

連載 病虫害抵抗性付与の品種開発 シリーズ(1)

イネ育種における病虫害抵抗性付与の現状と展望

農研機構 中央農業総合研究センター

前田 英郎(まえだ ひでお)

はじめに

水稲において交配による近代的な育種が開始されてから100年あまりが過ぎた。この間の水稲育種においては、収量性の向上や食味の向上等とともに耐病虫害抵抗性の付与が重要な育種目標とされており、耐病虫害レベルは過去の品種と比較しても着実に向上している。しかしながら、病虫害による被害面積は今なお多く、農林水産省の平成25年度の統計情報によると病害による被害面積は78万4千5百ヘクタールで被害量は15万3百トン、虫害による被害面積が63万2千7百ヘクタールで被害量が9万1千6百トンとなっており、あわせて24万トンもの減収となっている。これは、水陸稲収穫量860万7千トンの約3%に相当し、四国4県の収穫量にほぼ匹敵する程度の被害を受けていることになる。

病害による被害のうち最も大きいのはいもち病(被害量7万2千4百トン)となっており、次いで紋枯病の被害が大きくなっているが、病害被害の半分はいもち病が占めていることとなる。一方、虫害については、ウンカ類・カメムシ類・ニカメイチュウ等の被害による減収が5万5千トンに及ぶが、平成25年度は特に九州北部地域でのトビイロウンカによる被害が大きく、例年にない減収幅となっている。

イネ育種における病虫害抵抗性の向上には、真性抵抗性の導入に始まり、マルチラインなどの実用化、圃場抵抗性の利用へと取り組みが進められてきており、抵抗性レベルの向上に大きく貢献しているが、その進捗状況については病虫害の発生状況、育種に利用できる抵抗性遺伝子の有無などによって異なっている状況にある。ここでは、日本のイネ育種における主要な病虫害抵抗性付与の現状と展望について紹介する。

I 病害抵抗性

1 いもち病

いもち病は、イネの最も重要な病害である。1960年代に真性抵抗性の導入が進められ、抵抗性品種が普及するようになったが、普及面積が広がるとともにそれらの真性抵抗性遺伝子を侵害するレースが出現・まん延し、抵抗性品種が罹病化すること(ブレイクダウン)が問題となった。この問題を克服するために、異なる真性抵抗性品種を持つ同質遺伝子系統を混植して栽培する「マルチライン」が開発され、‘ササニシキ BL’が平成6年に実用化されるに至った。この方法は市場での評価が定まったブランド品種の病害抵抗性を向上することに有効で、これまでにいもち病同質遺伝子として35系統が品種登録出願されており(表-1)、新潟県ではマルチラインである‘コシヒカリ BL’が全県で栽培されている。しかしながら、マルチラインについてもいもち病に対して万能ではなく、ブレイクダウンを防ぐためには、いもち病菌のレースを把握して用いる抵抗性遺伝子の種類や混合比率を変更するという操作が必要とされる。また、利用できる抵抗性遺伝子の数には限りがあり、使える遺伝子は導入が一巡した現状にある。そのため、真性抵抗性より程度は弱いレースに対して安定した発現をする圃場抵抗性を重視して今日まで抵抗性育種を進めてきた。後述する穂いもち抵抗性遺伝子 *Pb1* も圃場抵抗性遺伝子の一つとして広く活用された。また、ゲノム情報が育種に活用されるようになり、日本陸稲から抵抗性遺伝子 *pi21* を導入した‘ともほなみ’が育成されている。この *pi21* については、抵抗性遺伝子の極近傍に食味を低下させる遺伝子が座乗していたことが明らかとなっており、この連鎖を解消して良食味品種を育成した画期的な事例となっている(福岡ら, 2010)。*pi21* 以外にも *Pi35* や *Pi38* 等、作用力の強い圃場抵抗性遺伝子を導入した品種開発が進められているが、これらの圃場抵抗性に関

しても新たな病原菌レースの出現・まん延により抵抗性が崩壊することも予想されており、これらの抵抗性遺伝子だけに頼った品種育成にも限界はあると思われる。実際に、日本陸稲から導入された *Pi34* については、圃場抵抗性でありながらもこれを侵すレースが同定されており、圃場抵抗性についても遺伝子対遺伝子説が成り立つことが報告されている (ZENBAYASHI-SAWATA et al., 2005)。このように、最近見いだされた圃場抵抗性遺伝子については、その安定性の評価と利用法の開発が重要な課題となっている。

主食用品種については、圃場抵抗性遺伝子導入が進んできており、抵抗性レベルは着実に向上してきているが、飼料用の多収品種や加工用品種等については、いまだに真性抵抗性遺伝子に頼っている状況にある。これは、収量性を向上するために母本としたインド型品種から同時に導入されたものであるが、真性抵抗性遺伝子の種類がはっきりしない品種も多く、圃場抵抗性レベルも推定できないため、本当のいもち病抵抗性が評価できていない事例も多く見られる。このような真性抵抗性を持つ飼料用品種などの場合、栽培当初は全くいもち病に感染しないことから、いもち病には強いと誤解されることがあり、コスト削減のために種子消毒、防除等が省力されてしまう事例も多い。しかし、飼料用・加工用品種の栽培面積が広がりつつある現状においては、これらの品種を侵す新たなレースがいつ発生してもおかしくない状況にあるため、発生予察・防除に関する情報を周知し、対策を練っておく必要がある。また、今後は飼料用・加工用品種についても圃場抵抗性遺伝子の導入など、抵抗性の向上に取り組む必要がある。

2 縞葉枯病

縞葉枯病は、ヒメトビウンカによって媒介されるウイルス病で、1960年代に関東以西の東海・近畿・中国・四国・九州地方に広がり、最大で60万ヘクタールを超える大きな被害もたらされた。イネ縞葉枯病は発生面積の年次変動が激しい病気であることが知られているが、近年はこの病気の被害が増加しており、今後とも十分に注意すべき重要な病害となっている。

‘コシヒカリ’、‘ヒノヒカリ’等の代表的な日本水稲はすべてこの病気に感受性である。1960年代にこのウイルスに対する抵抗性を持つ遺伝資源の探索を行い、日本陸稲ならびに外国水稲品種に多くの抵抗性品種が存在することが明らかとなった。抵抗性品種の開発はこれらの遺伝資源を用いて開始され、インド型品種である‘Modan’が持つ抵抗性遺伝子 *Stvb-i* を導入した抵抗性系統‘St. No.1’が開発された。この系統を母本として、‘む

さしこがね’、‘青い空’、‘月の光’等の実用品種が次々と育成され、これらの抵抗性品種の普及とともに縞葉枯病は次第に沈静化されていった。そのため、現在栽培されている抵抗性品種のほぼすべてが抵抗性遺伝子 *Stvb-i* を保有するものとなっている。

抵抗性遺伝子 *Stvb-i* は、DNA マーカー選抜が早くから確立されており、水稲育種において広く利用されている。同質遺伝子系統についても5系統が品種登録されており(表-1)、『あいちのかおり SBL』については愛知県で、『ハツシモ岐阜 SL』については岐阜県で広く栽培されている。*Stvb-i* 遺伝子近傍には穂いもち抵抗性遺伝子である *Pb1* が連鎖しており、縞葉枯病抵抗性と同時に穂いもちにも抵抗性を導入することができるため、穂いもち抵抗性を目的とした導入も多い。

Stvb-i は、導入以来40年以上が経過しているが、ウイルスの変異により抵抗性品種が罹病化したという報告はなく、抵抗性が安定して保たれている。しかしながら、今後も抵抗性が保たれるという保証はないため、新たな抵抗性遺伝子の導入にも取り組む必要がある。最近では、日本陸稲に由来する抵抗性遺伝子を‘コシヒカリ’に導入した‘コシヒカリ近中四 SBL’等も育成されており、これらの遺伝子を利用するとともに、野生種などの抵抗性遺伝子の導入も進められている。

3 白葉枯病

白葉枯病は、我が国では西南暖地を中心に発生する重要病害である。昭和40年ころをピークに発生は減少しているが、台風やイネの浸水・冠水等により被害は発生している状況にある。本病に対しては、効果の高い防除薬剤が少ないことや現在栽培されている品種のほとんどが感受性を示すことから、警戒が必要となっている。

本病に対する抵抗性遺伝子については古くから解析が行われ、水稲育種においてもいくつかの抵抗性遺伝子が導入されており、抵抗性品種も開発されている。しかしながら、本病の常発地が限られた地域であることもあり、育成された抵抗性品種については普及が進んでおらず、新たな抵抗性品種の開発も積極的には進められていない状況にある。

4 紋枯病・もみ枯細菌病・その他の病害

紋枯病は、いもち病に次ぐ被害を引き起こす重要病害である。抵抗性の遺伝資源としては、‘Tetep’などがあり、この抵抗性を導入した‘西南 PL1’‘西南 PL2’等の中間母本系統が開発されているが、実用品種の育成には至っていない。抵抗性遺伝子についても研究は行われているが、明確な作用を持つ遺伝子は同定されておらず、抵抗性に関与する QTL 領域が特定されているにとどまっ

表-1 これまでに品種登録出願された病虫害抵抗性同質遺伝子系統

病虫害抵抗性	原品種	品種名	品種登録年	抵抗性遺伝子
いもち病	ササニシキ	ササニシキ BL1 号	1995	<i>Pik, Pia</i>
		ササニシキ BL2 号	1995	<i>Pik-m, Pia</i>
		ササニシキ BL3 号	1995	<i>Piz, Pia</i>
		ササニシキ BL4 号	1995	<i>Piz-t, Pia</i>
		ササニシキ BL5 号	1998	<i>Pita-2, Pia</i>
		ササニシキ BL6 号	1999	<i>Pita, Pia</i>
		ササニシキ BL7 号	1999	<i>Pib, Pia</i>
		ササニシキ BL8 号	1999	<i>Pii, Pia</i>
	コシヒカリ	コシヒカリ新潟 BL1 号	2000	<i>Pia</i>
		コシヒカリ新潟 BL2 号	2000	<i>Pii</i>
		コシヒカリ新潟 BL3 号	2000	<i>Pita-2</i>
		コシヒカリ新潟 BL4 号	2002	<i>Piz</i>
		コシヒカリ新潟 BL5 号	2002	<i>Pik</i>
		コシヒカリ新潟 BL6 号	2003	<i>Pik-m</i>
		コシヒカリ新潟 BL7 号	—	<i>Piz-t</i>
		コシヒカリ新潟 BL8 号	—	<i>Pib</i>
		コシヒカリ新潟 BL9 号	2007	<i>Pib, Pia</i>
		コシヒカリ新潟 BL10 号	2007	<i>Pib, Pii</i>
		コシヒカリ新潟 BL11 号	2007	<i>Piz-t, Pii</i>
		コシヒカリ新潟 BL12 号	2007	<i>Piz-t, Pik</i>
		コシヒカリ富山 BL1 号	2002	<i>Piz-t</i>
		コシヒカリ富山 BL2 号	2002	<i>Pita-2, Pii</i>
		コシヒカリ富山 BL3 号	2002	<i>Pib</i>
		コシヒカリ富山 BL4 号	2002	<i>Pik-p</i>
		コシヒカリ富山 BL5 号	—	<i>Pik-m</i>
		コシヒカリ富山 BL6 号	2005	<i>Piz, Pia</i>
		コシヒカリ富山 BL7 号	2013	新規遺伝子
		コシヒカリ BL1 号	2007	<i>Pita</i>
	コシヒカリ関東 BL1 号	2014	<i>Pi9</i>	
	ハナエチゼン	ハナエチゼン BL1 号	2008	<i>Pik, Piz, Pii</i>
		ハナエチゼン BL2 号	2008	<i>Pita, Piz, Pii</i>
		ハナエチゼン BL3 号	2008	<i>Pita-2, Piz, Pii</i>
		ハナエチゼン BL4 号	2008	<i>Piz-t, Pii</i>
	ヒノヒカリ	ヒノヒカリ関東 BL1 号	2014	<i>Pita, Pia, Pii</i>
		ヒノヒカリ関東 BL2 号	2014	<i>Pik-m, Pia, Pii</i>
	縞葉枯病	あいちのかおり	あいちのかおり SBL	2003
コシヒカリ		コシヒカリ愛知 SBL	2005	<i>Stob-i</i>
		コシヒカリ近中四 SBL1 号	2014	<i>Stva, Stvb</i>
キヌヒカリ		キヌヒカリサイタマ SBL	2010	<i>Stob-i</i>
ハツシモ	ハツシモ岐阜 SL	2011	<i>Stob-i</i>	
トビイロウンカ	ヒノヒカリ	関東 BPH1 号	2012	<i>Bph11</i>

いる。

上述の病害以外にも、もみ枯細菌病やごま葉枯病等の病害による被害が生じているが、これらの病害については、紋枯病と同様に抵抗性に関与する QTL 領域が報告されているだけであり、抵抗性品種の開発には至っていない。また、最近ではセジロウンカによって媒介されるイネ南方黒すじ萎縮病などの新たなウイルス病も同定されているため、今後はこれらの病害に対しても抵抗性品種の開発を進める必要がある。

II 虫 害 抵 抗 性

1 ウンカ類

日本での水稲栽培において被害を及ぼす主要なウンカは、トビイロウンカ・セジロウンカ・ヒメトビウンカの3種類が挙げられる。これらのウンカは、中国南東部などからジェット気流に乗って九州を中心とする西日本地域へ飛来し、イネを吸汁することによって被害を生じさせるが、前者2種は日本では越冬できないために稲がなくなれば死滅する。そのため、被害の大小は飛来するウンカによって年次変動する。しかし、ヒメトビウンカは麦やイネ科雑草で越冬が可能であり、春先に麦刈りが始まると移植された水田に移動するといった生活環となっている。

(1) トビイロウンカ

平成25年度の虫害による被害量は、トビイロウンカによるものが最も大きく、1万5千トンもの減収となっている。国内で栽培されている一般的な水稲品種は抵抗性を持たないが、海外のインド型水稲品種やイネの野生種にはウンカに抵抗性を示すものがある。海外では、こうした遺伝資源を利用して抵抗性遺伝子を導入した品種を育成してきたが、ウンカに新たなバイオタイプが出現することで効果が低下している。

トビイロウンカ抵抗性に関しては、現在までに30個を超える遺伝子座が報告されている。国内においても遺伝解析と抵抗性品種の開発が古くから行われており、*Bph1*を導入した‘関東 PL1’などの中間母本が育成されている。実用品種においては、平成7年に抵抗性遺伝子 *bph11*を導入した‘ヒノヒカリ’の同質遺伝子系統‘関東 BPH1 号’が育成され、品種登録されている(表-1)。この *bph11*については DNA マーカー選抜が可能であり、トビイロウンカ・縞葉枯病・穂いもちの3種の病虫害に抵抗性を持つ‘はるもに’が‘関東 BPH1 号’から育成されている。ただし、*bph11*に関してはトビイロウンカの加害性が変化しており、この抵抗性についても有効性が保証されているわけではない。

上記のようにトビイロウンカ抵抗性遺伝子は新たなバイオタイプの出現が問題とされており、単一の遺伝子に頼った抵抗性品種の育成は難しい。そのため、相加的な効果を持つ複数の抵抗性遺伝子を導入した品種育成が進められている。

(2) セジロウンカ

日本の水稲のほとんどは産み付けられたセジロウンカの卵を殺してしまう生体防御反応を有しているために被害が生じることは少なく(鈴木ら, 1997), セジロウンカは害虫として注目されてこなかった。しかし、インド型品種にはこの殺卵作用がない品種も多く、日印交雑により育成された飼料イネ品種の中にも殺卵作用を持たないか、作用の低い品種があることが報告されている(松村ら, 2006)。また、日本型品種においても‘あさひの夢’などの品種は殺卵作用を有していないとの報告があり、これらのような殺卵作用を持たない品種については、セジロウンカの吸汁による被害が発生しており、対策が求められている。さらに、上述のように近年発見されたイネ南方黒すじ萎縮病はセジロウンカがウイルスを媒介することが報告されており、このウンカの防除が重要となっている。殺卵作用に関与する遺伝子については詳細な解析も行われており、飼料用品種などへの導入が進められている。殺卵作用だけでなく、セジロウンカの吸汁に対する抵抗性遺伝子についても解析は行われているが、これらについては品種開発に積極的に利用されていない。

2 カメムシ

カメムシは、子実の吸汁跡が斑点米の原因となるため、玄米の検査等級が下落する被害が生じる。イネに被害を及ぼす斑点米カメムシは10数種類存在するが、これらに対して明確な抵抗性を示す遺伝資源がなく、抵抗性品種の開発には至っていない。しかしながら、カメムシの被害が多く生じるイネには籾の外穎と内穎の間に隙間が生じる‘割れ籾’が多く、この籾の隙間があればカメムシは吸汁しやすくなるものと考えられている。そのため、イネの品種開発においては、割れ籾が生じにくい品種の開発が北海道を中心に進められており、重要な特性として評価されている。ただし、割れ籾に関する遺伝解析は進んでおらず、抵抗性品種の開発といった積極的な取り組みはほとんど行われていない現状にある。

3 メイチュウ類・ヨコバイ類・その他の虫害

作付面積が拡大している飼料イネ品種においては、ニカメイチュウの被害が報告されている。飼料イネは一穂籾数を多くすることで多収を実現する品種が多く、耐倒伏性を向上させるために太い茎を持つものが増えてきている。このような品種はニカメイチュウが茎に潜り込み

やすく、穂数も一般的な主食用品種よりも少ないため、被害が大きくなると思われる。しかし、ニカメイチュウに対する抵抗性遺伝子は報告されておらず、抵抗性品種の開発は進んでいない状況にある。一方、萎縮病などを媒介するヨコバイについては抵抗性遺伝子が報告されており、海外遺伝資源から抵抗性遺伝子 *Grh3* を導入した‘ゆめまつり’が愛知県で育成されている。

虫害に関しては、上記以外にもイチモンジセセリ（イネツトムシ）やコブノメイガ等があるが、これらについても抵抗性に関する報告はない。カメムシ類やメイチュウ類等の重要害虫とともに抵抗性品種の開発が必要であるが、利用できる抵抗性遺伝子がないため、遺伝子組み換え以外の抵抗性品種開発は進められていないのが現状である。

おわりに

育種における病虫害抵抗性の向上にゴールはなく、新たな病原菌レース・害虫レースとの競争が続いていく。そのため、育種においては新たな抵抗性素材の開発と抵抗性遺伝子の同定、育種への導入が必要となるが、食味や品質等の特性に影響が及ばないような母本を育成するまでには長い時間と多大な労力を要する作業が必要であ

る。近年、イネのゲノム情報が整備されたことや、DNA マーカー情報・次世代シーケンサーの能力向上等とともに、病虫害抵抗性遺伝子へのアプローチが容易になっていることから、抵抗性遺伝子の導入までのスピードは格段に向上するものと思われる。しかしながら、新たな抵抗性遺伝資源の探索や遺伝子の同定、遺伝子が持つ抵抗性への効果の見極め等、地道な作業が必要なことには変わりはなく、次々と抵抗性遺伝子が育種へ導入される状況にはない。

そのため、今後は新たな抵抗性遺伝子の探索・導入とともに、既存遺伝子とのピラミディングによる相加効果、真性抵抗性と圃場抵抗性との組み合わせ等、様々な角度から抵抗性を評価し、育種へ導入していくことが重要である。また、圃場抵抗性についても、これまでに同定されたような高度な抵抗性を持つ遺伝子だけでなく、抵抗性レベルを緩やかに底上げするような複数の圃場抵抗性遺伝子へのアプローチが必要となる。

引用文献

- 1) 福岡修一ら (2010): 農林水産技術研究ジャーナル 33(3):7~9.
- 2) 松村正哉ら (2006): 九病虫研会報 51:38~40.
- 3) 鈴木 芳ら (1997): 植物防疫 51(8):451~454.
- 4) ZENBAYASHI-SAWATA, K et al. (2005): J. Gen. Plant Pathol. 71:395~401.