

いもち病抵抗性の遺伝(7)

誌名	日本植物病理學會報 = Annals of the Phytopathological Society of Japan
ISSN	00319473
著者	後藤, 岩三郎
巻/号	54巻4号
掲載ページ	p. 460-465
発行年月	1988年10月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



いもち病抵抗性の遺伝 (第VII報) 黒禾のいもち病抵抗性遺伝子の分析

後藤岩三郎*

Iwasaburo GOTO*: Genetic Studies on Resistance of Rice Plant to Blast Fungus (VII)
Blast Resistance Genes of Kuroka

Abstract

Linkage analysis was carried out on Kuroka blast resistance with pedigrees of Kamenoo of *la*, *lg* isogenic line × Kuroka of glume colored with *Pr* and *C*. An individual F₃ line was raised from each F₂ without practicing any selection for a particular trait. Selecting homogeneous genotype for ligule, 150 F₄ lines were promoted as follows; two lines from each F₃ of 69 lines and one from each of 12. Existence of a close linkage between *lg*⁺ and one of Kuroka's resistant genes designated as *Pi-kur 1* was confirmed among F₂ by the spray inoculation method and its recombination value was estimated as 7.8% and 10.3%. The present gene was ascertained to be the same as the one previously studied by the translocation analysis. The close relation above mentioned was distinctly shown among F₄ lines, too. As 32.4% of *lg/lg* lines, 25.4% of susceptible lines, 48.7% of *lg*⁺/*lg*⁺ lines and 51.7% of resistant lines belonged to colored glume ones, *Pi-kur 1* was assumed to locate between *lg* and *Pr*, and very nearly *Ph*. By the sheath inoculation method, F₂ plants revealed a segregation of two genes. One designated as *Pi-kur 2* is commonly effective to used isolates and closely linked with *la* and the other is a complementary gene particular to each isolate. *Pi-kur 2* participated not so much part as *Pi-kur 1* in resistance on nursery bed, but its additive effects reached at significant level. There were some F₄ lines evidently more resistant than others among the group susceptible to spray inoculation, and so it was reasonably understood that the breakdown of Kuroka's "rr" grade of field resistance in Japan was limited to intermediate "m" in Philippines.

(Received March 28, 1988)

Key words: rice, blast resistance gene, linkage analysis.

緒 言

陸稲品種黒禾はいもち病に高度の抵抗性を示す。本論文は葉鞘接種、噴霧接種および畑晩播自然感染の三方法により、抵抗性遺伝子の連鎖分析を報告する。

実験材料

黒禾 1980年春茨城県立農業試験場より譲り受け、以後これを育成採種した。穎に着色し、*Pr* (穎全面紫色・第2連鎖群)、*C* (アントシアニン色素源・第1連鎖群)を標識し、*lg*⁺/*la*⁺である。

もつれ無葉舌亀の尾 もつれ亀の尾⁷⁾と同じ方法に

より育成した同質遺伝子型品種で *lg* (無葉舌・第2連鎖群)、*la* (もつれ・第8連鎖群)を標識し、*Pr*⁺、*C*⁺である。本論文ではたんに標識亀の尾と記す。

交配後代 標識亀の尾 × 黒禾の同一 F₂ 160 個体の各 1 個体より 1F₃ 系統を育成した。次に F₃ 無葉舌 24、正常ホモ 27 系統より各 2 系、分離 18 系統より無葉舌、正常ホモの各 1 系、またこの他の系統から無葉舌 8 系正常ホモ 4 系の F₄ 系統合計 150 系統を育成した。

供試菌系 北-1、研 53-33 および研 54-04 の 3 菌系。

* 山形大学農学部 Faculty of Agriculture, Yamagata University, Tsuruoka 997, Japan

実験方法

噴霧接種 バット (30×40×3 cm) に畑土を入れ、硫酸 1g, 第一燐酸カリ 0.25g, 塩化カリ 0.03g を施し、1箱に100個体育成した。後日硫酸 2g を追肥し、第8葉展開期に接種して7~10日後発現した病斑型を観察した。この接種期は第4~5葉期を常用している他の報告よりも生育が進んでいる。接種孢子濃度は顕微鏡倍率100倍の1視野に15~30個程度とした。1菌系1系統当り10個体を用い、1個体ごとに鑑谷²⁾の病斑型を調査した。

小野のバルサム封緘法¹³⁾、厚紙台紙にセロハンテープで張り付ける方法で病斑を保存し、判定を確認した。

葉鞘接種 Goto⁷⁾の方法により最高伸展度を求めた。苗箱 (75×120 cm×深さ15 cm) に畑土を詰め硫酸 20g, 第一燐酸カリ 5g, 塩化カリ 0.6g を施肥した。F₂ 160個体と両親品種各20個体の計200個体を育成し、研53-33と研54-04との複合接種を行った。F₄はもつれについて同質遺伝子型系統を上記苗箱1個につき、対照両親品種40個体とともに200個体を育成した。供試3菌系のおのおのにF₄系統6個体ずつあてた。

畑晩播自然感染 本学高坂農場で自然感染を観察した。育苗方法は既報⁹⁾により2区制として、浅賀の畑苗代における圃場抵抗性調査基準の発病程度⁹⁾を求めた。F₃は第1回1984, 第2回'85の兩年, F₄は'86の6月下旬播種し、8月中旬検定した。本農場では、

いもち病抵抗性遺伝子 *Pi-a* の抑制効果は認められない。

結果

両親品種の抵抗性

北-1を噴霧接種すると、標識亀の尾の病斑は感染型 ybg で大型丸型となった。黒禾では b, yb で微点、微斑が多く、bg となる場合には氏原・中西¹⁶⁾の壊死長細型となることが多い。研54-04の噴霧接種には両親品種ともほぼ北-1と同じ反応を示すが、壊死長細型病斑が多く認められた。研53-33には両親品種とも ybg を示し、黒禾はやや小型で細長い病斑が多く、標識亀の尾はこれより大型で丸型の病斑が多い。しかしその差は明瞭でない。葉鞘検定によれば黒禾の最高伸展度は1~2, 標識亀の尾は12以上であり明瞭な差異が認められる。畑晩播自然感染は3年間観察されたが、黒禾の発病程度は0.5~1.0, 標識亀の尾は9.0~10.0と明瞭な差を示す。その病斑型の差違は噴霧接種の場合と同じである。

交配後代の噴霧接種試験

F₂は北-1, 研54-04にR:S=3:1の単性雑種分離を示す。この抵抗性遺伝子は *lg*⁺ と密接な連鎖関係にあり、組換え価はTable 1に示すように7.8% および10.3% 総合9.1% である。F₄の無葉舌系統47, 正常系統49合計96系統の検定結果をTable 2にあげた。北-1では抵抗性について分離する系統が少なく、1対遺伝子支配と考えられる。研54-04では正常系統

Table 1. Linkage of a blast resistance gene with *lg*⁺ among F₂ plants inoculated by the spray method

Ligule Resistance		Normal R	Normal S	Less R	Less S	Total
Hoku-1	Observed	205	10	14	74	303
	Expected	216.0	11.3	11.3	64.4	303.0 ^{a)}
Ken 54-04	Observed	339	23	25	92	479
	Expected	335.8	23.4	23.4	96.4	479.0 ^{b)}

a) R:S=3:1, rcv 7.8%, df=3, $\chi^2=2.0930$, $P=0.95\sim0.50$.

b) R:S=3:1, rcv 10.3%, df=3, $\chi^2=0.3475$, $P=0.99\sim0.95$.

Table 2. Linkage of a blast resistance gene with *lg*⁺ among F₄ plants inoculated by the spray method

Ligule Resistance	++ R	<i>lg</i> R	++ Seg	<i>lg</i> Seg	++ S	<i>lg</i> S	Total
Hoku-1	43	2	4	7	2	38	96
Ken 54-04	20	1	27	7	3	38	96

の約 50% が分離し、 lg^+ 連鎖の他にも関与する抵抗性遺伝子のあることを示す。研 53-33 では明確な判定が困難で、Table 2 に表示できなかった。

交配後代の葉鞘検定

F_2 の実験で黒禾の最高伸展度は 1~2、標識亀の尾は 6~12 である。最高伸展度 4 以上の個体を S と判定した。Table 3 は研 53-33、研 54-04 に対しともに R : S = 13 : 3 の両性雑種の分離を示した。黒禾は両菌系に共通効果のある、 la^+ と密接に連鎖する遺伝子をもち、また各菌系に対応する補足遺伝子をもつ。共通効果を示す遺伝子と la^+ との連鎖を Table 4 に求めたところ、組換え価は研 53-33、研 54-04 について 11.9、16.6% 平均 14.3% と推定された。

F_4 のもつれ系統 41、同質正常系統 37 合計 78 系統を検定し Table 5 にあげた。北-1 にも他の菌系と同様の連鎖関係が認められた。3 菌系に同じ反応を示した系統が約 60% あった。

交配後代の畑晩播自然感染

第 1, 2 回共通に供試した F_3 12 系統、対照 6 品種の発病程度の年度間相関係数は 0.90 と高く、系統、品種の発病程度は安定している。 F_3 系統を無葉舌遺伝子について 3 群に区分し、第 1 回の結果を Table 6 にあげる。正常同質系統群は無葉舌系統群より強い抵抗性を示し、ヘテロ系統群は上記両群の中間にあった。ヘテロ系統の無葉舌個体は多くの罹病性病斑を現し、正常個体では微小褐点の抵抗性型病斑が発現した。全体としては両親品種の中間に評価される。篠田ら¹⁵⁾は F_3 に高度圃場抵抗性個体と普通水稻型弱個体との分離系統、高度圃場抵抗性個体とやや抵抗性個体との分離系統の 2 種類を観察した。抵抗性反応の複雑さを示すものであるが、本実験では認められなかった。

F_4 150 系統の発病程度頻度と遺伝子構成との関係を Table 7 にあげる。以下 Table 8, 9, 10 の F_4 の発病程度は、Table 7 より抽出された。発病程度の頻度は

Table 3. Segregation in blast resistance among F_2 plants inoculated by the sheath method

Isolate	Resistance				Total
	R	R	S	S	
Ken 53-33	R	R	S	S	
Ken 54-04	R	S	R	S	
Observed	123	10	6	21	160
Expected	122.5	7.5	7.5	22.5	160.0 ^{a)}

a) RR:RS:SR:SS=49:3:3:9, $df=3$, $\chi^2=1.2333$, $P=0.95\sim0.50$.

Table 4. Linkage of a blast resistance gene with la^+ among F_2 plants based on the same data of Table 3

Laziness Resistance		Normal	Normal	Lazy	Lazy	Total
		R	S	R	S	
Ken 53-33	Observed	113	5	20	22	160
	Expected	113.3	6.7	16.7	23.3	160.0 ^{a)}
Ken 54-04	Observed	109	9	20	22	160
	Expected	110.0	9.0	19.0	21.0	160.0 ^{b)}

a) R:S=13:3, rcv 11.9%, $df=3$, $\chi^2=1.1567$, $P=0.95\sim0.50$.

b) R:S=13:3, rcv 16.6%, $df=3$, $\chi^2=0.1362$, $P=0.99\sim0.95$.

Table 5. Linkage of a blast resistance gene with la^+ among F_4 lines inoculated by the sheath method

Resistance Laziness	R ++	R la	Seg ++	Seg la	S ++	S la	Total
Hoku-1	33	12	5	11	0	17	78
Ken 53-33	37	6	1	12	0	22	78
Ken 54-04	26	9	11	7	1	24	78
Same response	25	0	0	1	0	15	47

Table 6. Comparison of disease severity degree among F₃ lines grouped according to liguleless gene under nursery bed natural infection

Ligule	No. of line	Mean ^{a)}
++	10	1.90±0.233
lg+	27	4.13±0.247
lglg	13	8.27±0.216

a) Disease severity degree of Kuroka is 1.0 and marked-kamenoo 10.0.

連続的である。北-1, 研 54-04 の噴霧接種に関する反応により F₃ を 4 群とし, その発病程度, 平均と遺伝力とを Table 8 に示す。群間の平均の差は明瞭である。RR 群内系統間には有意差が認められない。SS 群には 0.65 の高い広義遺伝力が認められる。Table 9 は北-1 の葉鞘接種に対する反応の 3 群間の比較で, 発病程度平均値は S 群がわずかに大きい。

北-1 を用いて葉鞘・噴霧接種による検定を行った 43 系統について, それぞれの検定方法で検出される抵

抗性遺伝子の効果を分析した。Table 10 には 4 群の平均発病程度, ダンカン多重検定と分散分析の結果をあげる。両検定方法とも有意であるが, 噴霧接種検定がより大きい差を指摘している。

考 察

陸稲品種黒禾は戦捷に由来し (茨城県農試育種部踏写), 注射接種により真性抵抗性遺伝子 *Pi-a* (第 8 連鎖群) が推定されている^{1,4,6)}。噴霧接種には Rh-R の反応を示し, なんらかの主働遺伝子を保有する可能性が報告され, 高度圃場抵抗性が確かめられている⁵⁾。篠田らによれば, 黒禾の高度圃場抵抗性を支配する遺伝子の 1 対は, 相互転座系統 TR10-11a の転座点と組換え価 7% で連鎖する。この転座点は *lg* と 7% の組換え価が報告されている¹⁰⁾。この高度圃場抵抗性遺伝子は *lg* と連鎖する。噴霧接種により Table 1 に, 圃場の自然発病より Table 6 に認められる主働遺伝子もまた *lg* と密接に連鎖する。両報告は同じ抵抗性遺伝子を指摘していると考えられる。このいもち病抵抗性遺伝子を

Table 7. Relation between distribution of disease severity and marker genes in F₄ lines at nursery bed under natural infection

	Disease severity degree ^{a)}									
	R group				S group					Total
	1.0	2.0	3.0	4.0	5.0	6.0	7.0	8.0	9.0	
Total	37	33	10	7	12	14	12	19	6	150
<i>lglg</i>	1	5	3	5	12	13	11	18	6	74
<i>lg+lg+</i>	36	28	7	2	0	1	1	1	0	76
<i>C Pr</i>	16	18	8	3	4	2	4	3	3	61
<i>C Pr lg</i>	1	3	2	2	4	2	4	3	3	24
<i>C Pr lg+</i>	15	15	6	1	0	0	0	0	0	37
<i>lala</i>	12	12	3	2	3	1	5	8	3	49
<i>la+la+</i>	12	9	3	2	6	8	4	5	1	50

a) Kuroka is 0.5 and marked-kamenoo 9.5.

Table 8. Frequency distribution of disease severity degree among F₄ lines in four groups divided according to response to the spray inoculation

Isolate		Disease severity degree							Heritability ^{a)}
Hoku -1	Ken 54-04	2.0	4.0	6.0	8.0	9.0	Total	Mean	
R	R	20	1				21	1.21±0.115	0
R	Seg	16	5				21	1.74±0.175	0.40
Seg	Seg	6	6	1			13	2.54±0.350	0.45
S	S		3	12	19	3	37	6.53±0.245	0.65

a) $h^2 = \delta E^2 / (\delta E^2 + \delta L_{ine}^2)$.

Table 9. Comparison of disease severity degree among F₄ lines grouped according to response to the sheath inoculation of Hoku-1

Resistance	No. of line	Mean
R	42	3.21±0.367
Seg	12	3.17±0.744
S	18	4.75±0.652

Pi-kur 1 と命名することを提唱する。

Table 7 の F₄ 集団で、*lglg* 系統の 32.4%、*lg⁺lg⁺* 系統の 48.7%、抵抗性系統（発病程度 0.5~4.0）の 51.7%、罹病性系統の 25.4% が顕着色系統に属す。*Pr* との組替え率を比較すると、*Pr-lg* > *Pr-Pi-kur 1⁺*、*Pr-lg⁺* < *Pr-Pi-kur 1* であり、*Pr* と *lg* との間に *Pi-kur 1* が位置することを示す。*Ph*（フェノール反応・第2連鎖群）は *Pr* と *lg* との間にあり、*lg-Ph* の組換え価は 7.4%¹²⁾、9.3%¹⁰⁾ と報告されている。すなわち *Pi-kur 1* は *Ph* のきわめて近くに位置する。戦捷等多くの品種には、*Ph* または *lg* に連鎖するいもち病抵抗性遺伝子が認められている⁹⁾。これら品種の抵抗性遺伝子と *Pi-kur 1* との関係は残された問題である。*Pi-kur 1* は F₂ 集団に単性雑種分離を示すが、(Table 1)、F₄ 集団では研 54-04 に分離系統が多く (Table 2)、補足遺伝子の存在が考えられる。また研 53-33 には明瞭な抵抗性反応を示しにくいことなどから、*Pi-kur 1* はレース特異性を備えている。*Pi-kur 1* の効果が失われた場合、黒禾の圃場抵抗性は著しく低下するはずであ

る。Ou¹⁴⁾ によれば黒禾は IRR1 で「圃場抵抗性」を失う。しかし Table 8 の RR 群を除いて群内系統間に発病程度の差が認められ、とくに *Pi-kur 1⁺* の第4群では広義遺伝力も 0.65 と高く、抵抗性遺伝子構成に群内系統間差異のあることを示す。IRR1 の「圃場抵抗性」崩壊は中程度に止まっている。これは *Pi-kur 1* 以外の抵抗性遺伝子の効果と考えられる。

葉鞘検定により指摘され、*la* と密接に連鎖する抵抗性遺伝子は、戦捷 (*Pi-se*)^{7,9)} Zenith⁹⁾ もこれをもつ。黒禾のこの抵抗性遺伝子を *Pi-kur 2* と呼ぶことを提唱する。この遺伝子は圃場自然発病に対して、あまり大きくないが、相加的な効果を示す (Table 9, 10)。Table 7 の S 系統の内発病程度 5.0~6.0 ではもつれ正常系統が、8.0~9.0 ではもつれ系統が多い。*Pi-kur 1⁺* 群の系統間で *Pi-kur 2* の効果が明瞭になると考えられる。

研 54-04 の注射接種に反応を示す黒禾の抵抗性遺伝子は、高度圃場抵抗性に関与しないと報告されている¹⁵⁾。しかし同報告で S 型病斑を示す系統間の抵抗程度に差があり、この M 反応遺伝子の効果が認められる。M 反応遺伝子は *Pr* と組換え価 14% で連鎖し、さらに高度圃場抵抗性遺伝子とも連鎖が推定されている。M 反応遺伝子が *Pr* をはさみ *Pi-kur 1* の反対側に位置するとすれば、この高度圃場抵抗性遺伝子は *Pi-kur 1* と推定される。研 54-04 の F₄ 噴霧接種に分離系統の多いこと (Table 2) と、M 反応遺伝子との関係は検討が求められる。抵抗性検定方法の違いが、同一品種の異なる遺伝子を指摘する場合があります¹¹⁾、これら

Table 10. Comparison of disease severity degree among F₄ lines grouped according to response to different inoculation method with Hoku-1 and variance analysis

Group	Inoculation method		No. of line	Mean	Duncan's range test
	Spray	Sheath			
1	R	R	16	1.16±0.127	a
2	R	S	6	2.17±0.358	b
3	S	R	12	5.46±0.475	c
4	S	S	9	7.28±0.481	d

Variance analysis of two inoculation methods

Source of variance	df	MS
Spray	1	219.411**
Sheath	1	19.935**
Interaction	1	1.155
Error	39	1.256

** Significant at level of 1%.

の遺伝子が圃場の自然発病に対してさまざまな効果を示す。

茨城県農試育種部よりの種子分譲、関係事項についての貴重な御教示と、本学部教務職員斉藤澄子さん、農場教職員の皆さんの実験遂行に対するご協力とは、ともに深く感謝いたします。

摘 要

黒禾の *Pi-kur 1* は噴霧接種によって検出され、第 2

連鎖群 (第 11 染色体) に属し、*lg* と密接に連鎖し *Ph* に近い。この遺伝子は圃場における抵抗性を大きく支配するが、レースに特異反応を示し、崩壊の可能性がある。*Pi-kur 2* は葉鞘検定により検出され、*la* (第 8 連鎖群、第 9 染色体) に連鎖する。この遺伝子は圃場において *Pi-kur 1* より低いが、相加的な抵抗効果をもつ。

引用文献

1. 阿部祥治・須賀立夫・小野信一 (1976). 茨城農試研報 17 : 77-82.
2. 鑑谷大節 (1955). 栃内吉彦・福土貞吉両教授還暦記念論文集. 論文集刊行委員会, 札幌. pp. 197-201.
3. 浅賀宏一 (1981). 農事試研報 35 : 51-138.
4. 江塚昭典・柚木利文・桜井義郎・篠田治躬・鳥山国土 (1969). 中国農試報 E 4 : 1-31.
5. 江塚昭典・柚木利文・桜井義郎・篠田治躬・鳥山国土 (1969). 同上 E 4 : 33-53.
6. Ezuka, A. (1972). Rev. Plant Prot. Res. 5: 1-21.
7. Goto, I. (1970). Ann. Phytopath. Soc. Japan 36: 304-312.
8. Goto, I. (1976). Ibid. 42: 253-260.
9. 後藤岩三郎・バルチ アフメッド アリ (1984). 山形大紀要 (農学) 9 : 273-283.
10. 岩田伸夫・大村 武 (1971). 九大農学芸雑誌 25 : 137-153.
11. 清沢茂久 (1970). 日植病報 36 : 325-333.
12. Nagao, S. and Takahashi, M. (1963). J. Facul. Agr. Hokkaido Univ. 53: 72-130.
13. 小野小三郎 (1953). 北陸農業研究 2 : 1-77.
14. Ou, S.H. (1979). In Proceedings of the Rice Blast Workshop, IRRI, Los Banos, Laguna, Philippines. pp. 81-137.
15. 篠田治躬・鳥山国土・柚木利文・江塚昭典・桜井義郎 (1971). 中国農試報 A 20 : 1-25.
16. 氏原光二・中西 勇 (1953). 愛知農試彙報 7 : 15-30.