

多系品種（マルチライン）によるイネいもち病防除の現状と課題

東北農業研究センター水田利用部
水田病虫害研究室 あじ
青 泽 武 人

はじめに

イネいもち病は、*Pyricularia grisea* によって引き起こされる空気伝染性の重要な病害の一つである。本病害を防除するため、日本国内では現在多くの化学農薬が使われている。その理由は、「コシヒカリ」や「ひとめぼれ」をはじめとする良食味の栽培イネ品種の多くが、本病に対する圃場抵抗性が弱く、多数回にわたる薬剤防除を必要とするためである。しかし、現状ではこれら良食味品種に対する消費者のニーズは高く、新たに圃場抵抗性が強い新品種を育成し奨励しても、一般に普及しにくい状況にある。そこで、既存品種の知名度を残しつつ、いもち病に対する抵抗性のみを付与するため、戻し交雑法により真性抵抗性の異なる同質遺伝子系統が育成された。そして、それらのいくつかを混合栽培して、本病の発生を抑制する方法として、マルチライン（多系品種）が普及に移されるようになった。以下にその現状と問題

点について述べてみたい。

I 真性抵抗性同質遺伝子系統の育成と普及

いもち病に対する同質遺伝子系統は、既知の真性抵抗性遺伝子の中で、13 遺伝子をそれぞれ個々にもつ品種あるいは系統と、導入したい系統あるいは品種とを交配し、戻し交雫法により育成されている。現在 2 品種を親とする同質遺伝子系統がマルチラインとして普及に移され、13 品種から同質遺伝子系統が育成されている（表-1）。

1 宮城県の現状

1995 年に日本で初めて一般圃場に作付されたマルチライン（品種名‘ササニシキ BL’）は、ササニシキ BL 1 号（真性抵抗性遺伝子 *Pik* 保有、以下遺伝子名のみ記述。また、*Pia* 遺伝子保有の有無は省略）、ササニシキ BL 2 号（*Pik-m*）およびササニシキ BL 3 号（*Piz*）をそれぞれ 4:3:3 の比率で混合して栽培された。この

表-1 育成あるいは育成中のいもち病に対する真性抵抗性同質遺伝子系統

反復親	反復親の遺伝子型	同質遺伝子系統に導入された抵抗性遺伝子	育成場所と年（普及年）
‘ササニシキ’	<i>Pia</i>	<i>Pib, Pii, Pik, Pik-m, Pik-s, Pita, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	宮城県, 1994 (1995)
‘コシヒカリ’	<i>Pik-s</i>	<i>Pia, Pib, Pii, Pik, Pik-m, Pik-p, Pit, Pita, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	新潟県, 1999; 富山県, 2000 (2003), 福井県, 2001
‘あきたこまち’	<i>Pia, Pii</i>	<i>Pib, Pik, Pik-m, Pit, Pita, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	秋田県
‘越南 157 号’	<i>Pia</i>	<i>Pii, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	福井県
‘キヌヒカリ’	<i>Pii</i>	<i>Pib, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	旧 農業研究センター
‘中部 64 号’	<i>Pii</i>	<i>Pib, Pik, Pik-m, Pita, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	愛知県
‘トヨニシキ’	<i>Pia</i>	<i>Pii, Pik, Pita, Pita-2, Piz-t</i>	旧 東北農業試験場, 1988
‘日本晴’	<i>Piks/Pia</i>	<i>Pib, Pii, Pik, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	旧 農業研究センター, 1984
‘ハナエチゼン’	<i>Piz</i>	<i>Pib, Pik, Pita, Pita-2, Piz-t</i>	福井県
‘ひとめぼれ’	<i>Pii</i>	<i>Pib, Pik, Pik-m, Pita, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	宮城県
‘ヒノヒカリ’	<i>Pia, Pii</i>	<i>Pik-m, Pita, Pita-2</i>	宮崎県
‘北海 241 号’	不明	<i>Pib, Pit, Pita-2, Piz-t, Piz</i>	旧 北海道農業試験場, 1981
‘まなむすめ’	<i>Pii</i>	<i>Pib, Pit, Pik-m, Pita, Piz-t</i>	宮城県
‘まいひめ’	<i>Pia</i>	<i>Pib, Pii, Pik-h, Pik-m, Pita, Pita-2, Piz-t, Piz</i>	青森県
‘ミネアサヒ’	<i>Pia, Pii</i>	<i>Pib, Pik, Pik-m, Pita, Pita-2, Piz, Piz-t</i>	愛知県

S. KOIZUMI (2001) を一部改変した。

年、宮城県内の一栽培圃場では、ササニシキ BL 1 号と同 2 号に対し病原性を示すいもち病菌レース 037.1 により、葉いもちが発生した。これは、同県下で真性抵抗性遺伝子「*Pik*」をもつヒメノモチ等の品種が栽培されており、「ササニシキ BL」を導入する以前から、本遺伝子を侵害するレースが分布していたためである。そこで、1996 年に本マルチラインの構成系統の変更を考えたが、新系統の種子生産は間に合わず、系統を入れ替えることは不可能であった。このため、構成系統の在庫種子を利用して、本マルチラインの混植比率を 3:3:4 に変更し、構成系統に占める抵抗性の割合を若干増やした。さらに、宮城県の「いもち病レース検討委員会」において、1997 年から新たにササニシキ BL 4 号 (*Piz-t*) を 4 割加え、ササニシキ BL 1 号、同 2 号をそれぞれ 2 割ずつ減らして対応する方針を決定し、実行された。その後、本マルチラインにおける構成割合の変更や新系統の追加はなく、2003 年現在まで大きな罹病化は起こっていない。

2 富山県の現状

富山県では、コシヒカリ富山 BL 1 号 (*Piz-t*)、同 BL 3 号 (*Pib*) および同 BL 4 号 (*Pik-p*) を 4:4:2 の比率で混植したマルチラインが、2002 年に約 70 ha の規模で試験栽培され、2003 年に普及レベルで 400 ha 作付されている。本マルチラインもまだ抵抗性のブレイクダウンの報告はない。

3 新潟県の現状と将来

新潟県は栽培面積の点で他の 2 県と異なり、既存のコシヒカリの栽培地のほとんどを同品種から育成されたマルチラインで置換するという、多系品種栽培史上、最大の試みを行うとしている。本マルチラインは 2002 年に県内 44 地点、2003 年に同 570 地点で試験栽培が開始され、2005 年から約 86,000 ha に栽培される予定である。

ZHU ら (2000) は、2 年間にわたり中国雲南省において 50,000 ha の規模で、罹病性と抵抗性のイネ品種をそれぞれ数列ごとに変えて栽培し、いもち病の発病を効果的に抑制できることを実証した。このように、マルチラインはより大面積で栽培することで、その地域内における病原菌の密度を低減させる効果が大きく、発病抑制効果を発揮しやすいと考えられる。新潟県では、同質遺伝子系統の種子を混合する点で雲南省の栽培方法と異なるが、面積の効果は同様に期待される。しかし、本マルチラインが、広域的にいもち病の発生をどの程度抑制するかはまだ明らかではない。また、分布するいもち病菌のレースに対して、発病を効果的に抑制する同質遺伝子系統の混合方法については未解明のままとなっている。

III マルチラインシミュレーションモデル

どのようないもち病菌レースが分布するときに、同質遺伝子系統をどのように混合栽培すれば、マルチラインにより効果的にいもち病を防除できるかを示すためには、計算機モデルが有効である。また、マルチラインにおける有効な混植方法を明らかにするためには、まず混植による発病抑制の要因を解析することが不可欠となる。そして、これらの要因の中で、より効果が大きいパラメータを見つけ、それらを取り込んだシミュレーションモデルを構築する必要がある。そこで、まず発病抑制機構とモデルの構築について述べる。

1 発病抑制機構

(1) 希釈効果

ある区画内において量的に罹病性植物が減少し、抵抗性植物が増加すると、罹病性植物間の物理的距離が大きくなる。これによって、病原菌の伝染速度が下がることが期待される。すなわち、ある伝染源から胞子が飛散しても、罹病性植物に感染する機会が減り、新しく出現する病斑数が減る。これを胞子の希釈効果 (dilution effect) と呼ぶ。CHIN and WOLFE (1984) らは、オオムギとそのうどんこ病菌を用いて主に発病初期の伝染を抑制する効果が高いことを示している。

(2) バリヤー効果

混植圃場において抵抗性系統は、ある伝染源から飛散した一部の胞子を捕捉し、次世代への伝染を抑制する効果があると考えられる。これを、抵抗性系統によるバリヤー効果 (barrier effect) という。GARRETT and MUNDT (1999) はこのいわば物理的な障壁は、植物 1 個体の大きさが小さくなるほどその効果は高くなるとしている。イネ科作物のように小さい個体の方が、樹木のような大きな個体より障壁効果が大きいとされる。

(3) 誘導抵抗性

誘導抵抗性 (induced resistance) が働くと考えられる「場」は限られる。すなわち、抵抗性系統に非病原性菌が感染を試み、真性抵抗性が発現され、その後その感染部位や近傍に病原性菌が感染を試みたとき、病原菌の侵入や伸展が抑制される。LANNOU ら (1995) は、混植において誘導抵抗性が発病抑制に及ぼす影響をシミュレーションモデル圃場試験結果をもとに計算したところ、発病抑制程度は 20~40% であろうとし、その割合をかなり高く見積もっている。一方、芦澤ら (1998) は、ササニシキ同質遺伝子系統 8 種類のイネ葉身に非病原性菌を噴霧接種し、その後病原性菌を付傷接種したところ、その病斑長抑制程度は褐点型病斑を生じる「ササニシキ

BL8号 (*Pii*)」を除き、多くとも10%程度と低かった。また、以下に述べるシミュレーションを用いた演算でも、同様の数値内に収まる（未発表）。これらのことから、イネいもち病の発病抑制における誘導抵抗性の関与度は一般に低いと考えられる。

2 モデルの構築

マルチラインにおける病原菌の動態を解析するために作成されたモデルは、EPIMULが嚆矢とされる（KAMPMEEIJER and ZADOKS, 1977）。その後、本モデルは区画内に1遺伝子型が占有する面積GUA（Genotype Unit Area）を変更してシミュレートできるよう改良され、1遺伝子型が占める区画の面積がより狭いほど発病抑制効果が高いことが示された。また、誘導抵抗性のパラメータも導入され、その影響も解析されている（MUNDT and LEONARD, 1986； LANNOU et al, 1995）。しかし、イネいもち病では適当なモデルがないため、新たに作成することにした。以下にその概要について述べる。

（1）モデルの基本構造

橋本ら（1984）が開発したシミュレーションモデルBLASTLは、主に福島県において、葉いもちの発生を予察するために利用されている。本モデルの言語は、FORTRANからVisual Basicを経て現在Turbo Pascalに書き換えられている。BLASTLは葉いもちの病勢進展を予測できる最も代表的なシステムモデルである（石黒, 2001）。よって、本モデルがマルチライン用シミュレーションモデルを構築するために基礎となる最適なモデルであると考えた。そこで、芦澤ら（2001）は、本モデルをまずObject Pascal言語に書き換え、ユーザーインターフェイスを改良した。すなわち、我々がコンピュータ上で操作しやすいようにVisual Basic版BLASTLを基本にWindows上でより簡便に操作できるようにした。次に、数種の同質遺伝子系統を同時に設定できるよう、モデル中のパラメータである葉面積を分割して設定し、これらを系統ごとに割り当てられるようにした。また、いもち病菌については、異なるレースに対応するため、パラメータの初期伝染源（通常初期病斑数を1個に設定）を分割し、レースごとに入力できるようにした。これらとともに、同質遺伝子系統の保有する真性抵抗性遺伝子といもち病菌レースは、2進法を用いてすべての組み合わせで、罹病性かあるいは抵抗性かを判別できるようにした。

（2）マルチラインの発病抑制に関与する要因の解析

マルチラインの発病に関与する多数の要因は、圃場試験を行った結果に基づき、疫学的に解析する必要がある。そこで、1998～2001年の4年間をかけて、「ササニ

シキ」とその同質遺伝子系統を試験圃場で混合栽培し、その発病推移を追跡調査するとともに、微気象データも収集した。なお、この期間の本病の発生程度は多～少までと異なっていた。

次に、モデルに新たなパラメータを組み込んだ。まず始めに、前述の胞子の希釈効果は、抵抗性系統の混植比率と初期伝染源を変動させることで対応した。ところが、これだけでは理論的に値が小さくなりすぎて、実際の自然発病推移を模擬しない。そこで、病原菌側をパラメータとして調節することにした。すなわち、各系統における胞子の飛散・付着程度を表すために、自殖的感染（auto-infection）と他殖的感染（allo-infection）のパラメータを導入した（MUNDT and BROPHY, 1988）。つまり、伝染源からの胞子の飛散は均一ではなく、偏りがあると考えられる（KIYOSAWA, 1972）ので、圃場試験から得られた結果を元に、auto-infectionとallo-infectionの比率を推測した。その結果、全体の感染割合を100%と仮定すると、自己感染の割合は65%，他の系統への感染は35%で、おおよそ自己感染の方が1.3倍多いことが推察された。このパラメータを取り込んだモデルと、自然発病推移の実測値をグラフ化して対比した結果、両者は同様の傾向を示すことが明らかになり、モデル構築の第一歩は成功した。このモデルを使って演算し、葉いもち盛期（7月下旬）の株当たり病斑数を比較すると、抵抗性系統を50%混植した場合、単植（罹病性系統100%）の30%に、抵抗性系統を75%混植すると、単植の10%に減少することが示された。これは、異なる気象条件下で演算しても同様の傾向を示す。実際に宮城県古川農業試験場内の水田圃場で、3年間かけて同様に試験を行い、実測値と予測値はおおよそ一致していた（笠原ら、未発表）。

現在までのところ本モデルは、3系統・3菌系の組み合わせまで演算できる（芦澤ら、2003）。また、4系統4菌系以上の組み合わせでも作動するよう改良を進めている。

本モデルは同質遺伝子系統を導入する前や導入後に、混植比率を決定・変更する場合、どのように同質遺伝子系統を混合したら、分布するいもち病菌レースに対し効果的に発病を抑制できるかを推定し、より有効なマルチライン利用戦略を立てるために活用できると考えられる。

なお、本モデルについてはコシヒカリマルチラインでも適用できるのか、また、多系統・多レースの組み合わせの予測値が、実測値とどの程度適合するかを検証する必要があり、現在、筆者らは本モデルを使って新潟県農業総合研究所との共同研究を進めている。

3 現在までにわかつたことと今後の問題点

宮城県の‘ササニシキ BL’は、作付開始から既に9年が経過したが、大きな罹病化を見るのはなぜであろうか。矢尾板ら(1977)は、*Pik*型品種の作付率と侵害レースC-1の分離頻度との関係を検討し、全作付面積の10%程度を超えた時期から数年後にC-1レースが急激に増殖することを報告した。この経験を生かすならば、ある一定以下の面積でマルチラインを栽培することで、病原菌集団の中である特定の病原性変異レースを増加させずに、構成系統のもつ真性抵抗性を安定的に利用できることが可能であろうと考えられる。現在宮城県では、いもち病菌レース007.0が優先状態にあり、‘ササニシキ BL’の構成系統を侵害するレースはほとんど分布しない。また、自家採種を全面的に禁止し、採種圃場の防除も徹底し、管理が行き届いている。‘ササニシキ BL’の栽培面積は、1997年に最大の5,400haであったが、ササニシキの栽培面積が減少するとともに‘ササニシキ BL’も減り、現在は1,000ha程度であって、同県下におけるイネの栽培面積の約1%に過ぎない。宮城県ではこれらのことが影響して、新レースが出現・増殖するだけの栽培面積に達せず、マルチラインが永続的に利用できているとも考えられる。

宮城県では、‘ササニシキ BL’の作付開始から長くとも2年以内に各系統を侵害する病原性変異菌が出現した(大場ら, 1999; 笹原ら, 1998)。このことは、マルチライン自身には変異菌の出現を抑制したり遅延したりする効果がないことを示し、各真性抵抗性遺伝子に対し、いもち病菌のもつ非病原性遺伝子間で、病原性変異の出現頻度に大きな差がないことを示唆している。

芦澤ら(1997)や善林ら(2002)が行った東北地域のレース分布調査の結果は、van der PLANK(1968)の唱えた安定化選択(stabilizing selection)は働かない可能性があることを示唆している。東北地方では、*Pik-s*, *Pia*, *Pii*, *Pik*等の各遺伝子をもつ品種が異なる割合で作付されているにもかかわらず、レース007.0が極めて優勢に分布し、他のレースはほとんど認められない。これは、病原性の幅の広いレースでも狭いレースと同程度の適応度をもつ可能性が高いことを示唆している。すなわち、マルチラインで安定化淘汰の効果を期待するのは難しい可能性があると考えられる。その一方で、スーパー-レース777.7が分離されたことはいままでなく、多くの非病原性遺伝子をいもち病菌1個体に集積することが、適応度にどの程度影響するかについては、スーパー-レースの人為的な作出も含め、今後、検討する必要がある。

現在、一般の栽培圃場において品種の真性抵抗性が多様であっても、より多犯性なレースの分布割合が高い地域が拡大している(内藤ら, 1999)。マルチラインで、スーパー-レースを出現・まん延させないためには、採種圃場を始めとする、考え得るいもち病菌の増殖の「場」をいかに管理できるかにかかっているであろう。

おわりに

マルチライン用シミュレーションモデルは、その開発が宮城県での普及より後手に回ってしまった。しかし、富山県や新潟県でマルチラインが普及する前にモデルの基本骨格が完成した。本モデルは、今後同質遺伝子系統の混合戦略を立てる上で有用な一手法となるであろう。現在、宮城県、新潟県および富山県で各試験場の研究者が本モデルを使って演算を試み、混合比率を検討する一資料として活用し始めている。特に、新潟県の試みは大面积のマルチラインが、いもち病菌レースの動態にどのような影響を与えるかが明らかになる壮大な実験である。少ない真性抵抗性遺伝資源を使い、永続的にマルチラインを利用するためにも、我々いもち病研究者は連携し、今後も十分な研究協力体制を取る必要がある。

参考文献

- 1) 芦澤武人ら(1997) : 北日本病虫研報 48: 30~32.
- 2) ————ら(1998) : 日植病報 64, 364(講要).
- 3) ————ら(2001) : 同上 67, 194(講要).
- 4) ————ら(2003) : 同上 69, 269(講要).
- 5) CHIN, K. M. and M. S. WOLFE (1984) : Plant Pathol. 33: 89~100.
- 6) GARRETT, K. A. and C. C. MUNDT (1999) : Phytopathology 89: 984~990.
- 7) 橋本晃ら(1984) : 福島農試特研報 2: 1~104.
- 8) 石黒潔(2001) : 東北農試研報 99: 1~110.
- 9) KAMPMEIJER, P. and J. C. ZADOKS (1977) : Epimul, a simulator of foci and epidemics in mixtures of resistant and susceptible plants, mosaics and multilines. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Netherlands., 50 pp.
- 10) KIYOSAWA, S (1972) : Ann. Phytopath. Soc. Jpn. 38: 52~59.
- 11) KOIZUMI, S. (2001) : Rice blast control with multilines in Japan. In Exploiting biodiversity for sustainable pest management, (MEW, T. W., BORRONEO, E., HARDY, B. eds.) IRRI, Los Baños, Philippines, pp. 143~157.
- 12) LANNOU, C. et al. (1995) : Plant Pathol. 44: 478~489.
- 13) MUNDT, C. C. and K. J. LEONARD (1986) : Phytopathology 76: 832~840.
- 14) ———— and L. S. BROPHY (1988) : Phytopathology 78: 1087~1094.
- 15) 内藤秀樹ら(1999) : 農研センター研究資料 39: 1~92.
- 16) 大場淳司ら(1999) : 北日本病虫研報 50: 12~15.
- 17) 笹原剛志ら(1998) : 同上 49: 8~11.
- 18) van der PLANK, J. E. (1968) : Disease resistance in plants. Academic Press, New York and London, 206 pp.
- 19) 矢尾板恒雄ら(1977) : 新潟農試研報 26: 53~62.
- 20) 善林薰ら(2002) : 北日本病虫研報 53: 19~23.
- 21) Zhu, Y. et al. (2000) : Nature 406: 718~722.