

イネ褐条病とその病原細菌

門 田 育 生

Ikuo KADOTA:

Studies of bacterial brown stripe of rice and its pathogen

北陸地域では、イネ褐条病に関する研究は機械移植のために普及した育苗箱に発生が認められた1980年代から開始された。当時本病に関する知見は皆無に等しかったことから、防除対策を確立するために発生生態や防除法に関する研究が中心となった。ここでは北陸病虫害研究会報に掲載された論文および筆者らが行った研究を中心にこれまでの研究の流れを整理してみたい。

1. 発生の経緯

後藤・大畑³⁾は、昭和31年(1956年)にイネの新しい細菌病として褐条病を報告した。これが本病を記載した最初の報告であるが、その後の報告⁴⁾には、本病の病徴とその病原細菌の同定について詳細に記述されており、同時に発見の経緯も冒頭に記載されている。それによると、1950年の初夏に(旧)東海近畿農業試験場の畑苗代で本病を発見し、1952年には岐阜県農業試験場の水苗代でも同様の発生を確認したとのことである。しかし、発見当時の苗代育苗法では苗に軽微な病徴を引き起こすにとどまり、激発して苗不足を起こした例は岐阜県下の数箇所だけに止まっていたようである。そのため、本病の発生生態や防除法に関する研究は行われることはなかったが、高温・多湿条件でイネを育苗する箱育苗法の普及に伴って、本病による被害が北陸地域を中心に多発し始めたことから、発生生態の解明による防除法の確立が緊急の課題となった。なお、著者は北陸農試において、育苗箱だけでなくもち病抵抗性検定用の畑苗代やシードリングケースに栽培されたイネにも本病が発生しているのを確認している。このことは、北陸地域のイネ栽培環境においても本病は発生可能であるが、箱育苗法という新たな技術の導入が本病の発生を助長したものと推測できる。

育苗箱における褐条病の発生は、1976年富永²⁾が新潟県北魚沼郡広神村のイネ育苗センターの稚苗で最初に確認した。1980年には新潟県においてその被害が約25,000箱にも達し、その後も北陸地域を中心に恒常的に多発している。北陸地域以外でも、1990年に北海道でカ

スガマイシン耐性の褐条病細菌によって被害が発生²⁾して以来、全国的に発生が確認されている。

2. 発生生態

1) 病徴

本病は通常は幼苗期だけに発生し、本田移植後に新たな病斑が形成されることはない。その典型的な病徴は、葉鞘から葉身にかけて形成される褐色の条斑である^{13,21)}。この病徴はまず鞘葉に暗緑色水浸状病斑として現れ、不完全葉、第1葉、第2葉の順に上位葉へと伸展するのが特徴である。育苗箱に発現する褐色条斑以外の病徴としては、葉鞘がわん曲したり、中胚軸が伸長して冠根が発達するが、この原因は病原細菌の生産するインドール-3-酢酸であることが明らかにされている¹⁹⁾。また、光学ならびに電子顕微鏡による観察から、病原細菌は宿主組織の通気腔とその周辺の細胞間隙で主に増殖して宿主組織を侵すために褐色条斑が現れる¹⁸⁾。褐色の条斑を含めたこれらの症状は育苗箱内に比較的均一に分散して発生し、坪枯れ状となることはほとんどない。

これらの病徴は品種が異なっても同じ症状を示すが、品種によって発病率や病斑の伸長程度に違いが認められる¹⁷⁾。しかし、北陸地域での主要品種であるコシヒカリが特に本病に感受性である結果は得られてないことから、本病が北陸地域に多発した要因に品種の変遷が関与する可能性は低いと考えられる。

本病の典型的な症状である褐色条斑は、一般的に不完全葉に最初に現れ、順次上位葉に進展する特徴がある。そこで、この条斑がどの葉位まで進展したかによって罹病苗を類別し、苗質や活着程度を調査したところ、上位まで条斑が進展した個体ほど草丈、葉令、生体重、乾物重、発根能力、活着率のいずれも低下した²⁾。また、これらを本田に移植するとイネの初期生育が抑制されるとともに、分けつ期の茎数の低下を引き起こし、ひいては収量にまで影響することが明らかにされている²⁾。

圃場における特殊な発生として、1986年新潟県下で幼穂形成期のイネが冠水した後に株腐症状が発生した¹⁴⁾。

罹病イネは新しく抽出する葉の多くが枯死したため、株全体の生育が停止し、出穂しても籾は奇形を呈して不稔となり、大幅な減収となった。これが褐条病が本田で発生した最初の報告である。

2) 種子伝染

出穂開花期に細菌懸濁液を接種すると保菌種子が生産される¹⁵⁾ことや、種子消毒すると発病が抑制されることから、イネ褐条病細菌は種子伝染することが明らかとなっている。種子での存在部位は明らかにされていないが、アルコールやアンチホルミンで種子表面を消毒するだけでは本病の発生を完全に押さえることはできないことから、内・外穎の内側や胚乳の外側に病原細菌が存在するものと考えられる。なお、北陸・東北および北海道の各道県から採集したイネ種子を育苗したところ、多くの標本で褐条病が発生し、病原細菌が分離された⁷⁾。よって、国内の種子の多くは本病原細菌に汚染されていると推測できる。

3) 病原細菌の伝染環

育苗箱内でイネ褐条病が発生する主な第一次伝染源は病原細菌を保菌した種籾である。種籾に保菌された病原細菌は浸漬液中の代謝産物を利用して増殖し、催芽籾を感染させるのに十分な濃度に達すると考えられる。なお、シャワー循環式催芽機（ハトムネ自動催芽器）は30～32℃に保った水槽に強制的に空気を循環させながら籾を催芽させるため、本細菌の増殖に最適な環境を与えることになる²⁵⁾。浸種・催芽過程で増殖した病原細菌は、催芽籾に付着した状態で育苗箱に分散され、32℃前後の温室に2～3日静置する出芽操作によりさらに増殖して出芽苗に侵入すると考えられる。なお、本細菌の育苗箱での伝播は発病苗の周辺にとどまり、汚染籾の混入程度と発病程度との間に密接な関係があることが明らかになっている⁷⁾。

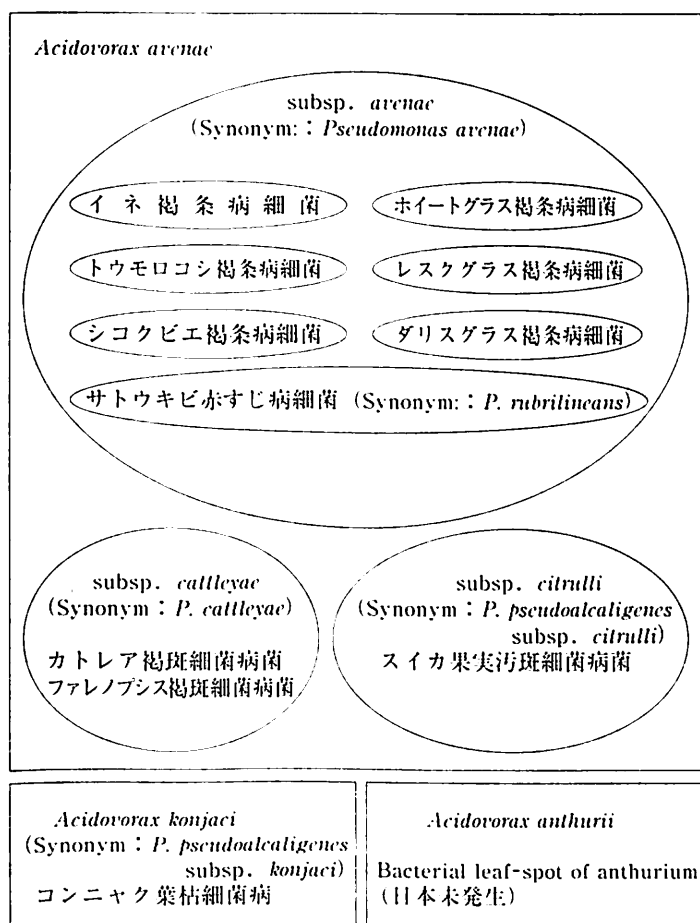
幼苗期に発病した苗の多くは枯死するが、一部は活着して生育する。これらのイネは、生長に伴って発病部位の下位葉が順次枯死するため、分けつ期以降は外観上健全となるが、出穂直前においても葉鞘から病原細菌が分離される場合がある⁸⁾。また、発病苗を移植した水田から採集した種子は発病苗率が高くなることを実験的に証明している⁹⁾。よって、発病苗に感染した病原細菌は水田に移植後のイネ体に病徴を引き起こすことなく生息し、これらの細菌が出穂開花期の穎花に進入して保菌種子になると考えられる。しかし、籾においては病徴が発現しないため、外見から保菌の有無を判断することはできない¹¹⁾。

3. 防除

イネ褐条病の主な第一次伝染源は汚染籾であることから、病原細菌に汚染されていない健全な種籾を用いることが最も重要である。ところが、汚染籾は病徴を伴うことなく、登熟程度にも顕著な差異は見出されないため、汚染籾と健全籾とを外観や塩水選に基づいて区別することはできない。また、健全イネを作付けした本田からの採種による汚染籾の混入の回避は、病原が北陸地域の広範囲に拡散している現状では必ずしも十分な防除対策とはならない。そのため、本病の防除対策としては主に薬剤による種子消毒が検討され、カスガマイシン剤やオキソリニック酸剤等が籾枯細菌病や苗立枯細菌病を含めた防除薬剤として使用されてきた。特に、本病の多発には循環式催芽器の使用が関与していることが明らかにされたことから、カスガマイシン剤をその循環水に添加することにより本病の発生が回避できる手法が開発された²¹⁾。ところが、1990年後半には両剤に対する耐性菌が増加し、これらの耐性菌による褐条病の防除試験では防除効果が低下するだけでなく、逆に発病が助長される場合も見られている。梅沢・守川²²⁾は富山県における育苗期の褐条病発生率の年次変動について、種子消毒剤の使用変遷から解析し、両薬剤の耐性菌の発生と本病の発生率の増加が密接に関連していることを考察している。さらに、北陸地域に遅れて本病の被害が顕在化した北海道でも、1990年の道内産イネ褐条病細菌の過半数がカスガマイシン剤に耐性を示すことを明らかにし、本剤だけに依存した防除は困難であると指摘している²⁰⁾。このように、薬剤だけに依存した防除方法では、その耐性菌の発現によって防除できなくなる場合も考えられる。このような事態を回避するためには、病原細菌が存在しても大きな被害につながらない育苗管理方法について今後研究を進める必要がある。

4. 病原細菌の学名と他作物に対する病原性

本病原細菌の学名の変遷についてはすでに記載があるので⁸⁾、詳細はそちらを参照してもらいたい。Pseudomonas 属の分類研究の進展により、イネ褐条病細菌の学名は *Pseudomonas avenae* から *Acidovorax avenae* subsp. *avenae*²³⁾と表記することが定着しつつある。*Acidovorax* 属の植物病原細菌は3種 (*A. avenae*, *A. konjacii*, *A. anthurii*) が知られており、*A. avenae* 内には3亜種 (subsp. *avenae*, subsp. *cattleyae*, subsp. *citrulli*) が設定されている (第1図)。ここでイネ褐条病細菌が属する *A. avenae* subsp. *avenae* には、イネ科植物を宿主とする複数の系統が存在する。これらの系統は寄生性が分化しており、例えばイネ褐条病細菌はイネだ

第1図 *Acidovorax*属植物病原細菌の分類

けに明瞭な病原性を示すが、トウモロコシやシコクビエには病原性がない。なお、アメリカではトウモロコシ褐条病の第一次伝染源として、圃場やその周辺に生育する雑草のタチスズメノヒエ (*Vaseygrass*; *Paspalum urvillei* Steud.) が知られているが²、イネ褐条病細菌の畦畔雑草などに対する病原性については未検討である。したがって、イネ褐条病細菌の宿主がイネだけであるとは断定できないので、畦畔雑草の伝染源としての役割については今後検討が必要である。

5. 宿主と病原細菌との相互作用

前述したように、イネ褐条病細菌（以後イネ菌と略す）はイネに対して特異的に病原性を示すことから、他のイネ科植物から分離される褐条病細菌（非イネ菌と略す）とは病原性において明らかに区別できる。そこで、イネ菌だけがイネからの認識を回避できる物質を生産していると仮定し、菌体成分 (Cell Extracts; CE) を対象にイネ菌だけに共通して存在する物質を検索した。その結果、血清学的手法により分子量約50,000のタンパク質がイネ菌特異的に識別できることを突き止めた¹¹。この物質は鞭毛を構成するタンパク質フラジェリンであり、イネ菌と非イネ菌とでは一部のアミノ酸配列と修飾され

た糖鎖に違いがある¹¹。さらに、非イネ菌のフラジェリンだけがイネの培養細胞に過敏細胞死を引き起こすことから、フラジェリンの違いが過敏細胞死に関与していると考えられる¹¹。

また、CEをシードリングケースに栽培したイネ葉鞘に前接種し、その6時間後にイネ菌を接種してその病斑の伸長を観察したところ、非イネ菌CEはイネ菌CEに比べて病斑の伸長を強く抑制することが明らかになった¹¹。この現象は、CE中にはイネに抵抗性を誘導する特性を持つ物質があり、イネ菌と非イネ菌との間にその物質の質的あるいは量的な違いがあることを示すものである。CE中にはフラジェリンが多く含まれていることから、前述した培養細胞系を用いた実験結果とも密接に呼応しているのは興味深い。

Hayashi, *et al.*⁶ は、動物細胞にある受容体 (Toll-like receptor 5) がフラジェリンを認識し、生体防御反応を誘導することを明らかにした。このような反応がイネでも発現していると仮定すると、イネ菌のフラジェリンは宿主のイネから認識されないために、宿主の防御機構をかいくぐって進入・増殖し、病原性を発現すると考えられ、これが宿主特異性を決定する重要な機構であると考えられる。しかし、非イネ菌をイネに前接種した後にイネ菌を接種すると、非イネ菌もイネ菌と同程度に増殖し病斑が形成される¹²。このことは、宿主が非イネ菌を認識した後もイネ菌は病原性を発現できることを示しており、上述の機構では宿主特異性を説明できない。したがって、褐条病細菌の病原性発現における宿主特異性は、宿主抵抗性の発現や宿主からの認識の回避ではなく、宿主の感受性を積極的に誘導する機構によって決定されているとも考えられる。いずれにしても、本細菌を含めた植物病原菌の宿主認識や病原性発現などのメカニズムについては未だ不明な点が多く、今後の研究課題としたい。

6. 終わりに

育苗箱に発生するイネ褐条病の研究が開始されてほぼ20年が経過した。その間、薬剤による種子消毒を始めとして、様々な防除対策が行われてきた結果、その発生は確実に減少してきている。しかしながら、不適切な防除対策は逆に病害の発生を増加させる要因にもなりうる。このことは、本病に限らず的確な病害防除対策を確立するには、対象病害の発生生態や病原菌の特性についての研究が欠かせないことを示している。今後、糞枯細菌病による苗腐敗症や苗立枯細菌病などを含めて研究を深化し、環境保全型農業の推進に対応した防除技術が確立されることを期待する。

引用文献

- 1) Che, F. S., Nakajima, Y., Tanaka, N., Iwano, M., Yoshida, T., Takayama, S., Kadota, I. and Isogai, A. (2000) Flagellin from incompatible strain of *Pseudomonas avenae* induces a resistance response in cultured rice cells. *J. Biol. Chem.* 275 : 32347 - 32356.
- 2) Gitaitis, R. D., Stall, R. E. and Strandberg, J. O. (1978) Dissemination and survival of *Pseudomonas alboprecipitans* ascertained by disease distribution. *Phytopathology* 68 : 227-231.
- 3) 後藤和夫・大畑貫一 (1956) 稲の新しい細菌病 (褐条病及び籾枯性細菌病). *日植病報* 21 : 46-47 (講要).
- 4) Goto, K. and Ohata, K. (1961) Bacterial stripe of rice. The College of Agriculture, National Taiwan University. Special Publications 10 : 49-59.
- 5) 原澤良栄・藤巻雄一・矢尾板恒雄 (1986) イネ褐条病の育苗箱内における伝染. *北陸病虫研報* 34 : 8-11.
- 6) Hayashi, F., et al. (2001) The innate immune response to bacterial flagellin is mediated by Toll-like receptor 5. *Nature* 410 : 1099-1103.
- 7) 門田育生 (1991) 北陸, 東北および北海道におけるイネ褐条病細菌の分布とその血清型. *北陸病虫研報* 39 : 7-10.
- 8) 門田育生 (1996) イネ褐条病の病原と発生生態に関する研究. *北陸農試報告* 38 : 113-171.
- 9) 門田育生・金 忠男 (1991) イネ褐条病の発生が苗質, 本田における生育および種子での保菌に及ぼす影響. *北陸病虫研報* 39 : 1-5.
- 10) Kadota, I., Mizuno, A. and Nishiyama, K. (1996) Detection of a protein specific to the strain of *Pseudomonas avenae* Manns 1909 pathogenic to rice. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn.* 62 : 425-428.
- 11) 門田育生・西山幸司 (1998) *Acidovorax* 属の生菌およびその菌体成分によるイネ褐条病の病斑形成の抑制. *日植病報* 64 : 494-500.
- 12) 門田育生・西山幸司 (2000) イネ褐条病細菌がイネ非親和性褐条病細菌および非植物病原細菌の増殖に与える影響. *日植病報* 66 : 187 (講要).
- 13) 門田育生・大内 昭 (1983) 幼苗期におけるイネ褐条病の病徴. *日植病報* 49 : 561-564.
- 14) 門田育生・大内 昭 (1987) イネ褐条病細菌による籾の病徴. *北陸病虫研報* 35 : 17-20.
- 15) 門田育生・大内 昭 (1987) 籾におけるイネ褐条病細菌の保菌と侵入時期. *北陸病虫研報* 35 : 21-23.
- 16) 門田育生・大内 昭 (1988) *Pseudomonas avenae* によるイネの株腐症状. *北陸病虫研報* 36 : 8-13.
- 17) 門田育生・大内 昭 (1989) イネ褐条病に対する品種抵抗性の検定方法. *北陸病虫研報* 37 : 8-11.
- 18) 松田 泉・佐藤善司 (1983) イネ褐条病菌による育苗箱における幼苗腰曲り症. 第3報 イネ幼苗組織内における病原細菌の動態. *農技研報* C38 : 169-180.
- 19) 佐藤善司・白田 昭・松田 泉 (1983) イネ幼苗の腰曲り症を誘起するイネ褐条病菌 *Pseudomonas avenae* の生産する毒性物質について. *日植病報* 49 : 408 (講要).
- 20) 竹内 徹・田村 修 (1991) カスガマイシン耐性イネ褐条病菌の出現. *日植病報* 57 : 117 (講要).
- 21) 富永時任・木村佳世・郷 直俊 (1983) 育苗箱におけるイネ褐条病の発生について. *日植病報* 49 : 463-466.
- 22) 梅沢順子・守川俊幸 (2000) 富山県における育苗期のイネ褐条病の発生変動要因の解析. *北陸病虫研報* 48 : 15-18.
- 23) Willems, A., Goor, M., Thielemans, S., Gillis, M., Kersters, K. and De Ley, J. (1992). Transfer of several phytopathogenic *Pseudomonas* species to *Acidovorax* as *Acidovorax avenae* subsp. *avenae* subsp. nov., comb. nov., *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*, *Acidovorax avenae* subsp. *cattleyae*, and *Acidovorax konjaci*. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 42 : 107-119.
- 24) 矢尾板恒雄・藤巻雄一・阿部徳太郎・辻本 幸 (1984) ハトムネ自動催芽機へのカスガマイシン剤加用によるイネ褐条病の防除. *北陸病虫研報* 32 : 86-90.
- 25) 矢尾板恒雄・原澤良栄・藤巻雄一・富永時任 (1988) 水稲の箱育苗に発生するイネ褐条病の防除. *新潟農試研報* 36 : 35-44.