

イネいもち病菌の株内感染

石川 浩 司*・黒田 智 久**

Kouji ISHIKAWA, Tomohisa KURODA :

Rice blast fungal infections of individual rice plants within rice plant hill

種子混合されたマルチラインにおけるいもち病菌の動態を明らかとするため、発病株の株内感染において、次の世代の病斑分布に株を構成する個体間で偏りがあるか調査した。1株4本植の1個体にパンチ接種で1病斑を形成させ、ほ場に設置し自然感染により新たに生じた病斑の数を個体別に調査した。各個体の病斑数は、伝染源となる病斑を有する個体で他の個体より病斑数が多い場合が44.1%あったが、それ以外では他の個体で病斑数が多かった。株内の病斑数には偏りが認められ、伝染源となった病斑と各個体との間の距離が影響していると推定された。空間構造を考慮したモデルでマルチラインにおける動態を解析するには、発病した株内の個体間における感染の偏りを考慮する必要があると考えられた。

キーワード：イネいもち病，株内感染

Key words : Rice Blast, autoinfection, alloinfection, *Pyricularia oryzae* Cavara

緒 言

イネいもち病（病原*Pyricularia oryzae* Cavara）はイネの重要病害であり、その防除には多くの薬剤が使用されてきた。マルチラインはイネの持つ病害抵抗性を利用したいもち病防除法として期待され、1995年に宮城県で「ササニシキBL」（佐々木ほか、2002）、2003年に富山県で「コシヒカリ富山BL」（小島ほか、2004）、2005年に新潟県で「コシヒカリ新潟BL」（石崎、2010）が導入された。

マルチラインの発病抑制効果は、圃場試験（小泉・藤、1994；進藤・細野、1989）の他、モデルを用いた解析も行われている（芦澤、2007；石川ら、2010；Kampmeijer and Zadoks, 1977；Mundt et al., 1986）。いもち病菌など空気伝染性の病害には伝染勾配があるため（石川ら、2008；小林、1984；鈴木、1969）、発病抑制効果の解析にはEPIMUL（Kampmeijer and Zadoks, 1977）のよう

な空間構造を考慮したモデルが適していると考えられる。新潟県で導入されたコシヒカリマルチラインは種子混合され栽培されており、1つの株が複数の個体で構成されている。株を構成する個体の品種は混植された品種の混合割合に応じて確率的に決定される。このため、マルチラインの群落に存在する1つの病斑と、同一株内や株外も含めた品種別の個体との距離は、多数の事例を平均すれば等しいと考えられる。しかし、病斑が存在する個体は、病斑のレースと親和性の組み合わせであり、感染が多くなると推定される伝染源からの距離0の位置に必ず存在するため、その存在は特別な意味を持っている可能性が高い。このように種子混合されたマルチラインの発病抑制効果の解析を、空間構造を考慮したモデルで行うには、伝染源を有する個体と株内の他個体との間に発病の偏りがあるか、あるとすればどの程度の偏りかを明らかにする必要がある。

Koizumi and Kato (1990) は株内の病斑分布を調査し、

病斑分布の中心は株の中心軸ではなく、中心軸より離れた位置にあると報告しているが、株を構成する個体別の調査はしておらず、個体間における感染の偏りに関する情報は無い。また、BLASTMUL (芦澤, 2007) では、自己感染率比 (自己感染率 (伝染源個体から自己感染する割合) / 他己感染率 (伝染源個体から別の個体に感染する割合)) をパラメータとして使用している。しかし、この自己感染率比は、マルチラインにおける発病抑制効果の理論値と圃場試験の実測値の差が自己感染率比によるものであると仮定して算出しており、実験などで測定された値ではない。

そこで、株内の病斑を伝染源とした次世代の病斑が、株内の各個体でどのように分布するかを解析した。

材料および方法

1. 株内に存在する病斑からの感染

新潟県長岡市長倉町の新潟県農業総合研究所作物研究センター内の試験圃場において2012年と2013年に実施した。

品種「コシヒカリ」を用い、2012年4月18日、2013年4月18日に株まきポット (60×30cm, 17穴/列×34列) に1穴4粒ずつ播種した。2012年5月17日、2013年5月17日に4個体の配置がほぼ正方形となっている苗を選び、ポリポット (上部の直径9cm, 底面の直径6.5cm, 高さ8cm) の中央に1株4本植で移植した。移植時に株を構成する各個体を色の異なる4色のビニールタイでマーキングし、移植後に発生する分けつを含め個体を識別し、各個体の位置関係を把握できるようにした。その後は野外の水槽 (ダイライト社製角形容器RL-500L, 内寸1700×780×384mm) で栽培した。育苗には市販の粒状培土にピートモスを容積比で4:1に混合し、N, P₂O₅, K₂Oをそれぞれ成分量で1ポットあたり0.10, 0.14, 0.12gとなるよう加えた。6月中旬に水に溶解した硫酸アンモニウムを、窒素成分量で1ポットあたり0.3g施用した。いもち病菌レース001.0の菌株を1個体の最上位展開葉に1カ所パンチ接種し (三沢, 1959), 病斑が形成されたポットのイネを2012年6月29日、2013年6月17日、6月25日に、圃場での自然結露条件で感染させるため品種「わたぼうし」を栽培している圃場のイネ条間に設置した。「わたぼうし」は真性抵抗性*Pii*, *Pik*を保有しているため、伝染源としたレース001.0では発病しない。設置の約7~10日後に回収し、調査まで温室内で管理した。

試験にはそれぞれ22, 24, 22ポットを供試した。

新たに生じた病斑の数を回収当日~回収3日後に個体別に調査した。また、株内の病斑数が多い順に、個体に順位を付け (以下、順位), 順位別に発生割合および病斑数を算出した。さらに、順位が1番目の個体とその他の順位の個体との間の距離を、順位が1番目の個体を伝染源からの距離0cmの株として、順位別の各個体の病斑数を第1図の病斑の密度勾配 (石川ら, 2008) にあてはめ推定した。

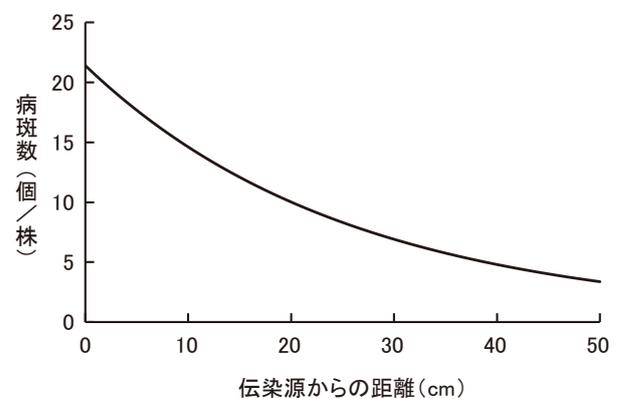
2. 株内における1個体の葉身の水平分布

新潟県農業総合研究所作物研究センター内の試験圃場において、品種「こしいぶき」、品種名不明の葉色が紫色のイネ (以下紫イネ) を供試した。2021年5月13日に1株4本植えとし、紫イネ1本と「こしいぶき」3本の株、紫イネ3本と「こしいぶき」1本の株を各5株移植した。

6月21日に、画像を撮影し1株の中で1個体の葉身が水平方向にどのように分布しているか観察した。

3. 統計解析

統計解析ソフトはEZR Version 1.54を用い、 $p < 0.05$ を統計的有意差ありとして判定した。株内個体別の個体発生割合について、bonferroni法で p 値を調整し、Fisherの正確検定による多重比較を行った。



第1図 病斑の密度勾配

- a) 伝染源の株で、21.4個の新病斑が形成される場合。
b) 石川 (2008) を用い推定した。

結 果

1. 株内に存在する病斑からの感染

株あたりの病斑数は、最小で2個、最大で172個と株により病斑数は異なり、平均値は48.7個（標準偏差40.1）であった。3回の試験とも、同一株内の個体間で病斑数に大きな差がある場合が多かった。また、病斑が最も多くなった個体は株によって異なり、伝染源となる病斑を有する個体（以下、伝染源個体）で他の個体より病斑数が多い場合と、他の個体で病斑数が多い場合が確認された。

2カ年に行った3回の試験について、個体の病斑数を目的変数、個体および試験を説明変数として分散分析を行った結果、個体間に有意な差が認められたが（ $F(3, 260) = 2.889, p = 0.036$ ）、試験間には有意な差は認められなかった（ $F(2, 260) = 0.628, p = 0.534$ ）。このため、3回の試験を1つの試験として以下の解析を行った。

個体別の病斑数を第2図に示した。病斑数は伝染源個体で他の個体より多く、伝染源個体と対角の位置関係

（以下、対角）にある個体の病斑数に有意な差が認められた（Tukey法, $p < 0.05$ ）。

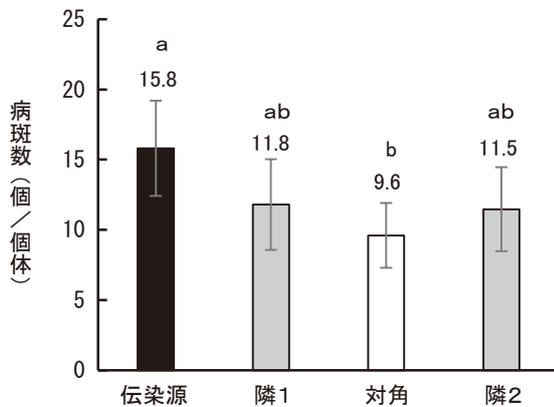
第1表に、順位別に発生割合を示した。伝染源のある個体は順位が1番目となる割合が他の個体に比べ高かった。各順位の発生割合は、伝染源個体と対角、隣2との間に有意な差が認められたが、伝染源個体以外の3個体間では有意な差は認められなかった（bonferroni法で p 値を調整したFisherの正確検定による多重比較, $p < 0.05$ ）。伝染源個体の順位別病斑数を第3図に示した。1番目の個体の株あたり病斑数は20.7個、2番目の病斑数は14.4個、3番目の病斑数は10.3個、4番目の病斑数は6.4個であった。

伝染源個体を含む全個体で算出した順位別病斑数を第2表に示した。順位が1番目の個体とその他の3個体、2番目の個体と4番目の個体の病斑数の間に有意な差が認められた（Tukey法, $p < 0.05$ ）。順位が1番目の個体を基準とした2番目の個体の位置は、隣が77.4%、対角が22.6%であった。同様に、3番目の個体の位置は隣が70.3%、対角が29.7%、4番目の個体の位置は隣が52.7%、対角が47.3%であった。個体間の距離は、第1

第1表 株内順位別の個体発生割合 (単位%)

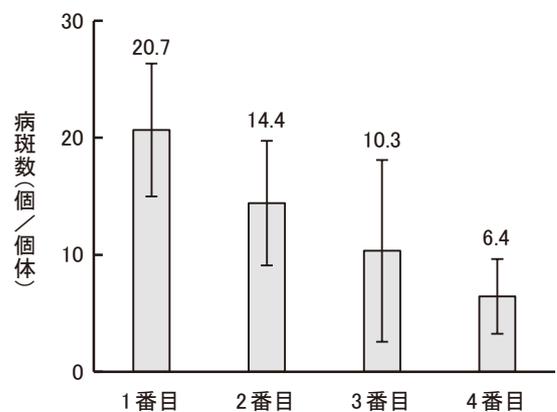
	1番目	2番目	3番目	4番目	Fisherの正確検定 ^{a)}
伝染源	44.1	32.4	13.2	10.3	a
隣1	27.9	25.0	23.5	23.5	ab
対角	17.6	30.9	19.1	32.4	b
隣2	19.1	22.1	36.8	22.1	b

a) bonferroni法で p 値を調整してFisherの正確検定により多重比較を行い、同一英小文字を付した数値の間に統計的な有意差（ $p < 0.05$ ）はないことを示す。



第2図 各個体の病斑数

a) 同一英小文字を付した数値の間に、統計的な有意差（Tukey法, $p < 0.05$ ）はない。
b) エラーバーは95%信頼区間。



第3図 伝染源個体の順位別病斑数

a) エラーバーは95%信頼区間。

図の病斑の密度勾配により、順位が1番目と2番目の間の距離は13cm, 同様に1番目と3番目は24cm, 1番目と4番目は41cmと推定された。

2. 株内における1個体の葉身の水平分布

2品種の生育量はやや異なり、紫イネは「こしいぶき」より、分けつの発生などの生育が旺盛な傾向が認められた。

紫イネ3本と「こしいぶき」1本の株では、「こしいぶき」の生育が紫イネより劣り、「こしいぶき」の葉身は株内の一部分に局在していた(データ省略)。紫イネ1本と「こしいぶき」3本の株では、紫イネ1個体の生育量は株によって異なり、生育量の大きい個体の葉身は株内の広い範囲に分布し(第4図A), それより生育量の小さい個体の葉身は部分的に存在していた(第4図B, C)。また、生育量が同程度の場合でも、葉身が株の片側に局在する場合(第4図B)と、株の何方所かに分布する場合(第4図C)が認められた。このように、1個体の葉身の株内の水平分布の状況は、株によって異なった。

考 察

発病株における次の世代の病斑分布に、同一株内の株を構成する各個体で偏りが認められ、個体別の病斑数の平均値は、伝染源個体が最も多かった。しかし、伝染源個体の病斑数が株内で最も多くなるのは全体の44.1%であり、2番目となる場合が32.4%, 3番目が13.2%, 伝染源個体の病斑数が株内で最も少ない場合も10.3%認められた。この伝染源個体における順位別発生割合は、モデルで解析を行う際の発生確率、伝染源個体の順位別病斑数は病斑数の期待値のパラメータ作成に利用できると思われる。

伝染源個体以外も含めた順位別の個体の病斑数に有意な差があり、病斑数は株内の個体間で偏りが認められた。順位が1番目の個体と2~4番目の個体の位置関係をみると、順位が2, 3番目の個体は1番目の隣となった個体の割合が対角の個体より高く、4番目の個体は1番目の隣と対角の個体がほぼ同程度の割合であった。これらのことから、株内の個体間における病斑数の偏りは、個体間の位置関係に影響を受けていると推定される。

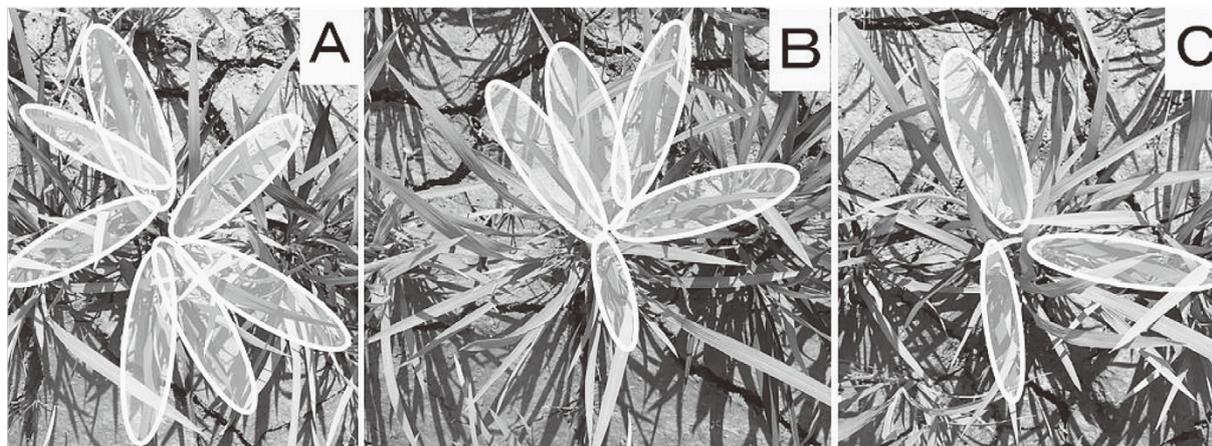
第2表 順位が1番目の個体と他の個体の位置関係と病斑数・個体の割合、個体間の推定距離

順位	病斑数(個/個体) ^{a)} (95%信頼区間)	個体の割合(%) ^{b)}		伝染源からの 推定距離(cm) ^{c)}
		隣	対角	
1番目	21.4 (3.83) a	—	—	0
2番目	13.2 (2.87) b	77.4 (65.0 - 87.1)	22.6 (12.9 - 35.0)	13
3番目	8.7 (1.88) bc	70.3 (58.5 - 80.3)	29.7 (19.7 - 41.5)	24
4番目	5.3 (1.63) c	52.7 (40.7 - 64.4)	47.3 (35.6 - 59.3)	38

a) 1株の平均病斑数は48.7(標準偏差40.1)個/株。同一英小文字を付した数値の間に統計的な有意差はない(Tukey法, $p>0.05$)。

b) 株内で1番目が複数個体ある場合は、2つの異なる事例として扱った。()内は95%信頼区間。

c) 第1図の伝染勾配を用い推定した。



第4図 株内における1個体の葉身の分布(6月21日)

a) こしいぶき3本, 紫イネ1本の株, 楕円の網掛けが紫イネの葉身が分布している所。

葉いもちでは新しい病斑は伝染源となった病斑の近くに株に集中的に分布し、伝染源から離れるほど病斑密度が低下する伝染勾配がある（小林, 1984; 鈴木, 1969; 石川, 2008）。病斑が形成された葉は、その病斑に最も近くに存在する葉であるが、イネの葉は抽出直後の感受性が高く、時間の経過とともに感受性は低下するため（吉野, 1979）、形成された病斑が次の伝染源となる頃には感受性が低下している。このため、新しい病斑は、伝染源となった病斑が形成された葉より後に抽出した葉に形成されることが多い（加藤, 1987）。葉身が紫色のイネを用い、1個体の葉身の水平分布を観察したところ、株内における葉身の分布状況は株によって異なり、その個体の生育量や、その個体が移植時にどの向きに植え付けられたかなどの影響を受けていると考えられた。したがって、あるイネの葉が水平方向のどちらに向かって展開し、株内のどの位置に存在するかはランダムに決定されると推定される。このため、伝染源となった病斑と、株内の各個体の感受性の高い葉との距離は、試験を行ったそれぞれの株で異なり、株内の個体による病斑数が異なると考えられる。そこで、個体の病斑数の差は伝染源からの距離によるものと仮定して、順位別の病斑数から個体間の距離を推定したところ、最も病斑数の多い個体と4番目の個体間の距離は38cmと推定された。2020年6月15日にコシヒカリの栽培圃場を空撮した画像を解析すると、株の中心から葉の先端までの距離は約18cmであり（服部, 未発表）、その直径は本試験の病斑数から推定された個体間距離の38cmよりも短い。このため、伝染源を持つ株内の感染にはこれまで報告されているより、急な密度勾配が存在する可能性がある。モデルによる解析で、伝染勾配はマルチラインの発病抑制効果に影響し、伝染勾配が急な場合は緩やかな場合に比べ発病抑制効果が低いとされている（Kiyosawa, 1976）。このため、いもち病菌の伝染勾配の解明は、マルチラインの発病抑制効果をモデルで解析するために重要である。本研究では、伝染源となった病斑と、出現した病斑との間の距離を測定していないため株内の急な伝染勾配の存在は仮説の段階であり、今後調査によって明らかにする必要がある。BLASTMULでは自己感染率が他己感染率より1.3倍高いと設定されている（芦澤, 2007）。本研究では伝染源個体の平均病斑数は15.8個、伝染源個体以外の3個体の平均病斑数の合計は33.0個で、株内では自己感染より他己感染の方が多く、BLASTMULの設定とは異なった。BLASTMULの自己感染率比は、マルチラインにおける

発病抑制効果の理論値と圃場試験の実測値の差を自己感染率比によるものと仮定して算出しており、自己感染率比は別の要因によって生じた理論値と実測値の差を調整するパラメータである可能性がある。

本研究の結果、発病個体を含む同一株内で、次世代病斑の病斑数に個体間で偏りが確認された。このため、種子混合したマルチラインにおけるいもち病菌の動態について空間構造を考慮したモデルで解析する場合、発病株内における個体間の感染の偏りを考慮する必要がある。本研究で、4個体で構成される株における、株内伝染の個体による発病の偏りの発生確率と期待値が明らかとなったので、これを組み込んだモデルを作成しシミュレーションを行えば、株内の発病の偏りが圃場における病斑数にどの程度の影響を与えているか評価できると考えられる。

引用文献

- 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. 東北農研報108: 1-46.
- 石川浩司・堀 武志・黒田智久・佐藤秀明・原澤良栄 (2008) 葉いもち感染時に観察される伝染源からの4種類の伝染勾配. 日植病報74: 209 (講要).
- 石川浩司・黒田智久・岩田大介 (2010) マルチラインにおける植付け株の親和性割合の不均一が葉いもち発病に及ぼす影響. 日植病報76: 207 (講要).
- 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.
- Kampmeijer, P.; Zadoks, J.C. (1977) EPIMUL, a simulator of foci and epidemics in mixtures of resistant and susceptible plants, mosaics and multilines. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, Netherlands.
- 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. (1976) A comparison by simulation of disease dispersal in pure and mixed stands of susceptible and resistant plants. J. Breed. 26: 137-145.
- 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.

- Koizumi S. and Kato. H. (1990) Distribution of rice blast lesions and susceptible tissues in rice canopy. *Bull. Natl. Agric. Res. Cent.* 19 : 1-15.
- 小泉信三・藤 晋一 (1994) ササニシキ及び日本晴から育成されたイネの多系品種のいもち病多発条件下における発病抑制効果. *愛知農総試研報*26 : 87-97.
- 小島洋一朗・蝦谷武志・山本良孝 (2004) 富山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 : 77-81.
- 三沢正生 (1959) いもち病菌接種法についての考案. *植物防疫*13 : 15-16.
- Mundt, C. C.; Leonard, K. J.; Thal, W. M.; Fulton, J. H. (1986) Computerized simulation of crown rust epidemics in mixtures of immune and susceptible oat plants with different genotype unit areas and spatial distributions of initial disease. *Phytopathology* 76 : 590-598.
- 佐々木武彦・阿部眞三・松永和久・岡本栄治・永野邦明・丹野耕一・千葉芳則・狩野 篤・植松克彦・滝沢浩幸, 早坂浩志・涌井 茂・黒田倫子・薄木茂樹・千葉文弥, 宮野法近・佐々木郁彦・遠藤貴司 (2002) ササニシキの多系品種「ササニシキBL」について. *宮城古川農試報* 3 : 1-35.
- 進藤敬助・細野 修 (1989) 多型品種の利用によるいもち病の発病抑制. *東北農試研報*79 : 1-13.
- 鈴木穂積 (1969) いもち菌胞子の動態およびそれによる発生予察法. *北陸農試験報*10 : 1-118.
- 吉野嶺一 (1979) いもち病菌の侵入に関する生態学的研究. *北陸農試験報*22 : 163-221.

(2021年10月11日受理)
