九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

いもち病菌の寄生性分化に関する研究

林，長生

https://doi.org/10.11501/3180639

出版情報：九州大学，2000，博士（農学），論文博士
バージョン：
権利関係：

第Ⅳ章　イネいもち病菌の品種特異性分化

前章において，イネいもち病菌のイネ判別品種に対する非病原性の遺伝的機構が明らかとなった。本章では，イネいもち病判別品種を交配しF_2及びF_3集団のイネいもち病菌に対する反応を調べ「遺伝子対遺伝子」説がイネとイネいもち病菌の間に成立するか否か検討し，次にイネ品種の抵抗性遺伝子とそれに対応するイネいもち病菌の非病原性遺伝子の分析を通じ，イネいもち病菌品種特異性の分化を明らかにした。

材料および方法

(1)　供試イネ品種・系統及びイネ品種・系統の交配

イネ品種・系統として，新２号，愛知旭，藤坂５号，クサブエ，関東51号，ツユアケ，フクニシキ，ヤシロモチ，Pi No. 4，とりで１号，K60，BL1，K59およびAK系統を供試した。AK系統の遺伝子型は＋，それ以外の判別品種の遺伝子型は表Ⅲ-8に示した。各々いもち病抵抗性遺伝子をもつ判別品種及び抵抗性遺伝子を持たないAK系統を表Ⅳ-1の組合せで交配した。交配は温湯除雄法により行いF_1種子を得た。F_1イネ苗に表Ⅳ-1に示したいもち病菌を噴霧接種し，抵抗性であることを確認後，育成しF_2種子を得た。さらにF_2を自殖させF_3を得た。

(2)　供試菌株

表Ⅳ-1に示したイネいもち病菌合計14菌系を供試した。研54-20は，清沢らによりいもち病真性抵抗性遺伝子の同定に用いられてきた菌系である。また，九77-07Aは真性抵抗性遺伝子*Pish*の同定に使われた[16]。PH77-89-1は，*Pik-s*の同定のために供試した。CHNOS32-2-4，CHNOS37-1-1，CHNOS59-9-1，CHNOS60-2-3は交配稔性をもつ中国産イネいもち病菌菌系，また，4桁の数字で始まる7菌系は，イネいもち病菌相互交配から得たF_1菌系である。F_1菌系名の最初の数字は交配番号を示し，2145，2151および3986を付した菌系はそれぞれCHNOS37-1-1×CHNOS12-2-1，CHNOS37-1-1×CHNOS32-2-4およびCHNOS60-2-3×2145-R-57の交配後代系統である。

(3)　接種法および病斑型の検定法

イネF_2の接種では各系統約50～500個体，イネF_3では各系統20個体のイネ苗を供試した。４葉期のイネF_2及びF_3苗にいもち病菌胞子懸濁液を噴霧接種した。同時に接種した交配親イネ品種・系統の病斑型を基準にしてF_2及びF_3系統の抵抗性及び感受性を判定した。接種法の詳細及び病斑型の検定は，第Ⅲ章第１節に記載した方法で行った。

実験結果

(1)　判別品種「新２号」の抵抗性の遺伝子分析とそれに作用する非病原性遺伝子

新２号は，高度抵抗性の*Pik-s*[32]，褐点型からやや進展したbg型病斑（Ｒ～Ｍ）を示す中度抵抗

表Ⅳ-1. イネ判別品種相互及びAK系統との交配F_2のいもち病菌に対する反応

交配組合せ	供試 いもち病菌菌系	F_2個体数 R	S	期待比 (R:S)	χ^2	確率
愛知旭×新２号	CHNOS37-1-1	73	22	3:1	0.17	0.68
	Kyu77-07A	68	24	3:1	0.06	0.81
	PH77-89-1	48	4	15:1	0.18	0.67
AK×新２号	PH77-89-1	106	8	15:1	0.11	0.73
	CHNOS60-2-3	108	6	15:1	0.19	0.66
	Kyu77-07A	84	29	3:1	0.03	0.87
	3986-R-2	171	57	3:1	0.00	1.00
	3986-R-3	71	29	3:1	0.85	0.36
新２号×クサブエ	CHNOS37-1-1	277	0	1:0		
	Ken54-20	125	37	3:1	0.40	0.53
	Kyu77-07A	256	0	1:0		
	PH77-89-1	95	0	1:0		
愛知旭×藤坂５号	CHNOS59-9-1	78	29	3:1	0.25	0.62
AK×クサブエ	CHNOS60-2-3	110	9	15:1	0.35	0.55
	3986-R-2	95	25	3:1	1.11	0.29
	Ken54-20	94	27	3:1	0.47	0.50
AK×関東51号	Ken54-20	46	13	3:1	0.28	0.60
	CHNOS60-2-3	46	12	3:1	0.57	0.45
	3986-R-2	45	14	3:1	0.05	0.82
愛知旭×ツユアケ	Kyu77-07A	211	77	3:1	0.46	0.50
	CHNOS60-2-3	221	60	3:1	1.99	0.16
	CHNOS32-2-4	78	31	3:1	0.69	0.41
AK×ツユアケ	Ken54-20	37	17	3:1	1.21	0.27
	CHNOS60-2-3	41	11	3:1	0.41	0.52
	3986-R-2	44	15	3:1	0.01	0.94
愛知旭×ヤシロモチ	Ken54-20	369	159	3:1	7.36**	0.01
	CHNOS32-2-4	112	34	3:1	0.23	0.63
	2145-R-57	87	31	3:1	0.10	0.75
AK×ヤシロモチ	Ken54-20	87	31	3:1	0.10	0.75
	2145-R-57	97	23	3:1	2.18	0.14
愛知旭×とりで１号	Ken54-20	157	43	3:1	1.31	0.25
	CHNOS37-1-1	148	43	3:1	0.63	0.43
	CHNOS32-2-4	178	36	3:1	7.63**	0.01
	Kyu77-07A	90	8	15:1	0.61	0.43
	PH77-89-1	72	18	3:1	1.20	0.27
	2151-R-8	99	13	3:1	10.71**	0.00
	2151-R-10	114	4	15:1	1.65	0.20
	2151-R-11	31	7	3:1	0.88	0.35
	2151-R-17	55	2	15:1	0.73	0.39
AK×K60	Ken54-20	84	25	3:1	0.25	0.62
	CHNOS60-2-3	383	5	63:1	0.19	0.66
	3986-R-2	445	31	15:1	0.06	0.81
AK×K59	Ken54-20	75	30	3:1	0.71	0.40
	CHNOS37-1-1	60	34	3:1	6.26*	0.01
	CHNOS60-2-3	76	7	15:1	0.68	0.41

R：抵抗性、S：罹病性

性の*Pish*[16]の作用力の異なる２個のいもち病抵抗性遺伝子をもつことが知られている。ある菌系が新２号に非病原性でも，新２号の有するどちらの抵抗性遺伝子に菌系の非病原性遺伝子が作用しているか不明なため，いもち病菌の非病原性遺伝子型を決定することができない。そこで２つの抵抗性遺伝子を判別するために品種と菌系の双方から解析を行った。いもち病菌の遺伝子型を決定するためには，まず*Pik-s*，*Pish*をそれぞれ単独にもつイネ系統を選ぶ必要がある。両抵抗性遺伝子は発現する病斑型が異なることを利用し，愛知旭×新２号のF_3集団にいもち病菌九77-07Aおよび PH77-89-1を接種し*Pik-s*を単独にもつイネ系統 [*Pish*$^+$/*Pish*$^+$, *Pik-s*/*Pik-s*]として4系統を得た（表Ⅳ-2）。また，*Pish*を単独にもつ系統［*Pish*/*Pish*, *Pik-s*$^+$/*Pik-s*$^+$］を選ぶため，表Ⅳ-2の菌系九77-07A及びPH77-89-1の双方に抵抗性であった22F_3集団に，後で記述する菌系CHNOS60-2-3×2145-R-57のF_1菌群のうちイネ品種新２号に抵抗性反応を示した20F_1菌系を接種した。イネ22F_3集団の遺伝子型は[*Pi sh*/*Pi sh*, *Pi k-s*/*Pi k-s*]，[*Pi sh*/*Pi sh*, *Pi k-s*/*Pi k-s*$^+$]，[*Pi sh*/*Pi sh*, *Pi k-s*$^+$/*Pi k-s*$^+$]，イネいもち病菌20F_1菌系の遺伝子型は[*Av-ks*, *Av-sh*]，[*Av-ks*, *Av-sh*$^+$]，[*Av-ks*$^+$, *Av-sh*]となる。このうち*Pi sh*を単独にもつ［*Pi sh*/*Pi sh*, *Pi k-s*$^+$/*Pi k-s*$^+$］集団は高度抵抗性の*Pi k-s*が作用しないので中度抵抗性を示し，かつ，その反応には分離がみられないはずである。これらに該当するイネF_3集団としてAA/S2F_3-3, AA/S2F_3-10が得られた（表Ⅳ-3）。*Pi k-s*，*Pi sh*の一方のみを持つように作出したイネ系統によりいもち病菌の４つの遺伝子型[*Av-ks*, *Av-sh*]，[*Av-ks*, *Av-sh*$^+$]，[*Av-ks*$^+$, *Av-sh*]，[*Av-ks*$^+$, *Av--sh*$^+$]を区別できた(表Ⅳ-4)。遺伝子型[*Av-ks*, *Av-sh*]，[*Av-ks*, *Av-sh*$^+$]菌系による病斑型０は，*Pi k-s*による高度抵抗性により病斑を形成しない。遺伝子型[*Av-ks*$^+$, *Av-sh*]菌系による病斑型２は*Pi sh*による中度抵抗性でbg型病斑を形成する。遺伝子型[*Av-ks*$^+$, *Av--sh*$^+$]菌系による病斑型５は，両方の抵抗性遺伝子が作用しない場合で，感受性の病斑である。

研54-20，九77-07A，PH77-89-1，CHNOS37-1-1，CHNOS60-2-3，3986-R-2及び3986-R-3の７菌系を新２号，愛知旭，クサブエ及びAKに接種したところ，新２号が研54-20以外の菌系に，クサブエがすべての菌系に抵抗性を示したのに対し，愛知旭，AKはすべての菌系に感受性を示した。愛知旭×新２号のF_2に対する抵抗性個体と感受性個体の比は，CHNOS37-1-1および九77-07Aに対して３：１，PH77-89-1に対して15：１に適合していた（表Ⅳ-1）。AK×新２号のF_2における抵抗性個体と感受性個体の比は，九77-07A，3986-R-2および3986-R-3に対して３：１，PH77-89-1およびCHNOS60-2-3に対して15：１に適合していた。新２号×クサブエのF_2においては，研54-20に対して抵抗性個体と感受性個体の比は，３：１であったが，CHNOS37-1-1，九77-07AおよびPH77-89-1に対しては感受性個体が認められなかった。

つぎに，愛知旭×新２号，AK×新２号，新２号×クサブエのF_2系統を自殖してF_3系統を得た。CHNOS37-1-1および九77-07Aに対する愛知旭×新２号の90F_3集団の反応は，いずれのF_3集団おいても同じであり，抵抗性，抵抗性と感受性の分離および感受性の各集団数は，22，45，23となり，その比は１：２：１に適合していた（表Ⅳ-2）。このことからCHNOS37-1-1は新２号がもつ抵抗性遺伝子*Pi*

表Ⅳ-2. いもち病菌菌系、九77-07A、PH77-89-1及びCHNOS37-1-1に対するイネ品種，愛知旭×新２号のF_3系統の抵抗性の分離

九77-07A* (*Av-sh*)	F_3 系統数								
	PH77-89-1(*Av-ks*)					CHNOS37-1-1			
	抵抗性	分離 (15:1)	分離 (3:1)	感受性	合計	抵抗性	分離 3:1	感受性	合計
抵抗性	22	0	0	0	22	22	0	0	22
分離 (3:1)	13	10	22	0	45	0	45	0	45
感受性	4	12	0	7	23	0	0	23	23
合計	39	22	22	7	90	22	45	23	90

*九77-07A(*Av-sh*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

表Ⅳ-3. イネいもち病菌CHNOS 60-2-3 × 2145-R-57のF_1菌系に対する愛知旭×新２号のF_3系統の抵抗性反応による遺伝子型*Pi k-s*$^+$ / *Pi k-s*$^+$, *Pi sh* / *Pi sh*のイネF_3系統および遺伝子型*Av-ks*$^+$, *Av-sh*のイネいもち病菌F_1菌系の選抜

愛知旭×新2号 F_3イネ系統 AA/S2F_3-	病斑型 イネいもち病菌CHNOS 60-2-3 × 2145-R-57のF_1菌系 (3986-)									
	1-1	2-1	4-1	R-1	R-2	R-3	R-5	R-7	R-8	R-9
1	0	0/2	0/2	0	0/4	2	2	0/2	0/2	2
2	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2
3	2	2	2	5	5	2	2	2	2	2
8	0/2	0/2	0/2	0	0/5	2	2	0/2	0/2	2
10	2	2	2	4	4	2	2	2	2	2
12	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2
23	0	0	0/2	0/4	0	1	0	0/2	0/2	1
24	0/2	0/2	0/2	0/4	0/4	1	2	0	0/2	2
30	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2
33	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2
34	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2
35	0	0	0	0	0	2	2	0	0	2
40	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2
49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0/2	0/2	0/2	0/5	0/4	1	0	0/1	0/2	0
51	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0
56	0/2	0/2	0/2	0/5	0	2	2	0/1	0/2	2
59	0/2	0/2	0/2	0	0/4	2	2	0/2	0/2	2

/は個体毎に病斑型が分離することを示す。

表Ⅳ-4.　イネいもち病非病原性遺伝子*Av-ks*，*Av-sh*といもち病抵抗性遺伝子の組合せによる病斑型

イネ遺伝子型	イネいもち病菌遺伝子型　(*Av*)			
(*Pi*)	*ks*, *sh*	*ks*, +	+, *sh*	+, +
k-s/*k-s*, +/+	0	0	5	5
+/+, *sh*/*sh*	2	5	2	5

*sh*に作用する非病原性遺伝子*Av-sh*をもつことが明らかになった。九77-07Aに対して抵抗性を示した22F_3集団はすべて，PH77-89-1に対しても抵抗性であったことからPH77-89-1は*Av-sh*を併せもつと推定された（表Ⅳ-2）。第３章においてCHNOS 60-2-3は新２号に対して，２個の主動遺伝子をもつことを明らかにした（表Ⅲ-9）。CHNOS60-2-3×2145-R-57のF_1菌群から１個の主動遺伝子をもつ菌系，3986-R-2および3986-R-3を選び（表Ⅳ-1），九77-07A，PH77-89-1，CHNOS 60-2-3とともにAK×新２号の$F_3$20集団に接種した。その結果，3986-R-3に対する20F_3集団の反応は*Pi sh*の同定に供試された九77-07Aに対する20F_3集団の反応と，またCHNOS 60-2-3に対する20F_3集団の反応はPH77-89-1に対する反応と同じであった（表Ⅳ-5）。PH77-89-1は品種に対する反応が清沢により*Pi k-s*の同定に用いられた研Ph-03菌系と同じである（結果省略）ことから*Pi k-s*に対する非病原性遺伝子を有している。以上のことから，3986-R-3に*Av-sh*，3986-R-2に*Av-ks*，CHNOS 60-2-3に*Av-sh*および*Av-ks*の非病原性遺伝子の存在が明らかになった。新２号×クサブエの30F_3集団は，九77-07A，CHNOS37-1-1およびPH77-89-1に対し，すべて同じ反応を示した（表Ⅳ-6）。このことからクサブエに*Pi sh*の存在が確認された。

(2) 判別品種「愛知旭」の抵抗性の遺伝子分析とそれに作用する非病原性遺伝子

イネいもち病菌CHNOS59-9-1を愛知旭，藤坂５号及び愛知旭×藤坂５号のF_2に接種したところ，愛知旭が抵抗性を示したのに対し，藤坂５号は感受性を示した。愛知旭×藤坂５号のF_2における抵抗性個体と感受性個体は78：29となり3:1の分離比に適合したことから愛知旭に１因子の抵抗性遺伝子の存在が示された（表Ⅳ-１）。第３章において，CHNOS59-9-1に愛知旭の抵抗性に作用する１個の主動遺伝子が同定された（交配番号4000及び4013，表Ⅲ-12）が，これは非病原性遺伝子*Av-a*である可能性が高い。

(3) 判別品種「クサブエ」及び「関東51号」の抵抗性の遺伝子分析とそれに作用する非病原性遺伝子

研54-20，3986-R-2およびCHNOS60-2-3の３菌系をクサブエ，関東51号，AKに接種したところ，クサブエ，関東51号がすべての菌系に抵抗性を示したのに対し，AKはすべての菌系に感受性を示した。ＡＫ×クサブエのF_2における抵抗性個体と感受性個体の比は，研54-20及び3986-R-2に対し3:1，CHNOS60-2-3に対しては15:1，ＡＫ×関東５１号のF_2は，いずれの菌系に対しても3:1に適合していた（表Ⅳ-１）。次に，愛知旭×クサブエのF_3に研54-20及びCHNOS37-1-1，ＡＫ×クサブエおよびＡＫ×関東51号のF_3に研54-20，CHNOS60-2-3及び3986-R-2を接種した。愛知旭×クサブエにおいて研54-20に感受性の11F_3集団は，CHNOS37-1-1に対して，抵抗性，抵抗性と感受性の分離，感受性が各々4，６，１となった（表Ⅳ-7）。このことから研54-20とCHNOS37-1-1に対するクサブエの抵抗性は，異なる遺伝子により支配されていると考えられた。ＡＫ×クサブエの各F_3集団に対する研54-20と3986-R-2の反応は同じであったが，CHNOS60-2-3に対しては異なり，研54-20に抵抗性のF_3集団はすべてCHNOS60-2-3に対し抵抗性であった（表Ⅳ-8）。また，新２号×クサブエのF_3集団は九77-07A

表Ⅳ-5. いもち病菌菌系，九77-07A，PH77-89-1，CHNOS37-1-1，3986-R-2及び3986-R-3に対するイネ品種，AK×新２号のF_3系統の抵抗性の分離

九77-07A* (*Av-sh*)	F_3 系統数																		
	PH77-89-1(*Av-ks*)					CHNOS60-2-3					3986-R-2(*Av-ks*)				3986-R-3(*Av-sh*)			
	抵抗性	分離 (15:1)	分離 (3:1)	感受性	合計	抵抗性	分離 (15:1)	分離 (3:1)	感受性	合計	抵抗性	分離 (3:1)	感受性	合計	抵抗性	分離 (3:1)	感受性	合計
抵抗性	6	0	0	0	6	6	0	0	0	6	2	1	3	6	6	0	0	6
分離 (3:1)	3	5	3	0	11	3	5	3	0	11	3	5	3	11	0	11	0	11
感受性	1	0	1	1	3	1	0	1	1	3	1	1	1	3	0	0	3	3
合計	10	5	4	1	20	10	5	4	1	20	6	7	7	20	6	11	3	20

*九77-07A(*Av-sh*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

表Ⅳ-6. いもち病菌菌系、九77-07A、PH77-89-1及びCHNOS37-1-1に対するイネ品種、新２号×クサブエのF_3系統の抵抗性の分離

九77-07A*	F_3 系統数							
	PH77-89-1(*Av-ks* *Av-sh*)				CHNOS37-1-1(*Av-sh*)			
(*Av-sh*)	抵抗性	分離	感受性	合計	抵抗性	分離	感受性	合計
抵抗性	30	0	0	30	30	0	0	30
分離	0	0	0	0	0	0	0	0
感受性	0	0	0	0	0	0	0	0
合計	30	0	0	30	90	0	0	30

*九77-07A(*Av-sh*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

表Ⅳ-7. いもち病菌菌系、研54-20及びCHNOS37-1-1に対するイネ品種、愛知旭×新２号のF_3系統の抵抗性の分離

研54-20* (*Av-k*)	F_3 系統数 CHNOS37-1-1(*Av-sh*) 抵抗性	分離	感受性	合計
抵抗性	0	6	4	10
分離	5	10	1	16
感受性	4	6	1	11
合計	9	22	6	37

*研54-20(*Av-k*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

表Ⅳ-8. いもち病菌菌系、研54-20、CHNOS60-2-3及び3986-R-2に対するイネ品種、AK×クサブエのF_3系統の抵抗性の分離

研54-20* (*Av-k*)	F_3 系統数								
	CHNOS60-2-3(*Av-ks*)					3986-R-2			
	抵抗性	分離 (15:1)	分離 (3:1)	感受性	合計	抵抗性	分離 3:1	感受性	合計
抵抗性	12	0	0	0	12	12	0	0	12
分離 (3:1)	4	4	6	0	14	0	14	0	14
感受性	7	0	4	3	14	0	0	14	14
合計	23	4	10	3	40	22	45	23	40

*研54-20(*Av-k*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

及びCHNOS37-1-1にすべて抵抗性であったことから，九77-07A及びCHNOS37-1-1の非病原性遺伝子は，クサブエと新２号の共通の抵抗性遺伝子に作用していた（結果省略）。さらに，研54-20，CHNOS60-2-3および3986-R-2に対するＡＫ×関東51号のF_3の反応は，すべて同じであった（結果省略）。一方，第３章における菌系の遺伝子分析からクサブエに対し，CHNOS37-1-1は１因子，CHNOS60-2-3は２因子の非病原性遺伝子をもつことを示した（表Ⅲ-14）。新２号およびクサブエは，当初同定された*Pi k-s*および*Pi k*の他にともに*Pi sh*をもつこと[16]が知られており，CHNOS37-1-1のクサブエに対する非病原性遺伝子は，研54-20のもつ*Av-k*ではなく*Av-sh*であると考えられる。3986-R-2の非病原性遺伝子は研54-20と同じ*Av-k*，また，CHNOS60-2-3は２個の非病原性因子が関与しており，ひとつは研54-20および3986-R-2と同じ*Av-k*であると考えられた。

以上のことから，クサブエに抵抗性遺伝子*Pi k*および*Pi sh*，関東51号に*Pi k*の存在が確認され，菌系においては，CHNOS 60-2-3に*Av-k*および*Av-sh*，3986-R-2に*Av-k*の非病原性遺伝子の存在が明らかになった。

(4) 判別品種「ツユアケ」の抵抗性の遺伝子分析とそれに作用する非病原性遺伝子

研54-20，九77-07A，3986-R-2，CHNOS32-2-4およびCHNOS60-2-3の５菌系を愛知旭，ツユアケ，AKに接種したところ，ツユアケがすべての菌系に抵抗性を示したのに対し，AKおよび愛知旭はすべての菌系に感受性を示した。愛知旭×ツユアケのF_2集団は，九77-07A，CHNOS32-2-4及びCHNOS60-2-3に対し，抵抗性，感受性個体の比が3:1に適合した。ＡＫ×ツユアケのF_2集団は研54-20，CHNOS60-2-3及び3986-R-2に対し抵抗性，感受性個体の比が3:1に適合した（表Ⅳ-１）。愛知旭×ツユアケ49F_3集団は，研54-20，CHNOS60-2-3及び3986-R-2に対して抵抗性，抵抗性/感受性の分離，感受性がそれぞれ14，17，18系統と同じ反応を示した（結果省略）。また，AK×ツユアケ30F_3集団に，研54-20，CHNOS32-2-4，CHNOS60-2-3及び3986-R-2を接種した。この場合，CHNOS32-2-4に対する抵抗性の病斑型は研54-20が0-1であるのに対し0-3と１～２ランク罹病的であったが，各々のF_3集団に対する抵抗性，感受性の反応は一致した（表Ⅳ-9）。以上の結果から，ツユアケに研54-20，CHNOS32-2-4及びCHNOS60-2-3，3986-R-2に対する共通した１因子の抵抗性遺伝子がみられた。一方，第３章における菌系の遺伝子分析からツユアケに対し，CHNOS32-2-4は１因子の非病原性遺伝子をもつことを示した（表Ⅲ-15）。これらのことからCHNOS32-2-4，CHNOS60-2-3及び3986-R-2のツユアケに対する非病原性を支配する遺伝子は，研54-20と同一であり，*Pi k-m*に対応する*Av-km*と考えられた。

(5) 判別品種「ヤシロモチ」の抵抗性の遺伝子分析とそれに作用する非病原性遺伝子

研54-20，CHNOS32-2-4および2145-R-57の３菌系を愛知旭，ヤシロモチ，AKに接種したところ，ヤシロモチがすべての菌系に抵抗性を示したのに対し，AKおよび愛知旭はすべての菌系に感受性を示した。愛知旭×ヤシロモチのF_2集団は，研54-20及びCHNOS32-2-4に対し，抵抗性個体，感受性個体の比が3:1，ＡＫ×ヤシロモチのF_2集団は研54-20及び2145-R-57に対し同じく3:1に適合した（表Ⅳ-

表Ⅳ-9. いもち病菌菌系、研54-20、CHNOS32-2-4 、CHNOS60-2-3及び3986-R-2に対するイネ品種、AK×ツユアケのF_3系統の抵抗性の分離

研54-20* (*Av-km*)	F_3 系統数											
	CHNOS32-2-4				CHNOS60-2-3				3986-R-2			
	抵抗性	分離	感受性	合計	抵抗性	分離	感受性	合計	抵抗性	分離	感受性	合計
抵抗性	9	0	0	9	9	0	0	9	9	0	0	9
分離	0	18	0	18	0	18	0	18	0	18	0	18
感受性	0	0	3	3	0	0	3	3	0	0	3	3
合計	9	18	3	30	9	18	3	30	9	18	3	30

*研54-20(*Av-km*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

1）。また，愛知旭×ヤシロモチ$F_3$50集団は，研54-20及びCHNOS32-2-4に対し，AK×ヤシロモチ$F_3$50集団は研54-20及び2145-R-57に対し，各々同じ反応を示し（結果省略），ヤシロモチは研54-20，CHNOS32-2-4及び2145-R-57に対する１因子の共通な抵抗性遺伝子をもつことが示された。一方，第３章における菌系の遺伝子解析からCHNOS32-2-4および2145-R-57はヤシロモチに対し１因子の非病原性遺伝子をもつことを示した（表Ⅲ-17）。これらのイネといもち病菌の遺伝子分析からCHNOS32-2-4および2145-R-57の非病原性遺伝子は，研54-20のもつ非病原性遺伝子と同じであり，Pitaに対応する*Av-ta*と考えられる。

(6) 判別品種「とりで１号」の抵抗性の遺伝子分析とそれに作用する非病原性遺伝子

イネいもち病菌研54-20，九77-07A，PH77-89-1，CHNOS32-2-4，CHNOS37-1-1，2151-R-8，2151-R-10，2151-R-11，2151-R-17を愛知旭およびとりで１号に接種したところ，とりで１号はすべての菌系に抵抗性を示したのに対し，愛知旭はすべての菌系に感受性を示した。愛知旭×とりで１号のF_2における抵抗性個体と感受性個体の比は，研54-20，CHNOS32-2-4，CHNOS37-1-1及びPH77-89-1に対し，抵抗性，感受性が3:1に適合した。このことは，CHNOS37-1-1及びCHNOS32-2-4にはとりで１号に対する非病原性に関与する１個の主動遺伝子があることを示している。九77-07Aに対しては，抵抗性，感受性が15:1に分離した。また，CHNOS37-1-1×CHNOS32-2-4の$F_1$４菌系は，抵抗性，感受性個体が3:1に分離する2151-R-8及び2151-R-11と，抵抗性，感受性個体が15:1に分離する2151-R-10及び2151-R-17に分かれた。このことは，これらのF_1菌系にはとりで１号に対する非病原性を支配する遺伝子が２個含まれる場合と１個の場合があることを示している（表Ⅳ-１）。次に，愛知旭×とりで１号$F_3$12集団の研54-20，九77-07A，PH77-89-1，CHNOS37-1-1，CHNOS32-2-4及びCHNOS37-1-1×CHNOS32-2-4の$F_1$5菌系に対する抵抗性を調べた。その結果，CHNOS37-1-1に抵抗性の各F_3集団は，CHNOS32-2-4に対しては感受性の集団と抵抗性と感受性の分離集団に分かれた（表Ⅳ-10）。このことからCHNOS37-1-1とCHNOS32-2-4のもつ非病原性遺伝子は異なることが判明した。それ以外の菌系の各々のF_3集団に対する反応は，３通りに分かれた。すなわち，2151-R-11，2151-R-17及びPH77-89-1はCHNOS37-1-1と，2151-R-8，研54-20はCHNOS32-2-4と，また，2151-R-10は九77-07Aと同じ反応を示した。九77-07A及び研54-20との比較からCHNOS37-1-1は非病原性遺伝子A*v-sh*，CHNOS32-2-4は非病原性遺伝子*Av-zt*を持つことが明らかになった。CHNOS37-1-1とCHNOS32-2-4の交配後代の非病原性の遺伝子型は，2151-R-8が[*Av-sh*$^+$，*Av-zt*]，2151-R-10が[*Av-sh*，*Av-zt*]，2151-R-11，2151-R-17及2151-R-21が[*Av-sh*，*Av-zt*$^+$]と判定された。参考に供試した菌系の非病原性の遺伝子型は，研54-20が[*Av-sh*$^+$，*Av-zt*]，九77-07Aが[*Av-sh*，*Av-zt*]，PH77-89-1が[*Av-sh*，*Av-zt*$^+$]であった。以上のように，複雑に見えたとりで１号の抵抗性は２因子の抵抗性遺伝子と２因子の非病原性遺伝子により説明することができた。

(7) 判別品種「K60」の抵抗性の遺伝子分析とそれに作用する非病原性遺伝子

表Ⅳ-1に示した研54-20，CHNOS60-2-3および3986-R-2をK60およびAKに接種したところ，K60は

表Ⅳ-10. イネいもち病菌菌系、CHNOS37-1-1、CHNOS32-2-4、CHNOS37-1-1×CHNOS32-2-4のF_1菌系及び参考菌系に対する愛知旭×とりで１号のF_3系統の抵抗性の分離

菌系	愛知旭×とりで１号F_3系統番号			
	1,3,10	4,8	5,6,7,9	2,11,12
CHNOS37-1-1	-	-	-/S	S
CHNOS32-2-4	-/S	S	-/S	-/S
2151-R-8*	-/S	S	-/S	-/S
2151-R-10	-	-	-/S*	-/S
2151-R-11	-	-	-/S	S
2151-R-17	-	-	-/S	S
2151-R-21	-	-	-/S	S
研54-20 (*Av-zt*)	-/S	S	-/S	-/S
九77-07A (*Av-sh*)	-	-	-/S*	-/S
PH77-89-1	-	-	-/S	S

* 2151-R-はCHNOS37-1-1×CHNOS32-2-4のF_1菌系

- 抵抗性、S 感受性、-/S 抵抗性と感受性が3:1に分離、-/S* 抵抗性と感受性が15:1に分離

すべての菌系に抵抗性を示したのに対し，AKはすべての菌系に感受性を示した。AK×K60のF_2集団は，研54-20，CHNOS60-2-3及び3986-R-2に対し，抵抗性，感受性個体が各々3:1，15:1，63:1の分離に適合し，各々１，２，３個の主動遺伝子が想定される反応を示した（表Ⅳ-１）。AK×K60の$F_3$30集団の研54-20，CHNOS60-2-3及び3986-R-2に対する抵抗性を検定したところ，研54-20に抵抗性を示した$F_3$8集団は，すべてCHNOS60-2-3及び3986-R-2に対し抵抗性であった。このことからCHNOS60-2-3及び3986-R-2は，研54-20と同じ非病原性遺伝子*Av-kp*を持つことが判明した。また研54-20に感受性を示した$F_3$6集団は，3986-R-2に対し抵抗性が１集団，抵抗性と感受性の3:1の分離が4集団，感受性が1集団，また，CHNOS60-2-3に対し抵抗性が4集団，抵抗性と感受性の3:1の分離が2集団であった（表Ⅳ-11）。新２号の抵抗性遺伝子分析からCHNOS60-2-3は*Av-sh*をもち，3986-R-2は*Av-sh*もたないことが示されている（表Ⅳ-5）。AK×K60のF_2分析からCHNOS60-2-3に3因子，3986-R-2に2因子の非病原性遺伝子の関与が推定されている。以上のことから親菌系CHNOS60-2-3および3986-R-2は*Av-kp*または*Av-sh*の他に未知の非病原性遺伝子を持つと考えられる。未知の非病原性遺伝子と作用する抵抗性遺伝子は，K60の遺伝子源であるパキスタン品種「Pusar」から*Pik-p*とともに入ったものであろう。

(8) 判別品種「K59」の抵抗性の遺伝子分析とそれに作用する非病原性遺伝子

研54-20，CHNOS37-1-1およびCHNOS60-2-3をK59およびAKに接種したところ，K59はすべての菌系に抵抗性を示したのに対し，AKはすべての菌系に感受性を示した。AK×K59のF_2集団は，菌系研54-20及びCHNOS37-1-1に対し，抵抗性と感受性が3:1，CHNOS60-2-3に対して同じく15:1に分離した（表Ⅳ-１）。愛知旭×K59の抵抗性のF_2個体から自殖させて得た$F_3$150集団について研54-20及びCHNOS37-1-1に対する抵抗性を検定したところ，研54-20とCHNOS37-1-1に対する反応は，すべてのF_3集団において一致した（表Ⅳ-12）。このことからCHNOS37-1-1は研54-20と同じ非病原性遺伝子をもつと考えられる。表Ⅳ-12には感受性F_3が5系統含まれていたが，抵抗性のF_2個体を選ぶ際エスケープしたものと考えられた。第３章においてイネいもち病菌相互の交配（交配番号2151など）によるF_1菌系の解析からCHNOS37-1-1にK59に対する１個の非病原性遺伝子が存在していた。K59は研54-20に対する抵抗性遺伝子*Pi t*をもつことが知られていること，またCHNOS37-1-1に対するK59の反応が*Pit*特有のハロー病斑を形成することからCHNOS37-1-1に同定された非病原性遺伝子は*Av-t*であると推定される。AK×K59のF_2集団の分析からK59にCHNOS60-2-3に対する２個の抵抗性遺伝子が想定された。また，同じく第３章においてイネいもち病菌相互の交配（交配番号3984及び3988）によるF_1菌系の解析からもCHNOS60-2-3は２因子の非病原性遺伝子を持つことを示した。さらに，F_3集団への菌系の反応の比較からK59は*Pit*の他に*Pik-s*をもち，CHNOS60-2-3は非病原性遺伝子*Av-t*と*Av-ks*をもつことが判明した（表Ⅳ-13）。

考察

いもち病抵抗性判別品種及びイネいもち病菌のそれぞれの交雑による遺伝子解析において，抵抗

表Ⅳ-11. いもち病菌菌系、研54-20、CHNOS60-2-3及び3986-R-2に対するイネ品種、AK×K60のF_3系統の抵抗性の分離

研54-2[0*] (*Av-kp*)	F_3 系統数									
	CHNOS60-2-3(*Av-kp*, *Av-sh*)					3986-R-2(*Av-kp*, *Av-sh*[+])				
	抵抗性	分離		感受性	合計	抵抗性	分離		感受性	合計
		(15:1)	(3:1)				(15:1)	(3:1)		
抵抗性	8	0	0	0	8	8	0	0	0	8
分離 (3:1)	12	2	2	0	16	6	5	5	0	16
感受性	4	0	2	0	6	1	0	4	1	6
合計	24	2	4	3	30	15	5	9	1	30

*研54-20(*Av-kp*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

表Ⅳ-12. いもち病菌菌系、研54-20及びCHNOS37-1-1に対するイネ品種、愛知旭×K59のF_3系統の抵抗性の分離

研54-20* (*Av-t*)	F_3 系統数 CHNOS37-1-1(*Av-t*) 抵抗性	分離	感受性	合計
抵抗性	25	0	0	25
分離	0	120	0	120
感受性	0	0	5	5
合計	25	120	5	150

*研54-20(*Av-t*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

表Ⅳ-13. いもち病菌菌系、研54-20、CHNOS37-1-1 、CHNOS60-2-3及び3986-R-2に対するイネ品種、AK×K59のF_3系統の抵抗性の分離

3986-R-2* (*Av-ks*)	F_3 系統数												
	研54-20 (*Av-t*)				CHNOS37-1-1 (*Av-t*)				CHNOS60-2-3				
	抵抗性	分離	感受性	合計	抵抗性	分離	感受性	合計	抵抗性	分離 15:1	分離 3:1	感受性	合計
抵抗性	0	3	2	5	0	3	2	5	5	0	0	0	5
分離	0	6	2	8	0	6	2	8	0	5	3	0	8
感受性	0	0	7	7	0	0	7	7	0	0	0	7	7
合計	0	9	11	20	9	18	3	30	5	5	3	7	20

*3986-R-2(*Av-ks*)により分別された抵抗性系統群，分離系統群，感受性系統群

性遺伝子と非病原性遺伝子に１：１の対応関係が示され，イネとイネいもち病菌の間に「遺伝子対遺伝子」説が成立していることが明らかになった。「遺伝子対遺伝子」説に基づき９個のイネいもち病菌非病原性遺伝子を抵抗性遺伝子に対応させることができた（表Ⅳ-14）。「遺伝子対遺伝子」説に基づけば非病原性遺伝子から抵抗性遺伝子を，反対に抵抗性遺伝子から非病原性遺伝子を解析することができる。CHNOS37-1-1×CHNOS32-2-4の交配において，交配親菌系はいずれもとりで１号に非病原性であったが，そのF_1菌系に一定の割合で病原性を示す菌系が出現した。この現象についても，その機構が「遺伝子対遺伝子」説に基づき，２個の抵抗性遺伝子*Pi z-t*，*Pi sh*と２個の非病原性遺伝子*Av-zt*，*Av-sh*の組合せにより説明された。新２号は*Pi k-s*，*Pi sh*の２個の抵抗性遺伝子をもつため，新２号に非病原性であっても，いずれの抵抗性遺伝子が関与したのか不明であった。菌系を交雑して作出したF_1菌系から新２号の２個の抵抗性遺伝子*Pi sh*及び*Pi k-s*の有無を判別できる菌系を作出した。とりで１号は*Pi z-t*の判別品種であるが，*Pi sh*を併せてもつこと，K60には*Pi sh*が存在する可能性があることおよび1個の未知の抵抗性遺伝子が存在すること，また*Pi t*をもつK59に*Pi k-s*が含まれることなど，これまでイネ側のみに依る遺伝子解析では得られない情報が得られた（表Ⅳ-15）。本来，判別品種としては，各々がひとつずつ抵抗性遺伝子をもつことが判別能力が高く望ましい。現在の日本の判別品種は世界で唯一抵抗性遺伝子の分析が行われたセットではあるが，判別品種の選定後，*Pi sh*が５つの判別品種に同定されたことなどにより複数の抵抗性遺伝子を含む品種が多い。本研究において*Av-ks*，*Av-sh*をそれぞれもつ菌系が作出されたことで，これまでの判別品種から*Pi -k*^{s}および*Pi -sh*を除くことが可能となった。

国内の菌系は，新２号に対してほとんど病原性を示すが，外国産菌系を接種すると，多くの場合抵抗性反応を示すことが知られている。Yaegashiはタイ，インドネシア及びコロンビアからの分離菌は，国内からの分離菌の多くに感受性である新２号に抵抗性であったと報告している[86]。Inukaiはフィリピン産菌系において[17]，Nodaはベトナム産菌系において同様なことを指摘している[55]。筆者も外国産菌を接種した際このことを確認している（林，未発表）。*Pi k-s*は，フィリピン産菌系に対する抵抗性として，日本品種に同定された[32]。日本のいもち病判別品種の遺伝解析により，新２号，石狩白毛に*Pi k-s*が含まれることが明らかになっている。また，松本らは*Pi k-s*に対する非病原性遺伝子*Av-ks*が供試したフィリピン産菌42菌系のうち33菌系に広く分布していることを示した[47]。*Pi -sh*は，日本の判別品種のうち新２号，クサブエ，フクニシキ，Pi No.4，BL1に含まれる[16]。*Pi k-s*をもたず，*Pi sh*のみをもつ農林22号に対しフィリピン産菌は，42菌系のうち41菌系までが抵抗性を示した[47]ことから，フィリピンに分布するほとんどの菌系は*Av-sh*をもつことが考えられる。新２号の２つの抵抗性遺伝子*Pi k-s*，*Pi sh*に作用する非病原性遺伝子*Av-ks*および*Av-sh*は海外に広く分布しているとみられ，そのため海外において新２号が広く抵抗性を示したものと考えられる。

表Ⅳ-14.　遺伝子対遺伝子説に基づき同定されたイネいもち病菌非病原性遺伝子

非病原性遺伝子	検出されたイネいもち病菌菌系	非病原性を示したイネ品種	対応する抵抗性遺伝子
Av-sh	CHNOS37-1-1, CHNOS59-3-3 CHNOS60-2-3, PH77-89-1	新２号, クサブエ, とりで１号, K60	*Pish*
Av-ks	CHNOS60-2-3	新２号, K59	*Pik-s*
Av-a	CHNOS59-9-1	愛知旭	*Pia*
Av-k	CHNOS60-2-3	クサブエ, 関東51号	*Pik*
Av-km	CHNOS32-2-4, CHNOS60-2-3	ツユアケ	*Pik-m*
Av-ta	CHNOS32-2-4	ヤシロモチ	*Pita*
Av-zt	CHNOS32-2-4, 九77-07A	とりで１号	*Piz-t*
Av-kp	CHNOS60-2-3	K60	*Pik-p*
Av-t	CHNOS37-1-1, CHNOS60-2-3	K59	*Pit*

表Ⅳ-15. イネいもち病菌及びイネ品種の各々の遺伝分析によりイネ判別品種に同定されたいもち病真性抵抗性遺伝子

判別品種	既知抵抗性遺伝子	新たに同定された抵抗性遺伝子
新２号	*Pik-s* *Pish*	
愛知旭	*Pia*	
石狩白毛	*Pii* *Pik-s*	
クサブエ	*Pik* *Pish*	
ツユアケ	*Pik-m*	
フクニシキ	*Piz* *Pish*	
ヤシロモチ	*Pita*	
PiNo.4	*Pita-2* *Pish*	
とりで１号	*Piz-t*	*Pish*
K60	*Pik-p*	*(Pish)**, *Pix***
BL1	*Pib* *Pish*	
K59	*Pit*	*Pik-s*

* F_3解析（表Ⅳ-11）から*Pish*を有すると判断した。

** F_2解析（表Ⅳ-1）から未知の抵抗性遺伝子を有すると判断した。

第Ⅴ章　イネいもち病菌の種特異性分化

前章において，「遺伝子対遺伝子」説がイネとイネいもち病菌の間に成立し，レースにみられるイネいもち病菌の品種特異性分化はイネ品種の抵抗性遺伝子とそれに対応するイネいもち病菌非病原性遺伝子の相互作用により生じることを明らかにした。本章では，イネいもち病菌，シコクビエいもち病菌およびアワいもち病菌の異なる種の宿主に対する寄生性分化は，どのような機構に因るのか，非病原性を支配している遺伝子の遺伝様式について検討した。

材料および方法

交配親菌系としてイネいもち病菌5菌系，シコクビエいもち病菌3菌系及びアワいもち病菌3菌系を供試した。これらの菌系は，表Ⅴ-1に示す病原性の違いがあり，相互を容易に識別することができる。検定植物は，イネ９品種；新２号，愛知旭，石狩白毛，クサブエ，ツユアケ，ヤシロモチ，K60，麗江新団黒谷（LTH）およびKencana，シコクビエ6品種；EC3（Manigaon, ネパール），EC19（Purna, ネパール），EC20（雪印系），EC21（祖谷在来），EC30（Kabanyolo, ウガンダ）及びEC40（徳山系），エルシーネ・アフリカーナ２品種；（Serere, ウガンダ），EA38（Kabanyolo, ウガンダ），アワ６品種；SI5（赤粟），SI9（紅粟），SI12（毛沚鱔），PAKSI93（パキスタン），PAKSI95, PAKSI116を用いた。

いもち病菌の交配は菌糸寒天片をオートミール培地上で対峙培養する方法で行った。子のう殻を殺菌水中で破砕し，コンデンサー部位にガラス針を装着した顕微鏡を用い，子のう単位または放出させた子のう胞子を無作為に単離した。単離した子のう胞子はCM培地[76]で培養し，ただちにろ紙法により保存し，交配型および病原性の検定に供試した。その他いもち病菌の交配は第２章第２節の方法に従った。

F_1菌系の交配型の検定は，交配型*Mat1-1*および*Mat1-2*の標準菌系（57-R-33，57-R-28）との交配により，病原性は，分生胞子懸濁液を上記植物へ噴霧接種する方法により行った。接種胞子濃度は10～15×10^4個/mlになるように調整し，接種5～6日後に病斑型（0～5の6段階）を調査した。原則として病斑型0～3を抵抗性，病斑型4～5を罹病性と判定した。それ以外の植物の育成および接種法については第２章第１節の方法に従った。

実験結果

（1）イネいもち病菌とシコクビエいもち病菌の交配による病原性の遺伝解析

イネいもち病菌とシコクビエいもち病菌を3986-R-10（*Mat1-2*）×CHNEC3-1A-1（*Mat1-1*），2145-R-57（*Mat1-2*）×G10-1（*Mat1-1*）及び2145-R-11（*Mat1-2*）×IN77-51-1-3（*Mat1-1*）の３組合せで交配した。3986-R-10×CHNEC3-1A-1（交配番号4041）の84F_1菌系のイネ4品種に対する反応は，

表Ⅴ-1. 交配による遺伝分析に供試したイネ、シコクビエ及びアワいもち病菌とその特性

菌系	病原性			交配型	雌雄性	由来
	イネ	シコクビエ	アワ			
2145-R-11	S	-	-	*Mat1-2*	♀♂	F_1菌系(CHNOS 37-1-1×CHNOS 12-2-1)
2145-R-57	S	-	-	*Mat1-2*	♀♂	F_1菌系(CHNOS 37-1-1×CHNOS 12-2-1)
3986-R-6	S	-	-	*Mat1-2*	♀♂	F_1菌系(CHNOS 60-2-3×2145-R-57)
3986-R-10	S	-	-	*Mat1-2*	♀♂	F_1菌系(CHNOS 60-2-3×2145-R-57)
3986-R-13	S	-	-	*Mat1-1*	♀♂	F_1菌系(CHNOS 60-2-3×2145-R-57)
CHNEC3-1A-1	-	S	-	*Mat1-1*	♀♂	中国雲南省
G10-1	-	S	-	*Mat1-1*	♀♂	栃木県
IN77-51-1-3	-	S	-	*Mat1-1*	♂	Mysore, India
NRSI1-1-1	-	-	S	*Mat1-2*	♂	奈良県
NRSI3-1-1	-	-	S	*Mat1-2*	♂	奈良県
NRSI5-1	-	-	S	*Mat1-1*	♂	奈良県

S：罹病性、-：抵抗性

いずれも病斑型0，1または2で，わずかに病斑型3がみられた。病斑型3と判定したF_1菌系においても病斑数は親菌系に比べ減少した。イネ菌交配親菌系と同程度の病斑型を示すF_1菌系は出現しなかった（表Ⅴ-2）。病斑型３と４を境に病原性の有無を判定すると病原性を示す菌系数と示さない菌系数は，愛知旭，ツユアケ，LTHおよびKencanaに対して，それぞれ84:0，36:0，84:0および84:0で，いずれの品種においても罹病性病斑形成するF_1菌系は得られず，すべてがイネ品種に非病原性であった。シコクビエ４品種及びエルシーネ・アフリカーナ２品種に対する病原性検定では，わずかに病原性を示すF_1菌系がみられた。シコクビエ品種EC21に対し，交配親菌系のCHNEC3-1A-1と同じ病斑型5を示すF_1菌系がみられた。しかしこのF_1菌系により形成された病斑型5の病斑数はシコクビエいもち病菌親菌系のそれに比べ減少した。エルシーネ・アフリカーナ２品種に対しても交配親菌系のCHNEC3-1A-1に比べやや小型の罹病性病斑が形成された。病原性を示す菌系と示さない菌系との分離比は，品種間で差がみられ，1:0から11:1であった。アワ4品種に対する病原性検定では，SI9，SI12，PAKSI116に対し一部の菌系が病斑型2の病斑を形成したが，すべてのF_1菌系は非病原性であった。

シコクビエいもち病菌G10-1×イネいもち病菌2145-R-57（交配番号3914）の２つの子のうから子のう単位に分離した14F_1菌系の宿主に対する病原性を検定した結果，イネ品種，愛知旭，ツユアケに対してほとんどのF_1菌系で病斑型０でわずかに病斑型１がみられた。シコクビエ品種EC19およびEC21に対しては，シコクビエ菌交配親菌系と同じ病斑型5を形成するF_1菌系は得られなかったが，病斑型4～3の中間的な病斑型を作るF_1菌系がほぼ半数得られた（表Ⅴ-3）。

イネいもち病菌2145-R-11（*Mat1-2*）×シコクビエいもち病菌IN77-51-1-3（*Mat1-1*）（交配番号3755）のF_1菌系のイネ11品種に対する反応は，愛知旭およびクサブエに病斑型５，新２号，石狩白毛，ツユアケ，ヤシロモチおよびK60に病斑型４を示すF_1菌系がわずかに得られた（表Ⅴ-4）。またシコクビエ６品種に対しては，4品種でシコクビエ菌親菌系と同程度の病斑型を示すF_1菌系が得られた。しかし，イネとシコクビエ両方に病原性を有するF_1菌系は，いずれの菌系の組合せにおいても得られなかった。

（2）イネいもち病菌とアワいもち病菌の交配による病原性の遺伝解析

イネいもち病菌とアワいもち病菌を3986-R-6（*Mat1-2*）×NRSI5-1（*Mat1-1*）（交配番号4060）及び3986-R-13（*Mat1-1*）×NRSI3-1-1（*Mat1-2*）（交配番号4064）の２組合せで交配し，得られたF_1菌系のイネ，アワ，シコクビエおよびエルシーネ・アフリカーナに対する病原性と交配型を検定した。3986-R-6×NRSI5-1のF_1菌系のイネ９品種に対する反応は品種により異なった（表Ⅴ-5）。すなわち，愛知旭，石狩白毛，クサブエ，ツユアケ，K60，LTHおよびKencanaに対して病斑型5または４となる病原性のF_1菌系が1～5菌系得られた。特に，LTHに対しては明瞭な病斑型５の病斑を形成した。病斑型３と４を非病原性，病原性の境にするとLTHに対する非病原性と病原性のF_1菌系数は，35:5となり３個の主動遺伝子による分離比7:1に適合した。それ以外の新２号，ヤシロモチに対してはすべてのF_1菌系が非病原性であった。アワ６品種に対する病原性は，品種により異なり，PAKSI93および

表Ⅴ-2. イネいもち病菌3986-R-10×シコクビエいもち病菌CHNEC3-1A-1のF_1菌系のイネ、シコクビエ及びアワ品種に対する非病原性の遺伝子分析

宿主	交配親菌系の病原性		各病斑型のF_1菌系数						非病原性：病原性
品種名	CHNEC 3-1A-1	3986 R-10	0	1	2	3	4	5	
イネ									
愛知旭	0	5	66	13	5	0	0	0	84:0
ツユアケ	0	5	29	5	2	0	0	0	36:0
LTH	1	5	52	25	6	1	0	0	84:0
Kencana	0	3	11	55	18	0	0	0	84:0
シコクビエ									
EC3（Manigaon, ネパール）	5	0	55	9	11	5	4	0	80:4
EC19（Purna, ネパール）	5	0	46	7	25	6	0	0	84:0
EC21（雪印系）	5	0	59	5	11	7	1	1	82:2
EC30（Kabanyolo, ウガンダ）	5	0	71	2	6	4	1	0	83:1
エルシーネ・アフリカーナ									
EA37（Serere, ウガンダ）	5	0	28	2	3	0	3	0	33:3
EA38（Kabanyolo, ウガンダ）	5	0	29	2	1	2	2	0	34:2
アワ									
SI5（赤粟）	0	0	36	0	0	0	0	0	36:0
SI9（紅粟）	0	0	30	0	5	0	0	0	35:0
SI12（毛沚鮪）	0	0	30	1	3	0	0	0	34:0
PAKSI116（パキスタン）	0	2	31	2	3	0	0	0	36:0

表Ⅴ-3. イネいもち病菌2145-R-57×シコクビエいもち病菌G10-1の１子のうから単離したF_1子のう胞子菌系のイネ及びシコクビエ品種に対する病原性

系統名	病斑型*				交配型
	イネ		シコクビエ**		
	愛知旭	ツユアケ	EC19	EC21	
交配後代					
3914-4-1	0	0	2	0	*Mat1-2*
3914-4-2	0	0	3	2	*Mat1-2*
3914-4-3	0	0	0	0	*Mat1-1*
3914-4-4	0	1	0	0	*Mat1-1*
3914-4-5	0	0	3	3	*Mat1-1*
3914-4-6	0	0	3	3	*Mat1-1*
3914-4-7	0	1	2	2	*Mat1-2*
3914-5-1	1	1	2	0	*Mat1-2*
3914-5-3	1	1	0	0	*Mat1-2*
3914-5-2	1	0	2	0	*Mat1-1*
3914-5-5	0	0	0	1	*Mat1-1*
3914-5-6	0	0	4	4	*Mat1-2*
3914-5-7	0	0	4	2	*Mat1-2*
3914-5-4	0	0	3	3	*Mat1-1*
親菌株					
G 10-1	0	0	5	5	*Mat1-1*
2145-R-57	5	5	0	0	*Mat1-2*

*病斑型0～5は方法の項を参照
**表Ⅴ-2参照

表Ⅴ-4. イネいもち病菌2145-R-11×シコクビエいもち病菌IN77-51-1-3のF_1菌系のイネ及びシコクビエ品種に対する病原性

宿主	交配親菌系の病原性		各病斑型のF_1菌系数						非病原性：病原性
品種名	IN77 51-1-3	2145 R-11	0	1	2	3	4	5	
イネ									
新２号	0	4	18	0	0	0	2	0	18:2
愛知旭	0	4	30	6	1	0	0	2	37:2
石狩白毛	0	4	12	5	1	1	1	0	19:1
クサブエ	0	4	17	1	1	0	0	1	19:1
ツユアケ	0	4	27	8	3	0	1	0	38:1
ヤシロモチ	0	1	15	4	0	0	1	0	19:1
Pi No.4	0	0	20	0	0	0	0	0	20:0
とりで１号	0	0	20	0	0	0	0	0	20:0
K60	0	4	18	0	1	0	1	0	19:1
BL1	0	0	20	0	0	0	0	0	20:0
Kencana	0	3	5	29	4	1	0	0	39:0
シコクビエ									
EC3（Manigaon, ネパール）	5	0	25	0	9	2	2	1	36:3
EC19（Purna, ネパール）	5	0	14	1	3	1	2	0	19:2
EC20（雪印系）	5	0	11	1	4	1	1	2	17:3
EC21（祖谷在来）	5	0	25	2	4	5	1	2	36:3
EC30（Kabanyolo, ウガンダ）	5	0	18	0	2	1	0	0	21:0
EC40（徳山系）	5	0	10	0	4	2	1	2	16:3

表Ⅴ-5. イネいもち病菌3986-R-6×アワいもち病菌NRSI5-1のF_1菌系のイネ，アワ，シコクビエ及びエルシーネ・アフリカーナ品種に対する病原性

宿主	交配親菌系の病原性		各病斑型のF_1菌系数						非病原性：病原性
品種名	NRSI5-1	3986 R-6	0	1	2	3	4	5	
イネ									
新２号	0	5	42	4	2	0	0	0	48:0
愛知旭	0	5	39	4	3	1	1	0	47:1
石狩白毛	0	5	25	6	7	1	1	0	39:1
クサブエ	0	5	30	6	3	0	1	0	39:1
ツユアケ	0	5	28	1	8	2	1	0	39:1
ヤシロモチ	0	2	30	7	3	0	0	0	40:0
K60	0	5	32	5	2	0	1	0	39:1
LTH	0	5	19	2	13	1	2	3	35:5
Kencana	0	3	8	19	9	3	0	1	36:4
アワ									
SI5（赤粟）	4	0	16	19	5	0	0	0	40:0
SI9（紅粟）	1	0	33	3	4	0	0	0	40:0
SI12（毛沚鰌）	0	0	35	0	5	0	0	0	40:0
PAKSI93（パキスタン）	5	1	6	4	12	0	0	2	22:2
PAKSI95（パキスタン）	2	2	2	4	30	1	0	0	37:0
PAKSI116（パキスタン）	2	0	2	2	32	2	2	0	38:2
シコクビエ									
EC3（Manigaon, ネパール）	0	0	18	0	1	0	0	0	19:0
EC19（Purna, ネパール）	0	0	19	0	0	0	0	0	19:0
EC21（雪印系）	0	0	19	0	0	0	0	0	19:0
EC30（Kabanyolo, ウガンダ）	0	0	19	0	0	0	0	0	19:0
エルシーネ・アフリカーナ									
EA37（Serere, ウガンダ）	0	0	19	0	0	0	0	0	19:0
EA38（Kabanyolo, ウガンダ）	0	0	19	0	0	0	0	0	19:0

PAKSI116に対して病斑型４または５がみられたが，それ以外の品種ではほとんどのF_1菌系において病斑型０から２で，わずかに病斑型３がみられた。PAKSI93およびPAKSI116に対する非病原性，病原性のF_1菌系数は，各々22:2および38:2で分離比15:1に適合し，４個の主動遺伝子の存在が示唆された。シコクビエ４品種およびエルシーネ・アフリカーナ２品種に対しては，いずれも大多数のF_1菌系が病斑型０でF_1菌系はすべて病原性を示さなかった。同じ交配組合せ（3986-R-6×NRSI5-1）で２個の子のうから分離した16F_1菌系について，イネおよびアワに対する病原性を検定した結果，イネ品種のうちLTHに対して親菌系と同じ病斑型５を示す菌系が一方の子のう（子のう番号12）から２菌系得られた。他の４品種での最も罹病的な病斑型は，愛知旭の病斑型３，ツユアケおよびヤシロモチの病斑型２，新２号の病斑型１であり，大多数のF_1菌系に対しては病斑型０で病原性を示さなかった。アワ品種では，PAKSI116に対しほとんどのF_1菌系で病斑型２であったが，他の３品種では病斑型０～１であった（表Ⅴ-6）。

イネいもち病菌3986-R-13×アワいもち病菌NRSI3-1-1（交配番号4064）のF_1菌系のイネ９品種に対する反応は，品種により異なった。すなわち，新２号，愛知旭，石狩白毛，クサブエ，ツユアケ，ヤシロモチ，K60に対しては，いずれも病斑型0，1または2で，わずかに病斑型3がみられたが明瞭な病原性を示すF_1菌系は得られなかった。一方，LTHおよびKencanaに対しては病斑型４および５を含む病原性を示すF_1菌系が得られた。病斑型３と４を非病原性，病原性の境にすると非病原性と病原性のF_1菌系数はLTHでは39:7，Kencanaでは42:4となり，それぞれ7:1，7:1～15:1の分離比に適合し，LTHで３個，Kencanaで３～４個の主動遺伝子の存在が示唆された（表Ⅴ-7）。アワ６品種に対する病原性は，品種により異なりSI5，PAKSI93，PAKSI116に対して病斑型４および５がみられたが，それ以外の品種に対して病原性のF_1菌系はみられなかった。SI5，PAKSI93，PAKSI116に対する非病原性，病原性のF_1菌系数は，各々44:2，5:1，43:2で３～４個の主動遺伝子の存在が示唆された。シコクビエ6品種に対しては，いずれのF_1菌系も病斑型０で病原性を示さなかった。

考察

イネいもち病菌，シコクビエいもち病菌およびアワいもち病菌に対するイネ，シコクビエおよびアワの抵抗性，罹病性の反応は明瞭である。すなわち，イネいもち病菌はイネのみに病原性を示しシコクビエ，アワには病原性を示さない。シコクビエいもち病菌はシコクビエにのみ病原性を示しイネ，アワには病原性を示さない。また，アワいもち病菌はアワにのみ病原性を示しイネ，シコクビエには病原性を示さない。本実験では，雌雄性で高い交配稔性をもつイネいもち病菌を供試することにより，シコクビエいもち病菌およびアワいもち病菌との交配が可能となった。これまで他のいもち病菌との交配によるイネいもち病菌の寄生性分化に関する遺伝子分析は，Yaegashi（イネ菌×シコクビエ菌）[82]，Leung（イネ菌×シナダレスズメガヤ菌）[42]，Valent（イネ菌×オヒシバ菌）[76]，Kolmer（イネ菌×シナダレスズメガヤ菌，イネ菌×オヒシバ菌）[37]などにより行われた。イネ菌×オヒシバ菌及びイネ

表Ⅴ—6. イネいもち病菌3986-R-6×アワいもち病菌NRSI5-1の１子のうからのF_1菌系のイネ及びアワ品種に対する病原性

菌系名	病斑型									交配型
	イネ					アワ*				
	新２号	愛知旭	ツユアケ	ヤシロモチ	LTH	SI5	SI9	SI12	PAKSI116	
4060-1-1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	*MAT1-1*
4060-1-2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	*MAT1-1*
4060-1-7	0	0	0	0	0	0	0	0	2	*MAT1-1*
4060-1-8	0	0	0	0	0	0	0	0	2	*MAT1-1*
4060-1-3	1	3	2	1	2	1	0	0	2	*MAT1-2*
4060-1-4	0	2	2	1	2	1	0	0	1	*MAT1-2*
4060-1-5	1	1	1	2	2	1	0	0	2	*MAT1-2*
4060-1-6	1	1	2	2	2	1	0	0	2	*MAT1-2*
4060-12-3	0	0	2	0	0	0	0	0	2	*MAT1-1*
4060-12-5	0	0	0	0	0	0	0	0	2	*MAT1-1*
4060-12-7	0	0	0	0	5	1	0	0	2	*MAT1-1*
4060-12-8	0	0	0	0	5	1	0	0	2	*MAT1-1*
4060-12-1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	*MAT1-2*
4060-12-2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	*MAT1-2*
4060-12-4	0	0	0	0	2	1	0	0	2	*MAT1-2*
4060-12-6	0	0	0	0	2	1	2	0	2	*MAT1-2*
親菌株										
NRSI5-1	0	0	0	0	0	4	1	0	2	*MAT1-1*
3986-R-6	5	5	5	5	5	0	0	0	0	*MAT1-2*

*表Ⅱ—2参照

表Ⅴ-7. イネいもち病菌3986-R-13×アワいもち病菌NRSI3-1-1のF_1菌系のイネ，アワ，シコクビエ及びエルシーネ・アフリカーナ品種に対する病原性

宿主	交配親菌系の病原性		各病斑型のF_1菌系数						非病原性：病原性
品種名	3986 R-13	NRSI 3-1-1	0	1	2	3	4	5	
イネ									
新２号	4	0	35	6	5	0	0	0	46:0
愛知旭	5	0	35	3	6	2	0	0	46:0
石狩白毛	5	0	28	6	12	0	0	0	46:0
クサブエ	5	0	35	1	10	0	0	0	46:0
ツユアケ	5	0	28	1	14	3	0	0	46:0
ヤシロモチ	5	0	28	4	14	0	0	0	46:0
K60	4	0	40	3	3	0	1	0	46:0
LTH	5	0	15	4	11	9	3	4	39:7
Kencana	5	0	25	9	5	3	3	1	42:4
アワ									
SI5（赤粟）	0	5	28	12	4	0	1	1	44:2
SI9（紅粟）	0	5	29	3	13	1	0	0	46:0
SI12（毛沚鮪）	0	0	40	2	4	0	0	0	46:0
PAKSI93（パキスタン）	1	5	1	0	3	1	0	1	5:1
PAKSI95（パキスタン）	2	5	0	0	8	1	0	0	9:0
PAKSI116（パキスタン）	0	5	1	2	39	1	2	0	43:2
シコクビエ									
EC3（Manigaon, ネパール）	0	0	42	0	0	0	0	0	42:0
EC19（Purna, ネパール）	0	0	42	0	0	0	0	0	42:0
EC21（雪印系）	0	0	42	0	0	0	0	0	42:0
EC30（Kabanyolo, ウガンダ）	0	0	42	0	0	0	0	0	42:0
エルシーネ・アフリカーナ									
EA37（Serere, ウガンダ）	0	0	42	0	0	0	0	0	42:0
EA38（Kabanyolo, ウガンダ）	0	0	42	0	0	0	0	0	42:0

菌×シコクビエ菌の一部の組合せのF_1菌系では約20%のF_1菌系がイネに病原性を示したが[76, 82]，それ以外ではF_1菌系の多くは，イネに病斑を形成しないか，褐点から壊死部のある中間型の病斑型を形成し，交配親菌系と同じ病斑型を示すF_1菌系は，極めて少数であった。本研究ではF_1菌系の発芽は良好であったが，同様にイネいもち病菌とシコクビエいもち病菌，アワいもち病菌のすべての交配においてF_1菌系の多くは，いずれの宿主に対しても，無病斑（病斑型0）か褐点やbg型病斑（病斑型１～３）を示し，また病斑数の減少がみられた。ごく少数のF_1菌系が限られた品種に病原性を示した。交配親イネ菌菌系はイネに病原性を有し，イネ菌×シコクビエ菌またはイネ菌×アワ菌のF_1菌系の大多数は病原性を失った。すなわち，イネに対する非病原性は，シコクビエ菌またはアワ菌から由来していると考えられた。そこで，イネ菌，シコクビエ菌及びアワ菌に多数の非病原性遺伝子を想定することにより本実験で得られた分離比を詳細に分析した。

イネ菌×シコクビエ菌のF_1菌系の遺伝解析から，シコクビエ菌はイネ品種に対する非病原性を支配する因子をもち，その因子数はイネ品種及びシコクビエ菌系により異なった。シコクビエ菌系CHNEC3-1A-1では，各イネ品種に対して5～6因子または6因子以上，シコクビエ菌系IN77-51-1-3では，各イネ品種に対して3～5因子が非病原性に関与すると推定される。また，イネ菌はシコクビエ品種に対する非病原性を支配する因子をもち，その因子数はシコクビエ品種及びイネ菌系により異なった。イネ菌系3986-R-6では，各シコクビエ品種に対して3～6因子または6因子以上，イネ菌系2145-R-11では，各シコクビエ品種に対して3～4因子と推定される。これらの結果からイネいもち病菌及びシコクビエいもち病菌は，それぞれ相手宿主の抵抗性発現に関与する複数個の非病原性遺伝子をもつことが想定される。イネ菌×シコクビエ菌のF_1菌系はアワ品種にまったく病原性を示さなかった。この結果は，イネ菌およびシコクビエ菌にアワに対する共通した非病原性遺伝子が存在していることを示すと考えられる。

イネ菌×アワ菌のF_1菌系の遺伝子解析から，アワ菌はイネ品種に対する非病原性を支配する因子をもち，その因子数はイネ品種及びアワ菌系により異なった。アワ菌系NRSI5-1では，イネ品種LTHに対して3因子，愛知旭，石狩白毛，クサブエ，ツユアケ及びK60に対して4～6因子，新2号に対して6因子以上が関与すると推定される。また，イネ菌はアワ品種に対する非病原性を支配する因子をもち，その因子数はアワ品種及びイネ菌系により異なった。イネ菌系3986-R-6では，アワ品種PAKSI93およびPAKSI116に対して3～4因子，その他の品種に対しては6因子以上が関与すると推定される。これらの結果からイネいもち病菌及びアワいもち病菌には，それぞれ相手宿主の抵抗性発現に関与する複数個の非病原性遺伝子をもつことが想定される。イネ菌×アワ菌のF_1菌系はシコクビエ品種にまったく病原性を示さなかった。この結果は，イネ菌及びアワ菌にシコクビエに対する共通した非病原性遺伝子が存在していることを示していると考えられる。

Florの「遺伝子対遺伝子」説に従い，菌系の病原性と宿主の抵抗性を遺伝子の対比により考察した。

その結果，イネ菌，シコクビエ菌及びアワ菌の3菌群のいもち病菌はそれぞれの宿主以外の植物に存在する抵抗性遺伝子に対応する非病原性因子をもつとこが明らかとなった。

イネいもち病菌とシコクビエいもち病菌のF_1菌系の病原性の遺伝子解析において，シコクビエいもち病菌系IN77-51-1-3を供試した場合，多くのイネ品種またはシコクビエ品種に病原性を示すF_1菌系が出現した。Kato & YamaguchiによればIN77-51-1-3はインドのイネから分離され，日本のイネ判別品種には病原性がなく，在来品種Karrathにのみ病原性があると報告されている[23]。筆者がイネ品種に対する本菌系の病原性を検定したところ，判別品種を含むイネ品種・系統には病原性がなく，シコクビエ品種に広く病原性を認めた。また，Notteghem[57]は，イネいもち病菌系Guy11×IN77-51-1-3のF_1菌系のイネに対する病原性がイネいもち病菌野生株に比べ低下したことを報告している。これらの知見は，IN77-51-1-3がイネの一部の品種とシコクビエに病原性をもつことを意味し，イネいもち病菌とシコクビエいもち病菌の中間的な菌系といえるのではないかと推察される。

第Ⅵ章　総合考察

いもち病菌は寄生性分化が進んだ菌とされるが，その寄生性分化は２つの区分を含む。一つは侵す植物の範囲（宿主範囲）を異にする寄生性分化(host specialization)であり，もう一方は，同じ宿主から分離された菌系間における品種・系統に対する寄生性分化(cultivar specialization)である。前者にはイネいもち病菌，シコクビエいもち病菌などが，後者にはイネいもち病菌にみられる品種特異性を示す多数のレース（菌型）が知られている。

本章では，まず，メヒシバいもち病菌に命名された*Pyricularia grisea*をイネいもち病菌などに適用することが妥当か否かを明らかにするため，イネいもち病菌の起源及び*Pyricularia*属におけるイネいもち病菌の位置づけについて，本研究で得られた結果を基に以下の項目に分けて考察する。次にいもち病菌の寄生性分化の機構について考察する。

(1)　いもち病菌の宿主範囲

いもち病菌は主としてイネ科植物に寄生性を有し15科66属118種に広く病原性をもつことが知られている。しかし，それぞれのいもち病菌についてみると，２～３種類以上のイネ科植物に病原性を示すことが多く，その宿主範囲は限られている。イネ科植物に寄生するいもち病菌を宿主範囲の違いから類別すると非常に多くに分かれるため，判別宿主により類別することが提案されている[25, 88]。本研究においては，各種植物から分離されたいもち病菌はウシノケグサ族植物またはトウモロコシへの病原性の有無により大別され，ウシノケグサ族植物またはトウモロコシに病原性を有するいもち病菌については9種の判別宿主（シナダレスズメガヤ，シコクビエ，アシカキ，イネ，ヌカキビ，キビ，アワ，メヒシバ，ネピアグラス）により群別することが可能であった。多くの場合，同時に２つ以上の判別宿主に病原性を示す菌系はみられなかったが，例外的にシナダレスズメガヤとイネ，シナダレスズメガヤとシコクビエおよびイネとアシカキに病原性を示す菌系がみられた。判別宿主イネに特異的に病原性を示した12菌系がイネいもち病菌群に類別され，他のいもち病菌系とは区別できる菌群を構成した。このなかにはイネからの分離菌以外にイタリアンライグラス，メドーフェスク，サヤヌカグサ，リードカナリーグラスおよびスゲからの分離菌が含まれたが，採集された状況が明確に分かっている菌系に関する限りでは近くにイネいもち病が発生していた。これらの植物とイネとの間でいもち病菌が移動していることが考えられる。タイワンアシカキからの分離菌は，多くのイネ品種に対し非病原性であったが，品種Kencanaに対して罹病性病斑を形成した。Kencanaはインドネシアのインディカ型在来品種で，供試したインドネシア産イネいもち病菌72菌系に対しすべて罹病性であることが知られている[101]。これらの事実は宿主範囲の検定に用いる品種の重要性を示しているとみられ，寄生性分化が植物種および品種・系統を通じて連続して生じた結果を示しているように思える。ウシノケグサ族植物またはトウモロコシに病原性を持たないいもち病菌であるマコモ菌，タケ菌，ミョウガ菌，

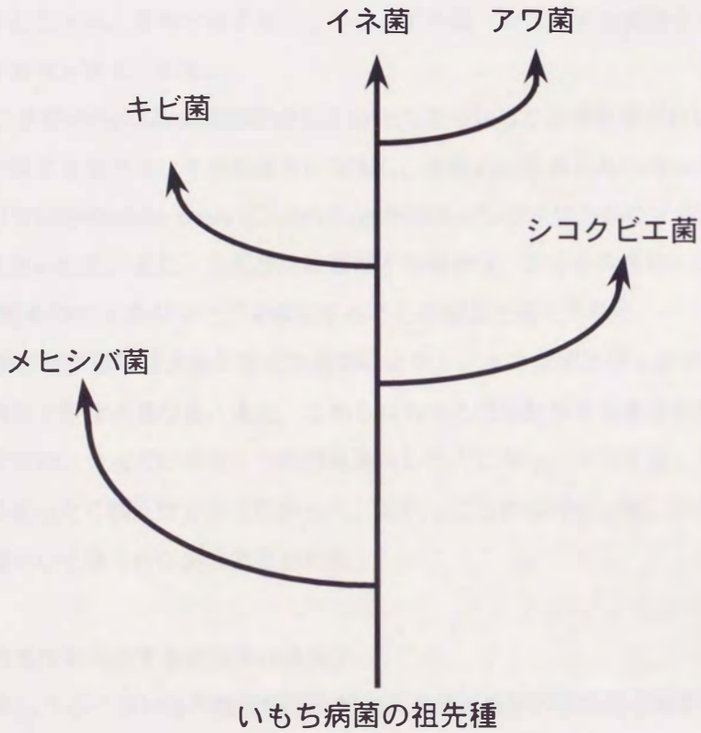
ショウガ菌は各々が特徴的な菌叢や形態をしており，別種とすべきと考えられる。

(2) いもち病菌群の類縁関係

イネいもち病菌シングルコピーＤＮＡ配列をプローブとしたRFLPおよびアルカリフォスファターゼなどのアイソザイムによる各種いもち病菌の類縁関係はおおよそ一致した。アイソザイムの結果ではイネ菌，アワ菌，キビ菌を区別することはできなかったが，RFLPの結果ではアワ菌がイネ菌ともっとも近い関係にあり，キビ菌はその次に位置した。シコクビエ菌はイネ菌から離れた位置にありシナダレスズメガヤ菌およびコムギ菌に近かった。メヒシバ菌3菌系は小さいクラスターを形成し，イネ菌よりネピアグラス菌に近かった。イネいもち病菌と他のいもち病菌相互の交配稔性は，RFLPおよびアイソザイムによる類縁関係とは必ずしも一致がみられない。すなわち，RFLPに基づく系統樹において，シコクビエ菌，シナダレスズメガヤ菌，コムギ菌からなる集団は交配稔性が高く保持されているのに対し，イネ菌，ヒエ菌，アワ菌，ヌカキビ菌，キビ菌およびタイワンアシカキ菌からなる集団は，一部の菌系を除き交配稔性が低下または喪失していた。このことからシコクビエ菌の祖先菌がイネ菌，アワ菌などの祖先菌と寄生性を分化後，イネ菌，アワ菌などの祖先菌のイネ菌，アワ菌などへの分化，またはイネ菌，アワ菌内の系統分化の過程において交配稔性が低下または喪失したと推察される。イネいもち病菌のキビ菌およびアワ菌に対する交配稔性は低下していたが，イネいもち病菌の由来としてはアワ菌およびキビ菌が妥当と考えられる。メヒシバ菌とイネ菌の交配について，本試験では，交配稔性の高いイネ菌系を供試した場合のみ子のう殻を形成したが子のうおよび子のう胞子は形成されなかった。また，メヒシバ菌とイネ菌の交配に稔性を認めた報告は，Hebert（1975）の１例だけである。それによるとイネ菌140菌系を供試し，ペルー産の1菌系のみがテスターであるメヒシバ菌との交配で子のう胞子を形成したとしている[11]。これらのことからイネ菌とメヒシバ菌はウシノケグサ族植物またはトウモロコシを共通の宿主とするが，一方で両者には生殖的隔離があると考えられる。系統進化の時間の単位は不明であるが，これまでの結果から主要ないもち病菌としてイネ菌，アワ菌，キビ菌，シコクビエ菌およびメヒシバ菌の系統進化を想定すれば，いもち病菌の祖先種から各々が分化する図が示せる（図Ⅵ-1）。ミョウガ菌，マコモ菌，タケ菌およびネピアグラス菌は，分生胞子の形態または菌叢でイネ菌，メヒシバ菌などと区別できるが，これらの菌群は，病原性も完全に分化し，イネ菌またはシコクビエ菌との交配稔性もなく，イネ菌からはもっとも遠縁にあたる。

(3) いもち病菌の命名

Rossman et al.は，イネいもち病菌*Pyricularia oryzae*とメヒシバいもち病菌*Pyricularia grisea*は同物異名とし，両菌の完全世代名を*Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr，無性世代名を*Pyricularia grisea* Sacc.とした[59]。命名の根拠として各種いもち病菌相互の完全世代の形成，無性世代器官の形態，雑草および牧草からのいもち病分離菌のイネ品種に対する病原性を挙げている。本研究において，宿主範囲の結



図Ⅵ-1．イネ菌，アワ菌，キビ菌，シコクビエ菌およびメヒシバ菌の各いもち病菌の類縁関係から推定されるいもち病菌の系統進化

果は，イネ菌およびメヒシバ菌はともにウシノケグサ族植物やトウモロコシに病原性を有したが，イネ菌はイネを，メヒシバ菌はメヒシバを特異的に侵し病原性の分化を示した。イネいもち病菌ＤＮＡ配列をプローブとしたRFLPに基づいた系統樹は，メヒシバ菌はイネ菌，シコクビエ菌を含む大きな集団とは離れ，むしろネピアグラス菌に近く位置した。交配試験の結果は，イネ菌，アワ菌，シコクビエ菌などは互いの交配により子のう胞子を形成したが，メヒシバ菌は，高い交配稔性をもつシコクビエ菌およびイネ菌との交配により子のう殻を形成したが，子のうまたは子のう胞子はまったく形成されなかった。これらのことから，イネ等のいもち病菌を*P. grisea*の基準種であるメヒシバいもち病菌と同じとすることは，妥当と考える。しかし，イネ菌，シコクビエ菌などとメヒシバ菌の間には，生殖的隔離があると考えられる。

これまでに各種の*Pyricularia*属菌の命名に分化型を用いることが提案されている[2, 96]。病原性に重きを置いて分類する場合は，イネ科植物に寄生し，形態的に差異のない*Pyricularia*属菌の不完全世代の命名については*Pyricularia grisea* (Cooke) Sacc.を種名とし病原性を異にする菌を*forma specialis*とするのが適当と思われる。また，交配稔性に着目する場合は，完全世代名を*Magnaporthe grisea* (Hebert) Barrとし，交配稔性によるグループを設定することが適当と考えられる。

マコモ菌及びタケ菌は分生胞子などの形態により，ショウガ菌及びミョウガ菌は菌核形成により，他のいもち病菌と明瞭に異なる。また，これら以外の各種植物から分離されたいもち病菌が，ウシノケグサ，トウモロコシなどに共通して病原性を示したのに対し，マコモ菌，タケ菌，ショウガ菌及びミョウガ菌はまったく病原性を示さなかった。これらことからマコモ菌，タケ菌，ショウガ菌及びミョウガ菌は別種として扱うのが適当と思われる。

(4) レース特異性を決定する非病原性遺伝子

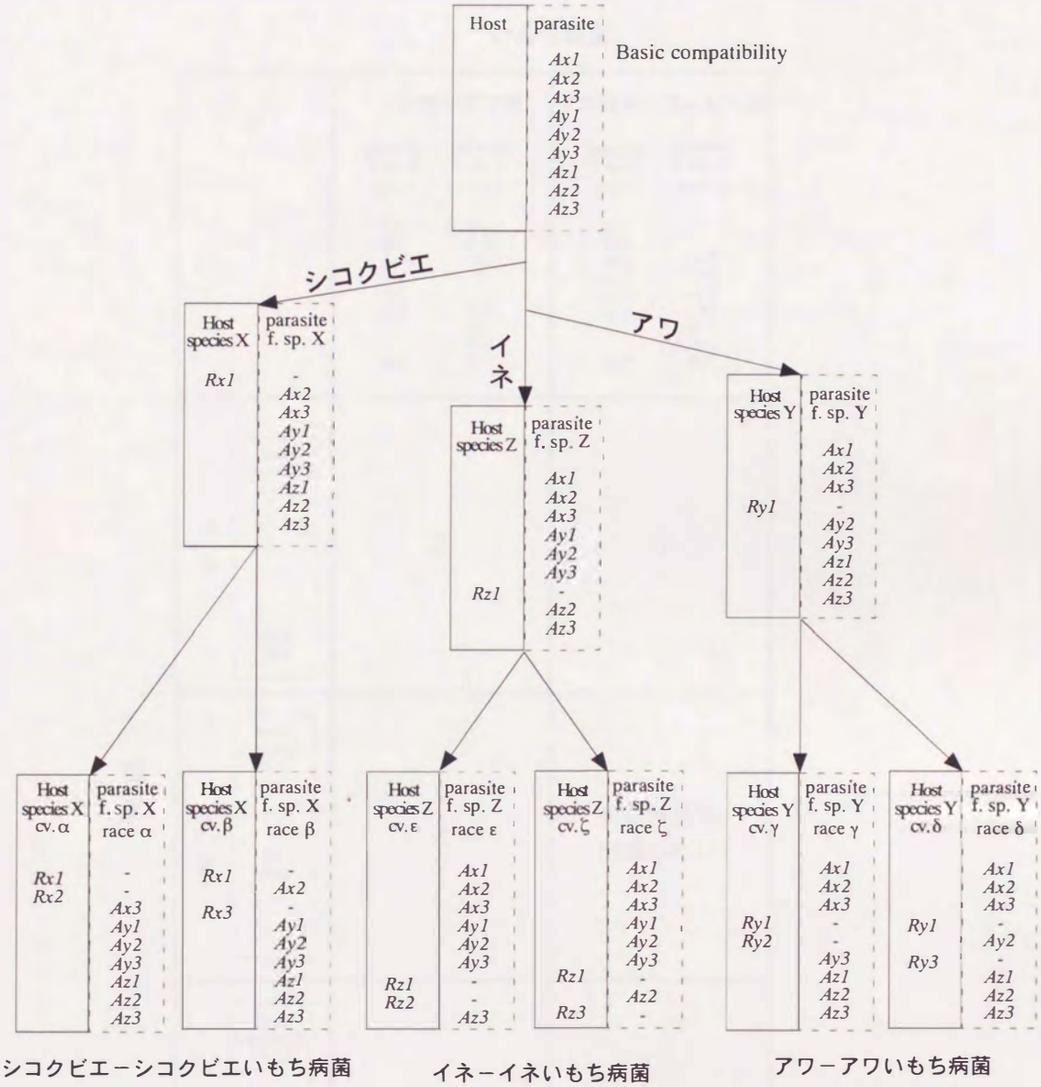
レースを異にするイネいもち病菌相互交配による後代系統の病原性の解析からイネ品種・系統に対する寄生性分化に係わる非病原性遺伝子が同定された。非病原性遺伝子は宿主のイネの抵抗性遺伝子に対応し，両者には「遺伝子対遺伝子」説が成り立っていた。また，これらの非病原性遺伝子は，いもち病菌ゲノム上に散在していた。有性交配による組換えにより，これらの非病原性遺伝子は独立して遺伝し，様々な非病原性遺伝子の遺伝子型の後代系統を生じさせた。いもち病菌は変異しやすい菌とされ，原因として突然変異，菌糸融合後の体細胞分裂時に遺伝子の組換えが起こる疑似有性世代，および有性世代が考えられている。これまでの知見から，現時点で野外で実際に有性交雑が起きている地域は限られていると考えられるが，非病原性遺伝子が病原性の変異と関係していることが証明された。

(5) いもち病菌の寄生性分化機構

宿主範囲を異にする寄生性分化の機構については，イネ菌×アワ菌及びイネ菌×シコクビエ菌の

遺伝子解析から，非病原性に関与する因子数を明らかにした。イネいもち病菌とシコクビエいもち病菌の遺伝子分析から，シコクビエいもち病菌はイネに対する2～7個，或いはそれ以上の非病原性の因子を，イネいもち病菌はシコクビエに対する2～8個，或いはそれ以上の非病原性の因子をもつことが明らかとなつた。また，イネいもち病菌とアワいもち病菌の遺伝分析から，イネいもち病菌はアワに対する2～6個，或いはそれ以上の非病原性の因子を，アワいもち病菌はイネに対する2～8個，或いはそれ以上の非病原性の因子をもつことが明らかとなった。これらの非病原性の因子数は品種により異なった。Tosa（1990）[71, 72]はFlorの仮説が種あるいは属を異にする宿主とそれに対する寄生菌の関係においてもあてはまることを示した。この概念をいもち病菌のイネ菌，シコクビエ菌，アワ菌とイネ科植物のイネ，シコクビエ，アワに対して適用させた。第２章のイネいもち病菌のＤＮＡ配列をプローブとしたRFLPの結果から，イネいもち病菌にもっとも近縁な菌はアワ菌で，シコクビエ菌は比較的遠いとし，次のような関係を想定した。イネ菌，アワ菌，シコクビエ菌の寄生性分化が生じる前，宿主といもち病菌は基本的親和性の関係にあった。まずシコクビエが，次にアワとイネが順次抵抗性を獲得し分化すると，いもち病菌は非病原性遺伝子を失いシコクビエ，アワ，イネに対して寄生性分化した。罹病性となったシコクビエ，アワおよびイネは各々新たな抵抗性を獲得し系統に分化した。これに対してシコクビエ菌，アワ菌およびイネ菌もそれぞれの宿主系統に対し非病原性遺伝子を失うことにより分化し寄生性を獲得した（図Ⅵ-2）。この寄生性分化を経た結果，仮定した9個のいもち病菌非病原性遺伝子についてシコクビエ菌，アワ菌，イネ菌は，それぞれ異なる2個の非病原性遺伝子を失い7個の非病原性遺伝子を保持することになる。これらの遺伝子型の菌系を交配させると図Ⅵ-3に示した抵抗性遺伝子と非病原性遺伝子が関与する反応が想定される。すなわち，イネに対してイネ菌×アワ菌，イネ菌×シコクビエ菌のF_1菌系は2因子，アワに対してイネ菌×アワ菌のF_1菌系は2因子，またシコクビエに対してイネ菌×シコクビエ菌のF_1菌系は2因子の主動遺伝子による非病原性と病原性の分離を示す。またイネ菌×シコクビエ菌およびイネ菌×アワ菌のF_1菌系は各々アワ，シコクビエに対しすべてのF_1菌系が病原性を示さないことになる。これはイネ菌およびシコクビエ菌がアワの抵抗性遺伝子に対する非病原性遺伝子を，またイネ菌およびアワ菌がシコクビエの抵抗性遺伝子に対する非病原性遺伝子を共通してもつことによると考えられる。

実際にイネ菌×シコクビエ菌のF_1菌系の病原性を検定した結果，3986-R-10×CHNEC3-1A-1（交配番号4041）ではイネおよびアワに病原性のF_1菌系はなく，シコクビエに対しては品種により少数のF_1菌系が病原性を示した。このことからシコクビエに対する病原性には2～8個或いはそれ以上の非病原性因子の関与が示された（図Ⅵ-4）。また，2145-R-11×IN77-51-1-3（交配番号3755）では，イネに対して2～7個或いはそれ以上，シコクビエに対して2～5個或いはそれ以上の非病原性の因子の関与が示された。一方，イネ菌×アワ菌のF_1菌系の病原性検定では，3986-R-6×NRSI5-1（交配番号4060）においてイネに対して品種により3～8個或いはそれ以上，アワに対しては2～6個或いはそれ以上の非病原性の因子の関与が示された。シコクビエにはすべてのF_1菌系が病原性を示さなかった。3986-R-13



図Ⅵ-２. 遺伝子対遺伝子説に基づくイネいもち病菌、アワいもち病菌およびシコクビエいもち病菌の寄生性分化
Tosa(1992)[72]のモデルに適用した。

いもち病菌

宿主		イネ菌×アワ菌		イネ菌×シコクビエ菌	
		parasite f. sp. Z race ε	parasite f. sp. Y race γ	parasite f. sp. Z race ε	parasite f. sp. X race α
		Ax1 *Ax2* *Ax3* *Ay1* *Ay2* *Ay3* - - *Az3*	*Ax1* *Ax2* *Ax3* - - *Ay3* *Az1* *Az2* *Az3*	*Ax1* *Ax2* *Ax3* *Ay1* *Ay2* *Ay3* - - *Az3*	- - *Ax3* *Ay1* *Ay2* *Ay3* *Az1* *Az2* *Az3*
イネ	Host species Z cv. ε *Rz1* *Rz2*	2		2	
アワ	Host speciesY cv. γ *Ry1* *Ry2*	2		病原性菌系出現しない	
シコクビエ	Host species X cv. α *Rx1* *Rx2*	病原性菌系出現しない		2	

図Ⅵ-3．各々２回寄生性分化が起きたと仮定した（図Ⅵ-２）場合において，イネ，アワおよびシコクビエに対する非病原性に関わるイネいもち病菌，アワいもち病菌及びシコクビエいもち菌の有する因子数

いもち病菌

宿主	イネ菌×アワ菌		イネ菌×シコクビエ菌	
イネ	cr4060		cr3755	
	新2号	---	新2号	2-5
	愛知旭	4-8	愛知旭	3-6
	石狩白毛	3-7	石狩白毛	3-6
	クサブエ	3-7	クサブエ	3-6
	ツユアケ	3-7	ツユアケ	3-7
	ヤシロモチ	---	ヤシロモチ	3-6
	K60	3-7	Pi No. 4	---
	LTH	3-4	とりで1号	---
	Kencana	3-7	K60	3-6
			BL1	---
			Kencana	---
	cr4064		cr4041	
	新2号	---	愛知旭	---
	愛知旭	---	ツユアケ	---
	石狩白毛	---	LTH	---
	クサブエ	---	Kencana	---
	ツユアケ	---		
	ヤシロモチ	---		
	K60	---		
	LTH	2-3		
	Kencana	3-5		
アワ	cr4060			
	SI5	---		
	SI9	---		
	SI12	---		
	AFNSI93	2-5		
	AFNSI95	---		
	AFNSI116	3-6		
	cr4064		cr4041	
	SI5	3-6	SI5	---
	SI9	---	SI9	---
	SI12	---	SI12	---
	AFNSI93	1-5	AFNSI116	---
	AFNSI95	---		
	AFNSI116	3-6		
シコクビエ	cr4060		cr3755	
	EC3	---	EC3	3-5
	EC19	---	EC19	2-5
	EC21	---	EC20	2-4
	EC30	---	EC21	3-5
	EC37	---	EC30	---
	EC38	---	EC40	2-4
	cr4064		cr4041	
	EC3	---	EC3	4
	EC19	---	EC19	---
	EC21	---	EC21	4-7
	EC30	---	EC30	4-8
	EC37	---	EC37	3-5
	EC38	---	EC38	3-6

図Ⅵ-4．イネ菌×アワ菌及びイネ菌×シコクビエ菌のF_1菌系のイネ，アワ及びシコクビエに対する非病原性と病原性の比から得られた非病原性に係わる遺伝因子数

---は病原性のF_1菌系が得られなかったことを示す。
cr4060：NRSI5-1×3986-R-6
cr4064：3986-R-13×NRSI3-1-1
cr3755：IN77-51-1-3×2145-R-11
cr4041：CHNEC3-1A-1×3986-R-10

×NRSI3-1-1（交配番号4●64）ではイネに対して品種により2～5個或いはそれ以上，アワに対しては1～6個或いはそれ以上の非病原性の因子の関与が示された。シコクビエにはすべてのF_1菌系が病原性を示さなかった。

以上のF_1菌系の病原性検定結果は，イネ－イネ菌，アワ－アワ菌，シコクビエ－シコクビエ菌にFlorの「遺伝子対遺伝子」説を適用した場合に得られる結果と一致した。品種或いは菌系により関与する非病原性因子数が大きく異なったが，これは寄生性分化の程度を示しているといえる。イネ菌×アワ菌のF_1菌系にはイネ品種「LTH」に対して病斑型5を示す菌系があり，非病原性に関与する因子数も2～4個と少なかった。このことは「LTH」がイネの抵抗性遺伝子をほとんどもたないことを示している。LTHはあらゆるイネいもち病菌に感受性の品種[43]として知られていることと一致する。また，イネ菌×アワ菌のF_1菌系がシコクビエに，イネ菌×シコクビエ菌のF_1菌系がアワに病原性を示さなかったことから，シコクビエに対してイネいもち病菌とアワいもち病菌が，またアワに対してイネいもち病菌とシコクビエいもち病菌が共通の非病原性遺伝子をもつことが想定される。

以上の結果から種を異にする宿主とそれに寄生性をもついもち病菌菌群の関係においても，gene-for-gene の関係が成り立っていた。非病原性遺伝子またはそれに類似する因子がいもち病菌菌群間で共通に作用していることを示していると考えられる。八重樫は[87]シコクビエ菌とウィーピングラブグラス菌の交配後代の病原性を解析し，それぞれの宿主に対する病原性は１：１に分離するとし，１因子支配の因子を想定した。この結果は，本実験の結果と矛盾するようにみえるが，シコクビエに対するウィーピングラブグラス菌の非病原性因子及びウィーピングラブグラスに対するシコクビエ菌の非病原性因子が，それぞれ１因子とすれば，それぞれの宿主に対して病原性と非病原性は１：１に分離する。イネ菌×シコクビエ菌およびイネ菌×アワ菌の交配後代の場合，それぞれの宿主に対する病原性と非病原性の反応が１：１にならないのは，複数の因子が存在することで説明できる。この因子数の違いは，各宿主植物と各いもち病菌群の分化時期及び各宿主系統と各菌群菌系の分化，すなわち共進化の程度を示しているのではないかと推測できる。

いもち病菌の宿主範囲及びレースに見られる寄生性分化は，いもち病菌に共通の非病原性遺伝子により決定されている可能性を明らかにした。イネいもち病菌レース－イネ品種特異性およびいもち病菌群－イネ科植物特異性は同じ機構によるものと考えられる。土佐はforma specialis－属間特異性はレース－品種特異性と質的に同じものであり，量的に違うにすぎないとしている。また，いもち病菌では病斑（型）が小さくなったり，病斑数が格段に少なくなる現象があることから，作用程度の異なる複数の非病原性遺伝子が作用していると考えられる。シコクビエ菌，イネ菌はいずれもトウモロコシに病斑を形成する。このことを「遺伝子対遺伝子」説を植物種を越えて適用させると，トウモロコシはシコクビエ菌やイネ菌のもつ非病原性遺伝子に対応するいもち病抵抗性遺伝子をもたないことを意味する。また，いもち病菌がトウモロコシを宿主としてこなかった，トウモロコシといもち病菌の関係を反映しているのかもしれない。

摘要

いもち病菌は宿主植物を異にする系統及び宿主品種に対する病原性を異にする系統があり寄生性分化が進んだ菌群として知られている。一方，イネの重要病害であるイネいもち病に対し、海外の抵抗性遺伝子を導入した抵抗性品種育成が図られ、顕著な発病の低下をもたらしたが、病抵抗性品種が広域に普及すると罹病化し問題となった。これは抵抗性を侵す新たないもち病菌の系統（レース）が出現し、抵抗性が崩壊した結果として知られている。本研究では，いもち病菌の寄生性分化を宿主範囲，交配稔性，アイソザイム，DNAマーカー，病原性の遺伝解析により検討し，いもち病菌の寄生性分化過程について考察した。

1．各種イネ科植物から分離したいもち病菌の類縁関係

(1) 国内及び国外のイネ科植物19属30種，ショウガ科植物1属2種，カヤツリグサ科植物1属1種，合計32種の植物から分離されたいもち病菌50菌系を7族16属20種のイネ科植物に噴霧接種して，各菌系の宿主範囲を比較した。その結果，各々のいもち病菌の多くは３～７種の検定植物に病原性を示した。宿主範囲は極めて多様で，ある族の宿主からの分離菌がその族の植物にのみ病原性を示すという関係は見られなかった。10種の判別宿主に対する病原性を基準にして，シナダレスズメガヤ菌群（9菌系），シコクビエ菌群（8菌系），アシカキ菌群（2菌系），マコモ菌群（1菌系），イネ菌群（10菌系），ヌカキビ菌群（1菌系），キビ菌群（3菌系），アワ菌群（7菌系），メヒシバ菌群（3菌系），ネピアグラス菌群（1菌系）及び何れの判別宿主にも病原性を示さないその他の菌群（5菌系）の11の反応型に群別された。

(2) 交配型が明らかな54菌系を含むイネ及びショウガ科14属19種の植物から分離したいもち病菌64菌系を互いに交配し，形成された子のう殻数および子のう胞子の成熟度を調査した。その結果，中国産イネいもち病菌は，雌性機能を有しオヒシバやシコクビエなど*Eleusine* 属植物からの分離菌系と同様，ウィーピングラブグラス菌，オヒシバ菌，シコクビエ菌，エルシーネ・アフリカーナ菌，キビ菌，イヌビエ菌，エノコログサ菌，アワ菌，コムギ菌，ヒエ菌の広い菌系と交配により，子のう殻及び成熟した子のう胞子を形成した。一方，交配型不明のタイワンアシカキ菌，マコモ菌，ヌカキビ菌，ネピアグラス菌，ミョウガ菌，ショウガ菌は，他のすべてのいもち病菌系とも子のう殻を形成せず交配稔性をまったく欠いていた。交配稔性程度から類縁関係を推定すると，イネ菌はシコクビエ菌，アワ菌，キビ菌等と近縁，メヒシバ菌，タイワンアシカキ菌，マコモ菌等の菌群とは遠縁といえる。

(3) イネ，メヒシバ，シコクビエなど18の植物種より分離したいもち病菌58菌系を供試し，パーオキシダーゼ，非特異的エステラーゼ，アルカリフォスファターゼ，酸性フォスファターゼ，およびロイシンアミノペプチダーゼのアイソザイムを比較した。その結果，パーオキシダーゼのアイソザイムパタンではヌカキビ菌，メヒシバ菌，ミョウガ菌，タケ菌，マコモ菌をイネ菌

から区別できた。パーオキシダーゼのアイソザイムパタンで判別できなかった菌系は，非特異的エステラーゼによりコムギ菌，ネピアグラス菌が，アルカリフォスファターゼ，酸性フォスファターゼによりシコクビエ菌，オヒシバ菌，コムギ菌，イタリアンライグラス菌，シナダレスズメガヤ菌がイネ菌から判別可能であった。

(4) イネ，アワ，キビ，シコクビエなど14の宿主植物より分離した24菌系を供試し，単一コピーのRFLPマーカーDNAのハイブリダイゼーションによりいもち病菌の類縁関係を調べた。その結果，ヒエ菌及びアワ菌がイネ菌にもっとも近く，ヌカキビ菌，キビ菌，シコクビエ菌，シナダレスズメガヤ菌の順に遠い。メヒシバ菌はイネ菌，コムギ菌などで形成された大きなクラスターとは異なる位置にクラスターを形成し，系統樹において離れて位置した。

2．イネいもち病菌病原性の遺伝子解析

(1) 世界各地のイネいもち病菌の交配型及び交配稔性を検定した結果，中国雲南省からの分離菌に遺伝分析が可能な菌系を見いだした。また，戻し交配及び後代間交配による交配稔性の向上が確認され，ろ紙保存法が分離菌の病原性を安定して保持するために有効であることなどイネいもち病菌の遺伝分析を行う上での方法を確立した。

(2) 交配型*Mat1-1*，*Mat1-2*，それぞれ10，15菌系のイネいもち病菌を供試し，23の交配組み合わせから分離した子のう胞子F_1菌系を12のイネ判別品種に噴霧接種することにより，イネいもち病菌のイネ判別品種に対する非病原性の遺伝子解析を行った。その結果，非病原性と病原性菌系が1:1に分離した場合，１因子による非病原性遺伝子が想定され，12判別品種のうち新２号，愛知旭，石狩白毛，クサブエ，ツユアケ，ヤシロモチ，K60およびK59に対する非病原性遺伝子が同定された。また，新２号/クサブエ，新２号/ヤシロモチ，石狩白毛/ヤシロモチ，クサブエ/ヤシロモチ，クサブエ/K60及びヤシロモチ/K60の各々の判別品種に対応するいもち病菌の非病原性遺伝子間に連鎖関係がみられた。

(3) イネいもち病菌CHNOS 37-1-1（レース126.0）とCHNOS 32-2-4（017.5）の交配後代82F_1菌系について病原性，交配型及びRFLPマーカーの分離を調査した。作成された連鎖地図は，49のRFLPマーカーが９つの連鎖群に分かれて分布し，５個の非病原性遺伝子および交配型遺伝子*Mat*はすべて染色体地図に座乗した。染色体地図は397.6センチモルガン（cM）の大きさとなった。*Av-Kusabue-1*と*Av-Shin2*は22.9cMで連鎖し，また染色体の末端部に位置した。*Av-Tsuyuake-1*はRFLPマーカー165Bと119Xの間に位置し，それぞれのRFLPマーカーからの距離は3.1，5.4cMであった。*Av-K59-2*はRFLPマーカー186Bと058-1Sの間に位置し，それぞれからの遺伝距離は21.6，14.6cMであった。

3．イネいもち病菌品種特異性の分化

イネいもち病判別品種，新２号，愛知旭，クサブエ，ツユアケ，ヤシロモチ，とりで１号，K60，K59の8品種をAK系統（+）と交配し，得られたF_2及びF_3集団にイネいもち病菌を噴霧接種

し抵抗性および罹病性個体・系統の分離割合を調査した。その結果，イネ品種の抵抗性遺伝子とイネいもち病菌の非病原性遺伝子に１：１の対応関係が示され，イネとイネいもち病菌の間に「遺伝子対遺伝子」説が成立していることが明らかになった。「遺伝子対遺伝子」説に基づき９個のイネいもち病菌非病原性遺伝子，*Av-sh*，*Av-ks*，*Av-a*，*Av-k*，*Av-km*，*Av-ta*，*Av-zt*，*Av-kp*，*Av-t*を抵抗性遺伝子に対応した。また，新２号およびとりで１号には「遺伝子対遺伝子」説に基づき2個の抵抗性遺伝子および非病原性遺伝子が関与することを明らかにした。

４．いもち病菌の種特異性の分化

宿主範囲を異にする寄生性分化の機構について，イネ菌×アワ菌及びイネ菌×シコクビエ菌の遺伝子解析から，非病原性に関与する因子数を明らかにした。

(1) イネいもち病菌を宿主範囲の異なるシコクビエいもち病菌と3組合わせで交配し，F_1菌系をイネ，シコクビエ，エルシーネ・アフリカーナおよびアワ品種・系統に噴霧接種し，出現した病斑型を調査した。その結果，イネいもち病菌×シコクビエいもち病菌のF_1菌系は，イネに対して無病斑か褐点型を形成する場合が多く，1組合わせにおいて交配親菌系よりやや小型の病斑型４を示すF_1菌系がわずかに得られた。シコクビエ，エルシーネ・アフリカーナに対しては，2組合わせで交配親菌系と同様な病斑型を示すF_1菌系がわずかに得られた。しかし，病斑数は少なかった。残りの1組合わせにおいても交配親菌系よりやや小さな病斑を形成する菌系が見られた。イネとシコクビエ両方に病原性を有するF_1菌系は，いずれの菌系の組合せにおいても得られなかった。アワ品種に対してはすべてのF_1菌系が非病原性であった。このことから，イネ菌，シコクビエ菌に各々シコクビエ，イネ品種に対する2～8個或いはそれ以上の非病原性因子の関与が示唆された。

(2) イネいもち病菌を宿主範囲の異なるアワいもち病菌と2組合わせで交配し，F_1菌系をイネ，シコクビエ，エルシーネ・アフリカーナおよびアワ品種・系統に噴霧接種し，出現した病斑型を調査した。その結果，イネいもち病菌×アワいもち病菌のF_1菌系では，イネに対して病斑型5または４となり病原性を示すF_1菌系が1～5菌系得られた。特に，LTHに対しては明瞭な病斑型５の病斑を形成し，数個の主動遺伝子による分離比に適合した。アワに対してもイネ同様，品種により病斑型５の病斑を形成し，数個の主動遺伝子による分離比に適合した。シコクビエおよびエルシーネ・アフリカーナに対しては，いずれも大多数のF_1菌系が病斑型０となりF_1菌系はすべて病原性を示さなかった。このことから，イネ菌，アワ菌に各々アワ，イネ品種に対する2～6，2～8個或いはそれ以上の非病原性因子の関与が示唆された。

以上の結果から，いもち病菌は寄生性分化した菌群の集まりでありイネいもち病菌にもっとも近縁な菌はアワ菌で，シコクビエ菌は比較的遠い関係にあると結論した。また，イネ－イネ菌，アワ－アワ菌，シコクビエ－シコクビエ菌をモデルとしたF_1菌系の病原性検定の結果，い

もち病菌の宿主範囲及びレースに見られる寄生性分化は，非病原性遺伝子がいもち病菌菌群間で共通に作用していることが示唆され，種を異にする宿主とそれに寄生性をもついもち病菌菌群の関係においても，「遺伝子対遺伝子」の関係が成立することが示された。品種或いは菌系により関与する非病原性因子数が大きく異なるのは，寄生性分化の程度を示しているといえる。また，F_1菌系による病斑（型）の縮小，または病斑数が格段に減少することから，非病原性遺伝子には抵抗性の発現に作用程度の異なるものが含まれていると考えられる。

謝辞

本論文の取りまとめに際し，九州大学大学院農学研究院教授高浪洋一博士，藤井博博士，吉村淳博士には懇切な御指導と綿密な御校閲を賜った。ここに衷心より感謝の意を表する。また，前神戸大学教授加藤肇博士には本研究の端緒を示していただき，終始有益な御助言をいただくとともに，本論文の取りまとめに当たり有益な御助言と御校閲をいただいた。玉川大学教授吉野嶺一博士，秋田県立大学内藤秀樹博士，京都大学農学部教授津田盛也博士には有益な御助言と御指導を頂いた。

国内におけるいもち病菌採取に際して，長野県農業試験場飯島章彦氏，岩手県庁中南博氏，中国雲南省におけるいもち病菌の探索調査に際して，農業研究センター岩野正敬博士，中国雲南省農業科学院李成雲氏および李家瑞氏，国際農林水産業研究センター伊勢一男氏に御協力を頂いた。また，農林水産省農業環境技術研究所の三中信宏博士にはクラスター分析に，東京農工大学寺岡徹博士にはＤＮＡクローンの分譲に多大なご協力をいただいた。これらの方々の御厚情と御支援に対して心から御礼を申し上げる。

なお，東北農業試験場小泉信三博士，農業研究センター三上和男氏，田村とみ子氏，前農業研究センター若山千代子氏には本研究の遂行の過程で多大の御協力をいただいた。ここに記して各位に深く感謝の意を表する。

引用文献

1. 浅賀宏一 (1983). いもち病抵抗性品種の罹病化. Blast Review : 12-15.
2. Asuyama, H. (1965). Morphology, taxonomy, host range, and life cycle of *Piricularia oryzae*. *In* The rice blast disease. pp. 9-22, The Johns Hopkins Press, Baltimore.
3. Borromeo, E.S., Nelson, R.J., Bonman, J.M. and Leung, H. (1993). Genetic differentiation among isolates of *Pyricularia* infecting rice and weed hosts. Phytopathology 83 : 393-399.
4. Dai, L.Y., Xiong, J.H., Wen, G.S., Chen, Y., Ye, C.R., Nagamine, T., Sunohara, Y. and Tomita, K. (1995). Further information on the genetic variation of indigenous rice varieties in Yunnan province, China. Breeding Science 45 : 397-399.
5. Flor, H.H. (1955). Host-parasite interaction in flax rust --its genetics and other implications. Phytopathology 45 : 680-685.
6. Giatgong, P. and Frederiksen, R.A. (1969). Pathogenic variability and cytology of monoconidial subcultures of *Piricularia oryzae*. Phytopathology 59 : 1152-1157.
7. Hashioka, Y. (1973). Notes on *Pyricularia* Ⅱ. Four species and one variety parasitic to Cyperaceae, Gramineae and Commelinaceae. Trans. Mycol. Soc. Japan 14 : 256-265.
8. 林長生・加藤肇 (1989). いもち病菌の強制乾燥法による長期保存. 関東東山病害虫研究会年報 35 : 12-13.
9. Hayashi, N., Lee, C.-Y., Lee, J.-L., Iwano, M., Naito, H., Yoshino, R. and Kato, H. (1997). Distribution of fertile *Magnaporthe grisea* fungus pathogenic to rice in Yunnan Province, China. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn 63 : 316-323.
10. Hebert, T.T. (1971). The perfect stage of *Pyricularia grisea*. Phytopathology 61 : 83-87.
11. Hebert, T.T. (1975). Production of the perfect stage of *Pyricularia* from rice and other hosts. *In* Proceedings of a seminar on Horizontal Resistance to Blast Disease of Rice (CIAT, ed.). pp. 161-164, CIAT(Centro Internacional De Agricultura Tropical), Cali, Colombia.
12. 本蔵良三・及川俊雄・井上敞 (1988). ハトムギに発生したいもち病について. 北日本病虫研報 39 : 68-70.
13. 堀末登 (1987). 中国雲南省における農業事情と日中共同水稲育種研究の現段階（Ⅰ）. 研究ジャーナル 10 : 56-63.
14. Hua, X.J., Yi, W.H., Inoue, M. and Nakagahra, M. (1987). Ecotype differentiation and geographical distribution of indigenous rice varieties in Yunnan province of China based on esterase isozyme loci. *In* Proceedings of the international workshop on crop genetic resources of East Asia (Suzuki, S., ed.). pp. 221-229, Tsukuba, Japan.

15. Igarashi, S., Utiamada, C.M., Igarashi, L.C., Kazuma, A.H. and Lopes, R.S. (1986). *Pyricularia* in wheat. 1. Occurrence of *Pyricularia* sp. in Paraná state. Fitopathol. Bras. 11 : 351-352 (In Portuguese).

16. 井辺時雄・松本省平 (1985). イネ品種レイホウに病原性のいもち病菌系に対するイネ品種の抵抗性の遺伝と新遺伝子の同定. 育種学雑誌 35 : 332-339.

17. Inukai, T., Nelson, R.J., Zeigler, R.S., Sarkarung, S., Takamure, I. and Kinoshita, T. (1994). Differentiation of pathogenic races of rice blast fungus by using near-isogenic lines with indica genetic background. J. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 66 : 27-35.

18. Itoi, S., Mishima, T., Arase, S. and Nozu, M. (1983). Mating behavior of Japanese isolates of *Pyricularia oryzae*. Phytopathology 73 : 155-158.

19. 糸井節美・山本淳・狩野直・荒瀬栄・加藤肇 (1980). シコクビエから分離されたいもち病菌にみられた両性株. 日植病報 46 : 549-552.

20. Iwano, M., Lee, J.L., Lee, C.Y. and Kong, P. (1990). Distribution of pathogenic races and changes in virulence of rice blast fungus, Pyricularia oryzae Cav., in Yunnan province, China. JARQ 23 : 241-248.

21. 岩野正敬 (1986). 稲作における新品種導入・普及と病原菌レースの変動. 第 3 回農業環境シンポジウム -新環境における生物群集の攪乱と安定-. pp. 21-29, 農業環境技術研究所, つくば市.

22. Kato, H., Yamaguchi, T. and Nishihara, N. (1976). The perfect state of *Pyricularia oryzae* Cav. in culture. Ann. Phytopath. Soc. Japan 42 : 507-510.

23. Kato, H. and Yamaguchi, T. (1982). The perfect state of *Pyricularia oryzae* Cav. from rice plants in culture. Ann. Phytopath. Soc. Japan 48 : 607-612.

24. Kato, H. (1978). Biological and genetic aspects in the perfect state of rice blast fungus, *Pyricularia oryzae* Cav. and its allies. Gamma Field Symposia 17 : 1-22.

25. 加藤肇 (1980). イネ科、ショウガ科植物より分離したいもち病菌の宿主範囲. 関東東山病害虫研究会年報 27 : 14-15.

26. Kim, H.G. and T., K.Y. (1996). Polymorphism and genetic relationships among *Magnaporthe grisea* isolates obtained from various hosts by using repetitive DNA sequences. Korean J. Plant Pathol. 12 : 389-394.

27. Kinscherf, T.G. and Leong, S.A. (1988). Molecular analysis of the karyotype of *Ustilago maydis*. Chromosoma 96 : 427-433.

28. Kiyosawa, S. (1967). The inheritance of resistance of the Zenith type varieties of rice to the blast fungus. Japan. J. Breed. 17 : 99-107.

29. Kiyosawa, S. (1967). Inheritance of resistance to the rice variety Pi No. 4 to blast. Japan J. Breed. 17 : 165-172.

30. Kiyosawa, S. (1968). Inheritance of blast-resistance in some Chinese rice varieties and their

derivatives. Japan J. Breed. 18 : 193-205.

31. Kiyosawa, S. (1969). Inheritance of blast-resistance in west Pakistan rice variety, Pusur. Japan. J. Breed. 19 : 121-128.

32. 清沢茂久 (1969). 水稲品種ヤシロモチのいもち病抵抗性の遺伝子分析. 農業及び園芸 44 : 407-408.

33. Kiyosawa, S. (1969). Inheritance of resistance of rice varieties to a Philippine fungus strain of *Pyricularia oryzae*. Japan. J. Breed. 19 : 61-73.

34. Kiyosawa, S. (1972). The inheritance of blast resistance transferred from some *Indica* varieties in rice. Bull. Natl. Inst. Agr. Sci. D23 : 69-96.

35. Kiyosawa, S. (1978). Identification of blast-resistance genes in some rice varieties. Japan. J. Breed. 28 : 287-296.

36. Kiyosawa, S. (1984). Establishment of differential varieties for pathogenicity test of rice blast fungus. Rice Genetics Newsletter 1 : 95-97.

37. Kolmer, J.A. and Ellingboe, A.H. (1988). Genetic relationships between fertility and pathogenicity and virulence to rice in *Magnaporthe grisea*. Can. J. Bot. 66 : 891-897.

38. 古谷真二 (1995). ショウガのいもち病に関する研究. 高知農技セ特報 2 : 1-69.

39. Kumar, J., Nelson, R.J. and Zeigler, R.S. (1999). Population structure and dynamics of *Magnaporthe grisea* in the indian himalayas. Genetics 152 : 971-984.

40. Kumar, S. (1988). Variation in rice blast fungus and shift in pathogenicity due to periodical sub-culturing. Oryza 25 : 52-56.

41. Leung, H., Borromeo, E.S., Bernardo, M.A. and Notteghem, J.L. (1988). Genetic analysis of virulence in the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. Phytopathology 78 : 1227-1233.

42. Leung, H. (1984). Genetic and cytological characterization of the rice blast fungus, *Pyricularia oryzae* Cavara. PhD thesis. University of Wisconsin, Madison, U.S.A.

43. Ling, Z.Z., Mew, T.V., Wang, J.L., Lei, C.L. and Huang, N. (1995). Development of near-isogenic lines as international differentials of the blast pathogen. International Rice Research Note 20 : 13-14.

44. Mackill, A.O. and Bonman, J.M. (1986). New hosts of *Pyricularia oryzae*. Plant Disease 70 : 125-127.

45. Markert, C.L. (1977). Isozymes: The development of a concept and its application. *In* Isozyme: Current topics in biological and medical research (Rattazzi, M. C., J. G. Scandalios and G. S. Whitt, eds.). pp. 1-17, Alan R. Liss. Inc., New York.

46. Martin, G.B., Brommonschenkel, S.H., Chunwongse, J., Frary, A., Ganal, M.W., Spivey, R., Wu, T., Earle, E.D. and Tanksley, S.D. (1993). Map-based cloning of a protein kinase gene conferring disease resistance in tomato. Science 262 : 1432-1436.

47. Matsumoto, S., Kozaka, T. and Yamada, M. (1969). Pathogenic races of *Piricularia oryzae* Cav. in Asian and other countries. Bull. Nat. Inst. Agr. Sci., Ser. C 23 : 1-36.

48. Matsuyama, N., Kato, H. and Yamaguchi, T. (1977). Comparison of the isozyme patterns of extracellular enzyme in *Pyricularia* strains from gramineous and zingiberaceous plants. Ann. Phytopath. Soc. Japan 43 : 419-425.

49. Matsuyama, N. and Kozaka, T. (1971). Comparative gel electrophoresis of soluble proteins and enzymes of rice blast fungus *Pyricularia oryzae* Cav. Ann. Phytopath. Soc. Japan 37 : 259-265.

50. McCluskey, K. and Mills, D. (1990). Identification and characterization of chromosome length polymorphisms among strains representing fourteen races of *Ustilago hordei*. Molecular Plant-Microbe Interactions 3 : 366-373.

51. McDonald, B.A. and Martinez, J.P. (1991). Chromosome length polymorphisms in a *Septoria tritici* population. Curr. Genet. 19 : 265-271.

52. Michelmore, R.W. and Hulbert, S.H. (1987). Molecular maker s for genetic analysis of phytopathogenic fungi. Ann. Rev. Phytopathol. 25 : 383-404.

53. 内藤秀樹・茂木静夫・斉藤初雄・對馬誠也 (1988). 九州地域におけるイネいもち病菌のレース分布. 昭和63年度九州農試年報 : 17-20.

54. Nishikado, Y. (1917). Studies on the blast fungus (1). Ohara Inst. Landw. Forsch. Ber. 1 : 171-218.

55. Noda, T., Hayashi, N., Du, P.V., Dinh, H.D. and E, L.V. (1999). Distribution of pathogenic races of rice blast fungus in Vietnam. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 65 : 526-530.

56. 農林省農政局植物防疫課 (1964). 稲熱病菌の菌型に関する共同研究　第２集. 病害虫発生予察特別報告. 18: 1-132.

57. Notteghem, J.L. and Silue, D. (1992). Distribution of the mating alleles in *Magnaporthe grisea* populations pathogenic on rice. Phytopathology 82 : 421-424.

58. Ohmasa, M. and Furukawa, H. (1986). Analysis of esterase and malate dehydrogenase isozymes of *Lentinus edodes* by isoelectric focusing for the identification and discrimination of stocks. Trans. Mycol. Soc. Japan 27 : 79-80.

59. Rossman, A.Y., Howard, R.J. and Valent, B. (1990). *Pyricularia grisea*, the correct name for the rice blast disease fungus. Mycologia 82 : 509-512.

60. Schwartz, D.C., Saffran, W., Welsh, J., Haas, R., Goldenberg, M. and Cantor, C.R. (1982). New techniques for purifying large DNAs and studying their properties and packaging. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 47 : 189-195.

61. Sharon, A., Yamaguchi, K., Christiansen, S., Horwitz, B.A., Yoder, O.C. and Turgeon, B.G. (1996). An asexual fungus has the potential for sexual development. Mol. Gen. Genet. 251 : 60-68.

62. Silue, D., Tharreau, D. and Notteghem, J.L. (1992). Identification of *Magnaporthe grisea* avirulence genes to seven rice cultivars. Phytopathology 82 : 1462-1467.

63. Skinner, D.Z., Buddle, A.D., Farman, M.L., Smith, J.R., Leung, H. and Leong, S.A. (1993). Genome organization of *Magnaporthe grisea*: genetic map, electrophoretic karyotype, and occurrence of repeated DNAs. Theor. Appl. Genet. 87 : 545-557.

64. 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.

65. 園田亮一・深谷富夫・八重樫博志 (1991). 1990年に秋田県で発生したイネいもち病菌レース. 北日本病虫研報 42 : 5-7.

66. Sweigard, J.A., Carroll, A.M., Kang, S., Farrall, L., Chumley, F.G. and Valent, B. (1995). Identification, cloning, and characterization of *PWL2*, a gene for host specificity in the rice blast fungus. Plant Cell 7 : 1221-1233.

67. Sweigard, J.A., Valent, B., Orbach, M.J., Walter, A.M., Rafalski and Chumley, F.G. (1993). Genetic map of the blast fungus *Magnaporthe grisea* (n=7). *In* Genetic Maps). pp. 3.112-117, Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold spring Harbor, NY.

68. 多賀正節 (1981). 薬剤耐性いもち病菌の遺伝学的研究. 農薬生物学報 1 : 1-75.

69. Taylor, J., Borgmann, I. and Séguin-Swartz, G. (1991). Electrophoretic karyotyping of *Leptosphaeria maculans* differentiates highly virulent from weakly virulent isolates. Curr. Genet. 19 : 273-277.

70. Thrash-Bingham, C. and Gorman, J.A. (1992). DNA translocations contribute to chromosome length polymorphisms in *Candida albicans*. Curr. Genet. 22 : 93-100.

71. 土佐幸雄 (1990). ムギ類うどんこ病菌における属間寄生性分化の成立機構. 高知大学農学部紀要 53 : 1-58.

72. Tosa, Y. (1992). A model for the evolution of formae speciales and races. Phytopathology 82 : 728-730.

73. Ueyama, A., Tsuda, M., Taga, M. and Nakagawa, H. (1977). Mating types for perfect state of *Pyricularia oryzae*. Trans. mycol. Soc. Japan 18 : 312-317.

74. Ueyama, A. and Tsuda, M. (1975). Formation of the perfect state in culture of *Pyricularia* sp. from some graminaceous plants (preliminary report). Trans. mycol. Soc. Japan 16 : 420-422.

75. Urashima, A.S., Igarashi, S. and Kato, H. (1993). Host range, mating type, and fertility of *Pyricularia grisea* from wheat in Brazil. Plant Disease 77 : 1211-1216.

76. Valent, B., Crawford, M.S., Weaver, C.G. and Chumley, F.G. (1986). Genetic studies of fertility and pathogenicity in *Magnaporthe grisea* (*Pyricularia oryzae*). Iowa State Journal of Research 60 : 569-594.

77. Valent, B., Farrall, L. and Chumley, F.G. (1991). *Magnaporthe grisea* genes for pathogenicity and

virulence identified through a series of backcrosses. Genetics 127 : 87-101.

78. Valent, B., Sweigard, J., Orbach, M., Kang, S., Farrall, L., Walter, A. and Chumley, F. (1993). Molecular characterization of avirulence genes from the rice blast fungus. *In* An International Symposium on Rice Blast Disease). pp. Univ. of Wisconsin-Madison, USA.

79. 渡部忠世 (1977). 稲の道. 日本放送出版協会, 東京, pp. 226.

80. 渡部忠世 (1990). 日本のコメはどこから来たのか—稲の地平線を歩く. ＰＨＰ研究所, 東京, pp. 219.

81. 八重樫博志・浅賀宏一 (1981). フィリピン・タイおよびマレイシア産いもち病菌のレースと完全世代形成能. 北日本病虫研報 32 : 75-76.

82. Yaegashi, H. and Asaga, K. (1981). Further studies on the inheritance of pathogenicity in crosses of *Pyricularia oryzae* with *Pyricularia* sp. from finger millet. Ann. Phytopath. Soc. Japan 47 : 677-679.

83. Yaegashi, H. and Kobayashi, T. (1976). Factors affecting the racial distribution of *Pyricularia* Ⅱ Comparison of multiplication of races C-1 and C-3 on rice varieties with Kanto 51-type resistance. Ann. Phytopathol. Soc. Jpn. 42 : 272-278.

84. Yaegashi, H. and Nishihara, N. (1976). Production of the perfect stage in *Pyricularia* from cereals and grasses. Ann. Phytopath. Soc. Japan 42 : 511-515.

85. Yaegashi, H. and Yamada, M. (1984). Possible genetic factor conditioning the size of blast lesions induced on rice leaves with *Pyricularia oryzae*. Ann. Phytopath. Soc. Japan 50 : 664-667.

86. Yaegashi, H. and Yamada, M. (1986). Pathogenic race and mating type of *Pyricularia oryzae* from Soviet Union, China, Nepal, Thailand, Indonesia, and Colombia. Ann. Phytopath. Soc. Japan 52 : 225-234.

87. Yaegashi, H. (1978). Inheritance of pathogenicity in crosses of *Pyricularia* isolates from weeping lovegrass and finger millet. Ann. Phytopath. Soc. Japan 44 : 626-632.

88. 八重樫博志 (1981). いもち病菌の完全世代に関する研究. 東北農業試験場研究報告 63 : 49-125.

89. 山田昌雄・浅賀宏一・高橋広治・小泉信三 (1979). 1976年に日本に発生したイネいもち病菌のレース. 農事試験場研究報告 30 : 11-29.

90. Yamada, M., Kiyosawa, S., Yamaguchi, T., Hirano, T., Kobayashi, T., Kushibuchi, K. and Watanabe, S. (1976). Proposal of a new method for differentiating races of *Pyricularia oryzae* Cavara in Japan. Ann. Phytopath. Soc. Japan 42 : 216-219.

91. 山田昌雄・李銀鍾 (1978). 韓国における統一系イネ品種のいもち病罹病化. 植物防疫 32 : 238-242.

92. 山田昌雄・松本省平・高坂淳爾 (1969). いもち病菌レースに対する反応に基づいたイネ品種の類別. 農業技術研究所報告 C23 : 37-62.

93. 山田昌雄・山口富夫 (1976). いもち病菌レースの新しい判別法. 植物防疫 30 : 213-218.

94. 山中達・池田正幸・小林尚志・柳田騏策 (1968). いもち病菌のraceに関する研究　第２報　いもち病菌raceの発生の年次消長. 坂本教授還暦記念論文集. pp. 205-210.

95. 山中達・山口富夫.(1987). 稲いもち病. 東京, 養賢堂.

96. 山中達 (1982). 日本においてイネ科植物に寄生する*Pyricularia* spp. の病原学的考察. 日植病報 48 : 245-248.

97. 山崎義人・清沢茂久 (1966). イネのいもち病抵抗性の遺伝に関する研究　第Ｉ報　いもち病菌の数種の系統に対する日本稲品種の抵抗性の遺伝. 農業技術研究所報告 D14 : 39-69.

98. 山崎義人・高坂淳爾 (1980). イネのいもち病と抵抗性育種. 東京, 博友社.

99. 山崎義人・新関宏夫 (1965). いもち病菌の変異に関する研究　第１報　変異に関する核学的ならびに遺伝学的研究. 農業技術研究所報告 D13 : 231-274.

100. Yokoo, M. and Kiyosawa, S. (1970). Inheritance of blast resistance of the rice variety, Toride1, selected from the cross Norin 8/TKM.1. Japan. J. Breeding. 20 : 129-132.

101. Yoshino, R. (1982). Interim report of the research on races of *Pyricularia oryzae* and the varietal resistance of rice in Indonesia. Tokyo, JICA. 169-193.

Studies on Pathogenic Specialization of Blast Fungus

HAYASHI Nagao

Summary

Pyricularia oryzae, the blast fungus, is well known as a differentiated pathogen with regard to both its ability to attack various species of cereals and grasses and its ability to infect different cultivars of a host plant such as rice. Some Japanese rice cultivars were bred with a resistance gene introduced from a foreign cultivar and were characterized by a substantial reduction in their incidence of blast. These resistant cultivars lost their resistance, however, after the cultivars were grown throughout a wide area. The loss was thought to be caused by a new strain (physiological race) of the blast fungus that was virulent to the resistant cultivars. We report here the results of taxonomical investigations of host range, mating fertility, isozymes, RFLP and the inheritance of pathogenicity of the blast fungus and consider the manner of specialization of blast fungus.

Relationship among the isolates on gramineae, zingiberaceae, and cyperaceae plants

(1). The pathogenicity of 50 *Pyricularia* isolates, collected from 30 host species, 19 tribes of gramineae plant, 2 host species, 1 tribe of Zingiberaceae and 1 host species of Cyperaceae in Japan, Brazil, Paraguay, China, Indonesia, Uganda, Philippines and United States, were compared on 20 gramineous plants. Because most of the isolates were pathogenic on three to seven plant species from various tribes, pathogenicity of the isolates was not limited to the tribe from which it was isolated. Based on pathogenicity to ten differential host species, the isolates were divided into eleven subgroups: weeping lovegrass (nine isolates), finger millet (eight isolates), cut grass (one isolate), manchurian wildrice (one isolate), rice (10 isolates), *Panicum bisulcatum* (nukakibi in Japanese) (one isolate), common millet (three isolates), foxtail millet (seven isolates), crabgrass (three isolates), napier grass (one isolate) and nonpathogenic (five isolates). Isolates classified as nonpathogenic were further divided into two subgroups depending on their pathogenicity on festuceae or maydeae plant species, which were susceptible to most isolates.

(2). Mating fertility among 64 isolates from gramineae and zingiberaceae plant species was determined in dual cultures. The number of perithecia formed and maturity of ascospores

were investigated. Rice isolates from China were hermaphrodites and formed mature perithecia and ascospores after mating with isolates from a broad spectrum of gramineae plants (weeping love grass, goosegrass, finger millet, *Eleusine africana*, common millet, chicken-panic grass, green bristlegrass, foxtail millet, wheat and *Eriochloa villosa* [narukobie in Japanese]) as did the isolates from goosegrass and finger millet. The fertility of the other sexually compatible isolates was low compared to the isolates from goosegrass and finger millet. Isolates from crabgrass produced perithecia without asci or ascospores when mated with isolates from goosegrass and finger millet. Isolates from *Leersia hexandra* (taiwan ashikaki in Japanese), manchurian wild rice (*Panicum bisulcatum*, nukakibi in Japanese), napier grass, mioga and ginger were sexually incompatible with all isolates. These results suggest that isolates from rice are genetically close to isolates from finger millet, Italian millet and so on and that they are distantly related to crabgrass, manchurian wild rice and so on.

(3). Fifty-eight isolates from gramineous and zingiberaceae plant species were tested for peroxidase, nonspecific esterase, alkali phosphatase, acid phosphatase and leucine aminopeptidase. The main peroxidase zymograms of isolates from rice were identical to those from reed canary grass, Italian millet, common millet, finger millet, goosegrass, weeping lovegrass, wheat and napier grass. On the other hand, isolates from rice can be distinguished from isolates from wheat and napier grass by nonspecific esterase and distinguished from isolates from finger millet, goosegrass, wheat, Italian ryegrass and weeping lovegrass by alkali phosphatase and acid phosphatase.

(4). Whole chromosomes from the blast fungus strains were separated using contour-clamped homogeneous electric field (CHEF) electrophoresis. The CHEF-electrophoretic profiles were not related to the host species. Furthermore, 24 isolates from 14 host species were hybridized in southern blots with 27 single-copy DNA probes. Based on the dendrogram constructed, the isolates separated into 10 subgroups. The rice subgroup consisted of the isolates from barnyard grass, Italian millet and *P. bisulcatum*. Isolates from common millet were the closest subgroup to the rice subgroup, followed by finger millet, then weeping lovegrass. The isolates from crabgrass are far from the large cluster consisting of the isolates from rice, wheat and other species.

Genetic inheritance of pathogenicity in the rice blast fungus

(1). Scoring mating type and mating fertility in rice isolates from outside Japan, we found highly fertile isolates from Yunan in China that could be genetically analyzed. We also

established that backcrosses and sibcrosses were effective in improving mating fertility and that properties such as pathogenicity could be maintained by preservation with dried filter paper immediately after isolation from their hosts.

(2). The pathogenicity of the progeny from 23 crosses of sexually compatible isolates from rice, 10 *Mat1-1* isolates and 15 *Mat1-2* isolates were scored on 12 differential cultivars after spray inoculation. Avirulence and virulence segregated one-to-one among the progeny of the crosses, indicating that the parental isolates differ in a single major gene. In this study the major genes are called avirulence genes. Avirulence genes for Shin2, Aichi Asahi, Ishikari Shiroke, Kusabue, Tsuyuake, Yashiro-mochi, K60 and K59 were identified in the blast fungi based on their infection types on differential cultivars. The avirulence genes for Shin2 and Kusabue, Shin2 and Yashiro-mochi, Ishikari Shiroke and Yashiro-mochi, Kusabue and Yashiro-mochi, Kusabue and K60, Yashiro-mochi and K60 showed linkage, respectively.

(3). A restriction fragment length polymorphism (RFLP) map was constructed for the nuclear genome of the *Pyricularia* isolates pathogenic to rice. The segregation of 61 RFLP markers, five avirulence gene loci and the mating type locus was analyzed among 82 randomly selected colonies from a cross between parental strains CHNOS37-1-1 and CHNOS32-2-4, which are 126.0 and 017.5 in the race code based on Japanese differential rice varieties, respectively. The map consists of 49 RFLP makers and nine linkage groups. These linkages totalled 397.6 centimorgans (cM). *Av-Kusabue-1* is linked to *Av-Shin2* at a distance of 22.9cM, and is located at the end of the linkage group. *Av-Tsuyuake-1* is located between RFLP markers 165B and 119X at intervals of 3.1 and 5.4 cM, respectively. *Av-K59-2* is located between RFLP makers 186B and 058-1S at intervals of 21.6 and 14.6 cM, respectively.

Cultivar-specific specialization of the rice blast fungus

The segregation of resistance in the F_2 and F_3 lines of crosses between the susceptible cultivar AK(+) and eight differential cultivars (Shin2, Aichi Asahi, Kusabue, Tsuyuake, Yashiro-mochi, Toride 1, K60 and K59) was consistent with the presence of a single dominant resistance gene. The one-to-one relationship between the resistance gene in rice and the avirulence gene in the blast fungus supports a gene-for-gene relationship for the interaction between the rice blast fungus and its rice host. According to the gene-for-gene hypothesis, nine avirulence genes in the rice blast fungus (*Av-sh*, *Av-ks*, *Av-a*, *Av-k*, *Av-km*, *Av-ta*, *Av-zt*, *Av-kp* and *Av-t*) respond to the resistance genes in rice. In addition, Shin2 and Toride1 carried two resistance genes corresponding to the avirulence gene conferring resistance.

Species-specific specialization of rice, Italian millet and finger millet blast fungus

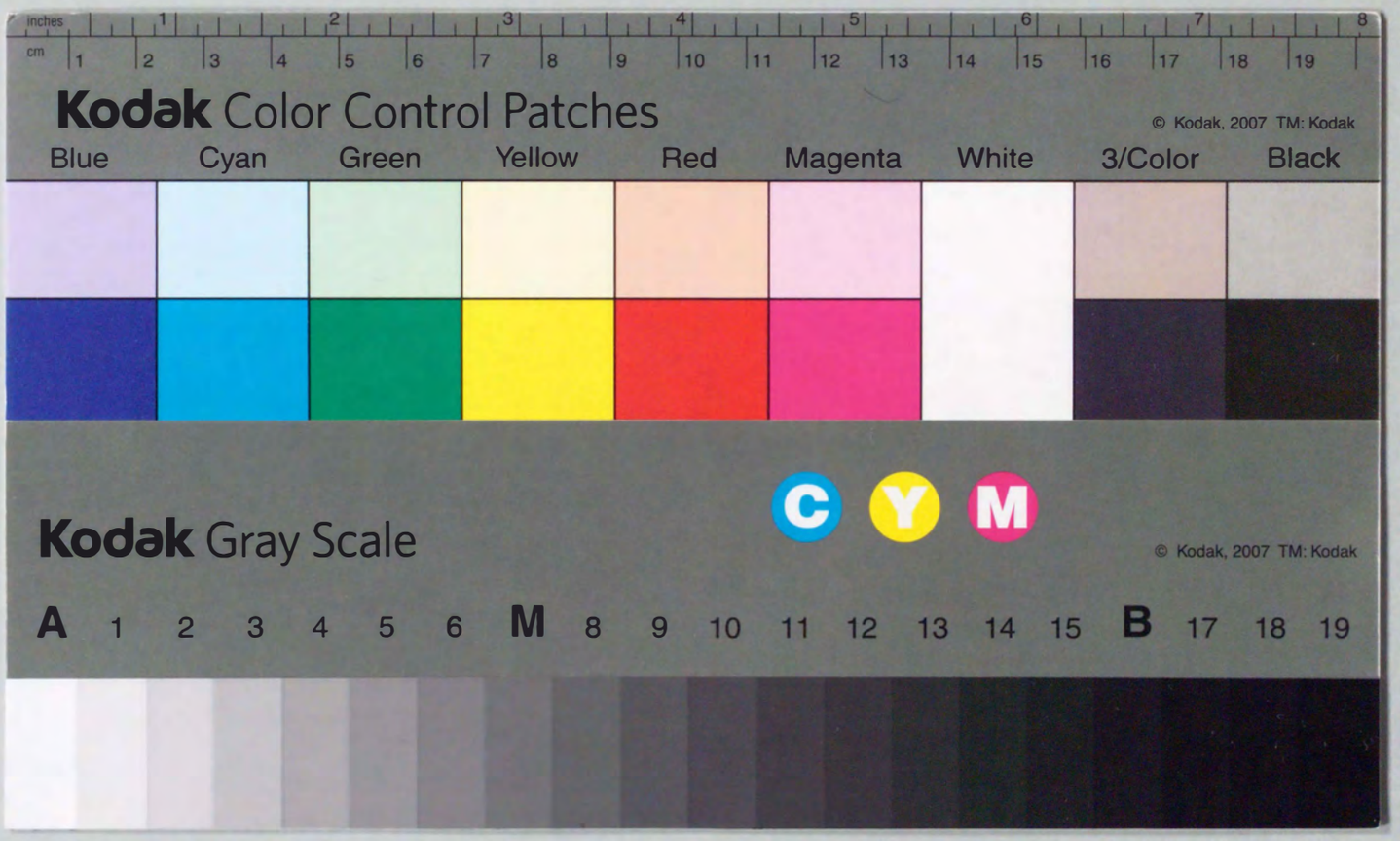
The specialization among isolates with different host-range specificity was genetically analyzed by scoring the progeny of a cross between an isolate from rice and an isolate from Italian millet and an isolate from the rice and an isolate from the finger millet.

(1). Infection types on seedlings of rice, finger millet, *Eleusine africana* and Italian millet cultivars inoculated with progenies from three crosses between isolates from rice and finger millet were scored. Although a few progeny of one cross caused small lesions (infection type 4) on rice, most progeny caused either no infection or pinpoint specks. Some progeny from the other two crosses produced the same infection type as did the parental finger millet isolates on finger millet and on *Eleusine africana,* except that few lesions formed. None of the progeny in any of the crosses were pathogenic to both rice and finger millet. Nor were any progeny pathogenic to cultivars of Italian millet. These results suggest that isolates from rice carry two to eight or more avirulence genes relating to resistance in the finger millet cultivars and that, similarly, isolates from finger millet carry the same number of avirulence genes relating to the resistance of rice cultivars to finger millet isolates.

(2). Infection types on seedlings of rice, finger millet, *Eleusine africana* and Italian millet cultivars inoculated with progenies from two crosses between isolates from rice and Italian millet were scored. A few progeny caused infection type 4 or 5 on some rice cultivars, with an especially distinct infection type 5 on Lijiangxintuanheigu (LTH). A few progeny produced infection type 5 on some Italian millet cultivars as well as on rice. None of the progeny were pathogenic to any cultivars of finger millet. These results suggest that isolates from rice carry two to six avirulence genes that relate to the resistance of each Italian millet cultivar and that the isolates from Italian millet carry two to eight or more avirulence genes that relate to the resistance of each rice cultivar.

The results just described suggest that *Pyricularia* is composed of pathotypes specialized in pathogenicity to a particular host and that the isolates from rice are closer to the isolates

from Italian millet than those from finger millet. Pathogenicity tests with the progeny of crosses between the isolates from the three hosts indicate that species-specific specialization, such as host range, and cultivar-specific specialization, such as physiological race, are caused by the avirulence genes. Furthermore, the gene-for-gene hypothesis is applicable to the relationship between plant species and pathotype. The difference in the number of avirulence genes as indicated by resistance reactions between cultivar and isolate seems to indicate the stage of specialization. The avirulence genes also seem to control the expression of resistance by reducing the number of lesions after inoculation with the progeny.


inches
cm
Kodak Color Control Patches
© Kodak, 2007 TM: Kodak
Blue
Cyan
Green
Yellow
Red
Magenta
White
3/Color
Black
Kodak Gray Scale
C
Y
M
© Kodak, 2007 TM: Kodak
A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19