

植調

JAPR Journal

第50巻

第7号

「センチピードグラス」による樹園地草生栽培 小松 正孝

イネのファイトアレキシン生合成とその制御 豊増 知伸・岡田 憲典

C4植物のきた道 吉村 泰幸



公益財団法人日本植物調節剤研究協会
JAPAN ASSOCIATION FOR ADVANCEMENT OF PHYTO-REGULATORS (JAPR)

明日の「農」を
支える力でありたい。

三井化学アグロの除草剤

アールタイプ®

1キロ粒剤・ジャンボ・フロアブル

シュオイデン®

1キロ粒剤・ジャンボ・フロアブル

アルファプロ®

1キロ粒剤75/51・ジャンボH/L
フロアブルH/L

クサトリ-BSX®

1キロ粒剤75/51・ジャンボH/L
フロアブルH/L

キクンジャ〜Z®

1キロ粒剤・ジャンボ・フロアブル

イネキング®

1キロ粒剤・ジャンボ・フロアブル

オシオキMX®

1キロ粒剤

フォローアップ®

1キロ粒剤

サンバード®

1キロ粒剤30

草枯らしMIC®

●使用前にはラベルをよく読んでください。●ラベルの記載以外には使用しないでください。●本剤は小児の手の届く所には置かないでください。



三井化学アグロ株式会社

東京都中央区日本橋1-19-1 日本橋ダイヤビルディング
ホームページ <http://www.mitsui-agro.com/>



リベレーター®

「宣言」
麦づくりを
もっと先へ。

1年生の広葉雑草から、ジニトロアニリン系やスルホニルウレア系の
抵抗性イネ科雑草まで、幅広い殺草力と散布適期で、
麦づくりに新たな余裕と可能性を拓く
次世代の麦用除草剤リベレーターで雑草問題から解放し、
高品質な麦づくりをサポートします。

新登場 麦用除草剤



リベレーター G



リベレーター フロアブル

お客様相談室：☎0120-575-078

9:00~12:00、13:00~17:00 土・日・祝日を除く

●使用前にはラベルをよく読んで下さい。●ラベルの記載以外には使用しないで下さい。
●本剤は小児の手の届く所には置かないで下さい。

バイエルクロップサイエンス株式会社
www.bayercropscience.co.jp



これからの「農薬研究」の方向性

公益財団法人日本植物調節剤研究協会 理事
クミアイ化学工業株式会社 代表取締役社長

小池 好智

私が社会人としての人生をスタートした昭和53年4月、最初に配属されたのは製剤研究を担う化学研究所（現在の製剤技術研究所）でした。当時は一般粉剤からDL粉剤への切り替えが進んでいた時期であり、新規な製剤技術として配属直後から各種DL粉剤の処方検討やサンプル製造を行い、それらの圃場散布試験結果を受けて、さらに吐出性処方改良検討等を何度も何度も繰り返し、処方を最適化していく仕事に明け暮れました。散布試験においては、明らかにドリフトの少ないDL粉剤のメリットを目の当たりにしました。40年以上前から「環境負荷の低減」が製剤研究に求められていましたが、それを具現化する研究を行えたことは私にとって大変大きな経験となっています。

農薬は、農作業時間（特に除草作業）を劇的に短縮し、病害虫や雑草による被害を最小限に抑え、高品質で安全な農作物を安定的に生産することを可能にしました。近年の日本農業においては、農業従事者の減少や高齢化に伴い、農薬散布作業の負担を軽減して短時間に行うことが求められています。今求められている製剤研究の方向性は「省力化」です。

このように、農薬、特に製剤技術と施用法においては、「安全性」、「環境負荷の低減」そして「省力化」という3つのテーマを達成する方向に、変遷してきました。農薬は安全性の向上は言うまでもなく、例えば水田用の農薬の例では、粉剤からDL粉剤へ、更に粒剤、フロアブル剤、ジャンボ剤へと環境負荷低減や省力化を達成する方向へ変遷してきており、箱粒剤も然りです。また、高活性化による投下薬量の低減や生物農薬が世界的に拡大しているのも、これらのテーマに沿ったものと言えると思います。

一方で、水田粒剤では3kgから1kg、500g、250gへと10アール当たりの散布量がより低減されるとともに、畦畔から投込

むジャンボ剤や豆つぶ剤、無人ヘリコプターでの散布が広まり、これからはドローンの利用が当たり前になる時代が来るかもしれません。今しばらくは、前述の3つのテーマを主体として製剤研究が進められると思いますが、次にはどんなテーマに沿った新たな技術が生まれることになるのか、とても楽しみです。

ところで、私は好きな言葉として「温故知新」を心に留めています。私自身、研究者として社会人のスタートを切りましたが、その後研究開発部門、営業部門の本社勤務、研究所の所長を経て、管理部門を担当した後、現在に至っています。現在は研究開発本部長という立場もあり農薬研究は常に身近に存在しています。

農薬の研究開発においては、創製研究（合成、スクリーニング評価等）から、実用性研究、安全性研究、環境科学研究、製剤研究、プロセス研究など、非常に多くの取り組みが必要です。私自身はこのうちの製剤研究を中心に携わりましたが、研究とはまさに「温故知新」の連続であると感じています。故きを温ねて新しきを知る、さらに新しきを創る「温故創新」となれば最高です。

本誌の読者の多くの方々は、何らかの形で農薬に関わっておられる方だと思います。農薬は過去の歴史もあり、「農薬イコール悪者」という悪いイメージを払拭できていません。その要因の一つは、誤った情報がもととなり、安全なものが必ずしも安全と受け止められないことにあると思います。これからの農薬研究の大きなテーマの一つは、一般の皆さんに、農産物の生産には農薬が必要不可欠で、安全・安心なものであることを正しく理解して頂くことです。決してたやすいことではないと思いますが、業界全体で取組んでいかねばならない重要な「農薬研究」のテーマであると考えています。

「センチピードグラス」による樹園地草生栽培

長野県果樹試験場
環境部

小松 正孝

はじめに

通常の農地において、目的作物以外の植物、即ち雑草は、駆除の対象ではない。目的作物の養分や水分を横取りし、その生育を阻害するからである。従って、雑草を放置すれば、目的作物の生育量が不足し、収量や品質は著しく低下する。減収等を回避するため、雑草の防除は必須の作業である。

一方、ゴルフ場かと錯覚するような、よく管理された草生の樹園地を、目にすることがある。目的作物（果樹栽培では、リンゴ、モモ、ナシ、ブドウなど）以外の植物（草）の効果を総合的に捉え、むしろメリットが大きいのと考えて、管理の行き届いた草生として積極的に導入している。これは、樹園地での肥培管理上の大きな特徴と言える。

ここでは、そのメリットに簡単に触れ、草生栽培導入の効果を交え、樹園地草生としての適性が確認された「センチピードグラス」の特性や効果について紹介したい。

1. 雑草であって雑草でない？

冒頭では、雑草を「目的作物以外の植物」と定義した。これに従えば、樹園地に意図的に生育させる、果樹以外の植物、つまり「草」は、もはや雑草とは呼べない。樹園地に生育させる、「草」は、以下、全て「草生」と呼ぶ。

草生は、その種類や品種（以下、草種）を特定する場合もあれば、特定し

ない場合もある。草種を特定する場合は、たいてい牧草を用いるので、牧草草生などと呼ぶ。牧草は生育量が多く、また、基本的に同じ草種を全園に用いるので、草種を特定しない草生と比較して、樹園地内の草量の差が少ない。一方、草種による草量の差が大きいと、刈草の投入量が場所によって異なり、地力ムラを招くことが考えられる。従って、樹園地の草生としては、圃場内の生育場所による草量の差が少ない牧草を用いるのが好ましい。

また、草種を特定しない草生の場合には、雑草草生と呼ぶ。“雑草”草生と言えど、意図的に生育させているので、

駆除の対象とはならない。

以下、本稿では「雑草」を、草種にこだわらない、という意味で用いる。

2. 草生の効果

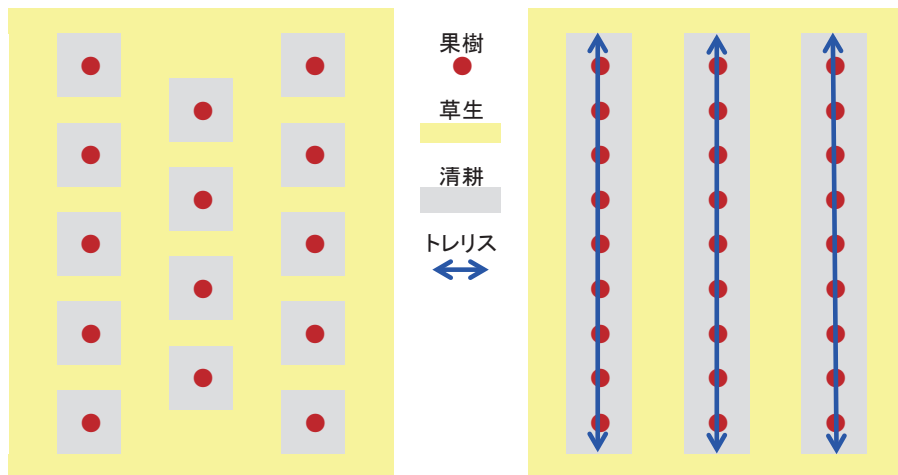
樹園地の地表面管理の種類を図-1に、その長所・短所を取りまとめて、表-1に示す。短所はあるが、長所の効果が遙かに優るため、樹園地の地表面管理法として、一般的には草生法が勧められている。また、草生栽培の長所を積極的に引き出し、短所を矯めるように工夫できると、さらによろしい。そのためには、樹幹周囲は清耕として



図-1 樹園地の地表面管理の種類
1. 全面清耕, 2. 全面雑草草生, 3. 部分雑草草生, 4. 全面わらマルチ

表-1 樹園地の地表面管理法の種類と特徴

管理法	方法・素材	養水分の競合	土壌水分消費量	有機物補給必要性	団粒	土壌浸食	土壌の肥沃度	凍霜害	養分の溶脱	草刈り	除草
清耕法	全面清耕	なし	少	大	崩壊	助長	低下	軽減	多	不要	要
草生法	全面草生	大	多	小(刈草)	形成	ほぼ抑制	維持	助長	少	要	不要
	部分草生	小	やや多	小(刈草)	形成	ほぼ抑制	維持	やや助長	やや少	要	要
マルチ法	有機物	なし	少	無～小	形成	軽減	施用量による	助長	少	不要	要
	樹脂フィルム	なし	少	大	崩壊	軽減	低下	助長	少	不要	不要



リンゴ（普通樹）での部分草生法の例
（列間と樹間距離が6m程度）

リンゴ（わい化樹）での部分草生法の例
（列間距離4m、樹間距離2m程度）

図-2 部分草生法の実施例

養水分の競合を避け、樹幹から一定の距離を取って草生栽培とする、図-2のような部分草生法がよい。牧草を用いれば、草種がそろるので、地力ムラになりにくいことは既に述べた。だから、牧草と組合せた「部分牧草草生法」が、最も理想的とされる。

3. 部分牧草草生法の実際

いいことづくめのような部分牧草草生法だが、牧草以外の草種も当然侵入

し繁茂する。この場合は、園主が繁茂を望まないで、駆除の対象となる。従って、牧草以外の草種は退治したいのだが、これが実に難しい。他の草種の繁茂と引き替えに、やがて牧草が少なくなり、図-3のように自然と「部分雑草草生」に転じていく。だから、部分牧草草生を維持するには、数年おきに更新作業が必要となる。つまり、現在の草生を全て退治し、牧草を播種して、改めて部分牧草草生栽培をスタートさせる。表-2に示すこの作業

表-2 牧草草生の導入法

1. 土壌改良資材の施用
土壌診断を実施し、必要な土壌改良資材を施用する。
2. 耕起・整地
除草剤を散布して、播種 10 日前頃から耕起を繰り返し、雑草を枯らす。果樹の根を切らないよう、列間に限定し浅く耕起する。この時、宿根性の多年生雑草は、根までいねいに回収する。
3. 整地
地表面を平らにする。均平な鎮圧が期待でき、また、果樹栽培の作業性が格段に向上する。
4. 播種
播種ブロックごとに面積を把握し、播種量が $2 \sim 5 \text{ g/m}^2$ となるよう、種子を秤量して、各ブロックに均一に播種する。播種時期は、種子の吸水を促し、出芽率が高まるため、適量の降水の直後が最も良い。特に灌水施設のないほ場では、播種のタイミングに留意する。
5. 覆土・鎮圧
竹箒やレーキなどで地表面を優しくなぞる程度の覆土とする。種子が小さい場合は、覆土しなくても良い。鎮圧は、重めのローラーを用いるのが良いが、トラクター・スปีドスプレーヤー・草刈り機などのタイヤでまんべんなく踏んでも良い。
6. 灌水
灌水施設がある場合は、ある程度生育するまで、適宜灌水すると良い。
7. 初期の草刈り
地表面が裸地となり、日当たりが良く、雑草の生育も旺盛となるので、特に生育初期には、草刈りの頻度を高める。宿根性の多年生雑草があれば、根までいねいに回収する。

長野県果樹指導指針による（一部加除）。

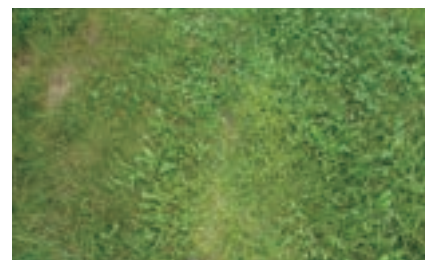


図-3 雑草草生の様子

は、やはり面倒なものである。牧草草生がそのまま維持できると、大変具合が良い。

4. 「センチピードグラス」の草生は…

(1) 「センチピードグラス」とは…

センチピードグラスの和名は「ムカデシバ」。東南アジア原産のイネ科ムカデシバ属の多年生草種である。ほふく茎を伸長させて緻密な草生を形成し、他の草種の侵入をなかなか許さない、きれいな草生を形成する（図-4）。暖地型牧草に分類され、冬期間は葉が枯死し、春に再生する。初期の成長速度はやや遅い。また、アレロパシー（他感作用）があるとされ、他の草種の生育を阻害する物質を根から分泌するという報告がある。

この特性を応用し、水田畦畔や法面の、“草のを抑えるための草”として、普及技術として取り上げている県がある。長野県では、平成 10 年に南信農業試験場で、水田畦畔の“草を抑えるための草”として普及に移した。



図-4

では、樹園地の草生栽培の草種として、どのような生育特性を持つのか、また、他の草種の侵入を阻止する効果がどれだけ長続きするのか。

(2) 乾物生産量

乾物生産量が多い（よく繁茂する）のは、刈り取り頻度が高くなることから、省力化の面では問題だが、他の草種の侵入を阻止する効果が高まると考えられる。また、有機物を刈草として大量に得られるメリットもある。だから、乾物生産量の多いことは好ましいことと考えられる。

「センチピードグラス」の地上部乾物生産量は、長野県で既に普及に移した樹園地の牧草草生栽培に適した草種（以下、長野県普及草種）と概ね同等か、多かった（図-5）。観察する限りでは、他の草種の侵入もよく抑制しており、多くの草種の侵入を容易に許す今までの牧草草種と、かなり違う。

(3) 地上部窒素吸収量

樹園地から地下水中に溶脱する窒素は、極力少なくするのが良い。樹園地では、このために草生が大きな役割を果たすことが期待されている。樹園地が環境に与える負荷の軽減効果を、長野県普及草種を用い、草刈機に刈り取られる地上部に含有される窒素の量から推測した（図-6）。

地上部の累積窒素含有量が最も多かったのは、「レッドトップ」だったが、「センチピードグラス」もこれにほぼ匹敵したことから、窒素の溶脱軽減効

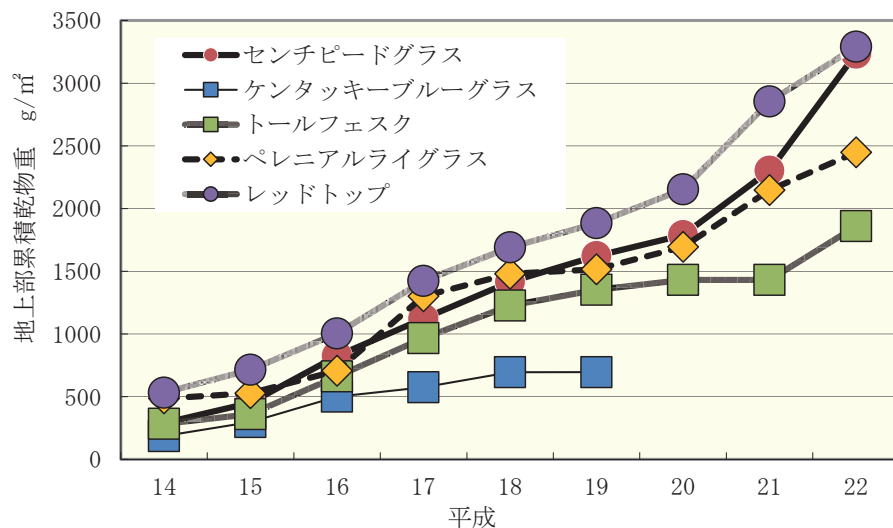


図-5 草種別の地上部乾物重の推移（長野果樹試）
（乗用草刈機で刈り取られる、地上から概ね 5cm 以上の高さの草生の乾燥重量）

果樹試験場内ほ場、礫質褐色低地土、4㎡/区、2 連

区の境界に深さ 10cm まで遮根シートを設置した 2×2m の区画を設けた。

播種 センチピードグラス：平成 14 年 5 月 (20g/㎡)

その他の牧草：平成 13 年 9 月 (4～5g/㎡)

更新 平成 16 年 9 月 ケンタッキーブルーグラス、ペレニアルライグラスを更新

平成 22 年 9 月 センチピードグラス以外の草種

ただし、レッドトップは、モグラの侵入によりほ場が荒れたため、雑草は極力除いたが、量が多すぎて除去できない場合は欠測とした。クローバーは適宜除草した。

灌水は、場内リンゴ園地の灌水に合わせて適宜実施した。

地上部草高 10～15cm 程度を目安として地上部を刈り取り、窒素濃度・含有量を求めた。

試験期間中は、9 月肥：窒素 2kg/10a（尿素）、11 月肥：窒素 8kg/10a、リン酸 3kg/10a、加里 4kg/10a（何れも B B 果樹 1 号）を、均一に施用した。

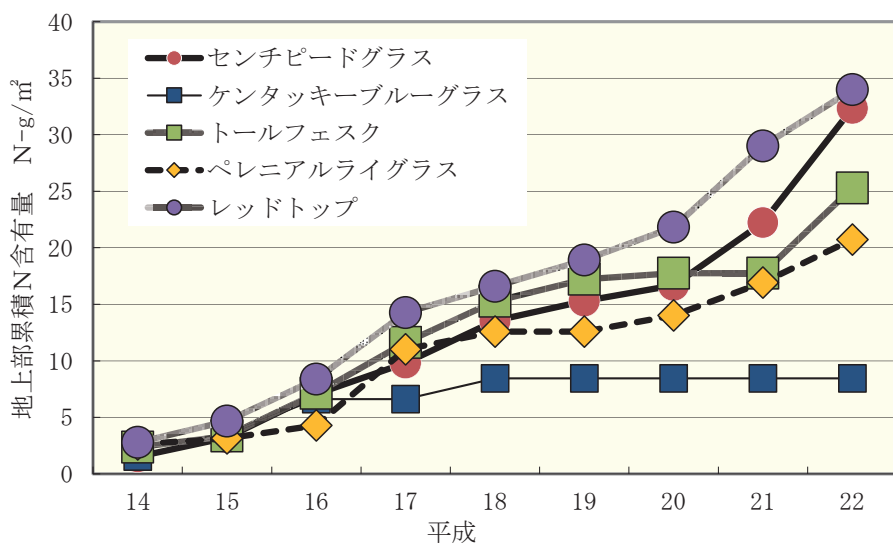


図-6 草生地上部累積窒素含有量（長野果樹試）
耕種概要等は、図-5 に準ずる。

果に優れていることが明らかで、好ましい特性と考えられた。

(4) 環境負荷軽減効果

「センチピードグラス」の繁茂す

る草生で、50cm および 100cm の深さから土壌溶液を回収し、この中の硝酸態窒素濃度を測定した（図-7）。深さ 50cm ではほぼ 0mg-N/L、深さ 100cm でも 1mg-N/L 程度であり、雑

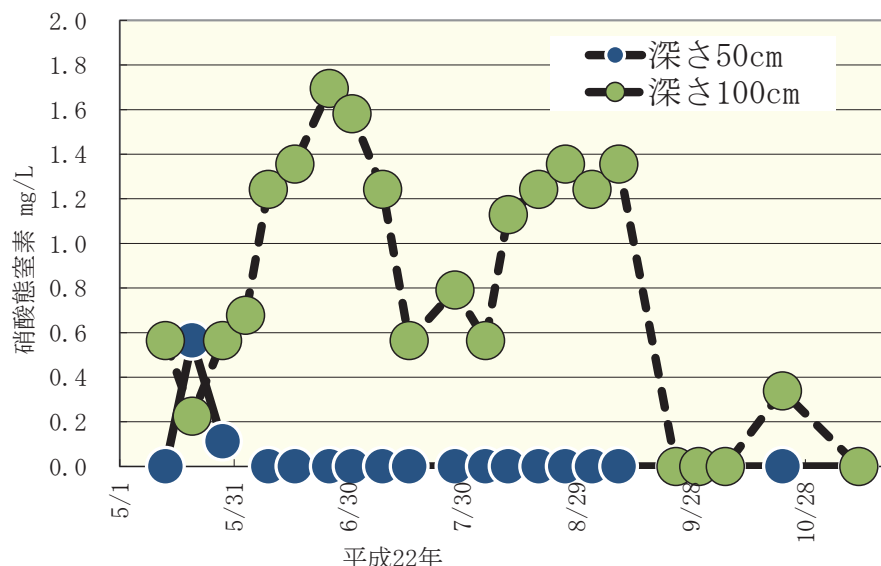


図-7 センチピードグラス草生における深さ別の土壌溶液中硝酸態窒素濃度（長野果樹試）
窒素施肥量は、図-5 脚注の通り。

草草生での測定例（深さ 50cm で 0～30mg-N/L，深さ 100cm で 10～80mg-N/L，平成 20～21 年，長野果樹試）よりはるかに低濃度で推移した。このことと，地上部窒素吸収量が多いことから，環境負荷軽減のための，好ましい特性を持つものと考えられた。

(5) 耐寒性

暖地型牧草なので，高標高に位置する長野県の樹園地で越冬できるのか，やや不安があった。南佐久郡佐久穂町の現地ほ場（標高 870m）にて，耐寒性の試験を兼ね，「センチピードグラス」のうち，耐寒性の強い品種を導入し，生育の経過を観察した。2～3 年後には，緻密な草生が形成された。園主は種子を購入し，全園に導入を図るといふ。種子メーカーによれば，この品種は北海道でも越冬できるようである。少なくとも，長野県内のリンゴ栽培地域では，耐寒性の強い品種を用いれば，実用上の問題は無いものと考えられた。

5. 導入のコツ

「センチピードグラス」は，生育がややおとなしいと述べた。秋播種では，十分な生育量が確保できず，越冬中に枯死する危険性があるので，生育期間を長く確保できる春播種が良い。1 年目は，雑草も賑やかに生育する中で，ひっそりと冬を迎える。越冬すれば，翌春からほふく茎を伸ばし，地表面を覆って，雑草の生育を抑制する。しっかりした草生ができるのは，3 年が経過した頃で，4 年目以降は緻密な素晴らしい草生ができあがる。この間，気長に待てるかが，実は，導入に当たって一番難しい問題かも知れない。

除草剤には敏感に反応し，よく効く。制御が簡単なので，勢力範囲がいつの間にか広がってしまい，手を焼くような場面は，私の経験する限り無かった。このことは，他の文献でも報告されている。

とりわけ日照を好む。従って，ブド

ウの棚下の地面などの日射量の少ない場所では，導入できない。また，「シロツメクサ」などのように，天蓋を作る草種と共存させると，日射量が不足し，負けてしまう。他の草種の繁茂を押さえる点からも，導入したら草刈りの頻度をやや高めると，きれいに維持できる。

導入のポイントは，1 年目にしっかり越冬させることと，刈り取り頻度を高め，他の草種の生育を排除し，十分な日射量を確保することの 2 点である。これらを満足させれば，牧草草生の更新作業（表-2）からは解放される。播種量は，2g/m² でよい。種子の価格は 500g 当たりおよそ 1 万円と，他の牧草草種と比べて高いのだが，一度導入すれば，草生の更新を考える必要はなくなる。「センチピードグラス」を選択するのが合理的であるように思える。

最後に

繰り返すが，樹園地の管理法は，表-1 のように何種類もあり，どれもが一長一短である。特徴を理解した上で，その樹園地に最もふさわしい管理法を導入するのが望ましい。もし草生法がベストと判断されるなら，「センチピードグラス」はお勧めの草種と言える。

イネのファイトアレキシン生合成とその制御

はじめに

ファイトアレキシンとは、植物が病原菌などの生物ストレス、あるいはUV処理などの非生物ストレスにさらされたときに、植物が生合成・蓄積する低分子の抗菌性化合物である (Ahuja *et al.* 2012)。免疫系がない植物にとっては、ファイトアレキシン生産は重要な病害抵抗機構の一つである。植物の病害抵抗性には、細胞壁の厚さや硬さなどの静的抵抗性もあるが、ファイトアレキシン生産は動的抵抗性に含まれる。ジベレリンやアブシジン酸など全ての植物に普遍的に存在する植物ホルモンとは異なり、ファ

イトアレキシンは植物種ごとに異なり、フラボノイド、アルカロイド、ジテルペノイドなど様々な低分子化合物が同定されてきている。その中でも栽培イネ (*Oryza sativa*) は、多様なジテルペノイドのファイトアレキシンを生産することが知られており、これまでにファイトカサン A～F (Koga *et al.* 1995; Koga *et al.* 1997; Yajima and Mori, 2000; Horie *et al.* 2015)、モミラクトン A, B (Cartwright *et al.* 1981)、オリザレキシン A～F (Kono *et al.* 1984; Akatsuka *et al.* 1985; Sekido *et al.* 1986; Kato *et al.* 1993; Kato *et al.* 1994)、オリザレキシン S (Tamogami *et al.* 1993)、*ent*-10-oxodepressin (Inoue *et al.* 2013) が

単離・構造決定されている (図-1)。本稿では、これらイネのファイトアレキシンの生合成に関与する酵素遺伝子、さらにそれらの遺伝子発現調節機構について紹介する。

1. イネのラブダン関連ジテルペン系ファイトアレキシン生合成遺伝子

テルペノイドの一種であるジテルペノイドは、炭素数5個のイソプレン単位から生合成されるが、イソプレン単位4個分 (正確には、スターター基質の dimethylallyl diphosphate にその異性体である isopentenyl diphosphate が連続的に3個縮合したもの)、即ち炭素数20個の鎖状基質

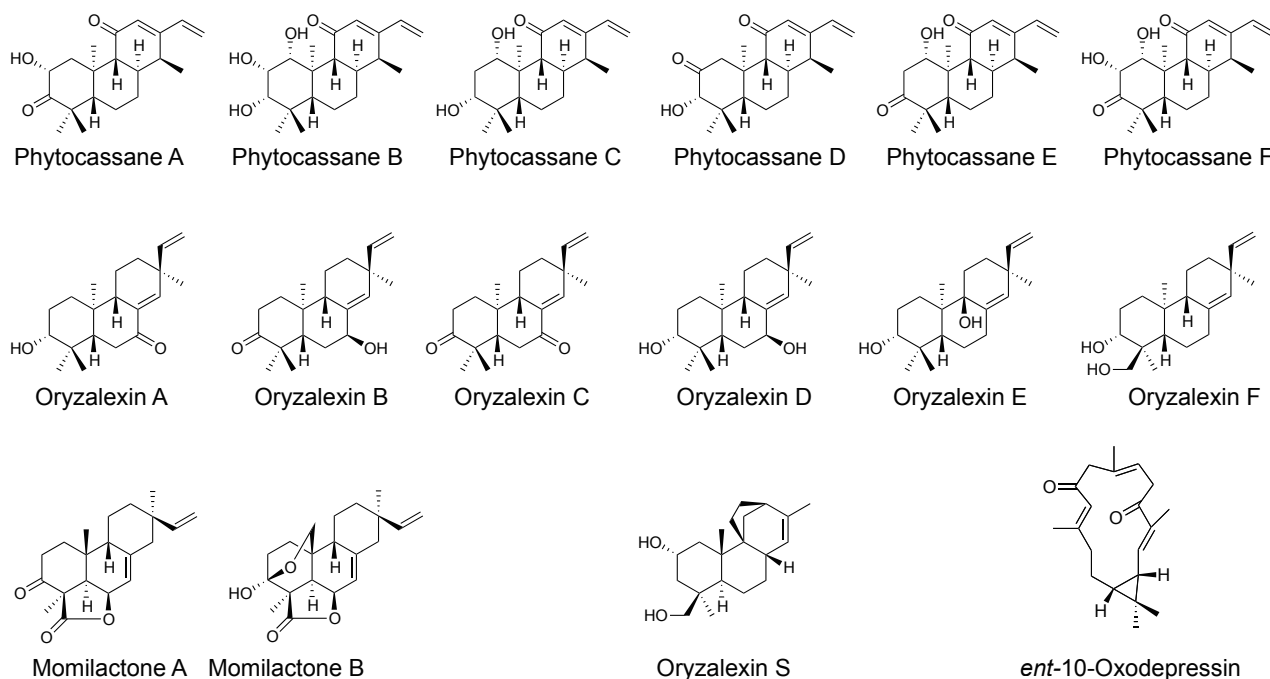


図-1 イネのジテルペン系ファイトアレキシン

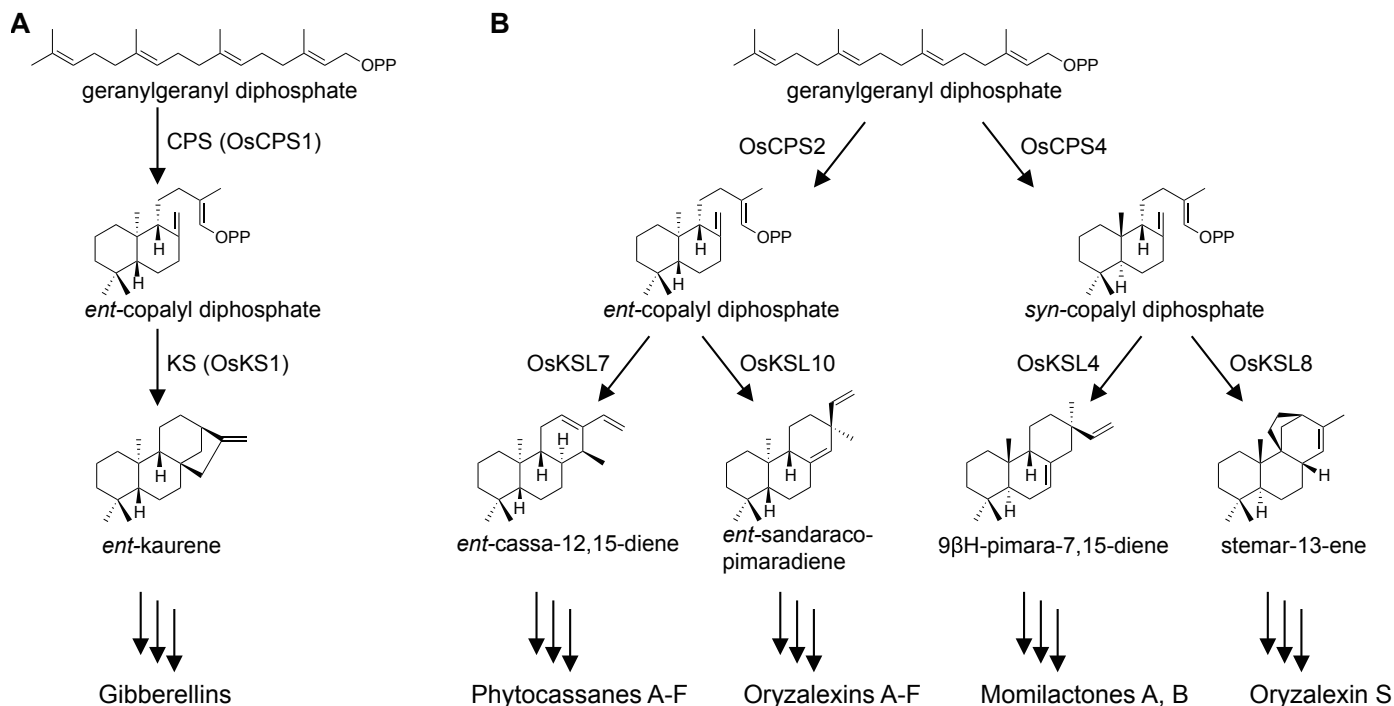


図-2 ジベレリンとイネのラブダン関連ファイトアレキシンの生成

それぞれの生成の初期段階について、関連する環化酵素とともに詳細に記した。化学修飾酵素やその他の生成中間体の詳細は割愛した。(A) ジベレリンの生成。高等植物での *ent*-copalyl diphosphate 合成酵素 (CPS) と *ent*-kaurene 合成酵素 (KS) に該当するイネの酵素は、それぞれ括弧内に示した OsCPS1 と OsKS1 である。(B) イネのラブダン関連ファイトアレキシンの生成。CPS と KSL のパラログの名前を記した。

geranylgeranyl diphosphate (GGDP) より組み立てられる (Toyomasu and Sassa 2010)。鎖状の GGDP は、ジテルペン環化酵素 (あるいはジテルペン合成酵素) とよばれる酵素によって環状化され炭素骨格が形成されるが、様々な炭素骨格構造の形成にはそれぞれ特異的な環化酵素が関わる。高等植物においてはここまでの酵素は色素体内で機能すると考えられており、N 末端には色素体移行シグナルがみられる。できあがった炭素骨格は、小胞体膜のシトクロム P450 酸化酵素による水酸化などの化学修飾を受け、様々な生理活性を有するジテルペノイドが生成される。他の高等植物と比べて、イネからは多くのジテルペン系ファイトアレキシンの単離されてきているが、それらは炭素骨格の構造の違いから、ラブダン型とマクロ環型に大別される。とはいっても、マクロ環型は最近単離された *ent*-10-oxodepressin の

みで、他のファイトカサン、モミラクソンなどは全てラブダン型である (図-1)。*ent*-10-oxodepressin の生成遺伝子はこれまで同定されていないが、ラブダン型については多くの情報が蓄積してきているので、ここではそれを詳しく述べる。ラブダン型のジテルペノイドの代表例は、植物ホルモンのジベレリンであり (Yamaguchi 2008)、その基本炭素骨格である *ent*-kaurene は GGDP から *ent*-copalyl diphosphate (*ent*-CDP) を経て 2 段階の環化反応で生成し、その 2 段階の反応は異なる 2 種のジテルペン環化酵素 *ent*-CDP 合成酵素 (CPS) と *ent*-kaurene 合成酵素 (KS) により連続的に触媒されることが知られている (図-2A)。CPS と KS はよく似たホモログであるが、特徴的な活性中心のアスパラギン酸 (D) リッチモチーフで見分けがつく (CPS は N 末端側に DxDD, KS は C 末端側に DDxxD)。

ent-CDP は、不斉炭素が 2 個あることから、自身も含めて理論上 4 種の立体異性体が考えられるが、これらを経て生成される一群がラブダン関連ジテルペノイドとよばれる。イネのラブダン関連ファイトアレキシンのにおいては、ファイトカサン A～F とオリザレキシン A～F は *ent*-CDP を経て、モミラクソン A, B とオリザレキシン S は *ent*-CDP のジアステレオマーである *syn*-CDP を経て生成される (図-2B)。これらの炭素骨格は、ジベレリン合成酵素 CPS と KS (イネの場合は OsCPS1 と OsKS1) のホモログによる GGDP の 2 段階の環化反応で生成することが示されている (OsCPS2, OsCPS4, OsKSL4, OsKSL7, OsKSL8, OsKSL10 (Peters 2006; Toyomasu 2008)) (図-2B)。ジベレリン生成遺伝子 *OsCPS1* と *OsKS1* とは異なり、これらファイトアレキシン生成ジテルペン環化酵素

遺伝子の発現は、UV 処理、キチンエリシター処理、病原菌接種後などに著しく誘導される。イネとは対照的に、モデル双子葉植物シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) では、CPS と KS 関連の遺伝子はジベレリン生合成遺伝子 *AtCPS* と *AtKS* のみである。これまでの研究で、多様な *CPS* と *KSL* ホモログは、イネに限らずコムギやトウモロコシなどイネ科植物全般に存在することが示されてきている (Harris *et al.* 2007; Wu *et al.* 2012; Zhou *et al.* 2012; Fu *et al.* 2015)。

環化酵素遺伝子の発見を引き金にして以降の化学修飾酵素遺伝子も発見されてきた。特に、ファイトカサン生合成に関与する遺伝子 *OsCPS2* と *OsKSL7* のゲノム上の近い周辺にはシトクロム P450 酸化酵素 CYP71Z6, CYP71Z7, CYP76M5, CYP76M6, CYP76M7, CYP76M8 をコードする遺伝子が集中して座乗し、同様にモミラクトン生合成関連の *OsCPS4* と *OsKSL4* の周辺には P450 の CYP99A2 と CYP99A3, 脱水素酵素の一種 *Oryza sativa* Momilactone A Synthase 1 (*OsMAS1*) と *OsMAS2* をコードする遺伝子がみられ、それぞれ 2 番染色体と 4 番染色体で遺伝子クラスターをなすことも示されている (Shimura *et al.* 2007; Okada, 2011; Miyamoto *et al.* 2016)。これら化学修飾酵素がファイトカサン、モミラクトン生合成に関与することも大腸菌体内発現組換え酵素を用いた変換実験などにより示されてきている (Kitaoka

et al. 2015)。

2. イネにおける *ent*-CDP 生合成

前述のように、イネのファイトアレキシンのファイトカサン A ~ F とオリザレキシン A ~ F の生合成は *ent*-CDP を経るが、植物ホルモンのジベレリンも同じ *ent*-CDP を経て生合成される (図-2)。ところが、試験管内で同じ機能を有する *OsCPS1* と *OsCPS2* について、前者がジベレリン生合成に、後者がファイトアレキシン生合成に関与すると記したが、その根拠は、*OsCPS1* 遺伝子が機能喪失した突然変異体ではジベレリン欠損極矮性形質を示すこと (Sakamoto *et al.* 2004)、キチンエリシター処理や UV 処理後に *OsCPS2* は著しく発現量が増加することがあげられた (Otomo *et al.* 2004)。*OsCPS1* 機能喪失突然変異体の極矮性形質には *OsCPS2* による機能重複がない原因を解明するために、それぞれの遺伝子発現部位を検討した (Toyomasu *et al.* 2015)。イネ日本晴の第 2 葉鞘をパラフィン包埋後に切片化し、レーザーマイクロダイセクションによりその切片から維管束組織、表皮組織を切り取り、残りを葉肉組織として採取し、それらを材料として定量 RT-PCR により *OsCPS1* と *OsCPS2* 転写物蓄積量を定量した。その結果、*OsCPS1* 転写物は維管束組織において、*OsCPS2* 転写物は表皮組織において主に蓄積していた。シロイ

ヌナズナのジベレリン生合成遺伝子 *AtCPS* も維管束系で発現していたことから *OsCPS1* 発現組織と良い一致を示し、外界ストレスに応答して発現誘導される *OsCPS2* が表皮組織で主に発現することも合目的であった。さらに、*OsCPS1* 機能喪失突然変異体の極矮性形質は、*OsCPS2* を *OsCPS1* のプロモーター配下で発現させることで相補され、遺伝学的にも裏付けられた。このように、イネにおいて *ent*-CDP 合成という同じ触媒能を有する酵素遺伝子、即ち、生長制御に関与する植物ホルモンのジベレリン生合成遺伝子 *OsCPS1* と病害抵抗に関与するファイトアレキシン生合成遺伝子 *OsCPS2* は、生物学的役割に応じて発現組織が異なることが示された。論文未発表ながら *OsCPS4* 転写物も *OsCPS2* と同様に表皮組織で主に蓄積していることも明らかになり、ファイトアレキシン生合成遺伝子は表皮近辺で主に発現することが示唆された。しかしながら、*OsKSL4* などその他のファイトアレキシン生合成遺伝子の発現組織も同様かどうか、さらにストレスにさらされた場合の発現組織など検討すべき課題は残されている。

3. モミラクトンの生物学的役割

イネのファイトアレキシンの一つモミラクトンは、元々はイネのモミ殻に存在する植物生長抑制物質として単離され (Kato *et al.* 1973)、その後、葉

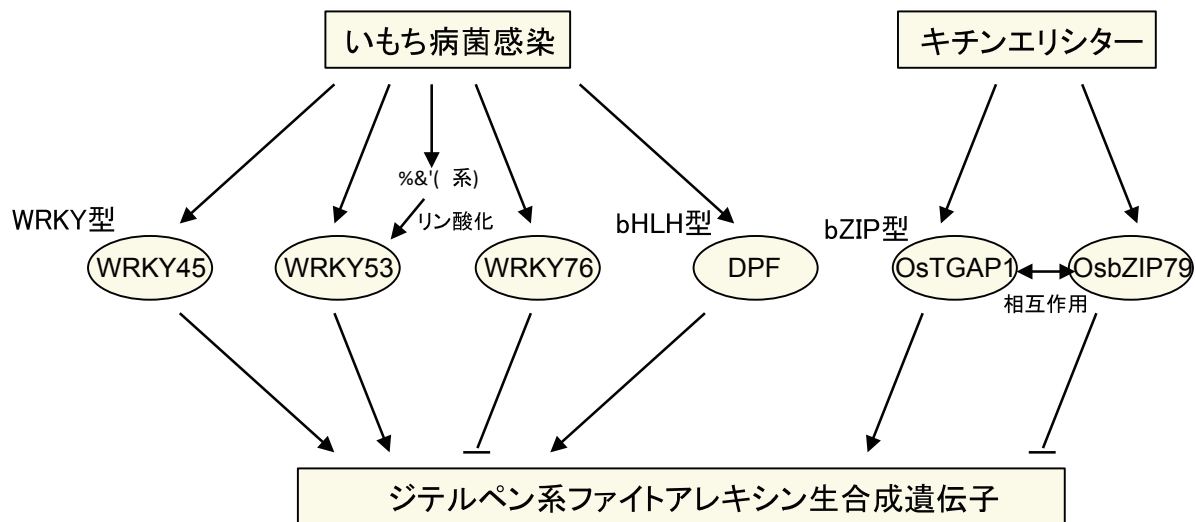


図-3 イネのファイトアレキシン生合成遺伝子発現の制御に関わる転写因子

身などで蓄積量がストレス応答的であるファイトアレキシンとして認識され、最近ではイネの根から土壤中に放出されて周辺植物の生長を抑制するアレロパシー物質として再同定された (Kato-Noguchi *et al.* 2002)。もう一種のイネの主要ファイトアレキシンであるファイトカサンもイネの根から浸出するものの、植物生長抑制活性はみられず、おそらく土壤中の病原菌に対する抵抗に関与すると考えられる (Toyomasu *et al.* 2008)。病原菌と周辺植物の両方の生物ストレスに対峙するモミラク톤はイネの生存戦略上重要な化合物といえる。例えば、モミラク톤がイネの病害抵抗に重要ということは、イネが病原菌感染されるとモミラク톤が誘導的に生産される、モミラク톤は試験管内でいもち病菌に対して抗菌活性がある、という三段論法で示唆されていたが、筆者らは生合成遺伝子を利用して逆遺伝学的手法でそのことを示すことを試みた (Toyomasu *et al.* 2014)。生合成遺伝子の中でも生合成初期の *OsCPS4* と *OsKSL4* に着目し、野外実験が可能な *Tos17* ミュータントパネルから PCR スクリーニングしたところ *OsCPS4* について第3イントロンに内在性レト

ロトランスポゾン *Tos17* が挿入されたラインを探し出すことに成功した。このラインは *Tos17* がイントロンに挿入されていたことから、残念ながらノックアウト体ではなかったが、成熟型 mRNA の蓄積量が野生型の 10～20% になったノックダウン体であった。この *OsCPS4* ノックダウン体を用いて、いもち病接種試験と水田雑草共栽培試験を行った。いもち病試験は葉身を用いた孢子懸濁液の点滴法と噴霧法で行ったが、両アッセイとも 10^5 孢子/mL 懸濁液でノックダウン体は野生型日本晴よりもいもち病に罹病した。罹病葉身におけるファイトアレキシン分析を行ったところ、*ent*-CDP 由来のファイトカサン類はノックダウン体と野生型でほぼ同レベル蓄積していたが、*OsCPS4* が生合成に関わる *syn*-CDP 由来のモミラクトン A、B とオリザレキシン S の蓄積量はノックダウン体で低下していた。以上のことはこれらファイトアレキシン生産がいもち病抵抗性に関与する可能性を示唆した。また、いもち病接種後に、そのレースのいもち病菌に抵抗性のイネ品種では、罹病性イネ品種よりも早い時間でモミラクトンやファイトカサン生産が誘導されること、さらにはモミラクト

ン投与によりイネ葉身のいもち病耐性が強まることも報告され (Hasegawa *et al.* 2010)、モミラク톤などイネのジテルペン型ファイトアレキシンはイネ病害抵抗に深く関わると考えられてきている。一方、水田雑草共栽培試験においては、モミラク톤の根からの浸出量が低下したノックダウン体の周辺では野生型よりもコナギやミゾハコベなどの雑草が多く生えていた (乾燥重、本数で評価)。また、別の研究グループは T-DNA 挿入の *OsCPS4* あるいは *OsKSL4* ノックアウトイネの根からの浸出液を含む寒天では野生型根浸出液の場合よりもレタス芽生えの生長がよいことを報告した (Xu *et al.* 2012)。以上のことからモミラク톤がアレロパシー物質として働いていることも逆遺伝学的手法で示唆された。

4. イネのファイトアレキシン生合成遺伝子の制御

イネのファイトアレキシン生合成遺伝子群の発現は、生物ストレスとなるいもち病菌などの病原菌接種やその際のエリシター成分として知られるキチンオリゴ糖処理、非生物ストレスである UV 処理、塩化銅処理、植物抵抗

性を司る植物ホルモンのジャスモン酸処理などにより著しく促進される。また、*OsCPS2* などのように表皮組織で主に発現すること、あるいは根において発現することなど遺伝子発現は組織レベル、器官レベルで制御される。それらの発現制御機構については、特にそのストレス誘導性に着目し、遺伝子発現を制御する転写制御因子の探索が進められた (図-3)。これまでに報告された代表的な転写因子としては、キチンエリシター処理時のイネ培養細胞においてファイトアレキシン生産誘導を増加させる塩基性ロイシンジッパー (bZIP) 転写因子ファミリーに属する *Oryza sativa* TGA factor for Phytoalexin production 1 (*OsTGAP1*) をはじめとして、*OsTGAP1* と相互作用する *OsbZIP79*、イネ葉身のいもち菌処理時に誘導を受ける塩基性ヘリックス-ループ-ヘリックス (bHLH) 転写因子ファミリーの Diterpenoid Phytoalexin Factor (DPF) 等が知られている (Okada *et al.* 2009; Miyamoto *et al.* 2014a; Yamamura *et al.* 2015)。その他、いもち菌感染時の病害抵抗性発現で機能する WRKY 型転写因子の中には、ファイトアレキシン生産を亢進する WRKY45 と抑制的に働く WRKY76 が報告されている (Yokotani *et al.* 2013; Akagi *et al.* 2014)。また、いもち菌感染からファイトアレキシン生産誘導につながるシグナル伝達では、MAP キナーゼカスケードの関与も示唆されており、MAP キナーゼの MPK3、MPK6 とそれらをリン酸

化する MAPK キナーゼの MKK4 からなるリン酸化カスケードがファイトアレキシン生産に重要な役割を果たすことがわかっている (Kishi-Kaboshi *et al.* 2010)。上記以外の WRKY 型転写因子で病害抵抗性に関与する分子として WRKY53 が知られており、遺伝子発現レベルではあるがファイトアレキシン生合成に対し正の影響を持つことが報告されている。WRKY53 は *in vitro* において *OsMKK4-OsMPK3* / *OsMPK6* によりリン酸化を受けることも示されていることから、いもち菌感染を引き金としてリン酸化による転写因子の活性化を介したファイトアレキシン生産誘導のシグナル伝達経路の存在を示す例となっている (Chujo *et al.* 2014)。*OsTGAP1* はイネ培養細胞におけるジテルペン系ファイトアレキシン生合成遺伝子発現のキチンエリシター誘導に主に関与すると考えられてきたが、最近の研究により主にイネの根において機能し (未発表データ)、ジテルペンの基質を与えるメチルエリスリトールリン酸経路の初発酵素遺伝子 *OsDXS3* のプロモーターに結合し発現誘導を促すことが明らかになった (Miyamoto *et al.* 2014b)。*OsTAGP1* と相互作用する *OsbZIP79* はその過剰発現がファイトアレキシン生産に抑制的に働くことから、*OsTGAP1* の活性調節を通じてファイトアレキシン生産制御を行う因子であると考えられているが、その分子メカニズムについては未だ明らかにされておらず、現在研究が進められている。DPF は病原菌

接種などの生物ストレスだけでなく、UV 処理や塩化銅処理などの非生物ストレス処理によっても植物体全体で発現が誘導されるが、特に根での恒常的な発現など、器官別発現といった広範囲の発現制御に関与することが最近報告された。*DPF* を過剰発現させた組換えイネではジテルペン系ファイトアレキシンは野生型より蓄積し、逆に *DPF* ノックダウン体では野生型より著しく低下した。このように *DPF* はイネのジテルペン系ファイトアレキシン内生量調節に重要な働きをすることが示されている。しかし *OsTGAP1* と *DPF* がどのようにしてゲノム上でクラスターを形成し存在する全てのファイトアレキシン生合成遺伝子の発現誘導を可能にしているのかについてはわかっていない。最近、*OsTGAP1* の相互作用因子として取得されたタンパク質因子の中には、ゲノムレベルでの遺伝子発現制御機構として知られるクロマチンリモデリングの関連因子も含まれることが明らかになってきた。このようにここ数年の間に数多くの転写制御因子がファイトアレキシン生産制御に関わるということがわかってきており、これらの因子を介したファイトアレキシン生合成遺伝子群のクラスターレベルの発現誘導機構の解明に向け、今後の研究の進展が期待される。

おわりに

例えばアブシジン酸では生合成酵素の一つ 9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase

が内生量調節の律速と考えられていることからわかるように、植物ホルモンの場合は内生量を増加させるためには全ての酵素を増加させる必要はないことが多い。ところが、ストレス誘導性のイネのファイトアレキシン生合成では前述のように全ての生合成遺伝子の発現が増加するので、人為的にそれらファイトアレキシン内生量を調節するにはDPFのような転写因子を操ることが大事となる。では、モミラクトンなどファイトアレキシンを高蓄積するイネを作出できれば、いもち病や水田雑草に強いイネとなるのであろうか？モミラクトンは、他の植物や病原菌など多くの生物に対して生育阻害活性を有するが、イネ自身に対してはある濃度範囲では無害であり、その耐性機構は不明である。筆者らはモミラクトン排出に関するトランスポーターが耐性機構の一つであるという可能性を考え、その遺伝子同定を目指して探索しているが未だ成功していない。非常事態に生産誘導されるファイトアレキシンを常時蓄積させることはイネにとって病害抵抗は上がるものの、生長には悪い影響があるかもしれない。一般的に、病害抵抗と生長は拮抗的な生理現象と考えられている。どのようなストレスに対しても素早く大量にファイトアレキシン生合成遺伝子を発現（ファイトアレキシン生産）誘導できるシステムの構築が期待される。そのためにはまだ解明しなければならない機構は山積みであり、我々はその頂きを目指す登山を始めたばかりである。

引用文献

- Ahuja, I. *et al.* 2012. Phytoalexins in defense against pathogens. *Trends Plant Sci.*, 17, 73-90.
- Akagi, A. *et al.* 2014. WRKY45-dependent priming of diterpenoid phytoalexin biosynthesis in rice and the role of cytokinin in triggering the reaction. *Plant Mol. Biol.*, 86, 171-183.
- Akatsuka, T. *et al.* 1985. Novel phytoalexins (oryzaalexins A, B and C) isolated from rice blast leaves infected with *Piricularia oryzae*. Part 1. isolation, characterization and biological activities of oryzaalexins. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 49, 1689-1694.
- Cartwright, D. W. *et al.* 1981. Isolation and characterization of two phytoalexins from rice as momilactones A and B. *Phytochemistry*, 20, 535-537.
- Chujo, T. *et al.* 2014. Overexpression of phosphomimic mutated OsWRKY53 leads to enhanced blast resistance in rice. *PLOS ONE*, 9, e98737.
- Fu, J. *et al.* 2015. A tandem array of *ent*-kaurene syntheses in maize with roles in gibberellin and more specialized metabolism. *Plant Physiol.*, 170, 742-751.
- Harris, L. J. *et al.* 2007. The maize An2 gene is induced by *Fusarium* attack and encodes an *ent*-copalyl diphosphate synthase. *Plant Mol. Biol.*, 59, 881-894.
- Hasegawa, M. *et al.* 2010. Phytoalexin accumulation in the interaction between rice and the blast fungus. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 23, 1000-1011.
- Horie, K. *et al.* 2015. Identification of UV-induced diterpenes including a new diterpene phytoalexin, phytocassane F, from rice leaves by complementary GC/MS and LC/MS approaches. *J. Agric. Food Chem.* 63, 4050-4059.
- Inoue, Y. *et al.* 2013. Identification of a novel casbene-type diterpene phytoalexins, *ent*-10-oxodepressin, from rice leaves. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 77, 760-765.
- Kato, H. *et al.* 1993. Oryzaalexin E, a diterpene phytoalexin from UV-irradiated rice leaves. *Phytochemistry*, 33, 79-81.
- Kato, H. *et al.* 1994. Oryzaalexin F, a diterpene phytoalexin from UV-irradiated rice leaves. *Phytochemistry*, 36, 299-301.
- Kato, T. *et al.* 1973. Momilactones, growth inhibitors from rice, *Oryza sativa* L. *Tetrahedron Lett.*, 14, 3861-3864.
- Kato-Noguchi, H. *et al.* 2002. Isolation and identification of a potent allelopathic substance in rice root exudates. *Physiol. Plant.*, 115, 401-405.
- Kishi-Kaboshi, M. 2010. A rice fungal MAMP-responsive MAPK cascade regulates metabolic flow to antimicrobial metabolite synthesis. *Plant J.*, 63, 599-612.
- Kitaoka, N. *et al.* 2015. The application of synthetic biology to elucidation of plant mono-, sesqui-, and diterpenoid metabolism. *Mol. Plant*, 8, 6-16.
- Koga, J. *et al.* 1995. Phytocassanes A, B, C and D, novel diterpene phytoalexins from rice, *Oryza sativa* L. *Tetrahedron*, 51, 7907-7918.
- Koga, J. *et al.* 1997. Functional moiety for the antifungal activity of phytocassane E, a diterpene phytoalexin from rice. *Phytochemistry*, 44, 249-253.
- Kono, Y. *et al.* 1984. Absolute configuration of oryzaalexin A and structures of its related phytoalexins isolated from rice blast leaves infected with *Piricularia oryzae*. *Agric. Biol. Chem.*, 48, 253-255.
- Miyamoto K. *et al.* 2014a. Overexpression of the bZIP transcription factor OsbZIP79 suppresses the production of diterpenoid phytoalexin in rice cells. *J. Plant Physiol.*, 173C, 19-27.
- Miyamoto K. *et al.* 2014b. Identification of

- target genes of the bZIP transcription factor OsTGAP1, whose overexpression causes elicitor-induced hyperaccumulation of diterpenoid phytoalexins in rice cell. PLOS ONE, 9, e105823.
- Miyamoto, K. *et al.* 2016. Evolutionary trajectory of phytoalexin biosynthetic gene clusters in rice. Plant J., 87, 293-304.
- Okada, A. *et al.* 2009. OsTGAP1, a bZIP transcription factor, coordinately regulates the inductive production of diterpenoid phytoalexins in rice. J. Biol. Chem., 284, 26510-26518.
- Okada, K. 2011. The biosynthesis of isoprenoids and the mechanisms regulating it in plants. Biosci. Biotechnol. Biochem., 75, 1219-1225.
- Otomo, K. *et al.*, 2004. Biological functions of ent- and syn-copalyl diphosphate synthases in rice: key enzymes for the branch point of gibberellin and phytoalexin biosynthesis. Plant J., 39, 886-893.
- Peters, R. J. 2006. Uncovering the complex metabolic network underlying diterpenoid phytoalexin biosynthesis in rice and other cereal crop plants. Phytochemistry, 67, 2307-2317.
- Sakamoto, T. *et al.* 2004. An overview of gibberellin metabolism enzyme genes and their related mutants in rice. Plant Physiol., 134, 1642-1653.
- Sekido, H. *et al.* 1986. Oryzaalexin D (3,7-dihydroxy-(+)-sandaracopimaradiene), a new phytoalexin isolated from blast infected rice leaves. J. Pestic. Sci., 11, 369-372.
- Shimura, K. *et al.* 2007. Identification of a biosynthetic gene cluster in rice for momilactones. J. Biol. Chem., 282, 34013-34018.
- Tamogami, S. *et al.* 1993. Oryzaalexin S structure: a new stemarane-type rice plant phytoalexin and its biogenesis. Tetrahedron, 49, 2025-2032.
- Toyomasu, T. 2008. Recent advances regarding diterpene cyclase genes in higher plants and fungi. Biosci. Biotechnol. Biochem. 72, 1168-1175.
- Toyomasu, T. *et al.* 2008. Diterpene phytoalexins are biosynthesized in and exuded from roots of rice seedlings. Biosci. Biotechnol. Biochem., 72, 562-567.
- Toyomasu, T. and Sassa, T. 2010. Comprehensive Natural Products II Chemistry and Biology, Vol. 1. Oxford: Elsevier, pp. 643-672.
- Toyomasu, T. *et al.* 2014. Reverse-genetic approach to verify physiological roles of rice phytoalexins: characterization of a knockdown mutant of *OsCPS4* phytoalexin biosynthetic gene in rice. Physiol. Plant. 150, 55-61.
- Toyomasu, T. *et al.* 2015. Transcripts of two *ent*-copalyl diphosphate synthase genes differentially localize in rice plants according to their distinct biological roles. J. Exp. Bot. 66, 369-376.
- Wu, Y. *et al.* 2012. Functional characterization of wheat copalyl diphosphate synthases sheds light on the early evolution of labdane-related diterpenoid metabolism in the cereals. Phytochemistry, 84, 40-46.
- Xu, M. *et al.* 2012. Genetic evidence for natural product-mediated plant-plant allelopathy in rice (*Oryza sativa*). New Phytol., 193, 570-575.
- Yajima, A. and Mori, K. 2000. Diterpenoid total synthesis. XXXII. Synthesis and absolute configuration of (-)-phytocassane D, a diterpene phytoalexin isolated from the rice plant, *Oryza sativa*. Eur. J. Org. Chem., 2000, 4079-4091.
- Yamaguchi S. 2008. Gibberellin metabolism and its regulation. Ann. Rev. Plant Biol., 59, 225-251.
- Yamamura, C. *et al.* 2015. Diterpenoid phytoalexin factor, a bHLH transcription factor, plays a central role in the biosynthesis of diterpenoid phytoalexins in rice. Plant J., 84, 1100-1113.
- Yokotani, N. *et al.* 2013. OsWRKY76 is a rice transcriptional repressor playing opposite roles in blast disease resistance and cold stress tolerance. J. Exp. Bot., 64, 5085-5097.
- Zhou, K. *et al.* 2012. Functional characterization of wheat *ent*-kaurene(-like) synthases indicates continuing evolution of labdane-related diterpenoid metabolism in the cereals. Phytochemistry, 84, 47-55.

C₄ 植物のきた道

農研機構農業環境変動研究センター
生物多様性研究領域

吉村 泰幸

光合成の始まりと C₃ 植物

植物は、太陽から放出される光エネルギーを使って、地球上の二酸化炭素と水を材料にして、炭水化物をつくる。このしくみが光合成である。我々は、この反応過程で放出される酸素を使って呼吸し、植物が光合成によって生産した炭水化物を直接あるいは間接的に摂り、過去の植物が変化した化石燃料を使って生活している。人間だけでなく、地球上のすべての生き物は、太陽エネルギーを光合成によって変換したエネルギーに依存して生きている。

地球上の最初の光合成は、約 36 億年前に出現したバクテリアによるもので、水を使わず硫化水素を使うものだったらしい。その後、比較的どこにでもある水を利用し、酸素を発生するシアノバクテリアが出現した。この微生物が繁殖し、酸素が増え、紫外線を吸収するオゾン層が形成されると、生物は海から陸上へ進出する。シアノバクテリアは、藍藻ともよばれる原核生物であるが、進化の過程で真核生物の祖先に共生し、植物が持つ葉緑体になったとされている。最初の陸上植物の化石は、約 4 億 2500 万年前の英国ウェールズで発見された 1 本あるいは枝分かれした茎のみを持つクックソニアと考えられている (Lang 1937)。それから 6500 万年間、植物の爆発的な進化と多様化が続き、トクサ類、シダ類、種子植物という三つのグループが別々に進化し (Kenrick and Crane

1997)、3 億 6000 万年前の石炭紀始めまでには、葉を持つ植物が定着した。最初の植物から行われている光合成は、C₃ 型光合成という最も基本的な光合成で、葉肉細胞の葉緑体内で行われる。外気から葉の内部に取り込まれた CO₂ は、リブロース 1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ (Rubisco) という酵素によって固定され、2 分子の 3-ホスホグリセリン酸が生成される。C₃ 型光合成の「C₃」とは、最初に作られたこの 3-ホスホグリセリン酸が三つの炭素原子を持つことに由来し、このような光合成回路を持つ植物を C₃ 植物と言う。イネ、コムギ、ダイズなどの作物、タンポポやセイタカアワダチソウなどの雑草、樹木など、陸上の植物の 9 割以上がこのタイプに分類される。

C₄ 植物の出現

Rubisco は、植物にとって最も重要な炭素固定酵素であり、光合成と光呼吸という二つの反応の触媒として働く。光合成と光呼吸のどちらが起るかは二つの反応の基質、CO₂ と O₂ の相対的な濃度と温度によって決まる。大気の CO₂ 濃度が高い時代は、Rubisco は、主に光合成による CO₂ を固定する働きを行っていたが、CO₂ 濃度が低くなると、CO₂ を放出する光呼吸の割合が大きくなり、光合成の効率が低下してしまう。このような大気の CO₂ の減少に対応するため、C₃ 型光合成の前段階に CO₂ 濃縮機構を

持った C₄ 型光合成を行う C₄ 植物が進化したと考えられている。CO₂ の濃縮を行うためには、維管束鞘細胞の外側に葉肉細胞を配置するクランツ構造 (図-1)、これら 2 種類の細胞の共同作業が必要である。まず、外気から葉内に取り込まれた CO₂ は、葉肉細胞に存在するホスホエノールピルビン酸カルボキシラーゼという酵素によって四つの炭素原子を持つ C₄ ジカルボン酸として固定される。C₄ 型光合成の「C₄」とは、これに由来する。形成された C₄ ジカルボン酸は、葉肉細胞から維管束鞘細胞に運ばれ、そこで CO₂ が放出され、これが繰り返されることによって維管束鞘細胞内の CO₂ 濃度は、C₃ 植物の葉肉細胞の CO₂ 濃度より一桁高くなる。これによって C₄ 植物は、高い光合成能力を発揮することができる。C₄ 型光合成は、系統的関連の薄い植物群に見出され、しかも、イネ科キビ属やヒユ科ハマアカザ属、トウダイグサ科トウダイ

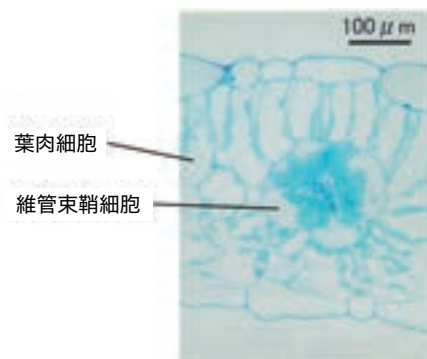


図-1 C₄ 植物 (ハゲイトウ) の葉の断面写真
維管束の周りを維管束鞘細胞が取り囲み、維管束鞘細胞は発達した葉緑体を持つ。その周りには葉肉細胞が並び、クランツ構造と呼ばれる。

表-1 C₄型光合成に関する年表

原生代		約36億年前	バクテリアによる光合成始まる
		約30億年前	CO ₂ は現在の約100倍 シアノバクテリア出現
		5億4000万年前	
古生代		4億2500万年前	最初の陸上植物（クックソニア）出現
		2億5000万年前	
中生代	三畳紀		
	ジュラ紀		CO ₂ 濃度は現在の10～100倍
	白亜紀	6600万年前	植物は、トクサ類、シダ類、種子植物に進化
顕生代	旧成紀	2500万年前～3200万年前	C ₄ 植物発生
		約2300万年前	
新生代	新成紀	1600万年前	CO ₂ 濃度低下（現在と同程度に）
		約800万年前	C ₄ 植物が亜熱帯に広がる
		約260万年前	
	第四紀	約7500年前	トウモロコシの栽培化始まる
		現在	

グサ属など同じ属に C₃ 植物と C₄ 植物が混在していること (Bjorkman ら 1971; Webster ら 1975), さらに, ハマアカザ属の C₃ 植物と C₄ 植物を交配すると, 繁殖能力のある雑種ができ, その雑種は, 葉の解剖学的形態, 酵素活性, 光合成の特徴などすべての点で両親の植物の中間的なものとなること (Bjorkman ら 1971), などから, C₄ 植物は, C₃ 植物から多能的に進化したと考えられている (Brown and Smith 1972)。

C₄ 植物が, 最初に現れた時期については諸説あるが, 化石の証拠として, 中新世 (500～700 万年前) のクランツ構造を伴う化石が発見されている (Thomasson ら 1986)。Fox ら (2003) は, 北米の大草原地帯の化石土壌から, 約 2300 万年前に C₄ 植物を示す痕跡を認めている。C₄ 植物の原始的なキビ亜科の分子時計による推定が, 最も遡るが, C₄ 植物が生まれたのは, 2500 万年から 3200 万年前であり, それでも陸上植物が約 4 億

年前に発生したことを考えれば, C₄ 植物の発生は比較的最近のことである (表-1)。

日本における C₄ 植物の分布

植物は, 光合成の材料として CO₂ を葉の表皮にある気孔を通して取り込む際に, 葉内の水分を逃がしてしまう。C₄ 植物は, CO₂ 濃縮機構のおかげで, 気孔を少し開けた状態で水分の逃げ出しを抑えたまま, 十分な CO₂ を取り込むことができる。C₄ 植物が CO₂, 1 モルを固定するときに失う水は, 400 から 600 モルで, C₃ 植物の約半分であり, この差は高温でさらに広がる。さらに, C₃ 植物のみかけの光合成速度は, 最大日射の 1/2～1/4 において飽和に達するのに対し, C₄ 植物では最大日射あるいはそれ以上にならないと飽和せず, C₃ 植物より高い光合成能力を発揮することができる。では, C₄ 型光合成は, いかなる環境においても C₃ 型光合成より有利なのだ

ろうか。実は, CO₂ を濃縮するためには, 余分に ATP が必要で, それを光エネルギーによって作り出している。すなわち, C₄ 植物は, 日陰の多い森林や, 降水量が十分な地域より, 降水量は少なくとも, 日光を十分に浴びることができる草原などにおいて, 最も光合成能力を発揮すると予想される。実際, C₄ 植物は, 暖かく乾燥した気候の地域に多く分布し, 低温あるいは湿潤になるにしたがって, すなわち緯度や高度が高くなると減少する (Sage ら 1999; Tieszen ら 1979)。

では, 日本においては, C₄ 植物は何種くらい, どのような植物種が分布しているのだろうか? このたび執筆者が公表した論文 (吉村 2015) では, 意図的に導入した牧草やトウモロコシ等の作物を含め, 全部で 419 種の C₄ 植物が国内に分布することを確認した。そのうち在来種 200 種, 外来種 219 種が確認された。在来種のうち真正双子葉植物は, ハマアカザ, イソフサギ, オカヒジキ, セリバノセ



図-2 イネ科在来種

ススキ、万葉集にも詠まれ、秋の七草としても親しまれている。



図-3 カヤツリグサ科在来種

ヌマガヤツリ、川岸や湿地に生育する。

ンダングサ、スナジタイゲキ、ミヤコジマニシキソウ、ニシキソウ、スベリヒユ、オキナワマツバボタン、ハマビシの10種のみであった。名前からわかるとおり、そのほとんどが海岸を生息地とする種であり、日当たりのよい乾燥地という典型的なC₄植物が好む環境に生息していた。単子葉植物の在来種は、190種を占め、そのうち113種がイネ科であった。万葉集でもススキ、チガヤ、ヒエなど日本在来のイネ科C₄植物を題材に詠んだ歌も多く、ススキは秋の七草にも数えられており、昔から親しまれていたようで

ある(図-2)。真正双子葉植物と同様に、カモノハシ、オニシバのように海岸に分布している種もあるが、メヒシバ、オヒシバ、エノコログサなど路傍等でよく見られる種も多かった。また、アゼガヤ、エゾノサヤヌカグサ、ジュズダマ、カリマタガヤのように湿った草地を好む種、キシウスズメノヒエ、チクゴスズメノヒエなど水面を覆うように生える種なども見られた。さらには、アシボソ、イヌアワ、チョウセンガリヤス、ササガヤなどは、林縁等、光が十分に届きにくい場所で見られる種もあった。76種を占めるカヤ

ツリグサ科でも、ビロードテンツキやイソヤマテンツキなど海岸に生える種その他、カヤツリグサ、チャガヤツリなど路傍等でみられる種、カワラスガナ、ヌマガヤツリ(図-3)、イガガヤツリ、テンツキ属の植物など、湿った場所に生育する種が多く見られ、国内に生育する単子葉植物は、C₄植物が、一般に好むとされている「日当たりのよい乾燥地」を生育地とする種ばかりではなく、多様な環境下に生育していた(表-2)。亜熱帯地域においては、C₄植物が、CO₂濃度の低下後、火事と結びついて、それまで森林だった場

表-2 様々な場所に生育する代表的なC₄植物

生育地	単子葉植物		真正双子葉植物	
	在来種	外来種	在来種	外来種
道路脇	メヒシバ、オヒシバ チカラシバ	シナダレスズメガヤ(図-5) タチスズメノヒエ	ニシキソウ	コニシキソウ(図-4) ホナガイヌビユ
畑地	メヒシバ、イヌビエ カヤツリグサ	ハマスゲ	スベリヒユ	コニシキソウ(図-4) イヌビユ
湿った草地 水田	コブナグサ ヌマガヤツリ(図-3)	キシウスズメノヒエ ショクヨウガヤツリ	—	—
空き地	トダシバ チガヤ	メルケンカルカヤ オオクサキビ	スベリヒユ	コニシキソウ(図-4) オオニシキソウ
河川敷	ススキ(図-2) オギ	セイバンモロコシ	—	—
海岸	カモノハシ オニシバ	シンクリノイガ	ハマアカザ オカヒジキ	ハリヒジキ シマニシキソウ



図-4 トウダイグサ科外来種、コニシキソウ

北アメリカ原産の一年草、全国の道端、空き地、畑地、庭など様々なところに生育する。



図-5 イネ科外来種、シナダレスズメガヤ

道路わきに生育し、我が国の生態系に被害を及ぼすおそれのある外来種としてリストアップされている。

所をサバンナや草原に変えた説が有力とされているが (ピアリング 2015)、国内に分布する C_4 光合成を行う単子葉植物の生息地を考えると、路傍、湿地、林縁、海岸など様々な環境に対応しており、日本においては、亜熱帯地域とは異なる進化が起こったのではないかと推測される。

明治以降、海外との交流が盛になると、イネ科の牧草などの栽培品種、園芸作物などが多く輸入されるようになった。また、輸入穀物に混入して国内に侵入し、帰化雑草となっている種も多い (清水ら 2001; Shimono and Konuma 2008)。現在では、国内の 419 種の C_4 植物のうち半分以上が外来種であり、真正双子葉植物においては、62 種のうち 52 種 (84%) を外来種が占めていた (吉村 2015)。このような外来の雑草種子は、穀物原料等に混入して搬送中にこぼれ落ち、道路わきなど植物の生育には適さない場所に散布されると予想される。その時、 C_4 植物のもつ乾燥に強い性質が定着に有利に働いている可能性がある。路面間隙の雑草を調査した研究 (須藤 2007) によると、住宅地域および水田地域の路面間隙に出現した主な雑草種 15 種の中で C_4 植物は 8 種を占めており、日本に分布する C_3 植物 / C_4

植物種数の割合を考慮すると、極端に大きい数字である。しかも、外来の C_4 植物には、環境省が定める「我が国の生態系に被害を及ぼすおそれのある外来種リスト」にも、シナダレスズメガヤ (図-5)、チクゴスズメノヒエ、メリケンガヤツリなど多くの C_4 植物が名前を連ねている。

おわりに

近年、地球の温暖化に伴う大規模な渇水や天候不良が世界各地で発生している中、化学肥料、農薬の低減等による環境への負荷軽減に配慮した持続的な農業が推奨されている。乾燥など環境ストレスに強く、窒素を効率よく利用する C_4 植物は、このような状況下で、注目されるべき植物資源である。現在、その高い乾物生産能力を生かし、スイッチグラス、ソルガム、ススキ、サトウキビなど、エネルギー作物として国内外で盛んに研究が行われているが、それは利用方法の一つであり、まだまだ潜在的な活用方法が眠っているはずである。確かに、外来雑草の侵入等のリスクを孕んではいるが、産業利用から得られるベネフィットを考慮し利用すれば、地球の環境を守りながら、食糧を増産する貴重なツールとな

り得るのではないだろうか。

引用文献

- Andreae, M.O. ら 2005. Andreae, M.O. et al. 2005. Strong present-day aerosol cooling implies a hot future. *Nature*, 435, 1187-1190.
- Bjorkman, O.ら 1971. Hybrids between *Atriplex* species with and without β -carboxylation photosynthesis. *Carnegie Inst. Wash. Yearbook* 69, 640-648.
- Brown, W.V. and B.N. Smith 1972. Grass evolution, the Kranz syndrome. C^{12}/C^{13} ratios, and continental drift. *Nature* 239, 345-346.
- D・ピアリング 2015.「植物が出現し、気候を変えた」西田佐和子訳、みすず書房、東京、384pp.
- Fox, D.L. and P.L. Koch 2003. Tertiary history of C_4 biomass in the Great Plains, USA. *Geology* 31, 809-812.
- Kenrick, P. and P.R. Crane 1997. The origin and early diversification of land plants: a cladistics study. *Smithsonian Series in Comparative Evolutionary Biology*, Smithsonian Institution Press, Washington.
- Lang, W.H. 1937. IV. On the plant-remains from the Downtonian of England and Wales. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. B227, 245-291.
- Sage R.F. ら 1999. The biogeography of C_4 photosynthesis: patterns and controlling factors. In Sage, R. F. and Monson, R. K. eds., *C_4 plant biology*. Academic Press, San Diego. 313-373.
- 清水矩宏ら 編著 2001. 日本帰化植物写真図

- 鑑 全国農村教育協会, 東京. 554pp.
- Shimono, Y. and A. Konuma 2008. Effects of human-mediated processes on weed species composition in internationally traded grain commodities. *Weed Res.* 48, 10-18.
- 須藤夕子 2007. 東日本における路面間隙に生育する雑草の植生学的研究. *雑草研究* 52, 72-77.
- Thomasson, J.R. ら 1986. A fossil grass (Grami-nea) from the Miocene with Kranz anatomy. *Science*, 233, 876-878.
- Tieszen, L.L. ら 1997. C_3 and C_4 production, and distributions in Great Plains grassland land cover classes. *Ecol. Appl.* 7, 59-78.
- Webster, G.L. ら 1975. Systematics of photosynthetic carbon fixation pathways in Euphorbia. *Taxon* 24, 27-33.
- 吉村泰幸 2015. 日本国内に分布する C_4 植物のフロラの再検討. *日作紀* 84, 386-407

田畑の草種

雄菜揉み, 奈毛美, 藁耳, 巻耳 (オナモミ)

キク科オナモミ属の一年生草本。草丈は1mほど。雌雄異花同株で、夏から秋に枝先に黄色い雄花を、下の葉腋に雌花をつける。秋には1～1.5cmほどの、紡錘型の棘のある果実をつける。果実の中には大小2個の種子。種子が熟れると、棘の先が曲がってひっつき虫になる。大小の種子は、片方が翌年に出芽し、もう片方は翌々年に出芽するという。

史前帰化植物とされ、漢方として利用されてきたようだが、その特異なひっつき虫をしても、万葉人などにはあまり注目されなかったようである。私の目の前を通った貴方に一目惚れしてこうして付いていくのですよ、などという歌があってもよかったのに、と思うが、オナモミは競争に弱く、目立ってはいなかったのかもしれない。後世、昭和の初めごろから、オナモミより大型のオオオナモミが、戦後になってイガオナモミやトゲオナモミが

(公財)日本植物調節剤研究協会
兵庫試験地 須藤 健一

跋扈してくることになる。

子ども達にとって、ひっつき虫として野良遊びの代表格であった。特に、好きなあの子には髪に投げつける。長い髪にからむと始末が悪い。これを外すのを手伝ってやろうというのが好きなあの子に触れるチャンスでもあった。しかし、戦後の跋扈から考えると、子どものころに投げつけていたとげとげのひっつき虫も、オオオナモミであったのかもしれない。

爾来半世紀、好きだったあの子は、今頃どうしているのだろうか。オオオナモミでも構わない。子どものころの記憶の幻影に向かって投げつけてみる・・・。

こんな句があった。

君の背の をなもみ ひとつ そのままに

(斎藤 朝比古)

のり面緑化の木本植物 コマツナギ

中日本ハイウェイ・エンジニアリング東京株式会社

鬼束 大平

Indigofera pseudotinctoria マメ科コマツナギ属

コマツナギ属は主に熱帯地方に生育する草本又は低木で、世界に 350 種程が知られている（岡本 1959）。日本のコマツナギ（*I. pseudotinctoria*）は樹高 50cm 前後の草本状の低木であり、和名の「駒繫ぎ」の由来は茎や根が駒（馬）を繋ぎ止められるほど強靱なことによると言われている。道路のり面や砂防には 250cm 以上に成長する海外産のコマツナギが使用されており、夏頃から淡紅紫色の花を見ることが出来る。海外産のコマツナギは形態が著しく異なることからトウコマツナギ（*I. bungeana*）などとして在来種と区別して扱うか否かの議論がなされている。2015 年 3 月 26 日に公表された「外来種被害防止行動計画」（環境省ら 2015）においては、「我が国の在来種と同種とされるが遺伝的形質の異なる海外の地域個体群から採取した種子が輸入され、国内産でも同様に同種であっても地域的に遺伝的形質の異なる種苗がその分布を越えた地域で利用されている。国内の自然環境中に逸出して在来個体の遺伝的攪乱が生じるという問題も指摘されており、注意が必要」（抜粋）などと述べられている。

■のり面緑化植物としての情報

コマツナギ類は木本類であり、のり面緑化植物として従来の牧草種より強い土壌緊縛力が期待できる。しかも木本類の中でも極めて発芽力が高く、痩せ地や乾燥に耐えてよく生育するため、1980 年代後半以降、さかんに緑化に使用されるようになった。当初は日本産のコマツナギが使用されていたが、その後種子の需要増に伴う供給不足や価格の高騰を受け 1990 年代より海外産コマツナギが広く流通するようになった。海外産コマツナギは早期に林冠を鬱閉し、長期にわたって他の植生の侵入を許さないことから、遷移の停滞を招くなどの弊害が報告されている。吉田・森本（2005）は、施工 8 年 11 か月後においても中国産コマツナギが高い群落の植被率で優占した状態を持続していることの要因の一つとして、コマツナギの成立期待本数を 300 本/m²など、かなり多く設定していたことを挙げている。番匠ら（2002）は、当初混播されたコマツナギの成立密度が低い箇所や、ギャップが生じている箇所においては、侵入種数が増加する傾向に



写真（上）
海外産コマツナギが優占した
道路のり面



写真（左）
海外産コマツナギの花（蝶形花）

ある、と述べており、初期の成立密度（発生期待本数）の設定が、その後の植生遷移、すなわち自然回復に影響を与えると考えられる。

■防除に関連する情報

コマツナギは海外産種子の導入により在来個体の遺伝的攪乱が生じるなどの問題は指摘されているが、痩せ地や急傾斜の切土のり面を早期に緑化し安定させるという安全、防災の面からは有用な植物である。今後、コマツナギを緑化に使用していく場合は、国産種子に限定するなど、2015 年 10 月に公表された「自然公園におけるのり面緑化指針」（環境省 2015）を参考にすると良いと考える。

一方、1990 年代に導入された海外産コマツナギの優占により、管理上の支障や遷移の停滞などが見られるのり面においては、駆除によるのり面植生の誘導管理が必要であると考える。樹木等に登録のあるグリホサート系除草剤の塗布や再萌芽した枝葉にイネ科と広葉雑草に選択性があり、マメ科植物の防除に卓効があると言われるメトスルフロンメチル水和剤やトリクロピル粉粒剤のスポット処理を行うことで、景観を維持しながらの駆除が可能と考えられる。駆除に伴うのり面の安定に対する懸念は、広く張り巡らされたコマツナギの根系や周辺からの在来種の自然侵入などにより、大面積の駆除でなければ少ないと考えられる。

参考文献

- 番匠康夫ら 2002. マメ科植物混播による木本種子吹き付けの育成経過, 日本緑化工学会誌 28(1), 165-168.
- 環境省 2015. 「自然公園におけるのり面緑化指針」.
- 環境省ら 2015. 「外来種被害防止行動計画」.
- 森本幸裕・小林達明編著 2007. 緑化・自然再生技術各論, 斜面緑化. 「最新環境緑化学」, p132-151, 朝倉書店, 東京.
- 岡本省吾 1959. 「原色日本樹木図鑑」, p113, 保育社, 東京.
- 吉田寛・森本幸裕 2005. 法面緑化における中国産コマツナギと常緑広葉樹の混播効果に関する研究. 日本緑化工学会誌 31(2), 269-277.

森の妖精

筑波大学教授
サイエンスライター

渡辺 政隆

天高く馬肥ゆる秋ということわざがあるが、肥えるのは馬ばかりではない。増え募るわが存在の重さのことはさておき、雨上がりの道端などには、雨後の竹の子ならぬ各種のキノコが、一夜にしてよきによきと出現する。巨大なものから小粒ながら群生するものまで、じつに多彩だ（図-1）。勇んで臨むキノコ狩りではなかなか見つからないものなのに、この季節の道端ではやたらに目につくから皮肉である。

大学時代、興味本位から菌類学の授業を受けたことを思い出す。そのおかげか、子実体とか木材腐朽菌といった用語だけは今でも口を突いて出る。われわれは一般にキノコと呼んでいるが、キノコとは菌類の胞子を散布するための繁殖器官であり、子実体はその正式名称なのである。キノコが生えている林床の湿った落ち葉の層をめくれば、白っぽい菌糸のネットワークが確認できることだろう。菌類の実体はそちらの方で、いわゆるキノコはかりそめの姿ということになる。ちなみにその語源は「木の子」だと言われている。朽ちかけた木に生えるものが多いからと察せられる。

キノコというと、美味か毒かという関心しか湧かないのが普通である。ところが同じキノコでも場所によっては弱毒で食用可能だったりすることもあるらしい。たとえば毒キノコ

の代名詞ともいうべきベニテングタケ。美しいバラにはとげがあり、美しいキノコには毒があると言いたくなるキノコだ。ところが長野県の菅平あたり、大河ドラマで話題の真田の里周辺では、ゆでて塩漬けにしたものを食す習慣があると聞いた（図-2）。特に、そばつゆのダシにするとおいしいのだとか（ただし、あくまでも事情に通じた地元民の話なので、軽々に真似はしない方がよい）。個人的には地元の方にベニテングタケ蕎麦を食す会の企画を提案しているのだが、いまだ実現していない。

まあ、猛毒のフグだって食べる国柄なので、毒キノコを食する知恵を見つけても不思議ではない。たとえば石川県では、古くからフグの卵巣(!)をぬか漬けにして食べる習慣が伝えられている。いったい誰が最初に試したのか。

このほど、それとは別の驚きにでくわした。なんと、肉食のキノコが存在するというのだ。虫に寄生する冬虫夏草の類の話ではない。スーパーでふつうに売られているヒラタケが、じつは肉食性でもあるという話だ。いや、ヒラタケが動物を襲って食べるというわけではない。菌糸にからまった線虫などを殺して消化するらしいのだ。この手の菌類は、線虫食菌類と呼ばれ、意外に多いようだ。なかには菌糸を投げ縄状に



図1 道端に生えたキノコ（東北大学キャンパスにて）



図2 ベニテングタケとおぼしきキノコ（筑波大学菅平高原実験センターにて撮影）

して、それで線虫をからめ捕るツワモノもいるとか。

最近の研究で、ヒラタケが線虫を殺す仕組みが明らかになった。ヒラタケに含まれるタンパク質（ヒラタケの学名 *Pleurotus ostreatus* から *pleurotolysin* と *ostreolysin* と命名されている）が、獲物の細胞にパンチング状の孔を開けてしまうのだ（そこでこのタンパク質は孔形成タンパク質とも呼ばれている）。

ヒラタケは、広葉樹などの朽木に生える木材腐朽菌である。それも、木質部のセルロースよりもリグニンを優先的に分解することからリグニン分解菌類と呼ばれている。線虫食は、栄養分の不足を補う意味があるとされている。

ところで、図-3を描いた画家の名を見て「あれっ」と思ったむきもあることだろう。そう、いまだに名作の誉れ高く、多くの人に愛されているピーターラビットの作者ビアトリクス・ポター（1866～1943）その人である。

ポターはロンドンの高級住宅街ケンジントンで裕福な家庭に生まれた。幼いころから絵が得意だったようで、12歳のときに絵の家庭教師があてがわれた。一家は、スコットランドの湖水地方で夏を過ごすことも多く、少女は植物や化石などの水彩画を好んで描いた。15歳のとき、近所に大英自然史博物館がオープン。少女はスケッチブックを手に展示室に通い詰めた。そして20歳の頃、森の妖精キノコに魅せられた。顕微鏡でキノコを観察するうちに、スケッチだけでは飽き足りず、実験にも手を染めるまでになった。そして当時はまだ謎の多かった胞子の発芽に関する新発見を成し遂げた。その成果は論文にまとめてロンドンのリンネ学会に提出したのだが、嘆かわしい障壁に阻まれることになった。1897年に会合で代読されたものの、印刷に付されることはなかったのだ。当時はまだ、趣味としての博物学は女性にも普及していたが、学問の世界は女人禁制の時代だったのである。



図-3 ポターが描いたテングタケの1種

それでもポターは、アカデミズムとは一線を画しつつも菌類や地衣類の研究をつづけた。そのほか、ご承知のように動物絵本の名作を世に送り出した。そして晩年は湖水地方の景観保全に尽力し、全遺産をナショナルトラストに託した。

菌類の研究といえば、本邦の南方熊楠（1867～1941）の名も思い起こされる。アメリカ漫遊の果てにロンドンの大英博物館の図書館で独学し、創刊間もない『ネイチャー』誌に文化人類学分野の論文を寄稿した碩学である。帰国後は故郷の和歌山県田辺に居を構え、粘菌類を中心とした研究に勤しんだ。粘菌類は、かつては菌類に分類されていたが、現在は原生生物に配属され、菌類からは外されている。とはいえ、これもまた魅力的な森の妖精である。ポターと熊楠の奇しき因縁はそれに留まらない。熊楠も、鎮守の森や田辺湾に浮かぶ神島の自然保護を訴えたのだ。二人とも、森の妖精の声を聴き取ったにちがいない。

平成27年度秋冬作野菜花き関係 除草剤・生育調節剤試験判定結果

(公財)日本植物調節剤研究協会 技術部

平成27年度秋冬作野菜花き関係除草剤・生育調節剤試験成績検討会は、平成28年7月12日(火)に浅草ビューホテルにおいて開催された。

この検討会には、試験場関係者25名、委託関係者11名ほか、計47名の参集を得て、除草剤9薬剤(37点)、生育

調節剤1薬剤(33点)について、試験成績の報告と検討が行われた。

その判定結果および使用基準については、次の判定表に示す通りである。

平成27年度秋冬作野菜花き関係除草剤・生育調節剤試験 判定

A. 除草剤

薬剤名 有効成分および 含有率(%) [委託者]	作物名	ねらい・試験設計 等	判定	判定内容
1. BAH-0805 乳 ジメテナミトP:19.7% ペンディメタリン:23.1% [BASFジャパン]	タマネギ	定植前への拡大(マルチ:2年目)	実	実) [秋冬作、露地;一年生雑草] ・定植前 雑草発生前 ・全面土壌処理 ・200~400mL<100L>/10a [秋冬作、露地;一年生雑草] ・定植後 雑草発生前 ・全面土壌処理 ・200~400mL<100L>/10a
	タマネギ	定植前への拡大(無マルチ:2年目)		
	タマネギ	倍量薬害(マルチ)		
	タマネギ	倍量薬害(無マルチ)		
2. BAS-656 乳 ジメテナミトP:64.0% [BASFジャパン]	ブロッコリー	秋冬作への拡大(東北以南:2年目)	実	実) [秋冬作、露地;一年生雑草 (タデ科、アカザ科、アブラナ科を除く)] ・定植後、雑草発生前 ・全面土壌処理 ・50~75mL<100L>/10a
3. HPW-105 乳 トリフルラリン:33% IPC:11% [*保土谷UPL ダウ・ケミカル日本]	タマネギ	キク科雑草に対する除草効果の確認	実・継 (従来 どお り)	実) [秋冬作、露地;一年生雑草] ・定植後、雑草発生前 ・全面土壌処理 ・300~400mL<100L>/10a 継) ・薬量300mL<100L>/10aでのキク科、アブラナ科 に対する除草効果の確認
4. NH-007 フロアブル ピラフルフェンエチル :0.16% グリホサートイソプロピ ルアミン塩:30.0% [日本農薬]	タマネギ	畦間処理(2年目)	実・継	実) [秋冬作;一年生雑草] ・耕起7日以前 雑草生育期(草丈30cm以下) ・全面茎葉処理 ・400~600mL<100L>/10a [秋冬作;一年生雑草] ・タマネギ生育期、雑草生育期 ・畦間茎葉処理 ・400~600mL<100L>/10a 注) ・雑草の草丈30cm以下で散布する ・作物に飛散しないように散布する 継) ・耕起直前処理での薬害の確認 ・定植前処理での効果、薬害の確認

A. 野菜関係 除草剤

薬 剤 名 有効成分および 含有率(%) [委託者]	作物名	ねらい・試験設計 等	判定	判定内容
5. NH-009 液 グルホシネート:18.5% [日本農薬]	タマネギ	定植前(初年目)	継	継) ・効果、薬害の確認
	タマネギ	畦間処理(初年目)		
	タマネギ	倍量薬害(定植前)		
	タマネギ	倍量薬害(畦間処理)		
6. アラクロール 乳 アラクロール:43% [日産化学工業]	タマネギ	定植後、雑草発生前(初年目)	継	継) ・効果、薬害の確認
	タマネギ	倍量薬害(定植後)		

B. 平成 27 年度 春夏作分 野菜関係 除草剤

薬 剤 名 有効成分および 含有率(%) [委託者]	作物名	ねらい・試験設計 等	判定	判定内容
1. NP-55 乳 セトキシジム:20% [日本曹達]	セロリ	イネ科雑草3～6葉期(2年目)	実 (従来 どお り)	実) [春夏作、露地;一年生イネ科雑草 (スズメノカタビラを除く)] ・セロリ生育期、イネ科雑草3～6葉期 ・全面茎葉処理 ・150～200mL<100～150L>/10a

C. 平成 27 年度 春夏作分 花き関係 除草剤

薬 剤 名 有効成分および 含有率(%) [委託者]	作物名	ねらい・試験設計 等	判定	判定内容
1. SCC-010 液 グルホシネート:18.5% [日本アグロサービス]	ユリ	畦間処理	継	継) ・効果、薬害の確認
	トルコギキョウ	一年生雑草		
	ユリ	倍量薬害の確認		
	トルコギキョウ	倍量薬害の確認		

D. 平成 27 年度 春夏作分 花き関係 生育調節剤

薬 剤 名 有効成分および 含有率(%) [委託者]	作物名	ねらい・試験設計 等	判定	判定内容
1. NPK-063 水和 フルルプリミドール:50% [日本農薬]	トキワマンサク	新梢伸長抑制による剪定軽減効果	実・継	実) [ベニカナメモチ、カイズカイブキ、ヒバ、マテ バシイ;新梢伸長抑制による剪定軽減] ・萌芽2週間前または新梢伸長開始2週間前 ・土壌処理 ・800～2000g<100～300L>/10a 継) ・トキワマンサクでの効果、薬害の確認
	マテバシイ	新梢伸長抑制による剪定軽減効果		

協会だより

■試験成績検討会

●平成28年度春夏作芝関係除草剤・生育調節剤試験成績検討会

日時：平成28年11月15日（火） 10:00～17:00

場所：ホテルラングウッド

〒116-0014 東京都荒川区東日暮里5-50-5

TEL 03-3803-1234

●平成28年度畑作・草地飼料作関係除草剤・生育調節剤試験成績検討会

日時：平成28年11月30日（水） 10:00～17:00

12月1日（木） 9:30～14:00

場所：浅草ビューホテル

〒111-8765 東京都台東区西浅草3-17-1

TEL 03-3847-1111

●平成28年度水稻関係除草剤直播栽培・畦畔・休耕田適2試験成績検討会

日時：平成28年12月7日（水） 10:00～17:00

8日（木） 9:30～12:00

場所：浅草ビューホテル

●平成28年度水稻関係除草剤試験成績中央判定会議 〈判定会議〉

日時：平成28年12月8日（木） 13:00～17:00

9日（金） 10:00～17:00

場所：浅草ビューホテル

〈判定結果発表〉

日時：平成28年12月12日（月） 10:00～12:00

場所：植調会館3階会議室

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6

TEL 03-3832-4188

●平成28年度水稻関係生育調節剤試験成績検討会

日時：平成28年12月15日（木） 13:00～17:00

16日（金） 10:00～17:00

場所：浅草ビューホテル

●平成28年度野菜花き関係除草剤・生育調節剤試験成績検討会

日時：平成28年12月20日（火） 13:00～17:00

21日（水） 9:30～17:00

場所：浅草ビューホテル

■その他

■農業研究者リストの公開

農林水産省は8月31日、栽培技術などの農業研究者リストを同省農林水産技術会議のホームページで試験公開した。

担い手の規模拡大や法人化が急速に進む農業生産現場から、農業技術の解決に向けて最新の技術や研究成果を活用したいとの意見が寄せられているという。

こうした要望に応えるために大学、国・都道府県の農業研究者の情報を作物別・畜種別に整理して、研究機関名、研究成果、連絡先などを掲載した。

2016年8月30日時点で収録している研究者数は約2,800名。今後も順次更新を行うとともに、検索性の向上など改善を図っていくという。

<http://www.s.affrc.go.jp/mieruka/index.htm>

植調第50巻 第7号

■発行 平成28年10月31日

■編集・発行 公益財団法人日本植物調節剤研究協会
東京都台東区台東1丁目26番6号
TEL (03)3832-4188 FAX (03)3833-1807

■発行人 宮下 清貴

■印刷 (有)ネットワン

© Japan Association for Advancement of Phyto-Regulators (JAPR) 2016

頒布価 500円（消費税・送料は含んでおりません）

販売 株式会社全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6（植調会館）
TEL (03)3833-1821

SDSの水稲用除草剤有効成分を含有する「新製品」

ホットコンビフロアブル(テニルクロール/ベンゾビスクロン)
 ベンケイ1キロ粒剤/豆つぶ250/ジャンボ(ベンゾビスクロン)
 ナギナタ1キロ粒剤/豆つぶ250/ジャンボ(ベンゾビスクロン)
 ライジンパワー1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ(ベンゾビスクロン)
 オオワザ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ(ベンゾビスクロン)
 テマエース1キロ粒剤/フロアブル(ダイムロン)
 キクトモ1キロ粒剤(カフェンストロール/ベンゾビスクロン/ダイムロン)
 フルイニング/ジャイブ/タンボエース1キロ粒剤/ジャンボ/スカイ500グラム粒剤
 (カフェンストロール/ベンゾビスクロン)
 アールタイプ1キロ粒剤(ベンゾビスクロン)
 クサトリ-BSX1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ(ベンゾビスクロン)
 ザンデツ1キロ粒剤/豆つぶ250/ジャンボ(ベンゾビスクロン)
 シリウスエグザ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ/顆粒(ベンゾビスクロン)
 ニトウリュウ/テッケン1キロ粒剤(ベンゾビスクロン)
 ビックシュアZ1キロ粒剤(ベンゾビスクロン)
 ブルゼータ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ(ベンゾビスクロン)
 プレキープ1キロ粒剤/フロアブル(ベンゾビスクロン)
 月光1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ(カフェンストロール/ダイムロン)
 イネヒーロー1キロ粒剤(ダイムロン)
 銀河1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ(ダイムロン)
 ツインスター1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ(ダイムロン)

「ベンゾビスクロン」含有製品

SU抵抗性雑草対策に! アシカキ、イボクサ対策にも!

シロノック(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル)	ハーティ1キロ粒剤
オークス(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル)	カービー1キロ粒剤
サスケ-ラジカルジャンボ	ハイカット/サンパンチ1キロ粒剤
トビキリ(1キロ粒剤/ジャンボ/500グラム粒剤)	ダブルスターSB(1キロ粒剤/ジャンボ/顆粒)
イッテツ(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル)/ボランティアジャンボ	シリウスターボ(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル)
テラガード(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル/250グラム)	半蔵1キロ粒剤
キチット(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル)	フォーカード1キロ粒剤
スマート(1キロ粒剤/フロアブル)	イネエース1キロ粒剤
サンシャイン(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル)	ウエスフロアブル
イネキング(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル)	フォーカスショットジャンボ/プレッサフロアブル
ピラクロエース/カリユード(1キロ粒剤/フロアブル)	クサスイープ1キロ粒剤
忍(1キロ粒剤/ジャンボ/フロアブル)	

A hand is shown holding a rice seedling by its green leaves. The roots of the seedling are visible and are positioned just above a surface of blue water. A single drop of water is falling from the roots, creating a series of concentric ripples on the water's surface. The background is a clear, light blue sky.

根も止める

有効成分「アルテア」は、多年生雑草の地上部を枯らすだけでなく、翌年の発生原因となる塊茎の形成も抑えます。日本の米づくりを根本から進化させる新しい効き目、「アルテア」配合の除草剤シリーズに、どうぞご期待ください。

これからの日本の米づくりに

アルテア[®]

配合除草剤シリーズ
<http://www.nissan-agro.net/altair/>



植物成長調整剤

花類の節間伸長抑制に

ビーナイン[®]
(ダミノジッド) 顆粒水溶剤

ぶどうの品質向上に

日曹 フラスター[®] 液剤
(メピコートクロリド)

除 草 剤

イネ科雑草の除草に。

だいず・あずき・ばれいしょ・てんさい・かんしょ
いんげんまめ・やまのいも・にんじん・そば
-8葉期まで使用できます。-

生育期処理
除草剤 ナブ[®] 乳剤
(セトキシジム)

より強く、よりやさしく。
進化した、畑作除草のキラ星

フィールドスターP[®] 乳剤
(ジメテナミドP)

スズメノカタビラを含む
イネ科雑草の防除に
全面茎葉処理型除草剤

ホーネスト[®] 乳剤
(テプラロキシジム)

強さと、優しさで守る!
新・飼料用とうもろこし専用除草剤

アルファード[®] 液剤
(トプラメゾン)



日本曹達株式会社

本社 〒100-8165 東京都千代田区大手町2-2-1 ☎ 03-3245-6178
ホームページアドレス <http://www.nippon-soda.co.jp/nougyo/>

省力タイプの高性能
水稲用初・中期
一発処理除草剤シリーズ



問題雑草を
一掃!!

日農 **イッポン**[®]

1キロ粒剤75・フロアブル・ジャンボ



日農 **イッポンD**[®]

1キロ粒剤51・フロアブル・ジャンボ



この一本が
除草を変える!

田植同時処理可能!
(ジャンボを除く)

<写真はイメージです>

ライジンパワー[®]

1キロ粒剤 フロアブル ジャンボ



雷神パワーで
バリツと雑草退治

<写真はイメージです>



●使用前にはラベルをよく読んでください。●ラベルの記載以外には使用しないでください。●本剤は小児の手の届く所には置かないでください。●使用後の空容器・空袋等は圃場などに放置せず、適切に処理してください。

明日の農業を考える



日本農薬株式会社

東京都中央区京橋1丁目19番8号
ホームページアドレス <http://www.nichino.co.jp/>

AVH-301

ホクコーのテフリルトリオン混合剤

新登場!! 水稲用一発処理除草剤

カチホコ

SU抵抗性雑草、特殊雑草に有効!
ノビエに長期残効!!

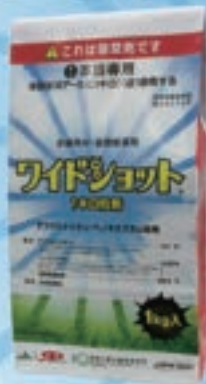


1キロ粒剤51 フロアブル シャンボ 1キロ粒剤75 フロアブル シャンボ

新登場!! 水稲用中・後期除草剤

ワイドショット

1キロ粒剤



湛水散布可能な
中後期剤。
SU抵抗性雑草・
多年生雑草に有効!

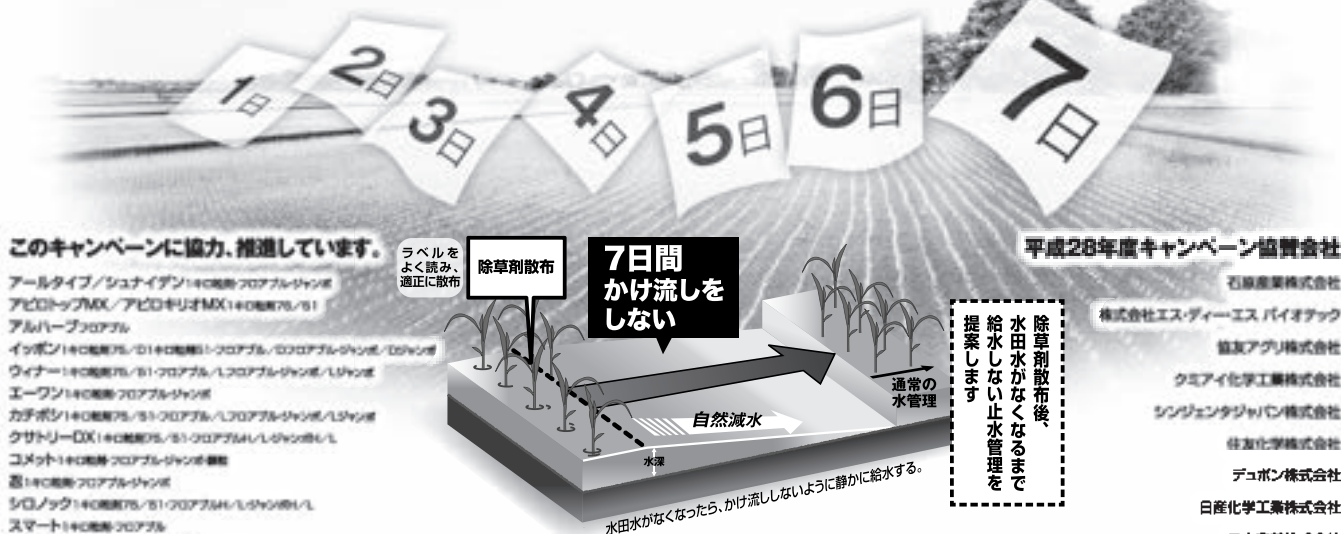
JAグループ
農 協 | 金 庫 | 経済連

北興化学工業株式会社

※北興化学工業(株)の登録商標

平成28年度 水稲用除草剤適正使用キャンペーン

水稲用除草剤《散布後7日間》は田んぼの水を外に出さない



このキャンペーンに協力、推進しています。

アールタイプ/シュナイデン140粒剤フロアブル・シャンボ
アビロトップMX/アビロキリオMX140粒剤75/51
アルバーブフロアブル
イッポウ140粒剤75/51フロアブル・フロアブル・シャンボ・ロシアンボ
ウィナー140粒剤75/51フロアブル・フロアブル・シャンボ・ロシアンボ
エーワン140粒剤フロアブル・シャンボ
カチホコ140粒剤75/51フロアブル・フロアブル・シャンボ・ロシアンボ
クサトリートX140粒剤75/51フロアブル・フロアブル・シャンボ・ロシアンボ
コメット140粒剤フロアブル・シャンボ・ロシアンボ
高140粒剤フロアブル・シャンボ
シロノック140粒剤75/51フロアブル・フロアブル・シャンボ・ロシアンボ
スマー140粒剤フロアブル
ゼンイチMX/フルパワーMX140粒剤
ナギナタ140粒剤・シャンボ・ロシアンボ
ピクトリーズ/メガセータ140粒剤フロアブル・シャンボ
ポットコンピュアブル
ポデーガード140粒剤フロアブル・シャンボ

五十音順

平成28年度キャンペーン協賛会社

石原産業株式会社
株式会社エス・ディー・エス バイオテック
協友アグリ株式会社
クニイ化学工業株式会社
シンジェンタジャパン株式会社
住友化学株式会社
デュボン株式会社
日産化学工業株式会社
日本農薬株式会社
バイエルクロップサイエンス株式会社
北興化学工業株式会社
三井化学アグロ株式会社

五十音順

薬剤成分の流出を防止し、安定した除草効果が得られます。

詳細はHPへ! <http://www.japr.or.jp/>

公益財団法人日本植物調節剤研究協会



新規ヒ工剤 『フェノキサスルホン』配合除草剤 新発売

◆特長

- ①発生前～2.5葉期までのノビエに優れた除草効果。
- ②コナギやアゼナ類等の一年生広葉雑草にも有効。
- ③残効性に優れ、一年生雑草の後発生を抑制。

3成分で
雑草防除に隙なし

水稲用 初・中期一発処理除草剤

ベンケイ®

1キロ粒剤 ㊦ 250 ジャンボ



ガンコな雑草
ガンガン枯らす

水稲用 初・中期一発処理除草剤

ガンガン®

1キロ粒剤 ㊦ 250 ジャンボ



星の女神の
除草剤

水稲用 初・中期一発処理除草剤

グミスター®

1キロ粒剤 75・51 (L) ㊦ 250
(L)ジャンボ (L)フロアブル



JAグループ

農協

全農

経済連

登録商標 第4702318号



自然に学び 自然を守る

クミアイ化学工業株式会社

本社:東京都台東区池之端1-4-26 〒110-8782 TEL03-3822-5036
ホームページ <http://www.kumiai-chem.co.jp>

㊦クミアイ化学工業(株)の登録商標です。

●使用前にはラベルをよく読んでください。●ラベルの記載以外には使用しないでください。●本剤は小児の手の届く所には置かないでください。●防除日誌を記帳しましょう。

豊かな稔りに貢献する 石原の水稲用除草剤



湛水直播の除草場面で大活躍!

非SU系水稲用除草剤

ブレキープ® 1キロ粒剤 フロアブル

- ・は種時の同時処理も可能!
- ・非SU系の2成分除草剤
- ・SU抵抗性雑草に優れた効果!

高葉齢のノビエに優れた効き目

新発売

ゼンイチ® MX 1キロ粒剤

フルパワー® MX 1キロ粒剤

スケイター® 1キロ粒剤

ヒエックル® 1キロ粒剤

フルチャージ® 1キロ粒剤 ジャンボ

フルイニング® 1キロ粒剤 ジャンボ

タイズエドル® 1キロ粒剤

そのまま
散布ができる

アンカーマン® DF

乾田直播
専用

ハードパンチ® DF



フルセットスルフロ
ン剤
ラインナップ

ISK 石原産業株式会社

販売 ISK 石原バイオサイエンス株式会社

ホームページ アドレス
<http://ibj.iskweb.co.jp>

私たちの多彩さが、
この国の農業を豊かにします。

®は登録商標です。

大好評の除草剤ラインナップ

新登場! **ゼータタイガー** 1キロ粒剤 ジャンボフロアブル

新登場! **ゼータハンマー** 1キロ粒剤

ズエモン 1キロ粒剤 ジャンボフロアブル

カットダウン 1キロ粒剤

ゼータワン 1キロ粒剤 ジャンボフロアブル

メガゼータ 1キロ粒剤 ジャンボフロアブル

ゼータファイヤ 1キロ粒剤 ジャンボフロアブル

ブルゼータ 1キロ粒剤 ジャンボフロアブル

オサキニ 1キロ粒剤

ショウリョクS 粒剤

忍 1キロ粒剤 ジャンボフロアブル

イッテツ 1キロ粒剤 ジャンボフロアブル

ショウリョク ジャンボ

ドニチS 1キロ粒剤

クラッシュEX ジャンボ

会員募集中 農業支援サイト **i-農力** <http://www.i-nouryoku.com> お客様相談室 0570-058-669

●使用前にはラベルをよく読んでください。●ラベルの記載以外には使用しないでください。●小児の手の届く所には置かないでください。●空袋、空容器は農場等に放置せず適切に処理してください。

大地のめぐみ、まっすぐ人へ

sca GROUP



住友化学

「うまい、お米ができた！」

田んぼを守るために、より効果的、より省力的、より環境に配慮した、
雑草や害虫の防除の提案をしています。
デュポン社は生産者や消費者の喜ぶ顔を浮かべながら、日本の米作りを応援します。

DU PONT

The miracles of science™



powered by
RYNAXYPYR®

デュポン・プロダクション・アグリサイエンス株式会社 〒100-6111 東京都千代田区永田町2-11-1 山王パークタワー

Copyright ©2015 DuPont or its affiliates. All rights reserved. デュポンオーバル、The miracles of science TM、RYNAXYPYR®は米国デュポン社の商標および登録商標です。

第50巻 第7号 目次

1 巻頭言 これからの「農薬研究」の方向性

小池 好智

2 「センチピードグラス」による樹園地草生栽培

小松 正孝

6 イネのファイトアレキシン生合成とその制御

豊増 知伸・岡田 憲典

13 C₄植物のきた道

吉村 泰幸

17 〔田畑の草種^{くさぐさ}〕雄菜揉み, 奈毛美, 蓼耳, 卷耳(オナモミ)

須藤 健一

18 〔こんな雑草こんな問題〕コマツナギ

鬼束 大平

19 〔連載〕道草・第7回 森の妖精

渡辺 政隆

21 平成27年度秋冬作野菜花き関係除草剤・生育調節剤試験判定結果

(公財)日本植物調節剤研究協会 技術部

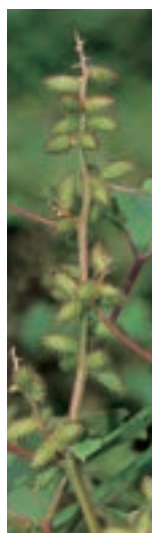
23 広場

No.19

表紙写真 《オオオナモミ》



キク科オナモミ属。1929年岡山県で侵入が確認された。以降、全国的に分布を広げ、各地の畑地、畦畔、空き地、河川敷などに生育している。ダイズ、トウモロコシ等の強害草。"いが"はオナモミより一回り大きい。果実が水の流れによって分散するため、水際で群生することもある。(植調雑草大鑑より。写真は©浅井元朗, ©全農教)



成熟した雌の総苞はいがとなる。



茎の先に雄花序をつける。



雄花序に多数の雄頭花をつける。花弁はない。



オオオナモミのいが(中央)。左はオナモミのいが。右はイガオナモミのいが。