

稲のいもち病の遺伝子対遺伝子相互作用モデルと防除戦略

九州大学・理学府生物科学科 岩永 亜紀子 (Akiko Iwanaga)

Department of Biology, Faculty of Science,

Kyushu University

栽培植物における病原菌抵抗品種開発は、植物の抵抗性を打破する病原体系統の出現という対抗進化の前に幾度も崩れ去ってきた。これを打開すべく考案された多重抵抗性品種の導入政策は多重病原性系統（スーパーレース）の出現をもたらしたただけであった。このように病原体の対抗進化は現代の農業政策上重要な問題である。そこで本研究では、多数の抵抗品種と病原体系統間の個体群動態の解明や、品種多様性を利用するマルチラインの理論的評価を行った。

● gene-for-gene system

植物の病原菌抵抗性遺伝子と病原菌の病原性遺伝子の1対1の特異的対応関係が存在し gene-for-gene system (Flor 1956) と呼ばれている (図1)。また、抵抗性品種に感染できる病原性系統は、エリシター分子の発現を停止するノックダウン変異体である。イネのいもち病抵抗性には多数の特異的抵抗性遺伝子が関与し、いもち病原菌の系統（レース）との間に gene-for-gene system が成り立っている。そこで、本研究では、従来の疫学モデル (SI モデル) に gene-for-gene system を取り入れ、複数の対立遺伝子座における寄主植物（感受性と抵抗性）と病原菌（病原性と非病原性）の個体群動態を解析した。

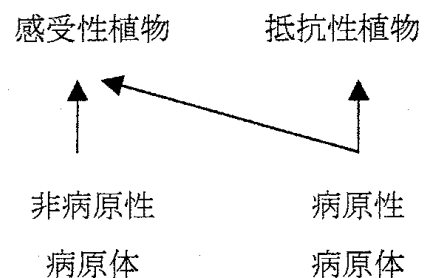


図1 : gene-for-gene system

● one-locus gene-for-gene model

感受性植物と抵抗性植物、非病原性病原体と病原性病原体は前述の図1のような感染関係 (GFG system) を持つ。これに SI モデルを組み合わせると、植物と病原体の密度の時間変化

はそれぞれ次のように記述できる。

$$\begin{aligned}\frac{dX_0}{dt} &= -\beta X_0(W_0 + W_1), & \frac{dX_1}{dt} &= -\beta X_1 W_1, \\ \frac{dY_0}{dt} &= \beta X_0 W_0 - \alpha Y_0, & \frac{dY_1}{dt} &= \beta(X_0 + X_1)W_1 - \alpha Y_1, \\ \frac{dW_0}{dt} &= \lambda Y_0 - \mu W_0, & \frac{dW_1}{dt} &= \lambda Y_1 - \mu W_1,\end{aligned}$$

$X_0, X_1, Y_0, Y_1, W_0, W_1$ はそれぞれ、未感染感受性植物、未感染抵抗性植物、非病原性病原体に感染した植物、病原性病原体に感染した植物、非病原性病原体、病原性病原体の密度を表す。また、各パラメータ $\alpha, \beta, \lambda, \mu$ はそれぞれ感染個体の死亡率、感染率、病原体の増殖率、病原体の死亡率を表す。

病原体の流行が起こると未感染植物の密度 X_0, X_1 は時間とともに減少する。やがて未感染植物の密度が病原体の流行閾値を下回ると病原体の流行は終息する。そこで、病気の流行から十分に時間が経過し、植物への感染がなくなったときの未感染植物の密度を収量と定義し、植物や病原体の初期密度が収量にどのように影響するか調べた。

● 病害防除戦略（効果的な抵抗性品種導入方法）

感受性植物の初期密度を $H_0 (= X_0(0))$ 、抵抗性品種の初期密度を $H_1 (= X_1(0))$ とすると、作付け植物中の抵抗性品種の割合は $H_1/(H_0 + H_1)$ となる。この割合を作付け戦略とする。

シミュレーションと解析の結果、収量は非病原性・病原性病原体の初期頻度と作付け戦略の両方に依存することがわかった（図2）。図中の赤い線 a は非病原性病原体の初期値が病原性病原体に比べて十分に大きい場合の結果である。つまり非病原性病原体の流行が病原性病原体に先行することを示している。このとき収量を最大にする抵抗性品種の作付け割合が現れた。これは、2種の病原体の流行閾値と関係している。抵抗性植物の割合が非常に低く作付けした植物の初期密度の殆どを感受

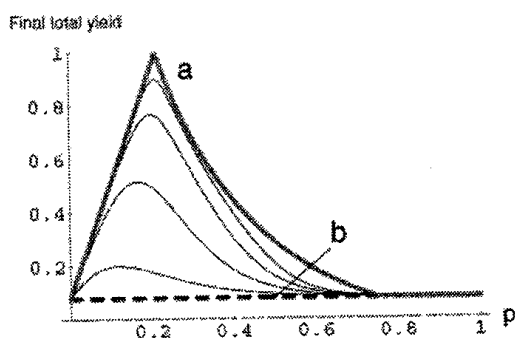


図2 収量と抵抗性品種導入割合

性植物が占めている状況では、抵抗性植物の密度が低い場合非病原性病原体の流行を防ぐことができず、収量を上げることができない。また、抵抗性植物の割合が非常に高い場合は病原性病原体が流行しやすくなり、その結果収量の著しい低下を招く。このことから、病原性病原体の流行閾値に一致した最適抵抗性植物導入率が存在することがわかる。また、この最適比率は解析によって求めることができ、病原体の基本増殖率 R_0 の逆数に近似することがわかった。つまり、病原体の基本増殖率を測定することによって具体的な作付け戦略を提示することが可能である。一方、破線 b は病原性病原体の初期密度が非病原性病原体と比較して大きいときの結果を示している。病原性病原体の流行が先駆けて起こる場合は、作付けの時にどのような抵抗性植物の割合にしても結果は変化しない。

● multi-locus gene-for-gene system

イネのいもち病に対する病害抵抗性遺伝子座は複数存在するが、これに対応した多重病原性病原体（スーパーレース）の出現が問題視されている。このことから、多遺伝子座の gene-for-gene system に拡張し解析とシミュレーションを行った。

植物の病原体抵抗性に関わる遺伝子座のうち、感受性遺伝子座を 0、抵抗性遺伝子座を 1 とすると、多遺伝子座 GFG system を持つ植物と病原体の遺伝子型を表現できる。2 遺伝子座の GFG system が成り立っている場合、植物の遺伝子型として、感受性品種 (00)、抵抗性品種 (01, 10)、多重抵抗性品種

(11) の 4 つが存在する。また、それに感染する病原体の遺伝子型も同様に、非病原性 (00)、病原性 (01, 10)、多重病原性 (=スーパーレース、11) と定義できる (0: 非病原性遺伝子座、1: 病原性遺伝子座)。植物と病原体の遺伝子座の間には 1 対 1 の特異的対応関係が成立しており、対応する植物と病原体の遺伝子座のうち抵抗性遺伝子 (植物側) と非病原性遺伝子座 (病原体側) の組み合わせが一つでも存在すると、その病原体は植物に感染できない (図 3)。

		Patho.			
		W_0	W_1	W_2	W_3
Host		00	01	10	11
	X_0	+	+	+	+
	X_1	-	+	-	+
	X_2	-	-	+	+
	X_3	-	-	-	+

図 3 2 遺伝子座 GFG system の感染関係

+ は感染可能なことを示す

次に、1 遺伝子座のモデルと同様、植物の作付け戦略について考える。2 遺伝子座の場合は抵抗性品種として、単一抵抗性品種と多重抵抗性品種の二つのタイプが存在する。そこで作付け植物全体に占める抵抗性品種 (0 1, 1 0, 1 1) の割合と、導入した抵抗性品種のうち多重抵抗性品種 (1 1) が占める割合の 2 つを作付け戦略とした。また、病原体の流行は非病原性病原体、単一遺伝子座が病原性である病原体、スーパーレース、の順で起こるとした。解析とシミュレーションの結果、収量を最大にする作付け戦略はスーパーレースの流行の閾値に一致することがわかった。図 4 の実線はスーパーレースの流行閾値を示している。この閾値に沿って収量の高いところ (赤い部分) が現れている。破線は非病原性病原体と単一病原性遺伝子座を持った病原体の流行閾値を示している。病害を少なくし収量を上げるためには、多重抵抗性の過剰導入を避ける、または複数の抵抗性品種を組み合わせるとよい。

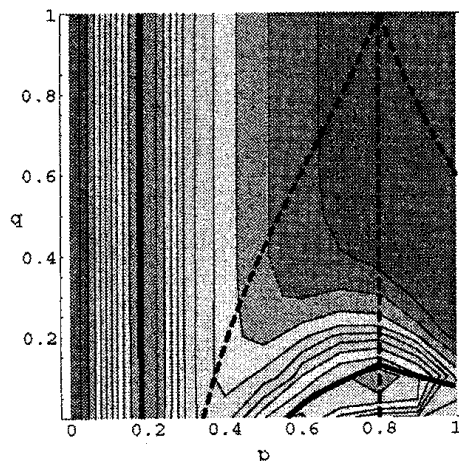


図 4 : 2 遺伝子座 GFG system における最終収量
 p: 作付け植物全体に占める抵抗性品種 (01, 10, 11) の割合。 q: 抵抗性品種のうち多重抵抗性品種 (11) が占める割合。

● マルチライン効果の有効性

現在、複数の抵抗性品種の混植によって病原性系統進化の被害を防ぐというマルチライン効果の有効性についてフィールド上での研究が盛んに行われている。また、抵抗性と感受性品種の混植の有効性についても多くの研究がなされているが、本研究の結果からマルチラインの有効性が示唆できた。