

小豆におけるダイズシストセンチュウ (SCN) 抵抗性育種への取組み

鴻坂 扶美子

はじめに

ダイズシストセンチュウ（以下、SCNあるいは線虫とする）は、北海道内各地の土壤中に分布しているシストセンチュウの一種である。シストセンチュウは植物の根に寄生し、寄生された植物は生育を阻害される。寄生した幼虫は根の組織内で雌成虫に発育し、そのままシストという大量の卵を含んだカプセルとなり、次世代を形成するとともに、シストが何年もの長期にわたり生存するという厄介な特性を持つ。

SCNは名前にダイズという植物名が入っているとおり、大豆生産において生育阻害、減収、小粒化などの被害をもたらすことから、最も重要な病害虫の一つとして認識されている。その一方で、SCNは大豆のみならず小豆や菜豆（インゲンマメ）などの豆類にも寄生し、特に小豆において重要な減収要因ともなっている¹。

SCNによる被害を軽減するためには、土壤中の線虫密度を減らすことが第一であり、そのために小麦など非寄主作物の長期

（4年以上）輪作が奨められているが、線虫が問題となっている地域では、現実的には輪作体系の確立が困難な場合が多い。

そうした中、抵抗性品種を利用することは線虫対策として有効であり、かつ、低コストである。そのため、大豆では抵抗性育種が進んでおり、現在は道内の大豆作付けのおよそ7割が抵抗性品種（2013年度現在、「トヨムスメ」「ユキホマレ」「ユキシズカ」等）という状況になっている。

しかしながら、小豆にはこれまで抵抗性品種がなく、現場からは抵抗性品種の開発が強く望まれている状況であった。そこで、道総研（2010まで北海道立農業試験場）は、2009年から（財）日本豆類基金協会の支援を受けて開始した研究において、世界で初めてSCNに抵抗性を持つ小豆遺伝資源を発見し²、SCN抵抗性小豆品種育成の可能性が拓かれた。

発見されたSCN抵抗性小豆遺伝資源

道総研では、2009～2011年の間に、十勝農業試験場保有の遺伝資源51点について、ダイズに寄生する個体群を用いて寄生性の検定を行い、うち31点が抵抗性を示

こうさか ふみこ 十勝農業試験場 研究部
豆類グループ 研究主査

した²。これらのうち、子実の外観が比較的既存品種に近い「Acc2195」および「Acc2766」を抵抗性導入のための交配母本に選定し、以後この2点の遺伝資源について調査を行った。

大豆におけるSCN抵抗性については様々な知見が既にある。抵抗性のメカニズムやレースとの対応関係が明らかになっており、遺伝様式も解析され、DNAマーカーを用いた効率的な育種が行われているが、小豆については未解明であった。そこで、品種開発に先立ち、2012～2014年の間に、発見したSCN小豆遺伝資源の①抵抗性のメカニズム、②小豆の遺伝資源が抵抗性を示すSCN個体群の範囲、③土壌中のSCN密度低減効果、④抵抗性の崩壊リスクについて、大豆と比較しつつ調査した。同時に、抵抗性遺伝資源と北海道の優良品種との交配を行い、SCN抵抗性系統を選抜した³。

小豆におけるSCN抵抗性の機作と特徴

①抵抗性のメカニズム

SCNは、土壌中のシスト内の卵がふ化

し、幼虫が寄生対象の植物根に侵入し、その後根の組織内で成虫まで发育する。植物側が抵抗性を示すには、幼虫の侵入が少ないか、侵入幼虫の发育が阻害されているかのどちらかである。そこで、SCNの幼虫（2期）を大豆のSCN抵抗性品種「スズヒメ」および小豆の「しゅまり」（SCN抵抗性を有しない、以下、感受性とする）、「Acc2195」・「Acc2766」（SCN抵抗性品種）の根に接種し、根組織内における发育状況を経時的に観察した。

まず、接種した幼虫の侵入数については、抵抗性品種と感受性品種の間での違いはなく、この部分が抵抗性の機作ではないことがわかった。次に、侵入した幼虫の发育を観察した結果を表1に示した。SCN感受性の「しゅまり」では、根の組織内で幼虫が時間の経過と共に发育し、接種から18日以降になると、次の世代を生み出す雌成虫（シスト）の形成が認められた。一方、SCN抵抗性大豆の「スズヒメ」では、2期幼虫から3期幼虫に发育するものの、雌成虫まで達するものはほとんど認められなかつ

表1 接種したSCNの根組織内における发育状況（2014中央農業試験場）

作物名	供試材料	SCN抵抗性	接種後日数	総虫数/全根	各齢期の虫数/全根				
					2期幼虫	3期幼虫	4期幼虫	成虫	
								雄	雌
小豆	しゅまり	感受性	18	55	10	11	7	13	13
			23	35	3	5	1	4	21
	Acc2195	抵抗性	18	54	29	16	3	7	0
			23	59	37	13	1	8	1
	Acc2766	抵抗性	18	80	73	6	0	1	0
			23	39	27	4	0	7	1
大豆	スズヒメ	抵抗性 (極強)	18	123	16	77	14	15	2
			23	113	19	80	6	6	1

注) 1個体あたりSCNを192卵・507幼虫接種した。

た。SCN抵抗性小豆「Acc2195」・「Acc2766」は、根に侵入した2期幼虫の多くが発育せず、「スズヒメ」同様に、ほとんど雌成虫まで達しなかった。

以上のことから、小豆遺伝資源由来のSCN抵抗性は、抵抗性大豆品種「スズヒメ」と同様に、線虫の幼虫が根組織内に侵入はするものの、雌成虫（シスト）まで発育しないことによるということが明らかになった。

②小豆の遺伝資源が抵抗性を示すSCN個体群の範囲

大豆では、SCN の個体群と大豆品種との間に寄生性の対応関係があり、大豆品種への寄生性によりいくつかのレースに分類されている。既存のSCN抵抗性大豆品種は抵抗性‘強’と抵抗性‘極強’の2種類であり、このうち抵抗性がより強い抵抗性‘極強’の「スズヒメ」や「ユキホマレR」にも寄生性を示す個体群が存在する。

そこで、道内から採取したSCN個体群66種類について、大豆および小豆への寄

生性を調査し、その結果を図1に示した。SCN抵抗性小豆遺伝資源の「Acc2766」は供試したSCN66個体群のすべてに、「Acc2195」は2個体群を除くすべての個体群に対して抵抗性を示し、道内に分布する大部分のSCN個体群に対して抵抗性を有することが示唆された。更に、小豆遺伝資源に対するSCNの寄生性と関連がないことが推察された。

③土壌中のSCN密度低減効果

一般的に、土壌中の線虫密度は、その線虫に対して感受性の品種作付けにより増大し、抵抗性の品種作付けにより低減する。そのことから、抵抗性品種の作付けは耕種的防除の意味もあり、輪作体系にとって大きな意義がある。

①において、SCN抵抗性小豆の根においては、SCNの次世代である雌成虫（シスト）がほとんど形成されなかったため、SCN抵抗性小豆の栽培により、土壌中の線虫密度を低減できる可能性があった。そこで、SCNが発生している圃場に「Acc2195」・「Acc2766」を栽培し、その前後の線虫密度を調査し、その結果を図2に示した。土壌中のSCN密度は、SCN抵抗性小豆の栽培により、栽培前の6～12%まで低下し、その程度はSCN抵抗性‘極強’の大豆品種「スズヒメ」の5%とほぼ同じであり、同程度の土壌中SCN密度低減効果を有することが明らかになった。

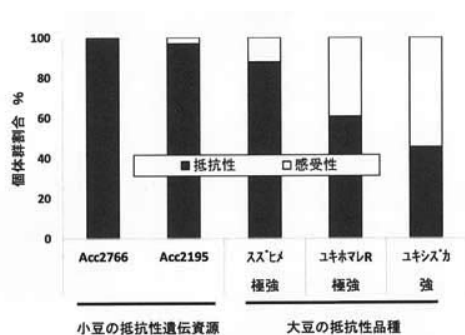


図1 北海道内から採取した66のSCN個体群に対する抵抗性の割合

(2014中央農業試験場)

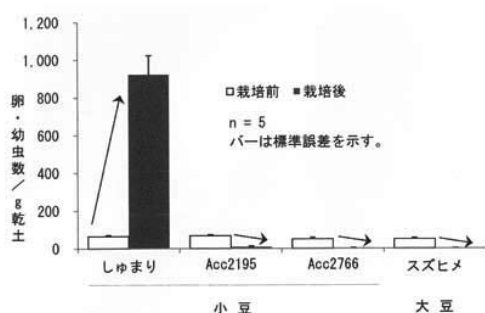
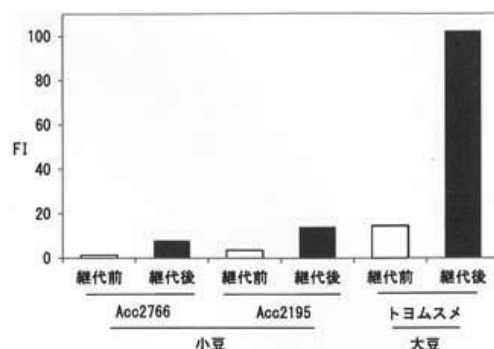


図2 栽培前後の土壤中のSCN密度の変化
(2012年、ポット試験による)
(2014 中央農業試験場)

④抵抗性の崩壊リスク

大豆においては、線虫発生圃場で抵抗性品種を繰り返し栽培することにより、徐々にSCNの寄生能が上昇し、抵抗性が打破されることがある。近年、北海道において抵抗性‘強’の大豆品種（「トヨムスメ」、「トヨコマチ」、「ユキホマレ」等）に寄生するSCN個体群が増加傾向にあるのもその一端と推測される。そのため、このような抵抗性打破のリスクが小豆において認められるかどうかを調査し、その結果を図3に示した。供試材料は「Acc2195」・「Acc2766」および、比較としてSCN抵抗性‘強’の大豆品種「トヨムスメ」であった。供試材料の根にSCN幼虫を接種すると、抵抗性でもわずかな雌成虫（シスト）が着生するが、そこから幼虫を再度ふ化させて同じ供試材料に接種し、繰り返し繁殖（継代）した。その結果、「Acc2195」・「Acc2766」のSCNの寄生能の上昇程度は小さかったことから、小豆遺伝資源由来のSCN抵抗性が早期に打破されるリスクは低いと推察された。



FI: Female Index=当該材料の平均雌成虫数/感受性対照における平均雌成虫数×100

図3 抵抗性品種で5作継代を繰り返したSCNの寄生能 (2014 北海道農業研究センター)

SCN抵抗性小豆系統の選抜

前項において、発見したSCN抵抗性小豆遺伝資源は、大豆の抵抗性品種同様にSCNの被害軽減できるのみならず、大豆の抵抗性品種に寄生する個体群にも抵抗性を示し、栽培による土壤中の線虫密度低減の効果が期待でき、なおかつ抵抗性崩壊のリスクも低いと考えられることから、この特性を導入できれば、栽培現場へのメリットが非常に大きい。そこで、小豆遺伝資源由来のSCN抵抗性を導入する目的で、十交0831（「きたろまん」×「Acc2766」）の組合せの交配を行った。

まず、育種を進めるにあたり必要な遺伝様式の推定を行った。交配から得られた交配種子（F₁世代）の根にSCNを接種したところ、SCN感受性の「しゅまり」の個体当り雌成虫（シスト）着生数はおおよそ180～280、抵抗性の「Acc2766」は11であったのに対し、F₁は23～55であり、感受性品種より大幅に少なかった。また、F₂世代集団のFI（抵抗性の指標、感受性品種へ

の雌成虫着生数に対する比)を調査したところ、FIが小さい値を示す抵抗性側に大きく偏った分布を示した(図4)。更に、感受性のF₂個体から抵抗性のF₃世代個体は出現しなかった。これらのことから、まず「Acc2766」由来のSCN抵抗性は遺伝する形質で育種が可能であり、抵抗性には作用力の大きな少数の遺伝子が関与し、そのうち少なくとも一つは優性であることが推定された。

次に、SCN抵抗性系統の育成を目標に、F₃世代系統からSCN発生圃場へ供試し、雌成虫の着生程度により選抜を行った。「Acc2766」は外観品質こそ普通小豆に似ているが、成熟期は非常に遅く北海道の気象条件下では成熟期に達しない。そこで、SCN抵抗性と同時に、成熟期による選抜を行った。2014年にはF₆世代系統について基本的な農業特性を調査すると同時に、SCN抵抗性について検定し、抵抗性育種素材「0831-48-5-2」および「0831-52-2-2」を得た。

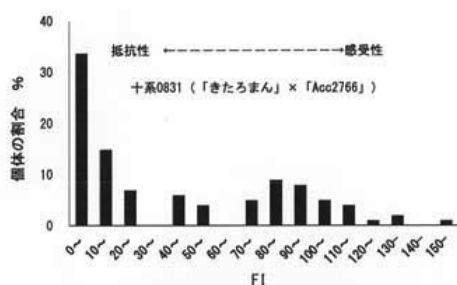


図4 F₂集団におけるFIのヒストグラム(ポットでの接種試験による)
(2014 十勝農業試験場、北海道農業研究センター)

①得られた系統の農業特性

表2に選抜の結果得られた2系統の特性を示した。これら2系統は、母親の「きたろまん」および比較品種の「エリモシヨウズ」より主茎長が長く、大幅に成熟期が遅いものの、成熟期には達した。収量は両品種並以上に多く、百粒重は「エリモシヨウズ」より重く、既存品種並の収量・粒大を有した。収量試験の生産物を用いた小規模な製アーン試験の結果では、アーン粒子径がやや大きいものの、その他の特性は既存品種と大きく変わらなかった。

②得られた系統のSCN抵抗性

表3に得られた2系統のSCN抵抗性について示した。ある作物が線虫抵抗性であることを示すには、線虫(雌成虫・シスト)が根に着生しない、線虫発生圃場において減収程度が小さい、栽培により土壤中の線虫を増加させないという三点をクリアする必要がある。

そのため、まず、抵抗性の選抜を行ったのと同じSCN発生圃場において、雌成虫(シスト)寄生程度を調査した。その結果、抵抗性系統の寄生程度はSCN感受性の「きたろまん」より大幅に小さく、抵抗性親の「Acc2766」と同程度であった。このことは、SCN幼虫の接種による精密な検定でも同様であり、「Acc2766」と同様、FIが0.0であった。

次に、SCN発生圃場における収量と、健全圃場(十勝農試場内)における収量を比較した。その結果、「きたろまん」のSCN

表2 「Acc2766」由来の抵抗性育種素材＋交0831F6系統の特性（2014 十勝農業試験場）

品種及び系統名	成熟期 (月/日)	成熟期 日差 (日)	倒伏 程度	主茎長 (cm)	子実重 (kg/10a)	子実重 標準比 (%)	百粒重 (g)	製アン試験				
								煮熟増加 比 (倍)	アン粒子 径 (μm)	生アン色		
										L*	a*	b*
きたろまん	9/5	0	3.5	85	361	100	13.8	2.77	123.0	43.35	8.26	6.40
エリモショウズ	9/12	7	2.5	90	300	83	11.7	2.90	116.5	43.62	8.15	6.64
0831-48-5-2	9/25	20	4.0	112	370	102	12.4	2.79	134.5	42.51	9.39	6.91
0831-52-2-2	9/23	18	2.5	129	373	103	12.7	2.86	127.2	41.13	10.47	6.44

注1) 倒伏程度は、無 (0) ～甚 (4) の5段階達観評価。

注2) 製アン方法:小豆50gに150gの水を加え、98℃ 70分でオートクレーブ煮熟後、0.5mm篩上で潰し種皮を分離し、約10倍量の水で自然沈降法による水晒しを3回繰り返す、晒しで絞って調整した。洗切りは行っていない。

注3) 生アン色はミノルタコニカ社 (CM-3500D) による。

注4) アン粒子径: 島津製作所社粒度分布計測定装置SALD-200VERによる。

表3 「Acc2766」由来の育種素材のSCN抵抗性（2014）

品種及び系統名	SCN抵抗性				2015年取扱
	SCN発生圃における			接種における抵抗性検定のFI	
	シスト寄生程度1)	子実重健全圃比2) (%)	土壌中SCN密度の変化3) 栽培後/栽培前		
きたろまん	66.0	29	-	-	
しゅまり	-	-	7.77	100	
Acc2766	0.0	-	0.12	0.0	
0831-48-5-2	0.8	84	0.16	0.0	保存
0831-52-2-2	0.0	68	0.09	0.0	「十系1219号」として試験継続

注1) SCN発生圃における調査結果。根部におけるSCNの寄生状況の指標。値が小さい程寄生が少ない。

注2) SCN発生圃における子実重の十勝農試験場内（健全圃）の子実重に対する比。

注3) SCN発生圃における乾土1gあたりSCN卵・幼虫数から求めた。

発生圃における減収程度は70 % 程度であったのに対し、抵抗性系統の減収程度は20～30%程度と低かった。更に、「Acc2766」において認められた土壤中のSCN密度低減効果について調べた。SCN発生圃場に栽培した後の線虫密度は、SCN感受性の「しゅまり」では栽培前の7.77倍に増加したが、抵抗性の「Acc2766」では0.12倍と十分の一程度に減少した。抵抗性系統については栽培前の0.09～0.16倍と、「Acc2766」と同様に減少した。

以上のことから、「Acc2766」との交配

後代を、SCN発生圃場における雌成虫（シスト）寄生程度で選抜して得た2系統の抵抗性育種素材「0831-48-5-2」および「0831-52-2-2」は、北海道の気象条件下で成熟期に達し、「Acc2766」と同程度のSCN抵抗性で、SCN発生圃場における減収程度が既存のSCN感受性品種より小さく、土壤中のSCN密度低減効果を有することから、小豆のSCN抵抗性品種開発に活用できると考えられる。

なお、この2系統のうち、成熟期、草姿（倒伏程度）、SCN抵抗性の点で優れる「0831-

52-2-2」に「十系1219号」の系統番号を付し、現在試験を進めている。

小豆のSCN抵抗性育種のこれから

道総研が発見し、母本に選定した「Acc2195」や「Acc2766」は、外観品質こそ普通小豆に似ているものの、成熟期は非常に遅く、北海道では成熟しなかった。これらの遺伝資源と、北海道の主要品種「きたろまん」とを交配した後代系統は、北海道において成熟期に達し、子実の外観や品質が既存の優良品種と大きくかけ離れてはいないが、品種として経済栽培の現場にリリースするには未だ課題が多い。具体的には、成熟期および品質・加工適性を既存品種並にすることが必要である。

幸い、これまでの研究により、「Acc2766」由来のSCN抵抗性に関与する遺伝子は作用力が大きく、少数であることが示唆された。このことは、高精度なDNAマーカーが開発可能であることを示しており、我々道総研では、現在DNAマーカーの開発に取り組んでいる。有効なマーカー開発が成し遂げられれば、既存品種を用いた反復戻し交配といった手法により、SCN抵抗性の導入が早期に実現できるであろう。

また、今回は紹介していないが、「Acc2195」を始めその他の遺伝資源を交配母本に用いた系統も順次選抜・育成を進めており、育種素材「十系1219号」との交配も既に行ったところである。その中から有望な系統が多数選抜されてくることが期待される。

参考

1.上川農試（2009）道北部におけるダイズシストセンチュウの発生実態および小豆への減収被害.

<https://www.hro.or.jp/list/agricultural/center/kenkyuseika/gaiyosho/h21gaiyo/f2/034.pdf>

2.上川農試・十勝農試（2012）小豆におけるダイズシストセンチュウ抵抗性検定法.

<https://www.hro.or.jp/list/agricultural/center/kenkyuseika/gaiyosho/24/f3/09.pdf>

3.十勝農試・中央農試・北農研（2015）小豆遺伝資源由来のダイズシストセンチュウ抵抗性の機作と抵抗性育種素材.

<https://www.hro.or.jp/list/agricultural/center/kenkyuseika/gaiyosho/27/f3/01.pdf>