

マルチラインで葉いもち病斑の垂直分布割合が上位葉で低くなる要因

石川 浩司*・堀 武志・黒田 智久**・佐々木 行雄

Kouji ISHIKAWA, Takeshi HORI, Tomohisa KURODA, Yukio SASAKI:

Factors reducing rice leaf blast lesions on upper rice leaves in fields undergoing blast-resistant multiline cultivation

マルチラインでは親和性品種の単植栽培に比べ、群落上層に発生する病斑の割合が低くなる。病斑の高さは発病葉位に置き換えることができることから、この現象が生じる要因を、生育中の下位葉の病斑が伝染源となり上位葉に感染する簡易な発病進展モデルを作成し、葉位別病斑数で解析した。モデルで、親和性：非親和性=1:0, 1:1, 1:3の条件を設け、各区の1病斑あたりの病斑増加量は親和性品種の混植割合に比例するとして演算すると、葉位別病斑数の分布割合は親和性：非親和性=1:0では上位葉で高く、1:3では下位葉で高くなった。1:1では1:0に比べ、病斑数の分布割合が下位葉で高くなった。モデルに組み込んだ発病抑制効果は希釈の効果のみであり、マルチラインでは希釈の効果によって親和性品種の単植栽培に比べ、群落上層に存在する病斑の割合が低くなることが示された。

Key words: 葉いもち病斑, いもち病, マルチライン, 垂直分布, シミュレーション

Leaf Blast Lesions, *Pyricularia oryzae* Cavara, Multiline, Vertical Distribution, Simulation

緒言

新潟県では2005年にいもち病の防除対策としてコシヒカリマルチライン「コシヒカリ新潟BL」(石崎, 2010)を約9.4万haに導入した。

マルチラインはイネの最重要病害の1つであるいもち病(病原: *Pyricularia oryzae* Cavara)の発病をイネの持つ真性抵抗性を利用して抑制する方法である。

マルチラインの継続的な利用においては、慣行の薬剤防除体系並の発病抑制効果が期待できるよう、非親和性品種の混合割合を70~80%以上に維持する必要がある、また、作付け品種の変更に伴い変化するレース頻度(本田ら, 1998; 岩野・山田, 1983; 矢尾板ら, 1977)を予測することが重要となる。

マルチラインの発病抑制効果として、親和性品種の減少に伴う感染機会の減少(希釈の効果)の影響が最も大きい(小泉, 1983)。非親和性菌の感染行動によって誘導されるイネの抵抗性も発病抑制要因の1つと考えられ

ていたが、非親和性菌の侵入部位周辺に限られることから(大畑・高坂, 1967)、影響は小さいと考えられている。この他に、マルチラインでは、分布する病斑の高さを調べると、親和性品種の単植栽培(以下、単植栽培)に比べ、群落上層に存在する病斑の割合が低くなることが報告されている(芦澤ら, 2000; 堀ら, 2003)。この現象について、マルチラインによって病勢進展が抑制される以外に、垂直進展を抑制する別の要因が関与している可能性があるが、その要因は不明である(芦澤, 2007)。

マルチラインによる発病抑制効果は、単植栽培に対する病斑の数で評価されている。一方、いもち病菌のレース頻度は、レース別の菌株の割合で評価されている。両者は同一の現象であるマルチライン群落内のいもち病菌の動態の結果を、異なる方法で評価しているだけであり、密接な関連がある。このため、マルチラインに未知の発病抑制効果があり、いもち病菌の動態に影響していれば、レース頻度の変化にも影響すると考えられる。

新潟県農業総合研究所作物研究センター Niigata Agricultural Research Institute, Crop Research Center, 857 Nagakura-cho, Nagaoka, Niigata 940-0826

*現在: 新潟県病害虫防除所 Present address: Niigata Prefectural Plant Protection Office, 857 Nagakura-cho, Nagaoka, Niigata 940-0826

**現在: 新潟県農業総合研究所園芸研究センター Present address: Niigata Agricultural Research Institute, Horticultural Research Center, 177 Mano, Seiro, Kitakanbara, Niigata 957-0111

E-Mail: ishikawa.koji2@pref.niigata.lg.jp

マルチラインにおけるイネいもち病の病勢進展をシミュレーションするモデルにBLASTMULがある(芦澤, 2007)。複数のイネ品種とレースの存在下で、実際の気象条件を与え、それぞれの品種の発病進展をBLASTMULによりシミュレーションできる。しかし、BLASTMULでは演算の都度、異なる気象データを読み込ませ、結果を出力する必要がある。したがって、多数の異なる発病進展条件での解析を行い、そこで得られた結果を一般化させようとする今回の解析には適していない。そこで、単植栽培とマルチラインにおける葉いもちの簡易な発病進展モデルを作成した。モデルは演算により葉位別の病斑数を算出するが、病斑の垂直分布は病斑の高さで報告されている。そこで、病斑の高さと発病葉位を調査し、病斑の高さを発病葉位に置き換えられるか検討した。作成したモデルを用い、親和性品種の混植割合が異なる場合の発病推移と病斑の垂直分布について、両者間の違いを検討した。

材料および方法

1. 病斑の高さと発病葉位

2002年8月5日(出穂期4日前)に、新潟県小千谷市真人の現地試験圃場の自然発病したコシヒカリの単植栽培において、病斑の地表面からの高さや病斑の存在する葉位を、9株に存在する全ての病斑、388病斑について調査した。

2. 葉いもちの発病進展モデル

マルチラインにおける葉いもちの発病進展を単純化したモデルを作成した。

イネの葉身は抽出直後が最も感受性が高く、その後急速に抵抗力が増していく(吉野, 1979)。このため、いもち病の感染は感染時の最上位展開葉と抽出中の葉に多くなる(加藤, 1987)。そこで、モデルでは最上位展開葉のみで病斑が生じると設定し、 n 葉の病斑数 L_n は次式で求める。

$$L_n = L_{n-1} \times C \times S_n \times I_n \times M$$

ここで、 n 葉は最上位展開葉、 L_{n-1} は $n-1$ 葉の病斑数、 C は親和性品種の混植割合、 S_n は n 葉の葉位別感受性指数、 I_n は n 葉への感染時の侵入率比、 M は単植栽培における1世代あたりの病斑増加倍数である。

3. モデルによる演算

親和性品種と非親和性品種の混植比が1:0, 1:1, 1:3の場合について、新潟県の全般発生開始期である6月中旬(原澤ら, 2000)の発病葉位に相当する第7葉の病斑を初期伝染源として、コシヒカリの止葉である第13葉の病斑数まで演算を行った。

マルチラインでは、同じ量のいもち病菌胞子が群落内のイネに付着した場合、感染・発病する病斑の数は、親和性品種の混植割合に比例すると考えられる。このため、初期伝染源量 L_7 を1:0, 1:1, 1:3における親和性品種の混植割合に応じて、それぞれ1, 0.5, 0.25とした。第8~13葉の葉位別感受性指数 $S_8 \sim S_{13}$ をそれぞれ、1, 0.357, 0.064, 0.031, 0.009, 0.009とした(石川, 2021)。侵入率比 I_n は演算ごとに病勢進展の異なる条件を与えるため、0~1の乱数とした。1世代あたりの病斑増加倍数 M は、イネの感受性の高い時期の発病事例などから30とした(小林, 1984)。

1回の演算は第7葉の病斑を初期伝染源として第8~13葉までの病斑数を算出した。演算は、初期伝染源量 L_7 を固定値とし、第8~13葉の感染時の侵入率比 $I_8 \sim I_{13}$ を演算毎に0~1の乱数として葉位別に設定した病勢進展の異なる条件で1000回行った。混植割合の異なる3区の演算は、演算の試行毎に同一の侵入率比 I_n を用いて行った。演算された葉位別の病斑数から各葉位における病斑の割合を算出し、異なる混植割合の結果を比較した。

結 果

1. 病斑の高さと発病葉位

第1図に発病葉位と病斑の地表面からの高さの関係を示した。発病葉位と病斑の地表面からの高さには関連が認められ、上位葉に発病した病斑ほど高い位置に存在していた。

2. モデルによる演算結果

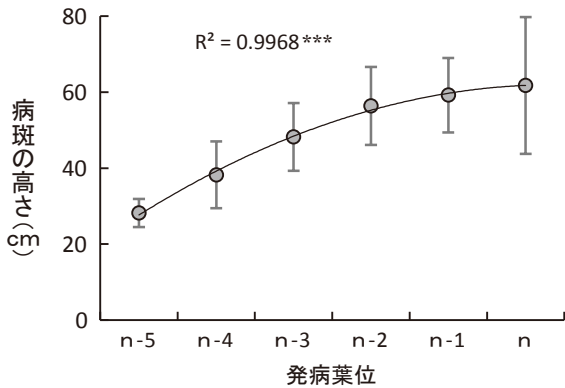
第2図に発病推移に相当する葉位毎の累計病斑数を示した。第13葉までの累計病斑数は、1:0では208.7, 1:1では20.0, 1:3では2.8であった。

第3図に葉位別の病斑数割合を示した。1000回の演算の平均では、伝染源の次の世代である第8葉では1:0の葉位別の病斑数割合が1:1, 1:3より低かった。第9葉では1:0の葉位別の病斑数割合は1:1より低かつ

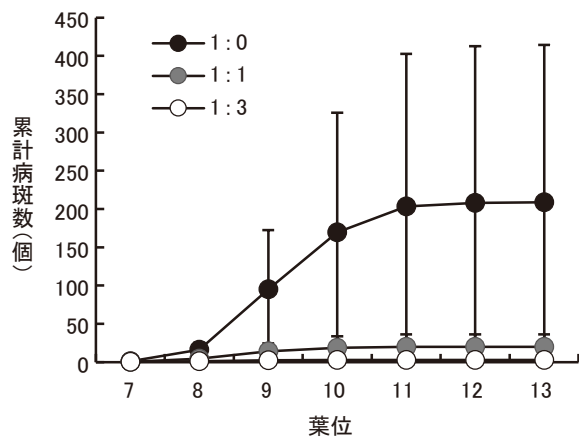
たが、1:3より高かった。第10葉以降は1:0の葉位別の病斑数割合が最も高くなり、葉位別の病斑数割合に親和性品種の混植割合による違いが認められた。

各混植割合における葉位別の病斑数割合を演算毎に比較し、病斑数割合の高い事例数をカウントし、発生割合を算出した結果を第1表に示した。1:0で葉位別の病斑数割合が1:1, 1:3より高い事例は、第8葉でそれぞれ1.7, 3.0%と低く、第9葉では29.2, 52.5%と第8葉より高くなり、第10葉以降では100%であった。

n葉の葉位別の病斑数割合がn-1葉より低い事例の割合を第2表に示した。第8葉, 第9葉での割合は、



第1図 病斑の高さと発病葉位
 a) nは最上位展開葉。
 b) エラーバーは標準偏差。
 c) ***は0.1%水準で有意なことを示す。



第2図 各葉位までの累計病斑数
 a) 各葉位の病斑数を累計した。
 b) 1:0, 1:1, 1:3は、親和性品種:非親和性品種の混植比を示す。
 c) 病勢進展経過の異なる1000回の演算結果の平均値。
 d) エラーバーは標準偏差。

1:3, 1:1, 1:0の順に高く、第10葉の1:3, 1:1では100%であったが1:0では53.1%で、第11葉以降はすべての親和性品種の混合割合で100%となった。

第1表 2つの区を比較し葉位別病斑数割合が高い事例の発生割合

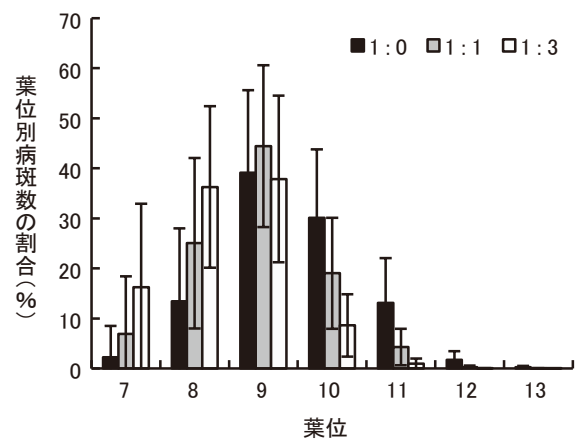
区分	発生割合 (%)						
	第7葉	第8葉	第9葉	第10葉	第11葉	第12葉	第13葉
1:0>1:1	0	1.7	29.2	100	100	100	100
1:0>1:3	0	3.0	52.5	100	100	100	100
1:1>1:3	0	7.6	81.0	100	100	100	100

- a) 病勢進展経過の異なる1000回の演算について、2つの区の葉位別病斑数割合を葉位別に比較し、病斑数割合の高い事例数をカウントし、発生割合を算出した。
- b) 1:0, 1:1, 1:3は、親和性品種:非親和性品種の混植比を示す。
- c) 1:0>1:1は、1:0の葉位別病斑数割合が1:1より高いことを示す。

第2表 下位葉より葉位別病斑数割合の低い事例の発生割合

区分	発生割合 (%)					
	第8葉	第9葉	第10葉	第11葉	第12葉	第13葉
1:0	3.0	10.4	53.1	100	100	100
1:1	6.4	20.3	100	100	100	100
1:3	13.0	38.2	100	100	100	100

- a) 病勢進展経過の異なる1000回の演算について、それぞれの演算結果の葉位別病斑数割合を下位葉と比較し、病斑数割合が低い事例数をカウントし、発生割合を算出した。
- b) 1:0, 1:1, 1:3は、親和性品種:非親和性品種の混植比を示す。



第3図 葉位別病斑数の割合
 a) 7葉から13葉までの総病斑数に対する、各葉位の病斑数の割合を求めた。
 b) 1:0, 1:1, 1:3は、親和性品種:非親和性品種の混植比を示す。
 c) 病勢進展経過の異なる1000回の演算結果の平均値。
 d) エラーバーは標準偏差。

考 察

圃場における調査で、上位葉に存在する病斑ほど地表面から高い位置に存在し、いもち病の病斑の高さと発病葉位には関連が認められた。n葉～n-2葉では、発病葉位による病斑の高さの差が小さかったが、出葉転換後の葉は上位葉になるほど葉身長が短くなるためと考えられた。このため、病斑の高さを発病葉位に置き換えることが可能と判断し、解析は発病葉位で行った。

モデルによる演算の結果、葉位別の病斑数割合の平均値や葉位間の病斑数割合の比較から、1:0では第9葉と第10葉に病斑分布のピークが、1:1、1:3では第9葉に病斑分布のピークが認められ、第10葉以上の葉位別病斑数割合は、1000回の演算全てで1:0が1:1、1:3より高かった。このように、親和性品種の混植割合が低いほど上位葉に分布する病斑の割合が少なくなっており、マルチラインにおいて、イネ群落の下層に存在する病斑の割合が高くなる現象がモデルで再現された。作成したモデルで設定したマルチラインの発病抑制効果は、希釈の効果（親和性品種の減少に伴う感染機会の減少）のみである。モデルにより希釈の効果のみで、病斑の垂直分布が再現されたことや、同様に希釈の効果のみを想定したレース頻度の予測モデル（Kiyosawa and Yabuki, 1976）が、マルチラインの葉いもちにおけるレース頻度に適合している（石川ら, 2021）ことから、マルチラインに病斑の垂直進展を抑制する別の要因（芦澤, 2007）が存在する可能性は低いと考えられる。いもち病は増殖力の高い複伝染環病害であり、2次感染、3次感染と世代が進むに従って、病斑数は指数関数的に増加する。一方、理論的には、例えば親和性：非親和性=1:3のマルチラインでは、発病は進展するものの、希釈の効果により世代が進むに従って世代別の病斑数は単植栽培の1/4、1/16、1/64となる。このように両者の病斑数の差が指数関数的に開いていく発病進展の違いが、病斑数の葉位別分布割合の違いとなって現れたと推定される。

モデルの演算結果で、第13葉までの累積病斑数を用いた算出した発病抑制効果は1:1で1:0の1/10.5倍、1:3で1:0の1/75.6倍であった。モデルと同じ混植割合で行った圃場試験の発病抑制効果は、1:1で1:0の1/4.3倍、1:3で1:0の1/13.4倍（石川, 2004）と両者には2.4~5.6倍の違いがあった。マルチラインの理論的な発病抑制程度は、1:1では第1世代病斑1/2、第2世代病

斑1/4、第3世代病斑1/8倍であり、1:3では同様にそれぞれ1/4、1/16、1/64倍である。モデルの演算結果と圃場試験の発病抑制程度はこれに比べ低くなっている。理論的な発病抑制効果は、世代ごとに算出し、世代間の増加量の差を考慮していない。これに対し、圃場試験やモデルでは、前の世代の病斑数も含め株全体の病斑数で評価をおこなっている。また、葉齢の進展に伴う感受性低下の影響で世代が進むに従い病斑数の増加程度が低くなり、最終世代病斑の株全体の病斑に対する割合が低くなる。このため、両者の発病抑制効果の程度が異なると考えられる。コシヒカリの止葉である第13葉までの累積病斑数の変動係数は、単植栽培である1:0では0.986、マルチラインの1:1、1:3では0.820、0.661であり、マルチラインで単植栽培より変動係数が小さくなっており、異なる発病進展の条件においてもマルチラインの発病抑制効果が安定していることを示唆している。

作成したモデルはマルチラインにおけるいもち病の発病進展を単純化し、表計算ソフトで演算できる。このモデルでは、抽出中の葉や完全展開後の下位葉の感染や、古い病斑の伝染源としての働きは無視しているが、マルチラインの発病抑制効果を簡易に評価できる可能性がある。

引用文献

- 芦澤武人・善林 薫・藤 晋一・小泉信三（2000）抵抗性ササニシキ同質遺伝子系統の混植がイネ群落内における葉いもち病斑の分布と穂いもちの発病に及ぼす影響。日植病報66(2)：109(講要)。
- 芦澤武人（2007）マルチラインにおけるイネいもち病の発病抑制機構とシミュレーションモデルによるその解析。東北農研研報108：1-46。
- 原澤良栄・堀 武志・小淵慶司・藤巻雄一（2000）新潟県における葉いもち全般発生開始期の発生実態。北陸病虫研報48：1-8。
- 本田浩史・本間 隆・佐藤智浩・内藤秀樹（1998）山形県におけるイネいもち病菌レースの近年の分布推移。北日本病虫研報49：5-7。
- 堀 武志・石川浩司・佐々木行雄・芦澤武人（2003）コシヒカリとその抵抗性同質遺伝子系統の混植栽培での穂いもち発病抑制に関与する要因。日植病報69(3)：268(講要)。
- 石川浩司（2004）新潟県におけるイネいもち病防除対策

- としてのマルチラインの利用. 農業技術59: 72-76.
- 石川浩司・黒田智久・佐藤秀明 (2021) 葉位別感受性指数によるイネ品種の葉いもちほ場抵抗性の評価. 北陸病虫研報70: 33-39.
- 石川浩司・堀 武志・黒田智久 (2021) レース頻度変化の理論モデルのコシヒカリマルチライン葉いもちへの適合性の検証. 日植病報87(4): 222-230.
- 石崎和彦 (2010) 新潟県における「コシヒカリ新潟BLシリーズ」の開発と普及. 育種学研究12(4): 160-164.
- 岩野正敬・山田昌雄 (1983) イネいもち病菌レースの分布とその変動要因に関する研究. 北陸農試報25: 1-64.
- 加藤 肇 (1987) 5. 3. 疫学. 稲いもち病 (山中達・山口富夫編), 123-155, 養賢堂, 東京.
- Kiyosawa, S., Yabuki, S. (1976) Modeling on the race frequency change in a host pathogen system with genes for resistance and avirulence. J. Breed. 26: 237-246.
- 小林次郎 (1984) 発生初期における葉いもちの疫学的研究. 秋田農試研報26: 1-84.
- 小泉信三 (1983) イネいもち病菌のレース対策としての多系品種利用の可能性と問題点 (2). 植物防疫37: 548-551.
- 大畑貫一・高坂淖爾 (1967) いもち病病斑形成に対するrace間の局所的干渉作用と病斑部にみられる蛍光性物質について. 農技研報C21: 111-132.
- 矢尾板恒雄・岩田和夫・山田昌雄・岩野正敬 (1977) 新潟県におけるイネいもち病菌レースの年次変化について. 新潟農試研報26: 53-61.
- 吉野嶺一 (1979) いもち病菌の侵入に関する生態学的研究. 北陸農試報22: 163-221.

(2021年9月15日受理)
