

ムギ類赤かび病の生理・生態およびコムギの抵抗性

独立行政法人国際農林水産業研究センター生物資源部

ばん
坂

とも
智

ひろ
広

はじめに

ムギ類赤かび病 (Fusarium head blight, Fusarium head scab, Wheat scab) は, *Fusarium* 属菌が主にイネ科植物の出穂期以降 (開花期～乳熟期) に穂を侵す病害で, 種子・土壌伝染による苗立ち枯れやムギ類・イネ科牧草の紅色雪腐病を引き起こす。赤かび病の病原菌としては, 近年世界各地で問題になっている *Fusarium graminearum* SCHWABE (= *Gibberella zeae* (Schw.) Petch) をはじめ, これまでに 17 種以上の *Fusarium* 菌が報告されている。赤かび病は, ムギ類の子実収量・品質を低下させるばかりでなく, 人畜に有害な赤かび毒 (トリコテセン系毒素, ゼアラレノン) を産生するため食品衛生上からも大きな問題となっている。高品質・減農薬のコムギ生産が求められる中で赤かび病抵抗性品種の育成が極めて重要な課題であるが, 高度抵抗性の実用品種を育成するのは容易ではない。本稿では, コムギの赤かび病抵抗性に関する遺伝育種研究のこれまでの歩みと, 現状について紹介する。

I ムギ類赤かび病の流行と被害について

ムギ類の赤かび病は古来しばしば大発生があったと推察されるが, 「出穂期頃から収穫期に間に雨が降り続けると麦の穂は腐敗するもの」と誤信されていたため, 1880 年代以前の確かな記録はほとんどない。この病害はコムギで 1884 年に初めてイギリスの G. W. SMITH により Wheat scab と命名され, 出穂期以降に湿った暖かい気象条件であれば世界中のいたるところで例外なく発生し, 19 世紀から世界中にまん延していたとされる (西門, 1958)。

日本での流行は, 1914 年 (大正 3 年) の関東地方で前年比 15.2% のムギの収量減をもたらす大発生が最初に報告されている (西門, 1958)。1953 (昭和 28) 年以降のコムギの赤かび病流行と被害の状況を図-1, 2 に示す。コムギの赤かび病は 1960 年代には 10~70% の面積で発生する重要病害で, その後も 3~6 年程度の間隔で

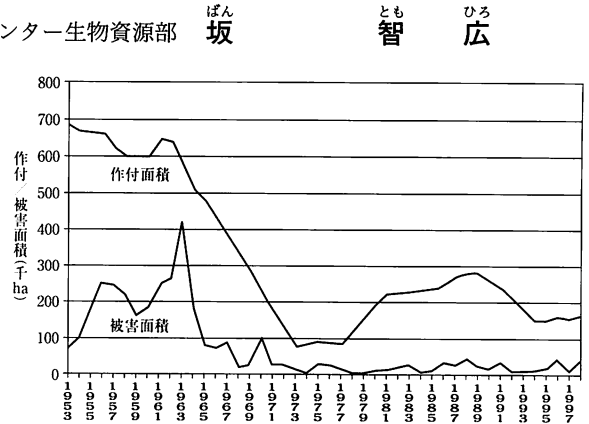


図-1 日本におけるコムギの赤かび病の発生面積
1953 (昭和 28) 年~1998 (平成 10) 年 (作物統計, 農林水産省統計情報部)。

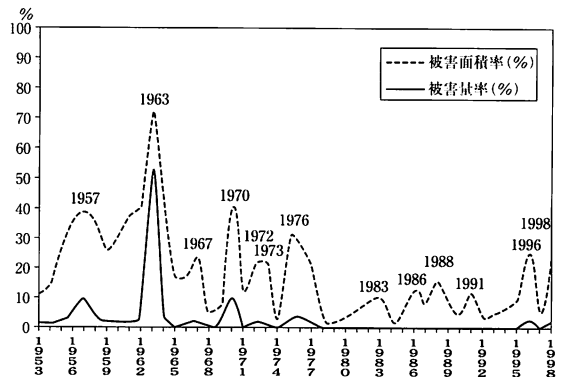


図-2 日本におけるコムギの赤かび病被害状況
(作物統計, 農林水産省統計情報部)

発生している。1963 (昭和 38) 年は「38 豪雪」で知られる異常気象の年で, 日本全国がムギの出穂期以降に記録的な降雨に見舞われた。赤かび病による被害量は, コムギでは期待された収穫量の 54% におよび, 二条大麦で 29%, 六条大麦で 18%, 裸麦ではほとんど壊滅的な状況であった。これにより九州地域では裸麦から二条大麦への作付け麦種の転換が促された。

1970 年代に入り「ムギの安楽死時代」と呼ばれる作付けの減少期になったが, その間も北部九州と北海道は主要麦作地域として生産が続いていた。同時に北部九州ではムギの出穂・開花期が走り梅雨, 成熟期～収穫期が梅雨に遭遇し, また北海道でも出穂期以降に夏の霧ないしは長雨に遭遇するため, 20~30% の面積で赤かび病の発生が見られた。1980 年代に入り, 赤かび病に対する

Physiological and ecological study of Fusarium head blight, and resistance in wheat. By Tomohiro BAN

(キーワード: 赤かび病, 抵抗性育種, マイコトキシン, 抵抗性機構)

積極的な抵抗性育種が進められ、'蘇麦3号'をはじめとする中国からのコムギの抵抗性遺伝資源の導入や、早生化による感染回避により、20%程度の赤かび病の流行が数年おきに見られ、被害程度は1%未満に減少した。1990年代後半には地球規模での異常気象が続き、1996年および1998年には再び赤かび病が大発生した。全国平均した被害量は3~4%であったが、北部九州と北海道など地域によっては1963年来の大被害となり、「雨の前に収穫した農家は豊作で、翌日からの降雨で収穫が遅れた農家では赤かび病による壊滅的な被害を受ける」という隣接する圃場でも生産に明暗を分けた。これは、近年の「高品質」に収斂したムギの品種改良の結果、主要品種での遺伝的変異が小さくなったため、一度病害が発生しやすい条件になると壊滅的な被害を回避できなくなっている状況を示唆していると考えられる。

世界的にも赤かび病の大発生と被害が数多く報告されている (BAN, 2001)。中国では過去30年間に揚子江の中・下流域で、2~4年ごとにコムギで30~40%の減収をもたらす赤かび病の流行が続いている。また朝鮮半島でも1963年にオオムギで日本と同様の被害が出て飢饉が起こったと報告されている。ヨーロッパでも古くは東ヨーロッパ諸国を中心に赤かび病大発生の報告があり、ハンガリーでは1970年に40~50%の面積で被害が出ており、ドイツでは1987年と1995年、フランスでも1995年には赤かび病の発生が増大している。南米諸国でも同様な状況で、アルゼンチンでは1945~46、1978、1985、1933年に50%の収量減をもたらす被害が出ている。1980年代以降、ヨーロッパやアメリカ大陸の「麦輸出国」で、気象変動でムギの出穂以降に雨が降るようになり、赤かび病発生と被害が増加し始めた。1993年の米国のミネソタ州、ノースダコタ州、サウスダコタ州の3州の州境地域からカナダのマニトバ州にかけてムギ類赤かび病の大発生は甚大で、北アメリカ史上最大の4,000,000 haに及ぶコムギやビール麦畑で、収量減と品質低下による被害が10億ドルにも及んだ (McMULLEN et al., 1997)。

こうした現状の中で、我が国では農林水産省の「麦類の新品種育成及び品質制御技術の開発」プロジェクトの中でも赤かび病抵抗性に関する研究開発を重要な柱として位置づけ、基礎研究と育種現場の両面で成果を上げている。ヨーロッパではEU諸国のプロジェクト研究を始め、東欧各国も赤かび病抵抗性の研究と品種改良が進められている。北米でも1990年代に入り、赤かび病の流行にともない積極的な研究開発が進められており、米国のUS Wheat and Barley Scab Initiativeが推進する国

家的プロジェクトでの研究の進展が著しい (<http://www.scabusa.org>)。メキシコの国際トウモロコシ・コムギ改良センター (CIMMYT) は、1996年に赤かび病抵抗性に関する国際ワークショップを開催し、抵抗性育種に向けての現状と世界的な研究協力体制を確立するための議論がなされた。日本からも国際農林水産業研究センターがCIMMYTとの共同研究を通じて、交差的な研究開発を進めている。その後、2000年5月には中国の蘇州・南京で第1回のInternational Symposium on Wheat Improvement for Scab resistanceが開催され、有用な遺伝資源に関する情報交換や抵抗性に関する最新の研究成果が報告され、各国の高度抵抗性実用品種の育成が加速されている。

II ムギ類赤かび病の流行機構

F. graminearum によるコムギの穂への赤かび病の発病は、春先に飛散する子嚢胞子の1次感染で始まる。植物の残骸や土壌表面に形成されて越冬した子嚢殻は春先の気温の上昇と湿気で割裂して、そこから降雨あるいは激しい雨粒の跳ね返りにより子嚢胞子が放出される。コムギの開花期ないしはその後しばらくの間に風で飛ばされた子嚢胞子は、開花期に飛び出したコムギの葇や葇殻、穎花に付着した花粉につき、そこから感染する。赤かび病菌の胞子の発芽には、暖かく(15°C以上)湿潤(相対湿度100%)な条件が不可欠であり、25~26°Cでは5時間、16~19°Cでは10時間で胞子が発芽し感染を起こし、護穎の縁や穎の隙間に病徴を現す(口絵写真参照)。

病気の進行の程度は、感染後の降雨による湿気や気温、宿主であるムギの抵抗性や生理状態により異なる。罹病性の品種・系統では病徴がすぐさま穂軸まで広がり、そこより上部の穂が枯死する。登熟前の穂および小穂の枯死や褐変、白穂の状態が一般的な病徴で、進行するとサーモンピンクを呈した病徴が穎の基部や縁および穎の隙間に認められる。ここに多数の分生胞子が形成され、引き続き降雨条件下で風により飛散し、2次感染を引き起こす。収穫期になると赤かび病菌は、穎の表面や稈に濃紫紺ないしは黒色の子嚢殻を一面に形成し「瘡蓋(scabbed appearance)」の病徴を示す(口絵写真参照)。子嚢殻は刈りムギの株の上や、麦藁の残さとして土中や表面で生き残る。麦作後にトウモロコシが作付けされるところでは、引き続きトウモロコシに赤かび病を起こすほか、雑草上などでも生存し、稲・麦二毛作を行う西日本地域では、晩秋の稲刈り後の稲の刈り株上に多数の子嚢殻を形成し越冬する。そして翌春に、ムギ類赤

かび病の1次感染源となる。刈り株等で生存している *Fusarium* 属菌は、赤かび病と同様に苗枯れ病や立枯れ病を起こす。

III *Fusarium* 属菌の分泌するマイコトキシン

赤かび病菌である *Fusarium* 属菌が分泌する赤かび毒 (*Fusarium* 毒) は発病した子実を蓄積され、古くから汚染した穀物による赤かび中毒が人畜に対して重大な問題になっている。赤かび病菌の *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. sporotrichioides* はトリコテセン系マイコトキシンのデオキシニバレノール (deoxynivalenol, DON), ニバレノール (nivalenol, NIV), T-2トキシン (T-2 toxin) を分泌し、*F. graminearum* と *F. culmorum* はゼアラレノン (zearalenone) も分泌しムギ類やトウモロコシの穀物汚染が問題となる (図-3)。トリコテセン系毒素 (DON, NIV, T-2) は、胃腸障害、臓器出血、造血機能障害などの毒性が、ゼアラレノンは家畜の estrogen 様中毒症の原因物質としてホルモン異常により生殖器官の異常を引き起こすと報告されている。

IV 赤かび病の防除について

赤かび病の流行と被害の発生を防ぐために、耕種的な防除や殺菌剤など農薬を用いた防除、拮抗微生物の利用や抵抗性品種の育成と導入が試みられている。

Fusarium 属菌が極めて腐性的で宿主範囲が広く、宿主でない植物 (作物) を間に入れた輪作だけでは防除の効果が得られない。しかし、接種源となる植物体の残さを土壤中に埋め込む鋤込みや土壌耕起管理と非宿主作物との輪作体系で、第1次接種源となる子実の濃度を減少することができる。殺菌剤に関しては、tebuconazole が高い防除効果を示し、その他にも benomyl, tiophanate ethyl, propiconazole などが利用される

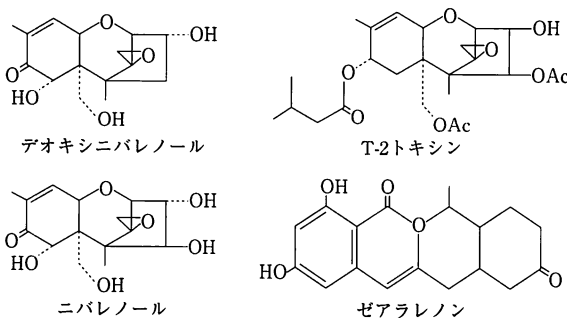


図-3 食品を汚染する主要な赤かび毒 (*Fusarium* 毒) (トリコテセン系マイコトキシンとゼアラレノン, 芳澤, 1993)

が、benomyl, tiophanate ethyl に対しては、*F. graminearum* で殺菌剤の耐性菌がすぐに現れるなど大きな効果は望めない。そのため、抵抗性品種育成を軸にした、総合防除の取り組みが不可欠であると考えられる。

V 抵抗性遺伝資源とコムギ品種の育成

赤かび病は、出穂期以降の降雨によって発生が左右し、その後の気象条件により被害状況も変化するため、農薬や耕種防除の大きな効果は期待できない。しかしムギ類の抵抗性育種においても、①近縁野生種を含めムギ類の遺伝資源には、赤かび病に対する抵抗性程度には大きな変異が認められるものの、免疫的な抵抗性は見られない、②罹病性程度が環境条件により変化するため抵抗性が量的な形質として発現し、正確な抵抗性検定と評価が困難で、幼病検定を始め効率的な抵抗性選抜が困難である、③抵抗性に関する遺伝的、生理的、病理学的な情報が十分でなく、効果的かつ戦略的な品種改良が困難な状況である。

そうした中でも、1970年代に入り世界各地での抵抗性遺伝資源の探索により有効な交配母本が選抜され、積極的な抵抗性育種が進められ1980年代には高い抵抗性レベルの実用品種が利用されるようになった。コムギの抵抗性遺伝子給源 (gene pool) として、日本・中国の春コムギ、イタリアの春コムギ、西欧の冬コムギが考えられる (SNIJERS, 1990)。その中でも中国の育成品種・‘蘇麦3号’ (イタリア小麦の Funo と中国の Taiwanxiaomai の単交雑)、イタリアコムギの血を引いたブラジルの ‘Frontana’、日本の在来種である ‘延岡坊主小麦’ や ‘入梅’ が、有望な育種素材として世界的に使われている。一方で、それらの素材とその派生系統の他に育種現場で使われるものは少なく、さらに広範な遺伝資源の探索が必要である。また日本産のカモジグサなど、湿潤な気候に適応し赤かび病の高度抵抗性を備えたムギ類の近縁野生種も見いだされており、遠縁交雑によるコムギへの抵抗性遺伝子の導入が進められている (BAN, 1997)。1990年代に入って抵抗性に関する遺伝的な解析も進み、昨今は QTL 解析に基づく DNA マーカーを用いた効率的な選抜法の開発も進められている。

日本における抵抗性育種の歴史は、1960~70年代に農水省東海近畿農業試験場において、新中長を抵抗性親として ‘東海63号’ をはじめとする抵抗性系統の育成が展開された。その後、九州農業試験場において抵抗性育種が進められ、‘延岡坊主小麦’ と ‘蘇麦3号’ の交雑による中間母本の育成や、‘蘇麦3号’ の抵抗性を導入した

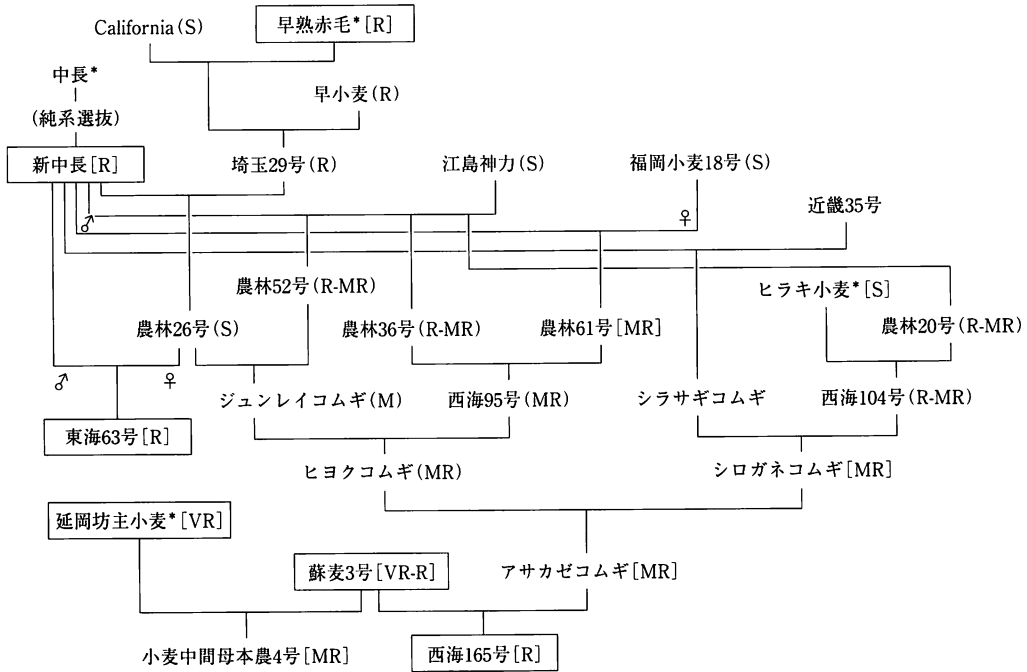


図-4 日本の赤かび病抵抗性コムギ品種の系譜

[] : 圃場検定により評価した抵抗性レベル, () : 文献による抵抗性レベル (吉田ら, 1993), 四角で囲んだものが検定により抵抗性として選ばれた品種, *在来種。

‘西海165号’が育成された。九州地域に見られる赤かび病の激発環境での自然選抜や、交配母本として優れた多くの主要品種を生み出した新中長が赤かび病に強いことなどが(図-4)、西南暖地における育成材料の抵抗性レベルを高めてきたと考えられる (BAN, 2000 a; b)。今後は高品質でより高度抵抗性をもつ実用品種を育成する必要がある。

一方、北海道においては北アメリカと同様に1990年には入り被害が増大したこと、寒冷地に適した抵抗性遺伝資源がないため冬コムギ・春コムギとも西南暖地に比べ抵抗性のレベルは低く、各育成地で緊急な抵抗性向上のための事業が展開されている。現在の冬コムギ主要品種である‘ホクシン’も早生で赤かび病被害を回避してきたが、気象条件により赤かび病被害が心配されており、北海道農業研究センターや北見農業試験場で‘西海165号’などの春コムギとの交配から抵抗性を導入した素材の開発が進められている。

VI コムギの赤かび病抵抗性について

コムギの赤かび病抵抗性についてこれまでの知見をまとめ、また抵抗性育種の今後の方向についての筆者の見解を示す(図-5, BAN, 2000 a)。これまでの研究から、コムギの赤かび病抵抗性には次の6機作が考えられ、そ

れぞれに異なった遺伝子に支配されていると考えられる。

- Type I : 菌の侵入に対する抵抗性,
- Type II : 組織内での菌の伸展に対する抵抗性,
- Type III : 毒素 (DON) の分解能力,
- Type IV : マイコトキシンの蓄積に対する耐性,
- Type V : 穀粒の感染に対する抵抗性,
- Tolerance : 収量の回復, 維持。

また、トリコテセン系の毒素はタンパク合成系の酵素に影響し、細胞膜の安定性を阻害し、宿主の病原菌に対する防御 (Type II) を低下させる働きがあると示唆されている。問題の毒素に関する Type III, Type IV は、これで全ての質的な抵抗性を担っているのではなく、むしろ量的に作用して Type I, II の抵抗性を相乗的に高めるものと考えられる。解剖学的な所見からも、トリコテセンは必ずしも菌糸のいるところのみに局在するのではなく、むしろ菌糸が侵入する前にコムギの組織に作用して菌糸の細胞・組織への侵入、菌糸のコロニー化を助長して穀粒への感染を全うさせる働きがあるものが見られる。そのため、*Fusarium* 菌の産成するトリコテセン系毒素の蓄積は、赤かび病の発病には不可欠ではなく、恐らく病原性の強さに関与する一要因であると考えられる。

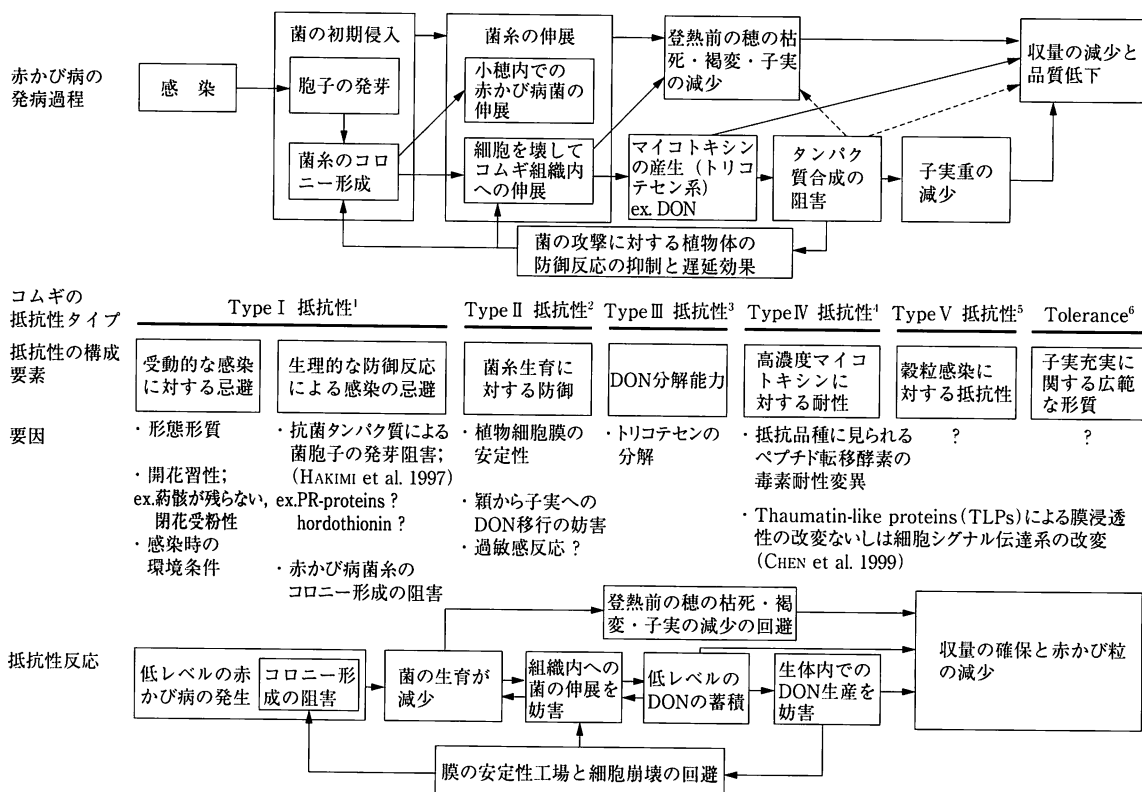


図-5 *Fusarium graminearum* によるコムギ赤かび病の発病過程とコムギにおける抵抗性メカニズムの関係を考察したモデル (BAN, 2000 a)
 (1, 2 SCHROEDER and CHRISTENSEN, 1963; 3 MILLER et al., 1985; 4 WANG and MILLER, 1988; 5, 6 MESTERHÁZY 1995, and MESTERHÁZY et al., 1999)

コムギ品種の抵抗性については、Type I～Type V まで異なる遺伝子にコントロールされているが、発現された抵抗性は相互に作用しあい、結果的には圃場でのいわゆる「赤かび病抵抗性」を量的な形質として発現させることになる。圃場での「赤かび病抵抗性」が強い品種 (Type I および Type II) は、宿主内での *Fusarium* 属菌の biomass も少なく、結果的にマイコトキシンの蓄積量 (毒素汚染) も少なくなる。さらに Type III, Type IV も持ち合わせれば、Type I, II の抵抗性も助長されるわけで、結果的に高度抵抗性を発現できる。これは一般に言われる「抵抗性の品種は毒素の蓄積がないか少ない」ことをよく現しており、また罹病粒 (赤かび粒) の程度が毒素蓄積量と高い相関にある ($r=0.8$ 以上) ことを良く反映している。一方、Type I および Type II をもつ抵抗性品種でも Type III, IV を欠いていれば、結果的に「見かけは健全だがマイコトキシンの蓄積量が多い」と言う現象をもたらすと考えられる。逆に Type I, II の抵抗性はさほど強くなく (圃場で中程度の抵抗性)、Type III や Type IV の抵抗性をもつものも、

マイルドな環境で赤かび病のまん延しにくい状況下では抵抗性が強い品種として認識される。そのため抵抗性品種の育成には、Type I, II の抵抗性をもたせるだけでなく、Type III, IV を付与することも重要である。

おわりに

人類がムギ類の赤かび病抵抗性に取り組みだしてから約一世紀が経過した。先人たちの努力の結果、分子遺伝学的な手法を用いた赤かび病抵抗性の研究は、ここ 10 年間に飛躍的な進展を見せている。かび毒の抵抗性も含め高度抵抗性を備えた実用品種の開発が、現実のものとして期待できる段階に至っていると考えられる。

引用文献

- 1) BAN, T. (1997): *Euphytica* 97: 39~44.
- 2) ——— (2000 a): *Breeding Sci.* 50: 131~137.
- 3) ——— (2000 b): *Proc. Intl. Symp. on Wheat Improvement for Scab Resistance*: 82~93.
- 4) ——— (2001): *Bull. Kyushu Natl. Agric. Stn.* 38: 27~78.
- 5) McMULLEN, M. et al. (1997): *Plant Disease* 81: 1340~1348.

- 6) MESTERHAZY, A. (1995): Plant Breeding 114: 337~386.
 7) ——— et al. (1999): Plant Breeding 118: 97~110.
 8) MILLER, J. D. et al. (1985): J. Phytophath. 113: 359~367.
 9) 西門義一 (1958): 農学研究 45: 59~86.
 10) SCHROEDER, H. W. and J. J. CHRISTENSEN (1963): Phytopathology 53: 831~838.
 11) SNIJDERS, C. H. A. (1990): Euphytica 50: 171~179.
 12) 吉田 久ら (1993): 農研センター研究資料 27: 282.
 13) 芳澤宅實 (1993): 食品と容器 34: 677~682.
 14) WANG, Y. Z. and J. D. MILLER (1988): Wheat Production Constraints in Tropical Environments (CIMMYT) 239~250.

発行図書

日本植物病名目録(初版)

日本植物病理学会 編 B5判 本文734頁+索引他124頁

定価 11,550 円税込み (本体 11,000 円) 送料サービス

1960年から発行された日本有用植物病名目録: 第1巻(食用作物・特用作物・牧草・芝草), 第2巻(野菜および草花), 第3巻(果樹), 第4巻(針葉樹, 竹笹), 第5巻の広葉樹(林木・観賞樹木)までの全5巻に新規に「きのこ」を追加して一冊に纏めた見やすい大植物病名目録です。掲載内容は, 食用作物, 特用作物, 牧草及び芝草, 野草, 野菜, きのこと, 草花, 果樹, 針葉樹, 竹笹, 広葉樹, 索引(宿主和名, 宿主学名, 病原学名, 病原和名, ウイルス・ウィロイドの種名・略号・和名・科名および属名一覧表。

お申し込みは直接当協会へ, 前金(現金書留・郵便為替)で申し込むか, お近くの書店でお取り寄せ下さい。
 社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11

郵便振替口座 00110-7-177867 TEL(03)3944-1561(代)FAX(03)3944-2103 メール: order@jppa.or.jp

日本植物防疫協会の農薬関係図書・資料・テキスト

! 農薬解説書! **農薬ハンドブック 2001年版** 送料サービス
 同書2001年版編集委員会 編 A5判 941頁 定価 9,240 円税込み (本体 8,800 円)

! 年刊資料! **農薬要覧 2001年版** 送料サービス
 農林水産省生産局生産資材課・植物防疫課 監修
 B6判 743頁 定価 7,560 円税込み (本体 7,200 円)

! 年刊資料! **農薬適用一覧表 2001年版** 送料サービス
 独立行政法人農薬検査所 監修 B5判 899頁 定価 13,650 円税込み (本体 13,000 円)

! 年刊テキスト! **農薬概説 第四版 2001年版**—農薬取扱業者研修テキスト—
 送料 340 円
 農林水産省生産局生産資材課・植物防疫課
 監修植物防疫全国協議会 編
 B5判 254頁 定価 1,890 円税込み (本体 1,800 円)

! 関連用語解説! **農薬科学用語辞典** 送料 340 円
 穴戸 孝・武田明治・戸部満寿夫・丸茂晋吾・丸山正生 編
 A5判 374頁 定価 7,646 円税込み (本体 7,282 円)

お申し込みは直接当協会へ, 前金(現金書留・郵便為替)で申し込むか, お近くの書店でお取り寄せ下さい。
 社団法人 日本植物防疫協会 出版情報グループ 〒170-8484 東京都豊島区駒込1-43-11
 郵便振替口座 00110-7-177867 TEL(03)3944-1561(代) FAX(03)3944-2103 メール: order@jppa.or.jp