

イネ縞葉枯病と抵抗性品種の利用

農研機構 中央農業総合研究センター ^{はや} ^の ^{ゆり} ^こ
早野由里子

はじめに

イネ縞葉枯病は、1890年ごろに国内での発生が認められて以来、20～30年ごとに発生を繰り返しており、また、いったん発生すると沈静化に数～10年前後を要するという特徴を持ったイネの病害である。特に、1960年代の大発生時には、関東および九州を中心に発生し、全国的に広がり水稻に甚大な被害をもたらした。2008年以降関東および九州で再び発生の兆しが見られ、現在関東など複数の地域で発生が拡大している。本病は、ヒメトビウカにより媒介されるイネ縞葉枯ウイルス (*Rice stripe virus*, RSV) によって引き起こされるウイルス病である (栗林, 1931 a; 1931 b)。これまでに多くの研究蓄積があるものの、その発生機構には依然として不明な点が多い。本病の主たる防除対策としては、RSVを媒介するヒメトビウカに対する殺虫剤施用と抵抗性品種の作付けである。植物が本来有する抵抗性の利用は、耕種的な病害防除方法の一つであり、現在の農業において主流な考え方となっている栽培コストや環境負荷の低減にも貢献できる。しかしながら、我が国の水稻には、本来縞葉枯病抵抗性を有する品種がなかった (鷲尾ら, 1968)。そこで、1960年代の大発生を契機に、縞葉枯病抵抗性品種の開発が積極的に進められた。

これまでに育成された縞葉枯病抵抗性品種の多くに導入された抵抗性は、インド型イネ品種 'Modan' に由来する *Stvb-i* 遺伝子によるものである (早野, 2002)。*Stvb-i* の抵抗性は、導入から約40年を経た現在まで崩壊の報告はなく、高度な安定性を維持している。イネ縞葉枯病抵抗性品種の育成においては、マーカー選抜育種が確立されていること (藤井ら, 2008)、現在作付けが増加している飼料イネなど新たな多用途米の品種育成では病害抵抗性の付与は必須であること、近年の本病の発生拡大傾向から抵抗性品種の作付面積の拡大が見込まれること等の現状を背景に、イネ新品種への縞葉枯病抵抗性の導入が積極的に進められている。

以上のように、イネの縞葉枯病抵抗性は、作物育種に利用されている主要な病害抵抗性の一つであるが、どの

ような抵抗性であるのかについてはあまり知られていない。そこで、本稿では、RSVの感染と発病、主に *Stvb-i* 遺伝子による縞葉枯病抵抗性、さらに、縞葉枯病防除における抵抗性品種の利用について述べる。

I イネ縞葉枯病ウイルスの感染と発病

イネ体におけるイネ縞葉枯ウイルスの感染から縞葉枯病の発病に至る過程は、大きく三つの段階に分けられる (図-1)。

①侵入：ヒメトビウカの吸汁行動に伴い、RSVがイネ体内 (主に篩管部) に吐出される (孫工, 1973)。侵入したRSVは、速やかにイネ体基部の分裂組織に移行する (孫工, 1973)。

②増殖：侵入・移行したRSVは細胞分裂中の組織で複製を開始、増殖する (孫工, 1973)。

③発病：葉身等に退緑斑点 (病徴) が現れる。

初発病徴の出現葉位には規則性が見られ、感受性品種では、接種葉の上位1～2葉位とされる (孫工, 1973)。筆者がこれまで行った縞葉枯病抵抗性検定試験では、感受性品種の初発病徴は接種葉期の上位2葉位に出現することが最も多い。一方、抵抗性品種における病徴の出現は感受性品種に比べ遅れるだけでなく、その頻度も程度も軽い場合が多い。

II 病徴

イネ縞葉枯病の典型的な病徴としては、葉身および葉

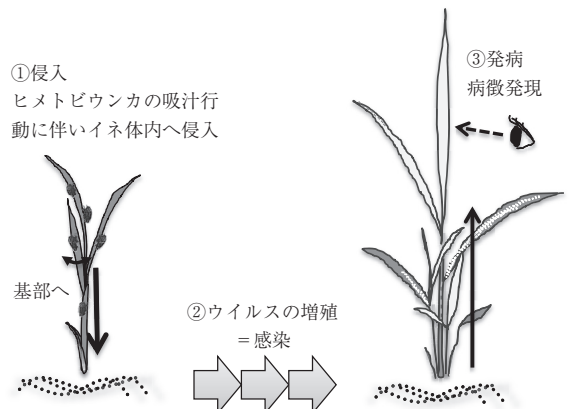


図-1 イネ縞葉枯病の発病過程

Rice Stripe Disease and Usage of Rice Stripe-resistant Cultivars.

By Yuriko HAYANO-SAITO

(キーワード：イネ, 縞葉枯病, 抵抗性, *Stvb-i*, ウイルス感染)

鞘に見られる黄緑色もしくは黄白色の退緑斑点である。退緑斑点部の葉肉細胞には葉緑体の減少が認められ、白色葉（アルビノ）の様相と類似している（図-2）。抵抗性の評価においては、退緑斑点に加え、抽出葉の枯死、捲葉、萎縮、分けつ数の減少、生育状態等全身症状から発病程度を測る。イネ縞葉枯病抵抗性検定として行われる幼苗検定法（鷺尾ら、1968）では、接種約30日後の供試イネを発病程度に応じ六つの病徴型A～Dに分類する（図-3）。病徴型は感受性型A～Bt、抵抗性型Cr～Dに大きく分類される。よく知られる縞葉枯病発病個体としては、図-4Aに示すような激しい症状であろう。しかし、それぞれの個体の発病程度は、接種強度（保毒虫率×虫密度×時間）、感染時のイネの生育ステージや栄養状態、接種後の気温、日照等の影響を受けるため、感受性品種を供した場合でも、抵抗性型病徴を呈する個体が見られる（図-4B）。逆に、抵抗性品種でも感受性型病徴Btを呈する個体が見られることがあるが、最も激しい感受性型病徴Aはほぼ見られない。

III イネ縞葉枯病抵抗性の作用

抵抗性品種も抵抗性の由来にかかわらずRSVに罹病する（鷺尾ら、1968）。抵抗性品種におけるウイルス感

染に関する報告（孫工、1973；石川ら、1988；野田ら、1991；NEMOTO et al., 1994；早野、2014）から、抵抗性品種におけるRSVの侵入は感受性品種と同様と考えられる。残る二つの過程、増殖と発病のどちらにより大きく関与しているかは、抵抗性遺伝子により異なる。日本陸稲‘関東72号’には二つの縞葉枯病抵抗性遺伝子座があり、*Stva*は病徴の進展を、*Stvb*は感染株率を抑制する作用を持つことが示唆されている（前田、2008）。*Stvb-i*遺伝子を保有する抵抗性品種は、感染株率を低下させることから、その抵抗性は感染抵抗性とされている（野田ら、1991；NEMOTO et al., 1994）。一方で、非常に強い接種強度では*Stvb-i*保有抵抗性品種を含め抵抗性品種においても発病株率が上昇し感受性品種と同様な全身症状を呈する（鷺尾ら、1968）ことから、その作用が量的に作用する感染抵抗性であることが推測される。

IV *Stvb-i* 保有抵抗性品種におけるウイルス動態

*Stvb-i*の抵抗性の作用を理解するために、*Stvb-i*保有抵抗性品種と感受性品種のRSV感染に関する比較が行われた（早野、2014）。RSVを接種したイネ体の葉位および部位別にRSVの増殖を経時的に調べたところ、抵抗性品種におけるウイルス濃度はイネ体の上位ほど低く

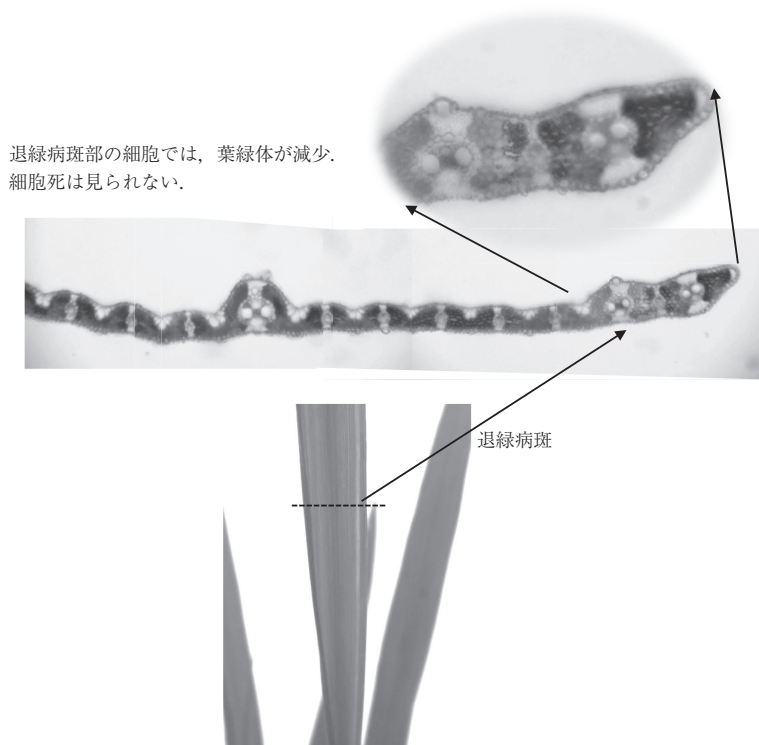


図-2 退緑病斑部の細胞の様子

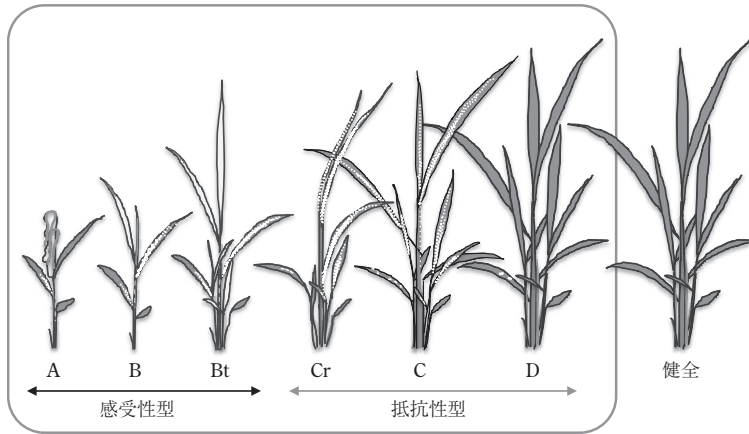


図-3 幼苗検定法における病徴型の分類 (原図: 鷺尾ら (1968))

白色不連続線は退緑病斑を, 白色塗りつぶし部は連続的退緑病斑を表す。病徴型の詳細は以下の通り。

A: 生育が著しく不良で, 病葉の全部または一部が枯死したもの。

B: 生育は著しく不良であるが, 病葉が枯死しないもの。

Bt: Bと同じ症状であるが, 生育についてはBよりもやや良好なもの。

Cr: 生育は健全に比べやや不良で, 病斑は淡黄色散点状, 時に条斑状で, 健全部との境界が明瞭で, 病葉が多少捲葉するもの。

C: 病斑はCrと同程度であるが, 病葉の捲葉は見られず, 生育が良好であるもの。

D: 生育は極めて良好で, 病徴は苗の生育につれてマスクされるもの。

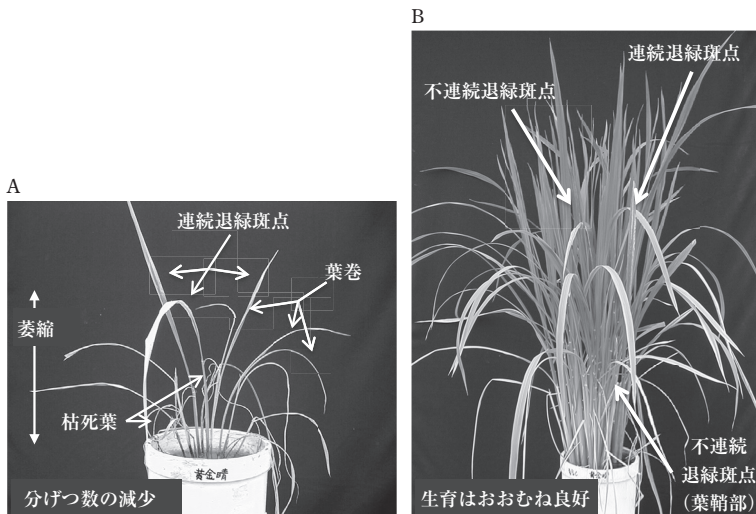


図-4 感受性品種‘黄金晴’の病徴

A: 感受性型病徴, B: 抵抗性型病徴。

なった。このため, 抵抗性品種において増殖したRSVは感受性品種と同様に(孫工, 1973)イネ体下部から上部へ移行するものの, 移行量が抑制されると考えられた。また, 接種3日後においてRSVが検出される葉位およびウイルス濃度には感受性/抵抗性による違いはな

いものの, 接種7日後の抵抗性品種では感受性品種に比べ葉位およびウイルス濃度ともに抑制されており, 速やかに高濃度で全葉位にウイルスの広がりが見られた感受性品種との違いは明確であった。

V 病徴程度とウイルス濃度の関係

前述の通り、抵抗性品種でも感受性品種と同程度に発病する個体が見られることがある。感受性型病徴 Bt の発病個体の体内ウイルス濃度は *Stvb-i* 保有抵抗性品種、感受性品種とも同程度であり、それらの発病葉においてもウイルス濃度に感受性/抵抗性による違いはなかった(早野, 2014)。抵抗性が強いほどウイルス濃度は低くなる(孫工, 1973)と考えられているが、筆者の結果においては、イネ体におけるウイルス濃度は抵抗性の有無ではなく発病程度に応じていることが示唆された。また、感受性品種も *Stvb-i* 保有抵抗性品種も感受性型病徴を呈したイネ個体では、病斑が認められない無発病葉においても発病葉並に高いウイルス濃度が示された(早野, 2014)。

VI *Stvb-i* の抵抗性

Stvb-i 保有抵抗性品種においては、感染初期からイネ体基部の分裂組織でのウイルス増殖が抑制され(早野, 2014)、イネ体内におけるウイルス濃度は、感受性品種とは異なり、高まりにくい(図-5)。イネ体基部でのウイルス濃度の抑制は、上位葉へのウイルスの移行抑制につながると考えられる。感染株率の低下、発病株率の低下、発病程度の軽減、発病遅延等、*Stvb-i* 保有抵抗性品種で認められる一連の現象は、イネ体基部でのウイルス濃度の抑制に起因するものであろう。

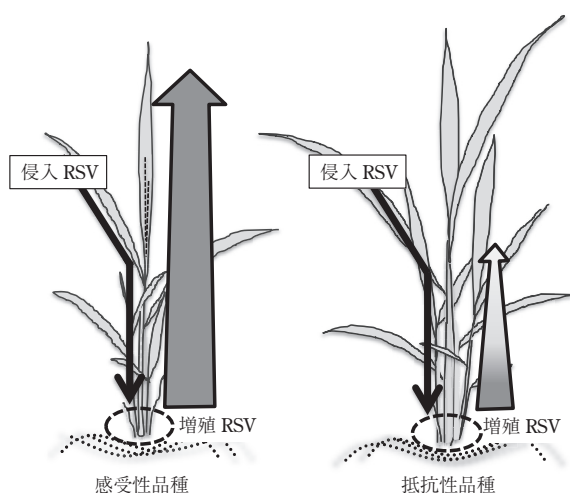


図-5 イネ縞葉枯ウイルスの動態
上方向の灰色の矢印は、イネ体上位へ移行するウイルス量を表す。

VII 抵抗性利用の効果

縞葉枯病の防除対策に *Stvb-i* 保有抵抗性品種を利用する効果としては、感染株率の低下および発病の軽減が挙げられる。これらの効果により、栽培圃場における被害茎率を低減し、縞葉枯病による収量への影響の低減が期待できる。また、埼玉県での1980年代における本病の沈静化(野田ら, 1991)や最近では、岐阜県での‘ハツシモ岐阜 SL’(*Stvb-i* 保有品種)への導入による保毒虫率の明らかな減少(岐阜県病害虫防除所, 2009~2013)などの事例が示すように、複数年にわたり抵抗性品種を継続して作付けることで、ウイルスを新規獲得するヒメトビウンカの割合を連続して低下させることになり、保毒虫率の速やかな低下が期待できる。

VIII 抵抗性利用の留意点

抵抗性の利用は、縞葉枯病への防除対策の一つとして十分に期待できる一方、留意すべき点がある。前項 IV で述べたように、感受性品種と同程度に発病した抵抗性イネ個体のウイルス濃度には感受性/抵抗性の違いがなく、媒介昆虫のヒメトビウンカのウイルス獲得についても差がない(野田ら, 1991)ことから、抵抗性品種が媒介昆虫のウイルス獲得源になりうる可能性がある。また、*Stvb-i* の作用は量的である(早野, 2014)ことから、縞葉枯病が多発生している地域では、高い感染圧により抵抗性品種導入の効果が十分に得られないことも予想される。抵抗性品種の利用にあたっては、媒介昆虫密度の低減対策を同時に講じることが必要なケースもあると考えられる。

近年作付けが増加している飼料イネなどの多用途米品種(‘夢あおば’、‘タカナリ’、‘ミナミユタカ’等)には、*Stvb-i* とは異なる由来の抵抗性が導入されている。これまでに報告された縞葉枯病抵抗性遺伝子の多くは、*Stvb-i* を含めイネ第11染色体長腕に座乗している(早野, 2002; 前田, 2008)。その一つである *Stvb* も *Stvb-i* 同様に感染株率を低下する作用を持ち(前田, 2008)、*Stvb-i* と同様の利用効果が推測される。しかし、縞葉枯病抵抗性強度には品種間差がある(鷲尾ら, 1968)ことから、*Stvb-i* 以外の抵抗性を導入した品種の抵抗性の強さや効果については今後検討していく必要がある。

おわりに

2013年から、育種選抜用 DNA マーカーに加えて、イネ縞葉枯病抵抗性の特性や抵抗性品種の発病に関する問い合わせが増えたことから、縞葉枯病が問題視されて

いる現状を感じている。抵抗性品種を利用した防除効果に期待する声がある一方で、*Stvb-i*を含め縞葉枯病抵抗性は、病原ウイルスを完全に押さえ込むものではなく、感受性品種と同様に発病する可能性がある、という特性についてはあまり認識されていないように感じていた。また、縞葉枯病に限らず、病害抵抗性の利用における最大の懸念は抵抗性の崩壊である。*Stvb-i*保有抵抗性品種が利用されるようになって40年が経過した。*Stvb-i*保有抵抗性品種を継続作付けしている地域では、保毒虫率も数%以下で推移し、全国的に見ても1960年代のような大発生はなかった。しかし、40年間いかに安定した抵抗性を維持しようとも崩壊しないという根拠はなく、その可能性を議論するにはさらなる研究を待たねばならない。いずれにしても、抵抗性を利用した防除におい

ては、抵抗性の崩壊を回避し、その有効性を保つためにも、抵抗性の性質や特性を活かし効果的に利用することが必要であろう。本稿がイネ縞葉枯病抵抗性を利用する方々にとって有益な情報となれば幸いである。

引用文献

- 1) 藤井 潔ら (2008): 育種学研究 10: 151 ~ 155.
- 2) 岐阜県病害虫防除所 (2009 ~ 2013): 病害虫発生予察情報 (<http://www.pref.gifu.lg.jp/sangyo-koyo/nogyo/gijutsujoho/byogaichu-bojoshu/yosatsu/>)
- 3) 早野由里子 (2002): 北海道農研研報 175: 1 ~ 45.
- 4) ————— (2014): 関東東山病虫研報 61: 9 ~ 12.
- 5) 石川浩一ら (1988): 日植病報 54: 123 (講要).
- 6) 栗林数衛 (1931 a): 病虫雑 18: 565 ~ 571.
- 7) ————— (1931 b): 同上 18: 636 ~ 640.
- 8) 前田英郎 (2008): 近中四農研報 7: 71 ~ 107.
- 9) NEMOTO, H. et al. (1994): Breeding Science 44: 13 ~ 18.
- 10) 野田 聡ら (1991): 日植病報 57: 259 ~ 262.
- 11) 孫工弥寿雄 (1973): 中国農試報 E8: 1 ~ 86.
- 12) 鷺尾 養ら (1968): 同上 A16: 39 ~ 197.