

抵抗性品種の罹病化といもち病菌新レース発生の機構

山形大学農学部生物生産学科植物病理学教室 ^{なま}生 ^い井 ^{つね}恒 ^お雄

は じ め に

イネいもち病は、わが国の稲作にとり最も重要な病害の一つである。本病の防除技術は近代科学の発展とともに進歩し、最近では効果の高い薬剤の開発や、発生予察法の改善などが行われている。そのため、本病は夏の気象条件が平均的に経過すればほとんど問題にならなくなり、本病に対する警戒感も昔と比較できないほど薄れてきた。一方、コメ余り時代となった今、それまでの多収性、病害抵抗性の品種から、いもち病抵抗性の弱い「コシヒカリ」、「あきたこまち」、「はえぬき」など、いわゆる良食味品種への作付転換が進み、この傾向はますます顕著になっている（八重樫，1991）。加えて、地球環境に関する世界的な危機意識により、持続的な環境保全型へと農業形態が見直される流れに乗って、減化学肥料、減農薬栽培へと向かう風潮が見られる。このような背景の中で、1993年の夏は低温、多雨、寡照の気象のためイネは障害型不稔に加えていもち病が大発生して歴史的な凶作となり、結果的に平成のコメ騒動が起こった。天候次第でいつでも本病が大発生する多くの条件下で、安定的にコメの生産を確保するための防除技術は、今後ますます重要になるであろう。その中でも、良食味で市場性があり、しかもいもち病抵抗性を持つ品種の育成は、地域経済を守り、同時に持続的農業生産を進める上でも基本的な方法である。

我々は、いわゆるいもち病抵抗性品種は時間が経つと、劇的に罹病化する運命にあることを経験的に学んだ。抵抗性品種の罹病化はいもち病菌の新レースの発生によるものであるが、それが、どこでどのようにして起こるかはいまだ必ずしも明らかではない。新レース発生の場所や機構が明らかとなれば、それなりの対応ができ、新品种の罹病化までの時間を稼ぐことも可能である。ここでは、これまでの抵抗性品種の罹病化の歴史を紹介するとともに、新レースの発生の可能性のある場所、機構などについて述べる。

I 抵抗性品種の罹病化の歴史

わが国では、昭和初期以降化学肥料の使用によりイネの単位面積当たりの収量が増加したが、同時にいもち病の発生も深刻となり、それ以降の凶作要因の一つにいもち病がほとんど関与している（大畑，1989）。そのため、本病を対象に在来品種や中国陸稲品種の抵抗性を利用する方法と並んで、中国やインド型など外国イネの抵抗性遺伝子を利用した、いわゆる高度抵抗性品種の育成が行われた。その結果、「クサブエ」をはじめとする幾つかの実用的な抵抗性品種が1960年代初頭に続々と登場し、複数の県の奨励品種に指定されて一般圃場に栽培された。それらの品種は、栽培当初はいもち病が全く発生せず、大きな成果を上げたかに思われたが、数年後突然罹病化した。このような高度抵抗性品種の罹病化は日本だけでなく韓国の「統一」系統品種や、コロンビアのCIAT（国際熱帯農業センター，Centro Internacional de Agricultura Tropical）の育成品種についても報告されている（山田，1987）。

高度抵抗性品種の罹病化は、その品種の持つ真性抵抗性遺伝子を侵害する菌の新レースの発生によるもので、「統一」系統品種を罹病化させた新レースの起源については、山田・李（1978）によって詳細に調べられている。

II いもち病菌の病原性の変異

本病罹病イネの病斑から単孢子分離した株を継代培養すると、大部分の菌株が保存期間が長くなるにつれて程度の差はあれ変異する。多くの場合、セクターが形成され、菌叢や気中菌糸の色や量が変化するが、分生孢子形成能力が低下するものも多い。その他、栄養要求性、毒素生産性、化学物質に対する耐性等の生理的性質に関する変異も一般的である。病原性の変異についても多くの報告があるが、ここでは幾つかの例を簡単に述べる。

1 培地上における保存中の変異

培地上で保存中に病原性が変化することが知られている。26菌株を2年間保存した実験では、病原性が変化しなかったもの16、病原性を示す品種の幅が広がったものの5、狭くなったもの1、全く病原性が消失したものの4であった（高坂，1980）。また、山中・姜（1980）は研究室で長期間継代保存した日本産いもち病菌から「統一」系

統のイネに罹病型病斑を形成する菌株が分出したことを報告している。このように本菌は単孢子由来の菌株でも保存中に病原性が変異し、新レースを分出することもある。しかし、一方では長期間継代保存しても病原性が安定している菌株もある。

2 圃場における変異

(1) 自然発病菌のレースの多様性

愛知県農業総合試験場山間農業研究所の報告 (1995) によると、同実験圃場で 1983 年から 1988 年までの 6 年間に自然発病した葉身と穂の病斑から菌を分離してレースの変動を調査した結果、検出レース数は年ごとに変動し、総計で 30 種類のレースが検出された。これは自然条件下における本菌の変異性の高さを示していると思われる。しかし、筆者らは限られた品種が大面積に永年栽培されている山形県田川地方における本菌のレース分布を 1992 年から調べているが、検出レース数は意外に少なく、年ごとのレースの変動もほとんどない。これらの結果は、本菌の病原性の変異が特に地域の品種構成や周辺の栽培環境などによって影響される可能性を示し、地域の本病防除、品種更新などを考える上で重要である。

(2) 葉からの分離レース

前述の報告では、葉の病斑から多数のレースが分離されているが、穂からのレース数より少ないことが述べられている。さらに、分離したイネ品種に対して非親和性のレースも葉と穂の両者から得られているが、その内容も年ごとに異なっている。この場合、抵抗性遺伝子の発現がより明らかな葉における結果が重要と思われる。また、同報告では自然感染した葉舌や葉耳細胞から非親和性のレースを含む複数のレースを分離している。

(3) 穂からの分離レース

本病罹病穂からの分離レースが多様であることは一般的であり、しかも分離した品種に非親和性のレースが得られる例も数多く報告されている。しかし、筆者らの研究では「ササニシキ」の罹病穂からの分離レースは限られ、これまで 003 と 103 の 2 レースしか検出していない。もし、年ごとに穂で多くの変異株が生成されているとすれば、抵抗性遺伝子 *Pi-a* を持つ「ササニシキ」上ではかなりのレースが生存できるので、これらが分離されるはずである。したがって、この結果から、本菌の変異性やレースの分布の多様性に調査圃場とその周辺のイネの品種構成と栽培面積や栽培年数などが大きく影響していると思われる。

3 変異菌生成の実験例

(1) 異なるレースの接触、混合培養による変異

生井・山中 (1982) は、PSA 培地上に、レースが異な

り、しかも気中菌糸の色が対照的な 2 菌株の栄養菌糸を、カミソリで切断して切り口を接着させて培養し、培養中に接着部から形成されたセクターから幾つかの変異菌株を得た。この変異菌は両母株の病原性を併せ持つような病原性を持つもの、両母株にはない病原性を新たに獲得したもの、それから両母株よりも病原性が狭くなったものに分類された。同様の現象は前述の愛知農総試の報告でも確認されており、本菌では複数の菌株が接触するような状態で生育すると変異株が生成されることはかなり一般的であると思われる。

(2) 葉における親和性レースの混合接種による変異

イネの葉身に異なる親和性レースの 2 菌株を、両菌株による病斑がやがて接する距離に離してパンチ接種し、病斑の融合部から変異菌を分離した (生井・山中, 1982)。同様の実験は内藤・平野 (1988) によっても行われ、両母株と同じレースのほかに新レースを分離している。これらの結果は、複数のレースが同時に存在するような条件下では、植物体上でも新レースが発生しやすいことを強く示唆している。

(3) イネ以外の宿主植物の通過による変異

本蔵ら (1983) は、ハトムギにイネのいもち病菌を接種し、ハトムギの病斑から新レースを得たことを報告している。これは本菌がイネ以外の宿主植物を経由することで変異する可能性を示しており、興味深い報告であり、今後検討する必要がある。

III 新レースの生成が考えられるイネ体の部位

わが国ではいわゆる外国稲由来の抵抗性品種が罹病化するまでに、普及後平均で 2.8 年経過しているとされる (渡辺, 1980)。もし、いもち病菌が増殖の過程で常に無方向に突然変異しているとすれば、遺伝子の質にもよるが、本菌の年間の孢子形成総数からして、旧品種に激発することがあれば周辺に栽培されている新品種でも栽培初年度から罹病化が起ころうとも不思議はない。抵抗性品種の崩壊までにある程度の時間が必要な理由の一つとして、新レースの発生には非親和性レースが抵抗性遺伝子と遭遇し、しかも次世代が形成される場所が必要であるからと考えることができる。以下に、非親和性レースが感染できるイネの部位を挙げる。

1 葉身

葉身では一般に非親和性レースを接種した場合、あるネパールイネのように大型の褐色病斑を形成するものもあるが、大部分は褐色の小病斑を形成するか無病斑であり、そこでは分生孢子は形成されない。しかし、ごく例

外的に品種によって葉縁部や中肋などに崩壊部を持つ細長い病斑が形成される場合があり、ここでは孢子が形成される。一方、内藤（1979）は、親和性レースにより形成された病斑上で非親和性レースが増殖でき孢子も形成されるとしている。これらのことから、葉身の場合によっては前述の条件に合致する可能性がある。

2 葉舌と葉耳組織

イネの葉舌、葉耳を構成する細胞は、本病に対して感受性が高く、非親和性レースに対しても親和性レースと同様に侵入・増殖を許すことが知られている。内藤・平野（1986）は穂ばらみ期の止め葉と次下位葉の葉舌を用いて詳細に検討し、品種によっては感染率が異なるが、親和性レースと同様に非親和性レースも感染し、分生孢子も形成することを再確認している。

3 穂

穂では抵抗性品種でも非親和性レースの感染によって病斑が形成されることは多くの研究者によって報告されている。我々の実験でも「ササニシキ」から分離した非親和性レースをそれぞれ真性抵抗性遺伝子の異なる9品種の穂に接種すると、用いたすべての品種で感染すること、病斑上で分生孢子が形成されることを確認している。

IV 非親和性レースの通過により得られた変異菌

1 葉身での試験

非親和性レースを抵抗性イネ品種の葉に接種し、新レースを得た研究はいくつか見られる。抵抗性品種の幼苗に非親和性レースを高濃度で接種して感染させ、その病

斑からの再分離菌の変異の内容とその率を検討した結果、本菌の *Av-i* や *Av-k* 遺伝子のように病原性を獲得しやすいものと、そうでないものがあり、それらの変異率は予想以上に高いことが知られている（高坂，1980）。一方、前述の技術会議・愛知農総試の報告書の中では、レースの検定中に「石狩白毛」や「ヤシロモチ」などの葉縁に形成された非親和性レースの病斑からの再分離菌株に元の非親和性レースと親和性レースが混在したことが述べられている。この結果は、抵抗性品種の葉を通過することで新レースが生成したことを示した最近の例である。

2 穂での試験

我々は穂を用いたこの種の研究を進めているが、ここでは紙面を借りてその背景から述べる。山形県では「ササニシキ」離れの最近の状況下で独自のイネ品種の開発を進め、「はえぬき」、「どまんなか」の2品種を育成した。1992年に県の奨励品種として平たん部には「はえぬき」を、中山間部には「どまんなか」を指定し、「ササニシキ」からの品種交替が本格的に開始された。庄内地方の平野部のように永年「ササニシキ」の単作地域であり、また本病原菌の優占レースが003である地域に *Pi-i* を持つ「はえぬき」が栽培されることは、地域に限った場合 *Pi-i* 系統でも真性抵抗性品種としての意味を持つと思われ、その罹病化の過程を垣間みることのできる絶好の機会を得たことを意味する。

抵抗性品種の崩壊現象が見られる場合、それに先行してその穂の微感染が観察されると報告されていること、穂は非親和性レースが感染可能で多くの孢子を形成でき



図-1 非親和性レースの接種により形成された抵抗性品種「はえぬき」の穂の病斑

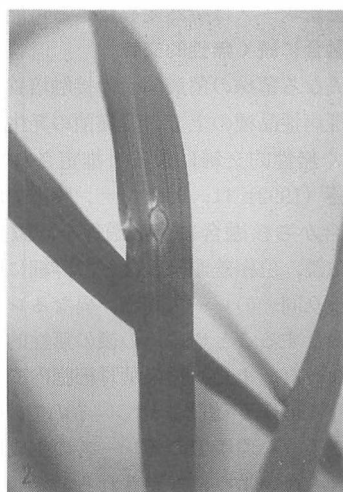


図-2 「はえぬき」の穂を通過して発生した新レースが「はえぬき」葉身に形成した病斑

る場所であるという条件に最も合致することに注目した。また、野外での罹病化の現象を再現するには、野外に発生した菌株を用いる必要があるため、「はえぬき」水田周辺の「ササニシキ」の穂に自然発病している非親和性レースを用いた。さらに、別のレースの外部からの混入を最小限にするための一つの方法として、穂ばらみ期に注射接種する方法を採用した。その結果、本実験で用いたレース 003 あるいは 103 の非親和性レースの菌株はいずれも「はえぬき」、「どまんなか」の穂に感染し、多くの分生孢子を形成することが確かめられた(図-1)。また本研究で用いる菌株は、穂を経由させる場合も、また、レースを検定する場合も人工培地をできるだけ経由しないようにするため使用直前に分離した。その結果、複数の圃場から得た非親和性レースが「はえぬき」の穂を通過することにより、「はえぬき」に病原性を示す新レースを生成した(図-2)。

V 新レース発生メカニズム

1 突然変異

病原菌が新しい病原性を獲得する場合、どこで、どのようなメカニズムによって起こるかということは重要である。薬剤耐性菌の場合は、薬剤を使用する前から既に低率であるが耐性菌が発生している例が多いことが知られている。すなわち、初め無方向な突然変異があり、その後薬剤による選択圧のため耐性菌が選抜され、その密度がしだいに高くなると考えられている。新レースの生成においても、このような突然変異が起こることは十分考えられる。今回、筆者らが抵抗性品種の穂を通過させた方法では、外部からの感染を避ける方法をとったので、出現した新レースは突然変異による可能性が高い。

2 菌糸融合に続く無性的交雑

レースの異なる菌株の菌叢同士の接触培養や、混合培養、さらに罹病性品種の上での変異菌の発生の機構は菌糸融合に続く無性的交雑によると推定されている。最近、斎藤・藤(1992)は、セロファン膜上で培養した本菌の菌糸融合から核融合に至る過程を、微分干渉顕微鏡、蛍光顕微鏡、位相差顕微鏡などで詳細に観察している。それにより同一のレース同士、異なるレース同士の栄養菌糸が融合することや、その後の無性的交雑の過程が明らかになった。また、感染葉耳細胞内でも菌糸融合(内藤・平野, 1986)が確認されているので、複数のレースが混在するような環境での新レースの生成は無性的交雑による場合も多いように推定される。

3 有性的交雑

いもち病菌では培地上で有性世代が知られている。外

国産のイネいもち病菌を用いた交雑も実験室で可能となってきたが、野外での発見はない。したがって、有性的交雑によって新レースが発生する可能性は少ないと思われる。

おわりに

前述のとおり、現在は良食味品種が主に栽培されているが、それらの品種の大部分は真性抵抗性遺伝子が *Pi-i* や *Pi-a* で圃場抵抗性は弱い。しかもこれらの品種の栽培面積はますます増えている。このような状態では、本病の防除に真性抵抗性遺伝子を利用する機会は、それまで *Pi+* を持つ「コシヒカリ」や *Pi-a* を持つ「ササニシキ」などの品種が永年優占的に栽培されていた地域で、*Pi-i* を持つ「ひとめぼれ」、「はえぬき」や *Pi-k* を持つ「つがるおとめ」などへの品種更新のときしかないかもしれない。このことは、庄内地方の平野部で「はえぬき」が栽培開始後3年間はほとんど罹病化しなかったことでも証明される。筆者らの穂における新レース生成説が実証されれば、抵抗性品種の導入後、穂の感染を集中的に防ぎ、さらに種子消毒を徹底することで抵抗性品種の罹病化までの時間を伸ばすこともできるであろう。一方、新レースの発生率や変異の方向性があるのかどうかなど、今後検討する課題は多い。

近年は「ササニシキ BL」に代表されるマルチラインの利用など、抵抗性品種の利用法もこれまでとは異なる視点で行われつつあるが、それに対しても、安全な遺伝子と危険な遺伝子の区別が可能であろうし、多系品種の混合比率の選定も的確に行いえると思われる。

引用文献

- 1) 高坂卓爾(1980): 山崎義人・高坂卓爾編, イネいもち病と抵抗性育種, 博友社, 東京, pp. 367~384.
- 2) 本蔵良三ら(1983): 日植病報 49(1): 91.
- 3) 大畑貫一(1989): 稲の病害, 全国農村教育協会, 東京, pp. 36~38.
- 4) 内藤秀樹(1979): 日植病報 45: 272~274.
- 5) ———・平野拓司(1986): 日植病報 52(3): 523.
- 6) ———(1988): 同上 54(3): 343.
- 7) 生井恒雄・山中 達(1982): 同上 48(3): 466~470.
- 8) 農林水産技術会議事務局・愛知県農業総合試験場(1995): いもち病抵抗性と菌の変異に関する研究: 1~4.
- 9) ———(1992): 日植病報 58(4): 557.
- 10) 渡辺進二(1980): 山崎義人・高坂卓爾編, イネいもち病と抵抗性育種, 博友社, 東京, pp. 43~46.
- 11) 八重樫博志(1991): 植物防疫 45(11): 456~459.
- 12) 山田昌雄・李銀鐘(1978): 同上 32(6): 238~242.
- 13) ———(1987): 山中 達・山口富夫編, 稲いもち病, 養賢堂, 東京, pp. 198~216.
- 14) 山中 達・姜秀雄(1980): 日植病報 46(4): 677~678.