

植調

JAPR Journal

第55巻
第9号

都市と農地における雑草の急速な進化と防除への影響 深野 祐也

作物における気候変動の影響と適応技術 杉浦 俊彦

細胞膜プロトンポンプの過剰発現は養分吸収と
光合成を同時に促進することでイネの収量を増加させる 木下 俊則

ストリゴラクトンの生合成経路の解明と応用 若林 孝俊・杉本 幸裕



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)

新提案!「中期にジャンボ」ラクラク散布!

新技術

ソニックスプレッド®

テクノロジーだから

拡散力が違う!

ノビエ

コナギ

ホタルイ

クログワイ

オモダカ

各種雑草に幅広い効果!

水稲用中期除草剤

セカンドショット® ジャンボMX

アトカラ® ジャンボMX

アジムスフロロン・ペノキスラム・メソトリオン粒剤

セカンドショット、アトカラ、ソニックスプレッドは三井化学アグロ(株)の登録商標です。

動画を
チェック!



ソニックスプレッド® テクノロジーとは……

独自のキャリアーと数種の界面活性剤の絶妙な配合によって、拡散性能を飛躍的に向上させた三井化学アグロ独自のジャンボ剤新製剤技術です。



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/>

○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。○容器・空袋などは圃場などに放置せず、適切に処理してください。○防除日誌を記録しましょう。



カウンシル®
エナジー



®カウンシルはバイエルグループの登録商標
☛はクミアイ化学工業(株)の登録商標

雑草に負けてたまるか!
除草力を鍛えた
カウンシルエナジーがある。

新登場



- 1 3成分で高い除草効果
- 2 ノビエへの優れた除草効果
- 3 難防除多年生雑草への高い除草効果
- 4 多年生イネ科雑草に対する高い除草効果
- 5 SU抵抗性雑草に対する高い除草効果
- 6 田植同時散布可能(1キロ粒剤・フロアブル)
- 7 無人航空機での処理可能(1キロ粒剤・フロアブル)
- 8 水口施用可能(移植水稲・フロアブル)
- 9 拡散性に優れたジャンボ剤
- 10 直播水稲への適用性
- 11 新規需要米(WCS、飼料米等)に対する高い安全性

●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

東京都千代田区丸の内1-6-5 〒100-8262 <https://cropscience.bayer.jp/>

お客様相談室 ☎0120-575-078 9:00~12:00、13:00~17:00
土・日・祝日を除く



現代の外来生物の問題について考える

公益財団法人日本植物調節剤 評議員
バイエル クロップサイエンス株式会社 開発本部長
渡辺 賢

今年の晩夏のとある日に外に出て隣家の駐車スペースを見ると、広葉の植物がマット状に広がり、小さなピンク色の花を大量に咲かせていた。見るからに帰化植物であろうと思い、自宅に帰り調べてみると予想通り「ヒメツルソバ」というヒマラヤ地方やインド北部原産の帰化植物であるという。これがきっかけとなり、植物だけではなく海外から渡来した生物について少し考えてみることにした。

帰化植物の代表格といえば、セイタカアワダチソウやヒメジョオン、ハルジオンなどといった北米原産の荒地などでおなじみのキク科の植物であろう。これらはすでに日本では普遍的存在で、その旺盛な繁殖力で農業生産場面でもしばしば問題となる。他にも多くの帰化植物が生産者を悩ませており、日本古来の栽培環境である水田においてさえもアメリカセンダングサやアメリカアゼナといった種が防除対象となっているのが現状である。近年では、「地球上で最悪の侵略的植物」の異名を持つ南米原産のヒユ科植物である、ナガエツルノゲイトウによる農業水利施設における被害が報告されている。

一方病害については、世界的に比較的普遍的な種が多く、その種の生育に即した環境であればあまり地域性がみられないことが一般的なようだ。一部、りんごやなしの火傷病のように、世界各地ではその被害が大きな問題となっている一方で、日本の徹底した植物検疫システムの恩恵により、国内における蔓延を抑えている例もある。ところがここ数年で問題となっているのは、かんしょの基腐病という元来北米やアフリカなどで問題となっていた病害である。3年ほど前に日本に侵入するやいなや、数年でほぼ全国に広がり産地維持を脅かす存在となっていることは皆さんもご存知であると思う。

虫害は雑草害とならび外来種が農業場面で大きな問題となる分野で、水田のイネミズゾウムシは今では防除が欠かせない重要害虫の一つであるし、街路樹を時に丸坊主にしてしまうアメリカシロヒトリを知らぬ人はいるまい。タバココナジラミやミナミキイロアザミウマ、ミカンキイロアザミウマに

ついてはその食害のみならず、ウイルスを媒介する宿主としてもその経済的被害は大きいといえる。

ところが近年、明らかに新たに日本に渡来し定着する外来生物の数が増えたように感じている。もともと外来生物が劇的に増え始めたのは、明治時代以降に海外との貿易が盛んとなり、物流と共に移入したことが一つの大きな理由である。従って、数十年前までは北米からの移入種がその大多数を占めていた。ところが2000年を過ぎたころからであろうか、北米以外の国からの移入種が増えたように感じる。近年では、我々が手にする日用品や衣類、食料品はコスト削減の目的で生産拠点や輸入元がアジア諸国に移行している。これはつまり、これらの国から外来種が移入する機会が増えていることに他ならない。また同時に、温暖化に伴ってかつてならば移入しても越冬できなかった種が、生存可能となり拡散している例もあるのではないだろうか。興味深い一例では、10年ほど前、関東のとある地域の竹林で聞きなれない鳴き声のセミが大合唱していることが報告された。中国原産の「タケオオクツク」というそのセミは、中国から輸入した竹ぼうきに産卵された卵が繁殖源となり拡散したという。

外来種の問題は必ず人間の何かしらの活動が引き金となっている。新たな外来種が農業場面で重要な防除対象となることも少なくなく、農業メーカーは新たな病虫害雑草を効率よく防除できる薬剤の開発の必要に迫られる。いつも思うことだが、他国から移入した生物は気の毒である。本来であれば元来分布していた場所で、生態系のもと絶妙なバランスに保たれていた個体群が、異国では天敵不在などの理由から「外来種」として扱われ駆除の対象となる。国際的に持続可能な開発目標が掲げられる中、人間の活動が原因となっている外来種問題については、「駆除」という対症療法だけでなくその原因となる人間の活動そのものに着手することがより重要ではないだろうか。

都市と農地における雑草の急速な進化と防除への影響

東京大学大学院
農学生命科学研究科
附属生態調和農学機構
深野 祐也

はじめに

動けない植物にとって、近隣植物との光をめぐる競争は、自身の成長や種子生産に影響する非常に重要な要因である。それゆえ、競争者の存在や密度は、植物の形質を進化させる強い選択圧になると予想される。しかし、意外なことに、植物が競争者に対してどのように適応進化するのか、またその適応にどのような形質が関わっているか未解明であった。われわれは、都市と農地の競争という観点から見た時に対照的な生育環境の集団を比較することで、植物の競争者に対する適応進化を検証できることに気が付いた。本稿では、都市と農地における雑草の急速な進化に関して、最近発表した我々の研究を紹介する (Fukano *et al.* 2020)。加えて、農地集団における適応進化がなんらかの形質変化を伴うならば、その形質進化はその植物の防除効率に影響

する可能性ある。本稿では、形質進化が雑草の防除効率に与える影響も紹介する。

作物の栽培のために作り出された農地やその周辺は、多くの植物にとって理想的な環境である。それゆえ、農地周辺では植物は旺盛に成長し、光をめぐる競争が激しくなる。一方で、東京のような都市の路傍はコンクリートやアスファルトに覆われ、土壌が貧弱である。そのため、都市に定着できた植物は、競争者が少なく光をめぐる競争が弱いだろう (図 -1)。つまり競争という植物間相互作用に注目したとき、農地と都市は対照的な環境と言える。そして、もし光をめぐる競争が植物に強い選択圧として働いているならば、都市と農地の集団は異なる競争環境に局所適応しており、なんらかの形質が急速に分化しているだろう。

そこでわれわれは、農地の代表的な雑草であり、都市の路傍にも普通に生育している一年生のイネ科雑草メヒシバ *Digitaria ciliaris* をモデルとして研究を行った (Fukano *et al.* 2020)。もしメヒシバが、農地と都市の競争環境に局所適応しているならば、農地を模した高い競争条件で栽培した場合には農地系統が有利になる一方で、都市を模した競争がない条件で栽培した場合には都市系統が有利になるだろう。さらに本研究では、メヒシバの局所適応に関わる形質を探索するとともに、形質進化がロータリー耕による雑草防除に与える影響を調査した。

1. 方法と結果

本研究では、地上部の競争に注目しメヒシバの農地と都市への局所適応を検証しその局所適応に関わる形質を特定するために、野外調査と採集した種子を用いた栽培実験を行った。加えて、農地での形質進化が農地雑草としてのメヒシバの防除に与える影響を調べるため、ロータリー耕起実験を行った。

(1) 野外調査

都市と農地のメヒシバで、地上部の競争の程度が異なるかどうか検証するため、コドラート調査を行い周囲 50 cm の他個体の被度を測定した。その結果、都市のメヒシバの多くは他個体の被度が低く、周囲に光を巡る競争者が少ない一方で、農地のメヒシバは被度が高く周囲に多くの競争者がいることが確認できた (図 -2)。

(2) 競争実験

関東近辺の都市部 5 集団と農地 8 集団からメヒシバの種子を採集し、系統を作出したのち競争実験に用いた。同一条件でそれぞれの系統を播種、発芽させ、それぞれ高密度・低密度条件で栽培した。その結果、予測通り、高密度条件では農地系統の方が都市系統よりも成長がよく、低密度条件では都市系統の方が農地系統よりも成長がよいという明確なトレードオフが検出された (図 -3)。ここでは、成長の指標としてバイオマスで評価している



図 -1 東京大学本郷キャンパス赤門前のメヒシバとエノコログサ

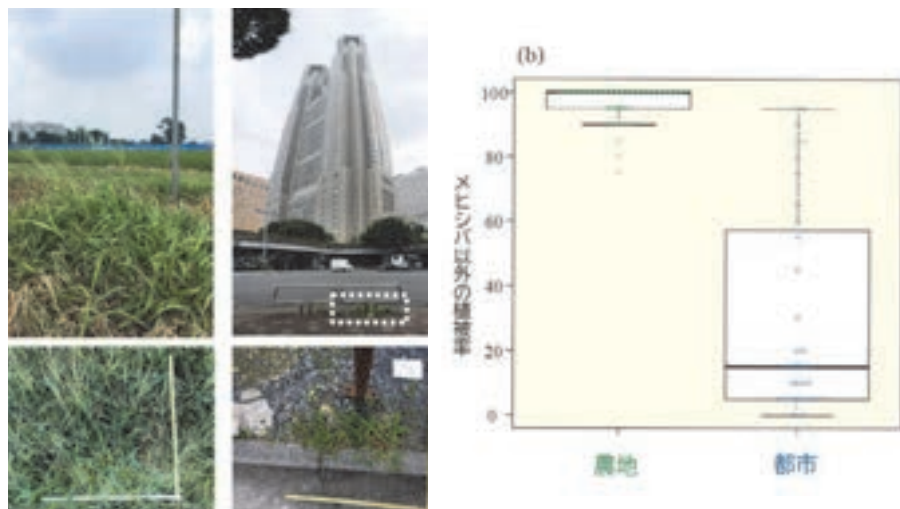


図-2 メヒシバの野外調査
(a) 農地と都市におけるメヒシバのコドラート調査の様子
(b) 農地と都市のメヒシバ個体周囲 50cm 四方の植被率の比較



図-3 個体間競争の程度が低い低密度条件（左）と、個体間競争の程度が高い高密度条件で栽培した時のメヒシバの成長量各点は、集団の平均値をあらわす。

が、メヒシバはバイオマスと種子生産に高い相関があるため、バイオマスを適応度の指標として捉えることもできるだろう (Kobayashi & Oyanagi 2005)。

(3) 関与形質の探索

メヒシバの都市系統は低密度、農地系統は高密度で有利という局所適応に関わる形質を探索するために、競争がほとんどない低密度条件で農地・都市系統を栽培し、草高・草幅・葉身長・葉幅・分げつ数・茎の直径など草

姿に関わる形質を測定した。農地系統と都市系統で様々な形質を比較した結果、草丈・草幅が大きく異なることが分かった (図-4)。農地系統は草高が高く草幅が狭い直立的な草姿をしていた。一方、都市系統は草高が低く草幅が広い匍匐型の草姿をしていた。また、直立型の草姿をしている個体ほど茎の直径が太いこともわかった。この実験では栽培条件が一定であるので、ここで見られる農地系統と都市系統の違いは遺伝的な違いであるといえる。

(4) ロータリー耕への影響

畑地の主要な雑草であるメヒシバはロータリー耕によって防除されることがあるが、ロータリー耕では雑草個体を細かく切断して土壌に埋没させることが効果的に防除するために必要である (図-5)。メヒシバでは、茎の直径が太いほど、その切断に強い力が必要であった (図-6)。そのため、茎の直径が太くなった農地系統は、ロータリー耕に耐性を持っている可能性がある。そこで、都市・農地系統のメヒシバを畑地圃場に移植し一定期間栽培した後、実験的にロータリー耕を行った。そして、耕うんの前後にドローン空撮を行い、各個体の植被面積を計算することで、各個体の生残を評価した。実験の結果、茎が太く直立型を示す個体ほど、ロータリー耕の後でも生残しやすいことがわかった (図-7)。つまり、農地の競争環境によって進化した太い茎を持つ直立型の草姿が、副次的にロータリー耕への耐性を与えたことを示唆する。

2. 考察とまとめ

ここで紹介した一連の結果は、農地や都市に生育する植物が局所的な競争環境に対して素早く進化することを示している。また、競争環境への適応には草姿が関わっていることを示した。農地系統で見られる直立型の草姿は、都市系統の匍匐型よりも草高が高いため、光を巡る競争に有利であろう。一方で、競争がない条件では、直立型

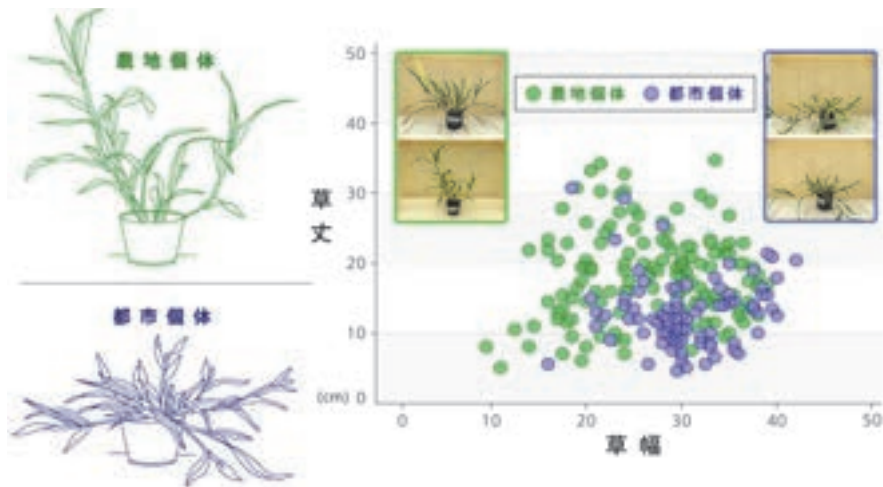


図-4 農地系統と都市系統の草丈と草幅

農地系統は草高が高く草幅が狭い直立型の草姿を示すのに対して、都市系統は草高が低く草幅が広い匍匐型の草姿を示す。



図-5 ロータリー耕で切断されたメヒシバの茎

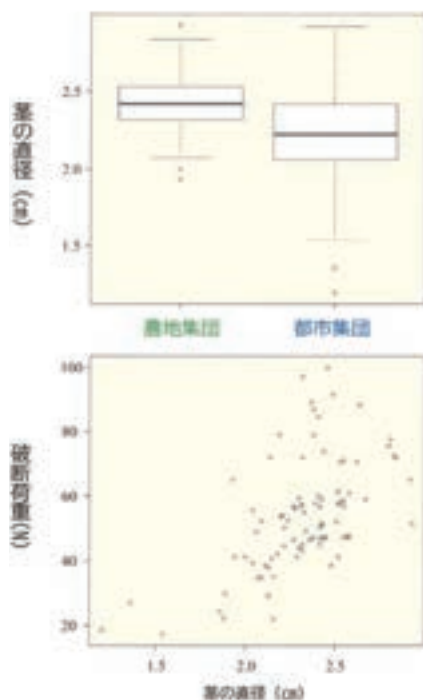


図-6 農地系統と都市系統の茎の太さの比較 (上) と、茎の太さと破断荷重の関係 (下)



図-7 圃場に移植したメヒシバに対して実験的にロータリー耕を行う様子 (上)。ロータリー耕の前後にドローン空撮を行った。

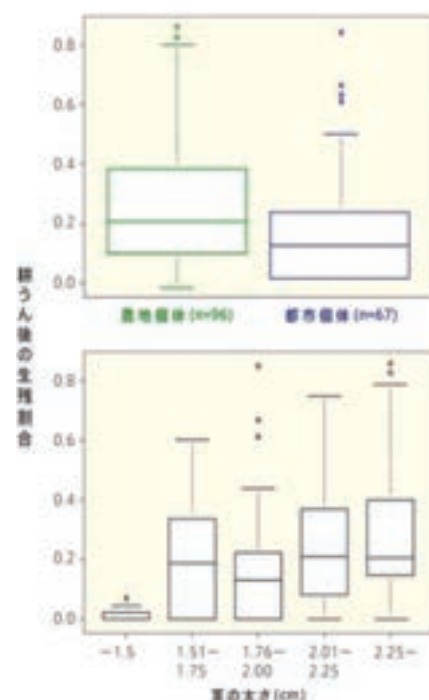


図-8 農地系統と都市系統メヒシバの実験的耕うん後の生残割合の比較 (上) と茎の太さとの関係 (下)

の個体は匍匐型の個体よりも投影葉面積が少ないため、光合成効率が低下するだろう。このような、競争環境に応じた最適草姿の違いが、農地と都市系統で草姿の分化を生んだと考えられる。植物の密度が低いアスファルト・コンクリートに覆われた都市という環境は近年になって作られた環境であるため、今回の研究で見られたようなメ

ヒシバの草姿の分化は、数百年という短期間に生じた迅速な進化であろう (露崎 2005)。

この研究は、植物の競争に関わる形質を初めて実証的に示したという進化生態学的な貢献だけでなく、雑草学的にも重要な示唆を与える。これまで、農地において植物が急速に適応進化する事例の報告は、主に除草剤を選択圧

とした除草剤耐性雑草の進化に限られていた。我々の結果は、農地や都市の雑草は、除草剤のような人工的な新規の選択圧だけでなく、競争のような種間相互作用の変化に対しても急速に進化するという点を示している。農地の雑草は、農業管理上の様々な選択圧を、様々な形質に受けているだろう。それらを一つ一つ紐解くことで、農地

の雑草における形質進化が明らかになるかもしれない。そして、そのような農地における雑草の形質進化は雑草の防除効率にも影響している可能性がある。実際、農地の競争環境に適応することで、メヒシバはロータリー耕に強い耐性を持つようになっていた。

今後、都市と農地の雑草をモデルとした研究を推進することで、現在進行形の形質進化やその影響を実験的に検証することができると考えられる。例えば、今回報告した草姿の分化は当然メヒシバ以外の雑草でも起きている可能性がある。他の雑草種を対象に草姿を検証することで、都市と農地への“収斂”進化を検証することができる。また、競争環境以外にも、都市と農地

では大きく生物的・物理的環境が異なるだろう。例えば、都市と農地では、水分・栄養条件、植食者や送粉者の多さも異なるだろう。これらの違いが選択圧となり、様々な雑草の都市と農地系統で形質群の進化を引き起こしているかもしれない。都市や農地などの人為環境に対する雑草の適応進化を解明することで、進化のプロセスという基礎科学的成果と、雑草のより効率的な管理という応用科学的な成果の両方に貢献できる。

謝 辞

本研究は、文部科学省科学研究費補助金（18K14464）の支援により実施された。

参考文献

- Fukano, Y. *et al.* 2020. Contemporary adaptive divergence of plant competitive traits in urban and rural populations and its implication for weed management. *J. Ecol.* 108(6), 2521-2530.
- Kobayashi, H. and A. Oyanagi 2005. *Digitaria ciliaris* seed banks in untilled and tilled soybean fields. *Weed Biol. Manage.* 5(2), 53-61.
- 露崎 浩 2005. メヒシバ (*Digitaria ciliaris* (Retz.) Koeler) の形態・生態的諸特性にみられる隣接した生育地への適応的分化. 雑草研究 50(1), 10-17.

田畑の草種

青浮草（アオウキクサ）

サトイモ科アオウキクサ属の淡水域の水面に生育する一年草。水田では極めて普通。楕円形の葉のようにみえるものは葉状体といい葉と茎の区別がない。長さ 3-5mm、幅 2-4mm。根は 1 本。通常 1 個から 3～5 個がつながって群体を形成している。被子植物、単子葉類で、花期である 7 月から 9 月には葉状体側面に盛んに花をつける。花の大きさは世界最小級で 1 個の雌蕊と 2 個の雄蕊からなり、自家受粉でよく結実する。水田などでは本種よりずっと大きく、葉状体が 5～10mm の大きさのウキクサと混在していることが多い。

本種アオウキクサやウキクサなどのように根を土に下ろさず水面を漂う植物を「浮草」と呼んでいる。「浮草」は水面を漂い風の吹くまま水の流れるままにあちこちを移動しながら生活することから、人の世界でも一つの場所に落ち着かず不安定な仕事であったり生活であったりすることを例えて「浮草稼業」とか「浮草のような生活」とか言う。

そんな「浮草のような生活」というのは昔からあったようで、平安時代の歌人で絶世の美女といわれる小野小町にこんな「浮草」話がある。

（公財）日本植物調節剤研究協会
兵庫試験地 須藤 健一

古今集巻十八にある小野小町の雑歌。

わびぬれば身をうき草の根を絶えて

誘ふ水あらばいなんとぞ思ふ

この歌は小町と同時代の歌人である文屋康秀が三河の三等官になって赴任するとき、小野小町に「小町よ、私と一緒にに行かないか」と声をかけた時の返事。

歌は「わび住まいの憂き身ですので浮草のように根を断って誘ってくれる水があればそのまま流れていこうかと思うのですが、やっぱり止めておきます」というほどの意味だが、三等官ごときの男とはいっしょに行けないよ、と断った。気位の高い小町であったようで、この歌のその後が「古今著聞集」巻第五に簡単に記される。

「すでに零落していた小町であるが、その後いよいよ落ちぶれて、しまいは山野をさすらったということである。人間の運命の儚さがよく分かる話である。」と。

小野小町にとっては人生そのものが「浮草」であったようである。

作物における気候変動の影響と 適応技術

農研機構果樹茶業研究部門
果樹生産研究領域
杉浦 俊彦

はじめに

地球規模で進行している気候変動が農業へ与える影響は大きく、多くの問題が顕在化しつつある。これに対応するため2018年に公布された気候変動適応法では、政府に「気候変動適応計画」の策定を義務づけている。農水省は2021年10月にその最新版として「みどりの食料システム戦略」に基づいた気候変動に適応するための生産安定技術・品種の開発、普及を推進する気候変動適応計画を公表した（農水省2021）。また、多くの自治体でも「地域気候変動適応計画」策定が進められている。こうした行政の動きは各産地に対し、温暖化対策の導入や、温暖化を前提とした中長期的な生産計画すなわち地域の将来戦略の立案を促すものである。ここでは、農作物に対する影響の顕在化している部分を概観するとともに、その背景にある気候変化との関係や、植物調節剤の活用を含めた対策技術について解説し、関係者間の共通認識の醸成の一助としたい。

1. 気候の変化

長期的な気象の観測結果には、単なる年々変動とは別の変化のトレンドが現れており、これが気候変動と呼ばれるものである。今、起きていていると感じている気象の変化は、一時的なものなのか、それとも地球規模の気候変動のなかで、長期的に起きている変化の一

部であるのかを明確にしておくことは重要である。

国連の機関であるIPCC（気候変動に関する政府間パネル）が、2021年8月に公表した第6次評価報告書（IPCC第1作業部会2021）によると、2011～2020年の世界平均気温は、1850～1900年の気温よりも1.09℃上昇した。気象庁は日本の年平均気温の上昇は世界平均よりも速く進行しているとし、最新の報告では19世紀末からの年平均気温の変化を100年当たり約1.3℃の上昇としている。とくに1960年以降のわが国の年平均気温の変動をみると、1990年代から大きく変化していることがわかる（図-1）。長く農業を続けている人がさまざまな変化を感じるのはこの変化によるところが大きい。

気温上昇に伴い降水も変化しているものの、毎年の降水量は、気温のような日本全域で認められる変化のトレンドはみあたらない。変化しているのは、雨の降り方であり、「雨の降り方の極端化」と呼ばれる（文科省・気象庁2020）。これは大雨や短時間強雨の頻度が増加する一方、雨が降らない日や降水間隔も増え、極端化したということである。

気温や降水の変化は大気中の温室効果ガス濃度の増加に起因することが明らかになっている。温室効果ガスのうち、二酸化炭素濃度の上昇は光合成速度等を通じて作物の生産性に影響（多くの場合よい影響）することは周知のとおりである。気象庁による国内の観

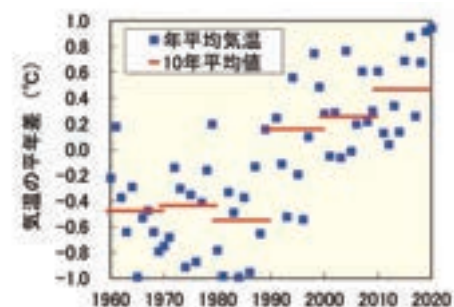


図-1 日本の年平均気温の平年差の変化
平年値（1981～2010年の平均）との差を示す。横線は10年ごとの平均値。気象庁のウェブサイトから作成。

測点では、この30年間に二酸化炭素濃度は50ppm程度上昇し、現在は年平均濃度が400ppmを越えている。

一方、多くの気象現象の中でも台風は、農業生産に与える影響が非常に大きい。気象庁の解析によると、現状では台風の強度、発生数、日本への上陸数に長期的な変化傾向は見られていない。

2. 気温上昇が農作物に与える影響のメカニズム

気候変化が農作物に与える影響は、作物の種類によってさまざまであるが、その多くは、植物共通の影響が作物ごとに異なる形で現れたものである。植物共通の影響を知ることは、今、作物に現れている現象が温暖化に起因するものなのか否かの判断の一助となる。もし温暖化が原因であれば、今後はさらに影響が強まる可能性もあり、積極的な対策を検討する必要がある。

気温上昇が直接の原因となって作物に影響が現れるメカニズムは、長期的



図-2 水稻の白未熟粒（右は健全粒）

な高温（数週間～数ヶ月）によるものと一時的な高温（数時間）によるものがある。前者は、作物の発育（生理的な変化）の速度変化である。例として、春季の温暖化でサクラの開花が早期化しているなどがあげられる。発育速度が最大になるピーク温度があり、ピーク温度より高温になるほど、また、低くなるほど発育速度は低下する。発育速度の変化はほとんどすべての植物で起き、農作物の温暖化の影響といわれるものの多くはこの発育速度変化が背景となっている。一方、後者は極端な高温による不可逆的な高温障害である。具体的には、1日の高温で発生する果実の日焼けや、開花期の高温により受粉、受精、結実などの障害である。

生産環境が気温上昇によって変化することで間接的に起きる影響もある。病虫害や雑草の生態が気温上昇により変化することで起きる影響がこれにあたる。

降水の極端化は、大雨による水害と干ばつの被害の両方を被災しやすい状況になっているといえる。年間降水量に変化がなくても短時間に集中して降れば、土壌にしみこまず流失してしまう水量が増え、加えて気温上昇にともない蒸発散量も増加するため、畑作物にとって重要な土壌水分量は減少しやすい。水分ストレスによる気孔閉鎖が頻発、長期化するため光合成量に及ぼす負の影響が大きい。

物質生産に対する温暖化の影響としては、水ストレスによる光合成の低下に加え、高温による呼吸増加がマイナスの

影響となる。逆に、大気中の二酸化炭素濃度の増加は光合成にとってプラスの影響となる。また、晩秋期から早春期の気温上昇が光合成可能期間を延長させるため、とくに冬作物や常緑果樹などの光合成を増やす効果が大きい。

3. 水稻、麦類、大豆における影響

農研機構では、気候変動の影響を網羅的に明らかにすることを目的として、すでに顕在化している気候変動の影響およびその対策についてのアンケート調査を各都道府県の農業関連研究機関を対象に実施した（Sugiura *et al.* 2012）。以下ではこれらアンケート調査や農水省による温暖化影響調査（地球温暖化適応策関係レポート）により明らかになった温暖化の実態の概要を作物別に示す。

水稻では収量に明確な温暖化の影響はまだみられないが、白未熟粒混入など品質低下が発生している。白未熟粒（図-2）は、乳白粒、心白粒など胚乳に白濁をもつ米粒で、出穂後20日間程度の高温により多発し、高温で米粒の発育が速くなる中で同化産物の供給の遅れることが発生要因の一つとなっている。また、登熟期初期の高温等により米粒に亀裂がはいる胴割れ米や、粒の充実不足も認められている。

紋枯病のような高温で発生しやすい病害もあり、また水稻の開花期の気温が34～35℃以上になると受精障害を起こすため、温暖化がさらに進めば

高温不稔発生による収量低下が起きる可能性がある。一方、水稻では、高い二酸化炭素濃度は増収につながるが、その効果は品種によって大きく異なることがわかっている。

麦類では、春季の気温上昇が光合成を増やすものの、開花期以降が高温になると登熟期間が短縮し光合成期間が短くなることがマイナスに作用し、その結果、細粒化や減収が発生しやすい。秋まきの麦類では暖冬で茎立ちが早まること等による凍霜害、稈長増大による倒伏発生もある。

大豆でも、春季の気温上昇が光合成を増やし、稔実英数や子実数が増加するため増収量につながる一方で、開花期以降の高温は枯れ上がりを早めて収量を低下させる。また、開花期の高温・少雨は落花や落莢を誘発し、その結果、英数が減少すると、茎葉部に蓄積した光合成産物の莢への転流が十分に行われず、莢は熟しても茎葉部はいつまでも枯れ上がらない青立ちにつながる場合がある。また、土壌水分低下による光合成低下で減収することもある。

4. 果樹、茶における影響

果樹は気候に対する適応性の幅が狭く、このため、気候変動に対して最も脆弱な作物である。若い果実は果皮が緑色であるが、果実が成熟するにつれ果皮の着色が始まり、リンゴは赤、ブドウは黒紫、カンキツやカキは橙色になる。これは、成熟により葉緑素が消失し、代わりにアントシアンや、カロ



図-3 リンゴの日焼け

チノイドなど色素が合成されるためである。気温が高いと葉緑素の消失や色素合成の速度が遅れ、着色不良あるいは着色遅延が多発する。

温暖化によって開花が早まると同時に、夏秋季の高温で着色が遅れ収穫が遅延すると、果実生育期間が拡大する。その結果としてウンシュウミカンでは果皮と果肉が分離しやすくなり、浮皮の多発につながる。

多くの樹種でみられる日焼け果も発生が増加している。気温が高く果実温度が高まっているときに、直射日光が当たると、部分的に50℃を越えるような高温となる。そのため、樹の日当たりのよい部分において日焼け果が発生しやすい(図-3)。

秋から冬の高温も果樹には大きな影響を及ぼす。この時期の落葉果樹の芽は低温要求性(一定時間低温にさらされないと春になっても発芽や開花しないという性質)をもつステージとして知られている。そのため、暖地のニホンナシやブドウ、モモの加温栽培においては、暖冬年に発芽・開花不良が多発し、大きな問題となっている。

また、秋が暖かい年は、果樹の凍害が多く発生する。樹の低温順化(耐凍性の向上)は低温を受けることで得られる。気温が高いと、耐凍性向上が遅延することで最大耐凍性が発揮されないために、初冬期や厳寒期に強い冷え込みがあると凍害を受ける。凍害を主要因としたニホンナシの発芽不良が露地栽培でも九州などで発症している。

果樹や茶樹において、春になり芽が

動き出すと芽の含水率が急激に増加するとともに耐凍性も急激に低下する。早春季の高温は発芽を早めて晩霜害が発生しやすい状態になっている。摘果作業である程度調整可能な果樹に比べ、茶樹は霜害を受けると高品質で収益性の高い一番茶の減収に直結するため、その影響は甚大である。

温暖化で危惧されるのは、南方からの新病虫害の侵入である。熱帯、亜熱帯のカンキツに発生するカンキツグリーニング病は樹を枯死させ、かつ、農業などによる治療法がない。これは昆虫媒介性の病害で、媒介昆虫であるミカンキジラミは、奄美大島以南に生息するが、2006年に九州の指宿で初めて発見され、分布拡大が懸念されている。

5. 野菜、花きにおける影響

主要な野菜や花きは各地の多様な気候や施設栽培を活用した周年供給システムが構築されているが、気温の変化は生育期間の長さに影響を大きく与えるため、各産地の出荷時に影響する。とくに露地で栽培する葉根菜類の冬から春季に収穫する作型などで、高温により生育期間が短縮するため、収穫期が顕著に前進する。逆に、レタス・ハクサイの夏季収穫では、高温による収穫の遅延が発生している。花きではカーネーションやキクのように需要期が明確なものがあり、出荷期のずれは深刻な問題となる。また、多種の葉根菜、果菜類で夏季の生育停滞による生

産性低下の発生している。

加温施設栽培では、暖冬によって燃料が節約できるため、温暖化のメリットを享受できる。無加温施設であっても冬季は高温で光合成が高くなりやすく生産性を高めることも多いが、一方、夏季の施設内は極めて過酷な高温になるため、トマトでは、受精障害による着果不良、日焼け、しり腐れ、着色不良などが、イチゴでは花芽分化の遅れ、着果不良、ランナー発生不良などが発生する。

トマトでは、葉の展開速度や、3葉ごとの着房速度が高温により速くなる。しかし葉面積がある程度以上に到達した後はそれ以上展葉しても1株当たりの光合成量は増加しないため、果房数が増えると1果当たりの光合成量が少なくなり果実は小さくなる。開花から果実が成熟する収穫までの日数も高温ほど短縮し、光合成産物が果実に転流する期間が短くなってしまいうことも果実が小さくなる原因となる。着果数が増えると、花や蕾に分配される光合成産物も減ってしまうため、その時期に開花した果房で着果数は減少し、これらの果房が収穫を迎える頃に、収穫果実数が減少することにもなる。

高温により、施設内で夏秋季に収穫するキクでは奇形花や花卉の着色不良、カーネーションでは茎の軟弱化、バラでは節数減少による短茎化や、生体重、花卉数、色素生成量の減少、あるいは日焼けが発生し、品質及び出荷率の低下が起きる。

野菜は病虫害で収量が変化すること

が多い品目である。害虫のアザミウマ類、ハスモンヨトウ、コナジラミ類、タバコガ類において、発生の早期化、終息遅延が起きているなど病害虫の変化を通じた温暖化影響も認められる。

6. 気候変動に対応する技術

温暖化の影響に対する対応策は、温暖化適応策と呼ばれる。農業の温暖化適応策には、①生産技術による対策、②温暖化適応品種の利用、③作物・栽培地の転換の3つがある。①は、生産者レベルにおいて比較的導入しやすいため、現在、開発、普及している適応策の多くがこれにあたる。

(1) 生産技術による対策

温暖化の問題のほとんどは高温に起因する障害であるため、作期を変えることや、水・遮光資材の利用等で植物体温を下げられれば効果がある。水稻の白未熟粒は、出穂直後の高温が主な発生要因であるため、この時期に高温にさらさなければよいことになる。出穂期は7月下旬から8月上旬となる場合も多いが、田植えを遅らせて出穂期を遅くすることで、出穂期直後の温度を下げるができる。

水の利用も重要である。水田では用水のかけ流しや、夜間通水など水管理の工夫により水温を下げれば稲体の温度を下げるができる。野菜や花の施設栽培では、水の噴霧で気化熱を奪い、施設内の気温を下げる細霧冷房が普及しており、作物を濡れにくくした



図-4 パッドアンドファン

パッドアンドファン（図-4）もある。

野菜や花の施設栽培では寒冷紗などの遮光資材を展張して遮光し、施設内の温度を下げることは古くから行われている。そのほか遮光剤の利用、ヒートポンプ、株元冷却、地温低下マルチ、循環扇の導入、通気性の改善など多くの高温対策技術がある。

温度を下げずに高温被害を避ける高温耐性の強化手法は、品目、症状により多岐にわたる。一例として、施肥時期や施肥量を変更することや土壌管理によって高温耐性を強化させる技術がある。水稻の白未熟粒発生には温度だけでなく生育後半の窒素不足があるため、適正な穂肥の施用で生育後半に肥切れしないようにすること、早期落水の防止や深耕による根の活力維持などが有効である。ニホンナシの露地栽培での発芽不良に対しては、秋季の過大な窒素吸収が発生要因のひとつとなることから、通常行っている秋季の施肥を翌春まで遅らせることで軽減することが可能である。リンゴでは、窒素吸収が多すぎると着色の低下につながるため、窒素施肥量を減らせば着色改善につながる。

播種期の調整で高温による生育速度に対応することも重要である。麦類の凍霜害発生や稈長増大による倒伏は暖冬による秋季の生育の早期化が要因で



図-5 ウンシュウミカンの浮皮(右は健全果)

あるため、播種期を遅らせることや、踏圧の励行で秋季の生育を遅らせることができる。高温による露地野菜や花きの出荷期のずれは、播種期を前後させることで調整することが基本であり、キクなどでは電照を用いて日長制御をすることで、開花期を調節する技術もある。

果樹などでは植物調節剤の活用効果も大きい。ニホンナシ等の加温ハウスのように暖冬年に発生する発芽不良は、休眠覚醒に必要な低温が不足していることが原因であり、この場合は、発芽促進剤（シアナミド）の利用が考えられる。ブドウでは着色促進剤も開発されている。

ウンシュウミカンでは、浮皮（図-5）の多発が最も大きい温暖化影響であり、全国的に認められる。前述のように果実の生育期間が延びることが、要因となり果皮と果肉の剥離を促し、剥離後に雨に由来する土壤水分を吸収したときに、果皮が膨潤して浮皮となる。したがって、栽培技術で浮皮を軽減するには、①果実の発育を遅らせて果皮の生育を遅らせる、②果実の吸水を減らす、の2つがある。浮皮軽減のための植物調節剤のうち、ジベレリンとプロヒドロジャスモン（ジャスモメート液）の混合散布は①への対応となる。ジベレリンは果皮を若く保つ効果があるため、果実着色が遅れてしまうという副作用があるが、これを回避できる散布条件が明らかになったため、貯蔵ミカンのほか早生、中生ミカンにも適用が可能となっている。詳し

くは農研機構のホームページに掲載されている技術マニュアル「浮皮軽減のための技術情報」が参照できる。②については浮皮軽減効果が登録されている植物調節剤のうち、炭酸カルシウム水和剤（クレフノン）や塩化カルシウム・硫酸カルシウム水溶剤（セルバイン）は果実からの水分の蒸散を促進する作用が期待でき、果皮の吸水を少なくできる。

(2) 温暖化適応品種の利用

高温に強い新しい品種を開発するのは長い時間が必要であるだけでなく、ブランド品種を他の品種に変更する場合は、新品種を消費者に浸透させるまでに、さらに長期間が必要になる。また、樹木である果樹や茶では、一度栽植した樹は30年以上栽培を継続するため、改植は容易ではない。こうしたことから、温暖化適応品種の利用は、生産技術による対策に比べて、開発、導入に時間がかかる中期的な対策といえる。

水稻では温水プール等を用いた高温条件下での育種や遺伝子マーカーの活用により、温暖化対応品種の開発および普及が進んでいる。白未熟粒が発生しにくい品種として、農研機構が育成した「きぬむすめ」や「にこまる」、新潟県の「こしいぶき」、千葉県「ふさこがね」、「ふさおとめ」、山形県の「つや姫」などが開発され、その作付面積は年々増加している。

果樹では、リンゴの「紅みのり」、

ブドウの「グロースクロネ」など着色のよい品種や「させぼ温州」など浮皮になりにくいウンシュウミカン、発芽不良の発生が少ないニホンナシ「凜夏」等が育成されている。

(3) 作物・栽培地の転換

その土地では新規となるが、より温暖地向きの作物へ栽培品目を変更する作物転換や、農地として利用されていない寒冷地や高冷地を開墾し、新たな圃場開発が、今後進められる可能性もある。これらは、圃場や農業施設を作り替えるなどの工事や、栽培技術の習得が必要となる。また、これまでに確立した地域ブランドを捨て、新たに産地として認知されることで販路を獲得する必要があるなど、多くの高いハードルが存在することから、長期的な対策となる。

果樹は、将来、適地が北上し、それに合わせた樹種転換が進む可能性がある。例えば、ウンシュウミカンは現在、千葉以西の太平洋側の海沿いの地域が適地であるが、50年後には本州の日本海側や、南東北の沿岸部に移動する可能性がある。こうしたことから、新規果樹の作付けが少しずつ進んでいる。青森、秋田など東北北部のリンゴ産地では、着色不良となりやすい早生品種に代えてモモを栽培し始めている。亜熱帯果樹への注目度も高い。政府は、日本農業に関し中長期的に取り組むべき政府方針を定めた食料・農業・農村基本計画において「これまで輸入



図-6 国産アボカドとして期待される品種のひとつである「ピンカートン」

に依存していた亜熱帯・熱帯果樹等の新規導入や転換など気候変動がもたらす機会の活用を推進する」と2020年の改訂で明記した。愛媛県南部では、早くから亜熱帯性カンキツのブラッドオレンジ栽培に取り組み、産地化に成功している。アボカド（図-6）は国内流通量のほぼ全量がメキシコ等からの輸入であるが、九州や四国の一部地域などで、産地化が試みられつつあり、将来的には国産化される可能性は高い。

温暖化の問題は日本の農村だけでなくグローバルな問題であり、各国でさまざまな問題が発生している。上手に適応することで、農産物の輸出を増やしたり、輸入品を国産に置き換えるなど日本の農業の活性化につなげていきたい。また、世界をリードするような技術開発にも期待したい。

引用文献

- 農水省 2021, 農林水産省気候変動適応計画・IPCC 第1作業部会 2021, IPCC 第6次評価報告書：自然科学的根拠。
- 文科省・気象庁 2020, 日本の気候変動2020, 大気と陸・海洋に関する観測・予測評価報告書。
- Sugiura, T. *et al.* 2012. Overview of recent effects of global warming on agricultural production in Japan. JARQ, 46, 7-13.

細胞膜プロトンポンプの過剰発現は 養分吸収と光合成を同時に促進する ことでイネの収量を増加させる

名古屋大学
トランスフォーマティブ生命分子研究所
名古屋大学大学院理学研究科生命理学専攻
木下 俊則

はじめに

植物は、根から窒素などの養分を吸収すると同時に、葉の気孔を開き、二酸化炭素を取り込んで光合成を行い、成長している。本研究では、イネの養分吸収と気孔開口について解析を行い、細胞膜プロトンポンプと呼ばれる酵素が共通して重要な役割を果たすことが明らかとなった。そこで、細胞膜プロトンポンプの過剰発現イネの詳細な解析を行ったところ、野生株と比べ、根での養分吸収、気孔開口、光合成活性が20%以上増加し、水耕栽培において地上部バイオマスが20%以上増加した。また、3ヶ所の異なる野外の隔離水田圃場における収量評価試験において、過剰発現イネでは、収量が野生株より30%以上増加することが明らかとなった。さらに、野外の隔離水田圃場において窒素の施肥量を変える実験を行ったところ、過剰発現イネでは窒素の施肥量を半分に減らしても、通常の窒素量の野生株より収量が12~24%多いことが明らかとなった(Zhang *et al.* 2021)。本研究の成果は、根における養分吸収と気孔開口を同時に高める画期的な技術の確立であり、今後、様々な実用作物での応用や、食糧増産や環境問題に大きく関わる二酸化炭素や窒素肥料の削減への貢献が期待される。

植物は、根において窒素、リンやカリウムなどの無機養分を吸収する

と同時に、葉の気孔から二酸化炭素を取り込み、光合成を行うことで成長している(図-1, Marschner 2012)。植物における唯一の二酸化炭素取り込み口となっているのが、植物の表面に存在する気孔と呼ばれる孔(あな)である。気孔は一对の孔辺細胞により構成され、太陽光下で開口して光合成に必要な二酸化炭素の取り込みを促進し、同時に葉から蒸散を行って根から水や無機養分の取り込みを促す(Shimazaki *et al.* 2007)。これまでの研究により、光による気孔開口においては、孔辺細胞に発現する青色光受容体フォトピンが

光シグナルを受容し、細胞内シグナル伝達を経て細胞膜に存在する細胞膜H⁺-ATPase(プロトンポンプ)をリン酸化により活性化することで、細胞の内側から外へのプロトンの能動輸送を誘導し、細胞膜の過分極を引き起こす。次にこの過分極に応答して孔辺細胞の細胞膜に存在する電位依存性内向き整流K⁺チャネルが開き、K⁺が取り込まれ、浸透圧の上昇により水が取り込まれて孔辺細胞の体積が増加し、気孔が開く、という一連のプロセ

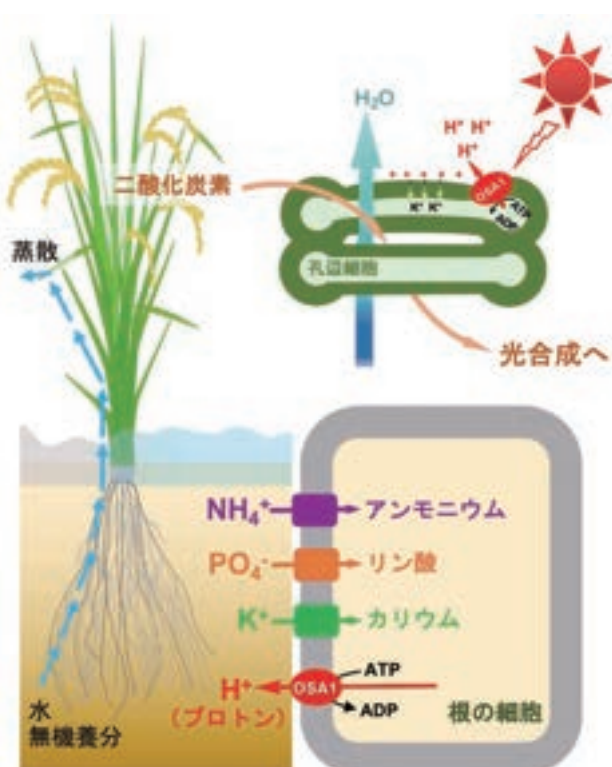


図-1 イネの気孔の開口と根における養分吸収
気孔は太陽光によって開口し、光合成に必要な二酸化炭素の取り込み、蒸散を行う。根では、土壤中の窒素源となるアンモニウム、リン酸、カリウムなどの必須無機養分を吸収する。両過程において、細胞膜プロトンポンプ(OSA1)が重要な働きをしていることが明らかとなってきた。

スを経ることが明らかとなっている(Inoue and Kinoshita 2017)。その中でも細胞膜プロトンポンプはシロイヌナズナやイネの気孔開口において必須の働きを担っていることが明らかとなっている(Yamauchi *et al.* 2016; Toda *et al.* 2016)。また、シロイヌナズナにおいて、孔辺細胞の細胞膜プロトンポンプの発現量を増やすことで、光による気孔開口が促進され、光合成活性が上昇し、地上部のバイオマスが増加することが示されている(Wang

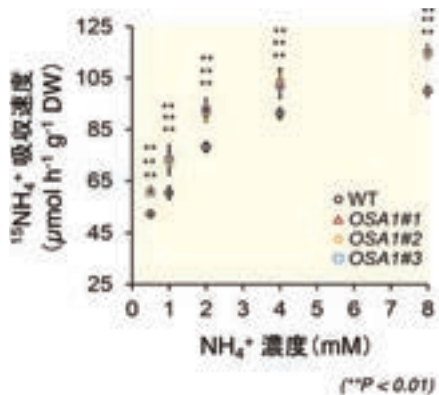


図-2 イネのプロトンポンプ過剰発現株における気孔開口促進と光合成活性の増加

水耕栽培4週目の野生株 (WT) とプロトンポンプ過剰発現イネ (*OSA1*#1-#3) の根における $^{15}\text{NH}_4^+$ の取込み速度。測定では、0.5-8 mM $^{15}\text{NH}_4^+$ と5分間インキュベートを行った。

et al. 2014a)。

細胞膜プロトンポンプは、約950個のアミノ酸からなる単一サブユニットの酵素で10回の膜貫通領域を持つ。維管束植物では一般に10遺伝子ほどからなる遺伝子ファミリーを形成する (シロイヌナズナにおいて11遺伝子、イネにおいて10遺伝子)。細胞膜プロトンポンプは、ATPの加水分解エネルギーを利用して能動的に細胞の内側から外側へプロトンの輸送を行うことで細胞膜を介したプロトンの電気化学勾配を形成し、細胞の恒常性の維持や様々な二次輸送体と共役した物質輸送に関わる。主な活性調節機構としては、C末端から2番目のスレオニンのリン酸化とリン酸化部位への14-3-3タンパク質の結合により活性化されることが知られている (Wang *et al.* 2014b; Falhof *et al.* 2016; Ding *et al.* 2021)。根における養分吸収においても、細胞膜プロトンポンプにより形成される細胞膜を介したプロトンの電気化学勾配を利用して、窒素源である硝酸や、カリウム、リン酸などが二次輸送体を介して取り込まれることが知られている (Palmgren 2001)。イネでは、窒素源としてアンモニウム

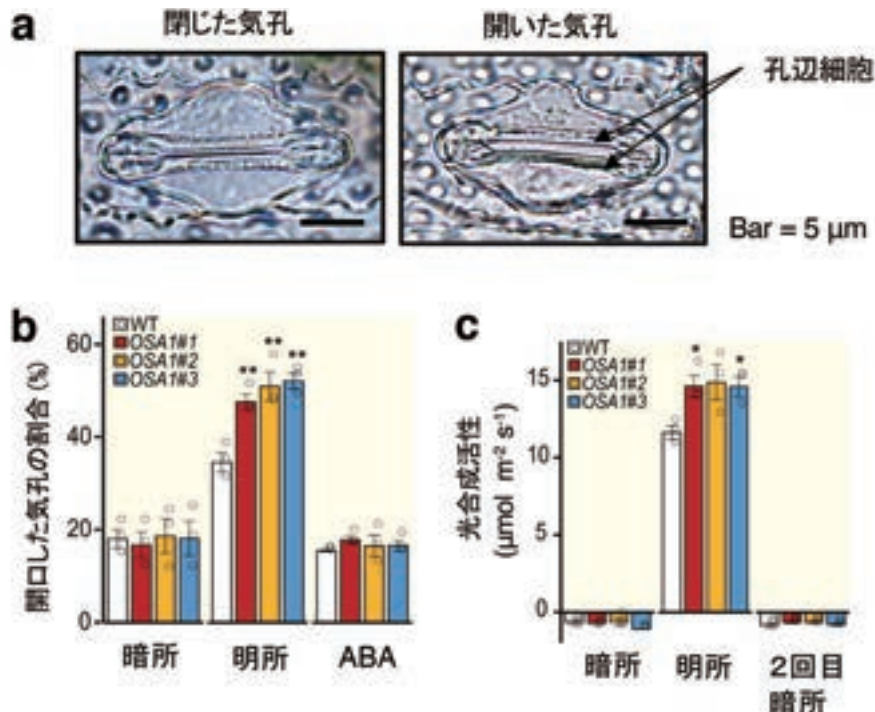


図-3 イネのプロトンポンプ過剰発現株における気孔開口促進と光合成活性の増加 (a) イネ野生株の閉じた状態と開いた状態の気孔の写真。(b) 光に依存した気孔開口 (明所) と植物ホルモン・アブシジン酸による開口阻害 (ABA)。(c) 光照射下での光合成活性 (明所)。WT: 野生株, *OSA1*#1-#3: プロトンポンプ過剰発現イネ

を利用することが知られているが、近年の研究により、イネの根におけるアンモニウム取り込みも細胞膜プロトンポンプ活性に依存していることが明らかとなった (図-1, Zhang *et al.* 2021)。

植物の成長において、必須元素である窒素と炭素のバランスが重要であることが知られている (Coruzzi and Zhou 2001; Ariz *et al.* 2013)。よって、イネの根や孔辺細胞において細胞膜プロトンポンプを増やすことができれば、根からの養分吸収が高まると同時に、気孔開口が促進され、光合成による炭素固定量が高まり、窒素と炭素もバランスよく増加することが考えられた。そこで本研究では、イネの細胞膜プロトンポンプの主要なアイソフォームの一つである *OSA1* の発現量を増加させた過剰発現イネを作出し、表現型の解析を行った。イネの細胞膜プロトンポンプの過剰発現に

用いるプロモーターとしては、CaMV 35S プロモーターを利用した。その結果、プロトンポンプ過剰発現イネでは、*OSA1* mRNA の発現レベルで根において7倍程度、葉において5倍程度、タンパク質レベルで根と葉において1.5倍程度に増加していた。次にプロトンポンプ過剰発現イネ3系統を用いて、根における安定同位体アンモニウム ($^{15}\text{NH}_4^+$) の吸収速度を測定したところ、0.5 mM ~ 8 mM の濃度範囲において20%以上取込み速度が上昇していることが明らかとなった (図-2)。この結果は、低親和性と高親和性の両方の輸送体におけるアンモニウム取り込みに細胞膜プロトンポンプが関与していることを示している。

次に、プロトンポンプ過剰発現イネにおける光による気孔開口反応と光合成について解析を行った。その結果、プロトンポンプ過剰発現イネでは、光照射下において開口した気孔の割合

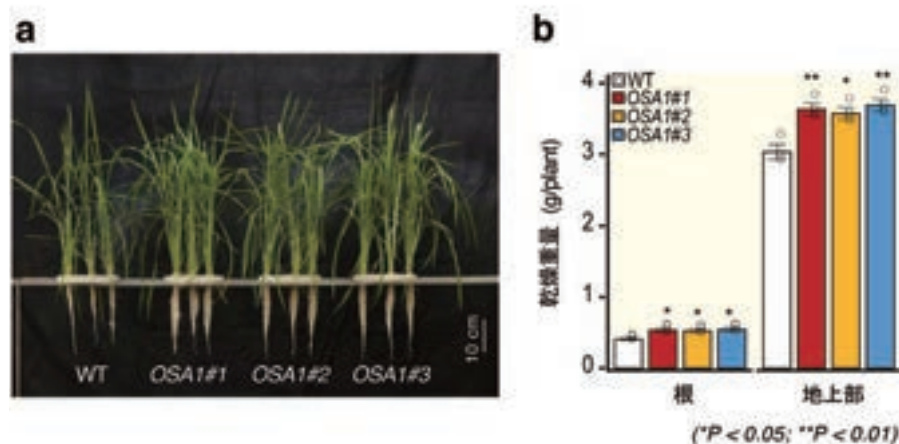


図-4 イネのプロトンポンプ過剰発現株における成長の促進
(a) 水耕栽培4週目の野生株 (WT) とプロトンポンプ過剰発現イネ (OSA1#1-#3) の写真。(b) (a) の植物の乾燥重量の比較。野生株と比較して、プロトンポンプ過剰発現イネでは18-33%増加していた。

が25%以上増加していた。また、光合成蒸散測定装置を用いて気孔コンダクタンスと光合成活性を測定したところ、光照射下において、プロトンポンプ過剰発現イネの気孔コンダクタンスは野生株のほぼ倍程度に増加していた。さらに光合成活性（二酸化炭素固定量）は、野生株よりも26~28%増加していた（図-3）。

そこで、水耕栽培におけるプロトンポンプ過剰発現イネのバイオマスの測定を行った。その結果、4週齢のイネにおいて、プロトンポンプ過剰発現イネは野生株と比較して、根と地上部において、乾燥重量で18~33%バイオマスが増加していることがわかった（図-4）。以上の結果より、プロトンポンプ過剰発現イネは、期待通り、窒素と炭素の取り込み量が増加しており、水耕栽培条件においてバイオマスも増加していることが明らかとなった。

これまでの結果は実験室内での結果であり、野外の厳しい環境条件においても本技術の効果がみられるかどうかは不明である。そこで、実際のイネの野外の栽培環境での生育を調べるため、南京農業大学のYiyong Zhu教授との共同研究により、2年にわたって、中国の3ヶ所の異なった隔離水

田圃場（2016年南京南部，2017年南京北部，2017年鳳陽）における収量評価試験を行った。その結果、すべての隔離圃場において、野生株と比較してプロトンポンプ過剰発現イネでは、収量が27~39%（平均33%）

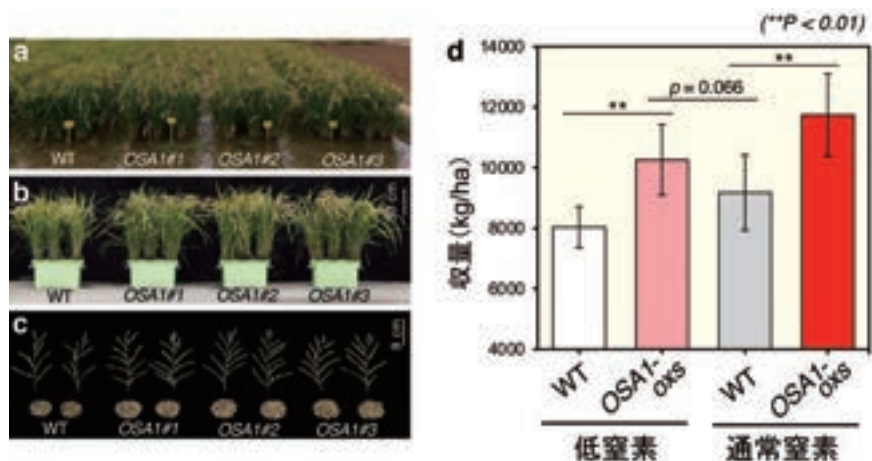


図-5 イネのプロトンポンプ過剰発現株の野外隔離水田圃場における収量評価試験
田植え後約100日目の圃場 (a) と容器に移し替えたイネ (b) の写真。(c) 代表的な植物の稲穂 (上) と種もみ (下) の写真。(d) 収量の比較。野生株と比較して、プロトンポンプ過剰発現イネでは27-39%（平均33%）増加していた。興味深いことに、プロトンポンプ過剰発現イネでは、施肥する窒素量を半分に減らしても（低窒素）、通常の窒素量の野生株よりもイネ収量が多いことが明らかとなった。WT：野生株，OSA1#1-#3：プロトンポンプ過剰発現イネ



図-6 イネのプロトンポンプ過剰発現株における収量増加のグラフィカル・アブストラクト
イネの細胞膜プロトンポンプ (OSA1) の発現量を植物体全体で増やすことで、光合成活性が25%以上向上し、根における窒素養分吸収が20%以上向上し、最終的にイネの収量が3割以上増加した。名古屋大学・高橋一誠による作画。

増加することが明らかとなった(図-5)。次に、窒素利用効率を調べたところ、プロトンポンプ過剰発現イネでは野生株よりも46%高いことが明らかとなった。この結果は、窒素肥料が少ない状況でもプロトンポンプ過剰発現イネは効率よく窒素を利用できることを示している。そこで、窒素の施肥量を通常条件と半分に減らした条件で隔離水田圃場において栽培実験を行ったところ、プロトンポンプ過剰発現イネは半分の窒素量でも、通常量の野生株よりも12~24%収量が多いことが明らかとなった(図-5, Zhang *et al.* 2021)。

本研究により、イネの1つの遺伝子である細胞膜プロトンポンプ(*OSA1*)の発現量を増加させるだけで、根における無機養分吸収量を高め、同時に気孔の開口を大きくし、植物の二酸化炭素吸収量とバイオマスを増加させることが世界で初めて可能となった(図-6)。また、3ヶ所の隔離水田圃場においてもイネの収量が30%以上増加すること、さらに、窒素の施肥量を半分に減らしても、通常の窒素量の野生株よりもイネ収量が多いことから、世界的な問題となっている急速な人口増加による食糧危機や、耕作地からの窒素流出による環境汚染の解決に貢献することが期待される。

根における無機養分取り込みや気孔開口の分子機構は、植物を通じて共通していることが知られていることから、本研究グループでは、この技術を用いた植物を「ポンプ植物」と名付けた。今後、様々な有用植物での適用を進めていきたい。現在は、遺伝子組換え技術により細胞膜プロトンポンプの過剰発現を行っているが、今後、ゲノム編集技術や化合物など、遺伝子組換え技術に頼らない方法での「ポンプ植物」の開発を進めることにより、社会での実用化がより促進されると期待される。

引用文献

- Ariz, I. *et al.* 2013. Changes in the C/N balance caused by increasing external ammonium concentrations are driven by carbon and energy availabilities during ammonium nutrition in pea plants: the key roles of asparagine synthetase and anaplerotic enzymes. *Physiol. Plant.* 148, 522-537.
- Coruzzi, G. M. and L. Zhou 2001. Carbon and nitrogen sensing and signaling in plants: emerging "matrix effects". *Curr. Opin. Plant Biol.* 4, 247-253.
- Ding, M. *et al.* 2021. Molecular basis of plasma membrane H⁺-ATPase function and potential application in the agricultural production. *Plant Physiol. Biochem.* 168, 10-16.
- Inoue, S. and T. Kinoshita 2017. Blue light regulation of stomatal opening and

- the plasma membrane H⁺-ATPase. *Plant Physiol.* 174, 531-538.
- Falhof, J. *et al.* 2016. Plasma membrane H⁺-ATPase regulation in the center of plant physiology. *Mol. Plant* 9, 323-337.
- Marschner, P. *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants* (Elsevier, 2012).
- Palmgren, M.G. 2001. Plant plasma membrane H⁺-ATPase: powerhouses for nutrient uptake. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 52, 817-854.
- Shimazaki, K. *et al.* 2007. Light regulation of stomatal movement. *Annu. Rev. Plant Biol.* 58, 219-247.
- Toda, Y. *et al.* 2016. *Oryza sativa* H⁺-ATPase (OSA) is involved in the regulation of dumbbell-shaped guard cells of rice. *Plant Cell Physiol.* 57, 1220-1230.
- Yamauchi, S. *et al.* 2016. Plasma membrane H⁺-ATPase (AHA1) plays a major role in *Arabidopsis thaliana* for stomatal opening in response to blue light. *Plant Physiol.* 171, 2731-2743.
- Wang, Y. *et al.* 2014a. Overexpression of plasma membrane H⁺-ATPase in guard cells promotes light-induced stomatal opening and enhances plant growth. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 111, 533-538.
- Wang, Y. *et al.* 2014b. Multiple roles of the plasma membrane H⁺-ATPase and its regulation. *Enzymes* 35, 191-211.
- Zhang, M. *et al.* 2021. Plasma membrane H⁺-ATPase overexpression increases rice yield via simultaneous enhancement of nutrient uptake and photosynthesis. *Nature Communications*, 12, 735.

ストリゴラクトンの生合成経路の 解明と応用

神戸大学大学院農学研究科

若林 孝俊

杉本 幸裕

はじめに

ストリゴラクトン (Strigolactone; SL) は、地球規模で食糧生産を阻害する根寄生雑草の種子発芽刺激物質として同定された化合物である。その後、多くの陸上植物と共生するアーバスキュラー菌根菌の菌糸分岐を誘導する根圏シグナルや、植物の枝分かれを抑制する植物ホルモンとして機能することが示されて以来、植物科学分野で最も注目を集める化合物群の一つである。SL はカロテノイドを前駆体として合成されることが知られていたが、近年、重要な生合成中間体やそれらの生合成遺伝子が発見され、SL 生合成への理解は急速に進展している。本稿では、SL 生合成についてのこれまでの研究と、SL 生合成に着目した根寄生雑草防除について解説したい。

1. ストリゴラクトンとは

SL は、ハマウツボ科に属するストライガ (*Striga* spp.) およびオロバンキ (*Orobanch* spp.) やフェリパンキ (*Phelipanche* spp.) などの根寄生雑草種子の発芽刺激物質として同定された一連の構造類縁体の総称である。SL 研究の歴史は古く、1966 年にワタ (*Gossypium hirsutum*) の根滲出物から strigol (図-1) が単離されたことに始まる (Cook *et al.* 1966)。ワタはストライガの宿主ではなかったが、その後、ストライガやオロバンキ

の宿主植物の根滲出物からも類似した構造をもつ化合物が同定され、発芽刺激物質としての役割が認知された。なぜ植物が自身に不利益となる根寄生雑草の発芽刺激物質を生産・分泌するのかについては長年にわたり謎であったが、2005 年に、SL が、多くの陸上植物と共生し、植物の栄養状態を改善するアーバスキュラー菌根菌の菌糸分岐を誘導するブランチングファクターであることが示された (Akiyama *et al.* 2015)。すなわち根寄生雑草は、植物がアーバスキュラー菌根菌との共生促進のために分泌する SL を、宿主が近傍にいることを検出するためのシグナルとして巧みに利用している。さらに、2008 年には SL は植物の枝分かれを抑制する内生の植物ホルモン様の活性を有することが見出された (Gomez-Roldan *et al.* 2008; Umehara *et al.* 2008)。このように SL は植物の生長

のみならず、アレロケミカルとして根圏で周囲の生物にも作用する極めて多機能な化合物である。

Strigol に代表される研究の初期から知られてきた SL は、六員環 (A 環) と五員環 (B 環) およびラクトン (C 環) からなる三環性の母核 (ABC 環) にメチルプテノライド (D 環) がエノールエーテルを介して結合した基本骨格を有している (図-1)。この基本骨格を有する SL は、今日、典型的 SL と呼ばれる。典型的 SL には、C 環の立体配置が α 配置と β 配置のものが存在し、それぞれ orobanchol-type, strigol-type と分類されている (図-1)。さらに、A 環や B 環への様々な化学修飾によって構造多様性がもたられている。近年では、ABC 環構造はもたないが D 環を有する新奇な SL が多数報告されており、これらは前者と区別して非典型的 SL と呼ばれる。

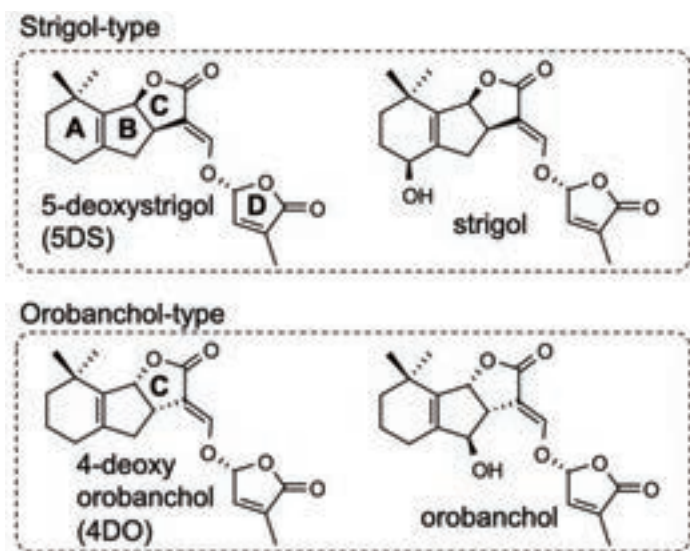


図-1 典型的ストリゴラクトンの構造

2. ストリゴラクトン生合成経路

(1) 生合成中間体, carlactone および carlactonoic acid

植物ホルモンとしての機能が発見される以前から, SLはカロテノイドに由来する化合物であることが示唆されていた。2008年に, 枝分かれ過剰変異体の解析から, カロテノイド酸化開裂酵素 (CAROTENOID CLEAVAGE DIOXIGENASE; CCD) の CCD7 や CCD8 遺伝子が欠損した変異体では, SLがほとんど生産されないことが明らかにされた。さらに, これらの変異体に合成 SL を投与すると, 過剰な枝分かれが回復することが示された (Gomez-Roldan *et al.* 2008; Umehara *et al.* 2008)。これらの研究から, 根圏シグナルとして知られていた SL が, 植物地上部の枝分かれを抑制する機能も有することが明らかになった。この発見を契機に, 生合成経路の解明が飛躍的に進展し, β -カロテンから SL の基本骨格の形成に関わる一連の生合成遺伝子が同定されてきた。すなわち, イネ (*Oryza sativa*) の枝分かれ過剰変異体の一つ, *d27* の原因遺伝子から見いだされた鉄キレート型タンパク質 D27 が, all-*trans*- β -カロテンを 9-*cis*- β -カロテンへ異性化し, それを基質として CCD7 と CCD8 による連続的な酸化開裂により, carlactone (CL) と名付けられ

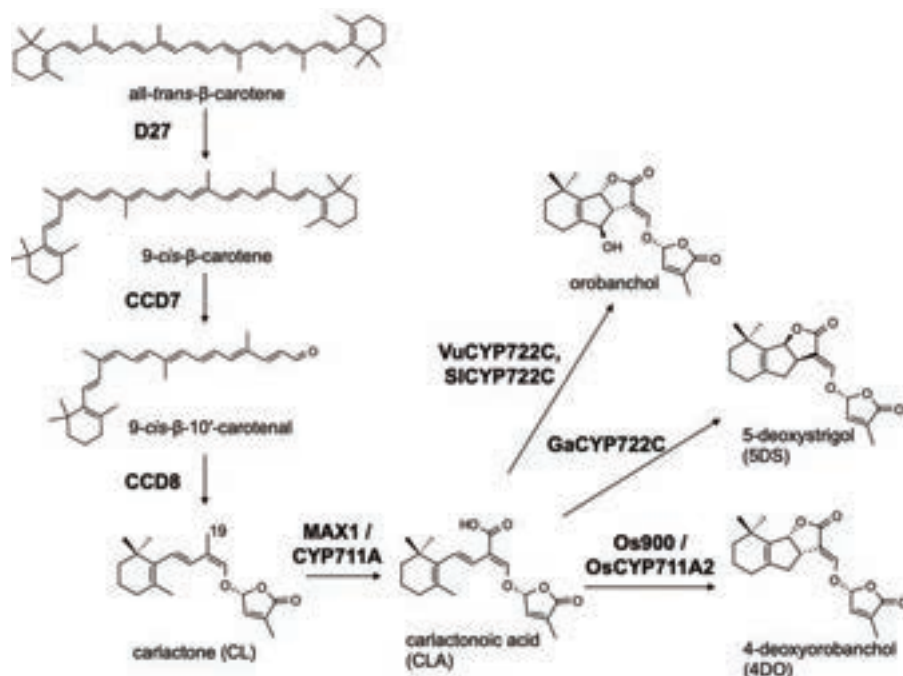


図-2 典型的ストリゴラクトン生合成経路の概略図

た生合成中間体が合成されることが示された (Alder *et al.* 2012; Seto *et al.* 2014) (図-2)。さらに CL は, シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) の枝分かれ過剰変異体 *max1* の原因遺伝子がコードするシトクロム P450 の CYP711A や, イネの同サブファミリーにより, carlactonoic acid (CLA) に変換されることが明らかになった (Abe *et al.* 2014; Zhang *et al.* 2014)。この CL から CLA への変換は, さまざまな植物の CYP711A サブファミリーの共通の機能であることが示されており, CL や CLA が SL 生合成の中間体となることが明らかとなっている (Yoneyama *et al.* 2018)。

(2) CLA より下流の生合成経路

イネの CYP711A サブファミリーは, CL から CLA への変換という共通機能を有するだけでなく典型的 SL の生合成にも関与する。同サブファミリーのうち, Os900 / OsCYP711A2 は CL から CLA を経由して, 典型的 SL の一つである 4-deoxyorobanchol

(4DO) までの変換を触媒し, Os1400 / OsCYP711A3 は, 4DO の 4 位炭素を水酸化し orobanchol への変換を触媒する (Zhang *et al.* 2014)。イネの他に, シダ植物の一つであるイヌカタヒバ (*Selaginella moellendorffii*) の SmCYP711A17v1 および SmCYP711A17v3 が CL から 4DO までの変換を, トウモロコシ (*Zea mays*) の ZmCYP711A18 が 4DO から orobanchol への変換を触媒することが明らかになっている (Yoneyama *et al.* 2018)。植物種により CYP711A サブファミリーの触媒活性に違いがあることから, 同サブファミリーの機能には多様性があると考えられている。

シロイヌナズナでは, 非典型的 SL として CLA のメチルエステル体である methyl carlactonoate (MeCLA) の存在が報告されている (Abe *et al.* 2014)。MeCLA は CL や CLA とは異なり, 試験管内で SL 受容体タンパク質である D14 との相互作用が認められており, MeCLA がシロイヌナズナにおいて枝分かれ抑制ホルモンの一

つとして機能することが示唆されている (Abe *et al.* 2014)。

3. 双子葉植物の典型的ストリゴラクトン生合成に関与する CYP722C サブファミリーの発見

(1) Orobanchol 生合成

イネの CYP711A サブファミリーが BC 環形成を伴う典型的 SL の合成を触媒したことから、他の植物種においても同サブファミリーがこの反応を担うと想定された。しかし、種子植物で CL や CLA から典型的 SL への合成を触媒する同サブファミリーはイネ以外では同定されていない。したがって、CYP711A サブファミリー以外に、典型的 SL 生合成に関与する植物界に広く存在する酵素が存在すると考えられた。

筆者らは、イネと同様に orobanchol を生産するいくつかの植物 (マメ科のササゲ (*Vigna unguiculata*), アカクローバー, エンドウ, ナス科のアカピーマン) において、植物体に投与した CLA が orobanchol へと変換される一方で、4DO の投与では orobanchol が生成されないことを見いだした (Iseki *et al.* 2018; Ueno *et al.* 2018)。すなわち、これらの植物種には、4DO を経由せず CLA から直接 orobanchol を合成する生合成経路が備わっていることが示唆された。ササゲにおいてシトクロム P450 の阻害剤によって、CLA から orobanchol への変換が阻害されたことから、シ

トクロム P450 がこの変換に関与すると考えられた。そこで、候補遺伝子の探索のため、SL 生産量が異なるいくつかの条件で栽培したササゲの根の RNA-seq データを用いた遺伝子共発現解析を実施した。既知の SL 生合成遺伝子と共発現する機能未知の遺伝子として *VuCYP722C* を候補遺伝子とし、その組換え酵素による酵素反応試験を行った。その結果、*VuCYP722C* は CLA を基質として、orobanchol および C 環の立体配置が orobanchol とは逆向きのジアステレオマー、*ent*-2'-*epi*-orobanchol をほぼ 1:1 の比で生成することを見いだした。さらに、酵素反応生成物には 18-hydroxy CLA と考えられる化合物も含まれていた (Wakabayashi *et al.* 2019)。一方、投与実験の結果と矛盾なく、*VuCYP722C* は 4DO から orobanchol への変換を触媒しなかった。次に、トマト (*Solanum lycopersicum*) ゲノム中に見いだされる本遺伝子のホモログである *SICYP722C* について解析した結果、*SICYP722C* は既知 SL 生合成遺伝子と同様にリン欠乏条件下で発現量が増加し、組換え酵素はササゲの *VuCYP722C* と同様の活性を示した (Wakabayashi *et al.* 2019)。

さらに、トマトにおいて CRISPR/Cas9 法によるゲノム編集で *SICYP722C* 遺伝子をノックアウトした植物体 (*SICYP722C*-KO 体) を作出し、SL 生産への影響を調べた。その結果、*SICYP722C*-KO 体の水耕液中には orobanchol が検出されず、代わって

CLA の蓄積が確認された。これらのことから、CLA を直接 orobanchol へ変換する *SICYP722C* の機能が証明された (Wakabayashi ら 2019) (図-2)。一方、酵素反応試験で見られた生成物の *ent*-2'-*epi*-orobanchol については、ササゲやトマトからは検出されない。このことから、筆者らは、*VuCYP722C* および *SICYP722C* と協調して働き、orobanchol のみを環化生成物とする因子が存在するのではないかと考えている。

(2) 5-deoxystriol 生合成

CYP722C サブファミリーは、双子葉植物に広く保存されたシトクロム P450 であり、striol-type の SL を生産する植物もこれを有する。筆者らは、同サブファミリーが striol-type SL の生合成にも関与しているのではないかと考え、5-deoxystriol (5DS) を生産するワタ (*G. arboreum*) の *GaCYP722C* の酵素機能を解析した。組み換え酵素を用いた酵素反応試験の結果、*GaCYP722C* は CLA を基質として 5DS への変換を触媒し、生成物に 4DO は検出されなかった。すなわち、*GaCYP722C* は、*VuCYP722C* や *SICYP722C* とは異なり、立体選択的な BC 環形成を触媒する (Wakabayashi *et al.* 2020) (図-2)。また、ワタ以外にも、5DS を生産するミヤコグサ (*Lotus japonicus*) において、5DS 欠損の *dsd* 変異体が見いだされ、その原因遺伝子が *LjCYP722C* であることが明らかにされている (Mori *et al.*

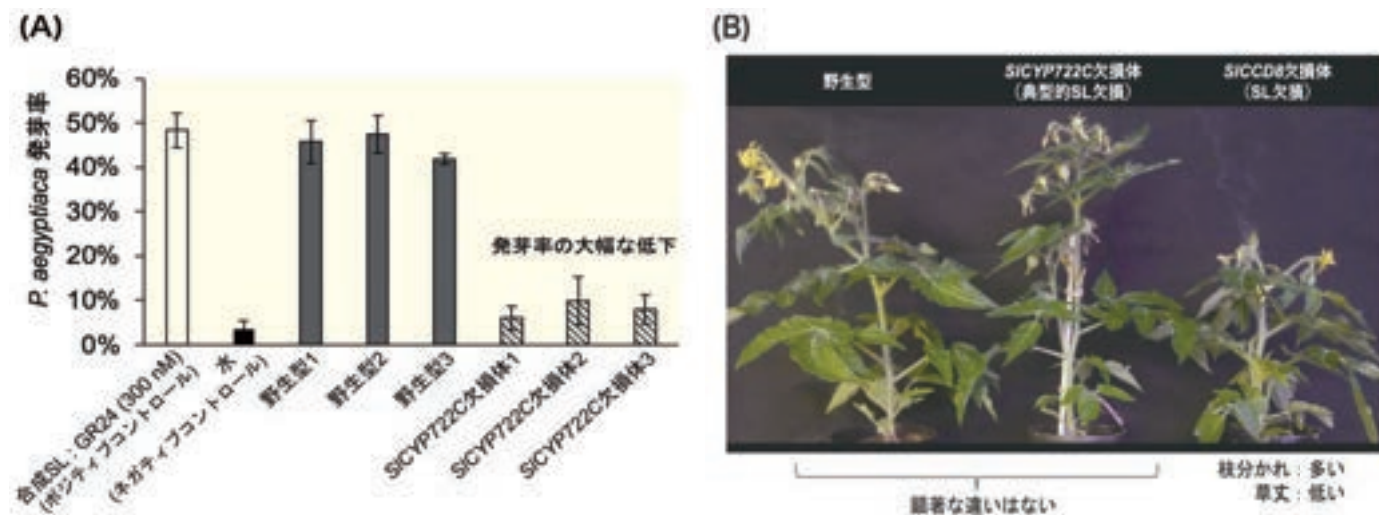


図-3 トマトにおける CYP722C 欠損体の表現型
(A) *P. aegyptiaca* に対する発芽誘導活性 (B) 地上部表現型

2020)。

以上のことから、同サブファミリーはC環の立体配置に関わらず、双子葉植物の典型的SLの生合成に関与する鍵酵素であると考えられる。

4. 生合成経路に着目した根寄生雑草防除

典型的SL生合成の制御は、根寄生雑草の有効な防除戦略となり得る。その最たる例が、ソルガムにおけるストライガ抵抗性品種SRN39である。SRN39はストライガに対する発芽刺激物質低生産性品種として選抜された (Hess *et al.* 1992)。2017年に、この品種では、硫酸転移酵素ドメインをもつタンパク質をコードする *LOW GERMINATION STIMULANT 1* (LGS1) 遺伝子に変異が生じており、生産される主要なSLが5DSからC環の立体配置が異なる orobancholへと変化していることが明らかになった (Gobena *et al.* 2017)。ストライガに対する発芽刺激活性は5DSより orobancholの方が低いため (Nomura *et al.* 2013), SRN39ではSLプロファイルの変化によって、ストライガに対する発芽刺激活性が低下し抵抗性が付

与されたと考えられる。一方、ソルガムにおける典型的SL生合成酵素や、LGS1の機能とBC環立体制御機構との関係は不明であり、今後の解明すべき問題である。

ソルガムのLGS1と並んで、筆者らが見いだした典型的SL生合成に関与するCYP722Cサブファミリーもまた、根寄生雑草抵抗性作物の育種に向けた有用なターゲットであると考えられる。トマトのSICYP722C-KO体の水耕液中からは、先述の orobanchol や orobanchol 代謝物と考えられる典型的SLが検出されない。この水耕液を根寄生雑草種子に対する発芽試験に供したところ、ストライガやトマトに農業的被害を及ぼす *P. aegyptiaca* の発芽率が大幅に低下した (図-3A)。一方、興味深いことにSICYP722C-KO体の地上部枝分かれ表現型は野生型と比較して顕著な違いは認められなかった (Wakabayashi *et al.* 2019) (図-3B)。このことから、トマトの枝分かれ制御には orobanchol を含む典型的SLは必須でないと考えられる。そこで筆者らは、作物に典型的SLを作らせないという根寄生雑草の防除戦略を考案している。CYP722Cサブファミリーの触媒によって典型的SLが合

成される植物では、この遺伝子を欠損させることで、地上部の形態を維持したまま根寄生雑草に対する抵抗性を付与できる可能性が高いと考えている。今後、実際に抵抗性がどれほど付与されるか、作物としての形質や、根圏環境への影響について調査することで、新たな防除戦略としての有効性を実証していきたい。

終わりに

SL生合成研究は、最近の10年間で急速に発展してきた。しかし、典型的SLのBC環制御機構や、より複雑に合成されると考えられる非典型的SLの生合成機構など、未だ不明な点が多い。また、現在までに、40種類程度のSLが単離・構造決定されている一方で、植物がなぜこのような多様なSLを生産・分泌しているかの理由や、個々の化合物の生理機能の多くは未解明である。特に、枝分かれ抑制ホルモンとしての機能を担う化合物の同定は今後のSL研究の大きな課題である。今後これらの問題の解明による本分野のさらなる進展と、SLの農業への利用技術の確立を期待したい。

引用

- Abe, S. *et al.* 2014. Carlactone is converted to carlactonoic acid by MAX1 in *Arabidopsis* and its methyl ester can directly interact with AtD14 in vitro. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 18084–18089.
- Akiyama, K. *et al.* 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature* 435, 824–827.
- Alder, A. *et al.* 2012. The path from β -carotene to carlactone, a strigolactone-like plant hormone. *Science* 335, 1348–1351.
- Cook, CE. *et al.* 1966. Germination of witchweed (*Striga lutea* Lour.): isolation and properties of a potent stimulant. *Science* 154, 1189–1190.
- Gobena, D. *et al.* 2017. Mutation in sorghum *LOW GERMINATION STIMULANT 1* alters strigolactones and causes *Striga* resistance. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 114, 4471–4476.
- Gomez-Roldan, V. *et al.* 2008. Strigolactone inhibition of shoot branching. *Nature* 455, 189–194.
- Hess, DE. *et al.* 1992. Selecting sorghum genotypes expressing a quantitative biosynthetic trait that confers resistance to *Striga*. *Phytochemistry* 31, 493–497.
- Iseki, M., *et al.*, 2018. Evidence for species-dependent biosynthetic pathways for converting carlactone to strigolactones in plants. *J. Exp. Bot.* 69, 2305–2318.
- Mori, N. *et al.* 2020. Identification of two oxygenase genes involved in the respective biosynthetic pathways of canonical and non-canonical strigolactones in *Lotus japonicus*. *Planta* 251, 40.
- Nomura, S. *et al.* 2013. Structural requirements of strigolactones for germination induction and inhibition of *Striga gesnerioides* seeds. *Plant Cell Rep.* 32, 829–838.
- Seto, Y. *et al.* 2014. Carlactone is an endogenous biosynthetic precursor for strigolactones. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 111, 1640–1645.
- Ueno, K. *et al.* 2018. Bioconversion of 5-deoxystrigol stereoisomers to monohydroxylated strigolactones by plants. *J. Pestic. Sci.* 43, 198–206.
- Umehara, M. *et al.* 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature* 455, 195–200.
- Wakabayashi, T. *et al.* 2019. Direct conversion of carlactonoic acid to orobanchol by cytochrome P450 CYP722C in strigolactone biosynthesis. *Sci. Adv.* 5, eaax9067.
- Wakabayashi, T. *et al.* 2020. CYP722C from *Gossypium arboreum* catalyzes the conversion of carlactonoic acid to 5-deoxystrigol. *Planta* 251, 97.
- Yoneyama, K. *et al.* 2018. Conversion of carlactone to carlactonoic acid is a conserved function of MAX1 homologs in strigolactone biosynthesis. *New Phytol.* 218, 1522–1533.
- Zhang, Y. *et al.* 2014. Rice cytochrome P450 MAX1 homologs catalyze distinct steps in strigolactone biosynthesis. *Nat. Chem. Biol.* 10, 1028–1033.

2020 年版 農業法人白書より（経営規模と経営の多角化）

公益社団法人日本農業法人協会は、毎年、協会会員を対象に実態調査を行い、白書として公表している。調査対象期間は、2020 年 11 月～2021 年 3 月、有効回答数 1,149（回答率 56.2%）。

法人の会社形態については、株式会社が 83.8%（特例有限会社を含む）、農事組合法人が 14.1%である。経営体の主な業種（表-1）は、稲作が最も多く 30.8%、次いで野菜 24.2%、畜産 17.8%、果樹 7.4%、花き 3.9%である。

農業法人協会の会員の土地利用型の平均経営規模（表-2）は、全国平均に対し、稲作では約 36.2 倍、露地野菜約 34.3 倍、果樹 20.3 倍と大きい。稲作で 15ha 以上耕作している経営体の割合は、全国平均 1.8%に対し、協会会員では 92.3%である。

売上規模の回答があった経営体（全体）の平均売上高は 3 億 5,436 万円、そのうち 1 億円以上が 51.1%、10 億円以上が 5.7%となっている。業種別では、稲作は 1 億 587 万円、野菜は 2 億 3,325 万円、果樹は 1 億 8,464 万円、花きは 2 億 1,727 万円となっている。

生産以外にも加工や販売など多角化に取り組んでいる経営体は 74.4%を占める（表-3）。業種別に見ると、稲作では生産・販売と生産・販売・加工の割合が高く、直売による独自の販路開拓や餅などの加工品の製造に、また、果樹は生産・販売・加工・観光の割合が高く、観光農園の経営など、積極的に多角化に取り組んでいることが窺える。これらに比べ、野菜では生産・販売と生産の割合が高い。（K.O）

表-1 主たる業種

業 種	稲 作	野 菜	果 樹	畜 産	その他
割合 (%)	30.8	24.2	7.4	17.8	19.7

表-2 業種別の平均経営規模

業 種	当協会会員平均ha (A)	全国平均ha (B)	A/B
稲作 (n= 351)	65.2	1.8	36.2
露地野菜 (n=132)	35.0	1.0	34.3
果樹 (n= 80)	14.2	0.7	20.3

表-3 経営の多角化と業種構成の割合

業 種	生 産	生産・販売	生産・加工	生産・販売 加工	生産・販売 観光	生産・販売 加工・観光
稲 作 (n=278)	17.3	41.0	4.9	29.5	2.3	4.9
野 菜 (n=232)	31.6	38.3	5.9	16.0	1.5	6.7
果 樹 (n= 73)	7.1	21.4	2.4	27.4	7.1	34.5

2020 年版 農業法人白書より（経営課題とスマート農業技術）

日本農業法人協会会員の経営者の平均年齢は、58.5 歳（全国平均 67.8 歳）。60 代未満の割合が 82.7%（同 55.5%）と高く、70 代以上の割合は低い。また、50 代以下が 4 割以上（全国平均約 2 割）を占めるその一方、70 代と 80 代が 17.7%と、承継問題が迫っている法人もある。

また、本白書では、現在の経営課題やスマート農業技術についても調査している。

現在抱えている経営課題では、労働力が 64.0%と最多で、依然、人手不足が浮き彫りになっている。さらに、所得にかかわる資材コストや生産物価格も課題となっている。なお、業種間では、稲作が基盤整備、資材コスト、野菜では流通コスト、果

樹ではセーフティネット、経営の多角化といった課題が上がる。

スマート農業技術の導入目的としては、作業負担軽減、労働時間削減、生産工程管理最適化が多い。採用している技術では、生産管理支援システムが最も多く 18.8%で、農薬散布・肥料散布 16.8%、田植え機 11.4%となっている。これらのスマート農業技術の採用で、簡素化・省力化や作業スピード向上を実感したとの回答が多く、導入に満足している。その一方、使っていないとの回答も 31.1%ある。導入をためらっている理由として、初期投資が高額であるが最も多く、次いで技術の性能が不十分、実情に合わない、コスト面や機能面にまだ課題が残っている。（K.O）

表-1 現在の経営課題（複数回答 n = 895 単位：%）

労働力	資材コスト	生産物価格	基盤整備	流通コスト
64.0	46.3	35.3	21.2	20.1

表-2 スマート農業技術の導入目的（n = 532 単位：%）

作業負担軽減	労働時間削減	生産工程管理最適化	収量収益向上	規模拡大
68.2	61.7	42.5	39.7	23.9

表-3 採用しているスマート農業技術（n = 1,053 単位：%）

生産管理支援システム	農薬・肥料散布	スマート田植え機	経営管理支援システム	作業アシスト
18.8	16.8	11.4	10.4	9.8

表-4 スマート農業技術を利用してよかった理由（n = 508 単位：%）

簡素化・省力化	作業スピード向上	生産コスト低減	品質向上	事業拡大・規模拡大
63.6	56.3	26.0	22.2	14.2

表-5 スマート農業技術の改善点（n = 427 単位：427）

コストが高い	技術の性能	実情に合わない	相談窓口	コンサルタント
48.7	29.0	20.8	20.1	14.3

植物はどのようにして除草剤に耐性を持つのか？

公益財団法人日本植物調節剤研究協会
技術顧問

與語 靖洋

緒(いとぐち)のNo.1(55巻6号)で除草剤の植物体内における振る舞いを概括した(與語 2021a)。今回は、Todd *et al.* (2019) が取りまとめた植物におけるグリホサート耐性機構に関する総説を元に、除草剤の耐性機構について紹介する。グリホサートは、世界中の様々な場面で利用されているため、グリホサートにさらされる雑草の種類も多く、抵抗性機構も多様に存在すると、著者は推測している。また、グリホサートの抵抗性機構に関する最近の研究成果については、本誌第55巻第5号の巻頭言において、松本宏氏がわかりやすく述べているので参考にしていただきたい。最初に断っておくが、ここで紹介する耐性機構は、どの農薬でもありうるものであり、グリホサートだけに生じる現象ではない。また、同剤の環境中挙動や影響についてはここでは言及しないので、約100報の関連文献を引用したDuke (2020) の総説を参照いただきたい。なお、下記の元となる論文情報は膨大となるため、ほとんど割愛した。

グリホサートの作用点は、シキミ酸経路における5-enolpyruvyl-shikimate-3-phosphate synthase (5-エノールピルビルシキミ酸-3-リン酸合成酵素(酵素番号=EC2.5.1.19, HRACコード=9)、以下EPSPSと略する)である(與語 2021b)。その作用点を阻害することにより、生成物である芳香族アミノ酸(フェニルアラニン、チロシン、トリプトファン)の生合成が抑制される(Hall *et al.* 2020)。もう少し詳細に書けば、EPSPSはシキミ酸3リン酸にホスホエノールピルビン酸(PEP)の一部が転移する酵素であり、グリホサートの化学構造がEPSPSの基質であるPEPと類似している。そのため、それと競合してEPSPSと複合体を形成することによって、この酵素活性を阻害する。その結果、芳香族アミノ酸およびその下流の代謝系に存在する生体成分が欠乏し、生育阻害や枯死に至る。一言で“下流”と言っても、芳香族アミノ酸からは、タンパク質だけでなく、植物ホルモン、色素、リグニン等、様々な生体成分が合成される。さらに、シキミ酸はその上流の光合成産物であるグルコースから生成されることから、この作用点が植物代謝において極めて重要な位置にあることがわかる。

1. EPSPSの感受性低下

トリアジン、スルホニルウレア、“ホップ・ジム(*)”等、最も多くの事例が示されている除草剤耐性機構である。グリホサート抵抗性雑草の場合、EPSPSの106番目のプロリンや102番目のトレオニン等の変異が単独または複

数個所で生じることにより、同剤との親和性が低下して耐性を獲得している。

一方、作物におけるグリホサート耐性では、いわゆる遺伝子組換え体(Genetically Modified Organization, GMO)が有名である。土壌細菌であるアグロバクテリウム由来のCP4-EPSPSは植物のEPSPSに比べて同剤との親和性が極めて低いことが知られている。このCP4-EPSPS遺伝子を植物における発現を高めるために塩基配列を改変して導入したのが、グリホサート耐性GMダイズである。最近では他の形質を導入したGM作物とのスタック系統(異なる形質を導入したGM植物の交雑育種によって得られる系統)が主流であるものの、この形質が導入されたダイズは、全世界の約3/4、アメリカ合衆国では95%以上の農耕地で栽培されている。

2. EPSPSの過剰発現

除草剤が植物の生育を強く抑制するためには、その作用点の数だけ当該除草剤分子が必要となる。逆に言えば作用点の数が増えれば、除草剤に対して耐性を獲得することができる。グリホサート抵抗性雑草は、作用点であるEPSPS遺伝子について最大100倍以上のコピー数を有している。さらに最近ではそれらが単に染色体上でタンデムに増えるだけでなく、染色体の外にある環状DNA上にコードされた雑草も知られている。後者の場合、配偶子すなわち有性生殖とは別の機構を介して次代に引き継がれるため、この耐性機構はいわゆる“メンデル性遺伝”だけでは説明できない。

3. グリホサートの液胞への封じ込め

植物は、グリホサートを液胞に封じ込めて、EPSPSとの結合の機会を少なくすることで耐性を獲得する。これは異物代謝における第3相反応に位置づけられるが、除草剤自体または第1相や第2相反応を経由した除草剤の代謝物が、ATP-Binding Cassette (ABC) トランスポーターによって液胞等に輸送される。ABCトランスポーターは、細菌のような単細胞生物からヒトのような多細胞生物に至るまで、生物界に広く共通して存在する膜タンパク質である。このタンパク質は、物質を認識して輸送する駆動エンジンとして機能するATP結合ドメイン(Nucleotide Binding Domain, NBD)と、物質の膜透過に関与する膜貫通ドメイン(Membrane Spanning Domain, MSD)によって構成されており、後者は脂質二重層を貫通している(相馬 2013)。生物はこのトランスポーターを複数の種類有しており、ヒトでは約50、植物では100以上あると言われている。

話は変わるが、スルホニルウレア(SU)剤といえば、この雑誌を読んでいる方にはまず除草剤が頭に浮かぶであろう。一方、医薬の世界では、SU剤はインシュリンの分泌を促す血糖降下薬として知られている。実はその分泌促進に

(脚注)

*：“ホップ”はアリルオキシフェノキシプロピオネート系、“ジム”はシクロヘキサジオン系の除草剤。若干異なることがあるものの、有効成分名の末尾を取って、ホップ(例えばフルアジホップ)やジム(例えばセトキシジム)と略称する。

植物におけるグリホサート耐性機構

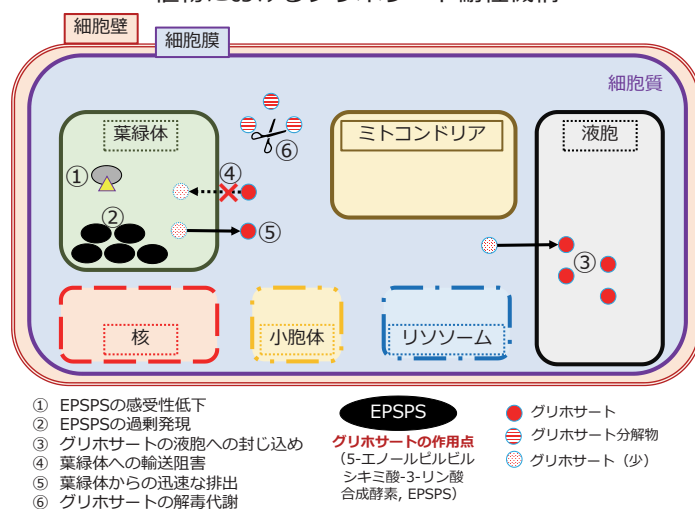


図-1 植物のグリホサート耐性機構

もABCトランスポーターが関与しており、SU剤がトランスポーターのNBDに選択的に結合することで、インシュリンの分泌を促進するのである。

4. 葉緑体からの迅速な排出

葉緑体はEPSPSが存在する細胞小器官である。この小器官への輸送阻害やそこからの迅速な排出は、Toddらが予想している耐性機構であるものの、現時点では事象としても明確に観察されていない。一方、前項3.で示したABCトランスポーターによる輸送機構は、液胞以外の細胞小器官にも存在することが知られている。従って、液胞を含めて特定の除草剤を特異的にある小器官に封じ込めるまたは排出するトランスポーターの機能を制御することで、その除草剤に対する耐性を変化させることができる。

話は少しちがうが、これまでカスパー線が化学物質の透過性に関与するという報告が複数あり、農業を含む低分子有機化学物質においては、その立体構造や親水性等との関係が調べられている。また、農業の物質移動は、植物体内におけるアポプラストやシンプラスト等の短距離輸送、さらには篩管や導管による長距離輸送によって特徴づけることができる。と言いつつも、植物ホルモンの一つであるオーキシンですら、植物体内における輸送機構がようやく明らかになりつつあるような状況なので、未解明の部分がまだまだ多い。

5. グリホサートの解毒代謝

これについては、確実に証明された研究がないものの、異物代謝の第1相反応であるP450やアルド-ケト-リダクターゼが関与している可能性がある。後者は酵素番号で調べるとイソメラーゼ（異性化酵素）やリガーゼ（合成酵素）として比較的新しく位置付けられたもののようである。

項目1.EPSPSの感受性低下のところでグリホサート耐性作物に言及したが、実はこの解毒代謝の向上による遺伝子組換え耐性作物も存在する。その酵素は、グリホサートオ

キシドレダクターゼ（GOX）というグリホサート分解酵素であり、菌株は異なるものの、何故か感受性低下と同様にアグロバクテリウム由来である。GOXはグリホサートの炭素-窒素結合の酸化的分解によってアミノメチルホスホン酸（AMPA）とグリオキシル酸が生成する反応を触媒するが、活性発現には補酵素であるフラビンアデニンジヌクレオチド（FAD）やマグネシウムが必要である。

6. その他の耐性機構

オオブタクサは、グリホサートを処理すると、処理した葉において活性酸素種等の集積が急速に起こることによって組織が壊死し、他の部位への移行を抑制することで耐性を獲得するといわれている。類似した現象はパラコートやジクワットでも見られる。薬効の観点から説明すると、これらは光化学系Ⅰに作用（HRACコード=22）して、ラジカルを形成することで植物を枯殺する。そのため、光が充分にある条件では、即効的に効果が発現し、薬剤が付着した部位だけが枯死する。そのことにより、薬剤が付着した部位以外に拡散・移行しないため、その部分が再生・成長して生き残る。一方、これらを曇天や夕方以降、すなわち太陽光が十分でない条件で処理すると、有効成分が作用しないまま処理部位以外にも移行して茎葉全体に広く分布し、その後光が十分注ぐことで地上部全体を効果的に枯らすことができる。これらはあくまでも部分的な壊死であり、細胞死（アポトーシス）ではないと思われる。一方、いもち病等の病斑がアポトーシスによって形成され、隣接部位への病原菌の侵入を防ぐことが知られている。このような反応を作物の除草剤耐性機構として利用できると面白い。

当たり前かもしれないが、“植物は動けない”。そのため、進化の過程において根付いた場所の環境変化に耐える能力を獲得してきた。つまり、植物である雑草が有する除草剤を含むストレス耐性、すなわち生き残り戦略は、害虫のような“逃げる能力”を有した動物よりも長けている。また、病原菌のような単細胞生物とは個体群動態から見た耐性機構も異なる。かなりバイアスがかかっていることを承知で書けば、この雑草が有するストレス耐性の強さが耕作放棄の最大の要因となる所以であり、雑草が病害虫の温床になることも併せて考えると、植物保護はまず雑草管理から考えるのが良いのかもしれない。

参考文献等

- Duke, S.O. 2020. Glyphosate: environmental fate and impact. *Weed Science* 68, 201-207.
- Hall, C.J. *et al.* 2020. Review: amino acid biosynthesis as a target for herbicide development. *Pest Management Science* 76, 3896-3904.
- 相馬義郎 2013. キーワード解説：ABC トランスポーター, 日本薬理学会誌 141,222-223.
- Todd, A.G. *et al.* 2019. Molecular mechanisms of adaptive evolution revealed by global selection for glyphosate resistance, *New Phytologist* 223, 1770-1775.
- 與語靖洋 2021a. 除草剤は植物体内をどのように振舞うか？ 植調 55(6), 24-25.
- 與語靖洋 2021b. 除草剤のRACコード. 植調 55(8), 21-22.

2020 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

2020 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、2021 年 7 月 1 日(木)に Zoom を用いた Web 会議において開催された。

この検討会には、試験場関係者 28 名、委託関係者 20 名ほか、計 60 名の参集を得て、除草剤 7 薬剤(62 点)、生育

調節剤 1 薬剤(2 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。

2020 年度秋冬作野菜花き関係除草剤・生育調節剤試験 判定

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	判定	判定内容
1. BAS-656 乳 ジメテナミトP:64.0% [BASF ジャパン]	タマネギ	定植前(マルチなし)	実・継 従来 通り	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)] ・定植前 雑草発生前 ・75mL<100L>/10a ・土壌処理(全面) 注) ・処理直後の降雨により薬害を生じる場合がある
	タマネギ	定植前(マルチ)		[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 ・75~120mL<100L>/10a ・土壌処理(全面) 継) ・効果薬害の確認(定植前50mL/10a) ・マルチ栽培における抑草期間の確認(定植前)
2. Hoe-866 液 グルホシネート:18.5% [BASF ジャパン]	サヤエンドウ	耕起または播種前	継	継) ・効果・薬害の確認
	サヤエンドウ	倍量薬害(播種直前)		
	サヤエンドウ	耕起または定植前		
	サヤエンドウ	倍量薬害(定植直前)		
	サヤエンドウ	茎葉処理(畦間)		
	サヤエンドウ	倍量薬害(畦間)		
3. JEA-2001 液 グルホシネート:18.5% [Joy Consulting]	タマネギ	耕起または定植前	実・継	実) [秋冬作: 一年生広葉雑草] ・タマネギ生育期 雑草生育期 ・300~500mL<100~150L>/10a ・茎葉処理(畦間) 注) ・雑草の草丈15cm以下で散布する ・作物に飛散しないように散布する 継) ・効果・薬害の確認(耕起または定植前および一年生イネ科雑草対象畦間処理) ・効果・薬害の年次変動の確認(一年生広葉雑草対象畦間処理)
	タマネギ	茎葉処理(畦間)		

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	判定	判定内容
4. SYJ-100 乳 ブロスルホカルブ:78.4% [シンジェンタ ジャ パン]	タマネギ	散布水量200L/10a(定植後)	実・継	実) [秋冬作露地:一年生イネ科雑草] ・定植後 雑草発生前 ・土壌処理(全面) ・400～500mL<100L>/10a ・タマネギ生育期 春期雑草発生前～始期 ・土壌処理(全面) ・400～500mL<100L>/10a 注) ・定植後土壌処理剤との体系処理で使用する [秋冬作露地:一年生広葉雑草] ・定植後 雑草発生前 ・土壌処理(全面) ・400～500mL<100～200L>/10a ・タマネギ生育期 春期雑草発生前～始期 ・土壌処理(全面) ・400～500mL<100～200L>/10a 注) ・定植後土壌処理剤との体系処理で使用する 継) ・散布水量200L/10aにおける一年生イネ科雑草に 対する効果および薬害の確認
	タマネギ	散布水量200L/10a(生育期)		
5. UPH-004 液 グルホシネート:18.5% [ユーピーエルジャパン]	ブロッコリー	耕起または定植前	実	実) [秋冬作:一年生雑草] ・耕起または定植前 雑草生育期(草丈30cm以下) ・茎葉処理(全面) ・300～500mL<100～150L>/10a ・ブロッコリー生育期 雑草生育期 ・茎葉処理(畦間) ・300～500mL<100～150L>/10a 注) ・雑草の草丈20cm以下で散布する ・作物に飛散しないように散布する
	ブロッコリー	倍量薬害(定植直前)		
	ブロッコリー	茎葉処理(畦間)		
	ハクサイ	倍量薬害(定植直前)	継	継) ・効果・薬害の確認
	ハウレンソウ	耕起または播種前	実	実) [秋冬作:一年生雑草] ・耕起または播種前 雑草生育期(草丈30cm以下) ・茎葉処理(全面) ・300～500mL<100～150L>/10a ・ハウレンソウ生育期 雑草生育期 ・茎葉処理(畦間) ・300～500mL<100～150L>/10a 注) ・雑草の草丈20cm以下で散布する ・作物に飛散しないように散布する
	ハウレンソウ	倍量薬害(播種直前)		
	ハウレンソウ	茎葉処理(畦間)		
	イチゴ	耕起または定植前	継	継) ・効果・薬害の確認
	イチゴ	倍量薬害(定植直前)		

B. 2020 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	判定	判定内容
1. Hoe-866 液 グルホシネート:18.5% [BASFジャパン]	サトイモ	耕起または植付前	実・継 前 回 通 り	実) [春夏作; 一年生雑草] ・サトイモ生育期 雑草生育期 ・200～500mL/水量100L/10a ・茎葉処理(畦間) 注) ・雑草の草丈20cm以下で散布する ・作物に飛散しないように散布する 継) ・草種と薬量について(畦間処理) ・耕起または植付前での効果・薬害の確認
	サトイモ	植付直前(倍量)		
2. S-482 顆粒水和 フルミオキサジン:50% [住友化学]	アスパラガス	萌芽前(北海道)	継 前 回 通 り	継) ・効果・薬害の確認
3. UPH-004 液 グルホシネート:18.5% [ユービーエルジャパン]	ニンジン	耕起または播種前	実・継	実) [春夏作; 一年生雑草] ・ニンジン生育期 雑草生育期 ・300～500mL/水量100～150L/10a ・茎葉処理(畦間) 注) ・雑草の草丈20cm以下で散布する ・作物に飛散しないように散布する 継) ・効果・薬害の確認(耕起または播種前)
	ニンジン	畦間処理		
4. リニュロン 水和 リニュロン:50.0% [TKI社]	ニンジン	ニンジン6L～広葉生育初期	実・継 従 来 通 り	実) [春夏作; 一年生雑草] ・播種後出芽前, 雑草発生始期～生育初期 ・100～150g/水量70～150L/10a ・土壌処理(全面) [春夏作; 一年生雑草] ・ニンジン本葉3葉期以降, 雑草発生始期～生育初期 ・100～150g/水量70～150L/10a ・土壌処理(全面) 継) ・春まき栽培について ・ニンジン6葉期以降の処理での効果薬害の確認

C. 2020 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	判定	判定内容
1. SBH-207 粒 塩素酸塩:50% [エス・ディー・エス バイオテック]	キク	前年処理(当年耕起前)	継 前 回 通 り	継) ・効果・薬害の確認
	リンドウ	前年処理(当年耕起前)	— 前 回 通 り	(試験中)

D. 野菜関係 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	判定	判定内容
1. AF-3 錠 1-メチルシクロプロ ペン:0.63% [アグロフレッシュ・ジャパン]	ブロッコリー	収穫物の劣化抑制	継	継) ・効果・薬害の確認

北海道内を北上中、種形容語に幕末の動乱を背負う
水田の問題雑草イボクサ

森田 弘彦

イボクサ (*Murdannia keisak* Hand.-Mazz. 図-1) は、イネの生産者が防除に苦勞する水田の一年生広葉雑草のひとつになった。2020年の関東地方では5県で「問題となっている雑草」とされ、うち4県で「近年増加傾向」と認識され(植調関東支部 関東支部報告資料 2020年度, 2021), 2014年の東北地方では、イネの作付面積に対する発生面積の比率が宮城県で5%, 秋田県で4%とされ、さらに青森県や山形県の一部地域で問題視された(日植調東北支部 同協会東北支部会報 50号 2015)。また、九州地方では宮崎県で2014年に4%の発生面積比率で問題視し(鎌田 九州の雑草 45, 2015), 長崎県では2018年に1.5%と推計されたものの問題雑草としては特記されていない(下山 九州の雑草 49, 2019)。

坂庭清一郎氏の「雑草, 1900」で「水田に生ずる雑草」に含められ, 「水田, 沼澤の附近に族生する(東京博物学研究会編 野外植物の研究, 1907)», 「池溝水田等に生じ(小笠原 實用新案 普通植物圖解, 1909)」と解説されて, 水田に生える雑草としてのイボクサは明治の末期にはすでによく知られていた。水稲用除草剤の普及初期においても, 笠原安夫先生は「水田の主なる雑草(笠原・淵野 雑草と2,4-D, 1949)」に, また, 竹松哲夫先生は「(2,4-Dで)除去可能で発生量大なる雑草(2,4-Dと水田畑地の雑草防除法, 1952)」のひとつに挙げて図示され, また「農業技術教育研

究会編 農業技術図解集(作物篇), 1953」にも2,4-D剤に弱い水田雑草として図示された。

このように一定の知名度を持っていたイボクサが水田で害の大きい雑草として特に注目されだしたのは, 「イボクサ(*Murdannia keisak* (Hassk.) Hand.-Mazz.)の発芽特性と除草剤に対する感受性(佐合ほか 雑草研究 41, 1996)」や「水稲早期栽培でのイボクサの発生生態と防除(北野 植調 33(2), 1999)」などの研究論文が公表された時期であった。

2019年の秋, 植調協会の水稲関係除草剤適用性試験の北海道地域成績検討会終了後の, 問題雑草の情報交換の場で「北空知地方の水田にイボクサが入った」との話題があった。北海道でのイボクサについて, 原松次先生は1976年に登別市で撮影した写真に「道内では空知以南のようである。(北海道植物図鑑 上, 1981)」と解説された。道南では, 「畦畔に生ず。(渡島), (北海道に於ける水田雑草, 1931)」や「上磯(山本・塚本 函館植物志, 1932)」に, 道央の札幌市では「(円山の)北側にムラサキシキブ, 池畔にイボクサ, ・(井上 札幌を中心とした植物採集, 1938)」とあり, 上記の原先生の記述を経て, 「諸資料分布地域及び北大資料: 空知, 石狩, 後志, 日高, 胆振, 桧山, 渡島。(合田 北海道植物誌, 2004)」とされていたので, 上川地方に迫る北空知地方でのイボクサは近年確認された分布の北上と言える。なお, 原先生は「道内ではまだ花を見ていない。開花するかどうか不明。」と記された(上記, 1981)。牧野富太郎博士が1905年にすでに「閉鎖花ヲ生ズル本邦植物」にイボクサを含めている(植物分類研究 下, 1936)ので, 北海道でのイボクサの開花・繁殖を含めた生態の解明を期待したい。

一発処理除草剤の主成分として, 効果の不十分なスルホニルウレア剤に, 十分に効果を示す新たな成分が加わったことから, イネの移植栽培ではイボクサ制御の目途がたってきたが, 除草剤の使用場面の限定されがちな直播栽培ではしばしば問題となる(図-1D, 図-2)。直播栽培でのイボクサの発生の特徴と防除方策については, 「川名 水稲湛水直播栽培で近年問題となる雑草とその防除法, 水稲直播研究会誌 43, 2020」および「大段 水稲乾田直播栽培で近年問題となる雑草とその防除法, 同上」を参照していただきたい。

和名の「イボクサ」は, おそらく誰が考えても「疣草」と書くのであろうが, なぜ疣が関わるのかは牧野先生も困惑された(植物集説 上, 1935)。

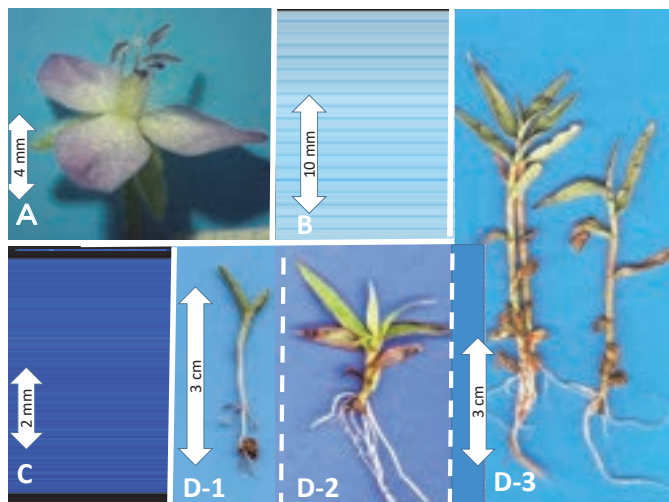


図-1 イボクサの生育各期の状態

A: 花, B: 未熟な果実, C: 種子,
D: 種子から発生した幼植物 (-1: 畑水分土壌, -2: V溝直播水田,
-3: 湛水土壌中直播水田)

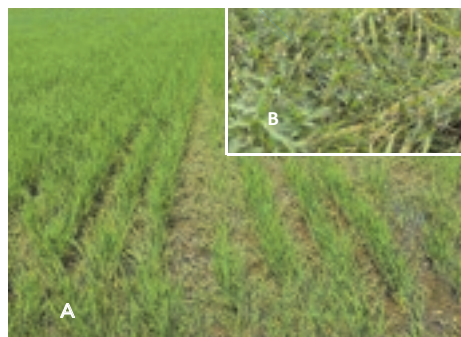


図-2 イボクサの多発した水田
A：分げつ期のイネ条間で繁茂・秋田県南部、
B：乾田直播水田で成熟期のイネに斜上・茨城県西部

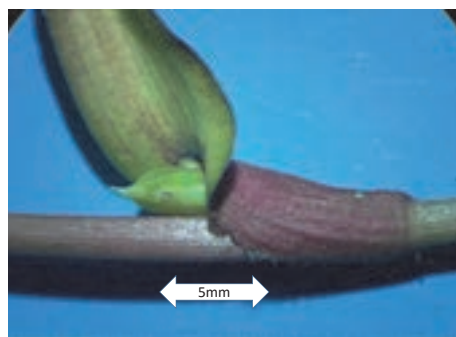


図-3 和名の原型：葉鞘内部で結実し、「メイボ（眼病のモノモライ）」を思わせるイボクサの果実

草木落葉籠（ソノハ）

疣取り醫者イラズ：・・・つゆくさ科ノ野外湿地生ノ一年草ニいぼくさと云フ者ガアルガ今之レヲ其名カラ見テ或ハ疣取りニ為ハセヌカト、書イタモノヲ捜シテモ其事ハ見當ラナイ（身体ノ水気が引クカラみずひきダノ、痛ミガトレルカラいたどりダノト云フヤウニ近頃ノ人ガヨイ加減ナ想像デ軽々に書イタモノハ別トシテ）是レハ或ハ其橢圓形ヲ成セル實ヲ疣ニ見立テタ和名カモ知レナイト思フ
イボクサの和名から「疣取り」の薬効を期待する方は近年にもいらして、新潟県で以下の経験が語られた（新潟日報社編 にいがた・山野植物ノート、1978）。

ツユクサ科の水っぱい草だ。部落の○○○○老が「ツルナギって草は、やつこい草だども、どこまでも向こうへ伸びていつちやう。行った先からまた根を出してはびこって、悪い草だ」といっているようにツルナギの方言名がある。（中略）

「和名ハ此草疣（いぼ）ニ伝フレバ之ヲ去ルト云フヨリ名ク、故ニイボトリグサト云フ」と牧野日本植物図鑑にあるが、私も何年来、右手にイボがいくつもできて見苦しいので、この草の汁をつけてみたが効果はなかった。そして最近いつの間にか、イボは自然になくなっていった。

イボクサの名は江戸時代から使われており、幕末の著名な本草学者小野蘭山は「重訂 本草綱目啓蒙、1803 頃（復刻 日本科学古典全書 9 1978）」で次のように述べた。

〔註〕水葉竹 イボグサ メイボグサ 越前 イボトリグサ 同上水草なり、溝瀆及池澤邊に多し、圓莖地にひく、葉は鴨跖（おおばな）草葉より細長節に互生す。莖葉ともに黄緑色、夏月枝梢ごとに一花をひらく、三辨にして淡紫色澤瀉（さしをもたか）の花に似たり、大き二分許。

北陸地方の越前での「メイボグサ」の「メイボ」は、「（目疣の意）麦粒腫。ものもらい。鳥取・徳島県祖谷地方・高知・大分。（東條編 全国方言辞典、1978 版）」だそうで、「葉鞘に包まれてプックリした果実（図-3）をものもらいに見立てた」のが和名の原型と思う。

学名の種形容語である keisak については、牧野先生も 1910 年の記事で困惑された（植物集説 上、1925）。

植物評記（三）：水傍ニ生ズル一年生草本ニシテ往々閉花ヲ生ズ本種の学名ヲ *Aneilema Keisak* Hassk. ト云フ、其種名ナルハ元来日本

名ナルガ或ハ慶作トデモ言フベキ人名ヨリ出デシカ、今之ヲ明カニスルコト能ハズ

植物学者の桧山庫三先生は、前川文夫先生の説（出典不詳）に同意して、愛媛県出身の幕末の蘭学者でシーボルト事件に連座した「二宮敬作」について以下のように記した（野草 18-1, 18-3, 1952）。

ボタニカル ノート（12）：107. Keisak と Otaksa

イボクサの学名の示種名 Keisak は二宮敬作であろうとの説は成程と思う。（中略）尚二宮敬作と云えばシーボルトが日本を追われて帰国する時に其扇とおいねを小舟に乗せて彼女らを蘭船上の S 氏との袂別の機会を作ったあの敬作である。（後略）

ボタニカル ノート（14）：121. 再び Keisak について

Keisak (*A. japonica* の異名) の Keisak は草名でなく人名で二宮敬作のことであろうと前川文夫氏が云われたことについて前に一寸書いておいたが、これについて Sieb. et Zucc. の日本植物志に二宮敬作を Kesak と記しているのに気づいたから追記する。Keisak と Kesak 同じ人と見るに少しも差支はない。S 氏はトサミズキとヒウガミズキの條下に、他にわが忠実なる弟子の Kesak 氏が葉形や果実の大変異なった九州の高山に野生する第三の種を見つけ出して来た。われわれはこの熱心なる植物学者の名を記念してこの植物を *Corylus kesakii* と命ずることができようとしている。S 氏がこのような書き方をする門人の Kesak は二宮敬作以外には考えられない。（後略）

シーボルトが日本から持ち帰った植物標本類を、オランダの国立植物標本館で詳細に調べた熊本大学理学部の山口隆男氏は、その中に「門人の二宮敬作から貰った標本」が 3 点あり、そのうち一つには「Kesak」とのシーボルトの筆跡があると指摘した（シーボルトはどのようにして植物標本を収集したのか CALANUS 特別号 5, 2003）。そうだとすると、1870 年にイボクサをツユクサ科の *Aneilema* 属に位置付けて *A. keisak* の学名を定めたドイツの植物学者 J. C. Hasskarl は「敬作」のスペルをどこから得たのであろうか？

「イボクサは（中略）、一晩のうちにどんどん伸びて田んぼに入りこむところから、夜這いになぞらえてヨバイグサ、またはヨベグサといわれております。伸びすぎなければちよつと観葉植物にもなるところです（更級 水戸市の動植物方言、1986）。」の程度でおとなしくして欲しい。

■協会だより

■試験成績検討会（リモート開催）

- 2021年度リンゴ・落葉果樹関係除草剤・生育調節剤試験成績検討会

日時：2022年1月31日（月） 13:00～17:00

新型コロナウイルス感染拡大防止対策として、Web会議形式にて開催いたします。

なお、通信障害リスクの軽減及び会議中の煩雑さ回避のため、参加人数は必要最低限に行います。

■人事異動

2021年12月1日付

任 研究所（技術顧問） 石川 雅章

■研究会等のお知らせ

- 2021年度 関東雑草研究会『オンライン研究会』

主催：関東雑草研究会

日時：2021年12月24日（金）13:30～16:00

オンライン開催

1人15分～20分での研究発表会を予定

参加費：無料

参加申込み：2021年12月20日（月）までに参加申込票のメール添付にて申込み

参加申込票は関東雑草研究会ホームページに掲載されています。

問い合わせ：関東雑草研究会幹事 松嶋 賢一

E-mail：k4matsus@nodai.ac.jp

- 日本雑草学会第61回大会

主催：日本雑草学会

期日：2022年3月29日（火）・30日（水）

オンライン開催（Zoom）

大会運営委員会：

大会運営委員長

小荒井 晃（農研機構 植物防疫研究部門）

大会幹事

嶺田 拓也（農研機構 農村工学研究部門）

本部：〒305-8604 茨城県つくば市観音台3-1-3 農研機構
植物防疫研究部内

大会案内ウェブサイト：<https://wssj.jp/conference/>

一般講演申込み：オンライン大会登録受付システムより
1月10日（月・祝）までに申込み（詳細
は大会案内ウェブサイトを参照のこと）

参加費：講演会参加費3,000円（学生：1,000円）

講演要旨費2,000円（学生：1,000円）

参加申込み：オンライン大会登録受付システムより2月
25日（金）までに申込み

参加費払い込み：

講演会参加費と講演要旨費を2月25日（金）までに振込み
（振込先詳細は後日、大会案内ウェブサイトにて通知）

問い合わせ：日本雑草学会第61回大会運営委員会

E-mail：conf2022@wssj.jp

植調第55巻 第9号

■発行 2021年11月●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 大谷 敏郎

■印刷 (有)ネットワン

© Japan Association for Advancement of Phyto-Regulators (JAPR) 2016
掲載記事・論文の無断転載および複写を禁止します。転載を希望される場合は当協会宛にお知らせ願います。

取 扱 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」

アシュラ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ/400FG (ベンゾビスシクロン)
 ウィードコア1キロ粒剤 (ベンゾビスシクロン)
 ダンクショットフロアブル (ベンゾビスシクロン/カフェンストロール)
 天空1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ/エアー粒剤 (ベンゾビスシクロン)
 パピリカ1キロ粒剤/フロアブル (ベンゾビスシクロン/テニルクロール)
 イザナギ1キロ粒剤/フロアブル (ベンゾビスシクロン)
 ゲバード1キロ粒剤/ジャンボ/エアー粒剤 (ベンゾビスシクロン/ダイムロン)
 ホットコンビ200粒剤/フロアブル/ジャンボ (ベンゾビスシクロン/テニルクロール)
 レプラス1キロ粒剤/ジャンボ/エアー粒剤 (ダイムロン)
 サスケ粒剤200/サスケ-ラジカルジャンボ/レオンジャンボパワー
 (カフェンストロール/ダイムロン/ベンゾビスシクロン)
 ジカマック500グラム粒剤 (ベンゾビスシクロン)
 ツルギ250粒剤/フロアブル/ジャンボ (ベンゾビスシクロン)
 モーレツ1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ (ベンゾビスシクロン)
 アネシス1キロ粒剤 (ベンゾビスシクロン)
 ジャイロ1キロ粒剤/フロアブル (ベンゾビスシクロン)
 テッケン/ニトウリュウ1キロ粒剤/ジャンボ (ベンゾビスシクロン)
 イネヒーロー1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ (ダイムロン)
 ベンケイ1キロ粒剤/豆つぶ250/ジャンボ (ベンゾビスシクロン)
 銀河1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ (ダイムロン)
 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)



「ベンゾビスシクロン」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！

アールタイプ/シュナイデン (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)	スマート (1キロ粒剤/フロアブル)
イッテツ (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)	ダブルスターSB (1キロ粒剤/ジャンボ/顆粒)
イネキング/クサバルカン (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)	タンボエース (1キロ粒剤/ジャンボ/スカイ500グラム粒剤)
ウエス (フロアブル)	トビキリ (ジャンボ)
オークス (フロアブル)	ナギナタ (1キロ粒剤/豆つぶ250/ジャンボ)
カービー (1キロ粒剤)	ハーディ1キロ粒剤
キクトモ (1キロ粒剤)	ハイカット/サンパンチ1キロ粒剤
クサトリーBSX (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)	半蔵1キロ粒剤
クサビ (フロアブル)	フォーカスショットジャンボ/ブレスサフロアブル
サンシャイン (フロアブル)	ブルゼータ (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)
忍 (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)	フルイニング (ジャンボ/スカイ500グラム粒剤)
ジャイブ (スカイ500グラム粒剤)	プレキープ (1キロ粒剤/フロアブル)
シリウスエグザ (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ/顆粒)	ピラクロエース/カリュード (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)
シリウスターボ (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)	ライジンパワー (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)
シロノック (1キロ粒剤/フロアブル/ジャンボ)	



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

<https://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、新梢管理の省力に

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。

－8葉期まで使用できます－

たまねぎ・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
(他40作物以上に登録)

生育期処理 **ナブ[®]乳剤**
除草剤 (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

－たまねぎは2回まで使用できます－

ホーネスト[®] 乳剤
(テプラロキシジム)

強さと、優しさで守る！
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 <https://www.nippon-soda.co.jp/nougyo/>

これはなんだろう？

**みんな農家さんさ
レイミーが
お手伝い！**

あれは
去年どこの畑に出たんだっけ？

スマートフォン用アプリ
レイミーのAI病害虫雑草診断

無料！
通信料を除く

農作物に被害を及ぼす病害虫や雑草を写真からAIが診断し、
有効な薬剤情報を提供する、スマートフォン用の防除支援ツールです。

対応作物

水稲

キャベツ

レタス

はくさい

ブロッコリー

ねぎ

※スマホ画面は開発中のもののため実際と異なる場合があります

アプリのダウンロードはこちら

日本農業ホームページから
日本農業 検索

日本農業株式会社

■本アプリケーションで使用されているAI診断学習モデルは(株)NTTデータCCSと日本農業(株)の共同開発です。
■本システムは農林水産省の農業界と経済界の連携による生産性向上モデル農業確立実証事業「防除支援システム研究会(H30～R1)」の成果を社会実装したものです。

SUSTAINABLE GOALS

日本農業株式会社は持続可能な開発目標(SDGs)を支援しています

エフィーダ含有除草剤ラインアップ

皇帝の品格。
エンペラー®

移植も直播も飼料稲にも。高い安全性。

ベルーガ®

水田除草の未来を切り拓く。

アバンティ®

除草効果優先、使いやすさ優先。

プライオリティ®

この除草剤、ベッカク。

ベッカク®

●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。●防除日誌を記憶しましょう。



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 TEL.03-3822-5036
ホームページ <https://www.kumiai-chem.co.jp>

水田除草に、新たな風。

新規有効成分エフィーダ®とは

新しい成分「エフィーダ®」配合/水稲用除草剤シリーズ

白化作用を示し、SU剤抵抗性雑草を含めた幅広い雑草に優れた効果があります。

飼料用イネや多収米にも品種を問わず使用できます。

新しい水稲用除草剤をぜひお試しください。

©はクミアイ化学工業(株)の登録商標

豊かな稔りに貢献する 石原の水稲用除草剤

ISHIHARA
BIO
SCIENCE

湛水直播の除草場面で大活躍！

非SU系水稲用除草剤

ブレイク® 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！

ノビエ3.5葉期、高葉齢のSU抵抗性雑草にも優れた効き目

セーフ® MX 1キロ粒剤 / ジャンボ®

フルパグ® MX 1キロ粒剤 / ジャンボ®

スガダ® A 1キロ粒剤

ヒエクッパ® A 1キロ粒剤

フルチャージ® ジャンボ®

フルニンガ® ジャンボ®

タイズドリ® 1キロ粒剤

乾田直播専用 **ハードパンチ**® DF



石原バイオサイエンスの
ホームページはこちら▶



●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。

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
<https://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。

〒103-6020 東京都中央区日本橋2丁目7番1号 お客様相談室 0570-058-669 農業支援サイト  農力 <https://www.i-nouryoku.com>

●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・空容器は廃棄等に放置せず適切に処理してください。



大粒のあぐり、まっくらぐりへ
sco GROUP

 住友化学

大好評の除草剤ラインナップ

- 新登場!**
ゼータジャガー 1キロ粒剤
シヤンボ フロアフル
- 新登場!**
バットウZ 1キロ粒剤
フロアフル シヤンボ
- 新登場!**
ゼータプラス 1キロ粒剤
シヤンボ フロアフル
- マスラオ** 1キロ粒剤
シヤンボ フロアフル
- ゼータタイガー** 1キロ粒剤
シヤンボ フロアフル 300Fg
- ズエモン** 1キロ粒剤
シヤンボ フロアフル
- メガゼータ** 1キロ粒剤
シヤンボ フロアフル 400Fg
- オサキニ** 1キロ粒剤
- 忍** 1キロ粒剤
シヤンボ フロアフル
- イッテツ** 1キロ粒剤
シヤンボ フロアフル
- ドニチS** 1キロ粒剤

農耕地から緑地管理まで
雑草防除に貢献します。

畑作向け除草剤

アタックショット 乳剤 **ムギレンジャー** 乳剤
丸和 **ロックス**®

果樹向け除草剤

シンバー® **リバー**®

芝生向け除草剤

アトラクティブ® **ユニホップ**®
サベルDE ハレイDE

緑地管理用除草剤

ハイバーX® 粒剤 **パワーボンバー**®

除草剤専用展着剤

サファントWK 丸和 **サファント30**

MBC 丸和バイオケミカル株式会社

〒101-0041 東京都千代田区神田須田町2-5-2
☎03-5296-2311 <http://www.mbc-g.co.jp/>

第55巻 第9号 目次

- 1 巻頭言 現代の外来生物の問題について考える
渡辺 賢
- 2 都市と農地における雑草の急速な進化と防除への影響
深野 祐也
- 5 〔田畑の草種〕 青浮草(アオウキクサ)
須藤 健一
- 6 作物における気候変動の影響と適応技術
杉浦 俊彦
- 11 細胞膜プロトンポンプの過剰発現は養分吸収と
光合成を同時に促進することでイネの収量を増加させる
木下 俊則
- 15 ストリゴラクトンの生合成経路の解明と応用
若林 孝俊・杉本 幸裕
- 20 〔統計データから〕 2020年版 農業法人白書より
経営規模と経営の多角化
経営課題とスマート農業技術
- 21 〔緒(いとぐち)〕 No.3 植物はどのようにして除草剤に耐性を持つのか?
與語 靖洋
- 23 〔判定結果〕 2020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
- 26 〔連載〕 雑草のよもやま 第26回
北海道内を北上中、種形容語に幕末の動乱を背負う水田の問題雑草 イボクサ
森田 弘彦
- 28 広場

No.80

表紙写真 〔アオウキクサ〕



北海道～九州の水田やため池などに生育し、水田ではウキクサとともにもっとも普通で両者は混生している。3個の葉状体はつながって1つの個体に見える。葉状体は黄色く、葉質は薄く3脈が見える。裏面は淡褐色。根は1本、長さ5cm以下。(写真は©浅井元朗, ©全農教)



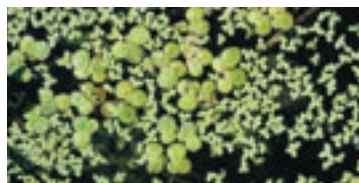
群生するアオウキクサ。



葉状体。長さ3～5mm、幅2～4mm。



葉状体裏面。淡褐色。1本の糸状根をもつ。



アオウキクサとウキクサの混生。