

【総説】

飼料用トウモロコシの赤かび病とデオキシニバレノール汚染

湊 啓子

北海道立総合研究機構畜産試験場基盤研究部飼料環境 G
(〒081-0038 北海道上川郡新得町字新得西 5 線39)

はじめに

トウモロコシの赤かび病は、雌穂に白色～淡紅色、鮭肉色のかびが発生・腐敗する病害である。原因菌である *Fusarium* 属菌のかびは、二次代謝産物として人畜に有害なかび毒を産生することが知られており、食料・飼料の安全性の観点から、世界中で問題となっている。国内では、平成13年に赤かび病菌が産生するかび毒に対して、飼料中の暫定許容値が設定されて以降調査が進み、トウモロコシサイレージから高頻度で赤かび病菌が産生するかび毒が検出されることがわかってきた^[6]。トウモロコシの赤かび病は、収量に影響がでるような被害が生じていないためか、国内での病害発生報告は極めて少なく、その病害の発生とかび毒汚染の実態はほとんど明らかになっていない。

本稿では、トウモロコシの赤かび病と赤かび病菌が産生するかび毒の飼料汚染実態について、また、それらの発生を左右する要因等について、著者らのグループが進めている研究を紹介する。

1. トウモロコシの赤かび病

トウモロコシ赤かび病の主要な原因菌としては、*F.*

graminearum 種複合体に属する菌種と、*Gibberella fujikuroi* 種複合体に含まれる菌種の2つが知られている。原因菌種ごとの特徴を表1に示す。北海道を中心に全国的に発生しているのが *F. graminearum* 種複合体に含まれる一部の菌種が原因となる赤かび病で、冷涼・多雨条件下で発生しやすいとされている。主に、絹糸から感染し、雌穂先端から下方向に向けて淡紅色のかびが広がる(図1)。罹病雌穂にはトリコテセン系毒素やゼアラレノン等が高濃度で蓄積する。一方、本州以南で多く発生しているのが *G. fujikuroi* 種複合体に含まれる一部の菌種が原因となるもので、高温・乾燥条件下で発生しやすいとされている。感染子実は雌穂の先端部に多くみられるほか、雌穂全体に、個々に、もしくはグループでランダムに散らばる(図2)。また、本病の発病助長要因として、アワノメイガやアザミウマなどの虫害の影響が報告^[5,23]されており、虫の食痕に沿って菌糸が広がる様子もみられる。汚染子実にはフモニシン等のかび毒が高濃度に蓄積される。このように、原因菌種によって、産生するかび毒や好適な気象条件、病徴等が大きく異なるため、海

表1 *Gibberella ear rot* と *Fusarium ear rot* の比較^[20]

	<i>Gibberella ear rot</i>	<i>Fusarium ear rot</i>
病原菌	<i>F. graminearum</i> 種複合体	<i>G. fujikuroi</i> 種複合体
発生に適した気象条件	冷涼・多雨	高温
産生するかび毒	トリコテセン系毒素(デオキシニバレノール、ニバレノール等)およびゼアラレノン等	フモニシン等
発生地域	北海道を中心に、全国的に発生	本州以南、ただし夏期の気温が高い年には北海道にも発生する可能性がある

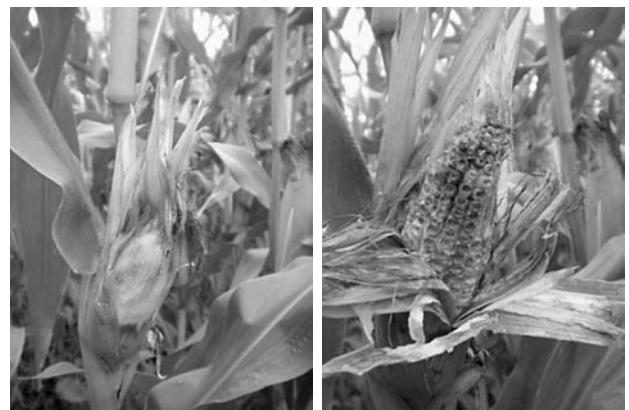


図1 赤かび病 (*Gibberella ear rot*) 罹病雌穂 (右は苞葉を剥いた状態)



図2 赤かび病 (Fusarium ear rot) 罹病雌穂
(原図 畜草研 岡部郁子氏提供)

外では前者の菌による赤かび病を *Gibberella ear rot*、後者を *Fusarium ear rot* として、別個の病害として扱っている。国内では、「赤かび病」として、ひとくりに扱われるが、本病害の防除を考える上では原因菌種ごとに分けて考える必要がある。

2. 赤かび病菌の分布とかび毒産生能

Gibberella ear rot の主要病原菌である *F. graminearum* 種複合体は9つの種で構成され、国内には第6系統 (*F. asiaticum*) と第7系統 (*F. graminearum* s.str.) が存在する。同菌は、ムギ類赤かび病の主要な病原菌でもあり数多くの研究がおこなわれ、北海道には主として第7系統が分布、東北地方では第6系統と第7系統が混在、関東以西では第6系統が多く存在することが明らかになっている^[1, 22, 24, 25]。また、*F. graminearum* 種複合体は、デオキシニバレノール (以下、DON) を主に産生する DON 産生型と、ニバレノール (以下、NIV) を主に産生する NIV 産生型に類別されている^[7]。北海道を含む東日本地域では DON 産生菌株が北に行くほど優占し、NIV 産生型は西に行くほど優占する傾向がある^[15]。同菌のゼアラレノン (以下、ZEA) 産生能は、ムギ類赤かび病罹病穂から分離した菌株において、西日本分離株の96%が ZEA 産生能を有していたという報告^[17]がある。一方、東日本分離株では、ZEA 産生能保有株は2%とする報告^[15]や、愛知県で分離された10菌株はいずれも ZEA 産生能を保有していたとする報告^[28]があり、ZEA 産生能の地域性については、さらなる調

査が必要である。

Fusarium ear rot の原因菌種である *G. fujikuroi* 種複合体の中で赤かび病を引き起こす代表種は *F. verticillioides* (Saccardo) Nirenberg (有性世代 *G. moniliformis* Wineland) である^[19]。岡部らの報告^[17]によると、畜産草地研究所 (栃木県那須塩原市) および長野県中信農業試験場 (長野県塩尻市) で飼料用トウモロコシの赤かび病被害粒から分離した *F. verticillioides* およびその近縁種の内、約45%がフモニシン (以下、FUM) 産生能を持っていたという。

赤かび病菌が産生する毒素が家畜に及ぼす影響としては、DON は飼料摂取量の低下、嘔吐、胃腸炎などの消化器障害や免疫機能低下、ZEA はエストロゲン様作用による繁殖障害、また FUM は馬の白質脳軟化、豚の肺水腫を引き起こすことが知られている^[17]。我が国では、飼料なかび毒濃度の基準値として、DON は生後3カ月以上の牛用飼料で4 ppm、その他の家畜で1 ppm (14生畜第2267号)、ZEA は全家畜用飼料で1 ppm (13生畜第72695号)、という値がそれぞれ暫定許容値として設定されている。現状、NIV と FUM に基準値は現時点で設定されていない。配合飼料とその原料については、農林水産省消費安全技術センターによって、基準値を上回る飼料が流通することがないようにモニタリング検査が実施されているが、農家が経営内で生産・消費する自給飼料のかび毒汚染実態はわかっていない。

3. トウモロコシサイレージのかび毒汚染実態

トウモロコシサイレージ18点 (北海道7点、東北5点、九州6点) のかび毒汚染実態を調査した平岡らの報告^[6]によると、DON 検出率は89% (検出点数; 北海道7点、東北4点、九州5点) と高く、北海道で基準値 (4 ppm) を大幅に上回る15.9ppm という高濃度汚染試料がみられている。ZEA は北海道および東北それぞれ4点の試料で検出されているが、基準値 (1 ppm) を上回る試料はなく、九州からは検出されていない。NIV と FUM は東北、九州から検出されているが、北海道からは検出されていない。北海道で NIV が検出されていないのは、北海道に分布する *F. graminearum* 種複合体は DON 産生型が優占しているためと考えられる。また、北海道で FUM が検出されていないのは、高温条件で発生しやすいフモニシン産生菌種が原因となる *Fusarium ear rot* の発生が少ないためと考えられる。北海道十勝管内で生産されたトウモロコシサイレージ40点の DON 濃度を調べた出口らの調査^[3]では、DON 濃度は平均1.8ppm、

最大19.4ppmであり、基準値（4 ppm）を超えるものは全体の7.5%であったという。これらの調査結果より、北海道では、検出頻度が高く高濃度汚染事例が見られるDON 汚染に対する注意が必要であると考えられる。以降、著者らのグループがDON 汚染に着目して実施した調査結果を紹介する。

4. DON 汚染の発生機序

1) 圃場立毛段階における DON 産生時期

DON 汚染の発生場面としては、サイレージ調製中や二次発酵の過程が考えられるが、出口らの調査^[3]では、サイレージの発酵品質とDON 濃度に関連性は見られず、DON 汚染はサイレージ調製前の圃場立毛段階で生じている可能性が指摘されている。そこで、圃場立毛段階でのDON 産生を確認するため、北海道十勝管内の13圃場を対象に、サイレージ調製前のトウモロコシサイレージ原料中のDON 濃度を測定した^[12-13]。結果、DON は0.2~4.5ppmの範囲で検出され、同試料から*F. graminearum* が $2.4 \times 10^3 \sim 4.3 \times 10^4$ /現物g検出された。*F. graminearum* の菌数が多いほどDON 濃度が高い傾向が認められ（図3）、飼料用トウモロコシは圃場収穫時にはすでにDON に汚染されていること、産生菌として*F. graminearum* が関与する可能性が示唆された。

次に、トウモロコシ植物体のDON 汚染部位と汚染開始時期を明らかにするために、十勝管内5圃場を対象に、抽雄期から黄熟期までの間、経時的に植物体を採取して、葉、茎および子実に分けて、ELISA キット（Neogen、DON5/5）によりDON 濃度を測定した。また、それぞれの試料切片を表面殺菌後に*F. graminearum* 分離培地に置床・培養した^[4,13]。*F. graminearum* 分離率およびDON 濃度の変化を図4に示す。試料切片からの*F.*

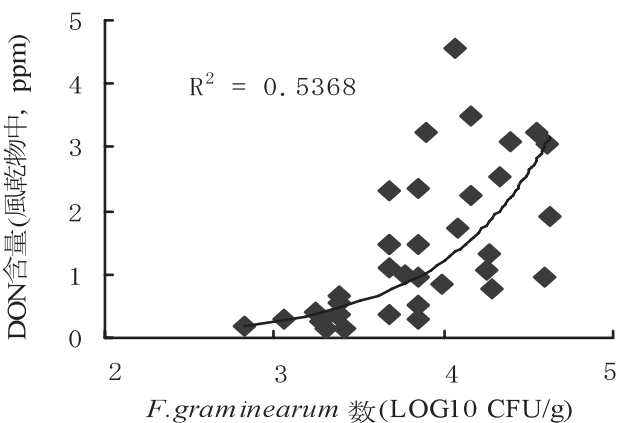


図3 トウモロコシサイレージ原料草中の*F. graminearum* 菌数とDON 含量^[12-13]

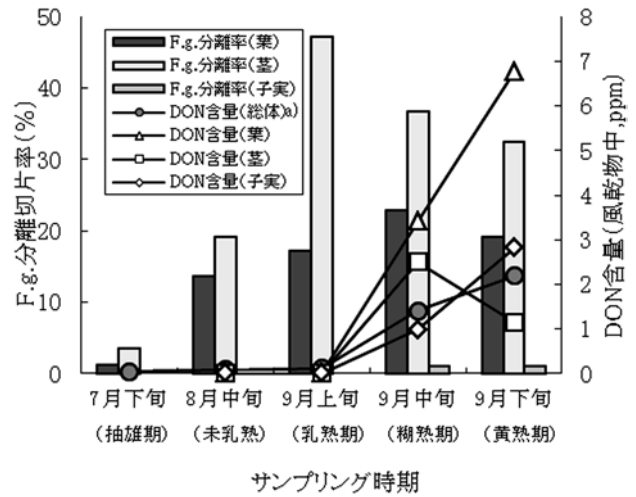


図4 飼料用トウモロコシの生育時期別*F. graminearum* (F.g.)分離切片率およびDON 含量の変化(2005年、北海道十勝管内の5圃場平均)^[4,13]

a) 各部位のDON 含量を構成比で加重平均して算出

graminearum 分離率は抽雄期から乳熟期にかけて、葉および茎部で高まった。一方、DON は乳熟期（9月上旬）まではいずれの部位においても定量限界（0.5ppm）以下であったが、糊熟期（9月中旬）以降は、全ての圃場の茎と葉から0.5ppm以上の濃度で検出された。子実から定量限界以上のDON が検出されたのは2例のみで、茎葉に比較して検出された濃度は高かった（5.0および11.3ppm）。また、子実から*F. graminearum* が分離されたのは、DON が検出された2事例のみであった。以上の結果より、飼料用トウモロコシは開花期以降、茎葉を中心として*F. graminearum* に感染して、糊熟期~黄熟期にかけてDON 蓄積が進行するものと推察された。子実からDON が検出される頻度は低かったが、検出された時の濃度は高く注意が必要と考えられた。なお、調査した植物体において、赤かび病の病徴はいずれも認められなかった。

2) サイレージ発酵過程でのDON 濃度の変化

サイレージ発酵過程におけるかび毒の動態についての知見は少ない。そこで、パウチ袋を用いた室内試験において、トウモロコシサイレージ発酵過程におけるDON 濃度の推移を調査した^[9,13]。試験は真空区とパウチ袋に穴をあけたパンチ区の2処理とした。pH、*F. graminearum* 数およびDON 濃度の推移を図5に示す。真空区では、詰め込み後速やかにpHが低下して*F. graminearum* は検出されなくなった。DON 濃度は発酵過程で大きな変動はみられず1~2 ppm前後で推移した。一方、パンチ区では、詰め込み直後からpHが上昇し、*F. graminearum* の菌数は $10^4 \sim 10^5$ /gで推移した。

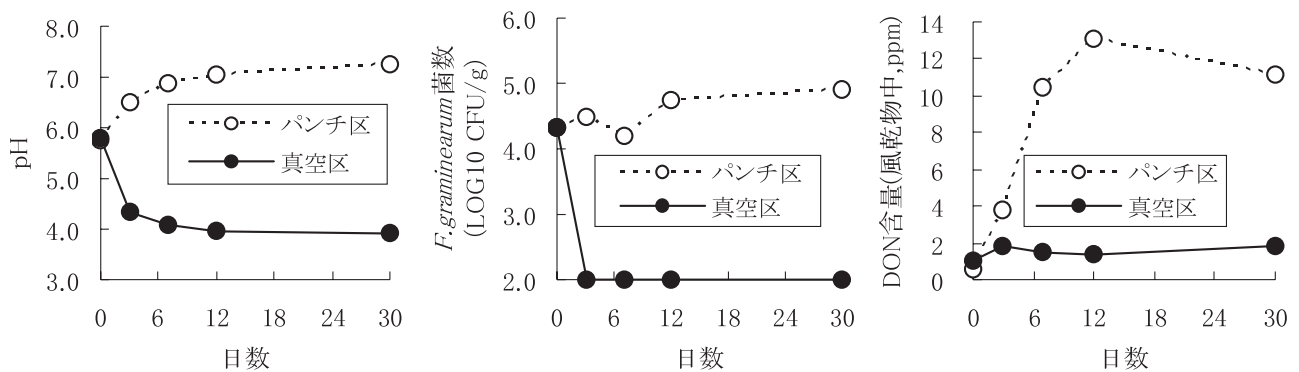


図5 トウモロコシサイレージの発酵過程における pH、*F. graminearum* 菌数および DON 含量の変化^[9, 13]

DON 濃度は詰め込み後 3～10 日にかけて急上昇し、13.1ppm のピークを示した。このように、真空区のような嫌気的な条件下では、*F. graminearum* は速やかに死滅するために DON 濃度が増加することはないが、パンチ区のように空気が存在する条件では、DON 濃度が急増する危険性があることがわかる。サイレージ発酵過程で DON 濃度を増加させないためには、十分な踏圧と速やかな密封等の、サイレージ調製の基本条件を励行することが重要である。

5. DON 汚染の助長要因

1) 気象条件

F. graminearum 種複合体が原因菌種である赤かび病 (*Gibberella ear rot*) の発生は、冷涼多雨条件で多いとされる^[26]。特に、降雨が赤かび病の発生の鍵となっていると考えられているが、降雨と赤かび病の発生およびかび毒蓄積の関係は十分にわかっていない。そこで、2007～2010年の4カ年、道総研畜産試験場内の飼料用トウモロコシ栽培圃場において、感染源となる赤かび病菌の胞子の飛散状況と収穫時のサイレージ原料中 DON 濃度を調査し、気象条件との関係を解析した^[14]。その結果、*F. graminearum* の胞子飛散数は降雨日および無降雨日でも湿度95%以上の時間が10hr以上存在した日に多かった。サイレージ原料中 DON 濃度は、絹糸抽出期の前10日～後10日の胞子飛散数との間に正の相関関係が認められた。雌穂の赤かび病感受性は絹糸抽出期頃が高いことが知られており、感受性が高い時期における感染源の増加が、感染リスクを高め DON 汚染に影響を及ぼしたと考えられた。また、サイレージ原料中 DON 濃度は、絹糸抽出期から30日間の降雨量との間に正の相関が、同期間の連続無降雨日数との間に負の相関が認められた。

以上の結果から、降雨や高湿度が感染源となる胞子の飛散を促し、抽糸期前後の胞子飛散数の増加が感染リス

クを高め、抽糸期～30日の降雨とその間の湿潤条件が DON 汚染を助長するものと考えられた。

2) 先端露出および物理的損傷

トウモロコシの子実は何重もの苞葉に覆われているが、品種によって、雌穂の成長に伴い先端の子実が苞葉から剥き出しになりやすいものがある。苞葉から露出した子実は虫や鳥による食害を受けやすくなり、食害箇所にかびが発生してかび毒汚染が助長されることが懸念される。そこで、先端露出や物理的な損傷が DON 汚染に及ぼす影響を調査した^[11]。道総研畜産試験場内の2圃場において、9月上旬(乳熟期)に雌穂に人為的に先端露出等の処理を施し、1カ月後に雌穂を収穫して DON 濃度を測定した。その結果、対照区である無処理の雌穂からは DON は全く検出されなかったのに対し、人為的に苞葉を剥いて先端5cm程度を露出させた「先端露出区」では、A、B圃場でそれぞれ0.3、0.8ppmのDONが検出された。さらに、露出させた雌穂の先端を折り取った「折損区」では3.8、0.6ppm、露出部分の子実にナイフで傷をつけた「傷つけ区」では6.4、10.1ppmのDONが検出された。また、調査圃場の外周で採材した、鹿による食害を受けた雌穂のDON濃度は4.5、6.5ppmであった。

これらの結果より、雌穂の先端露出が DON 汚染要因の一つとなること、露出した雌穂に物理的な損傷が加わることにより、DON 汚染リスクが高まることが示唆された。Suttonら^[26]は、鳥によって傷を受けた子実にとウモロコシ赤かび病菌が感染してゼアラレノン蓄積が見られたことを報告している。また、Warfieldら^[29]は、苞葉が裂けることにより天然のバリアが失われ、*Fusarium ear rot* の発生が増加することを報告している。本調査結果は、これらの既往の報告を裏付けるものであった。

3) 赤かび病感受性の品種間差異

赤かび病の発生とかび毒蓄積レベルを決める最も重要

な要因の一つがトウモロコシ品種の遺伝的な抵抗性であると考えられる。*Gibberella ear rot*^[21]および *Fusarium ear rot*^[2]、両者ともに品種により赤かび病抵抗性は顕著に異なることが報告されている。我々の調査でも、複数の品種が栽培されている複数の圃場において、特定の品種のみで赤かび病罹病雌穂が見つかり、赤かび病感受性に品種間差が存在することが示された^[10]。罹病雌穂からは極めて高濃度の DON が検出されることから、雌穂での赤かび病の発生が、トウモロコシサイレージの高濃度 DON 汚染要因となることが伺われた。国内では、これまで、トウモロコシの赤かび病自体が問題として認識されていなかったため、抵抗性検定は行われていない。しかしながら、トウモロコシサイレージから高濃度で DON が検出され、稀に10ppm を上回る高濃度汚染が発生している汚染実態を考慮すると、今後、赤かび病に対する抵抗性検定を実施して、感受性の品種を排除して抵抗性の品種を選定して流通させていく必要があると考えられる。現在、道総研畜産試験場では、カナダで利用されている赤かび病抵抗性検定法^[20]の道内栽培品種への適用性を検討している。早急に手法を確立して、抵抗性品種の選定に利用されることを目指している。

6. DON 汚染の低減対策

かび毒に汚染された飼料からかび毒を分解・除去することは困難であるため、圃場での生育過程および飼料調製の段階で、赤かび病の発生と DON 産生を防止することが重要である。

圃場での赤かび病の発生を防ぐには、薬剤防除が有効であると考えられるが、3 m を超える長大作物であるトウモロコシに対する薬剤の散布は機械的にも難しく、現時点でトウモロコシの赤かび病防除に適した登録薬剤はない。このため、耕種的な防除対策が重要となってくる。

1) 品種による対応：前述したとおり、赤かび病に対する感受性は品種により異なるため、抵抗性品種の利用が有効な DON 汚染防止対策となる。早急に検定法を開発して、感受性品種を排除して抵抗性品種を流通させる必要がある。また、倒伏は DON 汚染リスクを増大させるため^[8]、耐倒伏品種を選定することも重要である。

2) 獣害防止：鹿等により食害をうけた雌穂からは高濃度の DON が検出される場合がある。電気牧柵を設置して野生動物の侵入を防ぐことが重要である。また、食害を受けた被害部は廃棄すべきである。

3) その他：不耕起や簡易耕栽培では感染源となる罹

病残渣が圃場表面に残るため、赤かび病の発生や DON 汚染への影響が懸念されるが、その程度はわかっていない。

飼料調製過程では、嫌気条件下では赤かび病菌は速やかに死滅するため DON が増加することはないが、空気が存在する条件下では DON 濃度が急激に高まる危険性がある。十分な踏圧と密封等のサイレージ調製の基本事項の励行が、DON 汚染防止の観点からも重要である。

おわりに

赤かび病菌は圃場の常在菌であり、現状では有効な低減策は少ない。このため、当面の対処法としては、開花期に雨が多かった年は、収穫前に圃場内の雌穂を観察し、罹病雌穂が散見される場合は家畜に給与する前にサイレージ中の DON 濃度を測定して対策を検討することが重要と考える。今後は、抵抗性検定法の開発と抵抗性品種の育成と同時に、現場で利用可能なかび毒のスクリーニング技術などの研究もあわせて進めていく必要があると思われる。

引用文献

- [1] 青木孝之、飯田元子、佐藤豊三：農業生物資源ジェンバンクに保存されている日本産 *Fusarium graminearum-complex* 菌株の再同定、日植病報告、71, 226 (2005)
- [2] Clements MJ, Kleinschmidt CE, Maragos CM, Pataky JK, White DG: Evaluation of inoculation techniques for *Fusarium ear rot* and fumonisin contamination of corn, *Plant Disease*, 87, 147-153 (2003)
- [3] 出口健三郎、古川研治、柴田浩之：十勝管内で生産されたサイレージにおけるマイコトキシン汚染の実態調査およびエライザキットの有効性、北草研報、39、49 (2005)
- [4] 出口健三郎、古川研治、湊啓子：飼料用トウモロコシの生育時における *F. graminearum* の感染時期およびデオキシニバレノール濃度の推移、北草研報、41、64 (2007)
- [5] Farrar JJ and Davis RM: Relationships Among Ear Morphology, Western Flower Thrips, and *Fusarium Ear Rot* of Corn, *Phytopathology*, 81, 661-666 (1991)
- [6] 平岡久明：飼料中のマイコトキシン汚染状況、臨床獣医、25(6)、10-17 (2007)

- [7] Ichinoe M, Kurata H, Sugiura Y, Ueno Y: Chemotaxonomy of *Gibberella zeae* with Special Reference to Production of Trichothecenes and Zearalenone. *Appl Environ Microbiol*, 46, 1364-1369 (1983)
- [8] 飯田憲司、出口健三郎、湊啓子：飼料用トウモロコシの倒伏処理がデオキシニバレノール濃度に及ぼす影響、北草研報、41、65 (2007)
- [9] 飯田憲司、出口健三郎、湊啓子：飼料用トウモロコシの生育およびサイレージ調製過程における *Fusarium graminearum* とデオキシニバレノールの動態、日草誌53 (別)、162-163 (2007)
- [10] 飯田憲司、湊啓子、出口健三郎、田嶋規江、志鎌広勝、山川政明：根鉤地域で調製されたトウモロコシサイレージの高濃度デオキシニバレノール汚染に関する要因解析、日草誌、56 (別)、78 (2010)
- [11] 飯田憲司、湊啓子、山川政明：雌穂の先端露出および損傷が飼料用トウモロコシのデオキシニバレノール汚染に及ぼす影響、日草誌、57 (別)、96 (2011)
- [12] 湊啓子、出口健三郎：飼料用トウモロコシ子実のかび汚染と分離 *F. graminearum* のデオキシニバレノール産生能、北草研報、40、52 (2006)
- [13] 湊啓子：トウモロコシ赤かび病の最近の発生状況とサイレージのかび毒汚染、植物防疫、63(9)、21-24 (2009)
- [14] 湊啓子、飯田憲司、山川政明：飼料用トウモロコシのデオキシニバレノール汚染と *Fusarium graminearum* 種複合体の孢子飛散数及び気象の関係、日草誌、57 (別)、95 (2011)
- [15] 宮坂篤、小泉信三、今関美菜子、安田伸子、今崎伊織、川上顕：東日本のムギ類赤かび病罹病雌穂から分離された病原菌の菌種と分離菌株のかび毒産生性、中央農研研報、11、191-199 (2008)
- [16] 宮崎茂：飼料を汚染するマイコトキシンとその中毒について、家畜診療、50(3)、175-188 (2003)
- [17] 中島隆、吉田めぐみ：西日本におけるムギ類赤かび病菌 *Fusarium graminearum* 種複合体のかび毒産生能と病原性、日植病報、73、106-111 (2007)
- [18] 岡部郁子、三木一嘉、菅原幸哉、月星隆雄：飼料用トウモロコシより分離された *Fusarium* 属菌のフモニシン産生能、日草誌、54 (別)、382-383 (2008)
- [19] 岡部郁子、菅原幸哉、月星隆雄：赤かび病罹病トウモロコシより分離した *Fusarium verticillioides* (病原追加)、日植病報、74(1)、35 (2008)
- [20] 岡部郁子：飼料用トウモロコシの赤かび病の病原菌および産生かび毒について、植物防疫、64(5)、287-290 (2010)
- [21] Reid LM and Hamilton RI: Screening maize for resistance to *Gibberella ear rot*. Agriculture and Agri-Food Canada, Technical Bulletin, 1996-5E (1996)
- [22] 白石佳代、相馬潤、角野昌大、青木孝之：北海道中央地域産 *F. graminearum* (種複合体) の毒素タイプと分子系統種の同定、北日本病虫研報、56、24-26 (2005)
- [23] Sobek EA, Munkvold GP: European Corn Borer (*Lepidoptera*: Pyralidae) Larvae as Vectors of *Fusarium moniliforme*, Causing Kernel Rot and Symptomless Infection of Maize Kernels, *Journal of Economic Entomology*, 92(3), 503-509 (1999)
- [24] 須賀晴久：ムギ類赤かび病菌における近年の研究動向、日植病報、72、121-134 (2006)
- [25] Suga H, Karugia GW, Ward T, Gale LR, Tomimura K, Nakajima T, Miyasaka A, Koizumi S, Kageyama K, Hyakumachi M: Molecular Characterization of the *Fusarium graminearum* Species Complex in Japan, *The American Phytopathological Society*, 98(2), 159-166 (2008)
- [26] Sutton JC, Baliko W, Liu H: Fungal colonization and zearalenone accumulation in maize ears injured by birds, *Canadian Journal of Plant Science*, 60 (2), 453-461 (1980)
- [27] Sutton, J.C: Epidemiology of wheat head blight and maize ear rot caused by *Fusarium graminearum*, *Canadian Journal of Plant Pathology*, 4, 195-209 (1982)
- [28] 上田晃久、西本浩之、加藤順久、平野哲司、深谷雅博：東海地方に分布するムギ類赤かび病菌の菌種及びマイコトキシン産生型、愛知県農業総合研究報告、39、17-23 (2007)
- [29] Warfield CY and Davis RM: Importance of the husk covering on the susceptibility of corn hybrids to *Fusarium ear rot*, *Plant Disease*, 80 (2), 208-210 (1996)