

# 記 録

|       |                             |
|-------|-----------------------------|
| 文書番号  | SCJ第23期 290830-23421200-018 |
| 委員会等名 | 日本学術会議農学委員会植物保護科学分科会        |
| 標題    | 生態系サービスと農業生産                |
| 作成日   | 平成29年（2017年）8月30日           |

※ 本資料は、日本学術会議会則第二条に定める意思の表出ではない。掲載されたデータ等には、確認を要するものが含まれる可能性がある。

# 記録

「 生態系サービスと農業生産 」

平成29年（2017年）8月30日

日本学術会議

農学委員会 植物保護科学分科会

日本学術会議農学委員会植物保護科学分科会

|      |               |                            |
|------|---------------|----------------------------|
| 委員長  | 上田 一郎 (第二部会員) | 北海道科学技術総合振興センター<br>シニアフェロー |
| 副委員長 | 松本 宏 (連携会員)   | 筑波大学生命環境系教授・系長             |
| 幹事   | 夏秋 啓子 (連携会員)  | 東京農業大学副学長                  |
|      | 嶋田 透 (第二部会員)  | 東京大学大学院農学生命科学研究科教授         |
|      | 青野 光子 (連携会員)  | 国立環境研究所主任研究員               |
|      | 小野 正人 (連携会員)  | 玉川大学農学部生物資源科学科教授・農学部長      |
|      | 佐藤 文彦 (連携会員)  | 京都大学大学院生命科学研究科教授           |
|      | 白石 友紀 (連携会員)  | 岡山県農林水産センター生物科学研究所所長       |
|      | 多田内 修 (連携会員)  | 九州大学大学院理学研究科特任教授・名誉教授      |
|      | 藤崎 憲治 (連携会員)  | 京都大学名誉教授                   |

本記録の作成に当たり下記の方々や学会のご協力をいただきました。記して感謝いたします。

中静 透 東北大学大学院生命科学研究科教授・総合地球環境学研究所教授  
佐藤 智 山形大学農学部国際自然共生型水田研究所准教授  
嶺田 拓也 農業・食品産業技術研究総合研究機構  
農村工学研究部門上級研究員  
高橋 英樹 東北大学大学院農学研究科教授  
秋山 康紀 大阪府立大学大学院生命環境科学研究科教授  
梅村 賢司 Meiji Seika ファルマ (株) 生物産業研究所室長

日本植物病理学会  
日本応用動物昆虫学会  
日本農薬学会  
植物化学調節学会  
日本雑草学会

## 目次

はじめに

- I 生物多様性は生態系サービスとどう関わっているか
- II 日本の農村・農業・農法にみる雑草植生とのつきあい方
- III 生態系サービスと水稻栽培
- IV イネ有機育苗培土における微生物叢のロバストネスと苗病害抑制現象
- V プラントアクチベーター(抵抗性誘導剤)による病害防除の現状と生態系への影響
- VI ストリゴラクトン生合成調節によるアーバスキュラー菌根共生制御の可能性

参考資料

## はじめに

第 21 期日本学術会議農学委員会植物保護科学分科会(上野民夫委員長)の提言「植物保護科学の展望-農業生産の向上と生物多様性-」の中に、「人口増加に対する食料の安定供給のために食料生産の拡大は喫緊の課題である。世界における今後の耕地面積の拡大がそれほど期待できない現状にあって、第二の緑の革命による増収に期待が寄せられている。人類の存続基盤を確保して持続的な農業生産を達成するには、生態系の破壊をもたらしてきた 20 世紀型の現代農業に反省を加えて検証し、自然と調和した新たな農業生産体系を確立する必要がある。そのなかにあつて、農産物の安定生産と安全な食料供給のための植物保護の科学的基盤を担保する植物保護科学の領域には、食料の飛躍的な収穫向上を期待する第二の緑の革命とともに多様な生物資源を維持できる人類と自然との共生のための学術基盤の構築が期待されている。」と提言に至った背景が述べられています。

22 期～23 期では、この提言を引き継いで活動してきました。ここでいう 20 世紀型農業とは、化学肥料や化学農薬を利用と作物の品種改良が一体となり、さらに農業の大規模化に進み、飛躍的な食料の増産を成し遂げたことを指し、これの「反省」とは、大規模近代農業が発達する中で、化学農薬や化学肥料の弊害が指摘され、持続可能性が大きな問題となってきたことです(1)。これから脱却した持続可能な農業を作り、同時に今まで以上に食料を安定供給することは容易ではなく、まだまだ道半ばであり、実はここに大きなジレンマが潜んでいます。すなわち、2050年には、人口が97億人を超えると予想されており(2)、食料の増産と安定供給が要請されている一方で、従来の20世紀型農業から脱却した新たな形を模索しなければなりません(3)。今後もこの課題を解決すべく絶えず努力を重ねてゆく必要があります。

これまでは、主に技術革新を中心として、この課題について議論してきました。こうした新たな技術革新と同時に、生態系サービスの視点を持つことは、今後の持続可能な農業を模索する中で重要なことです。2016年12月3日に植物保護科学分科会では、「生態系サービスと農業生産」と題してシンポジウムを行いました。この記録は、公開シンポジウムの講演を踏まえてまとめたものです。

---

(1) D. Tilman et al. (2002) Nature 418:671-677.

(2) <https://esa.un.org/unpd/wpp/>

(3) R. J. Cook et al. (1995) BioScience 45:354-357.

## I 生物多様性は生態系サービスとどう関わっているか

中静 透

(東北大学大学院生命科学研究科・総合地球環境学研究所)

### 1. はじめに

生態系サービスは、生態系が人間に与える利益（非金銭的なものも含む）を指し、供給、調節、文化の各サービスと、それらを支える基盤サービスに分類されることが多い。農林水産生態系も対象として考えられているので、本来の目的である食料や木材の供給も供給サービスに含まれるが、近年の議論で強調されるのは、本来の目的以外のサービスであり、これまで農林水産生態系の持つ「多面的機能」として考えられてきたものには他ならない。

生態系サービスの多面性を考えるうえでカギとなるのが生物多様性であるが、生物多様性が果たす役割の重要性は、それぞれの生態系サービスによって異なっている。ここでは、生物多様性と生態系サービスの関係について概説し、とくに農林業生態系で生物多様性がかかわる生物プロセスの調節サービスについて述べてみたい。

### 2. 生態系サービスと生物多様性

供給サービスに関係する生態系全体の生産速度は生物多様性（構成する植物の種数）が高いほど増加すると言われているが、その傾向は種数がそれほど多くなくても頭打ちとなる。また、単一の生産物（たとえば、米とか木材）の生産を短期的に最大化する場合には、生物多様性はあまり役割を持たず、むしろ経済的に有利な種や品種を集約的に管理する方が利益は大きくなる。しかし、多様な生産物（化学物質など）を期待する場合には、生物多様性が重要な役割を果たす。

調節サービスについても、生態系を構成する種の多様性が高いとその効果は増加するといわれているものの、その効果はやはり種数があまり多くないところで頭打ちとなる。生物多様性が重要なのは、リスク回避や生物制御などの生態系サービスである。単一の生物や品種の大量栽培は短期的な生産効率は高いが、気象災害や病気の発生などのリスクは高くなる。また、送粉サービスのように、そのサービスを果たす生物の生息環境を保たないと受けられないサービスもある。

文化サービスに関しては、地域固有の文化、人間の健康や教育、バイオミメティクスなど、生物多様性は広く重要な役割を果たしている。この場合は、生態系の構成種の多様性というより、地域に固有な生物や、ユニークな進化をした生物が重要である。

### 3. 生態系サービスの定量化と経済評価

食料や木材などの材料を除き、こうした生態系サービスの多くはこれまで経済的に評価されないものが多かった。しかし、2000年代に入って、これらを定量化し経済評価しようとする試みが急増している。生態系サービスのもつ経済的価値も考慮すると、現在の土地利用や農林水産業よりも社会全体として利益が大きく、より持続性の高い手法が示唆される場合がある。こうした生態系サービスに対する支払制度を考えることで、生物多様性や生態系サービスの保全を勧めようとする議論もある。また、企業活動についても、製品のライフサイクル全体で生物多様性や生態系サービスに与える負荷を見直し、そのリスクを評価するという動きが広がっている。そうしたリスクを企業として把握しているか、対策を持っているかが株式市場に公開され、それによって投資家の行動を左右するシステムも提案されている。

### 4. 農業として生態系サービスを考える

農業と生態系サービスを考える場合に、重要な視点が2つあると考える。まず、農業生態系がもつ生産以外の多面的機能としての重要性を考えるという点、それから生物的制御サービスの面から農業生態系を考えるという点である。

日本学術会議でも、2001年に農業生態系の多面的機能を経済評価している。例えば、農業生態系がもつ洪水防止機能（調節サービス）は3兆5千億円／年、河川流況調節機能（調節サービス）は1兆5千億円、保健休養・やすらぎ機能（文化サービス）は2兆4千億円／年などと評価されており、農業が単に食料生産だけでなく、広く社会的な価値をもつことが示されている。農業生態系のもつ生態系サービスを維持するコストは農産物の価格に反映されにくいため、補助金などで考えていこうとする動きもある。

一方、農業生産の生物制御問題も重要な側面を持っている。果実が利用される作物の中には花粉媒介をする生物に対して依存するものが多い。これまで、こうした花粉媒介生物は野生で十分豊富に生息していて、それをコストなしに利用していると考えられてきたが、農業の大規模化や集約化、単純化などで、こうした生物の生息環境が失われている面がある。実際大規模な果樹栽培やハウス栽培などでは、野生の生物の花粉媒介が期待できないので、人工的に繁殖させた花粉媒介者を利用している。

一方、特定の野生生物の個体数が増えて、さまざまな問題を引き起こすディスプレイサービスも顕著になっている。近年、ニホンジカ、イノシシ、サル、カワウなどが農林水産業に与える被害が増加し、その対策に大きなコストが支払われている。また、上述の花粉媒介者として導入された外来のハナバチも周辺の生態系に重大な影響を与えていることが問題となっている。さらには、マツやナラなどを枯死させる病気の蔓延、鳥インフ

ルエンザ、人獣共通感染症の増加などは、さまざまなリスクを社会にもたらしている。こうしたディスプレイサービスの多くは、人間の土地利用や農林業のやり方、河川管理などの影響が大きいのではないかとされている。

単一の種、あるいは品種を集約的で大量に栽培・飼育することは、特定の目的をもった生物生産には（短期的には）効率的と言えるが、その一方で、自然のあるいは伝統的な農業ではありえなかった状況を作り出し、そのことが予期しない生物の増殖を招く。自然の生態系であれば、そうした大発生は起こりにくいか、あるいは発生しても終息にむかうメカニズムが備わっており、こうしたリスク回避が生態系サービスとなっている。しかし、近年の集約的システムではこのようなメカニズムが弱く、そのことがこうしたディスプレイサービスの大きな背景となっているといえるだろう。

## 5. おわりに

生物多様性や生態系サービスを考えることは、農業生態系を含む生態系の多面的な利用を考えることだと思う。目的とする生産物の生産以外でも農業生態系が人間社会にもたらしている利益は大きいですが、その管理コストは生産物の価格には十分反映されていない。一方、最近の新しい土地利用や農林業の方法によって、ディスプレイサービスが拡大している。

個人的には、こうした問題点に対して個別的に対応するには限界があるし、そうした対応は新たな問題点を起こしかねない。短期的な効率は落ちるが、多面的なサービスを持続的に利用するという発想や技術、そうしたことに対する価値評価、コストの負担システムなどに関する研究が必要と考える。



## II 日本の農村・農業・農法にみる雑草植生とのつきあい方

嶺田拓也

(農業・食品産業技術研究総合研究機構 農村工学研究部門)

### 1. 雑草植生とは

「雑草」の定義はさまざまであり、広辞苑には「(つまらぬ/じゃまな) 名前のわからない雑多な草」とある。農学的には「農耕地で人間の営んでいる経済行為に相反し、直接または間接に作物を害して生産を減少させ、農耕地の経済価値を低下させる作物以外の草本(荒井 1961)」が一般的だろう。生態学的には「耕作地などを含め、絶えず攪乱され不規則に変化しやすい、極めて不安定な環境に生活する一群の植物(河野 1975)」などで表されるだろうか。本稿では、人間の生活圏内に自生し人間活動に影響したり影響を受けたりしている植物群を雑草植生として幅広くとらえたい。そのような目で眺めるとモンスーンアジアに位置する日本の農村で見られる植生のほとんどは雑草植生であり、永続的に除草・抑草しなければ「作物の一人勝ち」の状態とならないのが耕地といえよう。しかし、作物と異なり手をかけずとも勝手に生えてくる雑草植生に対して、これまでさまざまなつきあい方が存在してきたと考えられる。本稿では、かつての農村や農業、農法で見られてきた雑草植生とのつきあい方をいくつか紹介するとともに、最近の有機農業などにみられる雑草植生とのつきあい方についても触れたい。

### 2. 雑草植生をどのようにとらえてきたか

作物の多くが居住環境付近に生息していた植物起源であることが知られている(Hawkes 1983)。すなわち多くの作物が人間活動の近くに存在していた。従って栽培技術が不安定で耕地内で目的の作物以外の植物も多く存在していた頃には主目的以外の近隣植物も利用せざるを得なかったと推察される。中国起源といわれ、平安時代頃に伝わった「春の七草」もそのような植物であったと考えられる。七草の筆頭セリは日本で最も古い野菜であり、今も水田内やその周辺湿地に見られるなど七草はすべて田や畑にみられるものである。七草に栽培作物のスズナ(蕪菁)やスズシロ(大根)が含まれているのもかつては作物と雑草の垣根が低かった証左ではないだろうか。七草にはいずれも鉄分やビタミン類が多く含まれ、野菜の少ない時期の貴重な栄養源であった(表1)。Baker(1974)は雑草的植物が有する個体レベルでの頑強さと個体群レベルでの持続性に関する特質をまとめている。

表 1. 春の七草に含まれている主な成分と薬効

| 七 草                | 生育環境  | 主な栄養分   | 薬効                         |
|--------------------|-------|---|----------------------------|
| セリ                 | 田・畦   | ビタミンA, B <sub>2</sub> , カルシウム, 鉄分                         | 食欲増進, 解熱, 神経痛, リューマチ, 黄疸など |
| ナズナ                | 田・畦・畑 | ビタミンA, B <sub>1</sub> , ビタミンB <sub>2</sub> , カルシウム, 鉄分 など | 利尿, 解熱, 止血作用が              |
| ハハコグサ              | 田・畦・畑 | タンパク質, カルシウム, 鉄分など  | 咳止め, 痰切り, 喘息など             |
| ハコベ<br>(はこべら)      | 畦・畑   | タンパク質, 鉄分   | 炎症緩和, 湿疹, 歯槽膿漏, 歯痛, 慢性胃炎など |
| コオニタビラコ<br>(ほとけのざ) | 田・畦   | ビタミンC, P, ルチン, カリウム, カルシウム, ケイ酸, 抗酸化物質                    | 動脈硬化予防                     |
| カブ<br>(すずな)        | 畑     | ビタミンC, カロテン, ジアスターゼ など                                    | 整腸, 解熱など                   |
| ダイコン<br>(すずしろ)     | 畑     | ビタミンC, カロテン, ジアスターゼ など                                    | 整腸, 解熱など                   |

雑草植生の特徴は、環境変動に対する耐性ともつながり、たとえば、江戸時代中期の米沢藩主上杉鷹山は飢饉時の救荒植物のリストをまとめているが、紹介されている 144 種のうち 84 種は耕地内やその周辺で見られる、いわゆる「雑草」である。また畦畔植生は飼料として日常的に利用され、役畜の貴重な餌資源であった。身近な草は草肥として肥料としても利用され、各地で雑草植生の「刈敷」や「すき込み」が日常的に行われていた。おそらくこの時代には明確に「雑草」という概念はなく「田の草」、「畑くさ」と生育場所で表現され、たとえ作物と競合種であっても敵対的な関係だけでなく別な価値ももたらす二面性を持って扱われたと考えられる。これは「雑草」という言葉が広く使われ出した明治期以降も同様で、さまざまな雑草の利用例を具体的に示した牧野富太郎による「雑草の研究と其利用」(1919)にも引き継がれている。

### 3. 雑草植生に対するとらえ方の変容

耕地内では目的とする作物の生育に干渉し収量や作業性を低下させることが多いため、雑草植生に対し除草や抑草が行われてきた。一方、戦前ごろまでは雑草植生は飼料や肥料などの側面も併せ持っていたため、耕地内の雑草といえども一律に排除されることは少なかったと考えられる。農地周辺の雑草植生はさまざまな用途で暮らしの中で必要となる場面が多かった。しかし、海外貿易による大量消費社会が日本に押し寄せた戦

後の生活革命（国立民族博物館編 2010）が雑草植生と暮らしの関係性を断絶させてしまった。この断絶によって“雑多な草”だけけれどもそれぞれの用途があった“ただならぬ草”が、名前もわからず邪魔でしかない“雑草”に変容してしまったと捉えてもよいだろう。耕地内でも強力な除草ツールである除草剤の普及、生産性を短期間に飛躍的に向上させる施肥技術などが普及し、耕地内のモノカルチャーが進行し、雑草植生=害をもたらすもの、という価値観が固定化された。

#### 4. 雑草植生の再評価と関係の再構築に向けて

環境保全型農業の指向が高まる中、耕地内でもモノカルチャーではなくカバークロップ用の植生を利用した土壌中への有機物還元や雑草抑制技術の研究も多くなされるようになった（小松崎 2010）。また、内部循環機能を活かし、より低投入の生産体系を目指す有機農業や自然農法では、農地内の雑草植生の積極的な利用が模索されてきた。たとえば、外部からの堆肥投入も避けている自然農法のグループに雑草植生の利用を尋ねたアンケートでは、全回答 149 件のうち、約 80%で「刈敷」資材としての圃場内および圃場周辺の雑草植生を活用していた（嶺田 2015）。特に有機農法や自然農法で採用されている不耕起・自然草生（圃場を耕さずにもしくは最低限の耕起にとどめ、雑草植生をそのまま借り倒したり押し倒したりして播種や定植を行う）では、雑草草生による植物バイオマスの供給により土壌中の炭素蓄積量が増加し、また雑草植生が圃場面に通年にわたり維持されることによりミミズなどの土壌生物のニッチが確保され、土壌中での物質循環に貢献している（小松崎ら 2012）。不耕起・雑草草生の圃場ではミミズ糞を通じて可給態リンも増加することも報告されている（三浦ら 2010）。近年、農業が生物多様性に依存する生態系サービスに支えられてきていることが明らかになりつつあり、特に土壌の生物多様性が高まると窒素の無機化などの物質循環機能が高まることが多くの研究で確認されている（Hunt et al. 1987 など）。土壌の生物多様性の増進には土壌をなるべく攪乱しないことが重要であるが、雑草植生を含めて地上部植生の存在も生態系サービスの発揮に貢献する。また、不耕起ではないものの通路幅を広くとった露地トマトの有機栽培では、畝間や畦畔の雑草を残したままの草生管理を行うことで害虫のアブラムシ類の密度が慣行栽培よりも高くなったが、カゲロウ類やテントウムシ類、ヒラタアブ類などのアブラムシの天敵の密度も高くなり、殺虫剤を 11 回散布した慣行区とトマトの被害率に変わりがないことが報告され（赤池ら 2013）、メヒシバやホソアオゲイトウなど 1 年生中心の雑草植生が益虫のバンカープランツとして機能していることが示唆された。

一方、農地周辺など農村内の雑草植生との関係を再構築するためには、目には映るが

意識に入らない“雑草”の存在を認識してもらうことが最初の一步となる。最近各地で行われている農家を主体とした「生きもの調査」などがその役割を担うと考えられる（嶺田ら 2008、2010）。身近な雑草植生にまず「気づき」、観察によって「理解」が促進され新たな価値形成や農法が展開されることが期待される（図1）。また「生きもの調査」は健全に生態系サービスが発揮されるためのモニタリングにもつながる。自然農法田で行われた「生きもの調査」では、イトトリゲモなどの絶滅危惧種が確認されたと同時に、農業の持続性を脅かす新たな外来種も発見された（嶺田 2015）。

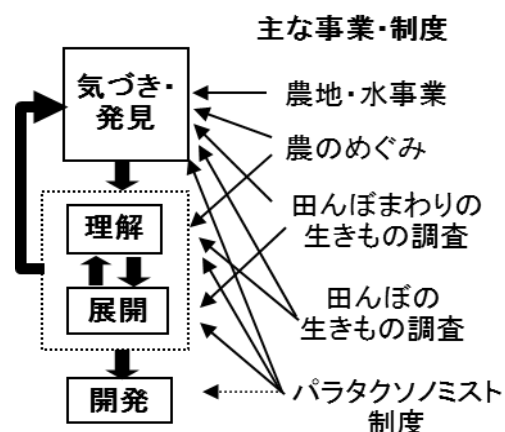


図1. 農生態系の生物相

現在、生態系サービスという新たな概念で農村や耕地内の雑草植生が再評価されようとしている。しかし、農村部では「生物多様性」という用語ですら十分に浸透しているとは言い難い。耕地内では食料供給サービス、耕地外では景観資源などとトレードオフとなる場合も多い雑草植生であるが、農業生態系の一員としてその有する機能を十分発揮させるための根拠となるエビデンスと具体的な技術の開発が求められている。

#### 引用文献

- 赤池一彦・國友義博・上野直也・平林正光・濱野周泰. 2013. 有機農業研究 5(2) 26-36.
- 荒井正雄 (1961) 関東東山農試研報 19、106-122.
- H. G. Baker (1974) Ann. Rev. Ecol. Syst. 5:1-24.
- J. G. Hawkes (1983) The Diversity of crop Plants. Harvard University Press, Cambridge.
- H. W. Hunt et al. (1987) Biol. Fert. Soils 3:57-68.
- 河野昭一 (1975) 雑草研究 20(4)、145-149.
- 国立歴史民俗博物館編. 高度経済成長と生活革命. (2010) 吉川弘文館.
- 小松崎将一 (2010) 有機農業研究 2(1)、11-23.
- 小松崎将一・山下幸祐・竹崎善政・嶺田拓也・金子信博・中島紀一・太田寛行 (2012) 有機農業研究, 4(1)、53-66.
- 牧野富太郎, 入江弥太郎 (1919) 白水社
- 三浦季子・金子信博・小松崎将一 (2010) 有機農業研究 2(2)、30-39.
- 嶺田拓也・芦田敏文・石田憲治 (2008) 農村計画学会誌 27、125-131.

嶺田拓也・松森堅治・廣瀬裕一（2010）農村計画学会誌 28、351-356.

嶺田拓也・亀之園正弘・篠原健見.（2015）第16回日本有機農業学会大会要旨集、144-146.

嶺田拓也（2015）荒川中流域の埼玉県川島町・桶川市におけるヒメホテイアオイ (*Heteranthera reniformis* Ruiz et Pavon) の定着, 雑草研究 60(1), 1-4.

### III 生態系サービスと水稻栽培

佐藤 智・粕淵 辰昭・安田弘法

(山形大学農学部国際自然共生型水田研究所)

有機農法では作物の残余物や動物性肥料などの有機質資材が施用されるのに対し、自然農法では基本的に無施肥である。無施肥による水稻栽培は各地で行われつつあるが、山形県庄内地方にも同様に管理された水田群がある。これらの水田は最長 20 年以上にわたり、その有機無機に関わらず、一切の肥料および農薬が投入されていない。聞くところによれば、無肥料無農薬での栽培年数の経過とともに、収穫量は高く安定してきているという。

無肥料無農薬で管理された水田（以後、無肥料無農薬水田）の特徴は、一つは生物相の豊かさである。化学肥料および農薬を施用された慣行農法の水田と比べて、動植物の発生は旺盛である。灌水期間はイトミミズ類をはじめ多くの生物が発生し、多様な生物相が形成される。発表者らのグループは、無肥料無農薬水田での生物の発生状況を確認するため、本農法の継続年数が 3 段階に異なる調査圃場（5・10・20 年区）を設定し、2012-2014 年に水生生物の発生量を調査した。その結果、調査期間を通じて全体の発生量は 20 年区で 5 年区の約 1.4 倍と最も増加した。しかし、淡水巻貝類の発生量は種毎に異なる傾向がみられた。ヒラマキガイ科およびサカマキガイ科などの小型種は無肥料無農薬年数の経過とともに減少し、発生量は 20 年区で 5 年区の 20% 以下だった。一方、大型種のマルタニシは 5 年区ではほとんど発生せず、20 年区でのみ増加する傾向が見られた。

マルタニシは日本産タニシ 4 種のうち水田で最も一般的な種であり、いわゆる「田んぼのタニシ」である。古くは日本各地で貴重なタンパク源として利用されてきた（農山漁村文化協会、2006）。今日でも郷土料理（神奈川県厚木市）やおとぎ話（田螺長者）などで広く親しまれている。しかし田んぼでは石灰窒素肥料や農薬、土壌改良などの影響によって減少し（樽松文雄、1985）、半数の都道府県で準絶滅危惧種以上に分類されている（日本のレッドデータ検索システム）。一般的に、巻貝類は水界生態系の物質循環において重要な機能を果たしている。水田は人為的に管理された水界生態系である。マルタニシは庄内の無肥料無農薬水田においても何らかの機能を果たしていると考えられるが、実際にどのような影響及ぼしているかは解明されていない。我々の研究グループは過去 10 年にわたり水稻栽培における生態系機能について研究してきた。本講演では特にマルタニシを軸にして、生態系サービスが水稻栽培に及ぼす影響についての一連の研究について発表したい。

マルタニシが植物の発生に及ぼす影響を試験するため、水田の土壌と田面水を用いて作成したメソコズムを屋外に設置した。これらのメソコズム内のマルタニシの密度を3段階（0・1・3 個体区）に操作し、2 か月間にわたり雑草の発生状況を調査した。その結果、調査期間を通じてコナギ等の水田雑草が発生したが、その発生状況は処理区間で違いが見られた。雑草全体の平均乾燥重は0 個体区で10 g 程度だったが、3 個体区では約1.4 倍に増加した。また、定期的な除草処理を行う処理区を別に設定し、マルタニシが土壌成分に及ぼす影響について試験した。その結果、特にアンモニア態窒素量は3 個体区で約33mgN/kg となり、0 個体区の約1.5 倍に増加した。これらの結果から、マルタニシは土壌成分に影響し、植物の生育を促進することが明らかとなった。湖水生態系においてある種の淡水巻貝類はマツモ類の生育を促進する (Underwood *et al.* 1992)。また、一般的に、淡水巻貝類が分泌する粘液や排せつする糞には、アンモニア態窒素やリン酸イオンなどの成分が多く含まれている (Rybak 2002)。コナギは窒素吸収量が旺盛であり、本実験においても、マルタニシによる土壌肥料成分の増加（肥料効果）がこれらの雑草の生育を促したと考えられた。

マルタニシによるイネへの肥料効果を試験するため、ガラス室内にマルタニシ密度を3 段階（0・1・3 個体区）に操作したポット苗を設置し、2 か月にわたり水稻の生育状況を調査した。その結果、平均草丈は0 個体区で約30 cm だったのに対し、3 個体区で1.5 倍程度増加した。平均分げつ数は0 個体区で約3.5 だったのに対し、3 個体区で1.7 倍程度増加した。平均乾物重は0 個体区で約0.6 だったのに対し、3 個体区で約2.5 倍程度に増加した。これらの結果から、マルタニシはイネの生育を促進することが明らかとなった。

窒素やリンなどの栄養塩は藻類や植物プランクトン、それを餌とするミジンコなどの動物プランクトンの増殖を促す。マルタニシが水田の生物の発生に及ぼす影響について試験する手始めとして、水田で一般的なミジンコ類であるタマミジンコへの影響を調査した。25℃に設

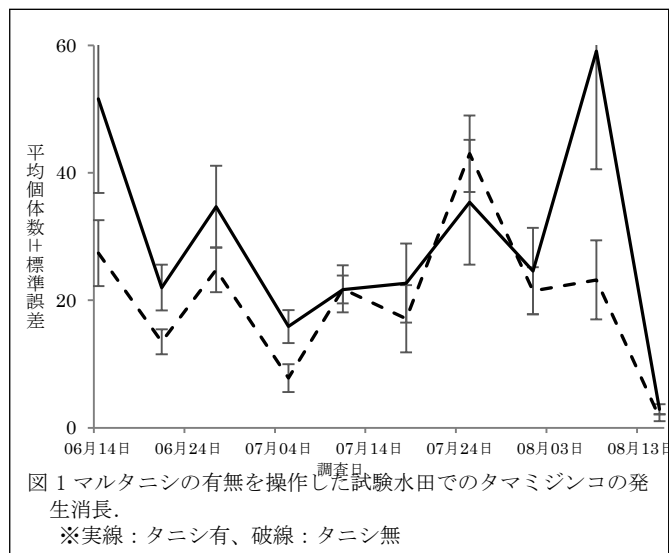


図1 マルタニシの有無を操作した試験水田でのタマミジンコの発生活消長。  
※実線：タニシ有、破線：タニシ無

定した飼育容器内のマルタニシの有無を操作し、タマミジンコをノープリウス幼体から11 日間飼育した。その結果、マルタニシ有区の幼体はすべて数日で死亡したのに対し、マルタニシ無区の幼体はすべて発育を完了し、実験終了時には約20 個体まで増殖した。

屋外に設置したメソコズムおよび小型の試験水田群（各 27m×9m）においても同様の実験を実施したが、タマミジンコを含むミジンコ類の発生量が、マルタニシを放飼した試験区において増加する傾向が見られた（図 1）。ミジンコはゲンゴロウ類やヤゴやメダカ、オタマジャクシなど水田灌漑部に棲む多くの生物の餌となることから、マルタニシはミジンコ類の増加を介して他の生物の発生にも影響する可能性が示唆された。

マルタニシが水田の生物群集に及ぼす影響を試験するため、2013-2014 年にマルタニシの有無を操作した 4m×3m の試験区を無肥料無農薬水田に設置して、地上部の節足動物の発生状況を調査した (Dewi *et al.* 2016)。マルタニシ有区では同無区に比べて、全体の節足動物数が 1.5 倍～3 倍ほど増加した（図 2 左）。中でも植食者やユスリカ類の増加が顕著であり、例えばユスリカ類やその他節足動物類の発生量はマルタニシ有区で同無区の約 1.8 倍～9 倍に増加した（図 2 右）。これらの結果から、マルタニシは水田の生物群集に影響することが明らかとなった。

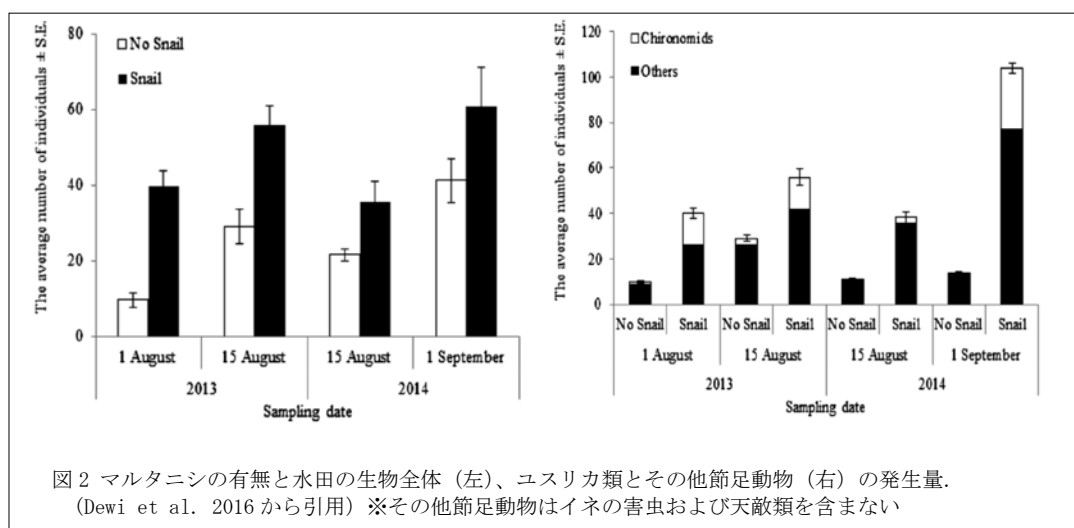


図 2 マルタニシの有無と水田の生物全体（左）、ユスリカ類とその他節足動物（右）の発生量。  
(Dewi *et al.* 2016 から引用) ※その他節足動物はイネの害虫および天敵類を含まない

以上の研究結果を踏まえ、2014 年以降、マルタニシの水稲栽培への影響について試験している。山形大学農学部附属農場に試験用の水田（9m×27m）4 圃場を設置した。そのうち半数に各 1000 個体のマルタニシ成貝を放飼し、各試験水田での水稲の収量を調査した。その結果、平均玄米重はマルタニシ無区で約 2700 g /150 株だったのに対し、同有区で 10%程度増加した。以上のことから、マルタニシを放飼することで水稲の収量が増加することが明らかとなった。

田植え以降急速に増加する珪藻類等の藻類は表層剥離の原因となる。マルタニシはこれらの藻類をさかんに摂食する。マルタニシ成貝を 3 個体/m<sup>2</sup>程度放飼すると表層剥離が発生しない（佐藤ら、未発表）ほどに、その摂食量が多い。摂食は水底を這行運動し



ながら行うことが多く、この這行運動には他種腹足類同様に粘液の分泌がともなう。糞の排せつ量も他の水田生物と比べても多く、マルタニシが棲む水田の表土は一面がその糞粒で覆われる。これらの生命活動が、マルタニシが水田生態系よび水稻栽培に影響するメカニズムに関わっていると考えられるが、その詳細については今後の解明が待たれるところである。

#### 引用文献

- G. J. C. Underwood, J. D. Thomas, J. H. Baker (1992) *Oecologia*, 91:587-595.
- J. I. RYBAK (2002) *Polish Journal of Ecology*, 50(1):17-24.
- V. K. Dewi, S. Sato, H. Yasuda (2017) *Applied Entomology and Zoology*, 52:97-106.
- 農山漁村文化協会 (2006) 聞き書 山形の食事 日本の食生活全集⑥、357p.
- 樽松文雄 (1977) タニシ-人工養殖の実際-、農山漁村文化協会、110p.
- 日本のレッドデータ 検索システム <http://www.jpnrdb.com/index.html> (接続確認 : 2016年11月3日)

## IV イネ有機育苗培土における微生物叢のロバストネスと苗病害抑制現象

高橋英樹

(東北大学大学院農学研究科)

### 1. はじめに

イネの有機栽培では、化学農薬や化学肥料の使用を抑制しながらイネを栽培することが可能になっている。慣行栽培と比較すると、イネの有機栽培では約 20%の減収が認められるものの、環境保全型の持続的な栽培システムとして注目されている。

イネの栽培において、苗作りは重要なプロセスのひとつである。イネの育苗は、密植で多湿な栽培環境になることから、健全な苗作りのためには、育苗過程における苗病害の防除が重要な課題である。イネの有機栽培では、育苗過程において苗病害の発生が、経済的に問題となるレベル以下に抑制されている。一般的に、有機栽培土壌には、堆肥などの有機資材が投与され、多様な微生物集団が保持されていることが明らかになっている。しかし、これまで、有機栽培の育苗での病害発生の抑制と微生物相の相互関係が、十分に解析されてきたわけではない。本研究では、イネ有機栽培の現場で用いられている有機育苗培土に着目し、有機栽培と慣行栽培土における微生物相の特徴や差異を、培養法、Denaturing Gradient Gel Electrophoresis (DGGE)法、増幅 rDNA 断片塩基配列の次世代シーケンス解析により比較検討した。さらに、有機栽培に特徴的な微生物種あるいは微生物相の多様性と、イネ苗病害抑制の相互関係を解析することにより、有機栽培に特徴的な微生物が、有機農業の指標となり得るかを検証した。

### 2. 有機育苗培土から単離された細菌によるイネ細菌性苗病害の抑制

独立にイネ有機栽培を行っている農家から分譲された育苗培土 9 点とコントロールとして市販の慣行育苗培土 2 点について、イネもみ枯細菌とイネ苗立枯細菌病菌による苗病害の抑制活性を評価した。その結果、慣行育苗培土では発病が認められたが、有機育苗培土では有意に発病が抑制された。そこで、有機育苗培土に含まれる微生物と、苗病害抑制効果との関連を解析するため、複数の有機育苗培土の懸濁液から培養法により細菌を単離した。個々の単離菌株培養液を施用した市販の慣行育苗培土に、イネもみ枯細菌病菌またはイネ苗立枯細菌病菌を接種した種子を播種し、発病抑制効果を解析した結果、単離細菌の単独施用により苗病害を抑制する菌株が存在した。また、病害抑制活性をもつ細菌の 16SrDNA および RpoD 遺伝子断片の塩基配列解析から、特に病害抑制活性をもつ細菌として *Pseudomonas* spp. が、複数の有機育苗培土から単離されていた。

### 3. 有機栽培育苗土から単離した病害抑制活性をもつ細菌によるイネの誘導抵抗性の解析

イネ有機栽培を行っている農家から分譲された育苗培土 9 点の中で、宮城県涌谷町の有機栽培育苗土から単離した病害抑制活性を有する *Pseudomonas* 属菌 (W6 株および Y3 株) を施用したイネ芽生えにおいて、エチレン生合成遺伝子 (*OsACS2*) の遺伝子発現が上昇したことから、実際に W6 株、Y3 株施用後のエチレン産生量を測定した。その結果、細菌施用後 2 日目の芽生えにおいて有意なエチレン産生量の増加が認められた。さらに、このエチレン産生量の増加がイネもみ枯細菌病抵抗性誘導に関与する可能性を検証するため、エチレン前駆体 ACC 処理を行ったところ、もみ枯細菌病の発病が抑制された。また、ACC 合成酵素阻害剤 AOA 処理では逆に発病が促進された。このことから、有機育苗培土から単離された *Pseudomonas* 属菌の中には、エチレンを介したイネの抵抗性誘導がイネもみ枯細菌病抑制効果に関わっている場合があることが示唆された。

### 4. 有機育苗培土の理化学的性状および微生物相の解析

上述の有機育苗培土 9 点とコントロールである慣行育苗培土 2 点は、土壌の理化学的性状が多様であるものと推察された。有機育苗培土のもつ病害抑制活性と土壌の理化学的性状の関係を解析するため、土壌理化学性 (26 項目) を分析したところ、慣行育苗培土と比較し、有機育苗培土において、CEC (cation exchange capacity) と腐植が共通して高い値を示したが、それら以外の解析項目については、9 点の有機育苗培土間で理化学的性状に共通性は認められなかった。したがって、有機育苗培土の理化学的性状とイネ苗病害抑制効果との間に、明瞭な相関関係は存在しない可能性が高いと推察された。

次に、有機育苗培土 9 点と慣行育苗培土 2 点から DNA を抽出し、16S rDNA および 18S rDNA の遺伝子増幅断片を用いて、PCR-DGGE 法により微生物相の比較解析を行った。その結果、PCR-DGGE 法における 16SrDNA および 18S rDNA 遺伝子増幅断片のバンドパターンの解析では、慣行育苗培土よりも有機育苗培土の微生物種の豊富さと微生物種の均等性が、明らかに高い傾向が認められた。さらに、次世代シーケンサーを用いた 16S rDNA 遺伝子増幅断片の塩基配列解析でも、慣行育苗培土と比較して、有機育苗培土には多様な細菌相が存在していた。したがって、有機育苗培土の共通した特徴として、その由来に関わらず、慣行育苗培土よりも高い微生物多様性を有しているものと考えられた。有機培土に限定したわけではないが、近年、病害抑制活性をもつ根圏土壌の微生物相のメタゲノム解析が報告され、栽培土壌により微生物相を構成する細菌の種類が異なることが報告されている。

## 5. 育苗過程における有機育苗培土の微生物相の多様性解析と細菌性苗病害抑制

土壌の微生物相は、栽培される植物種、植物根からの分泌物、土壌の特性、有機資材の投与などにより変動することも報告されている。イネの育苗過程では、催芽処理した種子が、灌水された培土に播種され、育苗がなされる。培土中の微生物相に対し、灌水や、発芽後の種子から分泌される有機物は、微生物の生存環境に大きな影響を与える要因となると推察し、灌水前の培土、灌水後の培土、灌水・播種後5日目の培土から、それぞれDNAを単離し、16Sおよび18S rDNA 遺伝子増幅断片のPCR-DGGE法および16S rDNA 遺伝子増幅断片の塩基配列解析を行った。16Sと18S rDNA 遺伝子増幅断片のPCR-DGGE解析によるバンドパターンは、慣行育苗培土では、灌水や播種により大きく変動したが、有機育苗培土では顕著な変動が認められなかった。さらに、16S rDNA 遺伝子増幅断片の塩基配列解析においても、慣行育苗培土では灌水や播種により細菌相が大きく変動するのに対して、有機育苗培土では灌水や播種による細菌相への影響は少ないことが確認された。このことは、有機育苗培土では微生物相が安定しており、ロバストネス（堅牢性）が高い傾向があることを示唆する。

次に、灌水後の有機育苗培土と慣行育苗培土に、それぞれイネもみ枯細菌病罹病種子を播種し、栽培5日後の発芽葉鞘におけるもみ枯細菌病菌を検出することにより、有機育苗培土の微生物相のロバストネスと病害抑制効果の関係を解析した。その結果、有機育苗培土におけるもみ枯細菌の増殖抑制が認められたことから、有機育苗培土における病害抑制効果の原因のひとつとして、有機育苗培土に共通した微生物相のロバストネスによる病原細菌の増殖抑制が考えられた。

## 6. おわりに

イネ有機栽培育苗土の微生物多様性が具体的に示され、さらに複数種の育苗土の比較解析によって有機栽培育苗土の微生物相の特徴について新たな知見が得られることが見込まれる。現在までに、微生物相のロバストネスがイネ有機栽培に共通の性質である可能性が考えられている。一方で、個々の微生物による病害抑制効果の解析から、微生物の様々な効果が複合的に働いて病害抑制効果をもたらしている可能性が考えられ、これらの寄与度は育苗土によって異なっていることが推察されている。

有機農法では、堆肥などの有機資材を活用した豊かな地力と、生物多様性に支えられ、環境への負荷をできる限り低減しながら農業生産がなされている。中でもイネの有機栽培は、実現可能な生産システムであり、とりわけ育苗は苗床で行われることから、有機農法が適用しやすい対象であるといえる。本研究では、有機栽培における病害抑制効果の科学的解明の第一歩として、有機栽培におけるイネ苗病害の抑制をケーススタディと

して取り上げた。その結果、イネ有機栽培農家が作製した有機育苗培土における微生物相の高い多様性と構成種の均等性、および微生物相のロバストネスが明らかになったが、この現象は、野菜などの有機栽培にも当てはまるのだろうか？有機農法による農業生産は、本来、生物多様性に支えられた栽培システムであることを考えれば、単純に、土壤微生物相のロバストネスのみで有機農法における病害効果を説明できるわけではないことは、容易に推察できる。次のステップとして、野菜などイネ以外の作物を対象とした研究に取り組むことにより、有機農法における病害抑制現象を深く理解できることを期待したい。

## V プラントアクチベーター（抵抗性誘導剤）による病害防除の現状と生態系への影響

梅村賢司

(Meiji Seika ファルマ（株）生物産業研究所)

通常の農薬が、病害虫に対する殺菌/殺虫作用によって防除効果を示すのに対し、植物が有している病害への抵抗性を高めることで防除効果を発揮するタイプの農薬をプラントアクチベーターまたは抵抗性誘導剤と呼ぶ。プラントアクチベーターの防除作用は、植物の免疫機能を利用したものであり、防除対象となる病原菌に対して直接作用しないことを含め、生態系への影響は低いといえる。プラントアクチベーターは、国内のイネいもち病防除市場では普及しているが、世界的には使用は限られているのが現状である。本講演では、プラントアクチベーターの開発・普及の現状とともに、非標的生物への影響に関するデータや作用機序について報告する。

### 1. はじめに

農薬は、安定した食糧生産を支える上で、農業現場では必要不可欠な存在である。今後の世界人口の増加への対応や耕作地の拡大が見込めないことなどから、農作物の生産性を確保する上で、農薬の重要性はさらに増していくと考えられる。一方で、開放系である農地へと放出される農薬は、常に環境汚染の原因とされるとともに、食の安全に関わる問題として（しばしば非科学的に）取り上げられることが多い。このため、農薬の開発は、各種規制強化への対応にも伴って、環境負荷が少ない薬剤の開発が進められてきた。

環境負荷が少ない農薬のファクターとして、

- ① 環境中で分解し易い（残留が低い）
- ② 少ない投下薬量で防除効果を示す
- ③ 標的生物のみに作用する（高い選択性を示す）

等が挙げられる。このうち、標的生物のみに作用する高い選択性とは、防除対象となる病害虫のみに作用し、ヒトへの安全性を含め、環境中の水生生物、鳥類、有用生物等への影響が無い、もしくはその影響が低いことを指す。

高い選択性かつ少ない投下量での薬効を満たすには、標的生物の作用点に対して、ピンポイントで作用することが条件の一つとなるが、作用点変異による薬剤耐性の発生リスクが高まる要因ともなっている。

一方、標的生物に直接的な作用を示さず、植物の免疫機能を高めることで病害防除効果を発揮する農薬がプラントアクチベーターであり、非標的生物への影響も低いことから環境負荷が少ないとともに、薬剤耐性化リスクも低いと考えられる。

### 2. プラントアクチベーターの開発の歴史と普及の現状

プラントアクチベーターが実用化されたのは、イネいもち病防除用の殺菌剤として、1974年にプロベナゾールが国内で登録されたのが最初である。いもち病は、江戸時代の大飢饉の原因になっていたとともに、近年では1993年の東北地方での大発生時に海外からコメが緊急輸入されたように、コメの減収に直結する最重要病害である。いもち病の原因菌であるイネいもち病菌は糸状菌（カビ）であり、高温多湿となる日本では梅雨から夏の時期に発生しやすく、いもち病は全国で発生する。プロベナゾールが開発されて以降、いもち病が多発する度にその高い防除効果が確認され、シェアを高めることとなった。プロベナゾールの有用性が認識されるのに伴い、国内ではイネいもち病防除用のプラントアクチベーターの開発が精力的に行われ、1995年にアシベンゾラル-S-メチル、2003年にチアジニル、2010年にイソチアニルが登録された。いもち病防除では、薬剤を育苗箱に処理する方法が省力化された施用技術として普及しており、育苗箱で処理されるいもち病防除剤（育苗箱処理剤）市場において、プラントアクチベーターのシェアは7割に達している。この理由として、いもち病は苗の段階から収穫期までのイネの全生育ステージで発生することから、長期に渡って薬効を持続させる必要があり、必然的に薬剤の淘汰圧が長期化することから、いもち病菌に直接作用する薬剤では耐性化が生じたためである。これに対して、40年以上に渡って使用されてきたプロベナゾールでは未だに耐性菌が報告されていないことも、いもち病防除用プラントアクチベーターの開発が国内で進んだ理由と考えられる。

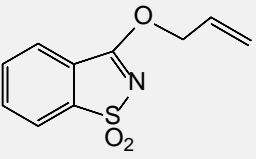
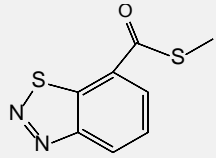
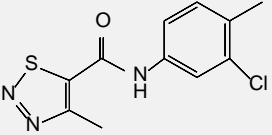
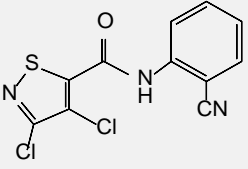
### 3. プラントアクチベーターによる環境への影響

世界農薬工業連盟傘下のFRAC (Fungicide Resistance Action Committee) が、プラントアクチベータータイプに分類している農薬を表に示す。欧米では、天然物の粗抽出品が近年登録されているが、国内で普及している化学合成されたプラントアクチベーターについて、薬剤毎の非標的生物への影響等を以下に記載する。

#### 1) プロベナゾール

プロベナゾールは、イネいもち病防除剤として最も使用されているが、白葉枯病、もみ枯細菌病などのイネの他の病害でも農薬登録されているとともに、野菜の軟腐病や黒腐病などでも使用されている。プロベナゾールやその代謝物は、いもち病菌に対して抗菌作用や侵入阻害作用を示さず、病原性にも影響しないことが確認されている。非標的生物への影響として、ラットに対する経口急性毒性 LD<sub>50</sub>値は2,000mg/kg超であり、コイなどの水生生物、ウズラなどの鳥類、カイコ等の有用生物に対しても影響は認められない。ただし、プロベナゾールがイネいもち病防除剤として普及したのは、他の抗菌剤と比較して安定して高い防除効果を示すこと、省力化された施用法に適用可能な製剤が都度開発されたこと、などが理由である。

表 FRAC で登録されているプラントアクチベータータイプの農薬

| 化合物名<br>または抽出物    | 構造式   | 主要対象病害<br>(作物 / 病害)                    | 開発会社  | 主要対象病害の登録 |                          |
|-------------------|---|--|---|-----------|--------------------------|
|                   |   |  |   | 登録国       | 登録年                      |
| プロバナゾール           |    | イネ / いもち病<br>野菜 / 軟腐病、<br>黒腐病<br>斑点細菌病 | Meiji Seika<br>ファルマ<br>( <sup>甲</sup> 明治<br>製菓) | 日本        | 1974 年                   |
| アシベンゾラル<br>-S-メチル |   | イネ / いもち病                              | シンジェン<br>タ ( <sup>甲</sup> チバ<br>ガイギー)           | 日本        | 1998 年<br>(2003 年<br>失効) |
| チアジニル             |  | イネ / いもち病                              | 日本農薬  | 日本        | 2003 年                   |
| イツチアニル            |  | イネ / いもち病                              | バイエル  | 日本        | 2010 年                   |
| オオイタドリ 抽<br>出物    | —   | 野菜 / うどんこ病、<br>灰色かび病                   | Marrone   | US        | 2009 年                   |
| 海藻抽出物<br>(ラミナリン)  | —   | 果樹 / 火傷病、<br>腐敗病                       | Goëmar  | EU        | 2013 年                   |

(2016 年 11 月時点)

## 2) アシベンゾラル-S-メチル

アシベンゾラル-S-メチルは、1996 年にコムギうどんこ病防除剤として EU で登録された後、国内では 1998 年にイネいもち病防除剤として登録されたが、薬害性への懸念から 2003 年に国内登録が失効された。しかしながら、米国、フランス、ブラジル等では農薬登録されているとともに、様々な植物種の糸状菌、バクテリア、ウィ



ルス病害に対して防除効果を示すことが報告されている。非標的生物への影響として、ラットに対する経口急性毒性 LD<sub>50</sub>値は 5,000mg/kg 超であり、マガモやウズラの鳥類、ミツバチなどの有用生物に対しても実質的な影響は認められない。コイに対する LC<sub>50</sub>値は 0.5~0.7 mg/l (96hr) と水生生物への選択性は高くないが、環境への影響は総合的に低いことが示されている。

### 3) チアジニル

チアジニルは、アシベンゾラル-S-メチルの部分構造で見られる 1,2,3-チアジアゾール骨格を有したイネいもち病防除剤として 2003 年に登録された。非標的生物への影響として、ラットに対する経口急性毒性 LD<sub>50</sub>値は 2,000mg/kg 超、コイに対する LC<sub>50</sub>値は 7.1 mg/l (96hr) と水生生物に対しても安全性が高く、カイコやミツバチなどの有用生物に対する影響も認められず、環境負荷の少ないことが示されている。

### 4) イソチアニル

イソチアニルは、イソチアゾール環を有する構造のイネいもち病防除剤として、2010 年に農薬登録された。プロベナゾールやチアジニルと比較して、200~300g ai (active ingredient)/ha と少ない投下薬量で登録されていることが特徴である。非標的生物への影響として、ラットに対する経口急性毒性 LD<sub>50</sub>値は 2,000mg/kg 超であり、コイに対する LC<sub>50</sub>値は 973mg/l 超 (96hr) で、オオミジンコミや藻類などの水生生物やコリンウズラに対する安全性も高いことが示されている。

## 4. プラントアクチベーターの推定作用機序

プラントアクチベーターの作用機序は完全には解明されていないが、植物は、病原菌由来の特定の成分を認識して自己防御システムを作動させ、植物体全身に抵抗性を誘導する伝達経路が存在する。この全身獲得抵抗性 (SAR : Systemic Acquired Resistance) の分子メカニズムは、モデル植物であるシロイヌナズナを用いて解析が進められており、植物ホルモンであるサリチル酸がシグナル因子として機能する。これまで開発されたプラントアクチベーターのうち、アシベンゾラル-S-メチルやチアジニルは、サリチル酸の構造類縁体として SAR を活性化することで病害抵抗性を誘導するのに対し、プロベナゾールはサリチル酸の上流で SAR を活性化することが示唆されている。

## 5. おわりに

プラントアクチベーターは、その作用機序が植物の免疫機能を利用していることから推測されるように、環境負荷の少ない農薬である。プロベナゾールから始まったプラントアクチベーターの国内での普及は、世界に先駆けて実証された環境負荷低減型農業技術の一例ともいえる。海外では環境負荷の少ない農薬開発の一部は天然物で試みられており、プラントアクチベーターとして天然抽出物の製品が登録さ

れている（表参照）。プラントアクチベーターは、食糧の安定供給と環境負荷低減の一端を担う農業技術との観点から、生態系サービスに貢献する技術であり、今後も有用なプラントアクチベーターの開発・普及が進むことが期待される。

## VI ストリゴラクトン生合成調節によるアーバスキュラー菌根共生制御の可能性

秋山 康紀

(大阪府立大学大学院生命環境科学研究科)

### 1. 菌根共生

「菌根(mycorrhiza)」とは菌類と植物根との共生体のことであり、菌根を形成する菌類を「菌根菌 (mycorrhizal fungi)」と呼ぶ。菌根菌は根から伸ばした菌糸により土壌中のリンや窒素、ミネラルなどを吸収して宿主植物に与え、自らは光合成産物である糖類を植物から受け取る。菌根菌との共生は、植物が栄養分の少ない自然生態系で生きていく上でなくてはならない。このため、菌根共生はほとんどすべての陸上植物に見られる。「地球上で最も普遍的な共生系」と呼ばれる所以である。菌根菌もまた植物と共生しないとほとんど生育できず、次世代の孢子(子孫)を形成できない絶対共生菌であり、その生存は植物に大きく依存している。

菌根菌は内生菌根菌と外生菌根菌(ectomycorrhizal fungi, ECM 菌)の2つに大別される。内生菌根菌は共生の際に菌糸を根の細胞内に侵入させる。そのうちアーバスキュラー菌根菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, AM 菌) が農業上の重要性から最もよく研究されている。AM 菌は根の皮層細胞内に樹枝状体 (arbuscule) と呼ばれる栄養交換器官を形成することからその名が付けられている。AM 菌は草本植物と一部の木本植物を含む 80%以上の陸上植物と共生する宿主選択性の広い菌である。分子系統解析や化石記録から AM 菌の起源は約 4 億 6 千万年前と考えられている。これは陸上植物の起源と同時期であることから、無機栄養素が乏しい陸上で植物が生存していくのに AM 菌が重要な役割を果たしてきたと考えられている。ECM 菌は根を包み込むように菌糸を生育させ、菌鞘と呼ばれる組織を形成する。ECM は木本植物と共生し、森林生態系での樹木の生命維持に絶対的な役割を果たしているだけでなく、高級食材である松茸やトリュフなどのキノコを形成し、人類の食生活・食文化を豊かにしている。以上のように、菌根菌は農業生産や自然生態系だけでなく、人類の食文化にも大きく貢献している。

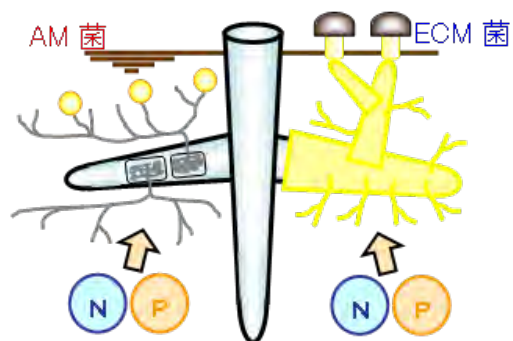


図. AM および ECM 共生

### 2. アーバスキュラー菌根菌の宿主認識シグナル=ストリゴラクトン

AM菌は菌単独ではほとんど生育せず、次世代の胞子も形成しない絶対共生菌である。しかし、胞子の発芽は宿主とは独立した過程であり、温度と水分条件が整えば、AM菌は自発的に発芽し、菌糸を伸長させる。このとき、宿主の根がいないと菌糸の伸長を停止させて休止状態に入るが、宿主の根の近くでは菌糸を激しく分岐させる。この菌糸分岐は非宿主であるアブラナ科やアカザ科などの植物では見られないことから、AM菌の宿主認識反応と見なされてきた。菌糸分岐は根から分泌される脂溶性の低分子化合物により引き起こされることが分かっていた。本物質はbranching factor (BF) と呼ばれ、その単離が試みられてきたが、根から極微量しか分泌されず、化学的にも不安定であるため、ながらく単離されなかった。2005年、我々はマメ科モデル植物であるミヤコグサ (*Lotus japonicus*) の根分泌物から世界で初めてBFの単離に成功し、これを5-deoxystrigolと同定した。本物質はストリゴラクトン (strigolactone, SL) と総称される根寄生雑草の種子発芽刺激物質として単離されていた化合物の一種であった。ストライガやオロバンキなどの根寄生雑草は他の植物の根に寄生して養水分を奪う難防除性の強害雑草であり、世界中で農作物に甚大な被害を与えている。寄生を受けてしまうのにもかかわらず、なぜ植物がSLを根から分泌するのか、ながらく謎であった。本成果により、SLは本来、AM菌に対する共生シグナルとして根から発せられ、根寄生雑草はこれを傍受することにより寄主となる植物の所在を突き止めているということが分かってきた。

### 3. ストリゴラクトン=植物ホルモン

SLは三環性ラクトンがエノールエーテルを介してメチルブテノライド環と結合した四環性の構造を持ち、LC-MS/MSにおいてメチルブテノライド環の脱離に由来する特徴的なフラグメントパターンを示す。これと根寄生雑草種子発芽・AM菌菌糸分岐アッセイを組み合わせることにより、植物界におけるSLの分布について精査したところ、SLは調べる限りすべてのAM菌の宿主植物が生産・分泌していることが分かった。しかし、意外なことにAM菌の非宿主であるアブラナ科のシロイヌナズナやマメ科のルピナス、外生菌根性のアカマツなども微量ながらSLを生産していた。AM菌と共生しないにもかかわらず、なぜこれらの植物はSLを生産するのか。AM菌の宿主から非宿主へと進化していった後の単なる“痕跡”なのか、それとも“欠くことのできないもの”なのか。

1990年代半ば以降にペチュニアやエンドウ、シロイヌナズナ、イネにおいて地上部シュートが過剰に枝分かれする変異体が発見されていた。これらの変異体の一部は、カロテノイド酸化開裂酵素 (carotenoid cleavage dioxygenase, CCD) をコードする遺伝子の変異に原因があることから、カロテノイドに由来するシュート分岐抑制ホルモンの

存在が予想されていた。カロテノイド生合成阻害剤やカロテノイド生合成変異体を用いた研究から SL がカロテノイドの酸化開裂により生合成されることが推定されていた。そこで、CCD7 や CCD8 が欠損したイネの枝分かれ過剰変異体について LC-MS/MS に分析したところ、SL をほとんど生産していないことが分かった。さらに、これらの変異体に SL を投与すると、枝分かれが正常に戻ることを見出した。このようにして、SL は植物のシュートの分岐を制御する内生ホルモンとして再び発見されることとなった。

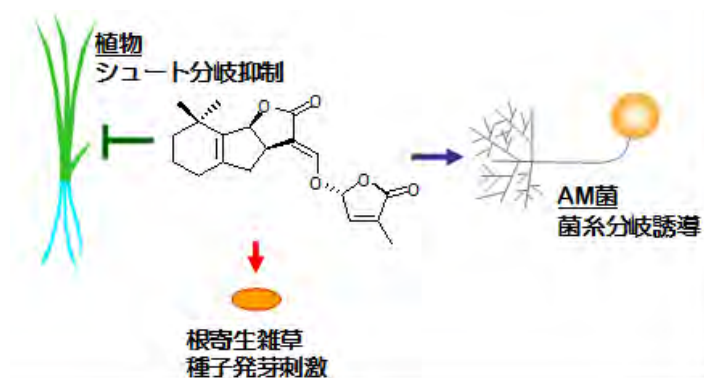


図. ストリゴラクトンの生理機能

#### 4. ストリゴラクトンの生合成経路

SL は構造的特徴から当初はセスキテルペンに分類されていたが、その生合成起源についてはながらく不明であった。植物ホルモンとしての再発見の過程で CCD7 や CCD8 変異体が SL 欠損変異体であったことから SL がカロテノイドから生合成されることは明らかになったが、生合成の詳細については依然として不明のままであった。2012 年に *in vitro* で発現させた D27, CCD7, CCD8 の 3 つの SL 生合成酵素により  $\beta$ -カロテンから SL によく似た構造を持つカーラクトン (carlactone, CL) が生成することが判明した。我々は  $^{13}\text{C}$  標識 CL を合成し、根を用いたフィーディング実験により、CL が SL の生合成中間体であることを証明した。さらに、SL 生合成の下流で働くと考えられていたシロイヌナズナの P450 酵素である MAX1 が CL を酸化してカーラクトン酸 (carlactonoic acid, CLA) を生成すること、また、イネ根において  $^{13}\text{C}$  標識 CLA が SL の一種である 4-デオキシオロバンコール (4-deoxyorobanchol, 4DO) に変換されることを明らかにした。イネやシロイヌナズナの根からは CLA がメチルエステル化されたカーラクトン酸メチル (methyl carlactonoate, MeCLA) も発見した。

#### 5. ストリゴラクトンの生産分泌調節とアーバスキュラー菌根菌との共生

根における SL の生産分泌は植物の栄養状態、とりわけリン栄養により調節されてい

ることが分かっている。リン欠乏状態にある植物は根から盛んに SL を分泌するが、リン栄養が十分である場合には、分泌は低く抑えられる。同様に、SL 生合成遺伝子もリン欠乏により発現が強く誘導される。このようなリン栄養に応じた SL の生産分泌調節は AM 菌の宿主植物に共通してみられることから、AM 菌との共生関係を保つために 4 億年にわたって保存（あるいは進化）してきた機構であると考えられる。実際、エンドウやイネ、トマトなどの SL 生合成欠損変異体では根からほとんど SL が分泌されておらず、野生型に比べると AM 菌の感染率が大きく低下している。これら変異体を生育させている土壤に SL を与えると部分的に感染率が回復することから、根圏における SL 濃度が AM 菌の根への感染に重要であることが分かる。

リンは窒素やカリウムと並んで植物の 3 大栄養素の一つである。リンはリン酸として吸収されるが、天然の土壤中の可溶性リン酸の濃度は極端に低く、わずか 10 mM 以下である。このような低いリン酸濃度でも自然生態系では AM 菌（あるいは ECM 菌）との共生により植物は効率的にリン酸を獲得し健全に生育できている。一方、農地では高い生産効率を目的として化学肥料が多投されている。リンはもっぱらリン酸質肥料として施肥されるが、リン酸は土壤吸着性が強く、作物による吸収効率も低いことから過剰に投与される傾向がある。高リン酸条件では植物は AM 菌の感染・共生を抑制することが知られている。この共生阻害により、絶対共生菌である AM 菌は次世代の子孫（孢子）を形成することができなくなる。実際、日本の畑土壤における AM 菌の孢子密度は可給態リン含有率と負の相関関係があることが報告されている。

リン酸質肥料は有限資源であるリン鉱石を原料に製造されるが、日本ではすべて海外からの輸入に依存している。よって、将来予測されるリン鉱石の減少に備えて、リン酸質肥料を効率的に利用する低リン施肥での植物生産法の構築が望まれる。植物の根におけるリン酸の吸収には、根表面からの直接経路と共生した菌根菌の菌糸を介した菌根経路の 2 つがある。直接経路により根表面の近くのリン酸を吸収し切ってしまうとリン酸は拡散性に乏しく再供給されないため、根のごく近くにリン酸があっても植物はそれを利用することができない。菌根菌と共生した植物では菌根経路により根の届かない範囲からもリン酸を獲得することができるため、根圏に存在するリン酸を有効に利用することができる。イネの SL 非感受性変異体である *d14* 変異体では SL 生合成の負のフィードバック制御に異常をきたしておりリン栄養状態に関係なく野生型よりも多量の SL を根から分泌している。この変異体の根圏では AM 菌の菌糸は野生型よりも激しく分岐しており、根での AM 菌の感染率も高い。このことは植物の SL 生産分泌を活性化できるようなケミカルが開発できれば、有効な菌根共生促進剤となることを示している。現在までに SL の生合成酵素遺伝子については分かっているが、それらを制御する因子に

については依然としてほとんど不明である。特に、リン酸栄養状態により SL 生合成を制御する機構が明らかになれば、菌根共生促進剤の開発のための重要なターゲットとなることが期待される。

## 参考資料

本記録を検討するための植物保護科学分科会とシンポジウムの開催

植物保護科学分科会

第1回 平成28年 9月 9日 於) 日本植物防疫協会

第2回 平成28年12月 3日 於) 東京大学農学部

シンポジウム

平成28年12月3日

学術会議公開シンポジウム 『生態系サービスと農業生産』

於) 東京大学農学部