

日本における水稻の病害抵抗性育種

守 中 正^{*}

1. イネいもち病抵抗性の育種

日本におけるいもち病抵抗性育種の歴史は、日本在来品種の選抜・純系淘汰・人工交配に始まり、陸稲戦捷の抵抗性さらに外国稲の抵抗性の導入、高度抵抗性品種罹病化後の圃場抵抗性の重視、同質遺伝子系統・多系品種の育成のように、幾つかの段階を経てきた。最近では、圃場抵抗性の安定性について見直しがなされている。

表1はイネいもち病抵抗性育種の発展の概要をまとめたものである。

表1 イネいもち病抵抗性育種の変遷

Table 1. Changes in the Breeding Methods for Rice Blast Resistance

抵抗性育種の動き	方法・材料等	育成された主要品種
日本在来品種による育種	選 抜 純系淘汰 人工交配	亀山, 愛国, 関山 陸羽20号 農林6号, 農林8号 陸羽132号, 農林17号
陸稲戦捷の抵抗性ご利用	人工交配 (愛媛1923~) 人工交配・育成 (愛知1924~)	田戦捷, 真珠, 双葉, 秀峰, 綾錦, ほまれ錦, 銀河, 秋晴
日本型中国イネの抵抗性の利用	高度抵抗性の導入 荔支江, 杜稻, 北支太米	クサブエ, ユーカラ, テイネ, 千秋楽, マンゲツモチ, カグラモチ, サンプク, ツユアケ, アキシノモチ, タカサゴモチ, 鈴風, 峰光
インド型外国イネの抵抗性の利用	不稔現象の解明 差し交雑 Tadukan, Zenith, C025	Pi No.1~5, シモキタ, トサセンボン, サトミノリ, フクニシキ, フジヒカリ, とりで1号, とりで2号
高度抵抗性品種罹病化後の育種	抵抗性遺伝子分析 いもち病菌レースの判別 圃場抵抗性の集積	圃場抵抗性の強い品種 トヨニシキ, ヒデコモチハウレイ, ヤマユタカ, サチミノリ, ハツコガネ, コガネヒカリ
いもち病菌レース変動の対応と多系品種の利用	混合栽培 同質遺伝子系統の育成 マルチラインの育成	関東 I L 1~14号 (日本晴) 東北 I L 1~9号 (ササニシキ) M 1~23 (北海241号)
圃場抵抗性の安定性の検討	圃場抵抗性の菌系による変動	
バイオテクノロジーの応用	異種遺伝子の導入 細胞融合, プロトプラスト, 不稔緩和遺伝子の利用	

* 研究技術情報官、熱帯農業研究センター調査情報部 〒305 つくば市大わし1-2

1960年代に外国稲のいもち病抵抗性遺伝子を導入した高度抵抗性品種が各地で罹病化し、この現象はいもち病抵抗性育種関係者に大きな衝撃を与えた。

これに対応して農林省は1966年から3ヵ年の特別研究として「抵抗性品種のいもち病激発の育種的対応に関する基礎的研究」を実施した。この研究では、品種の抵抗性の変動、いもち病菌レースの生成と競合、抵抗性の遺伝、圃場抵抗性の解析と検定法、穂いもちの抵抗性検定法、抵抗性因子導入材料等が課題となった。抵抗性遺伝解析では、7種の主働遺伝子対が明らかとなり、レースの反応によって日本の主要水稲品種は12の反応型に類別された。また、多数の品種の圃場抵抗性の強弱が明らかにされた。この特別研究を契機として、真性抵抗性—圃場抵抗性、質的抵抗性—量的抵抗性、特異的抵抗性—非特異的抵抗性、垂直抵抗性—水平抵抗性等、用語の概念の整理が行われた。

1976年に YAMADA *et al.* が真性抵抗性遺伝子を1つだけ持つ品種から、新しい判別品種を選定し、いもち病菌レースの新しい命名法を提案した。抵抗性の遺伝分析は、清沢（1974）によって進められ、現在では12種の抵抗性遺伝子対が見出されており、ほとんどの日本のイネ品種は真性抵抗性の推定遺伝子型により分類されている。

1977年から1981年までの5年間、「水稲いもち病抵抗性の向上と安定技術の確立」の課題で新しい視点から抵抗性育種の技術体系を構築するため特別研究が実施され、圃場抵抗性の遺伝分析、圃場抵抗性検定法、育種素材の探索、抵抗性遺伝子の集積、耐病性の安定性、レース分布変動の制御等が取り上げられた。この研究では、改良イネ陸稲及び畑栽培水稲の持つ高水準圃場抵抗性の検出、外国菌系によるヤマビコ・黄金錦の圃場抵抗性逆転現象の発見、真性抵抗性品種と非真性抵抗性品種の混合栽培の効果、同質遺伝子系統の育成その他の成果を得た。

以上のように高度抵抗性品種罹病後の育種は真性抵抗性を明らかにし、圃場抵抗性を集積することに目標がおかれてきた。東（1981）の調査によると、新しく育成された品種は古い品種に比べて圃場抵抗性が向上している。一方、圃場抵抗性も菌系によって変動するとの報告（柚木ら, 1970）があり OU（1979）は日本の圃場抵抗性の存在に疑問を提起していた。

上述のように IKEHASHI（1981）は日本の菌系とフィリピンの菌系により、日本で圃場抵抗性の強いヤマビコと黄金錦、同じく弱い農林29号とコシヒカリで抵抗性の逆転現象であることを認め、圃場抵抗性の考え方に再検討の余地があることを指摘した。江塚・鳥山（1987）はこれらの問題を上げ、圃場抵抗性は従来考えられていたほどには安定したものではなく、条件が大きく異なれば変動することがありうるが、これまでの実績をみると現在の圃場抵抗性重視の育種方針を変更する必要はないとしている。なお、圃場抵抗性の菌系による変動の有無については、植物病理学的な解明を要する問題が残されており、現在その研究が農業研究センター等で進められている。

また、最近ではバイオテクノロジーの手法を取り入れた育種が課題となっている。

2. イネ白葉枯病抵抗性の育種

白葉枯病抵抗性品種としては、滋賀関取11号に由来する全勝26号、ハウヨク、コクマサリ、シ

ラヌイ、レイハウ、あそみのり等、庄兵衛由来の黄玉、黄穰等、高農35号由来の農林27号、アサカゼ、ニシカゼ等、Lead Rice 由来の70X-42等、早稲愛国3号由来の中国45号、中系314等が育成されてきた（江塚・坂口、1979）。

久原ら（1958）は抵抗性品種アサカゼの罹病化を報告し、その原因はアサカゼに病原性を示す菌の系統によるとした。草葉ら（1958）も黄玉と旭について菌株によって両品種を侵すものと、旭のみを侵すものがあることを認めた。こうして白葉枯病菌に病原性の異なる菌系があり、抵抗性育種においてイネと菌系との関係を明確にする必要のあることが認識されるに至った。

イネと白葉枯病菌との相互反応による品種と菌系の分類は多くの研究者によって行われたが、高坂（1969）は既往の報告の整理し、金南風、黄玉、Rantai Emas、早稲愛国の4品種群と第I～III菌系群に類別することを提案した。EZUKA and HORINO（1974）は来歴の異なるイネ149品種に病原性の異なる菌系を接種して、高坂の方式に従って分類し、既知の3菌系群いずれにも抵抗性を示す早稲愛国群品種の育成が重要であることを強調した。

YAMAMOTO *et al.*（1977）は第IV及び第V群菌とJava品種群を、HORINO and HARTINI（1978）は第IV群菌を山田ら（1979）はElweeおよびHeen Dikwee品種群をそれぞれ追加した。最近、野田ら（1987）は新しい菌群（仮称第VII菌群）の存在を報告した。（表2参照）

日本の白葉枯病系に対するイネの抵抗性遺伝分析については、坂口（1969）がXa-1およびXa-2をEZUKA *et al.*（1975）は同じくXa-1とXa-2およびXa-wを、OGAWA *et al.*（1978）はそれらのほかにXa-Kgを報告した。これをまとめると表3のようになる。

フィリピンでは国際交流課稲研究所（IRRI）の研究者らによって、Xa-4、Xa-5、Xa-6、Xa-7、Xa-8、Xa-9、Xa-10、Xa-11の遺伝子が同定されている。そのほか、インド、スリランカでも抵抗性遺伝子分析の結果が報告されている。

白葉枯病においても、いもち病の場合と同様に主働遺伝子による抵抗性育種だけでなく圃場抵抗性を利用することが重要である。圃場抵抗性の検定方法には針接種、剪葉接種、浸漬接種等が目的に応じて利用されている。圃場抵抗性は多くの場合ポリジーン支配と考えられており、雑種集団においては、はっきりした分離比が認められない。したがって、育種上の遺伝子を集積する手法が難しいとされている。

松本ら（1977）は白葉枯病圃場抵抗性検定法について、さらに佐藤（1978）は圃場検定の方法と抵抗性の遺伝様式について報告した。それは検定品種を接種苗で取り囲む方法であそみのりのような抵抗性も検出できる。また、あそみのりの抵抗性遺伝様式は抵抗性弱品種との交配後代の抵抗性が連続的に変わることから、西海59号と西海85号に由来するポリジーンによる可能性が高いとしている。

熱帯農業研究センター（TARC）と国際稲研究所（IRRI）は1982年からイネ白葉枯病の共同研究を実施している。研究課題は、①国際判別品種の育成、②判別品種の遺伝分析、③白葉枯病菌レースとイネ品種の特異反応の解明、④水平抵抗性の検定法、である。熱帯農業研究センターでは、小川、山元、加来が担当し着実に成果をあげている。すなわち、既知の全白葉枯病

表2 イネ品種と白葉枯病菌系の相互反応
Table 2. Interaction between Rice Varieties and Bacterial
Groups in Bacterial Leaf Blight

品 種 群	代 表 的 な 品 種	菌系群に対する反応						
		I	II	III	IV	V	VI	VII*
金 南 風 群	金南風, 十石, 農林37号	S	S	S	S	S	S	S
黄 玉 群	黄玉, 全勝17号, 農林27号	R	S	S	S	R	R	S
Rantai Emas 群	Rantai Emas 2, Te-tep, Nigeria 5	R	R	S	S	R	S	R
早 稲 愛 国 群	早稲愛国3号, 中国45号, Lead Rice	R	R	R	S	S	R	S
Java 群	ジャワ No.14, Amareriyo, 姫系16号	R	R	R	S	R	R	S
Elwee 群	Elwee, IR2071-636-5-5, Dikwee	S	R	R	S	R	?	?
Heen Dikwee 群	Heen Dikwee-1, M 104, M 304	S	R	R	S	S	?	?

高坂(1969), YAMAMOTO et al. (1977), HORINO et al. (1978), 山田ら(1979), 野田ら(1987)から作成。

* 仮称(野田ら, 1987)

表3 日本において確認されているイネ白葉枯病
抵抗性主働遺伝子

Table 3. Major Genes for Resistance to Bacterial Leaf Blight of Rice Identified in Japan

品 種	抵抗性遺伝子型
金 南 風	+
黄 玉	<i>Xa-1, a-kg</i>
Rantai Emas 2	<i>Xa-1, Xa-2, (Xa-kg)^{a)}</i>
早稲愛国3号	<i>Xa-w</i>
Jawa No. 14	<i>Xa-1^{b)}, Xa-w^{b)}, Xa-kg^{b)}</i>

OGAWA, MORINAKA, FUJII, and KIMURA (1978)による

a) (): 未確認

b) またはその複対立遺伝子か, それと密接に連鎖する遺伝子

菌系に感受性の品種 IR24 と密陽 23 号、中度感受性のトヨニシキを反復親として near isogenic line の育成が進みつつある。また、熱帯アジア各国産白葉枯病菌の病原性の検定、量的抵抗性の検定、感染型と抵抗性遺伝子との関係の検討等が行われている。

3. イネ縞葉枯病抵抗性の育種

イネ栽培時期の早期化にともない1955年以降西南暖地各地で縞葉枯病の発生が急増に増加し

た。山口ら (1965) は圃場検定によって、日本陸稲及び外国稲に多くの縞葉枯病抵抗性品種を見出したが、日本水稻に抵抗性品種は見出されなかった。これ等の知見をもとに縞葉枯病抵抗性を日本水稻に導入する育種が、1962年に中国農業試験場で始められた。

桜井ら (1963, 1964, 1965) はイネ縞葉枯ウイルス保毒ヒメトビウソカ的大量飼育法を開発し、その保毒虫を用いてイネ幼苗に接種し、抵抗性を調べる「幼苗検定法」を確立した。この方法によって多数の品種・系統の抵抗性スクリーニングが能率よく進められた。中国農業試験場にはいもち病抵抗性育種材料として、外国稲を1回親とし日本水稻を戻し交配した系統が保存された。それらの中から縞葉枯病抵抗性を示す系統が見出され、St No. 1 及び中国31号と命名された。この2系統はパキスタンの品種 Modan に農林8号を戻し交配した姉妹系統である。1972年、St No. 1 を抵抗性親とした実用品種ミネユタカが育成された。その後、St No. 1、中国31号あるいはそれら由来する系統を母体とする育種が幾つかの農業試験場で続けられ、表4に示すように多数の優良品種が育成された。

表4 1987年までに育成されたイネ縞葉枯病抵抗性品種
Table 4. Resistant Varieties to Rice Stripe Virus Bred before 1987

品種名	両親組み合わせ	縞葉枯病抵抗性 遺伝子源	育成機関	育成年	奨励品種 採用県	他病害抵抗性 遺伝子
ミネユタカ①	St No. 1/幸風	Modan	中国農試	1972	大分、徳島	
むさしこがね②	玉系56号/愛知21号	Modan	埼玉農試	1981	埼玉	
ひめみのり③	ミネユタカ/サトミノリ⑤	Modan	愛媛農試	1981	愛媛	いもち病 $Pi-ta^2$
星の光	青い空/コシヒカリ⑨	Modan	愛知総農試	1982	栃木	
青い空	愛知6号/ニホンマサリ⑩	Modan	愛知総農試	1983	茨城、群馬	
灘錦	山田錦/中国31号	Modan	兵庫農総センター	1983	兵庫	いもち病 $Pi-k^h$ and/or $Pi-f?$
アケノホシ④	中国55号/KC 89	IR8 and/or Modgo	中国農試	1984		いもち病 $Pi-k$ 座の遺伝子
たまみのり⑤	玉系56号/愛知21号	Modan	埼玉農試	1984		
タマホナミ⑥	関系715/2*日本晴	Modan	農研センター	1985	埼玉	
月の光	黄金晴//青い空/北陸103号	Modan	愛知総農試	1985	愛知	いもち病 $Pi-f$
ホシユタカ⑦	中国55号/KC 89	IR8 and/or Modgo	中国農試	1987		いもち病 $Pi-i, Pi-k$

①峰豊, ②武蔵黄金, ③姫稔, ④暁星, ⑤玉稔, ⑥玉穂波, ⑦星豊, ⑧里稔, ⑨越光, ⑩日本優

1977年以降関東地方と近畿地方の一部で、再び縞葉枯病の発生が増加したが、「むさしこがね」(埼玉農試育成)、「星の光」(愛知総農試育成)その他が抵抗性品種として、ただちに普及に移された。これは縞葉枯病の発生が減少していた時期に各農業試験場が縞葉枯病抵抗性育種をたゆまず続けていた成果である。

縞葉枯病抵抗性の遺伝分析は、鷺尾ら (1968) によって行われた。すなわち、StNo. 1 及び中国31号の抵抗性遺伝子はその親 Modan の持つ S_2^1 であり、日本陸稲の抵抗性は強調遺伝子 S_4 と作用遺伝子 S_2 の2個の補足遺伝子であると考えられている。日本陸稲の抵抗性は2遺伝子支配であ

るため形質の固定がややむずかしく、実用品種の育成には至っていない。これまでの実用品種は、姉妹品種であるアケノホシとホシユタカを除いて、いずれも抵抗性遺伝子 S_b^1 によるものである。同一の遺伝子源に由来する抵抗性品種に偏ることは、もし抵抗性転落現象が起こった場合には非常に危険である。遺伝子 S_b^1 と S_b^2 の利用、 S_b^1 と S_b^2 の結合、さらに異なる抵抗性遺伝子を見つけることが今後の重要な課題である。

縞葉枯病抵抗性の検定法は圃場検定・幼苗検定ともイネの発病をまって判定する。従ってある程度の日数と場所を必要とする。最近大村（1985）はイネ縞葉枯病ウイルスの血清診断についてラテックス凝集反応法と酵素結合抗体法（E L I S A法）の利用法を報告し、さらに TAKAHASHI *et al.*（1987）は迅速・簡便な E L I S E法を開発した。このような新しい手法を応用することによって、抵抗性の検定は従来の方法より早く、簡便にできるようになると思われる。

4. その他のイネ病害抵抗性

イネ萎縮病抵抗性中間母体がツマグロココバイ抵抗性と関連して育成されている。ツマグロ病抵抗性育種は熱帯農業研究センターの長期在外研究員がマレーシアにおいて共同研究を実施中である。（表5、表6参照）

表5 イネ萎縮病・ツマグロココバイ抵抗性品種・系統

Table 5. Resistant Varieties to Rice Dwarf Virus and Rice Green Leafhopper

品 種 名	両 親 組 合 せ	抵抗性遺伝子源	育 成 機 関	育成年	系 統 名
中間母本農2号	pe-Bi-Hun/関東98号//関東100号	Pe-Bi-Hun	農研センター	1984	関東 PL3
中間母本農5号	レイホウ（麗豊）/C203-1//2*レイホウ /3/西海137号	C203-1	九州農試	1985	西海 PL2
中間母本農6号	トヨニシキ（豊錦）/Lepedumai//奥羽 284号 /3/3*トヨニシキ	Lepedumai	東北農試	1986	奥羽 PL1
愛知42号	日本晴/ $B_6F_1-18^1$	Rantai Emas 2	愛知農総試	1984	あ系229
愛知49号	日本晴/ $B_7F_1-18^2$	Rantai Emas 2	愛知農総試	1985	あ系萎251

1) B_6F_1-18 : 愛知24号/3/関東105号//5*日本晴/Rantai Emas 2

2) B_7F_1-18 : 太刀風/4/愛知24号/3/関東105号//5*日本晴/Rantai Emas 2

表6 トビイロウンカ抵抗性品種

Table 6. Resistant Rice Varieties to Brown Planthopper

品 種 名	両 親 組 合 せ	抵抗性遺伝子源	育 成 機 関	育成年	系 統 名
中間母本農2号	F_6324^1 / ①アキツホ//②ツクシバレ	Modgo	農研センター	1984	関東 PL4
中間母本農4号	③あそみのり/IR1154-243//2*あそみのり	IR1154-243	農研センター	1985	関東 PL5
中間母本農7号	ツクシバレ/Babawee//ツクシバレ	Babawee	農研センター	1987	関東 PL8

1) F_6324 : ④ホウヨク/Modgo//⑤コチカゼ/3/IR 781-1-94/4/ホウヨク

①秋津穂, ②筑紫晴, ③阿蘇稔, ④豊沃, ⑤東風

参考文献

イネいもち病

1. 江塚昭典・鳥山国土 (1987) 農業技術 42 (8) : 337-340
2. 東正昭 (1981) 育種学雑誌 31 (4) : 432-439
3. 堀末登 (1986) NARC研究速報第2号 : 30-36
4. IKEHASHI, H. and KIYOSAWA, S. (1981) Japan. J. Breed. 31 (3) : 293-301
5. 小泉信三 (1983) 植物防疫 37 (11) 477-480および 37 (12) : 548-551
6. 高坂卓爾 (1969) 農業および園芸 44 (1) : 208-212
7. 農林水産技術会議事務局 (1973) 研究成果 63, 379pp.
8. 農林水産技術会議事務局 (1987) 研究成果 186, 173pp.
9. 農業研究センター (1987) 水稻の育成品種・系統の来歴と品種名一覧 (増補版) 277pp.
10. 山田昌雄・山口富夫 (1976) 植物防疫 30 : 213-218
11. 山崎義人・高坂卓爾 (1980) イネいもち病と抵抗性育種 博友社 607pp.

イネ白葉枯病

12. EZUKA, A. and HORINO, O. (1974) 東海近畿農試研報 27 : 1-19
13. 江塚昭典・坂口進 (1979) 農業および園芸 54 : 1210-1214, 1340-1344, 1461-1468
14. OGAWA, T., MORINAKA, T., FUFU, K. and KIMURA, T. (1978) 日植病報 44 : 137-141
15. OGAWA, T. and YAMAMOTO, T. (1987) : JARQ21 (1) : 65-69
16. 坂口進 (1967) 農業技術研究報告 D16 : 1-18
17. 佐藤徹 (1978) 植物防疫 32 (5) : 187-192
18. YAMAMOTO, T., HARTINI R. H., MUHAMMAD M., NISHIZAWA, T. and TANTERA D. M. (1977) Contr. Centr. Res. Inst. Agr. Bogor 28 : 1-22

イネ縞葉枯病

19. 江塚昭典 (1985) 植物防疫 39 (11) : 520-524
20. 鷲尾養・江塚昭典・鳥山国土・桜井義郎 (1968) 中国農試報 A16 : 39-197

討 論

持田作(熱研) : 虫媒ウイルスに対する稲の抵抗性は耐媒介虫と耐ウイルス病の2つがある。最近の育種傾向としては、ウイルス抵抗性を重視する傾向にあるように思われるが、ラギットスタント病の場合は、耐媒介虫抵抗性で、東南アジアで十分防除に成功している。従って育種方向としては、ウイルス抵抗性だけでなく、媒介虫抵抗性をも重視しなければならないのではないか。

回答 : イネ縞葉枯病では媒介昆虫ヒメトビウンカに対する抵抗性より、ウイルスに対する抵抗性の方が有効である。イネラギットスタント病の場合は、媒介昆虫トビイロウンカ抵抗性の効果

が高く、御意見のとおり、耐媒介虫抵抗性も重要と考えている。

持田：コメント・害虫抵抗性品種の育成について要望する。中国の稲の耐虫性、例えばヒメトビウンカ・メイチュウについてはフィリピンのと逆の反応を示すものがある。雲南省の稲の遺伝子は各種のものがあるので、将来、雲南における耐虫性育種についても研究課題にして頂きたい。