

# 北陸・東北地方におけるオオムギ雲形病菌のレース分布および変遷とその同定に関する提案

竹内一成<sup>2</sup>・福山利範<sup>1\*</sup>

(平成21年1月16日受付)

## 要 約

北陸および東北地域のオオムギ雲形病菌の病原性変異を調査し、過去(1950年代、1990年代)の報告との比較によりその変遷について調べた。2007年春に北陸・東北地方の22圃場から45菌株を採集し、従来のレース同定に用いられてきた10判別品種への接種試験により、新規の13レースを含む15レースを同定した。調査地域では、以前よりも病原性の強いレースが優占しており、病原性変異の多様化の進んでいることが示された。また、これまで高度抵抗性を示してきた Tennessee Winter および Atlas 46 の罹病化傾向が明らかになった。こうしたレース変遷により、北陸・東北地域における抵抗性遺伝子源の探索や系統選抜には、これまでの J-4a の他に J-6 あるいは J-10 を使うことを提案した。つぎに、国際的に使われている16判別品種を加えた26品種における接種試験の反応パターンおよび各品種の真性抵抗性遺伝子型に基づいて主成分分析を行い、判別品種の構成について検討した。26品種は6群に分類され、従来の10判別品種とは異なる特徴を示す3群から追加すべき判別品種候補として、Osiris、Jet、Nigrinudum および C.I.4368 を選定した。さらに、抵抗性程度の判定方法についても議論した。

新大農研報, 61(2):149-157, 2009

キーワード：オオムギ、雲形病、判別品種、*Rhynchosporium secalis*、レース変遷

オオムギ雲形病は、不完全菌類の *Rhynchosporium secalis* (OUDEMANS) J. J. Davis によって引き起こされ、世界のオオムギ栽培地域で発生が確認されている。本病原菌は冷涼湿潤な気候を好み、第一次感染源としては保菌種子や前作の罹病麦稈が知られているが、自然状態での罹病麦稈上においては本病原菌の越冬が困難であることから、主たる伝染源は保菌種子である(荒井 1991)。感染の拡大は、分生胞子が融雪水や降雨時の水滴に混じって隣接個体に付着することで起こる。尾添(1956)によると、菌叢の生育適温は 10-20℃、分生胞子の発芽は 18℃前後が最適である。宿主への侵入適温も同様に 20℃前後であるが、0-5℃の低温条件でも比較的よく侵入する。また、98%以上の高湿度条件で分生胞子の発芽および宿主への侵入が促進される。圃場調査では、鈴木と荒井(1990)が冬季の積雪下の低温条件でも病勢が進行することを報告している。このような本病原菌の特性から、日本においては冬季の降雪や春先の気候条件が感染に好適である北陸および東北地域の日本海沿岸で発生が著しい。本病に侵されると主に葉身や葉鞘に灰白色の病斑が形成され、病状の進行と共に複数の病斑が癒着して全葉枯死に至る。そのため、その後の生育や登熟が阻害され、減収や粒品質の低下が引き起こされる。防除法としては、チウラム・ベノミル剤による種子消毒やトリアジメホン水和剤およびプロピコナゾール乳剤の茎葉散布が効果的であるが(荒井 1991)、コスト面で複数回の薬剤散布は困難である。従って、栽培品種への抵抗性の付与が望まれるが、本病原菌の病原性変異の多様性により抵抗性品種の育成が困難となっている。

本病の病原性に関しては、世界各国で著しい変異が確認されており (Ali *et al.* 1976 ; Bouajila *et al.* 2006 ; Ceoloni 1980 ; Goodwin *et al.* 1992 ; Jackson and Webster 1976 ; Jorgensen and Smedegaard-Petersen 1995 ; Robbertse *et al.* 2000 ;

Salamati and Tronsmo 1997 ; Tekauz 1991)、単純な抵抗性遺伝子導入による抵抗性品種の育成では病原性変異に対応できないことが指摘されている。日本における最初の変異解析は梶原と岩田(1963)によって行われた。彼らは10判別品種を用いて39菌株から10レース(J-1~J-10)を同定し、北陸地方には主としてJ-4、J-5が分布していることを明らかにした。その後、荒井と藤田(1997)が同様の判別品種を用いて、主に北陸・東北地方から採集した126菌株から新規レースJ-4aを含む5レースを同定し、J-4a、J-4が優占レースであるとした。Fukuyama *et al.* (1998)は上述の10品種とは異なる14判別品種を用いて38菌株から36レースを同定し、近年では竹内と福山(2006)が新たに4品種を加えた18判別品種を用いて352菌株の接種試験から、121レースという極めて多様な病原性変異を報告している。しかしながら、これら2つの報告は梶原と岩田(1963)および荒井と藤田(1997)とは異なる判別品種を用いているため、病原性変異の多様化は示唆されているものの、日本のオオムギ雲形病菌のレース分布とその変遷については直接の比較は不可能であった。

本研究では、梶原と岩田(1963)の10判別品種および発病判定方法に準じて北陸・東北地方におけるオオムギ雲形病菌のレース同定およびその変遷を調査した。さらに、より明確な発病およびレース判定基準を検討すると共に、病原性変異の多様化を把握するために、判別品種の追加に関しても考察を行った。

## 材料および方法

### 1. 供試菌株

2007年春に北陸および東北の日本海沿岸地域において、オオムギ雲形病が確認された22圃場から罹病葉を採集した(表

<sup>1</sup> 新潟大学農学部

<sup>2</sup> 大学院自然科学研究科

\*代表著者：fukuyama@agr.niigata-u.ac.jp

1、図 1)。各圃場の異なるオオムギ個体から 2～3 枚の葉を採取した。罹病葉から病斑とその周辺の健全部を含む 5 mm 四方の葉片を切り出し、表面殺菌後、2%スクロースジャガイモ寒天培地に置床し、20℃暗黒下で培養した。菌叢に滅菌水を加えて孢子懸濁液を作成し、単孢子分離を行い供試菌株とした。菌株は接種まで 4℃で保存した。

表 1. 供試菌株の採集地および採集日。

採集地	採集日	菌株数	圃場 No.
秋田県 大潟村	2007. 5. 4	2	A1
〃	〃	3	A2
山形県 三川町	〃	2	Y1
〃	〃	2	Y2
〃	〃	2	Y3
〃	〃	2	Y4
〃	〃	2	Y5
新潟県 村上市	〃	2	N1
新発田市	2007. 5. 1	2	N2
長岡市	〃	2	N3
上越市	〃	2	N4
富山県 入善町	2007. 4. 22	2	T1
滑川市	〃	2	T2
〃	〃	2	T3
石川県 かほく市	2007. 4. 21	2	I1
内灘町	〃	2	I2
川北町	〃	2	I3
〃	〃	2	I4
福井県 あわら市	2007. 4. 20	2	F1
〃	〃	2	F2
〃	〃	2	F3
〃	〃	2	F4
合計		45	22

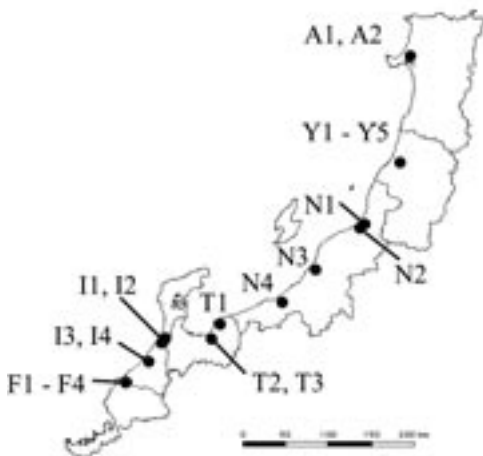


図 1. 北陸および東北地域におけるオオムギ雲形病罹病葉の採取圃場。圃場名は表 1 を参照。

2. 判別品種および接種

分離菌株のレース同定には、梶原と岩田 (1963) の 10 判別品種 (以下セット A) と罹病対照として本病に高度罹病性であるミノリムギを供試した (表 2 上段)。また、セット A の反応と比較するために Fukuyama *et al.* (1998) が用いた 14 品種からセット A と重複する Atlas 46 および Brier を除き、あらたに C.I.4364, C.I.4368, Jet および Steudelli を加えた 16 品種 (以下セット B) も同時に供試した (表 2 下段)。セット A, B およびミノリムギをプラスチック製育苗箱 (26 × 18 × 8 cm) 1 個当たり各品種 5 粒点播し、4.0 g の化成肥料 (N : P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> : K<sub>2</sub>O = 14 : 10 : 13%) を施用した。幼苗は 1.5 葉期まで育成した後、接種試験に供試した。孢子懸濁液は、ジャガイモ寒天培地で 10-14 日間培養した菌叢に脱イオン水を加え、表面を擦って作成し (孢子濃度、5 × 10<sup>5</sup> 個/ml)、1 箱当たり 50 ml 噴霧した後、菌株間のコンタミネーションを避けるためにビニル袋で覆い、20℃、相対湿度 100% の装置内に 48 時間静置した。その後、15-25℃の温室に移し発病を待った。

3. 発病調査および罹病性判定

発病判定は、接種 21 日後に第 2 葉の病斑で行った。病害程度は、0-6 の 7 段階スコア (梶原と岩田 1963) および病斑サイズによる分類 (Fukuyama *et al.* 1998) を併用した。各スコアによる反応型の分類は、次の通りである。R: 無病斑ある

表 2. 接種試験に供試した判別品種 (上段: セット A (梶原・岩田1963)、下段: セット B)。

品種	真性抵抗性遺伝子
小首 1 号	未同定
魁	1 優性遺伝子
Nigrum	未同定
West China	2 優性遺伝子
Wisconsin Winter	<i>Rrs3</i>
× Glabron	
Wong	<i>Rrs8</i>
Brier	<i>Rrs1, rrs6</i>
Hudson	<i>Rrs7, Rrs at Rrs1-Rrs3-Rrs4 complex</i>
Tennessee Winter	<i>Rrs at Rrs1-Rrs3-Rrs4 complex</i>
Atlas 46	<i>Rrs2, Rrs3</i>
Abyssinian	<i>Rrs9</i>
Atlas	<i>Rrs2</i>
Bey	<i>Rrs3</i>
C. I. 3515	<i>Rrs4, Rrs10, Rrs at Rrs1-Rrs3-Rrs4 complex</i>
C. I. 4364	<i>rrs11</i>
C. I. 4368	<i>rrs11</i>
C. I. 8256	<i>Rrs4, Rrs10, Rrs at Rrs1-Rrs3-Rrs4 complex</i>
Jet	<i>rrs6, rrs7</i>
Kitchin	<i>Rrs9</i>
La Mesita	<i>Rrs4, Rrs10, Rrs at Rrs1-Rrs3-Rrs4 complex</i>
Modoc	<i>Rrs2, Rrs4, rrs6</i>
Nigrinudum	<i>rrs8</i>
Osiris	<i>Rrs4, rrs6, Rrs10</i>
Rivale	<i>Rrs3</i>
Steudelli	<i>rrs6, rrs7</i>
Turk	<i>Rrs1, Rrs3, Rrs5, rrs6</i>

いは周囲が褐変した5mm以下の病斑が葉の基部および周縁部に見られる(梶原と岩田(1963)のスコア0-3)、M:自然感染圃場で見られるような5-10mmの灰白色の病斑を呈する(スコア4)、S:10mm以上の病斑で大部分が癒合し、最終的に萎凋する。または、全葉が急速に萎凋する(スコア5、6)。

梶原と岩田(1963)の罹病性判定では、反応型が混在する場合にはR-MやM-Sのように両者を併記する方法であった。また、荒井と藤田(1997)は0-4の5段階評価(R:0-2、S:3-4)を用い、品種内でRとSが混在した場合にMと表記していたが、本研究では各判別品種の反応型として、接種試験に供試した5個体のうちで最も高いスコアを示した個体の反応型を採用した。そこで、従来のレースとの比較をするために、反応型が併記されていたものに関しては、スコアの高い方を採択した(例:R-MであればM)。

4. 主成分分析による判別品種の検討

雲形病菌のレースをよりの確に同定できる判別品種を検討するために、本実験に供試した26の判別品種(セットAおよびB)の44菌株に対する接種反応およびこれらに有する既知の雲形病抵抗性遺伝子(表2)のデータを用いて主成分分析を行った。その際、反応型R、MおよびSをそれぞれ0、1および2と数値化した。また、抵抗性遺伝子においても各遺伝子の有無を1および0とした。ただし、未同定である品種(小首1号、NigrumおよびWest China)に関しては全て0とした。また、5品種(Hudson、Tennessee Winter、C.I.3515、C.I.8256およびLa Mesita)は同定された抵抗性遺伝子以外に、*Rrs1-Rrs3-Rrs4* 遺伝子座の抵抗性遺伝子を保有するとされているが、確証がないのでこの遺伝子座に関しては未同定と同様に扱った。なお、主成分スコアの三次元解析にはGraph-R ver1.91 (<http://www.iris.dti.ne.jp/~tohru/index.html>)を用いた。

結果

1. オオムギ雲形病菌のレース変遷

北陸及び東北地方においてオオムギ雲形病の発生を確認した22圃場から罹病葉を採取し、計45菌株を単離した(表1、図1)。判別品種セットA(梶原と岩田1963)を用いた接種試験の結果、15レースを同定した。内訳は、過去に報告されたレースのうちJ-1およびJ-6の2つのみが確認され、残りの13は新規レースであった(表3)。これら新規レースの命名は従来レースと比較して宿主範囲が狭いまたは広い場合、従来の名称にそれぞれ、アルファベットの小文字および大文字を付した。

レース変遷に関しては、梶原と岩田(1963)および荒井と藤田(1997)(以下それぞれ1950年代および1990年代と記載する)の報告と比較して、本研究では明らかに病原性変異の拡大していることが確認された(表3)。1950年代および1990年代の報告では全国的に分布が見られたJ-7、および北陸地方では優占的であったJ-4aおよびJ-4は全く確認されず、J-6およびその類似レースが36菌株と全体の80%を占めていた。過去の報告が全国規模であったのに対して本研究の調査は秋田から福井の6県のみであるため、この地域のみを取り上げたレース変遷を表4に示した。富山県以北では、レースの多様化と増加が顕著であり、特に秋田および山形の圃場においては、J-10よりも強いレースが確認された。石川および福井では、過去に報告されたJ-7やJ-9などのレースは同定されなかったが、その他については明らかに病原性の強いレースが増加していた。以上の結果から、北陸・東北地域に関しては、全体として病原性変異の増加および多様化の進んだことが明らかとなった。

北陸・東北6県の菌株に対する各判別品種の罹病率の推移を表5に示した。Tukey検定により罹病率の増減を検定した結果、この50年で魁、West China、WongおよびTennessee

表3. 日本で同定されたオオムギ雲形病菌のレースとその変遷。

判別品種	レース No. (J- ) <sup>1)</sup>																							
	1	2	3a	3b	3	4a	4	4B	5	6a	6b	6c	6d	6e	6	6F	6G	7	8	9	10	10A	10B	10C
小首1号	R	M <sup>2)</sup>	R	R	S	M <sup>2)</sup>	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	M	S	S	S	S	
魁	R	M <sup>2)</sup>	R	R	R	R	R	R	M <sup>2)</sup>	R	R	S	S	M	S	S	S	S	M	S	S	S	S	S
Nigrum	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
West China	R	M <sup>2)</sup>	R	R	M <sup>2)</sup>	R	M <sup>2)</sup>	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S
W. W. × Glabron <sup>3)</sup>	R	R	R	R	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	M	R	S	S	S	S	S	S	S
Wong	R	R	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	S	R	S	S	S	S	S	S
Brier	R	S <sup>2)</sup>	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	M	S	S	S	S	S	S	S
Hudson	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S <sup>2)</sup>	M	S	S
Tennessee Winter	R	R	M	S	R	R	R	R	R	M	S	R	M	S	S <sup>2)</sup>	M	S	R	R	R	R	M	M	M
Atlas 46	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	M
菌株数	1954-60	2	1		1		2	4							3		14	1	7	4				
	1989-96					88	21	8									2	7						
	2007	1		1	2				1		1	5	1	7	3	17	1	1				1	1	2

1) 1、2、3、4a、4、5、6、7、8、9、10以外のレースは仮称とし、従来レースより弱いまたは強い変異レースにはそれぞれ小文字、大文字のアルファベットを付加した(例:6a、6b、6、6F、6G)。  
 2) 従来のR-MおよびM-S判定(梶原・岩田1963)をそれぞれM、Sとした。  
 3) Wisconsin Winter × Glabron.

表4. 北陸・東北地方の各県におけるレース変遷.

採集地	レース No. (菌株数)					
	1954-60年		1989-96年		2007年	
秋田県			4a	(3)	3a	(1)
					3b	(2)
					10C	(2)
山形県	3	(1)	4a	(3)	1	(1)
			4	(4)	6	(6)
					6G	(1)
					10A	(1)
					10B	(1)
新潟県			4a	(46)	6a	(1)
			4	(5)	6b	(2)
			5	(1)	6c	(1)
					6d	(3)
					6F	(1)
富山県	4	(1)	4a	(8)	6b	(1)
			4	(1)	6	(4)
			5	(1)	6e	(1)
石川県	4	(1)	4a	(5)	6b	(1)
	5	(2)	4	(4)	6d	(2)
	9	(1)	5	(3)	6	(4)
					6e	(1)
福井県	5	(1)	4a	(4)	4B	(1)
	7	(2)			6b	(1)
					6d	(2)
					6	(3)
				6e	(1)	
レース数	5	(9)	3	(88)	15	(45)

表5. 北陸・東北の6県の菌株に対する10判別品種の罹病率の推移.

判別品種	罹病率 (%) <sup>1), 2)</sup>		
	1954-1960年	1989-1996年	2007年
小首1号	100 a	22 b	91 a
魁	33 b	0 c	69 a
Nigrum	100 a	100 a	98 a
West China	67 b	6 c	91 a
W. W. × Glabron <sup>3)</sup>	44 a	0 c	9 b
Wong	78 b	100 a	98 a
Brier	33 a	0 c	9 b
Hudson	0 ab	0 b	7 a
Tennessee Winter	0 b	0 b	62 a
Atlas 46	0	0	0

- 1) 罹病率 = 罹病性反応 (S) 数 / 総菌株数 × 100.
- 2) 各品種の年代間差において、同一のアルファベットを含むものは有意差なし (Turkey 法,  $P < 0.05$ ).
- 3) wisconsin Winter × Glabron.

Winter に対して病原性を示す菌株が増加していた。これら4品種の中でも Tennessee Winter は1996年まで抵抗性を維持していたが、この10年間での罹病化が急激に進んだことが明

らかとなった。また、完全な罹病性 (S 反応) ではなかったものの、Atlas 46 もわずかながら罹病化 (M) の傾向を示した (表3 J-10C)。逆に、Wisconsin Winter × Glabron および Brier に病原性を示す菌株は減少した。

## 2. 主成分分析による判別品種の分類

セット A、B の全26品種について、各品種の44菌株 (全ての判別品種に罹病性を示さなかった J-1 を除く) に対する反応型および保有する既知のオオムギ雲形病抵抗性遺伝子情報を用いて主成分分析を行った。第一、第二および第三主成分の寄与率は、それぞれ48.5%、8.7%、6.7%であり、第三主成分までの累積寄与率は63.8%であった。第一主成分は抵抗性程度を表していると考えられ、値が大きいほど、極強レース (J-10A、B、C) を除く菌株群に対する抵抗性が弱い傾向が確認された (図2-a、b)。また、値の小さい、すなわち抵抗性の強い品種群は *Rrs2*、*Rrs3*、*Rrs4* および *Rrs10* を保有していた。第二主成分は極強レースに対する抵抗性程度を示しており、値が大きい品種は高度な抵抗性を示している (図2-b、c)。抵抗性遺伝子に関しては、*Rrs1*、*Rrs3* および *Rrs5* を保有する品種で値が小さく、*Rrs4*、*Rrs10* を有する品種は大きな値を示した。第三主成分はその意味が明確ではないが、新潟の菌株群に対しての抵抗性程度を示しているようであり、値が小さい品種で抵抗性の高い傾向がうかがえる (図2-a、c)。また、それらの品種は *rrs8* および *rrs11* を保有していた。

第一、第二および第三主成分得点の三次元の散布図を作成した結果、6群に分類できた (図2)。ⅢおよびⅣ群にはセット A および B の品種が含まれた。Ⅲ群は比較的抵抗性の強い品種から成り、Ⅳ群は高度罹病性である品種で構成されていた。残りの4群は、セット B の品種のみであった。これらの群の特徴としては、Ⅰ群は抵抗性程度が極強の Osiris、C. I. 3515 および La Mesita から成り、Ⅱ群は抵抗性程度が強い Abyssinian および C. I. 8256 を含んでいる。C. I. 4368 のみの V 群および C. I. 4364、Jet および Nigrinudum からなるⅣ群は、大部分の菌株に罹病性反応を示したが、これらは異なる地域由来の雲形病菌に特徴的な反応を示す品種であった。

## 考察

日本におけるオオムギ雲形病菌のレース判定を最初に行った梶原と岩田 (1963) は、日本各地から採集した39菌株を10レース (J-1 ~ J-10) に分類した。その中で、J-7 が日本に広く分布しており、北陸地方では J-4、J-5 が多いことを報告した。その後、荒井と藤田 (1997) は同様の判別品種を用いて126菌株から新たな J-4a を含む5レースのみを同定し、北陸・東北地方では J-4a、J-4 が優占するとしている。本研究でも同様の方法でレース判定を行い、45菌株から新規の13レースを含む15レースを同定したが、J-6 およびその類似レース (J-6a から J-6G) が大部分を占め、過去の報告にある J-4a、J-4、J-5 および J-7 は検出されなかった (表3)。以上のことから、日本における本病原菌の病原性変異は1950年代から90年代にかけて減少し、その後数十年で著しく拡大していることが示唆された。東北および北陸地方に限定した場合でも同様であり (表4)、さらに10判別品種の中、4品種では罹病する菌株の割合が増加したのに対して、減少したのは2品種であった (表5)。同一の判別品種を用いて、長期間にわたりレース変遷を報告した例は少ないが、カナダにおいて同一の判別品種を用いた

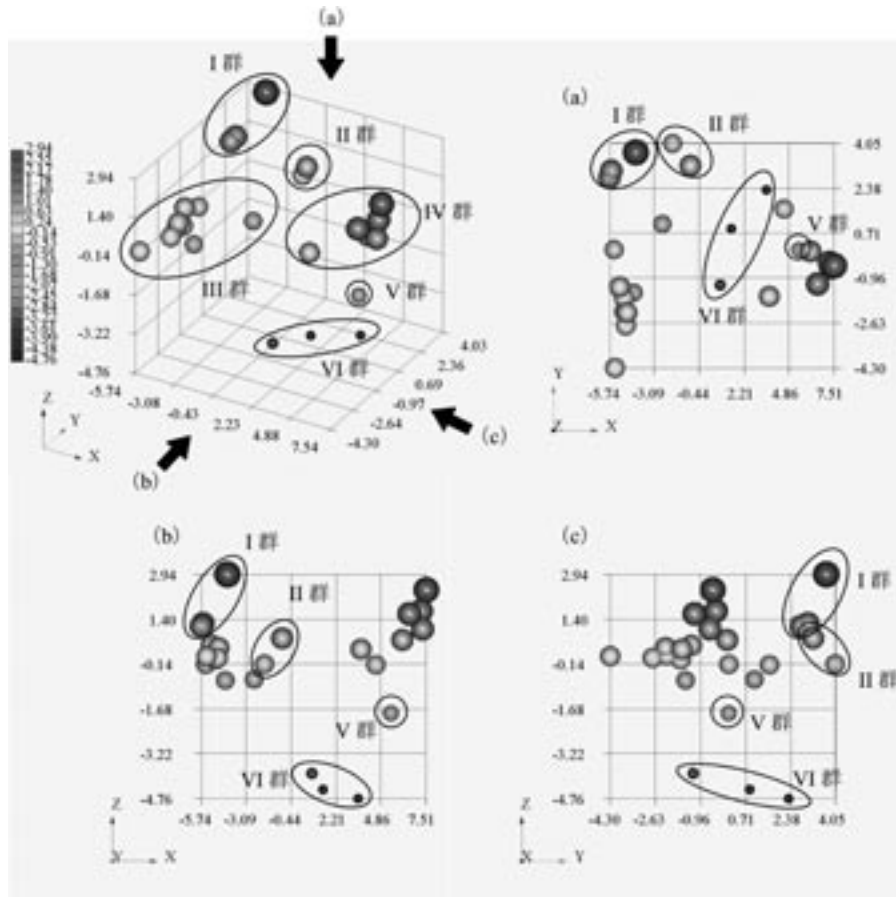


図2. 26判別品種の主成分分析による第一、第二および第三主成分の散布図。(a)、(b) および (c) は、それぞれ黒矢印方向から見た XY、YZ および ZX 座標の散布図である。  
 I 群：C. I. 3515, La Mesita, Osiris II 群：Abyssinian, C. I. 8256  
 III 群：セット A (W. W. × G., Brier, Hudson, Atlas 46), セット B (Atlas, Turk, Bey, Rivale, Modoc) IV 群：セット A (小首 1 号, 魁, Nigrum, West China, Wong, Ten. Winter), セット B (Kitchin, Stuedelli) V 群：C.I.4368 VI 群：C.I.4364, Jet, Nigrinudum

1987-1989 年の 3 ヶ年の調査で急速なレース多様性の増加が報告されている。とくに 1988 年から 1989 年の期間で、7 から 17 レースへと病原性が著しく拡大した (Xue *et al.* 1991)。ノルウェーでは、1973 年および 1995 年の調査に供試された共通の 6 判別品種中 3 品種 (La Mesita, Modoc, C. I. 8162) に対する病原性の拡大が報告されている (Salamati and Tronsmo 1997)。しかしながら、日本の 1950 年代から 90 年代にかけて確認されたような病原性変異の減少については、これまで報告されていない。この理由としては、荒井と藤田 (1997) が従来から J-4、J-5 の分布の多かった北陸地域で大部分のサンプルを採集したため、結果に偏りが生じたことが考えられる。一方、本研究の結果は、1950 年代から 90 年代にかけて観察された病原性変異が、ここ数十年で著しく多様化したことを明らかにしたといえる。

上述のような変異拡大が起こる要因としては、野生オオムギなどの代替宿主による選抜圧の可能性 (Ali *et al.* 1976; Ali 1981) や、栽培品種の有する抵抗性遺伝子の関与が示唆されて

いる (Salamati and Tronsmo 1997)。日本においては、梶原と岩田 (1963) が国内に存在する様々なイネ科草本に接種を試みた結果、畦畔や畑など肥沃な土壌で生育したアオカモジガ (*Argopyron ciliare*) に感染する可能性を示唆している。しかし、極めて限定的な条件での感染であることや、近年、このような事例が報告されていないことから、代替宿主による選抜圧が変異を拡大した可能性は低いと考えられる。栽培品種の抵抗性遺伝子に関しては、判別品種セット A に含まれる魁が優性抵抗性遺伝子を有することから、病原性変異の多様化に関与した可能性があげられる。しかし、北陸・東北地域ではここ数十年は罹病性品種であるミノリムギが広範囲に栽培されており、近年の著しい多様化の要因とは考えがたい。

その他の病原性変異多様化の要因としては、有性生殖や擬似有性生殖が挙げられる。Linde *et al.* (2003) はオーストラリア、スイス、エチオピア、スカンジナビア、カリフォルニアおよび南アフリカのオオムギ雲形病菌 1101 菌株において交配型を同定し、それらの構成頻度から有性生殖が起っている可能性を

表6. 海外におけるオオムギ雲形病菌の接種試験での評価方法.

国名	参考文献	スコア	段階	反応型		
				R	M (I)	S
アメリカ	Jackson and Webster (1976)	0-4	5	0-2		3, 4
	Goodwin <i>et al.</i> (1992) <sup>1)</sup>	0-4	5	0-2		3, 4
	Zhang <i>et al.</i> (1992) <sup>1)</sup>	0-4	5	0-2		3, 4
イギリス	Williams and Owen (1973)	0-7	8	0, 1	(2-5) <sup>3)</sup>	6, 7
イタリア	Ceoloni (1980) <sup>1)</sup>	0-4	5	0-2		3, 4
オーストラリア	Ali and Boyd (1974)	0-4	5	0, 1	2	3, 4
	Ali <i>et al.</i> (1976) <sup>2)</sup>	0-4	5	0, 1	(2) <sup>3)</sup>	3, 4
	Ali (1981) <sup>2)</sup>	0-4	5	0, 1	(2) <sup>3)</sup>	3, 4
	Brown (1985) <sup>2)</sup>	0-4	5	0-2		3, 4
カナダ	Brown (1990) <sup>2)</sup>	0-4	5	0-2		3, 4
	Tekauz (1991)	0-3	4	0, 1		2, 3
チュニジア	Xue <i>et al.</i> (1991)	0-4	5	0-2		3, 4
デンマーク	Bouajila <i>et al.</i> (2006)	0-4	5	0-2		3, 4
	Jorgensen and Smedegaard-Petersen (1995) <sup>1)</sup>	0-3	4	0, 1		2, 3
ニュージーランド	Cromey (1987)	0-4	5	0-2		3, 4
ノルウェー	Salamati and Tronsmo (1997)	0-5	6	0-2		3-5
					(3) <sup>3)</sup>	(4, 5)
フィンランド	Robinson <i>et al.</i> (1996) <sup>1)</sup>	0-4	5	0	1, 2	3, 4
					(LIR) <sup>4)</sup>	(HIR)
南アフリカ	Robbertse <i>et al.</i> (2000) <sup>1)</sup>	0-4	5	0-2		3, 4

1) Jackson and Webster (1976) を引用している文献。

2) Ali and Boyd (1974) を引用している文献。

3) 評価には中間型を採用しているが、レース判定では R および S 反応のみを用いている。

4) 分類が、抵抗性、low infection responses (LIR) および high infection responses (HIR) である。

示唆した。日本においては、竹内と福山 (2007) が北陸・東北地方の 107 菌株の交配型を調査し、秋田、山形および新潟県の一部の圃場で *MATI-1* および *MATI-2* の両交配型が混在することを明らかにしたが、その構成比が 1 : 1 から有意に偏っていることから、有性生殖の可能性は低いと結論している。

Forgan *et al.* (2007) はオオムギ雲形病菌の形質転換体と DNA マーカーを用いて無性的な遺伝子の交換を証明したが、その現象は遺伝的に同一もしくは極めて類似した菌株間でのみ起こり得るとしている。したがって、この要因については今後の検討が必要である。

北陸地域における雲形病抵抗性品種の育成では、1990 年代に優占レースであった J-4a を用いた抵抗性検定が行われている (荒井ら 2002)。しかし、本研究によって優占レースが J-6 およびその類似レースへ移行していることが判明したことから、抵抗性資源のスクリーニングおよび品種育成の際の選抜には、少なくとも J-6 を加えるべきであると考えられる。また、病原性範囲のきわめて広い J-10 およびその類似レースも抵抗性検定の材料として用いることが望ましい。

発病判定において、本研究では梶原と岩田 (1963) の 7 段階評価および Fukuyama *et al.* (1998) の病斑サイズによる評価方法を採用したが、反応型の表記は、各供試判別品種 5 個体で最も高いスコアを採択した (表 3)。梶原と岩田 (1963) は 0-6 の 7 段階評価を行い、0-3 を R、4 を M、5 および 6 を S 反応としたが、品種内で反応型が混在する場合には R-M や M-S のように併記している。荒井と藤田 (1997) は 0-4 の 5

段階評価で、0-2 を R、3 および 4 を S とし、2 と 3 が混在する場合を M と表記している。また、供試判別品種は異なるが、Fukuyama *et al.* (1998) は発病段階を数値化せずに、病斑の大きさで R、M および S 反応に分類している。このように国内の本病原菌のレース判定における発病判定方法は統一されていない。まず、発病程度の数値化を考えると、7 段階評価は、宿主-病原体反応を詳細に分類できることが長所である反面、レース判定を目的とする場合には煩雑である。これを考慮すると、荒井と藤田 (1997) の 5 段階評価は、レース判定ではより適しているかもしれない。また、病斑の大きさを用いた評価は、発病程度の数値化と比較して判定し易いが、複数の単独病斑が形成される場合の評価や、M と S 反応の境界を設定する際の根拠に乏しいことが問題である。本研究で採用した 7 段階および病斑サイズの併用による評価は、発病程度の数値化の難点を病斑サイズで補うことにより、判定が比較的容易であった。ただし、スコアとしては 5 段階前後に分割することで更に判定方法が簡便になると考えられる。

次に、反応型の表記方法であるが、2 つの反応型を併記する方法では、同一レースにおいても複数の反応が存在すること、また R および S 反応が混在する場合に M とする方法では、罹病性反応を示す品種を中間型として過小評価していることが欠点として挙げられる。異なる反応を示した品種では、最弱の反応を採択した本研究の方法においては、レース表記が簡潔である点、および菌株の病原性を最大限に評価できる点でこれらの欠点を補うことが可能である。海外における本病原菌のレース

判定では、多くの研究者が Jackson and Webster (1976) および Ali and Boyd (1974) に準じた 0-4 の 5 段階評価を採用しており、反応型の表記は抵抗性 (R) と罹病性反応 (S) の 2 分類またはそれに中間型 (M もしくは I: Intermediate) を加えた 3 分類である (表 6)。これらの判定基準は、前述した判定時の煩雑さを避けられることから、レース判定に用いるには適切な方法と考えられる。反応型に関しては、初期の接種試験、特に宿主範囲の調査や判別品種の選定で中間型が採用されているが (Ali and Boyd 1974; Williams and Owen 1973)、レース判定においては中間型 (M あるいは I) を記載する報告はほとんどない。判別品種の選定およびレース判定を報告している Williams and Owen (1973) は、大部分の菌株に中間型の反応 (スコア 2-5) を示した品種は抵抗性および罹病性判定が明瞭ではないとして判別品種から除外している。また、Ali and Boyd (1974) の評価方法に準じて行われた Ali *et al.* (1976)、Ali (1981) および Brown (1985, 1990) のレース同定においても中間型の記載は無い。以上のように、世界的には中間型が用いられることは少ないが、本研究ではレース変遷の調査が主たる目的であったため、従来の方法に従って M 判定を用いた。今後、効率的かつ明瞭なレース判定方法を確立するためには、反応型に関してもより一層の検討が必要である。

レース判定に用いる判別品種に関しては、先にも述べたように日本におけるオオムギ雲形病菌の病原性は年々増加する傾向にあり、従来の判別品種セット A において過去に高度抵抗性を示していた Tennessee Winter の著しい罹病化が見られ (表 5)、完全な抵抗性品種として含まれていた Atlas 46 もわずかながら罹病化している (表 3 J-10C)。そのため本研究では、判別品種の再検討を目的として 44 菌株に対する反応型および既知の真性抵抗性遺伝子型を用いて主成分分析を行い、セット A および B の 26 品種を 6 群に分類した (図 2)。その結果、従来のセット A には含まれない反応パターンを示す 4 群 (I、II、V、VI 群) が確認され、病原性変異を的確に把握するためには、これら 4 群から品種を選定、追加することが必要と考えられた。I、II 群には本病に極めて抵抗性程度の高い 5 品種が含まれ、その中でも Osiris および C. I. 3515 は過去の調査においても高度抵抗性であることが報告されている (Fukuyama *et al.* 1998)。La Mesita, Abyssinian および C. I. 8256 も抵抗性程度は高いが、本実験の接種試験では反応型の個体間ばらつきが確認され、レース判定には不向きであると考えられた。そこで、Osiris および C. I. 3515 を判別品種として追加することが望ましいが、両品種とも同じ抵抗性遺伝子 *Rrs4* および *Rrs10* を含むことから (表 2)、より抵抗性程度の高い Osiris が適切と考えられる。次に V、VI 群に関しては、いずれも罹病性程度の高い品種で構成されており、Jet, Nigrinudum, C. I. 4364 および C. I. 4368 は特定地域の菌株に対して特徴的な反応を示したことから、これら 4 品種が判別品種の追加候補として挙げられる。しかし、抵抗性遺伝子を考慮すると、C. I. 4368 および C. I. 4364 は両品種とも *rrs11* を有することに加え (表 2)、反応パターンによる分類では C. I. 4364 は Jet および Nigrinudum と同一群であることから反応パターンの異なる C.I.4368 が候補としてはより適切と考えられる。以上のことから新たに追加する判別品種には、Osiris, Jet, Nigrinudum および C. I. 4368 の 4 品種を挙げることができる。従来のセット A にこれら 4 品種を加えることにより、真性抵抗性遺伝子 *Rrs4*, *Rrs10*, *rrs7*, *rrs8* および *rrs11* が追加されることから、これまでよりも詳細な多様性の把握が可能であろう。

本研究の結果を踏まえて、オオムギ雲形病菌のレース判定および判別品種に関する改善点として、1) 発病判定を 7 段階から 5 段階評価へと簡素化する。2) 判別品種の反応型として、品種内で最も高いスコアを示した個体の反応をその品種の反応型とする。3) より詳細な変異検出のために Osiris, Jet, Nigrinudum および C. I. 4368 の 4 品種を判別品種に加える、という 3 点を提案したい。

## 謝辞

本実験の遂行にあたり、雲形病判別品種を提供いただいた独立行政法人 農業・食品産業技術総合研究機構 中央農業総合研究センター 北陸研究センターの山口修主任研究員に深謝する。

## 引用文献

- Ali, S.M. and W. J. R. Boyd. 1974. Host range and physiologic specialization in *Rhynchosporium secalis*. Aust. J. Agric. Res., 25 : 21-31.
- Ali, S. M., A. H. Mayfield and B. G. Clare. 1976. Pathogenicity of 203 isolates of *Rhynchosporium secalis* on 21 barley cultivars. Physiological Plant Pathology, 9 : 135-143.
- Ali, S. M. 1981. Barley grass as a source of pathogenic variation in *Rhynchosporium secalis*. Aust. J. Agric. Res., 32 : 21-25.
- 荒井治喜. 1991. 発病推移からみたオオムギ雲形病の防除. 農及園, 66 : 73-79.
- 荒井治喜・伊藤誠治・林敬子. 2002. 北陸農試新規育成大麦系統の雲形病抵抗性 (第 2 報). 北陸作報, 37 : 69-71.
- 荒井治喜・藤田佳克. 1997. 国内におけるオオムギ雲形病菌のレース分布. 日植病報, 63 : 214.
- Bouajila, A., S. Haouas, M. Fakhfakh, S. Rezugui, M. El Ahmed and A. Yahyaoui. 2006. Pathotypic diversity of *Rhynchosporium secalis* (Oudem) in Tunisia. African journal of Biotechnology, 5 : 570-579.
- Brown, J. S. 1985. Pathogenic variation among isolates of *Rhynchosporium secalis* from cultivated barley growing in Victoria, Australia. Euphytica, 34 : 129-133.
- Brown, J. S. 1990. Pathogenic variation among isolates of *Rhynchosporium secalis* from barley grass growing in South Eastern Australia. Euphytica, 50 : 81-89.
- Ceoloni, C. 1980. Race differentiation and search for sources of resistance to *Rhynchosporium secalis* in barley in Italy. Euphytica, 29 : 547-553.
- Cromey, M.G. 1987. Pathogenic variation in *Rhynchosporium secalis* on barley in New Zealand. NZ. J. Agric. Res., 30 : 95-99.
- Forgan, A. H., W. Knogge and P. A. Anderson. 2007. Asexual genetic exchange in the barley pathogen *Rhynchosporium secalis*. Phytopathology, 97 : 650-654.
- Fukuyama, T., S. Yamaji and H. Nakamura. 1998. Differentiation of virulence in *Rhynchosporium secalis* in the Hokuriku district and sources of resistance to the pathogen. Breed. Sci., 48 : 23-28.
- Goodwin, S. B., R. W. Allard, S. A. Hardy, R. K. Webster. 1992.

- Hierarchical structure of pathogenic variation among *Rhynchosporium secalis* populations in Idaho and Oregon. *Can. J. Bot.*, 70 : 810-817.
- Jackson, J. F. and R. K. Webster. 1976. Race differentiation, distribution, and frequency of *Rhynchosporium secalis* in California. *Phytopathology*, 66 : 719-725.
- Jorgensen, H. J. L. and V. Smedegaard-Petersen. 1995. Pathogenic variation of *Rhynchosporium secalis* in Denmark and sources of resistance in barley. *Plant Dis.*, 79 : 297-301.
- 梶原敏宏・岩田吉. 1963. オオムギ雲形病菌の系統に関する研究. *農技研報 C*, 15 : 1-72.
- Linde, C. C., M. Zala, S. Ceccarelli and B. A. McDonald. 2003. Further evidence for sexual reproduction in *Rhynchosporium secalis* based on distribution and frequency of mating-type alleles. *Fungal Genet. Biol.*, 40 : 115-125.
- 尾添茂. 1956. オオムギ雲形病に関する研究. *島根県農試報*, 1 : 1-122.
- Robbertse, B., C. L. Lennox, A. B. van Jaarsveld, P. W. Crous and M. van der Rijst. 2000. Pathogenicity of the *Rhynchosporium secalis* population in the Western Cape province of South Africa. *Euphytica*, 115 : 75-82.
- Robinson, J., H. Lindqvist and M. Jalli. 1996. Genes for resistance in barley to Finnish isolates of *Rhynchosporium secalis*. *Euphytica*, 92 : 295-300.
- Salamati, S. and A. M. Tronsmo. 1997. Pathogenicity of *Rhynchosporium secalis* isolates from Norway on 30 cultivars of barley. *Plant Pathol.*, 46 : 416-424.
- 鈴木穂積・荒井治喜. 1990. オオムギ雲形病の発生生態と防除. *植物防疫*, 44 : 12-17.
- 竹内一成・福山利範. 2006. 北陸・東北地域におけるオオムギ雲形病菌の年次間および採集地間変異. *育種学研究*, 8 (別 1) : 197.
- 竹内一成・福山利範. 2007. 北陸・東北地域におけるオオムギ雲形病菌の交配型対立遺伝子解析による有性生殖の検討. *育種学研究*, 9 (別 1) : 168.
- Tekauz, A. 1991. Pathogenic variation in *Rhynchosporium secalis* on barley in Canada. *Can. J. Plant Pathol.*, 13 : 298-304.
- Williams, R. J. and H. Owen. 1973. Physiologic races of *Rhynchosporium secalis* on barley in Britain. *Trans. Br. mycol. Soc.*, 60 (2) : 223-234.
- Xue, G., R. Hall and D. Falk. 1991. Pathogenic variation in *Rhynchosporium secalis* from southern Ontario. *Plant Dis.*, 75 : 934-938.
- Zhang, Q., R. K. Webster, B.A. Crandall, L. F. Jackson and M. A. Saghai Maroof. 1992. Race composition and pathogenicity associations of *Rhynchosporium secalis* in California. *Phytopathology*, 82 : 798-803.



## Race distribution and changes of *Rhynchosporium secalis* in Hokuriku and Tohoku districts and a proposal for its identification

Kazunari TAKEUCHI<sup>2</sup> and Toshinori FUKUYAMA<sup>1\*</sup>

(Received January 16, 2009)

### Summary

Variation of pathogenicity in *Rhynchosporium secalis* distributed in Hokuriku and Tohoku districts was investigated, and changes in pathogenicity were compared with those already reported in 1950's and 1990's. Forty five isolates were classified into 15 races through the inoculation test by 10 differential cultivars used in the previous reports. Out of 15 races, 13 were new and most of them were more pathogenic than those of the past, which showed the progress of pathogenicity to the differentials, e.g. some isolates were found to be pathogenic to Tennessee Winter and Atlas 46 which had been highly resistant to the pathogen distributed in Hokuriku and Tohoku districts. With reference to the change of pathogenicity, it was suggested that J-6 and/or J-10 should be added to J-4a which was already used for the screening of resistance of genetic resources or breeding process. To obtain more appropriate composition of the differentials, reaction patterns to the pathogen and genotypes for the resistance in the 10 differentials and 16 internationally used ones were analyzed by the principal component analysis. A total of 26 differentials were classified into 6 groups. Since 3 out of 6 groups did not include 10 differentials, Osiris, Jet, Nigrinudum and C.I.4368 were recommended as newly added differential cultivars. Furthermore, evaluating method for the degree of susceptibility was discussed.

*Bull. Facul. Agric. Niigata Univ.*, 61(2):149-157, 2009

**Key words** : barley, differential cultivar, racial change, *Rhynchosporium secalis*, scald

---

<sup>1</sup> Faculty of Agriculture, Niigata University

<sup>2</sup> Graduate School of Science and Technology, Niigata University

\* Corresponding author: fukuyama@agr.niigata-u.ac.jp