

バレイショのPVY 抵抗性遺伝子とその育種的利用

農業・食品産業技術総合研究機構北海道農業研究センター
寒地畑作研究領域畑作物育種グループ 研究員

あかいこうたろう
赤井浩太郎

1. はじめに

ジャガイモYウイルス (potato virus Y, PVY) はナス科植物をはじめとした広範な植物種に感染する植物ウイルスである。主にアブラムシの吸汁によって伝播し、バレイショに感染した際には葉のモザイク症状や葉脈のえそ症状などを示すYモザイク病を引き起こす。植物防疫法によって実施される種ばれいしょ検疫では、Yモザイク病感染株は他の植物ウイルス病感染株と同様に有害植物と指定されており、種ばれいしょ生産においてはYモザイク病に罹患した株の抜去が求められる。

Yモザイク病の症状は品種によって多岐にわたり、トヨシロやメークインのように明瞭な症状を示す品種もあれば、男爵薯のように熟練者でなければ発見が困難な軽微な症状しか示さない品種もある。一方で、コナユタカやパールスターチなどのように、PVYの感染を抑える抵抗性を有する品種もあり、近年はこのようなPVY抵抗性品種の育成が求められている。

本稿では、国内および海外で利用されるPVY抵抗性遺伝子について情報を整理するとともに、PVY抵抗性育種の現状について紹介する。

2. ジャガイモYウイルス(PVY)について

PVYは、アブラムシ類がPVY感染植物を吸汁した際にアブラムシ体内に移行し、その後健全植物に飛来した際に再度吸汁を行うことによって感染を広げる。PVYは宿主であるバレイショの細胞内でPVYゲノムの複製や宿主の抵抗性反応の抑制に必要なタンパク質の合成を行う。やがて感染した細胞中でPVYゲノムの合成とPVYタンパク質の生産が進むと、PVYゲノムをCPタンパク質 (Coat Protein) が包み込み、細胞間をつなぐ原形質連絡と呼ばれる細い通路を通じて周辺細胞へ移行する (細胞間移行)。さらにPVYの蓄積量が高まると維管束系へと漏れ出て、より上位の葉や新塊茎組織に移行する (長距離移行) (図左)。バレイショでは特に新塊茎への移行が問題となるが、その確率はPVY系統によって異なることが報告されている (小野塚 2021)。

3. ジャガイモYウイルス抵抗性遺伝子

これまでに報告されたPVY抵抗性遺伝子は細胞内のセンサーのように働き、このようにして細胞内で合成されたPVY由来のタンパク質を認識することで、植物が持つ免疫系を活性化させ、PVYの増殖を抑

えたり、感染細胞から拡散させないように封じ込め反応を引き起こしたりするものである。バレイショのPVY抵抗性遺伝子はこの抵抗性反応の形態をもとに、2つのグループに大別することができる（表）。

一つは、PVYに感染した細胞およびその周辺細胞が過敏反応（Hypersensitive Reaction, HR）を起こすことでPVYを封じ込めるタイプの抵抗性遺伝子である（図中）。過敏反応はPVY感染細胞とその周辺細胞が、活性酸素を大量に生産し、自らプログラム細胞死を引き起こすことによってPVYもろとも自爆するような抵抗性反応である（図2 A）。このような抵抗性遺伝子はNy遺伝子と呼ばれ、これまでにNy-1、Ny-2、Ny_{tr}、Ny-Smira（Tomczynska et al. 2014）などが報告されている。Ny遺伝子を持つ抵抗性品種にPVYを人為的に接種すると、明瞭なえそ斑が形成される。しかしながら、Ny-1の事例では、高温環

境において抵抗性反応の活性化が遅延しPVYの細胞間移行を十分に封じ込められなくなる例や（Szajko, Strzelczyk-Zyta, and Marczewski 2014）、Ny_{tr}では抵抗性を回避するPVY系統の例が報告されており（Tian and Valkonen 2013）、様々なPVY系統が存在する野外で安定的に抵抗性を発揮するのは難しいと考えられている。また、PVYに対する抵抗性反応が生じた結果であるえそ斑が、PVYの病徴としてのえそ斑と似ている点も、Ny遺伝子を利用した抵抗性育種が避けられる理由の一つとされる。

一方で、PVYに感染した細胞およびその周辺に全く病徴を示さないままPVYの増殖や拡散を封じ込めるタイプの抵抗性遺伝子もあり、これらの抵抗性遺伝子はExtreme Resistance（ER）遺伝子と呼ばれる（図右）。ERはHRを引き起こす抵抗性に比べて非常に強く、PVY感染後ただ

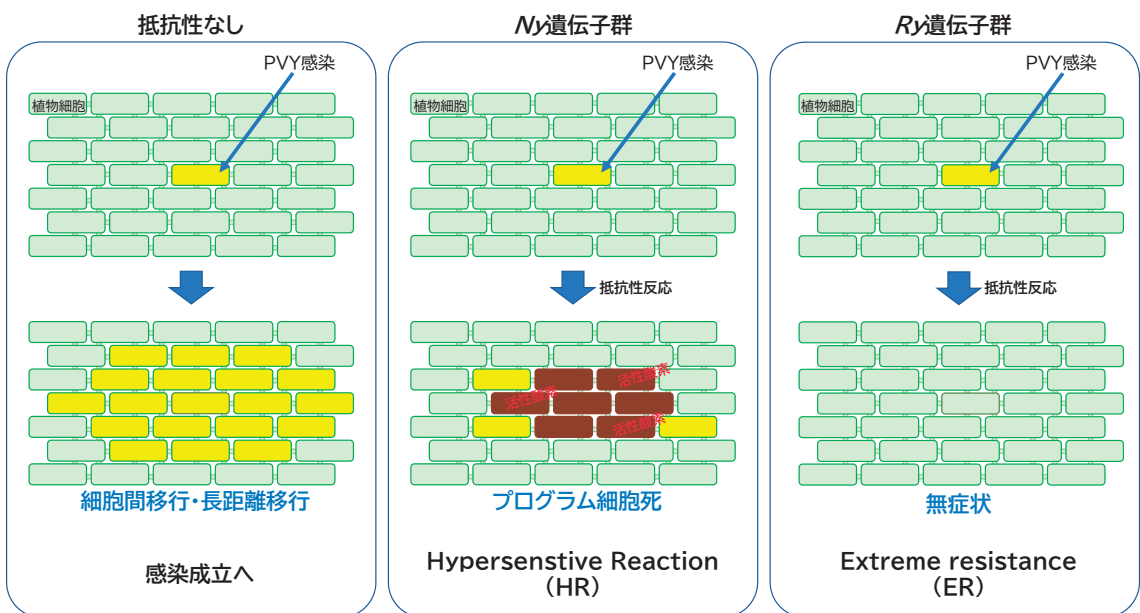


図 PVYの感染と抵抗性タイプ
黄色はPVY感染細胞、茶色は壊死した細胞を示す。

表 これまでに報告された代表的なPVY抵抗性遺伝子とその特徴

抵抗性遺伝子	抵抗性型	由来	認識部位	抵抗性打破系統の報告	代表的な品種/遺伝資源
<i>Ny-1</i>	過敏反応(HR)	<i>S. tuberosum</i> Group Andigena	HC-Pro	有	Rywal
<i>Ny-2</i>	過敏反応(HR)	<i>S. tuberosum</i> Group Andigena	不明	有	Romula
<i>Ny_{thr}</i>	過敏反応(HR)	<i>S. tuberosum</i>	HC-Pro	有	Desiree, King Edward 他
<i>Ny-Smira</i>	過敏反応(HR)	<i>S. tuberosum</i> cv. Sarpo Mira	HC-Pro ?	未	Sarpo Mira
<i>Ry_{adg}</i>	無病徴(ER)	<i>S. tuberosum</i> Group Andigena	不明	未	Eva, NY121
<i>Ry_{sto}</i>	無病徴(ER)	<i>S. stoloniferum</i>	Coat Protein	未	Alwara
<i>Ry-f_{sto}</i>	無病徴(ER)	<i>S. stoloniferum</i>	不明	未	不明
<i>Ry_{chc}</i>	無病徴(ER)	<i>S. chacoense</i>	不明	未	コナフブキ他
<i>Ry(o)_{phu}</i>	無病徴(ER)	<i>S. tuberosum</i> Group Phureja	不明	未	不明

ちにPVYの封じ込めと増殖抑制が生じることで、無病徴のまま抵抗性を発揮していると考えられている (Ross, Zidack, and Flenniken 2021)。PVYに対してERを誘導する抵抗性遺伝子はRy遺伝子と呼ばれ、これまでに近縁栽培種*S. tuberosum* Group Andigenaから発見された*Ry_{adg}*遺伝子 (Kasai et al. 2000)、近縁野生種*S. stoloniferum*から発見された*Ry_{sto}*遺伝子および*Ry-f_{sto}*遺伝子 (Grech-Baran et al. 2022; Flis et al. 2005)、近縁野生種*S. chacoense*から発見された*Ry_{chc}* (Li et al. 2022; Akai et al. 2023) などが知られており、近年はさらに*S. tuberosum* Group Phurejaに由来する*Ry(o)_{phu}* (Torrance et al. 2020) が発見されるなど、研究が盛んである。これらのRy遺伝子の特徴として、PVY⁰、PVY^N、PVY^{NTN}のすべてのグループのPVYに対して強い抵抗性を示し、それぞれの抵抗性を回避するPVY系統が世界的にも未だに出現していない点が挙げられる。*Ry*遺伝子がなぜすべてのPVY系統に対して安定的に抵抗性を発揮できるのかについては十分に研究が進んでいないが、最も分子生物学的解析が進んでいる*Ry_{sto}*は、PVYが生産するCPの保存的なドメイ

ンを認識することで抵抗性を誘導することが報告されており (Grech-Baran et al. 2022)、*Ry_{sto}*の認識を逃れるPVYがこれまで発見されていないのは、このCPの構造がPVYの感染や生存にとって重要な構造であり、突然変異が生じにくいためではないかと考えられている。

4. 日本でのPVY抵抗性育種の状況

日本のバレイショ育種において最も広く利用されている抵抗性遺伝子は*Ry_{chc}*である。*Ry_{chc}*はでん粉原料用品種コナフブキに初めて導入され (Asama et al. 1982)、コナフブキの祖先系統の一つである*S. chacoense* 'w84'がその起源であると考えられる (Hosaka et al. 2001)。コナフブキの育成については、本誌154号に浅間和夫氏が寄稿された記事に詳しく記載されているので、ご覧いただきたい。コナフブキは交配母本としても非常に扱いやすいこともあり、これまでにコナフブキを利用した交配の系譜からサクラフブキ、コナユタカ、ながさき黄金、アイマサリ、さらゆきといった*Ry_{chc}*を有するPVY抵抗性品種が育成されてきた。ただし、*Ry_{chc}*を有する品種は未だ少なく、様々な用途、作付け体系をカ

バーできる状況には至っていない。また、ジャガイモシストセンチュウ抵抗性品種への切り替えの観点から、でん粉原料用品種の大部分はコナフブキからPVY抵抗性を持たないコナヒメに置き換えられたため、日本国内のPVY抵抗性品種のシェアはむしろ低下している状況にある。近年のPVY抵抗性品種への要望の高まりから、各バレイショ育成機関では今後も Ry_{chc} を有するPVY抵抗性品種の開発・普及が継続されるだろう。

Ry_{sto} は Ry_{chc} と同様にERを誘導するPVY抵抗性遺伝子であるが、これを有する商用品種は日本国内に流通していない。これは、日本国内で利用可能な遺伝資源はAlwaraのみであること、Alwaraは*S. stoloniferrum*細胞質に由来する雄性不稔性（花粉親として交配利用できない特性）を持つことから（Sanetomo and Nashiki 2021）、Alwaraを用いた Ry_{sto} の育種的利用が忌避されやすいことが原因である。ただし、 Ry_{sto} は Ry_{chc} に比べて高温環境での安定性が勝ると考えられていることから（Grech-Baran et al. 2022; Ohki et al. 2018）、今後育種的利用を拡大すべき Ry 遺伝子であることは疑いがない。*S. stoloniferrum*由来細胞質が引き起こす雄性不稔性を解除する遺伝子座の解析も進められており（Sanetomo, Akai, and Nashiki 2022）、将来的に Ry_{sto} の育種利用を拡大できるようになる可能性が高い。また、後述のように海外においては Ry_{sto} を有する品種が多く利用されていることから、海外品種の導入によって利用可能な育種材料の幅を拡大することも可能だろう。

Ry_{adg} もExtreme Resistanceを司るとさ

れるが、実際には Ry_{chc} や Ry_{sto} に比べて抵抗性強度が弱いことが懸念されており、 Ry_{sto} 同様に利用可能な遺伝資源が限られることもあって、これを有する国内品種はこれまでに登場していないようである。

5. 海外でのPVY抵抗性育種の状況

ヨーロッパ諸国においては、でん粉原料用品種を中心に Ry_{sto} の利用が、米国においては Ry_{adg} 、 Ry_{chc} の利用が積極的に行われているようであるが、どの品種がどの抵抗性を有するのかについての情報は少ない。特に民間育成品種は必ずしも系譜や特性が明らかにされておらず、その遺伝的背景から類推することも困難な場合が多い。

また、日本国内ではPVY抵抗性評価を強（完全な抵抗性）/弱（PVYの感染・蓄積が見られる）で評価するのに対し、ヨーロッパでの評価はPVYの蓄積量に応じた評価であることにも注意が必要である。つまりヨーロッパにおいてPVY抵抗性が強いと判定された品種であっても、実際には感受性である場合がある。例えば、フランスのジェルミコバ社で育成されたGp抵抗性でん粉原料用品種フリアのPVY抵抗性は“MODARATE（並）”あるいは“VERY HIGH（極めて高い）”とされているが、実際にPVYを接種してみると感染が成立し感受性であることが明らかとなった。このように、海外においてはPVY抵抗性に対する認識が日本国内とは異なるようである。

6. おわりに

作物の病害抵抗性育種において、人類が抵抗性品種を開発・普及すれば、病原菌・

病原ウイルスはその抵抗性を回避するように突然変異し、それに対して人類は新たな抵抗性遺伝子を見出し利用するというイタチごっこが繰り返される。それぞれの抵抗性遺伝子がどれだけの間有効性を維持できるのか、つまり抵抗性を回避するPVYの出現しやすさは、各抵抗性遺伝子が認識するタンパク質の変異耐性に依存し、予測することは困難である。 Ry_{chc} の抵抗性は、16,000ha以上の広域で栽培されたコナフブキの登場以来40年以上に渡って維持されており、安定性の高い抵抗性であることは疑いようがない。しかし、 Ry_{chc} が永遠に安定して効果を発揮する遺伝子であると考えるのはおそらく間違いであり、抵抗性が打破されるリスクを常に考慮しなければいけない。各バレイショ育成機関においては、 Ry_{chc} を用いた抵抗性品種の開発・普及に加えて、 Ry_{sto} を始めとした他のPVY抵抗性遺伝子の利用を推進していくべきである。

併せて、 Ry_{chc} の抵抗性をより長く延命させるためには、PVYの感染機会を減らし、突然変異の頻度を低下させることが重要である。つまりPVYの発生を抑え込む施策を品種の抵抗性のみに求めるのではなく、ウイルスフリー種苗の生産体系を維持することや、媒介者となるアブラムシ類の適切な防除、PVY感染雑草の除草、エンバクなどを利用したまん延防止策などの防除技術をあわせた、総合的病害虫管理(IPM)を確実に実践していくことが必要である。多面的にPVYあるいはアブラムシ類を防除することで、PVY抵抗性品種にPVYが感染しようとする機会を減らせば、PVYの突然変異頻度は低下し、 Ry_{chc}

を始めとした既存のPVY抵抗性遺伝子の有効性を維持することにつながるだろう。

7. 参考文献

- Akai, K., K. Asano, C. Suzuki, E. Shimosaka, S. Tamiya, T. Suzuki, T. Takeuchi and T. Ohki (2023) De novo genome assembly of the partial homozygous dihaploid potato identified PVY resistance gene (Ry_{chc}) derived from *Solanum chacoense*. *Breed Sci* 73: 168-179.
- Asama, K., H.-i. Ito, N. Murakami and T. Ito (1982) New Potato Variety “Konafubuki”. *Bull Hokkaido Pref Agr Exp Stn* 48: 75-84.
- Flis, B., J. Hennig, D. Strzelczyk-Żyta, C. Gebhardt and W. Marczewski (2005) The $Ry-f_{sto}$ gene from *Solanum stoloniferum* for extreme resistant to Potato virus Y maps to potato chromosome XII and is diagnosed by PCR marker GP122718 in PVY resistant potato cultivars. *Molecular Breeding* 15: 95-101.
- Grech-Baran, M., K. Witek, J.T. Poznanski, A. Grupa-Urbanska, T. Malinowski, M. Lichocka, J.D.G. Jones and J. Hennig (2022) The Ry_{sto} immune receptor recognises a broadly conserved feature of potyviral coat proteins. *New Phytol* 235: 1179-1195.
- Hosaka, K., Y. Hosaka, M. Mori, T. Maida and H. Matsunaga (2001) Detection of a simplex RAPD marker linked to resistance to potato virus Y in a

-
- tetraploid potato. American Journal of Potato Research 78: 191-196.
- Kasai, K., Y. Morikawa, V.A. Sorri, J.P. Valkonen, C. Gebhardt and K.N. Watanabe (2000) Development of SCAR markers to the PVY resistance gene *Ry^{adg}* based on a common feature of plant disease resistance genes. Genome 43: 1-8.
- Li, G., J. Shao, Y. Wang, T. Liu, Y. Tong, S. Jansky, C. Xie, B. Song and X. Cai (2022) *Ry^{chc}* Confers Extreme Resistance to Potato virus Y in Potato. Cells 11.
- Ohki, T., M. Sano, K. Asano, T. Nakayama and T. Maoka (2018) Effect of temperature on resistance to Potato virus Y in potato cultivars carrying the resistance gene *Ry^{chc}*. Plant Pathology 67: 1629-1635.
- Ross, B.T., N.K. Zidack and M.L. Flenniken (2021) Extreme Resistance to Viruses in Potato and Soybean. Front Plant Sci 12: 658981.
- Sanetomo, R. and A. Nashiki (2021) Identification of the tetrad-sterility-causing *Solanum stoloniferum* Schltdl. & Bouche cytoplasm in interspecific hybrids with *S. tuberosum* L. Genetic Resources and Crop Evolution 68: 3383-3397.
- Sanetomo, R., K. Akai and A. Nashiki (2022) Discovery of a novel mitochondrial DNA molecule associated with tetrad pollen sterility in potato. BMC Plant Biol 22: 302.
- Szajko, K., D. Strzelczyk-Zyta and W. Marczewski (2014) *Ny-1* and *Ny-2* genes conferring hypersensitive response to potato virus Y (PVY) in cultivated potatoes: mapping and marker-assisted selection validation for PVY resistance in potato breeding. Mol Breed 34: 267-271.
- Tian, Y.P. and J.P. Valkonen (2013) Genetic determinants of Potato virus Y required to overcome or trigger hypersensitive resistance to PVY strain group O controlled by the gene *Ny* in potato. Mol Plant Microbe Interact 26: 297-305.
- Tomczynska, I., F. Jupe, I. Hein, W. Marczewski and J. Sliwka (2014) Hypersensitive response to Potato virus Y in potato cultivar Sarpo Mira is conferred by the *Ny-Smira* gene located on the long arm of chromosome IX. Mol Breed 34: 471-480.
- Torrance, L., G.H. Cowan, K. McLean, S. MacFarlane, A.N. Al-Abedy, M. Armstrong, T.Y. Lim, I. Hein and G.J. Bryan (2020) Natural resistance to Potato virus Y in *Solanum tuberosum* Group Phureja. Theor Appl Genet 133: 967-980.
- 小野塚, 信. (2021) ジャガイモウイルスの検出技術とジャガイモYウイルスの発生実態に関する研究. 北海道大学 甲第14648号.
-