

品種の圃場抵抗性がいもち病菌レースの頻度に与える影響の格子モデルによる解析

石川 浩 司^{1,2}・黒田 智 久^{1,3}・岩田 大 介¹

Kouji ISHIKAWA, Tomohisa KURODA, Daisuke IWATA :

Evaluation of the effect of the field resistance of varieties on the rice blast fungus race frequency using a lattice model

イネいもち病に対する品種の圃場抵抗性の違いがレース頻度に与える影響を解析した。葉いもちが伝染勾配に従い菌が拡散しながら発病進展する格子モデルを用い、真性抵抗性 *Pik-s*, *Pia*, レース001.0, 003.0の2品種・2レース内のレース頻度の推移を演算した。両品種の感受性が異なる9条件について、2種類の品種構成比で演算を行った結果、全ての演算において、いもち病菌の世代が進むに従いレース003.0の頻度が高まり、003.0のレース頻度は *Pia* 品種の圃場抵抗性が *Pik-s* 品種より弱く、その差が大きいほど高くなった。逆に、*Pia* 品種の圃場抵抗性が *Pik-s* 品種より強い場合は003.0のレース頻度の変化は僅かだった。以上より、周辺に存在する品種の圃場抵抗性との相対的な差がレース頻度に影響することが示された。

Key words : rice, blast, *Pyricularia oryzae* Cavara, race frequency, lattice model, field resistance

緒 言

イネ (*Oryza sativa* L.) の重要病害であるいもち病 (病原菌 *Pyricularia oryzae* Cavara) に対するイネの抵抗性には病斑の形成をほぼ完全に抑制する真性抵抗性と、発病はするがその発生量の多少に影響する量的な抵抗性の圃場抵抗性がある (浅賀, 1981; Ezuka, 1972)。マルチラインはいもち病の発病を真性抵抗性により抑制する方法であり、新潟県では2005年に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 (Ishikawa *et al.*, 2022)。マルチラインを継続して利用するには、作付け品種の変更に伴い変化するいもち病菌のレース頻度 (本田ら, 1998; 岩野・山田, 1983; 矢尾板ら, 1977) を予測し、非親和性品種の混植割合を慣行の防除体系と同等の発病抑制効果が得られる70~80%以上 (堀ら, 2002; 石川, 2004; 小泉・谷, 1996; 小島ら, 2003) に維持する必要がある。

マルチライン圃場内におけるレース頻度の変化には理論モデル (Kiyosawa and Yabuki, 1976) が適合するが (石川ら, 2021a), マルチラインが導入された地域にはマルチライン圃場の周辺に単種で栽培された圃場が存在しており、レース頻度の変化を予測するには周辺圃場の品種の影響も考慮する必要がある。また、イネの圃場抵抗性は品種により異なり、同じ菌株による感染でも品種により病斑の数、病斑の幅や長さが異なる (石川ら, 2021b; 安田, 2015)。このため、圃場抵抗性の弱い品種は強い品種より発病が多く、圃場外へ移出するいもち病菌の量が発病の少ない品種より多くなり、地域のレース頻度に対する影響が大きいと推定されている (芦澤ら, 1997; 松本ら, 1979; 園田ら, 1989)。しかし、品種の圃場抵抗性の違いが地域のレース頻度に与える影響は解析されていない。

また、新潟県ではコシヒカリマルチライン導入前の2004年にはレース007.0と037.1の頻度はそれぞれ19.6%,

¹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

²現:新潟県病害虫防除所 Present address: Niigata Prefectural Plant Protection Office, 857 Nagakura-cho, Nagaoka, Niigata 940-0826

³現:新潟県農業総合研究所 Present address: Niigata Agricultural Research Institute, 857 Nagakura-cho, Nagaoka, Niigata 940-0826
E-Mail: ishikawa.koji2@pref.niigata.lg.jp

4.9%であったが、導入2年目の2006年には54.0%、29.4%となり（石川ら、2007）、レース007.0と037.1の比は4:1から1.8:1に変化した。この現象は、マルチライン導入前に栽培面積の80%以上を占めていた「コシヒカリ」がコシヒカリマルチラインに入れ替わったため、栽培面積の約2%で栽培され真性抵抗性 $Pia \cdot Pik$ を保有し圃場抵抗性が弱い「わたぼうし」の影響が相対的に大きくなったためと推定している（藤田ら、2008）。しかし、この仮説は検証されていない。

いもち病は孢子飛散によって空気伝染し、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。数百m規模の勾配も認められているがその病斑密度は極めて低く新病斑のほとんどは伝染源近傍に分布する（原澤ら、2000；石黒ら、1998；石川ら、2008；小林、1984；鈴木、1969）。品種の圃場抵抗性はレース頻度の理論モデル（Kiyosawa and Yabuki, 1976）のパラメータとなっているが、このモデルは伝染勾配などの空間構造を考慮していない点が問題点の一つとして指摘されている（石黒、2003）。したがって、単植栽培において圃場抵抗性がレース頻度にどの程度影響するかを解析するには生態学分野でも利用されている空間構造を考慮した格子モデル（巖佐、1998）が有効と考えられる。石黒（2005）は格子モデルを用い、マルチラインにおいて一定の変異確率でいもち病菌に病原性獲得の方向への変異が起こると仮定し、構成品種の大部分に病原性を有するスーパーレースの蔓延により病勢進展抑制効果が低下するまでの期間を予測したが、マルチライン周辺に存在する単植圃場の存在やその圃場抵抗性は考慮していない。

そこで仮想空間に圃場抵抗性の異なる品種を配置し、各圃場内で圃場抵抗性の差に応じていもち病菌が増殖するとともに圃場間をいもち病菌が移入・移出を行い真性抵抗性遺伝子の選択によりレース頻度が変化する格子モデルを用い、品種の圃場抵抗性の違いがレース頻度に与える影響を評価した。

材料および方法

1. 葉いもちの発病進展モデル（株単位）

演算にはイネ株間を伝染勾配に従い菌が拡散しながら病勢進展する葉いもちの格子モデルを用いた。本モデルではイネ1株を1格子とし、発病株から格子で囲われた区域外に拡散する孢子が生じた場合、それらは新たな感染に関与しないとされた。

最上位展開葉のみでいもち病に対する感受性が高いことから（吉野、1979）、本モデルでは、ある葉位に存在する病斑から飛散した孢子により、一つ上位の展開中の葉位のみが感染可能とした。

株内感染により第*i*条第*j*株の葉位*k-1*にある病斑を伝染源として、同一株の葉位*k*に新たに生じる病斑の数、 $L_{k,i,j}$ は式1で求めた。

$$L_{k,i,j} = L_{k-1,i,j} S_k I R_0 \quad (\text{式1})$$

[*k*: 演算時最上位展開葉の葉位 ($13 \geq k > 8$) ; $L_{k,i,j}$: 第*i*条第*j*株格子の株の葉位*k*上の病斑数（実数）、 S_k : 葉位*k*の感受性指数（[0, 1.0]間の実数）、*I*: 侵入率比（[0, 1.0]間の実数）、 R_0 : 病斑基本増殖数（実数）で1個の親病斑から1世代で同一株内に生じる娘病斑数]。

株外感染により第*i*条第*j*株の葉位*k-1*にある病斑を伝染源として、第*i*₁条第*j*₁株の葉位*k*に新たに生じる病斑の数、 L_{k,i_1,j_1} は、石川ら（2008）の伝染勾配に基づき式2で求めた。

$$L_{k,i_1,j_1} = L_{k-1,i,j} S_k I R_0 a e^{bd} / 51.7575 \quad (\text{式2})$$

[*k*, $L_{k,i,j}$, S_k , *I*, R_0 は式1と同じ。 *a*: 51.7575 ($106 \geq D \geq 0$), 2.278555 ($530 \geq D > 106$), 0.01205 ($7450 \geq D > 530$), 0.000102 ($D > 7450$)。 *b*: -0.03965 ($106 \geq D \geq 0$), -0.01045 ($530 \geq D > 106$), -0.0007 ($7450 \geq D > 530$), -0.00006 ($D > 7450$)。 *D*: 演算を行う株と伝染源株との格子間距離 (cm)。伝染源が存在する株が複数存在する場合は、それぞれの伝染源に起因する病斑数を積算する。]

モデルでは株数、株間・条間の距離、初期伝染源となる病斑の位置と数および存在する葉位、演算を行うイネの葉位（いもち病菌の世代数）、葉の葉位別感受性指数 S_k 、侵入率比 *I*、単植栽培における1世代あたりの病斑基本増殖数 R_0 を設定し演算を行う。

2. 圃場間の伝染勾配を推定する式の作成

広域の菌の拡散を演算する場合、株を単位としたモデルでは演算量が膨大となりパーソナルコンピュータでは処理が困難なため、株を単位としたモデルの演算結果から圃場間の伝染勾配を推定する式を作成した。

株単位の格子モデルを用い、40条×4000株、条間25cm、株間25cmで葉位別感受性指数 $S_k = 1$ 、侵入率比 *I* = 1、病斑基本増殖数 $R_0 = 5$ の条件で演算を行った。初期伝染源は一番端の40条×40株の全てに100個の病斑が存在するとした。

演算結果を、10×10m (40条×40株) を1ブロックとして各ブロック内の病斑数を合計した。各ブロックの合計病斑数と伝染源ブロックからの距離を用い回帰式を作成した。

3. 品種の圃場抵抗性がレース頻度に与える影響

真性抵抗性 *Pik-s*, *Pia* をもつ2品種、両品種に親和性となるレース003.0, *Pik-s* のみに親和性となるレース001.0の2品種・2レースの系で圃場抵抗性がレース頻度に与える影響を検討した。

品種による感受性変化の違いの影響を避けるため、葉位別感受性指数には「コシヒカリ」の値(石川ら, 2021b)と、葉位別感受性指数を「コシヒカリ」の1/6(以下、感受性1/6), 2/6, 3/6, 4/6, 5/6とした計6種類を用いた。「コシヒカリ」の葉位別感受性指数は、石川ら(2021b)を基に「コシヒカリ」の第8葉を1とした第13葉までの値を算出し、それぞれ、1.000, 0.357, 0.064, 0.031, 0.009, 0.009とした。演算は *Pik-s* 品種の葉位別感受性指数を感受性2/6とし、*Pia* 品種の葉位別感受性指数を感受性1/6から感受性6/6までとして組み合わせ、*Pik-s* > *Pia* (感受性比: *Pia* の感受性指数/*Pik-s* の感受性指数 = 0.5), *Pik-s* = *Pia* (同1.0), *Pik-s* < *Pia*, (同1.5), *Pik-s* << *Pia* (同2.0), *Pik-s* <<< *Pia* (同2.5), *Pik-s* <<<< *Pia* (同3.0) とした6段階の条件を設けた(第1表)。また、*Pik-s* 品種の葉位別感受性指数を感受性4/6とし、*Pia* 品種の感受性2/6, 4/6, 6/6を組み合わせ、感受性指数が *Pik-s* > *Pia* (感受性比0.5), *Pik-s* = *Pia* (同1.0), *Pik-s* < *Pia* (同1.5) となる3段階の条件を設けた(第1表)。

1ブロック10×10m (40条×40株) を1格子とした。ブロックを圃場の構成単位とすると圃場間の距離が短く

隣接圃場からの移入の影響が大きくなるため、5×5ブロックを1圃場とし、1×1kmの区域中に400圃場(20×20圃場)を配置した。ブロック内感染により生じる病斑数は式1を準用して算出し、ブロック外からの移入により生じる病斑数は前項の試験で得られた「ブロック間の伝染勾配の回帰式」を用いて作成した式3で算出した。伝染源は区域の4隅の角から5×5番目の圃場を両レースが感染可能な *Pik-s* 品種とし、圃場中央のブロックにレース001.0と003.0をそれぞれ1000個配置し、レース頻度の比を1:1とした。

品種の栽培面積の比 *Pik-s*:*Pia* が60:40の場合と97:3の場合を設け、それぞれの品種の面積割合を存在確率として、乱数を用いて圃場の配置を決定した。

モデルによる演算は、同じ圃場配置でレース001.0とレース003.0の演算を別に行い、侵入率 $I=1$, 病斑基本増殖数 $R_0=5$ の条件で、第7葉の病斑を伝染源として第13葉まで行った。レース001.0の演算を行う場合、*Pia* とは非親和性の組み合わせのため、感染が成立しないよう *Pia* 品種の感受性指数に0を乗じた。

レース001.0, 003.0の演算結果から、2種類の 방법으로レース頻度を世代別に算出した。区域全体のレース頻度は、全圃場の総病斑数より求めた。圃場平均のレース頻度は、各圃場の病斑数から求めた各圃場のレース頻度を平均した。

また、Kiyosawa and Yabuki (1976) の理論モデル(以下、理論モデル)を用い、レース頻度を算出した。品種の圃場抵抗性程度のパラメータには格子モデルの演算条件1~9の葉位別感受性指数を用いた。各レースの増殖率は1とした。

第1表 演算の条件と用いた感受性指数

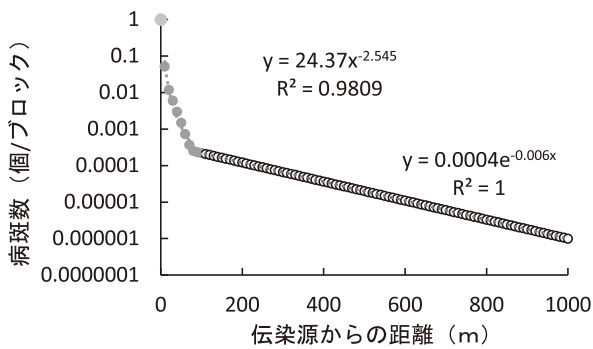
条件	条件1	条件2	条件3	条件4	条件5	条件6
感受性	<i>Pik-s</i> > <i>Pia</i>	<i>Pik-s</i> = <i>Pia</i>	<i>Pik-s</i> < <i>Pia</i>	<i>Pik-s</i> << <i>Pia</i>	<i>Pik-s</i> <<< <i>Pia</i>	<i>Pik-s</i> <<<< <i>Pia</i>
感受性比 ^{a)}	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0
<i>Pik-s</i>	感受性2/6	感受性2/6	感受性2/6	感受性2/6	感受性2/6	感受性2/6
<i>Pia</i>	感受性1/6	感受性2/6	感受性3/6	感受性4/6	感受性5/6	感受性6/6
条件	条件7	条件8	条件9			
感受性	<i>Pik-s</i> > <i>Pia</i>	<i>Pik-s</i> = <i>Pia</i>	<i>Pik-s</i> < <i>Pia</i>			
感受性比 ^{a)}	0.5	1.0	1.5			
<i>Pik-s</i>	感受性4/6	感受性4/6	感受性4/6			
<i>Pia</i>	感受性2/6	感受性4/6	感受性6/6			

a) 感受性比は *Pia* の感受性を *Pik-s* の感受性で除した値。

結 果

1. 圃場間の伝染勾配を推定する式の作成

第1図に演算により得られた各ブロックの病斑数を、伝染源からの距離0mの病斑数が1となるよう伝染源ブロックの病斑数で除して伝染源からの距離別に示した。病斑数を対数表示したグラフ上で、病斑数は伝染源ブロックからの距離100mまでは緩やかな曲線、それより遠い距離では直線上にプロットされ、距離100mまでは累乗式、100mより遠くでは指数関数式が最も適合した。そこで、ブロック外への感染により第*i*行第*j*列にあるブロックの葉位*k*-1にある病斑 $Lb_{k-1,i,j}$ を伝染源として、第*i*₁行第*j*₁列ブロックの葉位*k*に新たに生じる病斑の数、



第1図 伝染源からの距離とブロック内の病斑数の関係
株を構成単位とする格子モデルを用い、40条×4000株、条間25cm、株間25cmで演算を行い、ブロック（10×10m：40条×40株）毎の病斑数を距離別に表示した。

$Lb_{k,i1,j1}$ を推定する式3を作成した。

$$Lb_{k,i1,j1} = Lb_{k-1,i,j} S_k I R_0 24.37 D b^{-2.545} \quad (Db : 10m \text{ 以上 } 101m \text{ 未満})$$

$$Lb_{k,i1,j1} = Lb_{k-1,i,j} S_k I R_0 0.0004 e^{-0.006 D b} \quad (Db : 101m \text{ 以上}) \quad \text{(式3)}$$

[S_k, I, R_0 は式1と同じ。Dbは伝染源となる病斑を持つブロックと、演算を行うブロックとの距離（単位m）。]

本研究におけるブロック間の最短距離は10mであり、累乗式はDbが0mに近づくと値が極端に大きくなるため、Dbが10m未満の推定式は設定しなかった。

2. 品種の圃場抵抗性がレース頻度に与える影響

Pia品種から周辺圃場への移入によるレース003.0の頻度への影響の1事例を第2図に示した。Pik-s<<<Pia（感受性比2.5）の第7世代病斑におけるPia圃場周辺のPik-s圃場では、003.0のレース頻度はいずれの圃場も伝染源における003.0のレース頻度0.5よりも高かった。Pik-s圃場における003.0のレース頻度はPia圃場の隣接圃場が最も高く、Pia圃場から離れるに従い003.0のレース頻度は低下した。伝染源圃場における003.0のレース頻度は0.502で周囲のPik-s圃場に比べ低かった。

条件1～6におけるレース003.0の世代別のレース頻度を第3図に示した。条件7, 8, 9のレース頻度の変化は、それぞれ条件1, 2, 3と同じだった（データ省略）。

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	0.556	0.595	0.680	0.587	0.553	0.554	0.558	0.556	0.554	0.553
2	0.553	0.666	1.000	0.645	0.550	0.581	0.666	0.585	0.552	0.550
3	0.544	0.572	0.636	0.559	0.538	0.640	1.000	0.656	0.552	0.548
4	0.538	0.536	0.534	0.520	0.512	0.539	0.634	0.572	0.547	0.546
5	0.534	0.531	0.526	0.510	0.502	0.512	0.535	0.541	0.543	0.545
6	0.532	0.529	0.526	0.517	0.510	0.519	0.533	0.538	0.542	0.544
7	0.532	0.530	0.529	0.527	0.527	0.530	0.535	0.539	0.542	0.545
8	0.533	0.532	0.531	0.532	0.533	0.535	0.538	0.541	0.544	0.547
9	0.536	0.534	0.535	0.536	0.537	0.540	0.542	0.545	0.548	0.550
10	0.538	0.537	0.539	0.541	0.542	0.544	0.547	0.550	0.554	0.557

第2図 Pia品種から周辺圃場への移入によるレース頻度への影響の1事例

Pik-s : Pia = 97 : 3, 感受性比2.5の第7世代病斑のレース頻度
1つの枠が1圃場（50×50m）。
5列目5行目（太枠）が初期伝染源の圃場。
2重線で囲われたレース頻度1の圃場がPia品種、他の圃場はPik-s品種。

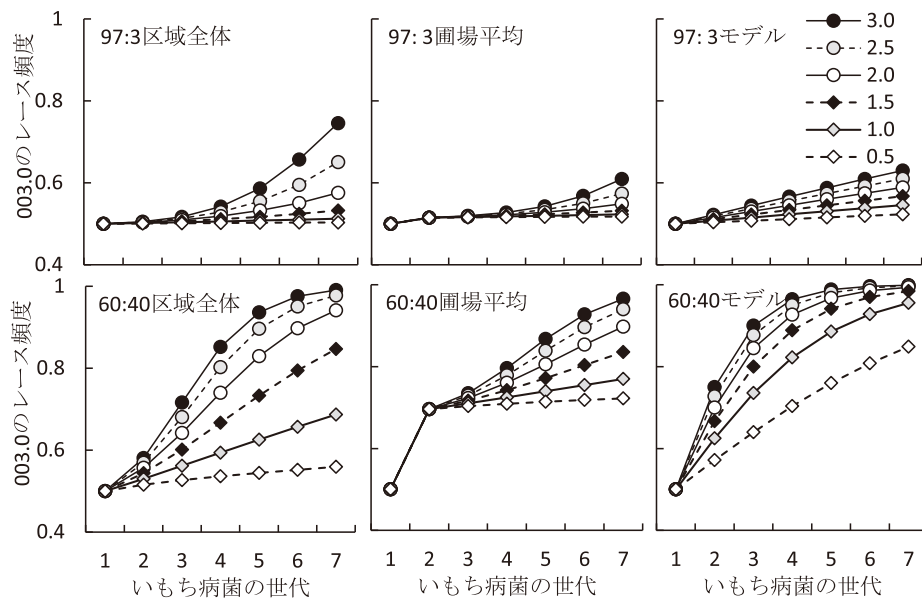
考 察

003.0のレース頻度は、品種の面積比が異なる2条件における3種類のレース頻度算出方法の全てで、いもち病菌の世代が進むに従い高くなった。品種の面積比60:40における第2世代以降の003.0のレース頻度は、面積比97:3のレース頻度よりも高く推移した。

レース頻度の算出方法によりレース頻度の推移が異なり、変化の速度は理論モデル>格子モデルの区域全体>格子モデルの圃場平均の順に大きかった。しかし、格子モデルの面積比97:3の区域全体では感受性比2.0を超えるとレース頻度が急激に高まり、感受性比2.5, 3.0では第7世代の003.0のレース頻度が理論モデルや圃場平均のレース頻度より高くなった。また、格子モデルの圃場平均では、伝染源である第1世代から第2世代のレース頻度の変化が他の算出方式と異なり、特に面積比60:40で第2世代にレース頻度の急激な変化が認められた。感受性比0.5における格子モデルによるレース頻度の変化は、レース頻度の変化が大きい面積比60:40でも小さく、理論モデルでは第7世代に頻度0.85となったが、格子モデルの区域全体では頻度0.55で僅かに高まったのみであった。格子モデルの圃場平均では第2世代の頻度0.70, 第7世代の頻度0.72であり、第2世代から第7世代までの頻度変化は少なかった。

本研究では格子モデルで演算した病斑数から、2つの方法でレース頻度を算出した。理論モデルでは次世代の総菌量に対するあるレースの菌量によってレース頻度を算出している。区域全体のレース頻度は、区域全体の病斑数でレース頻度を算出しており、理論モデルと同様な算出方法と考えられる。また、圃場平均のレース頻度は、病斑を採集した圃場の発生量を考慮していない国内で行われているレース頻度の算出方法(小泉ら, 2007)に相当する。

理論モデルと同様な方法で算出した区域全体のレース頻度は、品種の面積比97:3では感受性比2.0, 2.5, 3.0で世代が進むにしたがって2次関数的にレース頻度が高まった。理論モデルではほぼ直線的にレース頻度が高まっており、区域全体とレース頻度の推移が異なった。例えば、1世代毎に病斑数が5倍となる場合、空間構造を考慮していない理論モデルでは第2世代の病斑は第1世代の5倍、第3世代は25倍と世代が進むにしたがって5の累乗となる。格子モデルでは伝染源があるブロックの病斑数は第2世代では5倍となるが、第3世代では周辺ブロックからの感染 α が加わり $5 \times 5 + \alpha$ 倍となる。



第3図 各条件における世代別のレース頻度

凡例は各条件の感受性比で示した。

区域全体は、格子モデルによる区域全体の病斑数からレース頻度を算出した。

圃場平均は、格子モデルによる圃場別の病斑数から各圃場のレース頻度を算出し平均した。

モデルは、Kiyosawa and Yabuki (1976) を用いレース頻度を算出した。

次の世代ではさらに周辺ブロックからの感染 α' が加わり、病斑数は $5 \times (5 \times 5 + \alpha) + \alpha'$ 倍となる。この現象がレース003.0のみが感染可能で感受性が高い *Pia* 品種とその周辺圃場の間で繰り返されることで、面積比 97:3 の区域全体において2次関数的なレース頻度の推移になったと推定される。面積比 60:40 では面積比 97:3 と異なり2次関数的なレース頻度の推移は認められなかった。2次関数的な効果はいもち病菌の世代が進むほど大きくなるが、面積比 60:40 では *Pia* 品種の面積割合が高い影響で早い世代のうちに003.0のレース頻度が高くなり、2次関数的な効果が見えにくくなっていると推定される。

面積比 97:3 における感受性比 2.0~3.0 で2次関数的にレース頻度が高くなった事例を除けば、レース頻度の変化は理論モデルより格子モデルで小さく、特に感受性比 0.5, 1.0 の場合に顕著だった。*Pia* 品種の感受性が *Pik-s* 品種と同等か低い場合は *Pia* 品種からの移出が少なくなり、*Pik-s* 品種の圃場内感染に対する *Pia* 品種からの移入による感染の相対的な割合が低くなるためレース頻度の変化が小さくなると考えられる。このように本研究では空間構造を考慮していない理論モデルと、空間構造を考慮した格子モデルではレース頻度の変化が異なり、空間構造を考慮していない点が理論モデルの問題点の一つであるとの石黒 (2003) の指摘を裏付ける結果となった。

格子モデルのレース頻度を、区域全体の病斑数から算出した場合と圃場別のレース頻度を平均し算出した場合、両者とも世代が進むに従いレース003.0の頻度が高くなり、感受性比の値が大きいほどレース頻度が高くなった。しかし、面積比 60:40 の圃場平均では第2世代にレース頻度が大きく変化したが、区域全体では第2世代の変化は小さかった。第3世代以降のレース頻度の変化は圃場平均で区域全体より小さかった。本研究では初期伝染源を4カ所の *Pik-s* 圃場だけに設置しそこから周辺圃場に伝染すると設定したため、第2世代の003.0のレース頻度は *Pik-s* 圃場では伝染源と同じ 0.5、*Pia* 圃場では 1.0 となった。このため、第2世代における圃場平均のレース頻度は品種の面積比により決定され、感受性比の異なる演算すべてで同じ値となった。区域全体では伝染源圃場やその近隣圃場は病斑数が多いためレース頻度に与える影響が大きく、伝染源から離れた圃場は病斑数が少なく影響が小さい。このため、区域全体では圃場平均のような第2世代における急激なレース頻度の変化が生じな

かったと考えられる。

品種の圃場抵抗性はいもち病菌のレース頻度に影響すると考えられているが、定量的な評価は行われていなかった。本研究では全ての演算において、いもち病菌の世代が進むに従いレース003.0の頻度が高まった。これはレース003.0のみが感染可能な *Pia* 品種から周辺圃場にレース003.0の移出が起こり、*Pik-s* 品種の003.0の頻度が徐々に高くなるためと考えられる。1988年の福島県におけるレース007の頻度の増加は、レース007が感染可能な *Pii* を持つ品種の増加に加え、*Pii* を持つ「初星」でのいもち病の激発が影響したと考察されている (園田ら, 1989)。また、1995, 1996年の青森県南部地域では *Pia* 品種の作付割合が95%と高かったがレース007が優占しており、*Pia*, *Pii* を持ち圃場抵抗性がやや弱の「あきたこまち」の栽培が影響したと考察されている (芦澤ら, 1997)。本研究では、003.0のレース頻度は *Pia* 品種の圃場抵抗性が *Pik-s* 品種より弱く、その差が大きいほど高くなっており、これらの現象を裏付ける結果と考えられる。

逆に、本研究では、*Pia* 品種の圃場抵抗性が *Pik-s* 品種より強い場合は003.0のレース頻度の変化は僅かであった。1974, 1976年の長野県では圃場抵抗性が強く *Pii* を持つ「トドロキワセ」の栽培が多く、*Pii* 品種群に病原性を持ついもち病菌のレース頻度の増加が、*Pia* 品種群に対する病原性を持つレース頻度の増加に比べ少なかった (松本ら, 1979)。これは、本研究の *Pik-s* > *Pia* の *Pik-s* を *Pia* に、*Pia* を *Pii* に置き換えた場合に相当し、この現象も本研究により確かめられた。

新潟県ではコシヒカリマルチライン導入前、レース007.0と037.1の比は4:1であったが、導入後は1.8:1に変化し、レース037.1の007.0に対する頻度が相対的に高くなった (石川ら, 2007)。石川ら (2021b) によると、「わたぼうし」の第8葉の感受性指数を1とすると「コシヒカリ」の感受性指数は0.659であり、感受性比は1.5となる。コシヒカリマルチラインは親和性品種が30%混植されており群落としては感受性が3/10の「コシヒカリ」と考えられる。そのため、感受性指数は0.198であり感受性比は5.1となる。したがって、「コシヒカリ」がコシヒカリマルチランに変更されたことで、感受性比が1.5から5.1になったことになる。本研究では感受性比が大きいほど、003.0のレース頻度が高くなっており、コシヒカリマルチラインの導入により「わたぼうし」の相対的な影響力が高くなったためレース037.1

の007.0に対する頻度が相対的に高くなったとする仮説は、本研究によって検証されたと考えられる。

本研究では、*Pik-s*品種の感受性を「コシヒカリ」の2/6、4/6とした異なる2条件で演算を行ったが、*Pia*品種との感受性比が同じ場合、レース頻度に違いはなかった。このように、品種の圃場抵抗性の絶対値ではなく周辺に存在する品種の圃場抵抗性との相対的な差がレース頻度に影響することが示された。

国内におけるレース分布の調査（小泉ら，2007）では、病斑を採集した圃場の発病程度は考慮されていない。このため、レース頻度の実測値を用い、格子モデルに新しい要素を加えパラメータを推定する場合や、格子モデルによるレース頻度の演算結果を検証するには、圃場平均のレース頻度を用いる必要がある。本研究では格子モデルで一部の圃場のみ伝染源があると設定した場合、圃場平均によるレース頻度において第2世代に急激な変化が認められた。実際の圃場でも発病した補植苗や早期多発圃場などを伝染源とした感染の影響範囲内で他に伝染源がない場合には、圃場平均の第2世代と同様な現象が起こっていると推定される。このように、伝染源の配置もレース頻度の変化に影響するため、格子モデルによって演算をおこなうには越冬伝染経路を解明し伝染源の配置などを決定する必要がある。

いもち病菌レース頻度（本田ら，1998；石川ら，2005；岩野・山田，1983）やハプロタイプで解析した個体群構造（Suzuki *et al.*, 2010）の年次変化は連続的であり、当年のレース頻度は翌年に引き継がれていると考えられる。いもち病の越冬伝染経路には購入種子による地域外からの移入（高橋ら，2010）、農家が保有する籾殻や稲わら、圃場に落下した種子（鈴木ら，1985）や腐植しない条件の穂（本蔵・菊池，2011）などによる野外越冬などの地域内経路が知られている。しかし、それぞれが地域における翌年のレース頻度にどの程度影響しているかは未解明なままである。

いもち病菌のレース頻度の変化は、種分化に至る前の小さな時間スケールで生じる集団内の遺伝的構成の変化であり、進化生物学では小進化と定義され、小進化には突然変異、自然選択、安定化選択・方向性選択、遺伝的浮動などが関与する（浅見ら，2004）。本研究で検討した品種の圃場抵抗性の違いや品種の構成比がレース頻度に与える影響は方向性選択（新しい環境に適した表現型の個体が増加する自然選択）に該当する。いもち病菌のレース頻度の変化を予測するには、方向性選択以外の要

因をモデルに組み込み検討する必要がある。

謝 辞

新潟県農業総合研究所の樋口泰浩専門研究員には、モデルのプログラムを作成いただいた。この場を借りて深く御礼申し上げます。

引用文献

- 浅賀宏一（1981）イネ品種のいもち病に対する圃場抵抗性の検定方法に関する研究. 農事研報35：51-138.
- 浅見崇比呂・巖 圭介・吉村 仁・嶋田正和（2004）生態学入門（日本生態学会編），301-334，東京化学同人，東京.
- 芦澤武人・木野田みはる・園田亮一・善林 薫（1997）1995年および1996年に青森県南部地域に分布したイネいもち病菌のレース. 北日本病虫研報48：33-35.
- Ezuka, A. (1972) Field resistance of rice varieties to blast disease. Rev. Plant Prot. Res. 5：1-21.
- 藤田佳克・石川浩司・安田伸子（2008）イネ品種「コシヒカリ」に対するイネいもち病菌レース001.0, 003.0, 007.0, 037.1の病斑長の差異. 関東東山病虫研報55：1-3.
- 原澤良栄・小湊慶司・堀 武志・小林 隆・石黒 潔（2000）全般発生開始期における発病補植苗からの伝染勾配. 日植病報66：107（講要）.
- 本田浩央・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.
- 本蔵良三・菊地貞文（2011）宮城県中部地域においてはせ架け越冬罹病稲わらが本田イネ葉いもちの伝染源になる可能性. 北日本病虫研報62：11-17.
- 堀 武志・小湊慶司・藤巻雄一・辻本雅子・原澤良栄（2002）コシヒカリ同質遺伝子系統の混植によるいもち病発病抑制効果. 日植病報68：172（講要）.
- 石黒 潔・小林 隆・中島 隆・兼松誠司（1998）全般発生開始期において観察された発病取置苗からの数百メートル規模の葉いもち拡散勾配. 日植病報64：613-614（講要）.
- 石黒 潔（2003）世界におけるいもち病研究の軌跡-21世紀の研究発展をめざして-（浅賀宏一ら編），49-53，日本植物防疫協会，東京.

- 石黒 潔 (2005) イネいもち病抵抗性同質遺伝子系統上におけるいもち病菌病原性レース動態の格子モデルによる予測. 日植病報71: 197 (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・小瀧慶司・堀 武志・原澤良栄・佐々木行雄 (2005) 新潟県において1998~2002年に分布したイネいもち病菌のレース. 北陸病虫研報54: 1-6.
- 石川浩司・黒田智久・堀 武志・佐々木行雄 (2007) 新潟県のコシヒカリ同質遺伝子系統において2005~2006年に分布したイネいもち病菌のレース. 日植病報73: 203 (講要).
- 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・堀 武志・黒田智久 (2021a) 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: 222-230.
- 石川浩司・黒田智久・佐藤秀明・岩田大介 (2021b) 葉位別感受性指数によるイネ品種の葉いもち圃場抵抗性の評価. 北陸病虫研報70: 33-39.
- Ishikawa, K., Kuroda, T., Hori, T., Iwata, D., Matsuzawa, S., Nakabayashi, J., Sasaki, A. and Ashizawa, T. (2022) Long-term blast control in high eating quality rice using multilines. Sci. Rep. 12: 14880. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-19237-x>
- 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: 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.
- 巖佐 庸 (1998) 生態学における格子モデル. 日本物理学会誌53: 319-326.
- Kiyosawa, S. and 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. 秋田県農試研報26: 1-84.
- 小泉信三・谷 俊男 (1996) いもち病の発病抑制効果におけるササニシキ多系品種と圃場抵抗性強品種及び薬剤散布の比較. 愛知農総試研報28: 53-68.
- 小泉信三・岩野正敬・善林 薫・フェデラ ペーニャ・園田亮一・中島 敏・荒井治喜・中島 隆・宮坂篤・芦澤武人・安田伸子・野口雅子 (2007) 2001年に日本に分布したイネいもち病菌のレース. 中央農研研究資料7: 1-63.
- 小島洋一郎・蛭谷武志・金田 宏・土肥正幸・石橋岳彦・木谷吉則・向野尚幸・山口琢也・表野元保・山本良孝 (2003) 水稻新系統「コシヒカリ富山BL」の育成と有効活用 II. BL系統の混合栽培におけるいもち病抑制効果. 富山農技七研報20: 33-40.
- 松本範裕・清沢茂久・寺沢 租・井上政勝 (1979) イネいもち病抵抗性品種の作付面積率による病原性レース頻度の予測. 石川農試研報10: 1-16.
- 園田亮一・藤田佳克・石垣政道・橋本 晃 (1989) 1988年に宮城県・福島県で発生したイネいもち病菌レース. 北日本病虫研報40: 9-10.
- 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. 北陸農試研報10: 1-118.
- 鈴木穂積・藤田佳克・園田亮一 (1985) イネいもち病菌の種子での野外越冬と育苗期感染病斑の葉いもち発生期への伝染源. 日植病報51: 66 (講要).
- Suzuki, F., Yamaguchi, J., Koba, A., Nakajima, T. and Arai, M. (2010) Changes in fungicide resistance frequency and population structure of *Pyricularia oryzae* after discontinuance of MBI-D fungicides. Plant Dis. 94: 329-334.
- 高橋直子・富永朋之・藤澤由美子・岩館康哉 (2010) 岩手県におけるMBI-D耐性イネいもち病菌の発生拡大要因の解析. 北日本病虫研報61: 9-13.
- 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.
- 安田伸子 (2015) イネの葉いもち発病抑制に対する量的抵抗性遺伝子の組合せ効果: 量的抵抗性遺伝子の集積利用を目指して. 植物防疫69: 645-648.
- 吉野嶺一 (1979) いもち病菌の侵入に関する生態学的研究. 北陸農試研報22: 163-221.

(2022年11月24日受理)