

# ケイ酸の病害虫抵抗性強化における利用と展望

山形県庄内総合支庁 産業経済部 農業技術普及課 <sup>はや</sup>早 <sup>さか</sup>坂 <sup>つよし</sup>剛

## はじめに

作物生産においてケイ酸に関心が持たれるようになったのは、イネのいもち病耐性にケイ酸が関与していることの発見がきっかけであった。以降、特にいもち病を中心に数多くの研究が報告された。さらに、近年ではこのような効果はイネ科作物以外に、ウリ類やイチゴ等のうどんこ病に対しても認められ、国際的にも多くの研究成果が報告されている。かつてはケイ酸の病害虫に対する効果は、病原菌糸の表皮細胞貫入に対する抵抗性や食害虫の口器の磨耗の観察等から表皮細胞に沈積したケイ酸の物理的作用によるものと考えられていたが、最近では細胞レベルでの病害抵抗性機構の研究が進み、ケイ酸による発病抑制効果についても遺伝子レベルでの解析が行われつつある。これまで、数多くの研究成果が報告されており、ここでは近年の病害虫抵抗性強化へのケイ酸利用と研究の近況について紹介する。

## I 病害発病抑制効果と防御機構

植物は潜在的な抵抗性や病原菌の侵入を認識して防御システムを働かせる能力を持っている。潜在的な抵抗性は宿主植物の葉や組織表面構造の特徴、あるいはそこに含まれる抗菌成分等により微生物の侵入を防ぐもので、微生物と遭遇する前から持っている既存の形質が抵抗性にかかわることから「静的抵抗性」と呼ばれる。一方、微生物が侵入しようとするとき、あるいは侵入後に新しく発動させる植物の抵抗反応は「動的抵抗性」と呼ばれる。静的抵抗性は物理的抵抗性と化学的抵抗性に分けられ、植物の表皮から直接侵入する病原菌に対しては、表皮の厚さや硬さが物理的抵抗性の要因となる。化学的抵抗性は、植物中の抗菌成分として知られているカテキン、タンニン酸、フラボノイド等のポリフェノール性化合物、各種サポニン、テルペン類等を高濃度で含有する場合である。動的抵抗性で観察される現象としては過敏反応、パピラの形成、感染特異的蛋白質の産生、ファイトアレキシンの産生、細胞壁の硬化等の生化学的反応が報告されている。これらの宿主植物の抵抗反応は、一

般的に宿主細胞が持っている抵抗性遺伝子に主導されて開始される。すでにケイ酸による病害防御機構についても、これら多方面からのアプローチで検討が行われている。

### 1 イネいもち病

溶鉱炉からのケイ酸塩鉱滓がケイ酸の実用的で手頃な資源として示されて以来、我が国の多くの研究者により種々のケイ酸資材の施用がイネいもち病 (*Magnaporthe grisea*) に対する抵抗力を高めることを、世界をリードする形で実証してきた。海外においては経済的、社会的な面から農薬使用量低減への関心が高まり、2000年以降、フロリダ大学のグループから多くの報告がされている。SEEBOLD et al. (2000) はケイ酸カルシウムスラグ (Si: 20%) 0.5 kg/m<sup>2</sup> の施用によりいもち病の発生が減少し、42%の収量増と70%の変色米の減少というケイ酸施用の有効性を報告している。また、ケイ酸施用の効果を殺菌剤のそれと比較検討し、ケイ酸分が不足している土壌への施用は葉や穂いもちを防除する殺菌剤の散布回数を減らすことができるとし、経済的な面まで踏み込んだ報告をしている (SEEBOLD et al., 2004)。育苗中の苗いもちとは本田での葉いもち発生の主要な感染源となるため、育苗期の防除を徹底する必要がある。この育苗中に農薬を使用しない防除法として、ケイ酸施用による発病抑制技術が開発されている。その資材としてシリカゲル (SiO<sub>2</sub>: 99%) を育苗箱当たり 250 g 床土混和することにより発病抑制効果の向上が示されている (早坂ら, 2000)。また、ケイ酸カリ液肥は育苗箱当たり 5 g (SiO<sub>2</sub>) 播種直後に培土灌注処理することにより、高い苗いもち抑制効果を持ち殺菌剤の代替となつてきている (前川ら, 2002 b)。育苗期の苗いもちの発生を抑制する目安としては、苗のケイ酸含有率5%以上が示されている (HAYASAKA et al., 2005)。

他のイネ科植物でも、特に牧草の病害に対するケイ酸の効果について多くの報告がある。ペレニアルライグラスの gray leaf spot において、珪灰石とケイ酸カルシウムスラグの施用による発病抑制効果が確認されている (NANAYAKKARA et al., 2008)。セントオーガスチングラスについても、農薬のダコニール剤とケイ酸カルシウムの散布の組合せにより gray leaf spot 病斑の進展抑制に有効としている (BRECHT et al., 2004)。以上のように、いずれもイネ科植物の *Magnaporthe grisea* による病害に関す

Utilization for Si-enhanced Resistance to Management of Disease and Insect in Recent Agriculture. By Tsuyoshi HAYASAKA

(キーワード: ケイ酸, いもち病, うどんこ病, 病害虫防除)

る報告であり、これらの組合せについては土壌のケイ酸含有量が少ない場合、施用の効果が十分に期待できる。

これまでも、いもち病菌分生胞子の葉の表面上における侵入と感染過程については、多くの報告と論評がある。葉の表面上で発芽した分生胞子は発芽管の先端に付着器を形成し、その付着器は強くイネの表皮表面に密着する(図-1)。侵入は付着器から細胞の表皮細胞壁を貫いて起こり、表皮細胞内への侵入は付着器の高い膨圧が必要とされる。いもち病菌の侵入におけるケイ酸の役割を明らかにするために、イネの葉表皮細胞への付着器侵入過程と葉の表面層へのケイ酸蓄積について、エネルギー分散方式X線分光計(EDX)を用いた調査が行われている(KIM et al., 2002; HAYASAKA et al., 2008)。根から吸収されたケイ酸は、EDX分析により葉の表皮に沈積することが明らかにされた(図-2, 3)。葉の表面での付着器侵入の頻度は、葉のケイ酸含有率の増加にともない低下し、高密度なケイ酸層を有する葉では侵入を完了するまで長い時間を必要とすることが明らかとなった。こ

れらの結果は、葉の表皮中のケイ酸層がいもち病菌の付着器からの侵入への物理的障害として抵抗性に関与していることを示唆している。

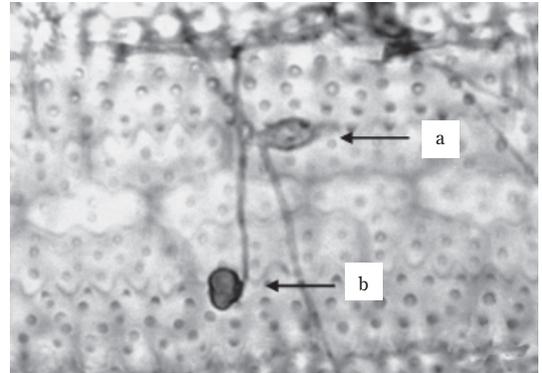


図-1 いもち病菌の葉への感染  
いもち病菌の分生胞子(a)、付着器(b)。

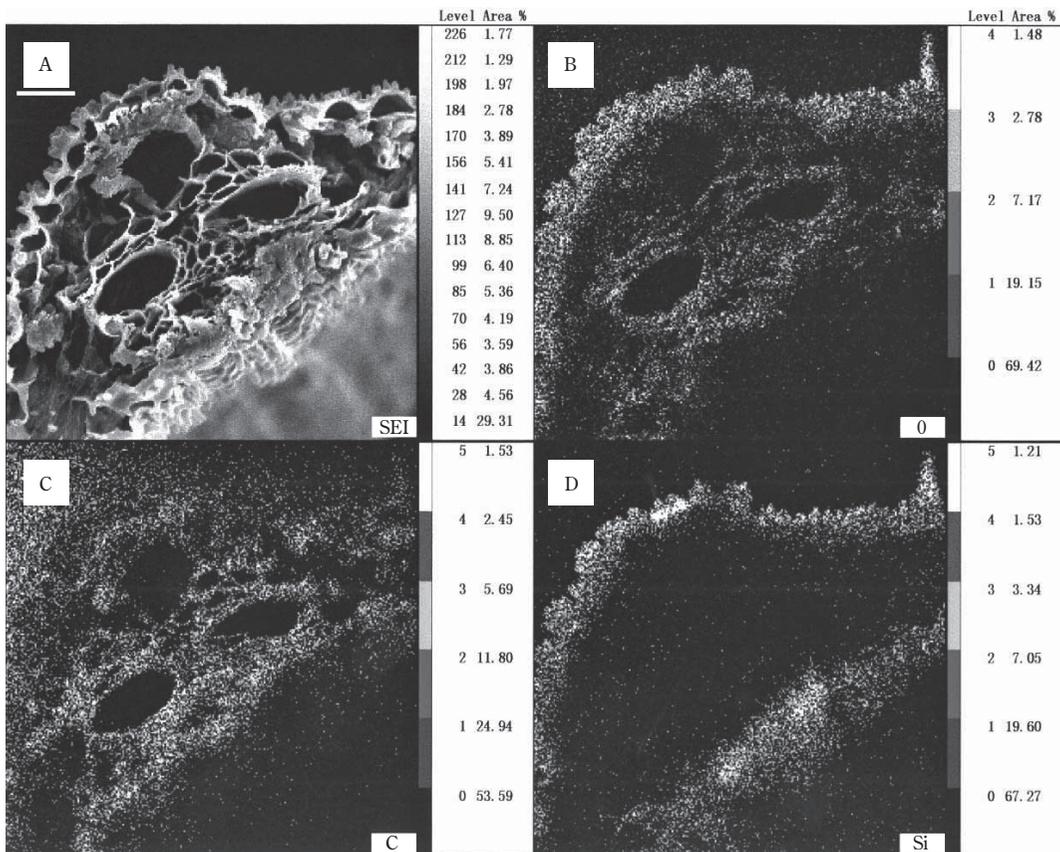


図-2 イネ葉の断面図のSEM画像(A)とX線地図(B-D)

B, C, Dの明るい部分はそれぞれの元素(B: 酸素, C: 炭素, D: ケイ酸)が高率で集積し多量にあることを示す。

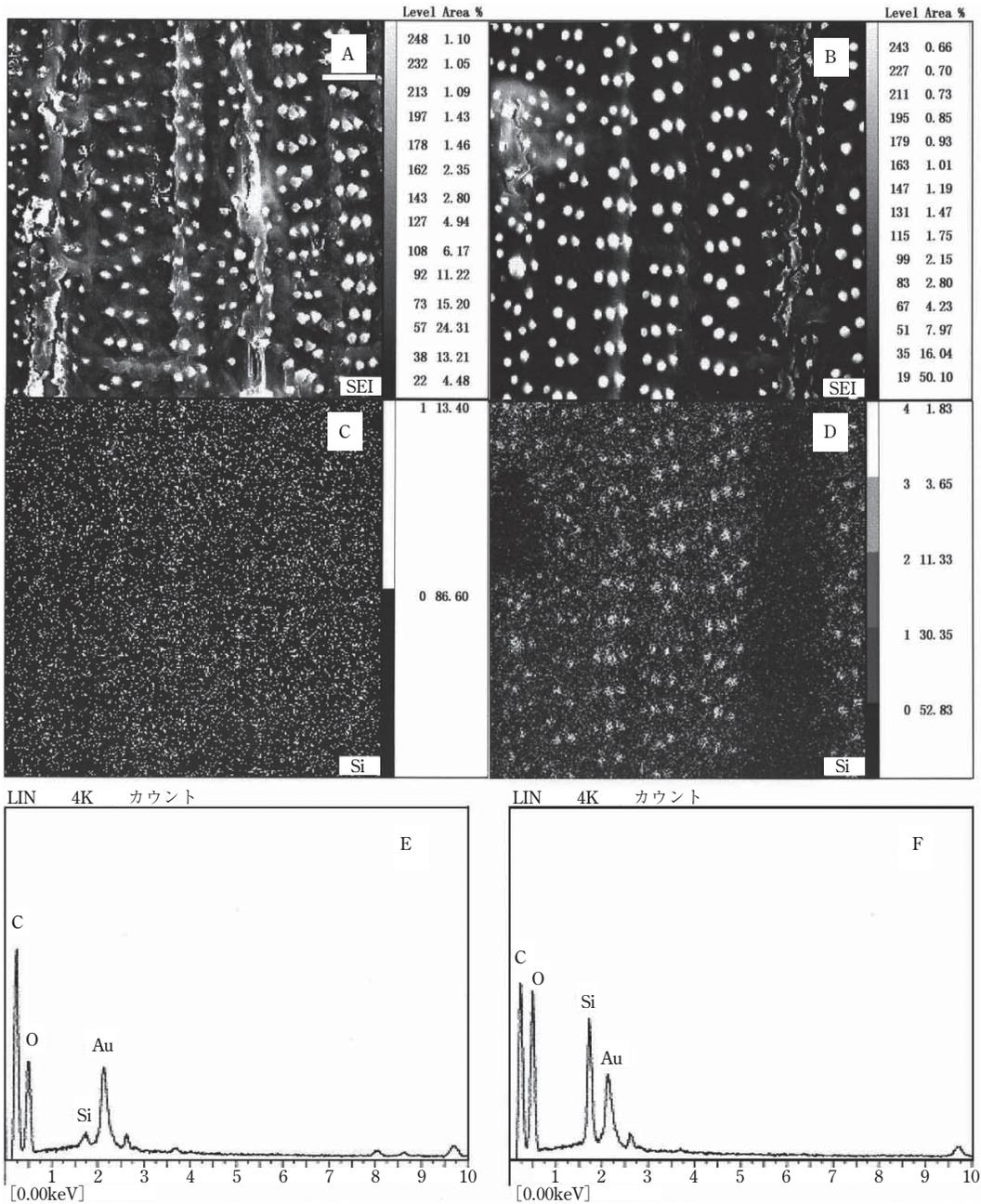


図-3 SEM画像 (A, B), ケイ酸 X線地図 (C, D) と X線分析 (E, F)

A (無処理) と B (Si 処理) はイネの葉表皮の SEM 画像, C と D は A と B の X線ケイ酸地図. C と D の白い点は, Si 堆積の位置を示す. E と F は A と B の葉表面の X線分析.

一方, 様々な環境ストレスを受けた植物が急激に活性酸素 ( $O_2^-$ ) を生成する現象が知られており, この  $O_2^-$  は植物の感染生理的な防御反応において抵抗性関連酵素の遺伝子発現, ファイトアレキシンの生成および全身獲得抵抗性を誘導するシグナルとしての役割を持つ. ケイ

酸カリウムを施用したイネは, いもち病菌を接種後 30 分以内の  $O_2^-$  の急激な生成ピークを生じ, 病原菌感染時の認識シグナルを増幅する可能性が示されている (前川ら, 2002 a). モミラクトン A, B はイネのファイトアレキシンとして病害抵抗性に重要な寄与をしていると考

えられているが、ケイ酸施用されたイネにもち病菌を接種すると高いレベルのモミラクトンA、Bが検出され、物理的障壁よりもモミラクトンが積極的な役割をしていると推定している (RODRIGUES et al., 2004)。これまで、いもち病菌の付着器からの侵入が起こる前に、細胞の若干の生化学的防御反応が引き起こされることが知られている。その場合、菌の侵入に対するケイ酸の物理的障害は、生化学的防御反応が誘導されるまで、より長い時間を宿主側に与えることができる。その意味において、ケイ酸施用で得られる物理的抵抗と生化学的抵抗のどちらか一方が作用機作ということではなく、両抵抗性による相互作用も考えられる。

## 2 いもち病以外のイネの病害

紋枯病はいもち病に次ぐ発生面積があり、イネの重要病害の一つである。ケイ酸カルシウムスラグを施用することにより乾物重が15%増加するとともに品種の抵抗性に応じて紋枯病の病斑高の伸展を82%~17%まで抑制させることが明らかにされている (RODRIGUES et al., 2001)。そのほかにイネの病害でケイ酸の効果が確認されているのは、小粒菌核病 (赤井, 1953)、ごま葉枯病 (DALLAGNOL et al., 2009)、葉鞘褐変病 (白井ら, 1999) がある。紋枯病、小粒菌核病の病勢進展は稲体の窒素、澱粉量に著しく影響され、C/N比が高くなると病勢進展が小さくなることが明らかとなっており、ケイ酸施用により乾物重が増加することによる窒素含有率の低下が発病抑制要因として推定される。ごま葉枯病については、ケイ酸吸収の低いイネ変異体 *Lsi1* (MA et al., 2002) を用い、リグニンの集積、ペルオキダーゼおよびキチナーゼの活性化は防御機構に関与していることが報告されている (DALLAGNOL et al., 2011)。葉鞘褐変病はこれまでの糸状菌による病害と異なり、細菌による病害であり、成熟茎葉のケイ酸含有率10%以上で被害を回避できるとしている (白井ら, 1999)。本病は細菌病の中で唯一ケイ酸の効果が認められている病害で、その作用機作は未解明であり、他の細菌病への効果も含めて興味を持たれるところである。

## 3 果菜類のうどんこ病

果菜類の病害については、イチゴに液体ケイ酸カリ肥料をケイ酸濃度 250 mg/kg で株当たり 100 ml を 2 回灌注することにより、うどんこ病に対して殺菌剤と同等の発病抑制効果があることが示されている (KANTO et al., 2006)。その作用機作としては、分生胞子の発芽と付着器の形成阻害による侵入率の低下が報告されている (KANTO et al., 2007)。そのほかにも、キュウリ、メロン、カボチャ、ブドウ、バラ、コムギのうどんこ病について

防除効果が報告されている。キュウリのうどんこ病に対する抵抗性には、ファイトアレキシンの一つとしてフラボノールアグリコンラムネチンの関与が確認されている (FAWE et al., 1998)。一方で期待された抑制のレベルに達しない場合もあり、キュウリうどんこ病へのケイ酸施用効果については栽培温度の影響を受け、20℃で効果が認められ 25~30℃になると効果が低くなる報告があり (SCHUERGER and HAMMER, 2003)、他の作目についても温度とケイ酸吸収および効果発現の検討が必要と考えられる。また、うどんこ病菌の侵入は角皮感染によるものであり、褐斑病菌も同様で、一方、べと病菌は主に気孔感染による。このうどんこ病や褐斑病がブルームレス台木接ぎ木栽培での発生が助長されるのに対して、べと病はブルームの多少、言い換えればケイ酸含量の多少の影響を受けない。この理由としては宿主体への感染方法の違いによるものと考えられる (扶間ら, 1993)。

最近のいくつかの研究では、ケイ酸が介在する生化学的抵抗説を支持する証拠を提供している。コムギのうどんこ病菌を用い transcriptomic analysis によってケイ酸施用による遺伝子の発現の有無を調べた結果では、ケイ酸にリンクした 47 の遺伝子が見つかり、コムギのようなケイ酸吸収率が高い単子葉植物でも、病原菌によるストレスに対してケイ酸が mRNA あるいは一次転写産物の変化に関与していることが明らかになっている (CHAIN et al., 2009)。さらに、パピラの形成、カロースの産生、フェノール性化合物の感染表皮細胞への蓄積が示されている (BELANGER et al., 2003)。バラではケイ酸施用によりうどんこ病の発病度が 49% 抑制され、特にコムギのうどんこ病と同様に侵入箇所におけるパピラ構造の増加、カロースと過酸化水素 (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) の蓄積が見られた (SHETTY et al., 2012)。

## 4 ケイ酸の他の病害発生に対する関与

*Alternaria alternata*, *Fusarium semitectum*, *Trichothecium roseum* によって引き起こされるハミウリの収穫後の腐敗防止として、ケイ酸ナトリウムの果実への散布効果が確認されている。その機作としては、ペルオキシダーゼとキチナーゼの酵素活性が高まっていることが指摘されている (Bi et al., 2006)。キュウリ紋羽病においては、ケイ酸施用濃度と根のカタラーゼ、アウコルビル酸塩ペルオキシダーゼ活性に正の相関が認められ、これらの酸化酵素の活性化により酸化ストレスに対する抵抗性が増強し、紋羽病菌による根の罹病腐敗が抑制される (MOHAGHEGH et al., 2011)。オウトウの灰星病では生物防除剤 *Cryptococcus laurentii* とケイ酸の組合せによりフェニルアラニンアンモニリアーゼ、ポリフェノールオリキ

シダーゼ、ペルオキシダーゼの活性化が防御反応を引き出している (QIN and TIAN, 2005)。そのほかにもダイズさび病 (LEMES et al., 2011) やバナナの black Sigatoka 病 (KABLAN et al., 2012) の病勢進展抑制に効果が高いことが最近明らかにされている。

また、ケイ酸が植物体に直接作用するのではなく、土壌の理化学性に関与し、間接的に病害発生の多少に影響している場合もある。ジャガイモそうか病の多発地域は河川水の可溶性ケイ酸含有率が少発地域に比べ著しく高く、土壌中の可溶性ケイ酸に交換性アルミニウムの土壌中への溶出が支配され、そうか病の発生に影響を与えている (吉田ら, 1994)。さらに、今後の地球環境の変化がケイ酸吸収と病害発生にどのように関与するか調査が行われている。東北農業研究センターの開放系大気 CO<sub>2</sub> 増加 (FACE) 実験で得られた成果では、大気中の CO<sub>2</sub> 濃度が上昇すると気孔閉鎖が起り、蒸散が減少することにより稲体のケイ酸含量が低下し、葉いもちに罹病しやすくなった (KOBAYASHI et al., 2006)。

## II 害虫へのケイ酸の影響

害虫防除におけるケイ酸利用についての報告は病害に比較してほとんどなく、笹本 (1959) によるニカメイチュウにおけるケイ酸施用の効果が最初の報告で、我が国における唯一の報告となっている。ケイ酸施用により幼虫の生育阻害が認められ、その原因としては幼虫の歯の磨耗によると推定されている。このような状況の中、海外でいくつかの報告が出てきている。ケイ酸を施用したイネでは、ニカメイチュウの茎への侵入率の低下、幼虫の生育阻害が認められ、生育遅延による天敵に遭遇する時間や防除できる期間が長くなり、密度低下につながると報告している (MAOLIN and YONGQIANG, 2010)。また、ヒヤクニチソウを用いたモモアカアブラムシでは、可溶性のケイ酸施用により累積産子数および増加率が低下し、抗酸化作用が期待されているクロロゲン酸、p-クマロイルキナ酸と柑橘フラボノイドの一種であるルチンの著しいピークが葉で検知され、これら化合物による個体数の減少への関与が推定されている (RANGER et al., 2009)。しかし、これらはいずれも制御された環境下での試験であり、実用的な試験までは至っていないのが現状である。

## おわりに

すでに環境保全型農業の推進は国際的な大きな流れであり、総合的病害虫管理 (IPM) はその中の柱の一つである。海外の多くの研究者が、IPM の一つの手段とし

てケイ酸に注目し研究を行っている。その報告は農薬ほどのシャープな効果は見られないものの持続的な効果が認められ、ケイ酸と農薬の併用や突発的な発生に対してのみ農薬を使用することにより、農薬使用量の削減に貢献すると考えられる。しかし、農産物の価格が低迷する現在、病害の発生を抑制するには相当量のケイ酸資材の投入を必要としており、実際の利用場面では施用量が減少しているのが現状である。また、重要なケイ酸の供給源である農業用水については、ダムやコンクリート水路の増加、貯水池の減少等によるケイ酸濃度の大幅な低下が指摘されている (熊谷ら, 1998)。一方で、ケイ酸による病害の発生抑制効果については多岐の作物に認められてきており、すでに EU では、キュウリやバラ等の施設園芸栽培で、ケイ酸カリウムなど水溶性ケイ酸が培養液の一成分として取り入れられている。近年、多くの知見が明らかにされているが、作物や病原菌によりそれぞれの作用機作が異なり、全体的な防御機構の解明までは至っていない。今後、新たなケイ酸資材や施用方法の開発とともに、他の作物や領域への効果を明らかにすることにより、環境保全型農業がより推進されると期待される。

## 引用文献

- 1) 赤井重恭 (1953): 日植病報 17: 109 ~ 112.
- 2) BÉLANGER, R. et al. (2003): *Phytopathology* 93: 402 ~ 412.
- 3) Bi, Y. et al. (2006): *Plant Dis.* 90: 279 ~ 283.
- 4) BRECHT, M. O. et al. (2004): *ibid.* 88: 338 ~ 344.
- 5) CHAIN, F. et al. (2009): *MPMI* 22: 1323 ~ 1330.
- 6) DALLAGNOL, L. J. et al. (2009): *Phytopathology* 99: 116 ~ 121.
- 7) ——— et al. (2011): *ibid.* 101: 92 ~ 104.
- 8) FAWA, A. et al. (1998): *Phytopathology* 88: 396 ~ 401.
- 9) 早坂 剛ら (2000): 日植病報 66: 18 ~ 22.
- 10) HAYASAKA, T. et al. (2005): *J. Gen. Plant Pathol.* 71: 169 ~ 173.
- 11) ——— et al. (2008): *Phytopathology* 98: 1038 ~ 1044.
- 12) 狭間 渉ら (1993): 日植病報 59: 243 ~ 248.
- 13) KABLAN, L. et al. (2012): *Plant Dis.* 96: 273 ~ 278.
- 14) KANTO, T. et al. (2006): *J. Gen. Plant Pathol.* 72: 137 ~ 142.
- 15) ——— et al. (2007): *ibid.* 73: 1 ~ 7.
- 16) KIM, S. G. et al. (2002): *Phytopathology* 92: 1095 ~ 1103.
- 17) KOBAYASHI, T. et al. (2006): *ibid.* 96: 425 ~ 431.
- 18) 熊谷勝己ら (1998): 土肥誌 69: 636 ~ 637.
- 19) LEMES, E. M. et al. (2011): *Plant Dis.* 95: 317 ~ 324.
- 20) 前川和正ら (2002 a): 土肥誌 73: 509 ~ 514.
- 21) ———ら (2002 b): 同上 73: 725 ~ 731.
- 22) MA, J.F. et al. (2002): *Plant Physiol.* 130: 2111 ~ 2117.
- 23) MAOLIN, H. and H. YONGQIANG (2010): *J. Econ. Entomol.* 103: 1412 ~ 1419.
- 24) MOHAGHEGH, P. et al. (2011): *Plant Dis.* 95: 455 ~ 460.
- 25) NANAYAKKARA, U. N. et al. (2008): *ibid.* 92: 870 ~ 877.
- 26) QIN, G. Z. and S. P. TIAN (2005): *Phytopathology* 95: 69 ~ 75.
- 27) RANGER, C. M. et al. (2009): *Environ. Entomol.* 38: 129 ~ 136.
- 28) RODRIGUES, F. A. et al. (2001): *Plant Dis.* 85: 827 ~ 832.
- 29) ——— et al. (2004): *Phytopathology* 94: 177 ~ 183.
- 30) 白井佳代ら (1999): 北日本病虫研報 50: 43 ~ 46.
- 31) 笹本 馨 (1959): 応動昆 3: 153 ~ 156.
- 32) SCHUERGER, A. C. and W. HAMMER (2003): *Plant Dis.* 87: 177 ~ 185.
- 33) SEEBOLD, K. W. et al. (2000): *ibid.* 84: 871 ~ 876.
- 34) ——— et al. (2004): *ibid.* 88: 253 ~ 258.
- 35) SHETTY, R. et al. (2012): *Plant Pathology* 61: 120 ~ 131.
- 36) 吉田穂積ら (1994): 日植病報 60: 630 ~ 635.