

日本に飛来するトビイロウンカの抵抗性品種加害性の現状

農林水産省農業環境技術研究所 **た** **なか** **こう** **いち**
田 **中** **幸** **一**

はじめに

抵抗性品種を用いた害虫防除法は、防除のために余分な労力やコストがほとんどかからないだけでなく、環境に対する悪影響も小さいという点で優れており、多くの作物で抵抗性品種が育成され栽培されてきた。抵抗性品種の利用にとって最も重大な問題は、害虫の中に抵抗性に適応した個体群（「バイオタイプ」と呼ばれている）が現れ、苦勞して育成した品種の抵抗性が効果を失ってしまうことである。このような害虫個体群は多くの作物に対して出現しており（寒川, 1983; DIEHL and BUSII, 1984）、トビイロウンカ *Nilaparvata lugens* とイネの関係も、その一例としてよく知られている。抵抗性品種を効果的に育成・利用するためには、害虫個体群における抵抗性品種加害性の動向を常に監視しておく必要がある。またそのためには、簡便な検定法を確立することも求められる。東南アジアで抵抗性品種が普及した1970年代以降80年代中期までは、日本に飛来するトビイロウンカ個体群には、抵抗性品種加害性の変化が見られな

かった。しかし、ここ10年あまりの間に、加害性に大きな変化が現れており、本稿ではその加害性変化の概要を紹介する。ここに示したデータの主要な部分は、松村正哉博士と筆者の共同研究によるものである。また寒川一成博士には、この問題に関する有益なご助言および中国におけるウンカやイネ品種の情報をいただいた。両博士には誌面を借りてお礼申し上げる。

I 熱帯アジアにおけるトビイロウンカの品種加害性

1960年代後半からフィリピンにある国際稲研究所 (IRRI) が中心となって、トビイロウンカ抵抗性の品種・遺伝子の探索が進められた。まず、インドの在来品種から抵抗性遺伝子 Bph 1 と bph 2（大文字で始まるのは優性遺伝子、小文字で始まるのは劣性遺伝子）が、次いでスリランカの在来品種から Bph 3 と bph 4 が見つかり、現在までに栽培稲からは9個の遺伝子が同定されている（池田, 1994）。

アジアに分布するトビイロウンカは、抵抗性品種加害

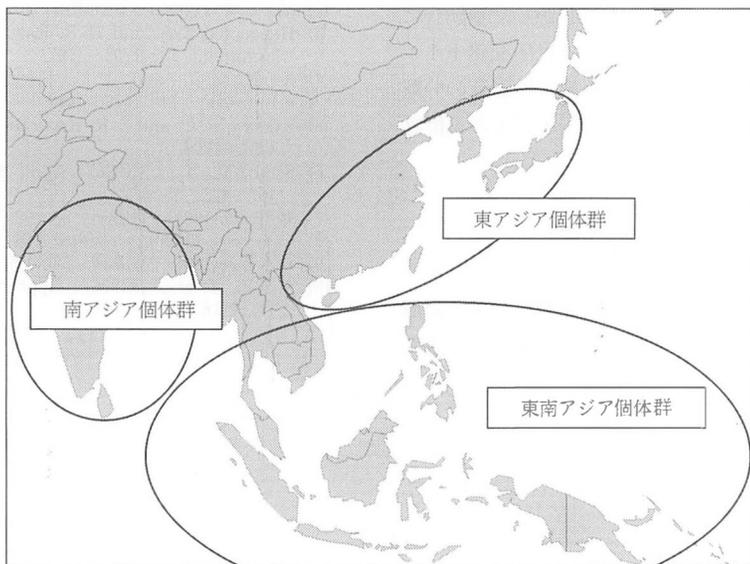


図-1 抵抗性品種に対する加害性の異なるトビイロウンカ個体群

Present Status of Virulence to Resistant Rice Varieties in the Brown Planthopper *Nilaparvata lugens* Immigrating into Japan.
By Koichi TANAKA

(キーワード: イネ, 抵抗性品種, 寄主適応, 加害性, トビイロウンカ)

性によって三つのグループに分けることができる(図-1)。フィリピン、インドネシア、ベトナム南部、ソロモン諸島などを含む東南アジアのトビイロウンカ個体群は、1970年代以降抵抗性品種の普及とともに加害性が劇的に変化し、現在は抵抗性遺伝子 Bph 1 と bph 2 に対し加害性をもっている。一方、インド、スリランカなどの南アジアの個体群は、東南アジアで抵抗性品種が普及する以前から、既に Bph 1 と bph 2 に対する加害性を有していた。東アジアの個体群については、後で詳しく述べる。

II 品種加害性の検定法

トビイロウンカの抵抗性品種加害性は、遺伝的にはポリジーン系に支配されているが、表現型としては連続的な変量とはならず、抵抗性品種をほとんど吸汁できないか、よく吸汁できるかという二つのグループに分かれる(TANAKA, 1999)。したがって、ウンカ個体群の中で抵抗性品種を吸汁できる個体の割合が重要であり、加害性検定では、各ウンカ個体がよく吸汁できるかできないかが判定できればよい。これまで本種の加害性検定には、集団幼苗検定(PATHAK et al., 1969; 金田, 1975)とパラフィルムサシェを用いた甘露排出量の測定(PATHAK et al., 1982; 寒川, 1992)が主に使われてきた。集団幼苗検定法は、育種のためのスクリーニングには有効であるが、ウンカの個体ごとの検定ができないこととイネの生育速度や吸汁に対する耐性が結果に影響するので、ウンカの検定には適さない。一方、パラフィルムサシェ法は、ウンカが吸汁できるかどうかを判定するには労力がかかりすぎる。そこで、次のような簡便法を考案した。

トビイロウンカの短翅雌では、羽化後2日間十分に吸汁した個体は腹部が大きく膨らむが、ほとんど吸汁できない個体は腹部がへこんだままであることから、腹部の肥大程度によって加害性の判定ができる(TANAKA, 1999 参照)。しかし、両者の中間的な個体があり、それに対しては観察者によって判定が異なる可能性がある。そこで、羽化したウンカを検定するイネに放飼し、放飼後5日間に腹部が十分肥大するか、または5日間生存した個体を加害できる個体とした。具体的な検定手順については、田中(1999b)とTANAKA(2000)を参照されたい。

III 東アジア個体群の加害性変化

東アジアを中心に発生する個体群は、次のように広域を移動すると考えられている(KISIMOTO and SOGAWA, 1995)。周年発生地であるベトナム北部から中国最南部で冬を越した個体群の一部が、春に中国南部に移動す

る。そこで増殖した個体群がさらに北方に移動し、その一部は梅雨の頃日本へも飛来する。北方へ移動した個体群の一部は、秋に周年発生地へ戻る。

1 Bph 1 に対する加害性の変化

日本に飛来するトビイロウンカ個体群に対し、Bph 1 を導入した日本稲中間母本は、1987年までは抵抗性を示していた。ところが、90年に飛来したウンカでは、Bph 1 をもつ品種を吸汁できる個体は‘西海184号’に対して約80%に達し、‘IR26’に対しても約30%に増加していた(寒川, 1992)。また、この年には九州農業試験場(福岡県筑後市)の圃場でも‘西海180号’、‘西海184号’などに坪枯れが生じた。これらのことは、日本に飛来するトビイロウンカ個体群が、1988~90年の間にBph 1 に対する加害性を増し始めたことを示している。同様の変化が、ほぼ同じ時期にベトナム北部や中国において始まったことが報告された(Yu et al., 1991; THUAT et al., 1992; ZHANG et al., 1995)。この事実は、日本に飛来する本種の飛来源を推定する根拠となり(寒川, 1992)、本種の東アジア個体群が一つの個体群から成り、東南アジア個体群および南アジア個体群との遺伝子流動が小さいことを示唆している。

筆者らは、この変化がそれ以後も続いているのか、九州に飛来したウンカを使って調査してきた(田中, 1999b; TANAKA and MATSUMURA, 印刷中)。その結果、Bph 1 に対する加害性はさらに高まってきており、近年は‘Mudgo’や‘IR26’など抵抗性の強い品種に対しても多くの個体が加害できるようになっていることが明らかになった(表-1)。したがって、日本や東アジアで発生す

表-1 抵抗性品種を加害できるトビイロウンカ雌成虫の割合(%)^{a)}(田中, 1999bとTANAKA and MATSUMURA(印刷中)を改変)

採集年	イネ品種(抵抗性遺伝子)				
	Mudgo (Bph 1)	IR 26 (Bph 1)	ASD 7 (bph 2)	農10号 (Bph 3)	Babawee (bph 4)
1991	11	25	9	7	8
1992	16	38	14	9	5
1995	66	79	13	12	4
1996	39	54	13	8	7
1997 ^{b)}	71	74	86	11	11
1998 ^{b)}	75	88	77	23	8
1999	83	88	79	20	25

1991~96年は熊本県西合志町で、1997~99年は長崎県諫早市で、感受性イネ品種より採集したウンカ系統を検定した。

^{a)}: 100頭の雌のうち、羽化後5日間に吸汁により腹部が肥大したかまたは5日間生存した個体の割合。

^{b)}: 2回の検定結果の平均値。

表-2 'ASD7' (bph 2 遺伝子保有) および 'レイホウ' (抵抗性遺伝子なし) 上におけるトビロウカ幼虫 (1997年飛来系統) の生存率および発育期間, 長翅型率 (TANAKA and MATSUMURA (印刷中) より抜粋)

イネ品種	生存率 (%)	発育日数 (平均値±SE)		長翅型率 (%)	
		♀	♂	♀	♂
ASD7	85.3	14.5±0.10	14.0±0.11	0.0	56.3
レイホウ	90.3	14.4±0.07	13.8±0.08	0.0	46.2

る本種個体群に対して, Bph 1 による抵抗性は効力を失ったと考えられる。

2 bph 2 に対する加害性

東アジア個体群の Bph 1 に対する加害性が変化し始めた以降も, 他の抵抗性遺伝子に対する加害性に目立った変化は見られなかった (田中, 1999 b)。ところが, 1997 年に長崎県に飛来した系統について検定した結果, 'ASD7' に対して 80% 以上の個体が加害性を示した (表-1)。そこで, 1998, 99 年飛来系統についても検定を行ったところ, ほぼ同様の結果になった (表-1)。また, 幼虫の生存率も 85.3% という高い値を示し, 生存率, 発育期間ともに感受性品種の 'レイホウ' で飼育した場合と違いがなかった (表-2)。さらに, 検定に用いた 'ASD7' が正常に抵抗性を発現していたかを確認するために, 1991 年飛来系統を対照とし, 屋外で育てたイネを用いて追試を行った (通常の検定は温室で育てたイネを使っているが, 屋外の方が日射が強いため, より健全なイネが育つと考えられる)。その結果, 'ASD7' を加害できるウンカ個体の割合は, 1997 年系統では 74% (表-1 の値とほぼ同じ), 91 年系統では 13% となり, 温室で育てたイネも正常に抵抗性を発現していることが確認できた (TANAKA and MATSUMURA, 印刷中)。このように, 日本に飛来するトビロウカは, 1997 年以降 'ASD7' に対する加害性が急激に増加したことが明らかになった。

しかし, 今のところ他の東アジア地域では, このような顕著な変化は報告されていない。ただし, ベトナム北部紅河デルタのウンカでは, 集団幼苗検定により 1995 年に 'ASD7' に対しやや高い加害性が見られたが (KHUONG, 1999), 95 年以降については報告がない。また, 中国浙江省にある水稻研究所付近に飛来したウンカでは, 'IR 42' (bph 2 をもつ) に対する加害性は 1999 年まで明らかな変化は見られていない。ただし, 'ASD7' は 'IR 42' などの育成品種に比べると抵抗性レベルが低いために, 加害性変化をより敏感に検出できた可能性がある (寒川, 私信)。

それでは, すでに bph 2 への加害性をもっているフィリピンなど東南アジアの個体群が日本に飛来した可能性はないだろうか。しかし, 下層ジェットプログラムを用いた解析によると, 1997~99 年に長崎県へのウンカの飛来が見られた 6 月上旬~7 月上旬には, ウンカを運び得る気流は中国大陸から日本に向かうものであった (松村, 私信)。東アジア各地で, bph 2 に対する本種の加害性を早急に調べる必要がある。これによって得られる情報は, 栽培品種の選択および抵抗性品種の育種にとって重要であるばかりでなく, この地域のウンカの移動経路を再度確認するためにも価値のあるものとなるだろう。

一方, Bph 3 または bph 4 をもつ品種に対する加害性に, 顕著な変化は見られていない (表-1)。しかし, 近年の飛来系統では, 加害性個体の割合が 20% を超えるようなやや高い値もある。今後, これらの品種に対する加害性についても, 十分に警戒しながら監視を続ける必要がある。

3 栽培品種と加害性の変化

東アジア個体群における Bph 1 と bph 2 に対する加害性の変化は, 抵抗性品種の普及によって引き起こされたに違いない。ベトナム北部紅河デルタでは, 1981 年にトビロウカによる大被害を受けたことにより, Bph 1 をもつ品種が栽培されるようになった (鈴木・和田, 1994; KHUONG, 1999)。中国では, 1970 年代に育成された Bph 1 をもつハイブリッド品種 (この遺伝子は稔性回復系統として用いられた 'IR 26' に由来する) が 80 年代に普及し, 90 年代には栽培面積は約 50% を占めている。このように, ベトナム北部と中国において普及した抵抗性品種に対して, トビロウカ個体群がしだいに適応し, 1980 年代末になって加害性の変化が顕在化したと考えられる。

次に bph 2 については, ベトナム北部では 1984~85 年にこの遺伝子をもつ品種 'CR 203' (IR 8423) が主に晩春から夏期に栽培され始め, 近年の栽培面積は約 40% を占めている (鈴木・和田, 1994; KHUONG, 1999)。一方, 中国では bph 2 をもつ品種は長い間導入されなかった。しかし, 1996 年になって広東省で 'IR 36' 由来の bph 2 をもつ品種 'Jingxian 89' が栽培され始め, 現在の栽培面積は 100 万 ha に達している (HUANG et al., 1999; 寒川, 私信)。bph 2 に対する加害性が 1997 年に急に増加したのは, 中国における 'Jingxian 89' の普及と関係があるかもしれない。

抵抗性品種の普及とともに, その品種に適応したウンカ個体の割合が増えるのは, もともとウンカ個体群中に

その品種に適応した個体が少数存在し、抵抗性品種上ではそのような個体がより多く生き残って子どもを残すため、世代とともに適応した個体がしだいに増加するからであると考えられている。事実、東アジア個体群の発生地では普及品種に導入されていない Bph 3 や bph 4 に適応した個体が既に存在している (表-1)。そして、抵抗性品種に対するウソウの加害性には遺伝変異があること (TANAKA, 1999)、また実験室で加害性系統が選抜できること (伊藤・岸本, 1981; PATHAK and HEINRICH, 1982) は、この考えが妥当であることを示唆している。東アジアのトビロウソウ個体群は、広域を移動するのが特徴である。周年発生地で栽培される品種が加害性変化に影響することは想像できる。しかし、秋には北方から周年発生地へ戻りの移動があるといわれており、周年発生地のウソウ個体群は戻りの個体群によって薄まることになる。したがって、周年発生地に戻ってくる個体数や戻れる地域の範囲が重要であり、これが加害性の変動に影響することはシミュレーションによっても予測されている (田中, 1999 a)。これまで抵抗性品種は、ベトナム北部や中国南部など本種の周年発生地と一次飛来地で主に栽培されていた。それによってウソウ個体群の加害性に変化が生じたことから、この地域の品種の影響が大きいことは確かなようだ。しかし、抵抗性品種の普及から加害性変化の顕在化まで 10 年ほどを要しており、これは東南アジアでの年数 (例えばルソン島では 2 年) に比べて長いようだ。この原因として、抵抗性品種の作付割合も関係があるだろうが、戻りの移動などウソウの移動性の違いも関係している可能性がある。しかし、戻りの移動については、中国大陸で秋に南へ向かう移動が観察されているだけであり、詳しいことはわかっていない。

おわりに

日本に飛来するトビロウソウ個体群 (東アジア個体群) に対し、Bph 1 による抵抗性はすでに無力化してしまい、bph 2 による抵抗性も効果を失いつつあるようだ。これは東南アジアで起こった歴史が、15 年あまり遅れて東アジアで繰り返されたと見ることができる。今後、抵抗性品種の育種においては、Bph 1 と bph 2 以外の遺伝子の導入を図る必要がある。これまでに栽培稲か

ら同定されたトビロウソウ抵抗性遺伝子の他に、野生稲のもつ遺伝子 (すでに一部導入されている) や吸汁阻害以外の抵抗性を示す遺伝子など、多様な遺伝子を含めて考えるべきである。さらに、一つの品種に複数の遺伝子を導入することも考えられる。複数の遺伝子をもつことによる効果については、頁数の関係でここでは述べないが、今後の重要な研究テーマである。また、新しい品種を作り出すだけでなく、その利用方法を考えることも重要である。これまで抵抗性品種の育種事業では、抵抗性品種を作り出すことに重点が置かれ、その利用戦略が十分考慮されてこなかった。導入しようとする抵抗性がどのくらいの期間有効であるかを事前に予測し、さらに加害性の発達を防ぐような管理戦略を立てるための基礎研究が必要とされる。

引用文献

- 1) DIEHL, S. R. and G. L. BUSH (1984): *Annu. Rev. Entomol.* 29: 471~504.
- 2) HUANG, B. et al. (1999): *Proceedings of the International Workshop on Intercountry Forecasting System and Management for Brown Planthopper in East Asia*, Rural Development Administration, Suwon, Republic of Korea, pp. 15~29.
- 3) 池田良一 (1994): *農及園* 69: 155~161.
- 4) 伊藤清光・岸本良一 (1981): *農事試研報* 35: 139~154.
- 5) 金田忠吉 (1975): *農及園* 50: 614~618.
- 6) KISIMOTO, R. and K. SOGAWA (DRAKE, V. A. and A. G. GATEHOUSE eds.) (1995): *Insect Migration: Tracking Resources through Space and Time*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 67~91.
- 7) KHUONG, Q. V. (1999): *Proceedings of the International Workshop on Intercountry Forecasting System and Management for Brown Planthopper in East Asia*, Rural Development Administration, Suwon, Republic of Korea, pp. 37~52.
- 8) PATHAK, M. D. et al. (1969): *Nature* 223: 502~504.
- 9) PATHAK, P. K. and E. A. HEINRICH (1982): *Environ. Entomol.* 11: 85~90.
- 10) ——— et al. (1982): *J. Econ. Entomol.* 75: 194~195.
- 11) 寒川一成 (1983): *植物防疫* 37: 7~10, 63~68.
- 12) ——— (1992): *九病虫研報* 38: 63~68.
- 13) 鈴木芳人・和田 節 (1994): *植物防疫* 48: 165~168.
- 14) 田中幸一 (河野昭一・井村 治編) (1999 a): *環境変動と生物集団*, 海游舎, 東京, pp. 168~187.
- 15) ——— (1999 b): *関東病虫研報* 46: 85~88.
- 16) TANAKA, K. (1999): *Entomol. Exp. Appl.* 90: 279~287.
- 17) ——— (2000): *IRRN* 25(1) (印刷中)
- 18) ——— and M. MATSUMURA: *Appl. Entomol. Zool.* (印刷中)
- 19) THUAT, N. C. et al. (1992): *IRRN* 17(2): 11.
- 20) YU, X. P. et al. (1991): *ibid* 16(3): 26.
- 21) ZHANG, Y. et al. (1995): *ibid* 20(4): 19~20.