型

表現型	遺伝子型	品種・系統
抵抗性	<i>pse-c/pse-c</i>	白茂木 シャンパン
罹病性	<i>Pse-c/pse-c</i>	茂木 長崎早生 長崎3号 大正 75-142
罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i>	福原早生 房光 ゴールドナゲット 楠 長崎2号 田中 津雲 陽玉

第2節 ‘シャンパン’ と罹病性品種との後代における抵抗性個体の分離

材料および方法

C グループ菌抵抗性品種として ‘シャンパン’ を、また、罹病性品種として 12 品種 (表 3.4) を供試した。このうち、‘シャンパン’ や ‘福原早生’ など 9 品種については前節において *pse-c* の遺伝子型がすでに明らかになった。それ以外の品種のうち、‘森本’ は ‘田中’ の枝変わり品種であることから、その遺伝子型は *Pse-c/Pse-c* であると推定される。また、‘大房’ は ‘田中’ (*Pse-c/Pse-c*) × ‘楠’ (*Pse-c/Pse-c*) の交雑実生であることから、遺伝子型は *Pse-c/Pse-c* と推定された。一方、‘涼風’ は 87-222 (‘白茂木’ × ‘長崎早生’, 遺伝子型は *Pse-c/pse-c*) との交雑実生における後代検定で、また、‘戸越’ は自殖実生の後代検定によりいずれも *Pse-c/Pse-c* であることが明らかになっている (稗圃ら, 未発表)。

長崎県果樹試験場において、1996, 1999 および 2002 年に、‘シャンパン’ と罹病性品種間で通常の人工交雑を行った。‘シャンパン’ × 罹病性品種の交雑は 9 組合せ、罹病性品種 × ‘シャンパン’ は 5 組合せ、合計 14 組合せの交雑を行い、736 個体の交雑実生を供試した。なお、14 組合せには 2 組の正逆交雑が含まれている。育成した交雑実生について、2 年生時に中肋への付傷接種を行い、抵抗性を検定した。病原菌の培養、接種源、接種方法および抵抗性の判定は前節と同様に行った。

抵抗性および罹病性個体が分離すると期待される、‘シャンパン’ と *Pse-c/pse-c* 品種の交雑組合せにおいては、抵抗性および罹病性個体の分離の観察値が期待値に適合するか否かについて、 χ^2 検定を行った。また、各組合せの抵抗性個体出現率は 2 項分布に従うと考えられるため、得られた抵抗性個体出現率の信頼限界を算出した。すなわち、 i 番目の組合せにおける抵抗性個体出現率 (p_i) の近似的 95% 信頼限界を $p_i \pm 1.96\sqrt{[p_i(1-p_i)/n_i]}$ (Snedecor・Cochran, 1967) により求めた。なお、 n_i は i 番目の組合せにおける供試個体数である。さらに、‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種の交雑組合せ間ならびに ‘シャンパン’ と *Pse-c/pse-c* 品種の交雑組合せ間における抵抗性個体出現率の均一性を χ^2 検定 (Snedecor・Cochran, 1967) により検定した (表 3.5, 表 3.6)。

表3.4 ‘シャンパン’の後代におけるピワがんしゅ病Cグループ菌抵抗性の分離を明らかにするための交雑実生集団の交雑親, その来歴, 表現型および遺伝子型

品種	来歴	表現型	遺伝子型
シャンパン	アメリカ・カリフォルニアで育成	抵抗性	<i>pse-c/pse-c</i> ^z
福原早生	‘瑞穂’ × 中国の白ビワの実生	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^z
房光	‘瑞穂’ × ‘田中’	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^z
楠	中国のビワの偶発実生	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^z
茂木	中国のビワの偶発実生	罹病性	<i>Pse-c/pse-c</i> ^z
森本	‘田中’の枝変わり	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^y
長崎早生	‘茂木’ × ‘本田早生’	罹病性	<i>Pse-c/pse-c</i> ^z
大房	‘田中’ × ‘楠’	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^x
涼風	‘楠’ × ‘茂木’	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^w
大正	‘茂木’の枝変わり	罹病性	<i>Pse-c/pse-c</i> ^z
田中	中国のビワの偶発実生	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^z
戸越	‘茂木’ × ‘田中’	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^w
陽玉	‘茂木’ × ‘森本’	罹病性	<i>Pse-c/Pse-c</i> ^z

^z 第1節の結果による。

^y ‘森本’は‘田中’の枝変わりなので、優性ホモと思われる。

^x ‘大房’は‘田中’と‘楠’の子であるが、両者とも優性ホモなので、‘大房’の遺伝子型も優性ホモと思われる。

^w ‘涼風’および‘戸越’の遺伝子型は、後代検定の結果、優性ホモであることが確かめられている(稗圃ら, 未発表)。

結 果

1) ‘シャンパン’ (*pse-c/pse-c*) と *Pse-c/Pse-c* 品種間の交雑組合せにおける C グループ菌抵抗性個体の分離

pse-c 遺伝子型については, ‘シャンパン’は *pse-c/pse-c* であり, 優性ホモ (*Pse-c/Pse-c*) の罹病性品種との交雑から生じる後代実生の遺伝子型は全て *Pse-c/pse-c* となるため, 全ての個体が罹病性となると考えられる。しかし, 本研究の結果では, その全ての組合せで抵抗性個体が出現した(表 3.5)。抵抗性個体の出現率は, ‘陽玉’の 0.203 から ‘戸越’の 0.596 までの変異があり, 全組合せにおける抵抗性個体合計数から算出した平均値は 0.407 であった。また, ‘房光’については‘シャンパン’と正逆交雑を行った。‘シャンパン’が種子親の場合の抵抗性個体の出現率は 0.256, 一方, 花粉親の場合は 0.414 であったが, これら 2 つの出現率の差は χ^2 検定の結果, 5%水準で有意ではなかった。

これらの10組合せにおける抵抗性個体出現率の均一性を χ^2 検定により検定したところ、 χ^2 値(33.21)は、0.1%水準で有意であり(表3.5)、抵抗性個体の出現率は組合せにより異なると考えられた。

それぞれの組合せにおける抵抗性個体の出現率は2項分布に従うことから、各組合せの抵抗性個体出現率の近似的95%信頼区間を算出した(表3.5)。ある2つの組合せにおいて、信頼限界の上限値および下限値がいずれも重ならない場合はその2つの組合せ間の抵抗性個体の出現率が有意に異なると仮定したところ、抵抗性個体の出現率が0.26以下と低かった‘陽玉’、‘涼風’および‘房光’(花粉親)との交雑組合せの出現率は、出現率が0.52以上と高かった‘楠’および‘戸越’との組合せと有意に異なると判定された。さらに、‘陽玉’の抵抗性個体の出現率は‘福原早生’、‘森本’および‘田中’よりも有意に低かった。

表3.5 ‘シャンパン’(pse-c/pse-c)とPse-c/Pse-cの罹病性品種との後代におけるビワがんしゅ病Cグループ菌抵抗性の分離状況

交雑組合せ	i	供試実生数 (n_i)	個体数		抵抗性個体の 出現率 ($p_i = a_i/n_i$)	信頼限界 ($P=0.95$) ^z	
			抵抗性 (a_i)	罹病性		下限	上限
シャンパン×陽玉	1	69	14	55	0.203 a ^y	0.108	0.298
涼風×シャンパン	2	29	7	22	0.241 ab	0.086	0.397
シャンパン×房光	3	43	11	32	0.256 ab	0.125	0.386
シャンパン×大房	4	51	19	32	0.373 abc	0.240	0.505
房光×シャンパン	5	58	24	34	0.414 abc	0.287	0.541
シャンパン×福原早生	6	72	31	41	0.431 bc	0.316	0.545
田中×シャンパン	7	53	24	29	0.453 bc	0.319	0.587
シャンパン×森本	8	61	30	31	0.492 bc	0.366	0.617
シャンパン×楠	9	70	37	33	0.529 c	0.412	0.646
シャンパン×戸越	10	47	28	19	0.596 c	0.455	0.736
合計		553 (N)	225 (A)	328			
平均					0.407 (p) ^x		

交雑組合せ間における抵抗性個体出現率の均一性 $\chi^2(9 \text{ df}) = (\sum a_i p_i - Ap) / [p(1-p)] = 33.21^{***}$

^z抵抗性個体出現率の95%信頼限界は $p_i \pm 1.96\sqrt{[p_i(1-p_i)/n_i]}$ により求めた。

^y同一文字の組合せ間には信頼限界により有意差なし。

^x $p=A/N$

^{***} χ^2 検定により0.1%水準で有意。

2) ‘シャンパン’ (*pse-c/pse-c*) と *Pse-c/pse-c* 品種間の交雑組合せにおける C グループ 抵抗性個体の分離

‘シャンパン’ (*pse-c/pse-c*) × ヘテロ接合体 (*Pse-c/pse-c*) の罹病性品種との交雑から生じる後代実生の遺伝子型は、*Pse-c/pse-c* と *pse-c/pse-c* が 1:1 となるため、後代では抵抗性個体と罹病性個体は 1:1 に分離すると期待される。本研究では、その 4 つの組合せすべてで抵抗性および罹病性個体の両方が出現したが (表 3.6)、抵抗性個体の出現率は‘大正’の 0.463 から‘茂木’ (花粉親) の 0.701 まで変異し、平均は 0.601 であった。‘シャンパン’ と‘茂木’の正逆交雑の結果では、‘シャンパン’ × ‘茂木’ では抵抗性個体の出現率は 0.701、‘茂木’ × ‘シャンパン’からは 0.522 であったが、その差は χ^2 検定の結果、5%水準で有意ではなかった。

これらの組合せの抵抗性および罹病性の分離状況を χ^2 検定により検定したところ、2 組合せでは前述の仮説に適合したが、抵抗性個体の出現率が 0.6 よりも高かった‘シャンパン’ × ‘茂木’ および‘長崎早生’ × ‘シャンパン’の 2 組合せでは仮説は棄却された。

4 組合せにおける抵抗性個体出現率の均一性を χ^2 検定により検定したところ、 χ^2 値 (8.21) は 5%水準で有意であった。また、各組合せの抵抗性個体の出現率の近似的 95%信頼限界を求めたところ、各組合せの上限値と下限値の差は平均で 0.287 と大きく、信頼限界の上限値および下限値がいずれも重ならない組合せはなかった。

表 3.6 ‘シャンパン’ (*pse-c/pse-c*) と *Pse-c/pse-c* の罹病性品種との後代におけるビワがんしゅ病 C グループ菌抵抗性の分離状況

交雑組合せ	<i>i</i>	供試実 生数 (<i>n_i</i>)	個体数		χ^2 ^z	<i>P</i>	抵抗性個体 の出現率 (<i>p_i</i> = <i>a_i</i> / <i>n_i</i>)	信頼限界 (<i>P</i> =0.95) ^y	
			抵抗性 (<i>a_i</i>)	罹病性				下限	上限
シャンパン×大正	1	41	19	22	0.220	0.639	0.463	0.311	0.616
茂木×シャンパン	2	46	24	22	0.087	0.768	0.522	0.377	0.666
長崎早生×シャンパン	3	29	20	9	4.172	0.041	0.690	0.521	0.858
シャンパン×茂木	4	67	47	20	10.881	0.001	0.701	0.592	0.811
合計		183 (<i>N</i>)	110 (<i>A</i>)	73					
平均							0.601 (<i>p</i>) ^x		
交雑組合せ間における抵抗性個体出現率の均一性					$\chi^2(3 \text{ df}) = (\sum a_i p_i - Ap)[p(1-p)] = 8.21^*$				

^z 抵抗性と罹病性が 1:1 に分離すると仮定した時の χ^2 値

^y 抵抗性個体出現率の 95% 信頼限界は $p_i \pm 1.96\sqrt{[(p_i(1-p_i))/n_i]}$ により求めた。

^x $p=A/N$

* χ^2 検定により 5% 水準で有意。

3) ‘シャンパン’ × 罹病性品種の交雑における組合せ能力の推定

‘シャンパン’ (*pse-c/pse-c*) と優性ホモの罹病性品種 (*Pse-c/Pse-c*) との後代においても抵抗性個体が出現するとともに、その出現率は組合せにより異なったことから、抵抗性個体の出現率には *pse-c* 遺伝子の効果以外に ‘シャンパン’ と罹病性品種との組合せによる交互作用が存在することが明らかとなった。したがって、育種を進める上では、‘シャンパン’ と交雑した場合における、それぞれの罹病性品種の持つ抵抗性個体を生み出す能力を推定しておくことが必要である。そこで、今回得られた抵抗性個体の出現率をもとに、各組合せにおける組合せ能力を以下のように定義し、各要因の効果を推定した。

$$PRS_i = PRS_E + GCA_C + (GCA_i + SCA_i) \quad (\text{式 1})$$

ここで、

PRS_i は ‘シャンパン’ と罹病性品種 i との組合せにおいて出現した抵抗性個体の出現率

PRS_E は *Pse-c* (*pse-c*) 遺伝子座から推定される抵抗性個体出現率の期待値

GCA_C は ‘シャンパン’ の一般組合せ能力

GCA_i は罹病性品種 i の一般組合せ能力

SCA_i は ‘シャンパン’ と罹病性品種 i の組合せにおける特定組合せ能力

一般組合せ能力はいずれの組合せにおいても発揮される能力で、相加的効果によるものである。一方、特定組合せ能力はある特定の組合せにおいて発揮される能力で、優性効果によるものである。なお、本節では2組の正逆交雑が含まれているが、抵抗性個体の出現率に有意差はいずれも認められなかったことから、各組のデータは正逆まとめたうえで各品種の組合せ能力を算出した。

‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種の組合せにおいて、後代実生の遺伝子型はすべて *Pse-c/pse-c*、一方、‘シャンパン’ と *Pse-c/pse-c* 品種の組合せにおいては *Pse-c/Pse-c* と *Pse-c/pse-c* が 1:1 の割合で出現することが期待されるため、 PRS_E はそれぞれ 0 および 0.5 と仮定できた。次に、 GCA_C は ‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種間（あるいは *Pse-c/pse-c* 品種間）の全個体における抵抗性個体出現率（抵抗性個体数の合計／供試個体数の合計）から PRS_E を減じた残差とした。最後に、罹病性品種の一般組合せ能力および特定組合せ能力の和 ($GCA_i + SCA_i$) を式 1 から求めた。すなわち、 $(GCA_i + SCA_i) = PRS_i - PRS_E - GCA_C$ である。

4) ‘シャンパン’ と罹病性品種 (*Pse-c/Pse-c*) の交雑における組合せ能力

‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種の組合せにおいて、 PRS_E は 0 と仮定できた。また、‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種間の全個体における抵抗性個体出現率（抵抗性個体数の合計／供試個体数の合計）は 0.407 であった（表 3.7）。ここで、 GCA_C は‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種間の全個体における抵抗性個体出現率から PRS_E を引いた残差であり、 PRS_E は 0 と仮定されることから、‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種の組合せにおいては、 GCA_C は 0.407 と推定された。以上のように、‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種の組合せにおいては GCA_C は PRS_E よりかなり大きかった。一方、 $(GCA_i + SCA_i)$ は大きくはなく、-0.204 から +0.189 の範囲であった（表 3.7）。

各品種の $(GCA_i + SCA_i)$ をみたところ、‘戸越’が 0.189、‘楠’が 0.122 と大きく、反対に‘陽玉’は -0.204、‘涼風’は -0.166 と小さかった。他の品種間では大きな違いはなかった。前述のとおり、‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種間の交雑組合せにおける抵抗性個体の出現率は χ^2 検定の結果、組合せにより有意に異なったが（表 3.5）、各組合せ間では PRS_E および GCA_C は同一であることから、組合せ間の有意な差は $(GCA_i + SCA_i)$ によるものである。 $(GCA_i + SCA_i)$ は GCA_C に比べるとかなり小さく、また、最大の‘戸越’と最小の‘陽玉’との差は 0.393 しかなく、 GCA_C と同程度であった。

5) ‘シャンパン’ と罹病性品種 (*Pse-c/pse-c*) の交雑における組合せ能力

PRS_E 、 GCA_C および $(GCA_i + SCA_i)$ は‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種間の組合せの場合と同様にして推定した。‘シャンパン’ と *Pse-c/pse-c* 品種の組合せにおいては、 GCA_C は 0.601 と推定された。 PRS_E は 0.5 となることが期待されることから、 GCA_C は 0.101 と推定された（表 3.7）が、この値は *Pse-c/Pse-c* 品種の 0.407 と比べるとかなり小さかった。各品種の $(GCA_i + SCA_i)$ は‘長崎早生’の 0.089 が最大で、一方、‘大正’の -0.138 が最小と推定されたが、いずれも PRS_E (0.5) に比べるとかなり小さかった。また、*Pse-c/Pse-c* 品種との組合せの場合に比べても品種間の変異は明らかに小さかった。

表3.7 ‘シャンパン’と罹病性品種 (*Pse-c/Pse-c* および *Pse-c/pse-c*) との交雑組合せにおける ($GCA_i + SCA_i$) 推定値

品種	個体数		抵抗性個体の出現率 (PRS_i)	PRS_E	GCA_C	$GCA_i + SCA_i$
	供試	抵抗性				
<i>Pse-c/Pse-c</i> 品種						
福原早生	72	31	0.431	0.000	0.407	0.024
房光	101	35	0.347	0.000	0.407	-0.060
楠	70	37	0.529	0.000	0.407	0.122
森本	61	30	0.492	0.000	0.407	0.085
大房	51	19	0.373	0.000	0.407	-0.034
涼風	29	7	0.241	0.000	0.407	-0.165
田中	53	24	0.453	0.000	0.407	0.046
戸越	47	28	0.596	0.000	0.407	0.189
陽玉	69	14	0.203	0.000	0.407	-0.204
合計	553	225				
全個体数における抵抗性個体の出現率			0.407			
<i>Pse-c/pse-c</i> 品種						
茂木	113	71	0.628	0.500	0.101	0.027
長崎早生	29	20	0.690	0.500	0.101	0.089
大正	41	19	0.463	0.500	0.101	-0.138
合計	183	110				
全個体数における抵抗性個体の出現率			0.601			

第3節 考察

本章では、A および B グループ菌に加えて C グループ菌にも抵抗性を有する完全な抵抗性品種を効率的に育成するため、C グループ菌に対する抵抗性の遺伝様式の解明を試みた。森田 (1988) によると、供試した 49 品種の中で、C グループ菌に対して全く病斑を形成しない免疫性は‘シャンパン’のみで、次いで発病度が低いのは‘千川’であり、この 2 品種を抵抗性品種としている。しかし、著者の接種検定では‘シャンパン’は全く病斑を形成しないものの、‘千川’は明瞭な病斑を形成するため罹病性であると考えられた (稗圃ら、未発表)。反対に、森田 (1988) が罹病性とした‘白茂木’は、著者の接種検定では病斑を形成しないため抵抗性と判定した。以上のように、著者と森田 (1988) の間では‘千川’および‘白茂木’の C グループ菌に対する抵抗性の判定が異なったが、この原因としては A グループ菌における抵抗性判定の不一致と同様に、用いた菌株の相違および接種方法の相違の 2 点が可能性として挙げられる。しかし、第 2 章で考察したように、C グループ菌においても、菌株の違いではなく接種方法、すなわち、接種部位および抵抗性判定基準の相違が原因であると思われる。そこで、本章では、C グループ菌に対する抵抗性素材

として、中肋への接種でがんしゅ状病斑を形成しない‘白茂木’および‘シャンパン’を用いてCグループ菌抵抗性の遺伝様式を検討した。

本章第1節では、‘白茂木’の有するCグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式の解明を試みた。その結果、この抵抗性は、若干の例外はあるもののセイヨウナシ火傷病(Thompsonら, 1975)、ニホンナシ黒斑病(小崎, 1973)、リンゴ斑点落葉病(斎藤・武田, 1984)、スモモのblack knot病(*Apisorina morbosa*; Norton・Boyhan, 1991)などと同様に、1対の主働遺伝子に支配され、かつ、抵抗性は劣性形質であると結論づけられる。そこで、抵抗性の劣性遺伝子を病原菌の学名にちなんで*pse-c*、罹病性の優性遺伝子を*Pse-c*とすれば、‘白茂木’および‘シャンパン’の遺伝子型は劣性ホモ(*pse-c/pse-c*)、罹病性品種・系統のうち、‘茂木’など5品種・系統はヘテロ(*Pse-c/pse-c*)、‘房光’など8品種・系統は優性ホモ(*Pse-c/Pse-c*)と仮定することができる(表3.3)。

抵抗性と罹病性が分離した8組合せのうち、6組合せでは χ^2 検定の結果、前述の仮説は棄却されなかった。しかし、抵抗性と罹病性が1:1に分離すると期待される‘茂木’×‘白茂木’および‘長崎早生’×‘白茂木’の2組合せでは、 χ^2 検定の結果この仮説は棄却された。この原因として2つのことが考えられる。1つは、Cグループ菌抵抗性には主働遺伝子である*pse-c*遺伝子以外の別の遺伝子も関与している可能性があることである。セイヨウナシ黒星病に対する抵抗性は主働遺伝子とポリジーンの両方に支配されている(Abeら, 2000)ことが報告されている。この2組合せにおける仮説の棄却は、Cグループ菌に対する抵抗性においてもセイヨウナシ黒星病抵抗性と同様に、主働遺伝子である*Pse-c*(*pse-c*)以外にも抵抗性に影響する遺伝子座があることを示唆していると思われた。もう1つの原因としては、近親交配のために分離にひずみが生じた可能性が考えられる。‘白茂木’および‘長崎早生’はともに‘茂木’の子であるため、‘茂木’×‘白茂木’は戻し交雑、また、‘長崎早生’×‘白茂木’は半兄弟同士の交雑となり、ともに近親交配であった。

‘白茂木’の遺伝子型は劣性ホモであり、*pse-c*遺伝子を2個持つ。‘白茂木’は‘茂木’とある品種の交雑実生あるいは‘茂木’の自殖であることから、‘白茂木’の有する*pse-c*遺伝子の少なくとも片方は‘茂木’に由来すると考えられる(図3.1)。次に、75-142(‘大房’×‘茂木’)の種子親である‘大房’は、ともに優性ホモである‘田中’と‘楠’の交雑実生であり、その来歴から*pse-c*遺伝子を持たない(図3.1)ため、75-142の*pse-c*遺伝子も‘茂木’由来であると考えられる。また、‘長崎早生’は‘茂木’と‘本田早生’の交雑実生であるが、‘本田早生’は*pse-c*遺伝子を持たない(福田, 私信)ことから、‘長崎早生’の*pse-c*遺伝子も‘茂木’由来である可能性が高い。さらに、長崎3号は‘長

崎早生’と‘大房’の交雑実生で，‘大房’は前述のとおり優性ホモであるから，長崎 3 号の有する *pse-c* 遺伝子も‘長崎早生’由来である．一方，‘大正’は‘茂木’の枝変わりである（池田，1925）ことから，‘大正’の遺伝子も‘茂木’由来であると考えられる．以上のことから，本試験に供試した品種・系統の *pse-c* 遺伝子は，来歴不明の‘シャンパン’を除いて全て‘茂木’由来である可能性が高い（図 3.1）．

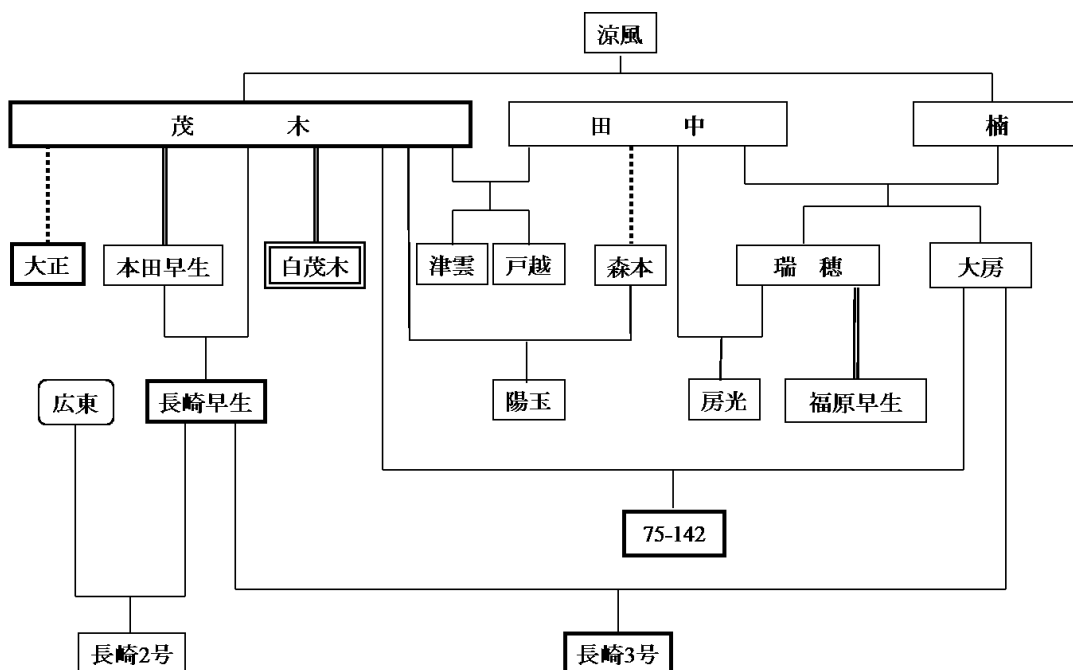


図3.1 日本で育成された品種の来歴図および*Pse-c*遺伝子座の遺伝子型

名前の枠が長方形の品種のうち，二重線，太線および一重線は遺伝子型がそれぞれ *pse-c/pse-c*，*Pse-c/pse-c* および *Pse-c/Pse-c* であることを示す．角丸の長方形の品種の遺伝子型は不明である．縦線のうち，破線および二重線はそれぞれ枝変わりおよび別の品種との交雑実生であることを示す．

本章第 2 節では，‘シャンパン’と罹病性品種の後代における抵抗性個体の分離を検討した．その結果，*pse-c* 遺伝子座からは抵抗性個体の出現が期待されない *Pse-c/Pse-c* 品種と‘シャンパン’ (*pse-c/pse-c*) との交雑においても抵抗性個体が出現したことから，‘シャンパン’の後代における C グループ菌抵抗性個体の分離状況は *pse-c* 遺伝子だけでは説明できず，これ以外の遺伝子も関与していることが明らかとなった．さらに，抵抗性個体の出現率が組合せにより大きく異なることから，*Pse-c* (*pse-c*) 座に関して遺伝子型が同一 (*Pse-c/Pse-c*) である罹病性品種間でも，後代に抵抗性個体を出現させる能力が異なるこ

とが示された。このように、同じ罹病性でも品種により抵抗性・罹病性個体の分離状況が異なることは、ニホンナシおよびチュウゴクナシの黒星病に対するえ死斑形成反応においても報告されている (Abe・Kotobuki, 1998b)。

以上のように、C グループ菌抵抗性は‘白茂木’の持つ単一の劣性遺伝子 *pse-c* に加えて1つもしくは複数のオリゴジーンあるいはポリジーンに支配されていると推定される。メロンつる割病 (*Fusarium oxysporum* f.sp. *melonis*) においても劣性遺伝子に加えて量的な抵抗性が報告されており (中住・平井, 2004), C グループ菌の抵抗性と類似している。また、リンゴやセイヨウナシの黒星病では優性の主働遺伝子とポリジーンに抵抗性が支配されているという報告がある (Abeら, 2000; Lambら, 1985)。

ビワ以外の多くの作物において、*Pseudomonas syringae* を病原体とする病害に対する抵抗性の遺伝に関する報告は多い。トマトの *P. syringae* pv. *tomato* に対する抵抗性 (Martinら, 1993), ダイズの *P. syringae* pv. *glycinea* に対する抵抗性 (Keen・Buzzell, 1991), トウモロコシの *P. syringae* pv. *syringae* Van Holl に対する抵抗性 (Xuら, 2009) およびキュウリの *P. syringae* pv. *lachrymans* に対する抵抗性 (Olczak-Woltmanら, 2009) はビワがんしゅ病 A グループ菌抵抗性や‘白茂木’の有する C グループ菌抵抗性と同様に主導遺伝子に支配されている。反対に、インゲンの *P. syringae* pv. *phaseolicola* に対する抵抗性 (Yaishら, 2006) やエンドウの *P. syringae* pv. *syringae* に対する抵抗性 (Fondevillaら, 2012) はポリジーン支配である。一方, Taylorら (1996) はインゲンの *P. syringae* pv. *phaseolicola* に対するレース特異的抵抗性は主働遺伝子に支配されているが, レース非特異的抵抗性は量的遺伝であると報告している。‘シャンパン’が3つのグループ菌すべてに抵抗性であることを考慮すれば, レース非特異的抵抗性を備えているのかもしれない。

C グループ菌に対する抵抗性・罹病性の評価は黒褐色のがんしゅ状病斑の有無という質的なものであることから, C グループ菌抵抗性を閾値形質 (Falconer, 1981) とし, 1つもしくは複数のオリゴジーンまたはポリジーンによる量的な支配を想定した解析を行い, 各組合せにおける抵抗性個体の出現率を交雑親の能力の点から要因に分けて推定した。

‘シャンパン’がいずれの品種との交雑においても抵抗性個体を生み出す能力である GCA_c は, ‘シャンパン’と *Pse-c/Pse-c* 品種間の交雑では 0.407 と大きかったが, ‘シャンパン’と *Pse-c/pse-c* 品種間の交雑では 0.101 とかなり小さく, 両者は大きく異なった (表 3.7)。一方, PRS_E は, 優性ホモとの組合せでは 0, また, ヘテロとの組合せでは 0.5 と期待できることから, 今回の結果は, ‘シャンパン’は *Pse-c/pse-c* 品種との交雑では *pse-c* 遺伝子座から期待される抵抗性個体出現率を大きく向上させることはないが, *Pse-c/Pse-c* 品種との交雑ではその効果が著しく大きいことを示している。

次に、各品種の ($GCA_i + SCA_i$) について検討した。 ($GCA_i + SCA_i$) は今回得られたデータからは GCA_i と SCA_i に分割はできないが、育種を行う上で交雑親を選定するための情報としては ($GCA_i + SCA_i$) の推定値で十分である。なお、 ($GCA_i + SCA_i$) は減算 ($PRSE_i - PRSE - GCA_c$) により求めていることから、供試個体数による誤差等も含んだ値となっている。

‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* 品種の組合せにおいては ($GCA_i + SCA_i$) は-0.204 (‘陽玉’) から+0.189 (‘戸越’) の範囲であったが、最大の‘戸越’であっても GCA_c よりかなり小さかった (表 3.7)。このことは、組合せによって抵抗性個体の出現率は異なるものの、その差はそれほど大きくなく、また、 ($GCA_i + SCA_i$) の高い品種でも抵抗性個体の出現率に及ぼす効果は GCA_c に比べると大きくないことを示している。*Pse-c/Pse-c* 品種の中から抵抗性個体作出のための母本を選定する場合には、 ($GCA_i + SCA_i$) が大きく、出現率が他の品種よりも有意に多いと判定された‘戸越’や‘楠’は、効率的に抵抗性個体を獲得できるため優れた母本といえるが、反対に‘陽玉’や‘涼風’は獲得率が低いことに留意する必要がある。一方、その他の5品種については、各品種の ($GCA_i + SCA_i$) は第 3.5 表に示した信頼限界の大きさからもわかるように供試個体数に起因する誤差 (サンプリングエラー) を少なからず含んでいることから、いずれも大差がなく、 ($GCA_i + SCA_i$) を重視する必要はあまりないと考えられる。

‘シャンパン’ と *Pse-c/pse-c* の交雑では、 ($GCA_i + SCA_i$) は最大が‘長崎早生’の+0.089で、一方、最小が‘大正’の-0.138であると推定された (表 3.7)。最大値と最小値の差は‘シャンパン’ と *Pse-c/Pse-c* の交雑よりも明らかに小さかった。また、最大の‘長崎早生’でも 0.089 しかなく、 $PRSE (0.5)$ に比べるとかなり小さかった。このことは、*Pse-c/pse-c* の交雑では、 ($GCA_i + SCA_i$) は抵抗性個体の出現に及ぼす効果が小さいことを示している。したがって、*Pse-c/pse-c* の交雑においては *pse-c* 遺伝子の効果はかなり大きいのに対し、 ($GCA_i + SCA_i$) の効果は小さいため、 ($GCA_i + SCA_i$) は抵抗性個体作出のための母本の選定に際してあまり重要視する必要はないと思われる。

本章第 1 節では 3 組の、また、第 2 節では 2 組の正逆交雑が含まれていたが、いずれの正逆交雑間でも有意な差は認められなかったことから、C グループ菌に対する抵抗性個体の出現率は核遺伝子によって支配されていると考えられた。

C グループ菌に対する抵抗性には劣性の主働遺伝子 *pse-c* およびそれ以外の 1 つもしくは複数のオリゴジーンまたはポリジーンに支配されているため、優性の主働遺伝子に支配されている A グループ菌に比べると抵抗性品種の育成には困難が予想される。しかし、‘シャンパン’は、‘白茂木’との交雑では抵抗性個体が得られない *Pse-c/Pse-c* 品種間における組合せ能力が高く、これらの後代においても抵抗性個体が出現することが明らかになっ

た。抵抗性個体の出現率は組合せによって異なるが、‘白茂木’との交雑では抵抗性個体が出現しない品種との間でも単交雑で抵抗性個体を獲得できることから、抵抗性育種はこれまで以上に進展することが期待される。

一方で、少数の抵抗性素材を交雑親として育種を進めた場合、将来的にはブルーベリー (Lyrene, 1983) , カキ (Yamada, 1993) , ニホンナシ (Sato ら, 2008) などで認められているように近交弱勢が起こる懸念がある。したがって、‘白茂木’や‘シャンパン’とは遠縁の抵抗性育種素材を探索し、積極的に母本として利用する必要がある。

第4節 摘要

ビワがんしゅ病の A および B グループ菌だけでなく、C グループ菌にも抵抗性を有する完全な抵抗性品種を育成するため、C グループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を検討した。

1. C グループ菌抵抗性品種を効率的に育成するため、‘白茂木’の有する C グループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を検討した。24 組合せ 1062 個体の交雑実生に対して、C グループ菌懸濁液を付傷接種して抵抗性を検定したところ、‘白茂木’を含む抵抗性品種同士の交雑においては抵抗性のみが出現した。‘白茂木’と罹病性品種・系統間の交雑では、抵抗性および罹病性の両方が出現する場合と、罹病性のみが出現する場合とがあった。すなわち、罹病性品種・系統が‘茂木’、‘長崎早生’、長崎 3 号、‘大正’および 75-142 の組合せでは抵抗性および罹病性が出現し、その比率は 6 組合せ中 4 組合せで 1:1 に適合した。一方、罹病性品種・系統が‘福原早生’、‘房光’、‘ゴールドナゲット’、‘楠’、長崎 2 号、‘田中’、‘津雲’および‘陽玉’の組合せでは罹病性のみが出現した。罹病性品種同士の交雑では、‘茂木’×‘茂木’および‘大正’×‘大正’では抵抗性および罹病性が出現し、その比率はともに 1:3 に適合した。一方、それ以外の 5 組合せでは罹病性のみが出現し、抵抗性は出現しなかった。以上の結果から、‘白茂木’の有する C グループ菌に対する抵抗性は、単一の劣性遺伝子 (*pse-c*) に支配されていることが明らかになったが、一部には *pse-c* 遺伝子のみでは説明できない組合せも存在した。抵抗性品種である‘白茂木’および‘シャンパン’の遺伝子型は劣性ホモ (*pse-c/pse-c*) であり、罹病性の 13 品種・系統のうち‘茂木’など 5 品種・系統はヘテロ (*Pse-c/pse-c*) , 一方、‘福原早生’など 8 品種・系統は優性ホモ (*Pse-c/Pse-c*) と推定された。‘白茂木’およびヘテロ接合体 5 品種・系統の有する *pse-c* 遺伝子は‘茂木’に由来する可能性が高いと考えられた。
2. 1908 年頃にアメリカのカリフォルニアで育成された‘シャンパン’は、‘白茂木’などとは遠縁の C グループ菌抵抗性の有用な育種素材である。C グループ菌抵抗性品種を

効率的に育成するため、‘シャンパン’の後代におけるCグループ菌抵抗性個体の分離状況を検討した。‘シャンパン’と罹病性の12品種との14組合せ736個体の交雑実生に対して、Cグループ菌懸濁液を中肋に付傷接種し、抵抗性を検定した。‘シャンパン’(*pse-c/pse-c*)と罹病性品種(*Pse-c/Pse-c*)の交雑組合せでは、*Pse-c*(*pse-c*)遺伝子座からは抵抗性個体の出現が期待されないにもかかわらず、全ての組合せにおいて抵抗性および罹病性の両方が出現した。抵抗性個体の出現率は組合せによって大きく異なり、0.203~0.596まで大きな差が認められ、平均は0.407であった。また、‘シャンパン’と罹病性品種(*Pse-c/pse-c*)の組合せにおいても、抵抗性および罹病性個体は分離し、抵抗性個体の出現率は0.463~0.701の範囲にあり、平均は0.601であった。これらの組合せでは抵抗性個体と罹病性個体が1:1で分離することが期待されるが、4組合せ中2組合せでは仮説に適合しなかった。以上の結果から、Cグループ菌に対する抵抗性は*pse-c*遺伝子以外の1つあるいは複数のオリゴジーンあるいはポリジーンに支配されている閾値形質と考えることができる。抵抗性個体の出現率は表現型および*Pse-c*(*pse-c*)遺伝子座の遺伝子型だけでは予測できないため、‘シャンパン’の一般組合せ能力(GCA_c 、いずれの組合せにおいても発揮される能力)を求めたところ、*Pse-c/Pse-c*品種との組合せでは0.407と高く、一方、*Pse-c/pse-c*品種との組合せでは0.101とかなり小さかった。罹病性品種の一般組合せ能力および特定組合せ能力(ある特定の組合せにおいて発揮される能力)の和($GCA_i + SCA_i$)を求めたところ、*Pse-c/Pse-c*品種では最小は‘陽玉’の-0.204、また、最大は‘戸越’の+0.189であり、品種間で変異が認められたが、*Pse-c/pse-c*品種では-0.138~+0.089の範囲にあり、品種による差は小さかった。

第4章 近年国内で育成あるいは海外から導入された品種・系統のビワがんしゅ病抵抗性

これまでに、Bグループ菌抵抗性はメンデル遺伝のような比較的単純な遺伝であることが示唆されている（森田ら，1985）。一方，本研究では，第2章において，Aグループ菌に対する抵抗性は1対の主働遺伝子*Pse-a*が関与し，抵抗性が優性であること，および*Pse-a*遺伝子座に関する遺伝子型が明らかになっている。また，第3章ではCグループ菌に対する抵抗性は劣性の抵抗性遺伝子*Pse-c*に加え，1つまたは複数のオリゴジーンあるいはポリジーンが関与する量的遺伝であること，および，*Pse-c*遺伝子座に関する遺伝子型，あるいは，‘シャンパン’との交雑における組合せ能力が明らかになった。その結果，A～Cの各グループ菌に対する抵抗性個体を獲得するために交雑親の選定が合理的に行えるようになった。抵抗性が優性であるAおよびBグループ菌抵抗性については，育種素材が多く存在し，抵抗性個体の獲得は容易である。一方，Cグループ菌については育種素材が‘シャンパン’および‘白茂木’あるいはそれらの後代と少ないため，抵抗性個体が得にくいだけでなく，将来の近交弱勢が懸念される。したがって，ビワがんしゅ病抵抗性育種を推進するためには，育種素材となる遺伝資源の抵抗性を評価し，優良な抵抗性素材を探索することが非常に重要である。しかしながら，近年に育成あるいは導入された品種・系統については抵抗性が不明なものが多い。

そこで，本章ではビワがんしゅ病抵抗性育種素材を探索し，抵抗性育種を効率的に進めるために，主に森田（1988）の報告以降に育成，あるいは海外から導入された品種・系統の各グループ菌に対する抵抗性を明らかにした。

第1節 わが国の育成品種におけるビワがんしゅ病抵抗性

材料および方法

材料には国内で育成された9品種を供試した（表4.1）。‘土肥’を除く8品種は森田（1988）の報告以降に国内で育成された品種である。また，一作品種については，すでに交雑親に用いられているもの，あるいは，抵抗性が明らかになっているものもあるが，確認のために本実験に供試した。各品種のポット苗1樹を供試して，温室内において中肋に対する付傷接種を行った。接種に用いた病原菌として，Aグループ菌は第1章第2節，Bグループ菌は第1章第1節，また，Cグループ菌は第1章第3節と同一の菌株を用いた。また，病原菌の培養，接種方法および抵抗性の判定は第1章第2節と同様に行った。

表4.1 供試した国内育成品種の育成者および来歴

品種	英名	導入先・育成者	来歴
はるたより	Harutayori	長崎県農林技術開発センター果樹研究部門	‘長崎早生’ × 77-856 ^z
なつたより	Natsutayori	長崎県果樹試験場 ^y	‘長崎早生’ × ‘福原早生’
麗月	Reigetsu	長崎県果樹試験場	‘森尾早生’ × ‘広東’
涼峰	Ryohou	長崎県果樹試験場	‘楠’ × ‘茂木’
涼風	Suzukaze	長崎県果樹試験場	‘楠’ × ‘茂木’
田茂	Tamo	谷川富保（香川県小豆郡土庄町）	‘茂木’の自然交雑実生 [?]
土肥	Toi	石原重兵衛（静岡県田方郡土肥町）	中国のビワの実生
富房	Tomifusa	千葉県暖地園芸試験場 ^x	‘津雲’ × ‘瑞穂’
陽玉	Yougyoku	長崎県果樹試験場	‘茂木’ × ‘森本’

^z ‘津雲’ × ‘シャンパン’

^y 現 長崎県農林技術開発センター果樹研究部門

^x 現 千葉県農林総合研究センター暖地園芸研究所

結 果

検定した品種の各グループ菌に対する抵抗性を表4.2に示した。Aグループ菌に対しては、近年育成された‘はるたより’，‘なつたより’，‘麗月’および‘涼峰’は抵抗性であったが、他の4品種は罹病性であった。

Bグループ菌に対して抵抗性を有する品種はAグループ菌の場合と同様に‘はるたより’，‘なつたより’，‘麗月’および‘涼峰’で、他の4品種は罹病性であった。

Cグループ菌に対しては、抵抗性品種は2014年に品種登録された‘はるたより’のみで、それ以外の8品種は全て罹病性であった。

A，B両グループ菌に対する抵抗性を検定した7品種はいずれも両グループ菌の抵抗性反応が一致した。

表4.2 国内育成品種のビワがんしゅ病の各グループ菌に対する抵抗性

品種	ビワがんしゅ病菌のグループ		
	A	B	C
はるたより	抵抗性	抵抗性	抵抗性
なつたより	抵抗性	抵抗性	罹病性
麗月	抵抗性	抵抗性	罹病性
涼峰	抵抗性	抵抗性	罹病性
涼風	罹病性	罹病性	罹病性
田茂	— ^z	罹病性	罹病性
土肥	罹病性	罹病性	罹病性
富房	罹病性	—	罹病性
陽玉	罹病性	罹病性	罹病性

^z 未判定

第2節 海外導入品種・系統におけるビワがんしゅ病抵抗性

材料および方法

材料には森田（1988）の報告以降に海外から導入した品種・系統を中心とする45品種・系統を供試した（表4.3）。温室等で栽培されている各品種・系統のポット苗1樹について、中肋に対する付傷接種を行った。接種源には前節と同一のものを用いた。また、病原菌の培養、接種方法および抵抗性の判定は第1章第2節と同様に行った。

結 果

検定した品種・系統の各グループ菌に対する抵抗性を表4.4に示した。Aグループ菌については、23品種・系統が抵抗性であり、一方、18品種・系統が罹病性であった。導入先ごとにみると、中国から導入した21品種・系統では抵抗性が8品種・系統、罹病性が13品種・系統であり、極端な偏りは認められなかった。イスラエルおよびベトナムから導入した品種・系統では、罹病性はそれぞれ1品種・系統のみであったのに対し、抵抗性がそれぞれ4品種・系統および5品種・系統で、抵抗性の方が明らかに多かった。一方、ギリシャから導入した品種・系統では、抵抗性が3品種・系統に対して罹病性が2品種・系統であった。

Bグループ菌については、抵抗性は25品種・系統、罹病性は16品種・系統であった。導入先ごとにみると、中国から導入した品種・系統では、抵抗性が9品種・系統、罹病性が11品種・系統で、Aグループ菌と同様に大きな偏りは認められなかった。イスラエルおよびベトナムから導入した品種・系統では、罹病性はともに1品種・系統ずつであったのに対し、抵抗性はそれぞれ5品種・系統および6品種・系統でAグループ菌の場合と同様に抵抗性の方が多かった。一方、ギリシャから導入した品種・系統では、抵抗性、罹病性ともに2品種・系統ずつであった。

Cグループ菌についてはA、B両グループ菌と異なり、45品種・系統中42品種・系統が罹病性で、抵抗性は中国から導入した‘霞楼白蜜’、ベトナムから導入したベトナムNo.4およびギリシャから導入したギリシャ87-58のわずか3品種・系統のみであった。これらの3品種・系統のうち、‘霞楼白蜜’およびベトナムNo.4はA、BおよびCの3グループ菌すべてに抵抗性であり、また、ギリシャ87-58はBグループ菌については未判定であるが、AおよびCグループ菌いずれにも抵抗性であった。

A、B両グループ菌に対する抵抗性を検定した39品種・系統のうち、Aグループ菌には罹病性、Bグループ菌には抵抗性を示した‘細叶橡墩’を除く38品種・系統では抵抗性反応が一致した。

表4.3 供試した海外導入品種・系統の導入先

品種・系統	英名	導入先
白玉	Bai yu	中国
坂紅	Ban hong	中国
宝株	Bao zhu	中国
荸薺白	Bi qi bai	中国
長紅3号	Chang hong 3 hao	中国
大紅枹	Da hong pao	中国
大鐘	Da zhong	中国
大叶橡墩	De ye xiang dun	中国
紅柑本	Hong gan ben	中国
后山晚熟	Hou shan wan shou	中国
華宝2号	Hua bao 2 hao	中国
夾脚	Jia jiao	中国
梅花霞	Mei hau xia	中国
青種	Qing zhong	中国
埼玉-下村	Saitama-Shimomura	中国
上海枇杷	Shang hai pi pa	中国
晚紅	Wan hong	中国
細叶橡墩	Xi ye xiang dun	中国
霞楼	Xia lou	中国
霞楼白蜜	Xia lou bai mi	中国
早黄	Zao huang	中国
アッコ 1	Akko 1	イスラエル
アッコ 13	Akko 13	イスラエル
ヘッズマムス	Heads mamuth	イスラエル
サクセス	Success	イスラエル
イエフダ	Yehuda	イスラエル
ジキム	Zikim	イスラエル
ズリフィン 8	Zrifin 8	イスラエル
ベトナム No.1	Vietnamese loquat No.1	ベトナム
ベトナム No.3	Vietnamese loquat No.3	ベトナム
ベトナム No.4	Vietnamese loquat No.4	ベトナム
ベトナム No.6	Vietnamese loquat No.6	ベトナム
ベトナム No.7	Vietnamese loquat No.7	ベトナム
ベトナム No.8	Vietnamese loquat No.8	ベトナム
ベトナム No.10	Vietnamese loquat No.10	ベトナム
ギリシャ 87-58	Greece loquat 87-58	ギリシャ
ギリシャ 87-67	Greece loquat 87-67	ギリシャ
ギリシャ 87-68	Greece loquat 87-68	ギリシャ
ギリシャ 87-69	Greece loquat 87-69	ギリシャ
ギリシャ 87-70	Greece loquat 87-70	ギリシャ
アドバンス	Advance	アメリカ
ビッグジム	Big Jim	アメリカ
ペルシェ	Peluche	スペイン
メキシコ No.1	Mexican loquat No.1	メキシコ
ストロベリー	Strawberry	不明

表4.4 海外導入品種・系統のビワがんしゅ病の各グループ菌に対する抵抗性

品種・系統	ビワがんしゅ病菌のグループ		
	A	B	C
白玉	抵抗性	抵抗性	罹病性
坂紅	抵抗性	抵抗性	罹病性
宝株	罹病性	罹病性	罹病性
葶薺白	罹病性	罹病性	罹病性
長紅3号	罹病性	罹病性	罹病性
大紅袍	罹病性	罹病性	罹病性
大鐘	罹病性	— ^z	罹病性
大叶橡墩	罹病性	罹病性	罹病性
紅柑本	罹病性	罹病性	罹病性
后山晩熟	罹病性	罹病性	罹病性
華宝2号	罹病性	罹病性	罹病性
夾脚	抵抗性	抵抗性	罹病性
梅花霞	罹病性	罹病性	罹病性
青種	抵抗性	抵抗性	罹病性
埼玉-下村	抵抗性	抵抗性	罹病性
上海枇杷	抵抗性	抵抗性	罹病性
晩紅	罹病性	罹病性	罹病性
細叶橡墩	罹病性	抵抗性	罹病性
霞楼	抵抗性	抵抗性	罹病性
霞楼白蜜	抵抗性	抵抗性	抵抗性
早黄	罹病性	罹病性	罹病性
アッコ 1	抵抗性	抵抗性	罹病性
アッコ 13	抵抗性	抵抗性	罹病性
ヘッズマムス	—	—	罹病性
サクセス	—	抵抗性	罹病性
イエフダ	抵抗性	抵抗性	罹病性
ジキム	抵抗性	抵抗性	罹病性
ズリフィン 8	罹病性	罹病性	罹病性
ベトナム No.1	罹病性	罹病性	罹病性
ベトナム No.3	抵抗性	抵抗性	罹病性
ベトナム No.4	抵抗性	抵抗性	抵抗性
ベトナム No.6	—	抵抗性	罹病性
ベトナム No.7	抵抗性	抵抗性	罹病性
ベトナム No.8	抵抗性	抵抗性	罹病性
ベトナム No.10	抵抗性	抵抗性	罹病性
ギリシャ 87-58	抵抗性	—	抵抗性
ギリシャ 87-67	罹病性	罹病性	罹病性
ギリシャ 87-68	抵抗性	抵抗性	罹病性
ギリシャ 87-69	抵抗性	抵抗性	罹病性
ギリシャ 87-70	罹病性	罹病性	罹病性
アドバンス	罹病性	罹病性	罹病性
ビッグジム	—	—	罹病性
ペルシエ	抵抗性	抵抗性	罹病性
メキシコ No.1	抵抗性	抵抗性	罹病性
ストロベリー	抵抗性	抵抗性	罹病性

^z 未判定

第3節 考察

病害抵抗性育種を行う上で、種、品種の抵抗性を評価して抵抗性素材を探索することは極めて重要であり、多くの果樹において各種病害に対する抵抗性の品種間差異が明らかにされている（阿部・栗原，1993；阿部ら，1999；Abeら，2010；家城・澤田，1992；石黒ら，2005；石澤ら，1992；Koizumi・Kuhara，1982；Konoら，2012；三宅ら，1999；Suesadaら，2013）。ビワがんしゅ病では、森田（1988）が国内の在来品種や野生種、あるいは海外導入品種などビワ49品種・系統についてA、BおよびCグループ菌を付傷接種し、グループ菌ごとに抵抗性を検定した。その結果、AおよびBグループ菌に対しては‘茂木’と近縁な品種群には罹病性品種が多かったが、それ以外の品種群には国内外を問わず抵抗性品種が多いことを明らかにした。また、第2章の結果でもAグループ菌に対する抵抗性品種は国内外品種や育成系統などに比較的多かった。第4章においてもこれらの結果と同様、AおよびBグループ菌に関してはあらゆる導入先において抵抗性品種・系統が存在し、両グループ菌に対する抵抗性品種・系統は世界各地に存在していることが改めて示された。Fukudaら（2013）は国内外の品種・系統や国内の野生種など本試験に供試した品種・系統を含むビワ118品種・系統についてSSRマーカーによりビワ品種・系統の遺伝的多様性を検討した。その結果、ビワの栽培品種は国内品種および中国からの導入品種で構成するクラスターと、中国以外の国からの導入品種・系統が構成するクラスターの2つに分かれることを明らかにしている。本試験で供試したAおよびBグループ菌に対する抵抗性品種・系統は両方のクラスターに含まれることから、両グループ菌に対する抵抗性品種・系統は特定の品種・系統群に偏っているわけではないことが示唆される。

第4章において、A、B両グループ菌に対する抵抗性は、両グループ菌を検定した46品種・系統のうち中国から導入した‘細葉椶櫚’では異なったが、それ以外の45品種・系統で一致した。森田（1988）の報告においても同様の傾向が認められており、両グループ菌に対する抵抗性機構は同一あるいは極めて類似している可能性が高い。

これまでのところ、Cグループ菌に対する抵抗性育種素材としては‘シャンパン’と‘白茂木’の2品種が存在し、Cグループ菌に対する抵抗性育種は両品種およびその後代系統を母本として進められているが、母本の数極めて限られているため、将来、世代が進めば近交弱勢が生じることが懸念されている。したがって、Cグループ菌に対する抵抗性を有する多様な素材を選抜、利用することは極めて重要である。本試験に供試した国内育成品種のうち、ほとんどの品種は罹病性であったが、2014年に品種登録された‘はるたより’は抵抗性であった。本品種は、AおよびBグループ菌に対しても抵抗性を有するため、経済

栽培品種で初めての3グループ菌全てに抵抗性を有する品種として価値が高い。さらに、果実品質も優れるため（稗圃ら，2013），抵抗性母本としても有用であると思われた。

一方，海外から導入した品種・系統では，45品種・系統中3品種・系統がCグループ菌抵抗性と判定された。これらの品種・系統は，抵抗性育種の交雑母本が‘シャンパン’と‘白茂木’に偏っていたCグループ菌抵抗性育種において遺伝的変異の拡大に寄与すると思われる。その中でも‘霞楼白蜜’は，果実は小さいものの，甘味が強く肉質も柔軟で食味が優れている（中山ら，2010）ため，Cグループ菌抵抗性育種の交雑母本として非常に有用である。今後は，本品種の有する抵抗性の遺伝様式を解明する必要がある。

第4節 摘要

ビワの育種においてビワがんしゅ病抵抗性素材を探索し，抵抗性品種を効率的に育成するため，近年に国内で育成された9品種および海外から導入された45品種・系統のビワがんしゅ病抵抗性を明らかにした。

1. 54品種・系統のポット苗を供試して，幼葉裏面の中肋部にビワがんしゅ病のA，BおよびCの各グループ菌懸濁液を昆虫針で付傷接種し，黒褐色のがんしゅ状病斑の形成の有無により抵抗性と罹病性に判定した。
2. 国内育成品種では，AおよびBグループ菌に対しては，検定した8品種のうち‘はるたより’，‘なつたより’，‘麗月’および‘涼峰’は抵抗性を有していたが，他の4品種は罹病性であった。一方，Cグループ菌に対しては，‘はるたより’のみが抵抗性であったが，他の8品種はいずれも罹病性であった。‘はるたより’は3グループ菌全てに抵抗性を有する，初の経済栽培品種として画期的な品種である。
3. 海外導入品種・系統では，Aグループ菌に対しては調査した41品種・系統のうち，23品種・系統が抵抗性，18品種・系統が罹病性であった。Bグループ菌に対しては41品種・系統のうち25品種・系統が抵抗性，16品種・系統が罹病性であった。Cグループ菌に対しては，45品種・系統中42品種・系統が罹病性で，抵抗性品種・系統は‘霞楼白蜜’，ベトナムNo.4およびギリシャ87-58のわずか3品種・系統のみであった。これらの品種・系統は育種素材として極めて貴重であると思われた。
4. A，B両グループ菌に対する抵抗性は，両グループ菌とも接種検定した46品種・系統のうち，‘細叶橡墩’を除く45品種・系統で一致した。したがって，両グループ菌に対する抵抗性機構は同一あるいは極めて類似している可能性がある。
5. A，B両グループ菌に対する抵抗性品種・系統は特定の品種群に偏っているわけではなく，国内外の品種・系統群に広く分布していることが示唆された。

第5章 総合考察

わが国におけるビワの栽培は西日本の西南暖地を中心に 22 県で行われており、2011 年時点の栽培面積は 1,419ha である（農林水産省平成 23 年産特産果樹生産動態等調査, 2013）。一方、品種構成をみると、‘茂木’が最も多く、全体の 52.1%を占めている。次いで、‘長崎早生’の 16.6%、‘田中’の 15.4%、‘大房’が 6.9%となっている。このうち、‘茂木’および‘田中’は 100 年以上前に誕生した品種であるにもかかわらず、未だにそれぞれ西日本および東日本の主力品種で、両者で全国の栽培面積の 2/3 を占めている。このように、古い在来品種が主力品種の座に現在まで君臨し続けている果樹は非常に珍しい。

ビワの交雑育種は 1917 年に当時の農林省農事試験場園芸部で谷川利善らによって行われたのが始まりである（月川, 1971）。3 年間で約 8,000 本の実生を養成し、その後選抜が行われた結果、1936 年に‘津雲’および‘瑞穂’、やや遅れて‘戸越’が発表された（月川, 1971）。また、戦後の 1967 年に‘大房’が命名、登録された（岩崎, 1967）。これらのうち、大果の‘瑞穂’および幼果の耐寒性の高い‘大房’は千葉県を中心に普及した。特に、‘大房’は今では千葉県の栽培面積の 57%を占める主力品種となっている（農林水産省平成 23 年産特産果樹生産動態等調査, 2013）。

戦後になると、千葉県では 1947 年より育種事業が開始され、大果性、良食味性、耐寒性、無核性などを備え、既存品種とは熟期の異なる品種を目指して行われた結果、これまでに‘里見’、‘房光’（中井ら, 1990）、‘富房’（中井ら, 1994）、‘房姫’（八幡ら, 1994）および‘希房’（八幡ら, 2005）の 5 品種が育成された。一方、長崎県では 1953 年よりビワ育種に取り組み始め、‘長崎早生’（村松ら, 1976）および‘白茂木’（一瀬ら, 1982）が育成された。また、1973 年に農林水産省指定試験事業のびわ育種指定試験地が長崎県果樹試験場に設置されて以降は、大果性、良食味性、耐病性などを備え、既存品種とは熟期の異なる品種を目標に本格的な育種が開始された。これらの育種目標の中で、大果性および良食味性は千葉県と共通であるが、耐病性は、温暖多雨の気象条件下で病害、とりわけビワがんしゅ病の発生が深刻な長崎県における育種目標として特徴的なものである（Nesumi, 2006）。

ビワがんしゅ病については、長崎県果樹試験場の森田昭によって生態的・病理的な研究が精力的に行われ、防除技術が確立された。また、各グループ菌に対する抵抗性の品種間差異や B グループ菌に対する抵抗性の遺伝など、育種的側面についても検討がなされた。しかし、1999 年に品種登録された‘涼風’および‘陽玉’は大果性および良食味性は既存

品種と比較して改良が認められるが（寺井ら，2001），第4章で明らかになったように，両品種とも‘長崎早生’や‘茂木’と同様にA，BおよびCグループ菌のいずれに対しても罹病性であるなど，ビワがんしゅ病抵抗性については改良されたとは言い難い．このように，育種的研究がすでに取り組みられていたにもかかわらず，ビワがんしゅ病抵抗性の改良が大果性などよりも遅れた理由の1つは，抵抗性個体の選抜を育種システムに組み込むための諸条件が整っていなかったことが考えられる．すなわち，ビワの育種においてビワがんしゅ病抵抗性により選抜を行うには，幼苗期において大量の個体を，しかも，定植までの短期間で検定する必要があるが，新梢に付傷接種を行う既知の接種法（森田，2005）では供試個体の大きさおよび労力面などから困難であった．本研究において，葉齢IVの幼葉に対して，裏面の中肋に付傷接種を行い，接種後50～60日に抵抗性を判定することで，抵抗性個体を精度よく選抜できることを明らかにした．また，圃場定植前の幼苗期の接種検定の結果は，結実期における結果とほぼ完全に一致することから，幼苗期における早期選抜は可能であること，さらに，抵抗性が果実諸形質とは独立して遺伝していることを明らかにした．以上のように，育種システムに組み込むための前提条件をクリアしたことから，幼苗期における抵抗性個体の早期選抜法を確立できた．

実際のビワ育種における抵抗性個体の早期選抜では，圃場定植前の幼苗期にA，BおよびCの3グループ菌全てに抵抗性を有する個体を選抜しなければならない．AおよびBグループ菌に対しては，ほとんどの品種で抵抗性反応が一致することから，実質的にはAおよびCの両グループ菌に抵抗性を有する個体を選抜すればよい．しかし，接種時期は通常春と秋に限られること，および播種した翌年秋には圃場に定植することを考慮すると，幼苗期の接種回数は1～2回しかないため，定植前に両グループ菌に接種検定することは困難なことが予想される．Aグループ菌については，抵抗性と連鎖するDNAマーカーが開発されている（石本ら，2014；福田ら，2005；Fukudaら，2014）ので，播種当年にAグループ菌抵抗性個体をDNAマーカーを利用して選抜し，選抜した個体について圃場定植までの間に付傷接種によりCグループ菌抵抗性個体を選抜するという方法が実用的である．

抵抗性個体を獲得するためには抵抗性品種を交雑親に用いることは当然であるが，抵抗性品種を親に用いても，後代に抵抗性個体が得られなかったという例は少なくない．したがって，抵抗性個体を効率的に獲得するためには，その遺伝様式を明らかにする必要がある．これまでに，ビワがんしゅ病ではBグループ菌に対する抵抗性の遺伝はすでに検討されている（森田ら，1985）．しかし，AおよびCグループ菌に対する抵抗性については解明されていない．そこで，本研究では，まず，Aグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を検討した．その結果，Aグループ菌抵抗性は単一の優性遺伝子 *Pse-a* によって支配されて

いること、および抵抗性品種・系統は多く存在することを明らかにした。したがって、A グループ菌抵抗性個体を獲得するのは容易であると思われた。また、B グループ菌に対する抵抗性もメンデル遺伝のような比較的単純な遺伝であることが示唆されている(森田ら, 1985) とともに、抵抗性品種も多い(森田, 1980 ; 1988) ことから、A グループ菌と同様に抵抗性個体を獲得するのは容易であると思われた。実際、第4章で明らかになったように、近年育成された‘麗月’、‘涼峰’および‘なつたより’はA およびB グループ菌に対して抵抗性を有し、抵抗性育種が進展したと言える。

次いで、C グループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を解明しようとした。始めに、‘白茂木’の有する抵抗性の遺伝を検討し、C グループ菌抵抗性は単一の劣性遺伝子 *pse-c* によって支配されていることを明らかにした。併せて、供試した品種・系統の遺伝子型も明らかにし、抵抗性品種(‘白茂木’および‘シャンパン’)およびヘテロ接合体(‘茂木’など5品種・系統)を交雑親とすることで、A およびB グループ菌抵抗性の場合ほど容易ではないものの、抵抗性個体を獲得できると思われた。しかし、これらの抵抗性品種およびヘテロ接合体のうち、‘シャンパン’を除く6品種・系統の *pse-c* 遺伝子はいずれも‘茂木’に由来することが示唆された。さらに、‘白茂木’および今回供試したヘテロ接合体5品種・系統のうち、供試していない75-142を除く4品種・系統は、SSR分析により互いに遺伝的に極めて近縁であることが明らかにされている(Fukudaら, 2013)ことを考慮すると、これらの品種・系統同士を交雑親として育種を進めた場合、多様な特性を備えた品種の育成は期待できない。例えば、これらの品種・系統はいずれも果形が長卵であるため、これらの品種・系統同士の後代からは果形が円や短卵の個体は出現しにくいことが予想される。したがって、‘シャンパン’のように、‘白茂木’や‘茂木’などとは遠縁(Fukudaら, 2013)の抵抗性育種素材を積極的に母本として利用する必要がある。

そこで、次に‘シャンパン’と罹病性品種との後代におけるC グループ菌抵抗性個体の分離状況について詳細に検討した。その結果、C グループ菌抵抗性は *pse-c* 遺伝子座だけでは説明できない量的形質であり、*pse-c* 遺伝子以外のオリゴジーンあるいはポリジーンが関与している可能性があることを明らかにした。また、*Pse-c/Pse-c* 品種間の交雑における‘シャンパン’の一般組合せ能力 (GCA_c) は0.407と大きいため、‘シャンパン’を母本とすることで、いかなる罹病性品種との交雑においてもある程度の割合で抵抗性個体を獲得することができ、特に ($GCA_i + SCA_i$) の大きい‘戸越’や‘楠’では他の品種よりも高い確率で獲得できることが明らかになった。以上のように、‘シャンパン’を親とすることで、‘白茂木’との交雑では後代に抵抗性が出現しない *Pse-c/Pse-c* 品種との交雑においても抵抗性個体を獲得できるため、*Pse-c* 遺伝子座における遺伝子型を考慮することなく交

雑親を選択することが可能となった意義は大変大きい。また、単一遺伝子による抵抗性の場合、新たな菌系の出現による抵抗性の崩壊が起きやすい（Kiyosawa, 1982 ; Parisi ら, 1993）が、今回 *pse-c* 以外の相加的な効果を有する抵抗性遺伝子の存在が明らかになったため、‘シャンパン’を交雑親として利用することで、抵抗性崩壊の可能性は低くなると思われる。‘シャンパン’は‘白茂木’や‘長崎早生’など、‘茂木’由来の *pse-c* を有する品種・系統に比べると果実品質は劣るものの、これらの母本よりも早熟性である（長門ら, 1996）ことから、熟期の多様な C グループ菌抵抗性品種育成のために有用な育種素材と考えられる。さらに、第 2 章で明らかになったように、A グループ菌に対する抵抗性遺伝子 *Pse-a* の優性ホモ接合体であることも抵抗性育種素材として有利な点である。ただし、‘シャンパン’は自家不和合性であるとともに（Morton, 1987）、一部の品種とは交雑不和合性（石本ら, 2014）であることに注意が必要である。

これまでに明らかにされていた B グループ菌に対する抵抗性に加え、今回 A および C グループ菌に対する抵抗性の遺伝様式が解明された結果、各グループ菌に対する抵抗性個体を効率的に獲得できるようになった。その一方で、ビワの育種では大果性、良食味性など、基本的な特性はもちろんのこと、その他、幼果の耐寒性、日持ち性、わい性など、ビワがんしゅ病抵抗性以外の目標も多い。最近では、健康ブームから機能性成分高含有や、地球温暖化に対応した高温による果皮障害耐性、さらには、自家和合性など、育種目標は多様化している。そのため、各育種目標に対応した特性を有する多様な抵抗性素材が必要である。特に、もともと抵抗性素材が少ない C グループ菌抵抗性の育種素材を探索することの意義は大きい。今回、近年国内で育成された品種について、ビワがんしゅ病抵抗性の各グループ菌に対する抵抗性を検定した結果、A および B グループ菌については供試品種の半分に当たる 4 品種が抵抗性であった。特に、長崎県果樹試験場（現：長崎県農林技術開発センター果樹研究部門）育成の品種についてみると、1999 年に品種登録された‘涼風’および‘陽玉’は前述のとおり罹病性であったが、2005 年以降に品種登録された‘はるたより’、‘なつたより’、‘麗月’および‘涼峰’はいずれも A および B グループ菌抵抗性である。これらの品種は既存品種に比べ、食味、大果性なども改善されており（稗圃ら, 2008 ; 2009 ; 2013 ; 寺井ら, 2007）、A および B グループ菌抵抗性と優れた果実品質を併せ持つ品種の育成が成功したと言える。一方、C グループ菌については、供試した 9 品種のうち 2014 年に品種登録された‘はるたより’のみが抵抗性であった。この品種は A および B グループ菌抵抗性も有するため、経済栽培品種としては初めての完全な抵抗性品種であり（表 4.2）、長年のビワがんしゅ病抵抗性育種が実を結んだ、画期的な品種である。また、果実品質も優れるため、抵抗性母本としても非常に利用価値が高く、今後の抵抗性

育種が大きく進展することが期待される。‘はるたより’は‘長崎早生’（‘茂木’×‘本田早生’）および77-856（‘津雲’×‘シャンパン’）の交雑実生で、両親はそれぞれ‘茂木’および‘シャンパン’の後代であることから、互いに遺伝的に遠縁な両品種の後代を用いることで、3グループ菌全てに抵抗性を有する完全な抵抗性とともにより優れた果実品質をともに備えた優良品種を育成できることが裏付けられた。

海外から導入された45品種・系統について各グループ菌抵抗性を検定したところ、AおよびBグループ菌では多くの抵抗性素材が得られた。一方、Cグループ菌では、抵抗性と判定されたのは、‘霞楼白蜜’、ベトナムNo.4およびギリシャ87-58のわずか3品種・系統のみであった。このうち、ベトナムNo.4およびギリシャ87-58の果実形質は野生種に近いもので、育種素材としては利用しにくい。しかし、‘霞楼白蜜’は果実は大きくはないものの、果肉が緻密で軟らかく、かつ、甘味が強く品質が優れる（中山ら、2010）ため、この品種を抵抗性母本として利用することで、良食味の抵抗性品種の育成が可能となると思われる。

これまで、ビワがんしゅ病の生態的・病理的研究の成果を実際のビワ育種へ応用することができておらず、ビワがんしゅ病抵抗性の改良があまり進展していなかったが、本研究により、多様な抵抗性素材の選抜、合理的な交雑計画による抵抗性個体の効率的な獲得および早期選抜が可能となった。したがって、本研究はビワがんしゅ病抵抗性品種の育成に大きく貢献する成果であると言える。

総摘要

ビワがんしゅ病 (*Pseudomonas syringae* pv. *eriobotryae*) はわが国のビワ [*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.] 栽培における最重要病害で、現在のところ、すべてのグループ菌に抵抗性を有する経済栽培品種は存在しないことから、ビワがんしゅ病抵抗性はビワ育種の重要な育種目標の1つである。そこで、ビワがんしゅ病抵抗性個体の選抜をビワの育種システムに組み込むため、接種検定の判定時期、抵抗性と樹齢の関係、抵抗性と果実形質の関係などを検討し、幼苗検定による抵抗性個体の早期選抜法を確立した。また、抵抗性個体を効率的に獲得するために、AおよびCグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を明らかにした。さらに、将来、限られた抵抗性素材の反復利用による近交弱勢を回避するため、新たな抵抗性素材の探索を行った。

1. ビワの育種においてビワがんしゅ病抵抗性品種を効率的に育成するために、幼苗検定による早期選抜の可能性について検討した。葉齢IVの幼葉（展葉完了時の30～40%展葉した幼葉）の裏面の中肋に菌懸濁液を付傷接種し、接種後50～60日に抵抗性を判定することで幼苗においても抵抗性個体を精度よく選抜できた。

82個体の交雑実生について、幼苗期（3年生）および結実期（6年生）の2回にわたってAグループ菌を幼葉の中肋に付傷接種し、抵抗性を検定したところ、ほぼ全ての個体において、2回の検定結果が一致したため、幼苗期の接種により抵抗性個体を選抜できることが明らかになった。

抵抗性と罹病性が分離した家系を供試して、果実諸形質について両群間の差異を検定したところ、いずれのグループ菌に対しても抵抗性と果実諸形質の間に明確な遺伝的關係は認められず、両者は独立して遺伝していることが示唆された。したがって、幼苗期に抵抗性個体を早期選抜しても果実品質の優れた品種を育成できることが明らかになった。

2. ビワがんしゅ病抵抗性個体を効率的に獲得するため、中肋への付傷接種による抵抗性検定法を用いてAグループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を検討した。

抵抗性品種同士の交雑において、少なくとも片親が‘シャンパン’あるいは‘福聚院’である組合せではすべての個体が抵抗性と判定された。一方、両品種を含まない交雑組合せでは、抵抗性と罹病性が3: 1に分離した。抵抗性品種と罹病性品種・系統間の交雑においても、少なくとも片親が‘シャンパン’あるいは‘福聚院’の場合にはすべての個体が抵抗性と判定されたのに対し、それ以外の組合せでは抵抗性と罹病性が1: 1の比率で出現した。罹病性同士の交雑では、すべての組合せで罹病性個体のみが出現した。

以上の結果から、Aグループ菌に対する抵抗性は、単一の優性遺伝子 (*Pse-a*) に支配され、抵抗性品種のうち‘シャンパン’および‘福聚院’は優性ホモ、それ以外はヘテロであり、罹病性品種・系統はすべて劣性ホモと推察された。この仮説に基づき、育種試験の交雑実生についても抵抗性の分離状況を検定したところ、15組合せ中14組合せで分離に矛盾は認められず、この仮説の妥当性が裏付けられた。

3. ビワがんしゅ病の A および B グループ菌だけでなく、C グループ菌にも抵抗性を有する完全な抵抗性品種を育成するため、C グループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を検討した。

まず、‘白茂木’の有する C グループ菌に対する抵抗性の遺伝様式を検討した。‘白茂木’を含む抵抗性品種同士の交雑においては抵抗性個体のみが出現した。‘白茂木’と罹病性品種・系統間の交雑では、罹病性品種・系統が‘茂木’，‘長崎早生’，長崎3号，‘大正’および75-142の組合せでは抵抗性個体と罹病性個体が出現し、その比率は6組合せ中4組合せで1:1に適合した。一方、罹病性品種・系統が‘福原早生’，‘房光’，‘ゴールドナゲット’，‘楠’，長崎2号，‘田中’，‘津雲’および‘陽玉’の組合せでは罹病性のみが出現した。罹病性品種同士の交雑では，‘茂木’×‘茂木’および‘大正’×‘大正’では抵抗性および罹病性が出現し、その比率はともに1:3に適合した。一方、それ以外の5組合せでは罹病性のみが出現し、抵抗性は出現しなかった。

以上の結果から，‘白茂木’の有する C グループ菌に対する抵抗性は、主に単一の劣性遺伝子 (*pse-c*) に支配されていると考えられた。抵抗性品種の遺伝子型は劣性ホモ (*pse-c/pse-c*) であり、罹病性の13品種・系統のうち‘茂木’など5品種・系統はヘテロ (*Pse-c/pse-c*)，一方，‘福原早生’など8品種・系統は優性ホモ (*Pse-c/Pse-c*) と推定された。‘白茂木’およびヘテロ接合体5品種・系統の有する *pse-c* 遺伝子は‘茂木’に由来する可能性が高いと考えられた。

次に，‘白茂木’などとは遺伝的に遠縁である‘シャンパン’の後代における C グループ菌抵抗性個体の分離状況を検討した。‘シャンパン’ (*pse-c/pse-c*) と罹病性品種 (*Pse-c/Pse-c*) の交雑組合せでは，*Pse-c* (*pse-c*) 遺伝子座からは抵抗性個体の出現が期待されないにもかかわらず、全ての組合せにおいて抵抗性および罹病性の両方が出現した。抵抗性個体の出現率は組合せによって大きく異なり、0.203～0.596 まで大きな差が認められ、平均は0.407であった。また，‘シャンパン’と罹病性品種 (*Pse-c/pse-c*) の組合せにおいても、抵抗性および罹病性個体は分離し、抵抗性個体の出現率は0.463～0.701の範囲にあり、平均は0.601であった。これらの組合せでは抵抗性個体と罹病性個

体が1:1で分離することが期待されるが、4組合せ中2組合せでは仮説に適合しなかった。以上の結果から、Cグループ菌に対する抵抗性は *pse-c* 遺伝子以外にも1つあるいは複数のオリゴジーンあるいはポリジーンに支配されている閾値形質と考えることができる。

‘シャンパン’の抵抗性個体出現に寄与する効果のうち、*pse-c* 遺伝子によらない効果である一般組合せ能力 (GCA_c) を求めたところ、*Pse-c/Pse-c* 品種との組合せでは0.407と高く、一方、*Pse-c/pse-c* 品種との組合せでは0.101とかなり小さかった。罹病性品種の一般組合せ能力および特定組合せ能力の和 ($GCA_i + SCA_i$) は、*Pse-c/Pse-c* 品種では-0.204 (‘陽玉’) から+0.189 (‘戸越’) まで変異が認められ、‘シャンパン’との交雑においては品種による影響が大きかったが、*Pse-c/pse-c* 品種では品種間差は小さく、品種の影響は小さいことが示された。

4. ビワの育種においてビワがんしゅ病抵抗性素材を探索し、抵抗性品種を効率的に育成するため、近年に国内で育成された9品種および海外から導入された45品種・系統のビワがんしゅ病抵抗性を明らかにした。

国内育成品種では、AおよびBグループ菌に対しては、検定した8品種のうち‘はるたより’、‘なつたより’、‘麗月’および‘涼峰’は抵抗性を有していたが、他の4品種は罹病性であった。一方、Cグループ菌に対しては、‘はるたより’のみが抵抗性で、残りの8品種は全て罹病性であった。‘はるたより’は3グループ菌全てに抵抗性を有する、初の経済栽培品種として画期的であるだけでなく、果実品質も優れるため、抵抗性母本としても有用であると思われた。

海外導入品種・系統では、Aグループ菌に対しては調査した41品種・系統のうち、23品種・系統が抵抗性、18品種・系統が罹病性であった。Bグループ菌に対しては41品種・系統中25品種・系統が抵抗性、16品種・系統が罹病性であった。Cグループ菌に対しては、45品種・系統中42品種・系統が罹病性で、抵抗性品種・系統は‘霞楼白蜜’、ベトナムNo.4およびギリシャ87-58のわずか3品種・系統のみで、これらは育種素材として極めて貴重であると思われた。

A、B両グループ菌に対する抵抗性は、両グループ菌とも接種検定した46品種・系統のうち、‘細葉椋木’を除く45品種・系統で一致した。したがって、両グループ菌に対する抵抗性機構は同一あるいは極めて類似している可能性がある。A、B両グループ菌に対する抵抗性品種・系統は特定の品種・系統群に偏っているわけではなく、国内外の品種・系統群に広く分布していることが示唆された。

引用文献

- Abe, K., H. Iwanami, N. Kotoda, S. Moriya and S. Takahashi (Sumiyoshi). 2010. Evaluation of apple genotypes and *Malus* species for resistance to Alternaria blotch caused by *Alternaria alternata* apple pathotype using detached-leaf method. *Plant Breeding* 129: 208-218.
- 阿部和幸・岩波 宏・森谷茂樹・兼松聡子. 2009. リンゴ褐斑病抵抗性の検定方法. 園学研. 8 (別1) : 34.
- Abe, K. and K. Kotobuki. 1996. Selection of scab-resistant plants in *Pyrus* seedlings at juvenile stage. *Bull. Fruit Tree Res. Stn.* 29: 15-25.
- Abe, K. and K. Kotobuki. 1998a. Inheritance of high resistance to *Venturia nashicola* Tanaka et Yamamoto in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) and Chinese pear (*P. ussuriensis* Maxim.). *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 67: 677-680.
- Abe, K. and K. Kotobuki. 1998b. Polygenic inheritance of necrotic reaction to pear scab (*Venturia nashicola* Tanaka et Yamamoto) in Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai) and Chinese pear (*P. ussuriensis* Maxim.). *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 67: 839-842.
- Abe, K., K. Kotobuki, T. Saito and O. Terai. 2000. Inheritance of resistance to pear scab from European pears to Asian pears. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 69: 1-8.
- 阿部和幸・栗原昭夫. 1992. ニホンナシ黒星病抵抗性の検定方法. 果樹試報. 23: 155-168.
- 阿部和幸・栗原昭夫. 1993. ニホンナシ黒星病抵抗性の種・品種間差異. 1993. 園学雑. 61: 789-794.
- 阿部和幸・齋藤寿広・寺井理治・壽 和夫. 1996. 黒星病抵抗性ナシ品種の育種に関する研究 (第6報) 病害抵抗性と果皮色の遺伝の独立性の検定. 園学雑. 65 (別1) : 104-105.
- 阿部和幸・副島淳一・古藤田信博・加藤秀憲・小森貞男. 1999. リンゴ腐らん病抵抗性の品種・系統間差異. 園学雑. 68 (別2) : 175.
- Alippi, A. M. and H. E. Alippi. 1990. Loquat canker: a new disease for Argentina. *Rev. Argent. Microbiol.* 22: 155-158.
- Badenes, M. L., S. Lin, X. Yang, C. Liu and X. Huang. 2009. Loquat (*Eriobotrya* Lindl.). p. 525-538. In: K. M. Folta, S. E. Gardiner (eds.). *Genetics and Genomics of Rosaceae/Plant Genetics and Genomics: Crops and Models 6*. Springer Science+Business Media. New York.
- Bell, R. L., J. Janick, R. H. Zimmerman and T. van der Zwet. 1976. Relationship between fire blight resistance and fruit quality in pear. *HortScience* 11: 500-502.

- Civerolo, E. L., 1974. Quantitative aspects of pathogenesis of *Xanthomonas pruni* in peach leaves. *Phytopathology* 65: 258-264.
- Condit, I. J. 1915. The loquat. College of Agri., Agri. Expt. Station, Bul. 250: 251-284.
- Falconer, D. S. 1981. Introduction to quantitative genetics, Ed. 2. p. 270-280. Longmans Green, London/New York.
- Fernández, C., J. Pinochet, D. Esmenjaud, M. J. Gravato-Nobre and A. Felipe. 1995. Age of plant material influences resistance of some *Prunus* rootstocks to *Meloidogyne incognita*. *HortScience* 30: 582-585.
- Fondevilla, S., A. Martín-Sanz, Z. Satovic, M. D. Fernández-Romero, D. Rubiales and C. Caminero. 2012. Identification of quantitative trait loci involved in resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* in pea (*Pisum sativum* L.). *Euphytica* 186: 805-812.
- 福田伸二・稗圃直史・山本俊哉・寺井理治・根角博久. 2005. ビワがんしゅ病抵抗性遺伝子 (*Pse a*) と連鎖する DNA マーカーの開発. *園学雑*. 74: 345-349.
- Fukuda, S. K. Ishimoto, S. Sato, S. Terakami, T. Yamamoto and N. Hiehata. 2014. Genetic mapping of the loquat canker resistance locus in bronze loquat (*Eriobotrya deflexa*). *Tree Genet. Genomes* 10: 875-883.
- Fukuda, S., C. Nishitani, N. Hiehata, Y. Tominaga, H. Nesumi and T. Yamamoto. 2013. Genetic diversity of loquat accessions in Japan as assessed by SSR markers. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 82: 131-137.
- 稗圃直史. 2009. 長崎県におけるビワ栽培の歴史と試験研究のあゆみ. *農業技術* 64: 438-444.
- 稗圃直史・福田伸二・寺井理治・佐藤義彦. 2007. ビワ果実諸形質の遺伝. *園学研*. 6 (別2) : 483.
- 稗圃直史・福田伸二・寺井理治・山田昌彦. 2001. ビワ果実の果汁 pH の遺伝分析. *園学雑*. 70 (別2) : 406.
- 稗圃直史・福田伸二・富永由紀子・浅田謙介・寺井理治・長門 潤・中山久之・中尾 敬・佐藤義彦・根角博久・橋本基之・石本慶一郎. 2013. ビワ新品種 ‘はるたより’. *園学研*. 12 (別2) : 93.
- 稗圃直史・福田伸二・富永由紀子・寺井理治・根角博久・浅田謙介・長門 潤・佐藤義彦・中山久之・中尾 敬. 2009. ビワ新品種 ‘なつたより’. *長崎農林技セ研報*. 1: 83-99.

- 稗圃直史・寺井理治・福田伸二・富永由紀子・根角博久・森田 昭・長門 潤・一瀬 至・佐藤義彦・浅田謙介・橋本基之・中尾 敬・吉田俊雄. 2008. ビワ新品種‘涼峰’. 長崎果樹試研報. 11: 1-15.
- 日浦運治. 1977. 病害抵抗性. p. 235-265. 高橋隆平編著. 植物遺伝学Ⅲ. 生理形質と量的形質. 裳華房. 東京.
- 一瀬 至・村松久雄・浜口克己・寺井理治・池田丈助・浅田謙介・橋本基之. 1982. ビワ新品種‘白茂木’について. 園学要旨. 昭 57 春: 58-59.
- 家城洋之・澤田宏之. 1992. ブドウの根頭がんしゅ病に対する抵抗性判定法と品種抵抗性. 日植病報. 58: 195-199.
- 鑄方末彦. 1927. 実験果樹病害篇. p. 372. 養賢堂. 東京.
- 池田憲司. 1925. 最新枇杷栽培法. p. 94-123. 博文館. 東京.
- 石黒 亮・本田浩央・阿部和幸・佐藤健治・工藤 信. 2005. オウトウ樹脂細菌病感受性の品種間差異. 園学雑. 74 (別 2) : 376.
- 石本慶一郎・福田伸二・中山久之・稗圃直史. 2014. ビワ [*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.] の新規自家不和合性遺伝子 (*S-RNase* 遺伝子) の同定および遺伝資源の *S* ハプロタイプ推定. 園学研. 13: 11-17.
- 石本慶一郎・福田伸二・山本俊哉・寺上伸吾・稗圃直史・谷本恵美子. 2014. ビワがんしゅ病 A グループ菌抵抗性遺伝子座近傍地図の高密度化と選抜マーカーの有用性. 園学研. 13 (別 2) : 142.
- 石澤ゆり・京谷英壽・西村幸一・山口正己. 1992. モモ根頭がんしゅ病抵抗性の検定法と品種間差異. 果樹試報. 23: 37-46.
- 岩崎藤助. 1967. ビワ新品種「大房」について. 園試報. B. 7: 23-27.
- Keen, N. T. and R. I. Buzzell. 1991. New disease resistance genes in soybean against *Pseudomonas syringae* pv. *glycinea*: evidence that one of them interacts with a bacterial elicitor. Theor. Appl. Genet. 81: 133-138.
- 禧久 保・河野通昭. 1973. ビワごま色斑点病に関する研究 (第 1 報) 接種方法と感染について. 九病虫研会報. 19: 57-59.
- 菊池秋雄. 1924. 日本梨の系統と果皮の色の遺傳に就て. 遺伝学雑誌 3: 1-21.
- 菊池秋雄. 1948. 第 18 章. 枇杷. p. 482-491. 果樹園芸学上巻. 果樹種類各論. 養賢堂. 東京.
- Kiyosawa, S. 1982. Genetics and epidemiological modeling of breakdown of plant disease resistance. Annu. Rev. Phytopathol. 20: 93-117.

- Koizumi, M. and S. Kuhara. 1982. Evaluation of citrus plants for resistance to bacterial canker disease in relation to the lesion extension. *Bull. Fruit Tree Res. Stn. D.* 4: 73-92.
- Kono, A., A. Sato, M. Nakano, M. Yamada, N. Mitani and Y. Ban. 2012. Evaluating grapevine cultivars for resistance to anthracnose based on lesion number and length. *Am. J. Enol. Vitic.* 63: 262-268.
- 小崎 格. 1973. ナシ黒斑病抵抗性に関する育種学的研究. I. ナシ黒斑病抵抗性の遺伝. 園試報. A. 12: 17-27.
- 小崎 格. 1974. ナシ黒斑病抵抗性に関する育種学的研究. II. 抵抗性の早期検定法. 果樹試報. A. 1: 13-24.
- Lai, M., W. O. McCartney and C. W. Morin. 1971. Canker of loquat caused by *Pseudomonas* sp. *Phytopathology* 61: 248-249.
- Lamb, R. C., H. S. Aldwinckle and D. E. Terry. 1985. 'Freedom', a disease-resistant apple. *HortScience* 20: 774-775.
- Lin, S. 2007. World loquat production and research with special reference to China. *Acta Hort.* 750: 37-43.
- Lin, S., R. H. Sharpe and J. Janick. 1999. Loquat: botany and horticulture. *Hort. Rev.* 23: 233-276.
- Lyrene, P. 1983. Inbreeding depression in rabbiteye blueberries. *HortScience* 18: 226-227.
- Martin, G. B., S. H. Brommonschenkel, J. Chunwongse, A. Frary, M. W. Ganai, R. Spivey, T. Wu, E. D. Earle and S. D. Tanksley. 1993. Map-based cloning of a protein kinase gene conferring disease resistance in tomato. *Science* 262: 1432-1436.
- 松本亮司・奥代直巳. 1988. 付傷接種によるカンキツかいよう病抵抗性の幼苗検定法について. 果樹試報 D. 10: 11-23.
- 松本亮司・奥代直巳. 1990. カンキツかいよう病抵抗性の遺伝. 園学雑. 59: 9-14.
- McRae, E. M. and C. N. Hale. 1986. New plant disease record in New Zealand: loquat canker. *New Zeal. J. Agr. Res.* 29: 547-550.
- 三宅正則・八重垣英明・土師 岳・山口正己. 1999. 新梢への付傷接種によるニホンスモモ品種および数種核果類の黒斑病抵抗性の検定. 果樹試報. 33: 77-96.
- 森田 昭. 1971. ビワがんしゅ病に関する研究 (第 1 報) 芽かき・せん定と発病. 九病虫研究会報. 17: 1-3.
- 森田 昭. 1975. ビワがんしゅ病菌の葉への感染発病時期. 九病虫研究会報. 21: 118-120.
- 森田 昭. 1976. ビワがんしゅ病の枝病斑治療適期の検討. 九農研. 38: 91.

- 森田 昭. 1978. ビワがんしゅ病に関する研究. 第2報. ビワがんしゅ病菌の色素産生性と病原性による系統類別. 日植病報. 44: 6-13.
- 森田 昭. 1980. ビワがんしゅ病抵抗性のビワ品種間差異. 九農研. 42: 53.
- 森田 昭. 1988. ビワがんしゅ病病原細菌の類別とビワ品種の抵抗性に関する研究. 長崎果樹試特報. 1-58.
- 森田 昭. 1991a. ビワ植え付け時のがんしゅ病菌接種がその後の樹体生育ならびに果実生産性に及ぼす影響. 日植病報. 57: 629-633.
- 森田 昭. 1991b. ビワがんしゅ病の樹冠内および樹園内における拡散. 日植病報. 57: 357-362.
- 森田 昭. 1992. ビワ樹生育中の銅剤施用期間とがんしゅ病の発病との関係. 日植病報. 58: 282-285.
- 森田 昭. 2005. ビワがんしゅ病に関する研究. 長崎果樹試特報. 2: 1-145.
- 森田 昭. 2008. 長崎県におけるビワ産地での病害虫の発生状況と防除の実態. 九病虫研究会報. 54: 18-23.
- 森田 昭・一瀬 至・浅田謙介. 1985. ビワがんしゅ病抵抗性の遺伝解析 (I). 九農研. 47: 101.
- 森田 昭・池永和夫・藤本 忠. 1975a. ビワがんしゅ病の枝に対する薬剤散布による防除時期. 九病虫研究会報. 21: 123-124.
- 森田 昭・池永和夫・道添英昭. 1977. ビワがんしゅ病防除のための枝病斑削り取り方法の検討. 九病虫研究会報. 23: 72-23.
- 森田 昭・岩佐忠行・西野敏勝. 1981. ビワがんしゅ病防除時期の検討. 九病虫研究会報. 27: 68-70.
- 森田 昭・道添英昭・藤本 忠. 1975b. ビワがんしゅ病の果実, 葉に対する防除時期. 九病虫研究会報. 21: 121-123.
- Morton, J. F. 1987. p. 103-108. Fruits of warm climates. Creative Resource Systems, Winterville, FL.
- 向 秀夫. 1952. 枇杷のがんしゅ病病原細菌に関する研究 1. 農技研報. C1: 1-190.
- 村松久雄・一瀬 至・浅田謙介・池田正之・池田丈助. 1976. ビワ新品種‘長崎早生’について. 園学要旨. 昭 51 春. 144-145.
- 中井滋郎・八幡茂木・森岡節夫. 1990. ビワ新品種‘里見’および‘房光’の特性. 千葉暖地園試研報. 14: 1-7.
- 中井滋郎・八幡茂木・森岡節夫. 1994. ビワ新品種‘富房’の特性. 千葉暖地園試研報. 16: 1-7.

- 中田覺五郎. 1934. 作物病害圖編. p. 404-406. 養賢堂. 東京.
- 中山久之・稗圃直史・福田伸二・富永由紀子・寺井理治・根角博久. 2010. ビワ遺伝資源の特性 (第2報). 長崎農林技セ研報. 1: 113-133.
- 中住晴彦・平井 剛. 2004. メロン (*Cucumis melo*) のつる割病菌 *Fusarium oxysporum* f. sp. *melonis* レース 1,2y に対する抵抗性のダイアレル分析. 育種学研究 6: 65-70.
- 長門 潤・寺井理治・中尾 敬・松下由紀子・稗圃直史・浅田謙介・森田 昭・橋本基之・佐藤義彦. 1996. ビワ属遺伝資源の特性. 長崎果樹試研報. 3: 55-77.
- Nesumi, H. 2006. Loquat (Biwa). p. 85-95. In: The Japanese Society for Horticultural Science (ed). Horticulture in Japan 2006. II .Fruit Trees. II -7. Other Fruit. Shoukadou Publication. Kyoto.
- 農林水産省平成 23 年産特産果樹生産動態等調査. 2013. <<http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/Xlsdl.do?sinfid=000023603415>>.
- 農林水産省品目別作付面積, 収穫量及び出荷量累年統計. 2013. <<http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/Xlsdl.do?sinfid=000001247512>>.
- Norton, J. D. and G. E. Boyhan. 1991. Inheritance of Resistance to Black Knot in Plums. HortScience 26: 1540.
- Olczak-Woltman, H., G. Bartoszewski, W. Mądry and K. Niemirowicz-Szczytt. 2009. Inheritance of resistance to angular leaf spot (*Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans*) in cucumber and identification of molecular markers linked to resistance. Plant Pathol. 58: 145-151.
- Parisi, L., Y. Lespinasse, J. Guillaumes and J. Krüger. 1993. A new race of *Venturia inaequalis* virulent to apples with resistance due to the Vf gene. Phytopathology 83: 533-537.
- Potter D., T. Eriksson, R. C. Evans, S. Oh, J. E. E. Smedmark, D. R. Morgan, M. Kerr, K. R. Robertson, M. Arsenault, T. A. Dickinson and C. S. Campbell. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. Plant Syst. Evol. 266: 5-43.
- 斎藤健一・武田和義. 1984. リンゴ斑点落葉病抵抗性の遺伝. (リンゴの交雑育種に関する研究第8報). 育種. 34: 197-209.
- Sato A., Y. Sawamura, N. Takada and T. Hirabayashi. 2008. Relationship between inbreeding coefficients and plant height of 1-year-old seedlings in crosses among Japanese pear (*Pyrus pyrifolia* Nakai). Sci. Hort. 117: 85-88.
- Shiraishi, M., M. Yamada, N. Mitani, T. Ueno, R. Nakaune and M. Nakano. 2006. Rapid screening assay for ripe rot resistance in grape cultivars. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 75: 264-266.
- Snedecor, G. W. and W. G. Cochran. 1967. Statistical Methods. 6th ed. p.199-257. The Iowa State Univ. Press, Ames., Iowa.

- Suesada, Y., M. Yamada, T. Yamane, E. Adachi, H. Yaegaki and M. Yamaguchi. 2013. Varietal differences in susceptibility to bacterial spot (*Xanthomonas arboricola* pv. *pruni*) among 69 peach cultivars and selections as evaluated by artificial inoculation to shoots. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 82: 293-300.
- 菅 康弘・福田伸二・富永由紀子・根角博久. 2007. 台木用ビワ実生苗の地下部に発生したがんしゅ症状から分離された細菌の性状. 長崎果樹試研報. 10: 30-40.
- Szegedi, E. and P. Kozma Jr. 1984. Studies on the inheritance of resistance to crown gall disease of grapevine. Vitis 23: 121-126.
- 田中芳男. 1888. 大枇杷の説. 大日本農会報告 85: 17-27.
- Tartarini, S. 1996. RAPD markers linked to the *Vf* gene for scab resistance in apple. Theor. Appl. Genet. 92: 803-810.
- Taylor, J. D., D. M. Teverson, and J. H. C. Davis. 1996. Sources of resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* races in *Phaseolus vulgaris*. Plant Pathol. 45: 479-485.
- 寺井理治・稗圃直史・福田伸二・長門 潤・佐藤義彦・浅田謙介・森田 昭・中尾 敬・富永由紀子・一瀬 至・吉田俊雄・橋本基之. 2007. ビワ新品種‘麗月’. 長崎果樹試研報. 10: 1-13.
- 寺井理治・一瀬 至・浅田謙介・橋本基之・森田 昭・中尾 敬・吉田俊雄・富永由紀子・佐藤義彦・長門 潤・稗圃直史. 2001. ビワ新品種‘涼風’, ‘陽玉’. 長崎果樹試研報. 8: 45-59.
- Thompson, S. S., J. Janick and E. B. Williams. 1962. Evaluation of resistance to fireblight of pear. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 80: 105-113.
- Thompson, J. M., R. H. Zimmerman and T. van der Zwet. 1975. Inheritance of fire blight resistance in *Pyrus*. J. Hered. 66: 259-264.
- 富永由紀子・福田伸二・稗圃直史・寺井理治・長門 潤・中尾 敬・根角博久. 2003. ビワがんしゅ病抵抗性台木素材として注目すべきビワ遺伝資源‘シャンパン’. 園学雑. 72 (別2) : 354.
- 土屋七郎・吉田義雄・羽生田忠敬. 1967. リンゴの耐病性に関する研究. 第1報. リンゴ交配実生の斑点落葉病抵抗性について. 園試報. C. 5: 9-19.
- 月川雅夫. 1971. 茂木枇杷発達史. p. 27-45. 長崎県園芸連. 長崎.
- 宇土幸伸・三宅正則・近藤真理・齋藤寿広. 2005. ブドウにおけるべと病耐病性品種育成に関する研究. リーフディスク法を用いたべと病の簡易判定. 園学雑. 74 (別2) : 135.

- Visser, T., J. J. Verhaegh and D. P. de Vries. 1974. Resistance to scab (*Venturia inaequalis*) and mildew (*Podosphaera leucotricha*) and fruiting properties of the offspring of the apple cultivar Antonovka. *Euphytica* 23: 353-364.
- Wimalajeewa, D. L. S., I. G. Pascoe and D. L. Jones. 1978. Bacterial stem canker of loquat. *Austral. Plant Pathol.* 7: 33.
- Xu, L., Y. He, D. Zhang, J. Dai and S. Wang. 2009. Identification and fine-mapping of a bacterial brown spot disease resistance gene in maize. *Mol. Breed.* 23: 709-718.
- 八幡茂木・中井滋郎・橘 温. 1998. ビワ新品種‘房姫’の特性. 千葉暖地園試研報. 17: 1-7.
- 八幡茂木・佐藤三郎・赤山喜一郎・小出 香. 2005. ビワ新品種‘希房’について. 園学雑. 74 (別1) : 248.
- Yaish, M. W. F., D. Sosa, F. J. Vences and F. Vaquero. 2006. Genetic mapping of quantitative resistance to race 5 of *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* in common bean. *Euphytica* 152: 397-404.
- Yamada, M. 1993. Persimmon breeding in Japan. *Jpn. Agr. Res. Q.* 27: 33-37.
- 吉田俊雄・橋本基之・中尾 敬. 1988. ビワの交雑個体群における果皮色の分離状況. 園学要旨. 昭 63 春: 110-111.
- Zhang, H.Z., S.A. Peng, L.H. Cai and D.Q. Fang. 1993. The germplasm resources of the genus *Eriobotrya* with special reference on the origin of *E. japonica* Lindl. *Plant Breed. Abstr.* 63: 772.

謝辞

本研究をとりまとめるにあたって、懇切なる御指導と御校閲を賜った京都大学大学院農学研究科教授 米森敬三 博士に謹んで感謝申し上げます。また、有益かつ適切なお教示を頂きました独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構果樹研究所品種育成・病害虫研究領域長 山田昌彦 博士に厚く御礼申し上げます。

本研究を進めるにあたり、元長崎県果樹試験場落葉果樹科長 森田昭 博士 には終始丁寧な御指導、御教示を賜るとともに、激励も頂きました。ここに心より感謝申し上げます。また、有益な御助言、激励を賜った元長崎県果樹試験場長 寺井理治 氏ならびに元独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構果樹研究所 佐藤義彦 氏には厚く感謝の意を表します。

実験を進める上で長期間にわたって多大な御援助を賜り、有益な御助言を頂いた国立大学法人佐賀大学農学部附属アグリ創生教育研究センター講師 福田伸二 博士に感謝申し上げます。また、実験を進めるにあたり、御指導並びに有益な御助言を頂いた長崎県農林技術開発センター研究企画部門専門研究員 富永由紀子 氏ならびに独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構近畿中国四国農業研究センター傾斜地園芸研究領域上席研究員 根角博久 氏に感謝申し上げます。

最後に、実験を進めるにあたっては、長崎県果樹試験場育種科、長崎県農林技術開発センター果樹研究部門ビワ・落葉果樹研究室の歴代研究員、農事員並びに臨時職員の皆様には多大なご協力を頂きました。ここに記して厚くお礼申し上げます。