

イネのウンカ類抵抗性遺伝子とその利用

作物研究所多用途稲育種研究室 平 ばやし ひで 秀 介

はじめに

日本に飛来するイネウンカ類には、トビイロウンカとセジロウンカがある。このうちセジロウンカは大量に飛来するが、日本の一般水稻品種はこの虫に対して殺卵作用を具備しており（寒川, 1991）、ふ化幼虫の数を減少させることなどから九州の普通期作では決定的な問題となっていない。一方、トビイロウンカは飛来数こそ少ないものの、増殖率が高く、時には「坪枯れ」を起こす。トビイロウンカの防除には一般に殺虫剤が使用されているが、抵抗性品種の利用は、低コストでありかつ環境にも負荷が少なく、総合防除の主役にもなり得る。このため、抵抗性育種は、主としてトビイロウンカ抵抗性について行われている。このトビイロウンカ抵抗性に関する研究・育種は、1960年代中ごろから国際稲研究所（IRRI）を中心に取り組まれており、一般に熱帯アジアではトビイロウンカ抵抗性品種が普及している。日本でも抵抗性育種が取り組まれてきたが、いまだ実用品種普及までには至っておらず、より効率的な育種が必要となっている。そこで、現在までのトビイロウンカ抵抗性の遺伝研究と抵抗性育種について考察し、今後の取り組みについて考えたい。

I トビイロウンカ抵抗性の遺伝研究

トビイロウンカ抵抗性の研究は国際稲研究所（IRRI）を中心に1960年代中ごろから遺伝子源の抵抗性検索から始まった。これらの抵抗性遺伝子の有無は、集団幼苗検定法により容易に判定できる。この検定法によりトビイロウンカ抵抗性遺伝子は、1989年までに *Bph1*, *bph2* (ATHWAL et al., 1971), *Bph3*, *bph4* (LAKSHMINARAYANA and KHUSH, 1977), *bph5*, *Bph6*, *bph7* (KHUSH et al., 1985; KABIR and KHUSH, 1988), *bph8*, *Bph9* (NEMOTO et al., 1989) が同定された (*Bph* の大文字は優性遺伝子, *bph* 小文字は劣性遺伝子を示す)。このうち *bph5*, *Bph6*, *bph7* はトビイロウンカ南アジア個体群に対して有効な抵抗性遺伝子で、東アジ

ア個体群では抵抗性を示さない。これらの遺伝子のうち、*Bph1* および *bph2*, *Bph3* および *bph4* はそれぞれ密接に連鎖することがわかっている (ATHWAL et al., 1971; SHIDU and KHUSH, 1979; IKEDA and KANEDA, 1982)。1990年代になると、DNA マーカーによるイネ連鎖地図が構築されようになった。それを利用して抵抗性遺伝子の座乗領域を確定でき、さらに新規遺伝子を同定できるようになってきた。また、密接に連鎖する DNA マーカーを利用して、抵抗性遺伝子をもつ系統を選抜することも可能で、マーカー選抜のためにも座乗領域の決定・選抜マーカーの探索が行われるようになってきた。既存の遺伝子では、*Bph1* および *bph2* は第12染色体長腕に (HIRABAYASHI and OGAWA, 1995; MURATA et al., 1998), *bph4* は第6染色体上 (KAWAGUCHI et al., 2001) にマッピングされた。さらに *Bph9* は第12染色体上にマッピングされた (MURATA et al., 2001) (表-1)。

最近、新たな病害虫抵抗性の遺伝子源としてイネ近縁野生種が注目されている。IRRI では1980年代から野生種のもつ抵抗性遺伝子等をイネに導入してきた (JENA and KHUSH, 1990)。それらのうち *O. australiensis* 由来で優性のトビイロウンカ抵抗性遺伝子が第12染色体上にマップされ *Bph10* (t) と命名された (ISHII et al., 1994)。筆者らも同じくIRRIで導入された *O. officinalis* 由来のトビイロウンカ抵抗性遺伝子につい

表-1 トビイロウンカ抵抗性遺伝子の主な遺伝子源と座乗染色体

抵抗性 遺伝子	座乗 染色体	遺伝子源
<i>Bph1</i>	12	Mudgo
<i>bph2</i>	12	ASD 7
<i>Bph3</i>		Rathu Heenati
<i>bph4</i>	6	babawee
<i>bph5</i>		ARC 10550
<i>Bph6</i>		Swarnalata
<i>bph7</i>		T 12
<i>bph8</i>		Chin sada
<i>Bph9</i>	12	Pokkali
<i>Bph10</i> (t)	12	IR 65482-4-136 (<i>O. australiensis</i> 由来)
<i>bph11</i> (t)	3	IR 54742-23-19 (<i>O. officinalis</i> 由来)
<i>bph12</i> (t)	4	IR 54742(GSK 185-2) (<i>O. officinalis</i> 由来)
<i>bph13</i> (t)	2	<i>O. eichingeri</i> 由来

Utilization of Genes for Resistance to Planthoppers in Rice.
By Hideyuki HIRABAYASHI

(キーワード: ウンカ, 抵抗性遺伝子, 抵抗性育種, 同質遺伝子系統)

て、二つの劣性抵抗性遺伝子を同定した。一つは IR 54742-23-19-16-12-3 がもつ第3染色体長腕末端にマッピングした劣性遺伝子、もう一つは IR 54742 (GSK 185-2) のもつ第4染色体長腕上にマッピングした遺伝子で、それぞれ *bph11* (t) (HIRABAYASHI et al., 1997), *bph12* (t) (平林ら, 1999) と命名した。中国では、*O. eichingeri* からトビイロウンカ抵抗性遺伝子を導入し、第2染色体上にマッピングし、*Bph13* (t) (LIU et al., 2001) と命名した。さらに、主働遺伝子以外の量的形質の遺伝について、QTL 解析の技術が発達することにより、トビイロウンカ抵抗性に寄与する領域の推定が可能になってきた。ALAM and COHEN (1998) は 'IR 64' がもつ中程度の抵抗性について、さらに、HUANG et al. (2001) は *O. officinalis* 由来の抵抗性について QTL 解析を行っており、今後さらに多くの抵抗性遺伝子が同定されていくと思われる。

II トビイロウンカ抵抗性育種の現状

1 国際稲研究所 (IRRI) でのトビイロウンカ抵抗性育種

トビイロウンカ抵抗性育種は遺伝研究と同時に主に IRRI において行われてきている。1968 年から抵抗性品種育成が行われ、最初に *Bph1* をもつ 'IR 26' が 1973 年に育成された (KHUSH, 1977)。この品種はフィリピンなどに広く普及したが、1976~77 年に、*Bph1* に加害性のバリオタイプの出現により抵抗性を喪失した。次に、*bph2* をもつ 'IR 36' や 'IR 38' が育成されたが、1982 年に 'IR 36' を犯すバリオタイプがフィリピン、インドネシアで出現した。その後、*Bph3* をもつ抵抗性品種 'IR 56', 'IR 60' が 1983 年に、*bph4* をもつ 'IR 66' が 1987 年にそれぞれリリースされた。これまで熱帯においては、抵抗性品種の普及と新たなバリオタイプの出現が繰り返されてきている。最近、'IR 64' は *Bph1* と数個のマイナーな遺伝子をもち、ブレイクダウンすることなく虫の増殖を抑制することがわかってきており、その抵抗性の機構について研究が行われている (COHEN et al., 1997)。今後の熱帯での抵抗性品種については、このようなやや弱~中程度の抵抗性遺伝子の集積によって虫の数を抑制することが抵抗性の安定化に重要なのではないかと考えられてきている (HEINRICHS, 1986)。

先述したが、現在、病害虫抵抗性の遺伝子源としてイネ近縁野生種が注目されており、在来種より非常に多くの抵抗性をもつと推察される (表-4) (IKEDA et al., 1994)。イネ近縁野生種は、栽培イネと簡単に交雑し完熟種子を得ることができる A ゲノム種と、それより遠

表-2 トビイロウンカ抵抗性を示す在来種・野生種の系統数 (IKEDA et al., 1994) (GEU プログラムのデータベースより, IRRI, 1991)

	在来種			野生種		
	検定数	抵抗性	(%)	検定数	抵抗性	(%)
バリオタイプ ¹⁾						
1	44,335	682	1.5	723	302	41.8
2	10,053	187	1.9	724	242	33.4
3	13,021	236	1.8	730	272	37.3
抵抗性反応 ²⁾	7,022			579		
RSR		121	1.7		14	2.4
RRS		83	1.1		3	0.5
RRR		48	0.7		219	37.8

¹⁾ 各バリオタイプに対する抵抗性反応。²⁾ 3種のバリオタイプ (バリオタイプ 1, 2, 3) に対する抵抗性反応。

縁で交雑しても未熟胚しか得られない異種ゲノム種 (A ゲノム種以外) からなっている。IRRI では、異種ゲノム種の *O. officinalis*, *O. australiensis* および *O. minuta* から新たな抵抗性遺伝子を導入している (BRAR and KHUSH, 1997)。さらに、中国などでも野生種から導入を行っているが、日本国内では、これらを専門に扱う研究室がないため、遠縁交雑育種が立ち後れているのが現状である。

2 日本でのトビイロウンカ抵抗性育種の現状と対策

(1) トビイロウンカ抵抗性育種の現状

国内でのトビイロウンカ抵抗性育種は、金田らによって 1968 年に開始され、*Bph1* をもつ '中間母本農 3 号' が 1984 年に育成された。さらに *bph2*, *Bph3* をそれぞれもつ '中間母本農林 4 号' (1985), '中間母本農 10 号' (1988) が育成された。その後、これらの中間母本などは各地の育成地に引き継がれ、抵抗性育種が進められてきた。特に *Bph1* 遺伝子については積極的に導入され、多くの系統が出されたが、長稈・短穂などの不良形質が連鎖していたため、収量性に問題が残った。*bph2* については、抵抗性育種の過程で不良形質の連鎖は *Bph1* より多くないと見られたが、良食味系統はいまだ育成されていない。*Bph3* については、*Bph1* と同様、長稈・疎粒といった不良形質との連鎖があるが、良食味化は可能であろう。現に、九州農試が育成した *Bph3* をもつ '西海 229 号' は、トビイロウンカ・縞葉枯病抵抗性であったが、収量性に問題があったものの食味はかなり良かった。

(2) バイオタイプ変化によるトビイロウンカ抵抗性の崩壊

トビイロウンカは熱帯地域では周年生存が可能であるため、抵抗性品種の連続的な栽培により加害性の新しいバイオタイプへの変化が起こり、抵抗性の崩壊が各地で起きている。一方、日本ではトビイロウンカは越冬できないため、日本国内で新しいバイオタイプへの変化は起こりにくいが、飛来するバイオタイプの変化により抵抗性品種がブレイクダウンする危険性がある。現に1988年からの12年間で、*Bph1*, *bph2*を加害するバイオタイプの飛来が大きく増え、さらに低率であるが*Bph3*, *bph4*をも加害するバイオタイプの飛来が確認されている(寒川, 1992; 田中, 1999; TANAKA and MATSUMURA, 2000)。このように、今まで育成に用いてきた*Bph1*, *bph2*の両遺伝子は現在、効果がなく、さらに*Bph3*までも近い将来感受性化する危険性をもっており、*Bph1*~*Bph3*以外の抵抗性遺伝子の日本イネへの導入が急務となっている。

(3) 現在進行中のトビイロウンカ抵抗性育種

トビイロウンカ抵抗性品種が日本で普及されなかった理由は、時代の要請であるコシヒカリ並の食味を具備したトビイロウンカ抵抗性系統を早期に育成できず、バイオタイプの変化までに間に合わなかったことにある。今後、抵抗性育種を行う上での基本的な戦略は、飛来源で栽培されている品種のもつ遺伝子とは異なる抵抗性遺伝子を良食味品種へ迅速に導入することが重要である。

IRRI, 中国などでは近年、イネ近縁野生種から導入した系統を育成してきている。これら抵抗性系統が東南アジア・中国へ普及されれば、そこでバイオタイプの変化が起こり、その日本への飛来が心配され、日本でトビイロウンカ抵抗性育種を行う上で大きな問題となる。そ

こで筆者は、IRRIの育成状況もふまえ、以下の要領で抵抗性育種を進めている。①イネ近縁野生種等の新規抵抗性遺伝子を探索・導入する。②既存の遺伝子を複数導入する。候補となる遺伝子は*bph4*, *bph8*, *Bph9*, *Bph10* (t), *bph11* (t), *bph12* (t) である。③連続戻し交雑, DNA マーカー利用などにより、迅速な抵抗性遺伝子導入を行う。④数種の同質遺伝子系統を育成し、感受性化に迅速に対応できるようにする。⑤さらに抵抗性遺伝子の集積を行い抵抗性の安定化を図る。

①については、A ゲノム種を中心に抵抗性検索し、導入を試みている段階にある。②~④については、IRRIで異種ゲノム野生種からトビイロウンカ抵抗性を導入した系統を、BRAR 博士より分譲していただいた。これらを用いて1993年から品種‘ヒノヒカリ’へ連続戻し交雑を行って、同質遺伝子系統化を進めてきた。*bph11* (t) については、マーカー選抜も試み、さらに、*O. officinalis*, *O. minuta* 由来の未知の遺伝子, *bph8* などもほぼ同質遺伝子系統化しつつある(表-3)。*O. australiensis* 由来の*Bph10* (t) は、長稈・不稔などの連鎖があり(平林ら, 2002), 長稈との連鎖を切ることが現在の課題となっている。また、ほぼ同質遺伝子系統化したものについては、⑤の遺伝子集積の交配を開始している。

(4) 同質遺伝子系統の抵抗性の評価

現在最も育成の進んでいる抵抗性系統について紹介したい。

‘ヒノヒカリ’に*bph11* (t) を導入して同質遺伝子系統化した‘HRB 2’について、‘ヒノヒカリ’, ‘西海糯 227 号’(*Bph1* 所有)を対照として抵抗性に関する検定をバイオタイプ1(野生型)を用いて行った。甘露排泄量は、‘HRB 2’上では‘ヒノヒカリ’の1/4程度で、‘西海

表-3 トビイロウンカ抵抗性系統の試験成績

(2000~01 年平均)												
系統名	組み合わせ	世代	遺伝子	出穂期	玄米重 kg/10 a	標準比 (%)	稈長 cm	穂長 cm	穂数 本/m ²	品質	いもち	BPH
‘HRB 1’	ヒノヒカリ*5/GSK 178-5	BC ₄ F ₅	<i>bph 11</i> (t)	8/27	608	109	89	18.9	376	4.5	弱	MR
‘HRB 2’	ヒノヒカリ*5/GSK 178-5	BC ₄ F ₅	<i>bph 11</i> (t)	8/28	578	103	89	18.9	364	5.0	弱	MR
‘HRB 3’	ヒノヒカリ*5/GSK 178-5	BC ₄ F ₅	<i>bph 11</i> (t)	8/28	561	101	88	19.1	371	4.5	弱	R
‘ヒノヒカリ’				8/27	558	100	88	18.8	385	4.3	弱	S
‘HRB 21’	ヒノヒカリ*4/Thai col.5	BC ₄ F ₅	<i>bph 8</i>	8/27	588	105	87	19.6	381	4.5	弱	MR
(2001 年)												
HRB 23	ヒノヒカリ*5/M 1635-7	BC ₄ F ₄	<i>O. minuta</i>	8/26	566	102	93	18.6	397	4.5	やや弱	R
ヒノヒカリ				8/26	556	100	90	18.6	387	4.0	弱	S

注) 2000 年: 九州農業試験場, 2001: 作物研究所, GSK 178-5: IR 54742, *O. officinalis* 由来トビイロウンカ抵抗性導入系統, M 1635-7: *O. minuta* 由来トビイロウンカ抵抗性導入系統。品質 (1; 上上~9; 下下)。BPH: 集団幼苗検定, MR: やや強, R: 強, S: 弱。

糯 227 号' の 2 倍程度であった (図-1)。生存率では、'ヒノヒカリ' がほぼ 100% 生存していたのに対し、'HRB2' については 70% 程度で '西海糯 227 号' との間であった (図-2)。このときの羽化率については、ヒノヒカリ 70%、'西海糯 227 号' は 0% であったのに対し、'HRB2' では 10% 強であった (図-3)。これらの結果から、この抵抗性遺伝子 *bph11* (t) は *Bph1* ほど強

くはなく、やや強い程度の抵抗性であることがわかった。しかし、2000 年、圃場での発生頭数を調査した結果、トビイロウンカの密度は 'ヒノヒカリ' に比較して、*Bph1*, *bph2* をそれぞれもつ中母農 1 号, 3 号は、バイオタイプの変化に伴い、'ヒノヒカリ' の半分程度発生していたのに対して *Bph3* をもつ中母農 10 号よりわずかに多い程度で、低い密度に押さえられていた (図-4)。このことから、現在のバイオタイプについても、抵抗性であり防除に有効であるため、品種登録を進める予定である。

お わ り に

現在、既存の抵抗性遺伝子について、同質遺伝子系統化が進んできている。さらに、海外と同様、野生稻を遺伝子源として抵抗性育種を進めているが、抵抗性の崩壊に備えるため、海外で使用していない抵抗性遺伝子を探検・導入している。しかしながら、東南アジア、中国での抵抗性品種の栽培状況およびバイオタイプの進化に注意し、バイオタイプの飛来状況を十分に把握しなければ

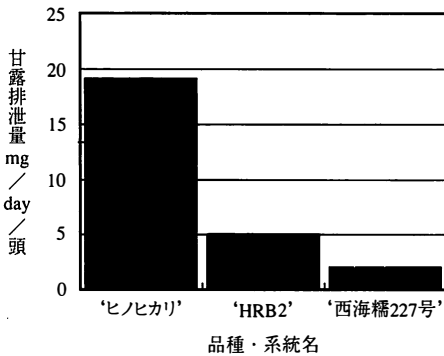


図-1 甘露排泄量

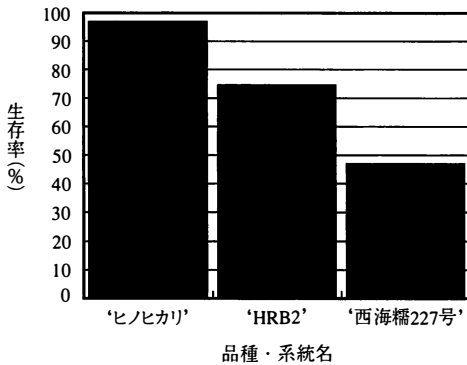


図-2 放飼 15 日後の生存率
播種 30 日後のイネに 1 齢幼虫放飼。

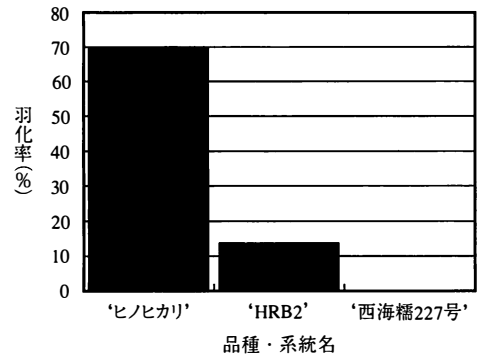


図-3 放飼 15 日後の羽化率
播種 30 日後のイネに 1 齢幼虫放飼。

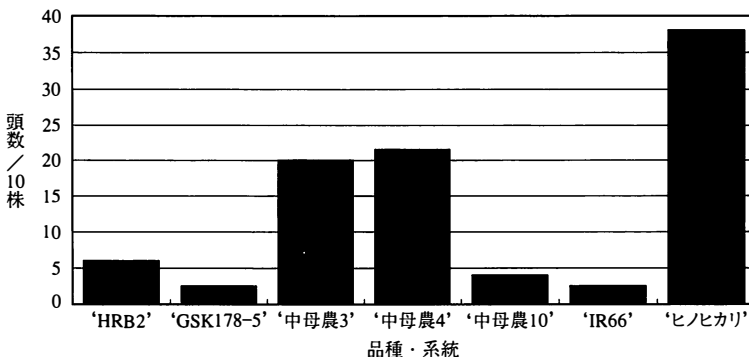


図-4 トビイロウンカ発生頭数 (払い落とし 2 反復, 2000)
田植え 1 か月後 1999 年産短翅成虫雌雄 10 対放飼 'ヒノヒカリ' 成熟期調査。

ならない。ウンカ類を対象にした虫害研究者と育種家がこれまで以上に連絡を密にとって抵抗性育種研究に臨むよう努力してほしい、努力したい。

引用文献

- 1) ALAM, S. N. and M. B. COHEN (1998) : Theor. Appl. Genet. 97: 1370~1379.
- 2) ATHWAL, S. et al. (1971) : Crop Science 11: 747~750.
- 3) BRAR, D. S. and G. S. KHUSH (1997) : Plant Mol. Biology 35: 35~47.
- 4) COHEN, M. et al. (1997) : Entomol. Exp. Appl. 85: 221~229.
- 5) HEINRICH, E. A. (1986) : Agric. Ecosystems Environ. 18: 9~36.
- 6) HIRABAYASHI, H. and T. OGAWA (1995) : Breeding Sci. 45: 369~371.
- 7) ——— et al. (1997) : Proceeding of the 8th SABRAO General Congress and the Annual Meeting of The Korean Breeding Society: 401~402.
- 8) 平林秀介ら (1999) : 育種学研究 1 別冊 1: 48.
- 9) ———ら (2002) : 同上 4 別冊 2: 292.
- 10) HUANG, Z. et al. (2001) : Theor. Appl. Genet. 102: 929~934.
- 11) IKEDA, R. and C. KANEDA (1982) : Japanese J. of breeding 32: 177~185.
- 12) ——— et al. (1994) : JIRCAS International Symposium Series 2: 104~111.
- 13) ISHII, T. et al. (1994) : Genome 37: 217~221.
- 14) JENA, K. K. and G. S. KHUSH (1990) : Theor. Appl. Genet. 80: 737~745.
- 15) LAKSHMINARAYANA, A. and G. S. KHUSH (1977) : Crop Science 17: 96~100.
- 16) LIU, G. et al. (2001) : Chinese Science Bulletin 46: 738~742 (in Chinese).
- 17) KABIR, M. A. and G. S. KHUSH (1988) : Plant Breeding 100: 54~58.
- 18) KAWAGUCHI, M. et al. (2001) : Breeding Science 51: 13~18.
- 19) KHUSH, G. S. (1977) : Ann. N. Y. Academic Sci. 28: 296~308.
- 20) ——— et al. (1985) : J. Genet. 64(2), (3): 121~125.
- 21) MURATA, K. et al. (1998) : Genes Genet. Syst. 73: 359~364.
- 22) ——— et al. (2001) : Cereal Research Communications 29(3), (4): 245~250.
- 23) NEMOTO, H. et al. (1989) : Japanese J. of breeding 39: 23~28.
- 24) SIDHU, G. S. and KHUSH G. S. (1979) : Euphytica 28: 233~237.
- 25) 寒川一成 (1991) : 九農研 53: 92.
- 26) ——— (1992) : 九州病虫研報 38: 63~68.
- 27) 田中幸一 (1999) : 関東東山病虫研報 46: 85~88.
- 28) TANAKA, K. and M. MATSUMURA (2000) : Appl. Entomol. Zool. 35(4): 529~533.

主な次号予告

次号 12 月号に予定されている掲載記事は次のとおりです。

最近のブドウ枝膨病の発生動向と防除の現状

渡邊朋也

ブドウ晩腐病の発生生態と防除

深谷雅子

野菜べと病の最近の話題

佐藤 衛

キュウリ黄化えそ病 (MYSV) 被害の現状と対策

竹内繁治

レタスピックベイン病の発生と防除について

相野公孝

リレー随筆：産地，今

(10) 岐阜県のトマト産地

田口義弘

新微生物殺虫剤：ペキロマイセス フモソロセウス

剤の使い方

大野 勲

植物防疫基礎講座

ナガイモの害虫ナガイモコガとその近縁種

安田耕司

アブラムシ類の見分け方(6)

果樹のアブラムシ類(3)

宗林正人

線虫の見分け方(3)

ネグサレセンチュウ・ネモグリセンチュウ

鈴木芳人

トピックス

施設園芸害虫 IPM の最新海外情報

矢野栄二

農業生態影響評価検討会中間報告について

定期購読者以外のお申込みは至急前金にて本会へ

定価 1 部 920 円 送料 76 円

発行書

昆虫の飼育法

湯嶋 健・釜野静也・玉木佳男 共編 B5 判 本文 400 頁

定価 12,232 円税込み (本体 11,650 円) 送料サービス

飼育施設・人工飼料の調整・飼育虫の病気対策など共通性のある問題を総論で解説し、各論では 126 種の虫ごとに材料・採集・餌・作業計画・注意事項と問題点・参考文献など実際に飼育方法を解説した書です。

お申し込みは直接当協会へ、前金 (現金書留・郵便振替) で申し込むか、お近くの書店でお取り寄せ下さい。

社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込 1-43-11

郵便振替口座 00110-7-177867 TEL (03) 3944-1561 (代) FAX (03) 3944-2103 メール: order@jppa.or.jp