

メロンうどんこ病菌のレース分化と抵抗性育種

葛谷 真輝・八城 和敏・富田 健夫

茨城県農業総合センター生物工学研究所

Melon Breeding for Resistance to Powdery Mildew in Respect to Its Races.

Maki KUZUYA, Kazutoshi YASHIRO and Ken-o TOMITA

Plant Biotechnology Institute, Ibaraki Agricultural Center

キーワード：メロン，うどんこ病抵抗性育種，*Sphaerotheca fuliginea*，レース

1 はじめに

メロンにおいて，うどんこ病は重要病害の一つで，抵抗性系統の育成が品種育成の目標の一つになっている。現在の市販品種のほとんどに抵抗性や耐病性があるとされているが，実際に栽培すると様々な時期にうどんこ病の発生が確認される。うどんこ病抵抗性育種の歴史には，うどんこ病抵抗性遺伝資源の発見から抵抗性系統の育成，抵抗性系統の罹病化という流れがくり返される現象が見られる。この現象には，うどんこ病菌に存在するレースの分化の問題が深く関わっている。

そこで，本稿ではこれまでに行われてきたうどんこ病菌のレースと抵抗性遺伝子に関する研究について，メロンうどんこ病菌の生態，抵抗性遺伝子の遺伝解析，抵抗性系統の育成とレースの発生状況，抵抗性のメカニズム，抵抗性遺伝子の DNA マーカー解析の状況を紹介する。

2 うどんこ病菌の生態

メロンのうどんこ病の病原菌には *Erysiphe cichoracearum*

および *Sphaerotheca fuliginea* の二種類の糸状菌が報告されている。両者の違いは発芽管の形態やフィブロン小体の有無で見分けることができる¹⁾。 *E. cichoracearum* はフランス^{2,3)} やスーダン⁴⁾ で発生報告があるが，1970年代からは *S. fuliginea* の発生が多く報告されるようになり，近年ではフランス³⁾ を含めアメリカ^{5,6)}，イスラエル^{7,8)} など世界各国でうどんこ病の主要な病原菌とされている。日本で発生が報告されている病原菌も *S. fuliginea* である^{9,10)}。

メロンのうどんこ病菌にはメロン系統に対する寄生性の分化が起きており，イネのいもち病菌やオオムギのうどんこ病菌と同様にレースが存在する。

1938年にうどんこ病抵抗性系統 PMR 45 の反応から，PMR 45 を罹病しないうどんこ病菌レース 1 と罹病するレース 2 の 2 つのレースの存在が報告された¹¹⁾。さらに 1978 年には，Thomas によって 3 つのレースが報告され¹²⁾，レース判別系統として Hale's Best Jumbo, PMR 45, PMR 6 の 3 系統が提案された¹³⁾。現在では，表 1 のように判別系統は 8 つにまとめられ，7 つのレースが報告されている^{14,9)}。最近，これまでに報告されていない

表 1 メロンの判別系統に対する異なるうどんこ病菌レースの反応

系 統	<i>S. fuliginea</i> のレース									
	1	2 France	2 US	3	4	5	6	7	N3	N4
冬系 3 号	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
PMR 45	R	S	S	S	S	S	R	S	R	R
WMR 29	R	R	H	—	S	S	R	R	R	R
Edisto 47	R	R	S	R	R	S	R	R	S	S
PI 414723	R	R	S	—	R	R	S	S	S	R
PMR 5	R	R	R	S	R	R	R	R	R	R
MR-1, PI 124112	R	R	R	R	R	R	R	R	—	—

R：抵抗性 S：感受性 —：not tested H：heterogene Hosoya ら¹⁰⁾より改変・引用

反応をする新レースと考えられる菌系統の出現¹⁰⁾や、レースを詳細に分ける新たな判別系統の提案¹⁵⁾などの報告があり、レース判別は今後も検討の余地の残る課題である。

3 抵抗性系統の探索と抵抗性遺伝子の遺伝解析

メロンの抵抗性系統の探索は1920年代から行われている。うどんこ病菌は絶対寄生菌であるため、維持、増殖は植物体上で行う必要がある。また、抵抗性系統の大量スクリーニングは、調査系統と同一圃場内にレース判別系統を植え、自然発病を待つかあるいは植物体上で培養したうどんこ病菌を接種する方法で行われていた。この方法には、複数のレースが混在する危険性と、個体数が制限されるという問題がある。これに対し1990年代には、シャーレ上で培養した葉上でうどんこ病菌の増殖と接種試験^{16, 17, 18)}を行う方法が検討され(リーフディスク法)、小規模で大量のスクリーニングができるようになった。

初期の抵抗性遺伝資源はアメリカが収集したメロンの多様性中心であるとされるインドの遺伝資源から発見されており、以降インドの系統を主流にスクリーニング、抵抗性品種の育成が進められた^{3, 14, 19, 20, 21)}。1990年代には、Florisら²²⁾スペイン研究者により、アジアの多様性中心のインドに対し、ヨーロッパの多様性中心であるスペインの遺伝資源について抵抗性系統の検索が行われている。

うどんこ病に対する抵抗性系統のスクリーニングと遺伝解析の報告は多いが、レースや病原菌を特定せずに接種試験を行っているものも多く、また遺伝解析についてはレース1と2に対する抵抗性遺伝子が主流で行われている。これまでに報告されている抵抗性遺伝子について表2にまとめた。

Bardinら¹⁴⁾は8つの判別系統による5つのレースの存在を報告するとともに、PI124112が持つレース1, 2, 4,

5に対する抵抗性遺伝子は3つあること、それらはそれぞれがクラスター状に連鎖していると報告している。今後は、発生レースの報告が多くなるとともに抵抗性遺伝子座間の連鎖解析が進むものと思われる。

4 抵抗性系統の育成とレース発生状況

抵抗性系統の育成は、抵抗性遺伝資源の発見とともに1920年代後半から行われている。

アメリカでは1935年に、レース1抵抗性品種としてPMR 45²³⁾が育成された。しかし翌年には、PMR 45を罹病化するレース2の存在が報告され、これに対する抵抗性系統としてPMR 5, PMR 6, PMR 7²⁴⁾などが1940年代に育成されている。しかし、1976年にはPMR 5, PMR 6が罹病化するレース3の発生が報告された¹³⁾。このように抵抗性系統の育成とともにうどんこ病の新たなレースが発生していることから、アメリカ各地でレース調査が行われ、1960年代にはレース2が優先的に発生していたが、1970年代にはレース1が優先的になっていること⁵⁾、1980年代にそれまで発生していたレース3ではなくレース1が優先的になっている¹³⁾、というように年次によって発生しているレースが異なることが明らかにされた。

日本では、抵抗性遺伝資源としてアメリカより導入したPMR 5^{25, 26)}やSC108²⁷⁾、Georgia 47などの素材が利用されており、野菜茶業研究所では中間母本久留米シリーズ、平塚シリーズが育成され、これらを利用した抵抗性系統の育成がなされている²⁸⁾。民間種苗会社でもレース1, 6, 7抵抗性などの品種が育成され市販されている。

しかし、アメリカの状況と同じように、これらの品種が育成されるとともに罹病化する菌の出現が問題となっている²⁹⁾。

Hosoyaら⁹⁾が茨城県において1997年、1998年の二年

表2 各レースに対する抵抗性系統の反応およびレース1および2に対する抵抗性遺伝子

系統名	レース1	レース2	接種方法
PMR 45	<i>Pm-A</i> ³⁾ 単一優性 <i>Pm-I</i> ²⁰⁾ 単一優性	罹病性	リーフディスク ³⁾ 植物体上 ²⁰⁾
WMR 29	<i>Pm-A</i> ³⁾ 単一優性	<i>Pm-B</i> ³⁾ 単一優性, <i>Pm-A</i> と連鎖	リーフディスク
PMR 5	<i>Pm-C</i> ⁵⁾ 単一優性	<i>Pm-C</i> ⁵⁾ 単一優性	リーフディスク
PMR 6	<i>Pm-I</i> ²⁰⁾ 単一優性	<i>Pm-2</i> ²⁰⁾ 単一部分優性	植物体上
PI 124111, MR-1	<i>Pm-I</i> ²⁰⁾ 単一優性	<i>Pm-6</i> ²⁰⁾ 単一部分優性	植物体上
PI 124112	<i>Pm-C</i> ²²⁾ 単一優性 <i>Pm-5</i> ²⁰⁾ 単一優性	<i>Pm-4</i> ³⁾ 単一部分優性 <i>Pm-C</i> ²⁰⁾ 単一優性	リーフディスク ³⁾ 植物体上 ²⁰⁾
Negro	<i>Pm-X</i> ²²⁾ 単一優性	罹病性	植物体上
Moscatel	<i>Pm-Y</i> ²²⁾ もしくは	罹病性	植物体上
Grade	<i>Pm-Z</i> ²²⁾		
Amarillo	<i>Pm-Y</i> ²²⁾ 優性 <i>Pm-Z</i> ²²⁾ 優性	罹病性	植物体上

) 内の数字は引用文献

に渡り、Bardinら¹⁴⁾の判別8系統を利用してうどんこ病菌発生レースを詳細に調査したところ、1997年にはレース1、レース5の他にそれまで発生の報告がないような反応をする菌系統N1、N2（それぞれ後にレース6および7として報告³⁰⁾）の発生が確認された。1998年には半促成から抑制栽培の時期を通して以下のような7つのレースの発生が確認された¹⁰⁾。

彼らの結果から、これらの葉上ではこれまで報告の無かったものも含め、品種が抵抗性を持たないレースが発生していること、半促成栽培よりも遅い作型である抑制栽培では多数のレースが出現する傾向があることが分かった。

以上をまとめると、抵抗性系統の育成とともに、これまでに報告のないものも含めて発生レースの変遷が見られ、各品種が抵抗性を持たないレースが出現していること、栽培の条件によっては多数のレースが同時に発生していることが分かった。このような状況下では、複数のレースに同時に抵抗性を持つ品種を育成する必要がある。新しいレースが出現してくるメカニズムを明らかにしていくことが今後の課題であろう。

5 抵抗性のメカニズム

メロンのうどんこ病抵抗性遺伝子に関しては、抵抗性のメカニズムの報告は少ない。

Florisら³¹⁾は異なる多様性中心であるスペインとインドの遺伝資源由来の抵抗性遺伝子間で、メカニズムの相

表3 茨城県内栽培品種の各レースに対する反応

品 種	<i>S. fuliginea</i> のレース			
	1	5	6	7
HN21	R	S	R	S
クインシー	R	S	S	R
アールスナイト夏系2号	R	S	S	R
アールス雅夏系2号	R	S	R	R

Hosoyaら¹⁰⁾より改変・引用

同性を調査することを目的に、スペインのレース1抵抗性系統Amarillo, Moscatel GrandeおよびNegroとインドの抵抗性系統PI 124111の抵抗性メカニズムを植物体上の菌の発育を調査して明らかにしようとした。その結果、インド由来の抵抗性系統葉上では、菌糸の伸長が抑制されることにより抵抗性が引き起こされているが、スペインの抵抗性系統では菌糸の伸長や胞子の形成される時期が遅く、菌の発育が抑制されて抵抗性を表していることを明らかにした。イスラエルのCohenら³²⁾もインドの抵抗性遺伝資源PI 124111の抵抗性発現は過敏細胞死による菌糸の伸長の抑制によるとしている。抵抗性遺伝子の作用メカニズムを解析することはレース分化の問題や育種素材の選定における重要な知見となりえるため、今後の詳細な研究が期待される。

6 抵抗性遺伝子のDNAマーカーの開発状況

1990年代の半ばからRAPD, CAPS, RFLP, AFLP, SSRなど分子マーカーによるメロンの連鎖地図作成が多く発表されている。Pitrat³³⁾はうどんこ病抵抗性を含む様々な遺伝子間の連鎖解析を行っており、WMR 29のもつレース1, 2に抵抗性の優性遺伝子*Pm-W*（表2内の*Pm-W*とは異なる）とアブラムシによるウイルス伝染抵抗性遺伝子*Vat*、およびうどんこ病抵抗性系統PI414723の抵抗性遺伝子*Pm-X*とzucchini yellow mosaic virus抵抗性遺伝子*Zym*とが連鎖していることを明らかにした。この連鎖解析の結果を利用して、Périnら³⁴⁾は、AFLPとSSRマーカーを利用した連鎖地図上にこの2つの遺伝子をのせている。また、日本ではSaitoら³⁵⁾が、PMAR 5のもつレース1抵抗性遺伝子に連鎖したRAPDマーカーを探索しており、30cMから50cMの距離にある4つのマーカーを発見した。さらにFukinoら³⁶⁾によりPMAR 5の抵抗性遺伝子のQTL解析が行われており、今後の詳細な解析結果が待たれる。

表4 茨城県内のメロン栽培地より採種した各栽培時期におけるうどんこ病菌のレース

採取地点	宿主品種	採取日	採取数	分離レース (コロニー数)						
				1	2US	5	6	7	N3	N4
鉦田町	HN21	5/27	30	0	0	0	0	30	0	0
鉦田町	HN21	5/27	29	0	0	0	0	29	0	0
旭 村	HN21	6/ 3	24	0	0	0	0	24	0	0
旭 村	HN21	6/ 3	23	0	0	0	0	23	0	0
北浦町	HN21	6/11	30	0	0	0	0	30	0	0
茨城町	HN21	6/11	19	0	0	0	0	19	0	0
北浦町	クインシー	7/ 2	14	0	0	0	14	0	0	0
北浦町	クインシー	7/ 2	18	1	0	0	14	2	1	0
北浦町	ENN2	8/27	28	3	0	0	25	0	0	0
北浦町	ENN2	8/27	21	2	1	0	17	1	0	0
鉦田町	EMN2	8/27	29	1	1	0	6	0	19	2

ENN2: アールスナイト夏系2号, EMN2: アールス雅夏系2号 Hosoyaら¹⁰⁾より改変・引用

7 まとめ

うどんこ病菌のレースと抵抗性遺伝子についての研究は、抵抗性遺伝子の遺伝解析およびレースの発生状況の調査の二つが大きく扱われてきた。現在は、うどんこ病菌の生態を再解析する動きと、DNA マーカーの利用や接種条件の再検討、抵抗性メカニズムの解明など、抵抗性遺伝子のより詳しい解析が進められているところである。

抵抗性遺伝子が単一優性遺伝子である場合が多いためか、抵抗性品種の育成は比較的容易に行われているようである。最近の激しい品種間競争の動向とともに、主要な栽培地で栽培される抵抗性品種が有する抵抗性遺伝子の種類も以前とは異なる可能性が高い。したがって、レース発生の現状と動向を解析ことが今後ますます重要になるであろう。同時に、抵抗性遺伝子とレースを決定する病原性因子間の詳細な解析を進めることで、レース分化の要因を解く手がかりが得られると考える。

植物病原菌のレースについての研究は、トマト葉かび病菌およびイネいもち病菌で知見が多い。レース分化の問題を解決するにはこれらの病害を参考に地道に知見を積み重ねていく必要があるであろう。また圃場抵抗性や抵抗性誘導物質の研究などは未解決の分野である。

これら知見が積み重なることにより、メロンうどんこ病菌の複雑なレース分化の問題が少しでも解析され、安定した抵抗性系統の育成に貢献するとともに、抵抗性育種と栽培管理の両面によるうどんこ病の体系的な防除手段の開発に寄与するものと期待している。

摘要

メロンのうどんこ病抵抗性育種においては、抵抗性系統の探索および育成が行われてきたが、導入した抵抗性を打破するような菌の発生が問題となっている。この現象はうどんこ病菌のレースとの関係により解析されてきた。そこで、本稿ではメロンうどんこ病菌の生態、抵抗性遺伝子の遺伝解析、抵抗性系統の育成とレースの発生状況、抵抗性のメカニズム、抵抗性遺伝子の DNA マーカーの解析についてこれまでの知見と現況をまとめた。今後の抵抗性育種を行うにあたっては、レース発生の現状と動向の解析、さらにレース分化のメカニズムの解析が、安定した抵抗性を発現する系統の育成には欠かせないであろう。

引用文献

- 1) Ballantyne, B. 1963. A preliminary note on the identity of cucurbit powdery mildew. *Aust. J. Soi.* 25:360-361
- 2) Molot, P. M. and L. Lecoq. 1986. Powdery mildews of cucurbits. I. Bibliographical review and preliminary experimental results. *Agronomie* 6:355-362
- 3) Epinat, C., Pitrat, M. and F. Bertrand. 1993. Genetic analysis of

- resistance of five melon lines to powdery mildews. *Euphytica* 65:135-144
- 4) Mohamed, Y. F., M. Bardin, P. C. Nicot and M. Pitrat. 1995. Causal agents of powdery mildew of cucurbits in Sudan. *Plant Disease* 79:634-636
 - 5) Sowell, G. J. R. 1982. Population shift of *Sphaerotheca fuliginea* on musk melon from race 2 to race 1 in the southeastern United States. *Plant Disease* 66:130-131
 - 6) McCright, J. D., M. Pitrat, C. E. Thomas, A. N. Kishaba and G. W. Bohn. 1987. Powdery mildew resistance genes in musk-melon. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 112:156-160
 - 7) Cohen, Y., H. Eyal and C. E. Thomas. 1984. Stabilizing resistance in *Cucumis melo* against downy and powdery mildews in Israel and the USA. (Abstr.) *Phytopathology* 74:829
 - 8) Cohen, R., Y. Burger, S. Shraiber, Y. Elkind and E. Levin. 1996. Influence of the genetic background and environmental conditions on powdery mildew of melons. *Phytoparasitica* :162
 - 9) Hosoya, K., K. Narisawa, M. Pitrat and H. Ezura. 1999. Race identification in powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) on melon (*Cucumis melo* L.) in Japan. *Plant Breeding* 118:259-262
 - 10) Hosoya, K., M. Kuzuya, T. Murakami, K. Kato, K. Narisawa and H. Ezura. 2000. Impact of the resistant melon cultivars on *Sphaerotheca fuliginea*. *Plant Breeding* 119:286-288
 - 11) Jagger, C. E., T. W. Whitaker and D. R. Porter. 1938. A new biologic form of powdery mildew on muskmelons in the Imperial Valley of California. *Plant Dis. Rptr.* 22:275-276
 - 12) Thomas, C. E. 1978. A new biological race of powdery mildew of cantaloups. *Plant Dis. Rptr.* 62:223
 - 13) Thomas, C. E., A. N. Kishaba, J. D. McCright and P. E. Nugent. 1984. The importance of monitoring races of powdery mildew on muskmelon. *Cucurbit Gen. Coop. Rep.* 7:58
 - 14) Bardin, M., C. Dogimont, P. Nicot and M. Pitrat. 1999. Genetic analysis of resistance of melon line PI 124112 to *Sphaerotheca fuliginea* and *Erysiphe cichoracearum* studied in recombinant inbred lines. *Acta Hort.* 492:163-168
 - 15) Bertrand, F. 2002. AR Hale's Best Jumbo, a new differential melon variety for *Sphaerotheca fuliginea* races in leaf disk tests. P. 234-237 in: D. N. Maynard (ed.). *Cucurbitaceae 2002*. ASHS Press, Alex., Va.
 - 16) Bertrand, F. and M. Pitrat. 1989. Screening of a muskmelon germplasm for susceptibility to 5 pathotypes of powdery mildew. P. 140-142 in: C. E. Thomas (ed.). *Proc. Cucurbitaceae 89*. ASHS Press, Charleston, SC.
 - 17) Cohen, R. 1993. A leaf disk assay for detection of resistance of melons to *Sphaerotheca fuliginea* race 1. *Plant disease* 77:513-517
 - 18) Cohen, Y. and H. Eyal. 1995. Differential expression of resistance to powdery mildew incited by race 1 or race 2 of *Sphaerotheca fuliginea* in *Cucumis melo* genotypes at various

- stages of plant development. *Phytoparasitica* 23:223–230
- 19) Pitrat, M., C. E. Thomas, A. N. Kishaba and G. W. Bohn. 1987. Powdery mildew resistance genes in muskmelon. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 112:156–260
 - 20) Kenigsbuch, D. and Y. Cohen. 1992. Inheritance and allelism of genes for resistance to races 1 and 2 of *Sphaerotheca fuliginea* in muskmelon. *Plant Disease* 76:626–629
 - 21) McCright, J. D. 2002. Reactions of 20 melon cultigens to powdery mildew race 2U. S. P. 72–77 in: D. N. Maynard (ed.). *Cucurbitaceae 2002*. ASHS Press, Alex., Va.
 - 22) Floris, E. and J. M. Alvarez. 1995. Genetic analysis of resistance of three melon lines to *Sphaerotheca fuliginea*. *Euphytica*. 81:181–186
 - 23) Jagger, I. C. and G. W. Scott. 1937. Development of powdery mildew resistant cantaloupe No. 45. U. S. Dept. Agr. Circ. 441: 1–5
 - 24) Pryor, D. E., T. W. Whitaker and G. N. Davis. 1946. The development of powdery mildew resistant cantaloupes. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 47:347–356
 - 25) 玉井虎太郎. 1952. 白渋病耐病性露地メロン, No. 5 及び No. 45. *農業及園芸*. 27:65–66
 - 26) 大藪哲也・矢部和則・菅原眞治. 2003. うどんこ病新レース抵抗性アールス系温室メロン‘試行 01–2’の育成. *園学雑*. 2(別 1):221
 - 27) 菅原祐幸・五十嵐勇. 1974. メロンの育種 II うどんこ病・つる割病複合耐病性育種素材系統メロン久留米 2 号の育成. *野菜試験場報告*. 1:29–38
 - 28) 小川理恵・菅原眞治・糟谷真宏・坂森正博・青柳光昭・桜井雍三・高瀬尚明. 1994. うどんこ病, つる割病複合抵抗性温室メロンの育成とその F₁ 組み合わせ特性. *愛知農総試研報*. 6:147–156
 - 29) 大藪哲也・菅原眞治. 1999. アールス系温室メロンうどんこ病菌のレース判別と抵抗性素材の検討. *愛知農総試研報*. 1:71–74
 - 30) Kuzuya, M., K. Hosoya, K. Yashiro, K. Tomita and H. Ezura. 2003. Powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) resistance in melon is selectable at the haploid level. *J. Exp. Bot.* 54:1069–1074
 - 31) Floris, E. and J. M. Alvarez. 1996. Nature of resistance of seven melon lines to *Sphaerotheca fuliginea*. *Plant Pathology* 45:155–160
 - 32) Cohen, Y. and H. Eyal. 1988. Epifluorescence microscopy of *Sphaerotheca fuliginea* race 2 on susceptible and resistant genotypes of *Cucumis melo*. *Phytopathology* 78:144–148
 - 33) Pitrat, M. 1991. Linkage groups in *Cucumis melo* L. *Journal of Heredity* 82:406–411
 - 34) Perin, C., L. S. Hagen, V. De Cont, N. Katzir, Y. Danin-Poleg, V. Portnoy, S. Baudracco-Arnas, J. Chadoeuf, C. Dogimont and M. Pitrat. 2002. A reference map of *Cucumis melo* based on two recombinant inbred line populations. *Theor. Appl. Genet.* 104: 1017–1034
 - 35) Saito, T., M. Morishita and M. Hirai. 2000. Genetics of resistance to powdery mildew and aphids, and screening of DNA markers linked to the resistance genes in melon (*Cucumis melo* L.). *Cucurbit Gen. Coop. Rep.* 23:32–36
 - 36) Fukino, N., M. Taneishi, T. Sato, T. Nishijima and M. Hirai. 2002. Construction of a linkage map and genetic analysis for resistance to cotton aphid and powdery mildew in melon. *Acta Hort.* 588:283–286