

## イネいもち病菌飛散胞子の隣接試験区からの移入が発病に及ぼす影響の 格子モデルによる解析

石川 浩司<sup>1,2</sup>・黒田 智久<sup>1,2</sup>・岩田 大介<sup>1</sup>

Kouji ISHIKAWA, Tomohisa KURODA, Daisuke IWATA:

Evaluation of the effect of spore migration of rice blast fungus from adjacent test plots on incidence of  
the disease by a lattice model

小規模な試験区間でのイネいもち病菌飛散胞子の移入・移出が発病抑制効果の評価に与える影響を、マルチラインをモデル化して解析した。解析には仮想空間のイネ群落で胞子飛散により葉いもちが病勢進展する格子モデルを用いた。親和性品種単植区と混植区を含む3区3反復の試験区をラテン方格法で配置した場合と、ラテン方格の9つの試験区を全て単一の混植比とした場合の発病抑制効果を比較した。ラテン方格で配置した場合、単一に比べ発病抑制効果の評価基準となる単植区の病斑は少なく、混植区の病斑は多くなった。小規模試験では発病抑制効果が低く評価され、その影響は発病の少ない試験区ほど大きいことが明らかとなった。

Key words: rice, blast, *Pyricularia oryzae* Cavara, migration, lattice model

### 緒 言

いもち病（病原菌*Pyricularia oryzae* Cavara）はイネの重要病害であり、その被害を抑制するため多くの圃場で薬剤防除が行われ、一部の品種ではイネの持つ真性抵抗性や圃場抵抗性の利用が実用化されている。これらの防除技術の発病抑制効果は1区数十m<sup>2</sup>程度の小規模な圃場試験を実施し、無処理区の発病程度を基準に評価されることが一般的である。いもち病は飛散した胞子により空気伝染するため、隣接する試験区間で菌の移入・移出が起これば発生量に影響していると考えられる。しかし、試験区内の感染と飛散胞子による移入（以下、移入）による試験区外からの感染は、通常の出発調査では区別できない。移入の影響を評価するにはDNAによる個体識別が可能な菌株を伝染源として増殖させ、採集した多数の菌株を用いてDNA配列の違いによる個体識別を行う試験が必要だが、その報告はない。このように多大な労力が必要などの理由で実際の試験実施が困難な問題の解析にはシミュレーションによる検討が有効と思われる。

いもち病の発病抑制技術の1つであるマルチラインは、イネの持つ真性抵抗性を利用していもち病の発病を抑制する方法であり、新潟県は2005年に「コシヒカリ新潟BL」（石崎, 2010）を約9.4万haに導入した。小規模な圃場試験で評価されたマルチラインの発病抑制効果は理論値よりも低いと報告され（芦澤, 2007; 石川ら, 2021a), 石川ら (2021a) はその差を2.4~5.6倍としている。これは解析に使用した理論モデルで考慮されていない要因があるため、芦澤 (2007) はこの差が自己感染比率によるものと推定した。しかし、種子混合されたマルチラインの株内感染における自己感染比率は芦澤が推定したほど高くなく、自己感染比率で理論値と圃場試験の差を説明することは難しい（石川・黒田, 2021）。このため、発病抑制効果の圃場試験と理論値の差がどのような要因で生じたかは未解明のままとなっている。

マルチラインにおけるいもち病の発病抑制の仕組みは、いもち病菌の個体群動態の結果であるレース頻度と密接な関連がある。したがって、未解明な発病抑制要因が存在すればマルチラインにおけるレース頻度の予測精度に

<sup>1</sup>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

<sup>2</sup>現:新潟県農業総合研究所 Niigata Agricultural Research Institute, 857 Nagakura-cho, Nagaoka, Niigata 940-0826  
E-Mail: ishikawa.koji2@pref.niigata.lg.jp

も影響する。Mundt (2002) はマルチラインの圃場試験では比較の為に設置された単植区の影響で発病抑制効果が低下し、その程度は試験区の大きさや風の状況により変動することを指摘している。マルチラインの発病抑制効果を評価した試験の多くは、1圃場内を複数の小面積の試験区に分け、親和性品種と非親和性品種の構成比の異なる試験区と、比較の為に親和性品種の単植区を設けて行われている(芦澤, 2007; Nakajima *et al.*, 1996; 進藤・細野, 1989)。したがって、圃場試験での発病抑制効果の値とその理論値との差には、発病の多い単植区から発病の少ない混植区への移入が影響している可能性がある。

そこで、生態学分野で利用されている空間構造を明示した格子モデル(巖佐, 1998)によるシミュレーションを行い、小規模の圃場試験において隣接する試験区間の移入・移出が発病抑制効果に与える影響を検討した。

## 材料および方法

### 1. 葉いもちの病勢進展モデル

演算にはいもち病菌の胞子がイネ株間を伝染勾配に従って拡散しながら葉いもちが病勢進展する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胞子が生じた場合、それらは新たな感染に関与しないととした。

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、最上位展開葉の一つ下位の葉位に存在する病斑から飛散した胞子により、最上位展開葉のみが感染可能とした。

株内感染によって第*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。

$$L_{k,i,j} = L_{k-1,i,j} A_{i,j} S_k IR_0 \quad (\text{式1})$$

[*k*: 演算時最上位展開葉の葉位 ( $13 \geq k \geq 8$ ),  $L_{k,i,j}$ : 第*i*条第*j*株格子の株の葉位*k*上の病斑数,  $A_{i,j}$ : 分布するレースに親和性の系統の第*i*条第*j*株格子の株における親和性割合 ([0, 1.0]の間の実数),  $S_k$ : 葉位*k*の感受性指数 ([0, 1.0]の間の実数),  $I$ : 侵入率比 ([0, 1.0]の間の実数),  $R_0$ : 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]

株外感染によって第*i*条第*j*株の葉位*k-1*にある病斑を伝染源として、第*i<sub>1</sub>*条第*j<sub>1</sub>*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。

$$L_{k,i_1,j_1} = L_{k-1,i,j} A_{i_1,j_1} S_k IR_0 a e^{bD}/51.7575 \quad (\text{式2})$$

[*k*,  $L_{k,i,j}$ ,  $A_{i,j}$ ,  $S_k$ ,  $I$ ,  $R_0$ は式1と同じ。a, bは伝染勾配を算出する指数関数式の定数で、距離別に当てはめる。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)]

式1を用い伝染源が存在する株、式2を用い伝染源が存在する株以外の全株についてそれぞれの病斑数を算出した。また、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よる感染について同様の計算を行い、それぞれの伝染源に起因する病斑数を積算した。

演算は条数・株数、条間・株間の距離、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)、親和性割合  $A_{i,j}$ 、葉の葉位別感受性指数  $S_k$ 、侵入率比  $I$ 、病斑基本増殖数  $R_0$ を設定し行った。

演算結果は世代別に各株の株あたり病斑数として出力した。

### 2. モデルによる演算

親和性品種と非親和性品種の混植比(以下、混植比) 1:0, 1:1, 1:3の試験区を3反復でラテン方格法によって配置した場合(以下、ラテン方格)と、ラテン方格の9つの試験区を全て単一の混植比とした場合(以下、単一)とを比較した(第1図)。演算は、条間30cm, 株間18.6cmとした41条×92株内に13条×30株(約22㎡)の試験区を9区設け、それぞれの試験区間を1条または1株空けた条件(堀ら, 2003)と、条間22.5cm, 株間22.5cm

1:1	1:3	1:0	1:0	1:0	1:0
1:3	1:0	1:1	1:0	1:0	1:0
1:0	1:1	1:3	1:0	1:0	1:0

ラテン方格

1:0	1:0	1:0	1:0	1:0	1:0
1:0	1:0	1:0	1:0	1:0	1:0
1:0	1:0	1:0	1:0	1:0	1:0

単一

第1図 ラテン方格と単一における試験区の配置

ラテン方格は3区全ての病斑数を集計した。単一は混植比1:0の場合を例示し、大字の区で病斑数を集計した。区の位置の違いによる影響を避けるため、ラテン方格で1:0の区が配置された区を集計対象とした。

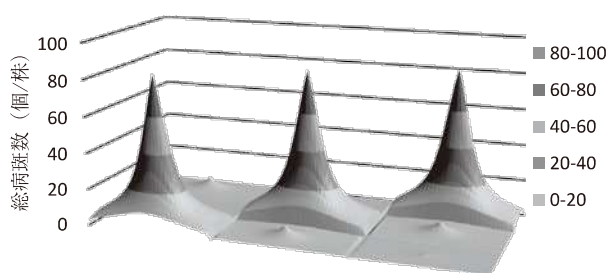
とした132条×132株内に44条×44株（100㎡）の試験区を9区設けた条件（芦澤，2007）で行った。

演算は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，第8～13葉への感染について行った。したがって，演算中に6世代の病斑が増殖するものとした。マルチラインで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，混植比1：0，1：1，1：3の区の初期伝染源はそれぞれ1，0.5，0.25個とし，ラテン方格法で配置された各試験区の中央株の第7葉に配置した。混植比1：0，1：1，1：3の親和性割合 $A_{i,j}$ はそれぞれ1.0，0.5，0.25とした。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， $S_8 \sim S_{13}$ をそれぞれ，1，0.357，0.064，0.031，0.009，0.009とした。本研究では病勢進展が異なる条件での検討を行わないため，侵入率 $I$ は最大値である1.0の定数とした。1世代あたりの病斑基本増殖数 $R_0$ は，イネの葉齢が若く感受性の高い時期の発病事例（小林，1984）などから群落の病斑数が1回の増殖で50倍程度となるよう，予備的に演算を行い5と設定した。予備的な演算は病斑基本増殖数 $R_0$ の値を変え，25条×25株，一般的な栽植密度である条間30cm，株間18.6cm，親和性割合 $A_{i,j}$ 1.0，葉の葉位別感受性指数 $S_k$ 1.0の条件で行った。なお，演算に確率的要素がないため，演算回数は各試験条件の設定につき1回とした。

演算で算出された試験区内の病斑数を葉位別に集計し，全葉位の病斑数を合計して株あたりの平均総病斑数を算出した。通常，圃場試験では試験区の境界近くは発病調査の対象としないため，モデルの演算結果の集計はそれぞれの試験区の端から約1mまでの株を対象から除外した。1区約22㎡では3条，5株を除外し140株（7条×20株），100㎡では5条，5株を除外し1156株（34条×34株）の病斑数を集計対象とした。また，単一の病斑数は，ラテン方格で1：0，1：1，1：3が配置された試験区で，境界近くの株を除外したラテン方格と同じ位置の株を集計対象とした（第1図）。

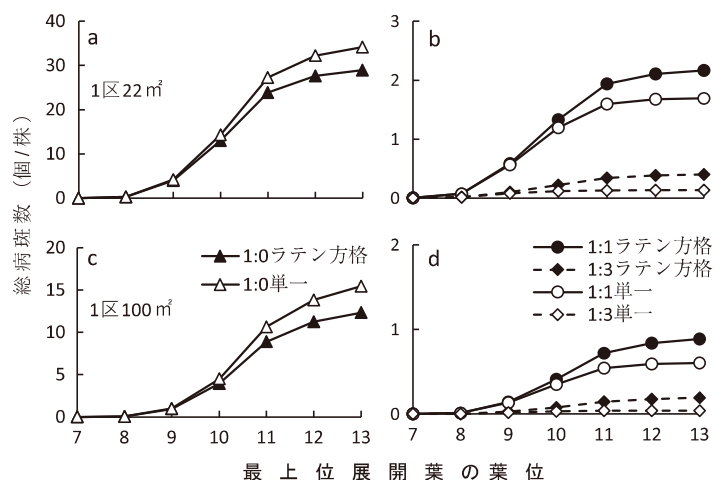
## 結果

第2，3図に病斑数の演算結果を示した。混植比1：0の試験区の病斑数は，試験区面積・栽植密度が異なる2



第2図 格子モデルによる演算結果の1例

ラテン方格による試験区22㎡の演算結果で，区の配置は第1図と同じ。総病斑数は第7～13葉の病斑数の合計値。凡例は総病斑数の範囲を示す。



第3図 隣接区からの飛散胞子の移入が病斑数に及ぼす影響

a, b: 1区22㎡（13条×30株，条間30.0cm，株間18.6cm）。  
c, d: 1区100㎡（44条×44株，条間22.5cm，株間22.5cm）。  
処理区の配置は，第1図を参照。

つの条件ともに、ラテン方格に比べ単一で多く、両者の病斑数の差は葉齢が進むに従って大きくなった（第3図a, c）。混植比1:1, 1:3の試験区の病斑数は1:0とは逆に、単一に比べラテン方格で多く、1:0と同様に両者の病斑数の差は葉齢が進むに従って大きくなった（第3図b, d）。ラテン方格の第13葉における総病斑数は、1区22㎡では1:0で単一の0.8倍、1:1で1.3倍、1:3で3.0倍、1区100㎡では1:0で単一の0.8倍、1:1で1.5倍、1:3で5.0倍となり、1:3で1:1よりラテン方格と単一の差が大きかった。試験区面積・栽植密度が異なる2つの条件では、試験区面積の大きい方がラテン方格と単一の差がやや大きかった。

第1表にそれぞれの演算条件における病斑数の、混植比1:0の病斑数に対する割合を示した。この値は混植による発病抑制効果に相当する。理論値は、1:1, 1:3の親和性品種が1:0のそれぞれ1/2, 1/4であるため、1:1では第7葉1/2, 第8葉1/4, 第9葉1/8といもち病菌の世代が進む毎に1/2の累乗に、1:3では同様に1/4, 1/16, 1/64と1/4の累乗となる。単一における第7葉から第13葉までの病斑数の1:0に対する割合はほぼ理論値に近い値となった。理論値と差が生じたのは、区の境界近くを集計から除外したため、除外した株も含め全株の病斑数で算出すると理論値と同じ値となった（データ略）。ラテン方格における1:1の22㎡では1/2, 1/4, 1/7, 1/12, 1/18, 1/22, 1/24, 100㎡では1/2, 1/4, 1/7, 1/11, 1/16, 1/20, 1/22, 1:3の22㎡では1/4, 1/15, 1/44, 1/78, 1/90, 1/89, 1/85, 100㎡では1/4, 1/14, 1/36, 1/61, 1/72, 1/73, 1/72と理論値と異なり、葉齢が進むほど理論値との差は大きくなった。

第7～13葉の総病斑数の1:0に対する割合は、1:1の単一では22㎡で1/20, 100㎡で1/26, ラテン方格では22

㎡で1/13, 100㎡で1/14, 1:3の単一では22㎡で1/255, 100㎡で1/395, ラテン方格では22㎡で1/73, 100㎡で1/64であった。単一とラテン方格では1:1で1.5倍, 1.9倍, 1:3で3.5, 6.2倍の違いがあった。

## 考 察

Mundt (2002) は、マルチラインの発病抑制は希釈の効果が大きな割合を占めており、マルチラインの試験では比較のために設置されている親和性品種の単植区の影響を大きく受けるとしている。本研究の格子モデルによる解析でも、この指摘と同様に発病の多い単植区からの移入によって混植区の病斑数が、単植区が混植区に隣接しない場合より多くなることが示された。また、発病抑制効果を評価する基準となる単植区の病斑数が、単植区より病斑数が少ない混植区の影響で少なくなることが明らかとなった。圃場試験での発病抑制効果に相当する病斑数の混植比1:0に対する割合は、ラテン方格では葉齢の進展に伴い、理論値との差が大きくなった（第1表）。これは、葉齢が進むほど混植比の異なる試験区間の発病程度の差が大きくなり、移入による病斑数の影響が大きくなるためと考えられる。また、第13葉までの総病斑数の、単植区に対する混植区の比はラテン方格と単一では、1:1で1.5～1.9倍, 1:3で3.5～6.2倍異なり、ラテン方格で発病抑制効果が低く評価された（第1表）。1:3の区で1:1より移入の影響が大きいのは、区内の病斑数が少ないほど試験区外からの移入の影響が相対的に大きくなるためと考えられる。

マルチラインの発病抑制効果を評価する圃場試験では、非親和性品種の単植区や非親和性品種の種類を異ならせた混植区等が設定されている場合がある。その場合には

第1表 各演算条件における病斑数の混植比1:0に対する割合

混植比	区の配置	面積	1:0に対する病斑数の割合 <sup>a)</sup>							
			7葉	8葉	9葉	10葉	11葉	12葉	13葉	13葉までの総病斑数
1:1	単一	22㎡	1/2	1/4	1/8	1/16	1/32	1/64	1/129	1/20
		100㎡	1/2	1/4	1/8	1/16	1/32	1/64	1/129	1/26
	ラテン方格	22㎡	1/2	1/4	1/7	1/12	1/18	1/22	1/24	1/13
		100㎡	1/2	1/4	1/7	1/11	1/16	1/20	1/22	1/14
	理論	1/2	1/4	1/8	1/16	1/32	1/64	1/128	-	
1:3	単一	22㎡	1/4	1/16	1/64	1/256	1/1026	1/4111	1/16473	1/255
		100㎡	1/4	1/16	1/64	1/254	1/1014	1/4049	1/16179	1/395
	ラテン方格	22㎡	1/4	1/15	1/44	1/78	1/90	1/89	1/85	1/73
		100㎡	1/4	1/14	1/36	1/61	1/72	1/73	1/72	1/64
	理論	1/4	1/16	1/64	1/256	1/1024	1/4096	1/16384	-	

a) 各演算条件における病斑数を、同じ区の配置の混植比1:0の病斑数で除して求めた。

本研究より親和性品種単植区の影響が小さくなると推定される。このため、実際にどの程度の影響があったかはそれぞれの試験により異なるものの、小規模な圃場試験ではマルチラインの発病抑制効果が過小に評価されている可能性が高いと考えられる。

本研究の解析では、第13葉までの総病斑数で評価した理論値と小規模試験の発病抑制効果は1:1で1.5~1.9倍、1:3で3.5~6.2倍異なっており(第1表)、石川ら(2021a)の圃場試験と病勢進展モデルとの差2.4~5.6倍に近かった。

理論値と差が生じる別の要因として、種子混合による各株の品種構成割合の不均一性がある。種子混合して移植栽培されたマルチラインでは各株の品種構成割合が確率的に決定される。このため、親和性品種の構成割合が高い株が存在し、その影響で各株の品種構成割合が均一の場合より病斑数が多くなる。その増加割合は混植比1:3の4世代病斑では20~30%とされている(石川ら, 2010)。

また、発病抑制効果の理論値はいもち病菌の世代毎に算出されるのに対し、圃場試験では世代別の調査は行われておらず、より発病抑制効果の低い前の世代の発病も含め調査されており、圃場試験の発病抑制効果が低く算出されてしまう。さらに、イネの生育が進むと葉身がいもち病に抵抗的になり病勢が停滞する。このため、発病抑制効果の高い新しい世代の病斑が群落全体の病斑に占める割合が低くなることも、圃場試験で発病抑制効果が低く評価される要因となっていると考えられる。本研究の単一における混植比1:1では第13葉の発病抑制効果は22㎡, 100㎡ともに1/129だが、第13葉までの総病斑数では1/20, 1/26, 1:3では第13葉は1/16473, 1/16179, 総病斑数は1/255, 1/395となっており、両者には大きな差が認められる(第1表)。

小規模試験における発病抑制効果の値とその理論値との差は、本研究で明らかとなった隣接試験区からの菌の移入、種子混合による影響(石川ら, 2010)、圃場試験の発病調査の方法および生育後半の病勢の停滞で概ね説明が可能である。したがって、マルチラインの菌動態に大きく影響する未知の要因は存在しないと考えられる。

試験区面積の異なる2条件で演算を行ったが、総病斑数は1区面積100㎡の方が少なかった(第3図)。これは、両条件とも伝染源を各区1個としたため、単位面積当たりの伝染源量が1区面積22㎡より少なくなったためと考えられる。試験区面積以外の演算条件が異なるため、本

研究では試験区の大きさの違いによって、移入の影響がどの程度異なるかは検討できないと考えられる。これを明らかにするには、単位面積当たりの伝染源量を揃え、その配置を確率的に決定し、多数回の演算を行う検討が必要と思われる。

本研究では発病抑制効果の仕組みが明らかとなっているマルチラインをモデル化して、小規模試験における菌の移入・移出の影響を解析した。殺菌剤の効果試験など他の発病抑制技術の評価を小規模試験で行う場合も、マルチラインの試験と同様に隣接試験区からの移入・移出の影響を受けると推定される。石黒(2001)は数種殺菌剤の作用特性をモデル化して葉いもちの病勢進展モデルBLASTL(橋本ら, 1984)に組み込み、演算結果を圃場における薬剤防除試験の結果と比較し、良好な結果が得られたとしている。殺菌剤やその他の防除手段についても、本研究で行ったように作用特性をモデルに組み込めば、小規模試験における移入・移出の影響を推定し、それぞれの防除手段本来の発病抑制効果を評価できる可能性がある。

## 謝 辞

新潟県農業総合研究所樋口泰浩専門研究員には、モデルのプログラムの操作性向上にご協力いただいた。この場を借りて深く御礼申し上げます。

## 引用文献

- 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. 東北農試研報108:1-46.
- 原澤良栄・堀 武志・小湯慶司・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.
- 橋本 晃・平野喜代人・松本和夫(1984) シミュレーションによる葉いもちの発生予察に関する研究. 福島農試特研報2:1-104.
- 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する要因. 日植病報69:268(講要).
- 石黒 潔(2001) シミュレーション・モデルを用いたイネいもち病(葉いもち)防除法の改善. 東北農試研

- 報99：1-110.
- 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).
- 石川浩司・堀 武志・黒田智久・佐々木行雄 (2021a)  
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. 北陸病虫研報70：27-31.
- 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.
- 石川浩司・黒田智久 (2021) イネいもち病菌の株内感染.  
北陸病虫研報70：41-46.
- 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.
- 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.
- Nakajima, T., Sonoda, R and Yaegashi, H. (1996) Effect  
of a multiline of rice cultivar Sasanishiki and its  
isogenic lines on suppressing rice blast disease.  
Ann.Phytopathol. Soc. Jpn. 62：227-233.
- 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.
- 進藤敬助・細野 修 (1989) 多系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.
- Mundt, C. C. (2002) Use of multiline cultivars and  
cultivar mixtures for disease management. Annu.  
Rev. Phytopaol. 40：381-410.
- 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.
- (2023年1月11日受理)
-