イネ品種, IR 26 の日本産白葉枯病菌 I~V 群菌に対する抵抗性の遺伝

堀野 修*・山田利昭**

Osamu HORINO* and Toshiaki YAMADA**: Inheritance of Resistance of
IR 26 to Bacterial Groups I, II, III, IV and V of *Xanthomonas*
campestris pv. *oryzae* (Ishiyama 1922) Dye 1978 from Japan

Abstract

The genes of IR 26 responsible for resistance to the five bacterial groups, I, II, III, IV and V of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* (Ishiyama 1922) Dye 1978 from Japan were analyzed. The resistant variety IR 26, the susceptible variety Todorokiwase and their cross hybrids F_1 and F_2 plants were tested for resistance to each of the representative isolates of the five bacterial groups; T 7174 for group I, T 7147 for group II, T 7133 for group III, H 75373 for group IV and H 75304 for group V.

Adult plants grown in the experimental paddy field were inoculated by double needle prick method. Three weeks later, the inoculated plants were scored for disease-index number according to the standard proposed by Ezuka and Horino (1974). With the disease-index number to bacterial groups I, II, III, IV and V, F_1 and F_2 means fell between the resistant and susceptible parents. F_2 segregation, however, resulted in a continuous distribution with a wide range from 0.0 to 7.0 for bacterial groups I, II and III, from 0.0 to 6.0 for group IV, and from 0.0 to 5.0 for group V. This suggests that several multiple genes and/or polygenes are responsible for the resistance to bacterial groups I, II, III, IV and V.

The broad-sense heritabilities for resistance to bacterial groups I, II, III, IV and V in F_2 generation were so high as estimated to be 0.892, 0.882, 0.877, 0.827 and 0.714, respectively, suggesting that the resistance to those five bacterial groups could successfully be selected. Besides, it was indicated that the differences among the estimates of heritability for resistance to bacterial groups I, II, III, IV and V most likely depended on the aggressiveness of the isolate used. Estimate of heritability for resistance to bacterial group V which is relatively weak aggressive isolate was somewhat lower than others.

On the other hand, there were also found in F_2 generation high positive genotypic correlation coefficients ($\gamma_{G(B)}=0.6-0.8$) among the resistances to bacterial groups I, II, III, IV and V. These correlations are quite favorable for simultaneous selection of resistant plants to those five bacterial groups.

(Received May 16, 1980)

緒 言

イネ白葉枯病に対するイネ品種の抵抗性には、発病の有無によって判定される質的抵抗性と、病斑拡大度によって判定される量的抵抗性とがあるとされている。

質的抵抗性は病原細菌のレースの変遷によって激しく罹病化するおそれがあるのに対して、量的抵抗性は質的抵抗性に比べて抵抗性の程度はあまり高くないが、菌系の変異に対しては安定した抵抗性であると考えられている²⁾。このような量的抵抗性はイネ白葉枯

* 農林水産省北陸農業試験場環境部 Hokuriku National Agricultural Experiment Station, Environment Division, Joetsu, Niigata 943-01, Japan

** 農林水産省北陸農業試験場作物部 Hokuriku National Agricultural Experiment Station, Field Crops Division, Joetsu, Niigata 943-01, Japan

病抵抗性の育種にとって重要性が大きいと考えられるにもかかわらず、実際の育種計画の中にはほとんどの場合、組み込まれていないのが現状である。そのおもな理由として量的抵抗性は多くの場合、同義遺伝子またはポリジーンに支配されていると考えられるので、雑種集団においては抵抗性、感受性というようなはっきりした分離が認められず、また表現型から量的抵抗性に関与する遺伝子の作用を知ろうとすると、その発現に関与したであろう環境の差異を常に考えねばならないなど、質的抵抗性に比べて育種上の取扱いがむずかしいことがあげられる。

このような量的抵抗性の導入を計るためには、量的抵抗性の遺伝学的研究が不可欠となるが、そのような研究はまだ少なく、これまでのところ、わずかに鷲尾ら¹¹⁾、渡辺¹²⁾、Nagaraju *et al.*⁹⁾、山田ら¹³⁾の研究があるにすぎない。

本報告はわが国に現存するすべての菌系に対して強い量的抵抗性を示す点で特徴的である IR 26⁷⁾ のイネ白葉枯病菌 I～V 群菌に対する抵抗性の遺伝様式を解明したものである。

本報をまとめるに当りご校閲を頂いた北陸農業試験場病害第 1 研究室、佐藤善司室長に厚くお礼申し上げます。

実験材料および方法

供試材料として IR 26×トドロキワセの F₁ (40 個体)、F₂ (400 個体) およびそれらの両親 (各 40 個体) を用い、それらを 1979 年に本田へ 1 株 1 本植えてイネ白葉枯病菌 5 菌系 (I～V 群菌) に対する抵抗性を検定した。

供試菌株は I～V の各菌系群を代表するものとしてそれぞれ T7174, T7147, T7133, H75373 および H75304⁹⁾ を選定し、これらの菌株を長期保存用凍結乾燥アンブルから新たに取り出してジャガイモ半合成寒天培地上に移植し、28℃で48時間培養したのち、蒸留水を加えて 10⁷～10⁸個/ml の菌液濃度に調製して用いた。

接種は、完全に展開した止葉または止葉直下の葉に 3 針接種法によって行った。接種部位は展開葉中央部の中肋をはさんだ 2 か所とし、中肋および葉縁部は避けた。各個体ごとの接種葉数は 1 菌系当たり 2 葉 (5 菌系 10 葉) とした。

接種後 21 日目に Ezuka and Horino³⁾ の方法に従って接種葉ごとに発病度を 0～7 の 8 段階に分けて記録し、接種 2 葉の平均値をそれぞれの菌系に対するその

個体の発病度とした。

遺伝解析に当っては、個体の発病度を平方根変換した値を用い、F₂ 世代における広義の遺伝力は (1) 式により、また I～V 群菌に対する発病度相互間の遺伝子型相関は (2) 式により推定した。

$$h_B^2 = \frac{V_{F_2} - (V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1})/3}{V_{F_2}} \dots \dots \dots (1)$$

V_{F₂}…発病度に関する F₂ 集団の個体間分散

V_{P₁}, V_{P₂}, V_{F₁}…それぞれ、発病度に関する IR 26, トドロキワセ, IR 26×トドロキワセの F₁ の個体間分散

$$r_{G(B)} = \frac{\text{Cov}(G_x \cdot G_y)}{\sqrt{V_{G_x} \cdot V_{G_y}}} \dots \dots \dots (2)$$

Cov(G_x·G_y)…発病度に関する F₂ 集団の共分散と両親およびその F₁ の共分散の平均値との差
V_{G_x}, V_{G_y}…それぞれ発病度に関する F₂ 集団の分散と両親およびその F₁ の分散の平均値との差

結 果

IR 26(P₁), トドロキワセ(P₂) およびその雑種 F₁, F₂ 集団におけるイネ白葉枯病菌 I～V 群菌に対する発病度の平均値ならびに個体頻度分布を Fig. 1 に示した。

Fig. 1 にみられるように、IR 26 の I～V 群菌に対する発病度の平均値はそれぞれ 1.8, 1.4, 2.2, 1.2, 1.0 で、同様にトドロキワセの発病度の平均値はそれぞれ 6.7, 6.5, 5.5, 5.2, 4.6 であり、両親間で明らかな抵抗性の差異が認められた。また感受性親として用いたトドロキワセの発病度によって、供試菌株の本実験における病原力の差異をみると、I 群菌として用いた菌株 T7174 の病原力が最も強く、V 群菌として用いた菌株 H75304 の病原力が最も弱いと考えられた。Fig. 2 には本実験に供試した IR 26 とトドロキワセに I～V 群菌をそれぞれ針接種し、21 日目に撮影した病徴写真を示した。

一方、白葉枯病菌の I～V 群菌に対する F₁ ならびに F₂ 集団の発病度はいずれも両親の間に集団平均値を持ち、かつ F₂ 集団は I～Ⅲ群菌に対しては 0～7, IV 群菌に対しては 0～6, V 群菌に対しては 0～5 の幅広い連続的変異を示した。このことから、IR 26 のイネ白葉枯病菌 I～V 群菌に対する抵抗性にはそれぞれ複数の遺伝子が関与していると推察された。統計遺伝学的手法により遺伝解析を行った結果、Table 1 にみられるように、I～V 群菌に対する抵抗性の F₂ 世代における広義の遺伝力はそれぞれ 0.892, 0.882,

Fig. 1. Frequency distributions for resistance to bacterial groups I, II, III, IV and V in rice varieties IR 26 (P_1) and Todorokiwase (P_2) and their F_1 and F_2 progenies.

0.877, 0.827, 0.714 と推定され、菌系によって若干の変動はあるが、いずれも高い値を示した。

次に F_2 集団におけるイネ白葉枯病菌 I ~ V 群菌に対するそれぞれの発病度相互間の表現型相関および遺伝子型相関を求めたところ、Table 2 に示したように表現型相関は 0.5~0.7 といずれも 1% 水準で有意な正の値を示した。また遺伝子型相関は 0.6~0.8 といずれも高い正の値を示した。

Fig. 2. Reaction of flag leaves of IR 26 and Todorokiwase to double needle inoculation with five different pathotypes of *X. campestris* pv. *oryzae*, T 7174 (group I), T 7147 (group II), T 7133 (group III), H 75373 (group IV) and H 75304 (group V).

考 察

イネ白葉枯病に対するイネ品種の量的抵抗性も、品種固有の特性として扱われるべきであることが鷺尾ら¹¹⁾によって指摘されて以来、量的抵抗性の品種間差異に関する研究がいくつか行われるようになった^{4,6,7,8,14)}。

安藤ら¹⁾は金南風群に属する29品種のイネ白葉枯病

Table 1. Broad-sense heritability^{a)} for resistance to bacterial groups I, II, III, IV and V of *X. campestris* pv. *oryzae* in the F₂ generation from the cross between IR 26 and Todorokiwase

		Bacterial group ^{b)}				
		I	II	III	IV	V
Variance component	Genotypic	0.33352	0.31336	0.18593	0.14718	0.16033
	Environmental	0.04029	0.04174	0.02600	0.03081	0.06421
h_B^2		0.892	0.882	0.877	0.827	0.714

a) Estimated from square-root transformed values of original data.

b) T7174, T7147, T7133, H75373 and H75304 were used as bacterial isolates of groups I, II, III, IV and V, respectively.

Table 2. Genotypic and phenotypic correlation coefficients^{a)} among resistances to five bacterial groups of *X. campestris* pv. *oryzae* in the F₂ generation from the cross between IR 26 and Todorokiwase

		Bacterial group ^{b)}				
		I	II	III	IV	V
Bacterial group ^{b)}	I		0.656**	0.685**	0.622**	0.553**
	II	0.736		0.662**	0.573**	0.502**
	III	0.792	0.741		0.597**	0.506**
	IV	0.702	0.669	0.679		0.528**
	V	0.722	0.635	0.626	0.696	

Upper diagonal; phenotypic, lower diagonal; genotypic, d.f.=398

a) Estimated from square-root transformed values of original data.

b) T7174, T7147, T7133, H75373 and H75304 were used as bacterial isolates of groups I, II, III, IV and V, respectively.

** Significant at 1% level.

菌I～Ⅲ群菌に対する量的抵抗性を検定した結果、供試品種の量的抵抗性の程度は異なる菌系相互間で非特異的であることを明らかにした。また Yamamoto *et al.*¹⁴⁾ は新たに発見されたⅣおよびⅤ群菌についても安藤ら¹⁾と同様の結果が得られたことを報告している。これらの研究結果から、江塚²⁾はこのような量的抵抗性がイネ白葉枯病抵抗性の育種計画にとって重要であることを指摘している。

上述のような量的抵抗性をより効率的に導入するためには、量的抵抗性に関するより広汎な遺伝学的、病理学的研究が望まれる。そこで、まず量的抵抗性に関する病理学的研究に先だち、その遺伝様式を究明しようとした。IRRI (国際稲研究所) で育成された品種の日本産白葉枯病菌に対する量的抵抗性の遺伝についてはすでに山田ら¹³⁾の研究がある。しかし、山田ら¹³⁾の研究に用いられたイネ品種、IR 28 は、白葉枯病菌のⅠおよびⅤ群菌に対して質的抵抗性を示す品種である

ため、ⅠおよびⅤ群菌に対する量的抵抗性の遺伝解析は行われていない。

一方、山田ら¹³⁾の研究に用いられた IR 28 も、本研究に供試した IR 26 もともにフィリピン白葉枯病菌に対しては主働抵抗性遺伝子、*Xa-4* を持つと報告されている¹⁰⁾。しかし、日本産白葉枯病菌菌系に対する幼苗期および成稲期の反応型が両品種間で異なることが報告されている⁷⁾。このことから、IR 26 と IR 28 とで、日本産白葉枯病菌菌系に対する抵抗性遺伝子が異なる可能性が高いと推察された。また、本研究に供試した IR 26 はいずれの菌系に対しても質的抵抗性を示さず、わが国に現存するすべての白葉枯病菌菌系に対して強い量的抵抗性を示す⁷⁾という点で今後の本病抵抗性品種育成の素材としてはもとより、量的抵抗性の病理学的研究にとってもきわめて好適な材料であると考えられた。

本研究における遺伝解析の結果においても、IR 26 の

I～V 群菌に対する抵抗性は、同義遺伝子またはポリジーンによって支配される量的抵抗性であることが明らかとなった。これら抵抗性の F_2 世代における広義の遺伝力は、鷲尾ら¹¹⁾、渡辺¹²⁾、山田ら¹³⁾の結果と同様いずれも高いものであった。このことから、山田ら¹³⁾の指摘と同様、IR 26 の I～V 群菌に対する量的抵抗性も明らかに遺伝的支配を受けており、育種上有効な選抜の対象になり得るものと考えられる。

一般に、育種の対象となる形質の遺伝力が高いことはそれだけその形質に対する選抜効率が高いことを意味する。渡辺¹²⁾はイネ白葉枯病の自然感染では遺伝力にかなりの低下がみられ、遺伝力を高める操作として接種が大切な手段であることを指摘している。自然感染では供試したすべての抵抗性遺伝子型に対して感染の機会が均等に与えられない可能性が高いと考えられる。そのことによる抵抗性表現の変異のしめる割合が表現型分散のうちで大きくなるため遺伝力が低下するのであろう。

一方、本研究では量的抵抗性の F_2 世代における広義の遺伝力に菌系によっても若干の変動があることをさきに示した。すなわち、I 群菌に対する広義の遺伝力が0.892であり、同様にV 群菌に対しては0.714であった。このような両菌系間にみられる抵抗性の広義の遺伝力の差異は、それぞれ両菌系を代表するものとして用いた菌株 T7174 と H75304 の間にみられる病原力の差異 (Fig. 1) に起因するものであると思われる。接種に用いた菌株の病原力が弱い場合には、強い場合に比べて、供試したあらゆる抵抗性遺伝子型の抵抗性表現をあいまいにし、ひいては遺伝子型分散を縮小させ、逆に環境分散を大きくする可能性が高いと推測される。このことは、Table 1 に示したように、病原力の強い I 群菌に対する遺伝子型分散が病原力の弱い V 群菌に対する遺伝子型分散より大きいこと、逆に環境分散は I 群菌に対してより V 群菌に対しての方が大きいという結果によって裏付けられている。このようにイネ白葉枯病菌に対する量的抵抗性の遺伝力を高める

手段として、渡辺¹²⁾の指摘した接種の必要性はもとより、接種に用いた菌株の病原力も重要な意味を持つと考えられる。

一方、イネ白葉枯病菌の異なる菌系に対する量的抵抗性相互間の遺伝的關係が山田ら¹³⁾によって解析され、 F_2 集団でⅡ、ⅢおよびⅣ群菌に対する量的抵抗性相互間に高い遺伝子型相関が示されたことを報告している。本研究に供試した IR 26 の白葉枯病菌 I～V 群菌に対する量的抵抗性相互間にも0.6～0.8という高い遺伝子型相関が示された。このことは量的抵抗性が既存のすべての菌系に対して特異性を持たないことを暗示しており、このような量的抵抗性は抵抗性育種にとって重要性が大きいのみならず、抵抗性選抜にとってもきわめて有利な性質であると考えられた。

摘 要

堀野・山田¹³⁾によってイネ白葉枯病抵抗性と判定された品種の一つである IR 26 の白葉枯病菌 I～V 群菌に対する抵抗性の遺伝解析を行う目的で、IR 26、トドロキワセおよびそれらの雑種 F_1 および F_2 集団を供試し、止葉に3針接種して、抵抗性を検定した。その結果、IR 26 の I～V 群菌に対する抵抗性は量的抵抗性であり、これら菌系に対する抵抗性の F_2 世代における広義の遺伝力は0.7～0.9 といずれも高い値を示した。また広義の遺伝力にみられる菌系間の変動は用いた菌株の病原力の差異に起因する可能性が高いことを示し、遺伝力を高める手段の一つとして用いる菌株の病原力の強弱も重要な意味を持つであろうことを指摘した。

一方、 F_2 世代における I～V 群菌に対する発病度相互間の表現型相関および遺伝子型相関がいずれも高い正の値をとることを示し、IR 26 の I～V 群菌に対する量的抵抗性は抵抗性育種にとって重要性が大きいのみならず、抵抗性選抜にとってもきわめて有利な性質であることを明らかにした。

引 用 文 献

1. 安藤隆夫・山元 剛・山田昌雄 (1973). 北陸病虫研報 21: 32-35.
2. 江塚昭典 (1974). 植物防疫 28: 393-398.
3. Ezuka, A. and Horino, O. (1974). Bull. Tokai-Kinki Natl. Agric. Exp. Stn. 27: 1-19.
4. 堀野 修・山田昌雄 (1975). 北陸農試報 18: 95-118.
5. 堀野 修 (1978). 日植病報 44: 297-304.
6. Horino, O. and Hartini R. H. (1978). Contr. Centr. Res. Inst. Agric. Bogor 44: 1-27.
7. 堀野 修・山田利昭 (1979). 北陸病虫研報 27: 12-18.
8. 加来久敏・木村俊彦・堀 真雄 (1977). 近畿中国農研 54: 17-18.

9. Nagaraju, M., Reddy, P. R. and Rao, M. J. B. (1977). SABRAO J. 9: 21-27.
10. Petpisit, V., Khush, G. S. and Kauffman, H. E. (1977). Crop Sci. 17: 551-554.
11. 鷺尾 養・飯谷 桂・鳥山国土 (1966). 中国農試報 A13: 55-85.
12. 渡辺進二 (1976). 東北農試研報 54: 1-74.
13. 山田利昭・堀野 修・佐本四郎 (1979). 育雜 29: 279-286.
14. Yamamoto, T., Hartini R. H., Muhammad, M., Nishizawa, T. and Tantera, D. M. (1977). Contr. Centr. Res. Inst. Agric. Bogor 28: 1-22.