除草剤耐性作物の開発

農業研究センター除草剤研究室　與語靖洋（よご やすひろ）

はじめに

作物生産において，除草剤は化学的手段として雑草管理（防除）の飛躍的効率化に多大の貢献を果たしてきた。例えば日本の水稲栽培場面において，除草剤使用以前（1949 年）は雑草管理に対して，10 a 当たり 50.6 時間費やしていたのに対し，1992 年においては 2 時間と除草剤使用前の 4%にまで減少した（植調協会，1995）。また除草剤は，その作用機構に関する研究を中心に，植物生理生化学分野の発展にも寄与してきており，特に作用点に関しては，多くの薬剤で酵素や遺伝子レベルまで解明されている。一方，植物バイオテクノロジー分野の進歩も，近年目覚ましいものがあり，増殖促進，物質生産，育種法など様々な場面で，実用化が進んでいる。中でもトランスジェニック（組換え体）植物の作出技術は，既に病害虫・雑草管理分野と関連した研究開発も盛んに行われている。ここでは，これらの成果の一つである除草剤耐性作物に関して，その考え方から実用化技術までを概説する。

I　除草剤の選択性に対する考え方

除草剤の基本は，非農耕地を除き，薬剤に対する作物・雑草間の反応の差（「選択性」）である。その選択性の幅は，各薬剤の所定濃度と各草種（葉齢・処理部位を含む）との間で，本質的にはほぼ一定の関係にあると考えてよい（図-1）。しかし実際場面では，人為的にコントロールできる品種，栽培法，灌水などや，人為的にコントロールできない気象，土壌，雑草の発生消長などによってその幅は変動する。除草剤の使用基準は，それらを総合的に判断した結果として作成されるわけだが，規定した条件を逸脱した場合に，選択性の範囲からはずれ，効果が不充分だったり，薬害を引き起こすこともある。

一方，選択性を除草剤の植物体内挙動からとらえたのが，図-2 である。植物の除草剤に対する反応の程度は，薬剤の活性本体が植物体内の作用点に到達する量と滞留時間，さらにかく乱（阻害）の強さにより決定されると

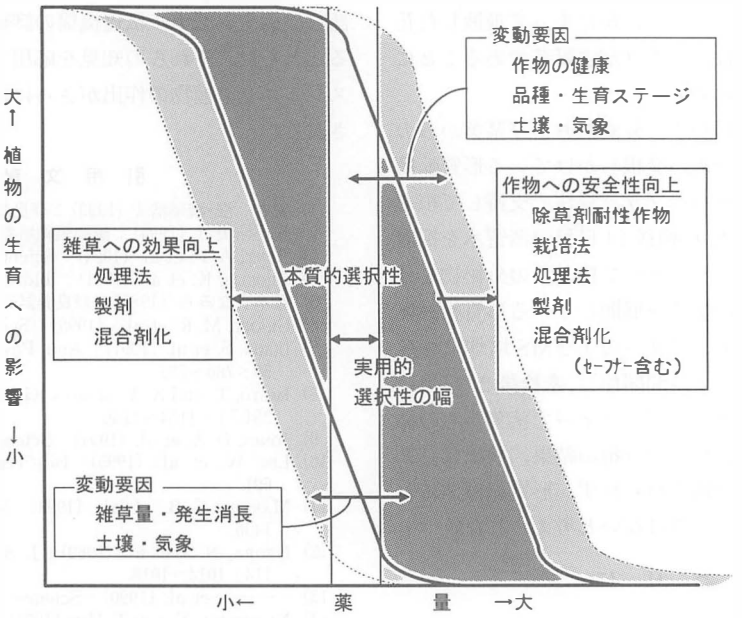
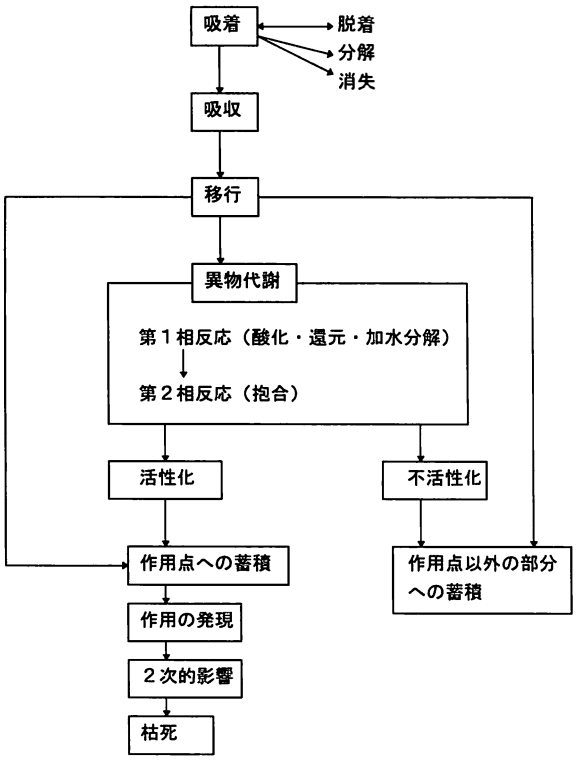


図-1　除草剤と植物の間の選択性



図－2　植物体内における除草剤の選択作用機構

考えてよい。このことを踏まえ，作物への安全性に対する既存の技術を若干紹介すると，畝間処理や不耕起栽培における播種後茎葉処理などの施用法，また徐放性製剤や界面活性剤などの製剤技術により，作物に入る薬剤量を減少させる（図-2 の吸着・吸収段階）ことが可能である。一方，同じ薬量が入っても，作物が薬剤の影響を受けにくくする方法として，セーフナー*1 や除草剤の一部には，作物の薬剤解毒能力を向上させる（図-2 の薬剤代謝段階）ものもある。いずれの技術によっても，選択性の幅を人為的にある程度広げることができる。

II　除草剤耐性作物の特徴

病害や虫害におけるトランスジェニック植物を考えた場合，それらは防除対象に対する直接的忌避・防衛手段であったのに対し，除草剤耐性植物は，防除手段である除草剤に対する耐性の付与であり，除草剤を使用することを前提に，図-2 で示した諸段階を遺伝的に操作し，薬剤に対する作物の安全性を高めるものである。これは除草剤が作物―雑草という同じ植物界，時には属内での選択性を目指しているという点で，他の農薬（殺虫剤・殺菌剤）と大きく違うことに起因している。除草剤耐性作物の利用においては，有用性と危険性の両面が考えられる（表-1）。両者は多くの場合，表裏一体の関係にあり，実際場面においては他の栽培技術と組み合わせた総合的技術として考える必要があり，その点では既存除草剤や生物農薬，さらには病害虫を対象としたトランスジェニック作物と同様である。

一方，選択性という視点で見ると，除草剤に対する耐性を付与することで作物への安全性が増大するため，薬剤使用量が増え，結果的に環境負荷が増大すると誤解されやすい。しかし除草剤耐性作物を利用した場合においても，あくまでも雑草を実用的に求められる水準（要防除水準）まで制御する，つまり選択性の幅の低薬量側を慣行施用量とするのが原則であり，薬剤の使用基準もそれに伴い定められるため，除草剤耐性作物を栽培したからといって，環境負荷が増大することにはならない。ただし，実際の利用場面では，使用者の意識が求められることは言うまでもない。

表－1　トランスジェニック技術を用いた除草剤耐性作物利用における有用性と危険性

	用途・目的	成果
有用性	同一薬剤の連年施用の回避	抵抗性雑草出現の防止 環境負荷軽減
	機械除草の代替	作業の軽労化
	草種の拡大	難防除雑草の根絶 野生種混入防止
	薬剤の低投入化	環境負荷軽減
	マイナー作物や新規栽培法(直播水稲など)への適用	雑草管理手段の早期対策および作業の軽労化
	不耕起栽培への適用	土壌侵食防止・作業の軽労化
	問題点	危険性の大きさ(対策など)
危険性	自然交配などによる抵抗性雑草の出現	小(作用性の異なる薬剤による防除)
	耐性作物の落実による自然発生	小(同上)
	生物多様性への影響	皆無
	非標的生物への影響	皆無
	薬剤使用量の増加による環境負荷増大	小(使用者への啓蒙など)
	収量・品質の悪化	皆無
	食用にすることの危険性	皆無
	社会的認容(PA)	あり(消費者への啓蒙)

*1　現在上市されているセーフナーが，作物の解毒能力を高めるものが多いこともあって，日本語では「解毒剤」と訳している。

III 除草剤耐性作物作出方法の変遷

上記の詳細については，小林ら (1983)，久島 (1983)，石毛 (1991)，宮本 (1993)，大川 (1994)，POWLES (1994) などの成書があるので参考にしていただくとして，ここでは，これまでの成果をごく簡単に紹介するにとどめる。

除草剤耐性作物の作出は，表-2 に示したように，耐性因子の入手・選抜・導入および固定方法により分類でき，それらの組み合わせにより行う。1970 年代には，すでにパラコート耐性のペレニアルライグラスやタバコが開発され，品種育成にまで到達している。前者は除草剤ストレスによる実生や葉からの組織培養により，後者は培養細胞に X 線照射することで作出された。この時期には，他に 2,4-D やベンタゾン耐性植物についての研究も進められたが，作出方法の中心は，植物組織や細胞に耐性を獲得させ，それらを再分化させる技術である。1980 年代に入ると，細胞融合技術が発展し，異種間の形質導入が可能となった。トリアジン系除草剤，2,4-D などに加えて，グリホサート耐性のタバコ，ニンジン，クローバなどが開発された。しかし再分化した植物が不稔であったり，不要な形質まで導入したりして，実用化に至ったものは少ない。1980 年後半から現在までは，目的の形質だけを，求める作物に導入するいわゆるトランスジェニック作物の時代であり，遺伝子銃（パーティクルガン）などの導入により，イネ科を含む広い範囲の作物における耐性植物の作出，および異生物界からの形質導入が可

表-2　除草剤耐性作物の作出方法

遺伝形質	個体レベル	組織・細胞レベル	遺伝子レベル
入手	品種・種内変異 抵抗性雑草 突然変異誘発 （放射線・薬品） 除草剤によるストレス	突然変異誘発 （放射線・薬品） 除草剤によるストレス	左記からクローニング
選抜	除草剤によるストレス	除草剤によるストレス	サザンブロット法など
導入	交配(種内のみ)	細胞融合(種間)	Ti プラスミド DNA 直接導入 （遺伝子銃）
固定	種子の入手・確認	個体レベルへ	個体レベルへ

表-3　欧米諸国におけるトランスジェニック除草剤耐性作物の現状

国	作物	除草剤	耐性機構など	開発段階	開発元
アメリカ合衆国	ダイズ	グリホサート	耐性作用点導入	1994　食用油限定 1996　生産開始	Monsanto Asgrow&Pioneer
		グルホシネート	分解酵素導入	1997　生産開始	AgrEvo
	ワタ	グリホサート	耐性作用点導入	−	Monsanto
		ブロモキシニル	耐性作用点導入	商品化	Calgene
	トウモロコシ	グリホサート	耐性作用点導入	1998　生産開始	Monsanto
		グルホシネート	分解酵素導入	1997　生産開始	AgrEvo
カナダ	ナタネ	グリホサート	耐性作用点導入	1995　食用油限定 1996　生産開始	Monsanto
		グルホシネート	分解酵素導入	1995　食用油限定 1996　生産開始	AgrEvo
		グルホシネート	雄性不稔遺伝子 分解酵素導入	1996　生産開始	Plant Genetic System
EC	ダイズ	グルホシネート	分解酵素導入	1998　生産開始	Van Der Have
	テンサイ	グリホサート	耐性作用点導入	1998　生産開始	Maribo
	タバコ	ブロモキシニル	耐性作用点導入	−	Rhone-Poulene

表-4　日本におけるトランスジェニック除草剤耐性作物の現状

作物	除草剤	耐性機構など	開発段階(1995)	開発元
ダイズ	グリホサート	耐性作用点導入	農環研　隔離圃場試験	Monsanto
トウモロコシ	グルホシネート	分解酵素導入	北農試	AgrEvo
ナタネ	グリホサート	耐性作用点導入	農環研　隔離圃場試験	Monsanto
	グルホシネート	分解酵素導入	北農試(HCN 92) 北農試(HCN 25)	AgrEvo
		雄性不稔遺伝子導入	北農試	PGS
カーネーション	クロロスルフロン	耐性作用点導入 日持ち性導入	野茶試	サントリー

略記：農環研(農業環境技術研究所)，北農試(北海道農業試験場)，
野茶試(野菜・茶業試験場)

能となった。また非選択性除草剤*2 耐性作物の開発が盛んになったのもこの時期である。

Ⅳ　非選択性除草剤耐性作物の開発

近年除草剤耐性作物は，欧米を中心に開発が進められ，一部は欧米諸国の民間会社により既に実用化されている(表-3)。一方，日本における開発は，その耐性作物から実用化への登録指針まで，欧米の技術導入が中心であり，また最も進んでいるものでも平成7年度においても，まだ隔離圃場試験段階であり(表-4)，様々な意味で欧米に比べ一歩も二歩も遅れている。以下に，非選択性除草剤耐性作物の代表例について，その作出方法および耐性機構を示す。

グリホサート耐性作物（グリホサートの影響を受けない作物*3，真鍋，1995）は，当初サルモネラ菌・大腸菌などを利用した微生物のスクリーニングやペチュニアの細胞選抜から見いだされたグリホサートに耐性の5-エノールピルビルシキミ酸-3-リン酸合成酵素(EPSPS，グリホサートの作用点）の作物への導入も試みられた。しかし現在は，土壌微生物のスクリーニングから *Agrobacterium* CP 4株を選抜し，Tiプラスミドや遺伝子銃を用いて，ダイズ，ナタネ，ワタなどにグリホサート耐性EPSPS遺伝子を導入している。その耐性機構は，導入したEPSPSにより一種のバイパスをつくり，グリホサートによる芳香族アミノ酸合成阻害が起こらないようにするものである(図-3)。図-2においては，作用点の除草剤との親和性を低下させることと理解してよい。

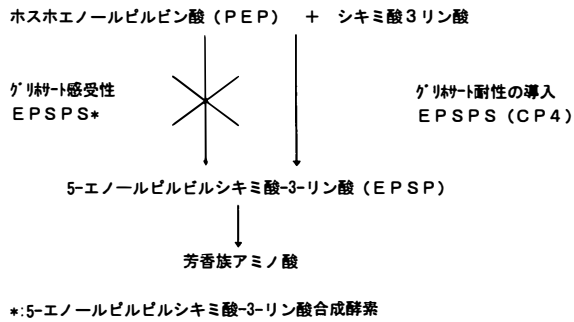


図-3　グリホサート耐性作物の作用機構

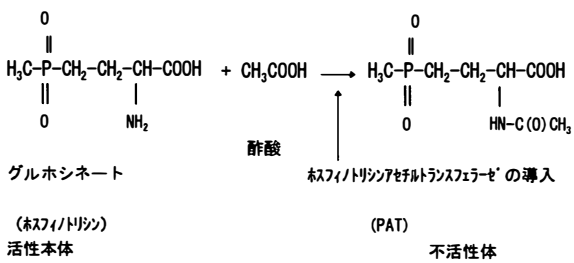


図-4　グルホシネート耐性作物の作用機構

一方，グルホシネート（＝ホスフィノトリシン）の場合，本剤をアセチル化する酵素の働きにより，作物の解毒代謝能を高めることで抵抗性を増している(図-4)。アセチルトランスフェラーゼは自然界に広く存在するが，この耐性酵素，ホスフィノトリシンアセチルトランスフ

*2　実際は，慣行量を施用した場合に広い殺草スペクトラムを持つ除草剤のことであり，すべての植物に同程度影響する除草剤は今のところ存在しない。ただし一般にこのような除草剤を「非選択性除草剤」としているため，ここでもこの表現を用いる。

*3　「II　除草剤耐性作物の特徴」の最後のところで述べたが，作物が除草剤に対し「耐性」とか「抵抗性」を持つという表現だと，使用者が，慣行施用量以上の薬量を処理する恐れがあるため，特に民間会社ではこの表現を使っている。商標名として，欧米では「ラウンドアップレディー作物」が使われている。ここでは便宜上「耐性」という表現を使う。

ェラーゼ (PAT) は，グルホシネートに対し，高い基質特異性を有している。耐性作物の作出には，放線菌の *Streptomyces* から選抜されたグルホシネートを解毒するPAT 遺伝子を，形質転換によりトウモロコシなどに導入する方法をとっている。日本でも，PAT 遺伝子と葉において特異的に発現するプロモーターを組み込んだ bar 遺伝子を，ジャガイモに導入し，天然の抗生物質ビアラホスに対する耐性を導入することに成功している(石毛，1991；桐明ら，1995)。なお，グルホシネートはビアラホス中の活性成分である。

V　今後の課題・問題点

除草剤耐性作物としては，このほかにもいくつか存在するが，作物の薬物解毒能力を全般的に高めることも考えられよう。生物は一般に異物代謝として，第 1 相反応(酸化・還元・加水分解) および第 2 相反応 (抱合) を有している。P 450 は前者の酸化酵素の代表例である。後者の代表例としてはグルタチオン-S-トランスフェラーゼがあり，双方とも化学構造や用途の異なる農薬に対しても，広く解毒代謝による耐性を持つ可能性がある。ただし，両者ともアイソザイムが多く存在することが示唆されており，組換え体作物作出以前に，植物における異物代謝の研究のさらなる発展が求められる。

またトランスジェニック技術の導入までは至っていないが，作物のアレロパシー (他感作用，藤井，1995) や形態的特性・生長速度の向上により，雑草の生育を抑える研究も近年進められている。これらは病害虫同様，防除対象である雑草に対する耐性を作物へ導入することであり，除草剤の低投入化をより直接的に進められる技術として注目されている。

一方，既に実用化段階にある非選択性除草剤耐性作物に関しては，前述 (表-1) したように，耐性作物の種子と適用薬剤を抱き合わせた形で導入した場合の，雑草防除全体としての経済性，連年施用による弊害をさけるための作付け体系や防除暦の指針，さらにはいわゆる社会的認容 (パブリックアクセプタンス，PA) など多方面からの検討が急がれる。

お わ り に

除草剤は，毒性など詳細に調べられているにもかかわらず，「天然物だから安全」という神話のもとに，「毒」扱いをされ，また人為的に操作された遺伝子は危険であると評価されるなど，科学的裏付けのない批判が世間的常識になっている。確かに除草剤耐性作物を含むこれら技術には，先に述べたように解決すべき問題がいくつかある。その意味で 100%安全とは言い切れない。しかし世の中に 100%安全といえる技術は，存在しないこともまた事実である。トランスジェニック植物に関しても，消費者から生産者までが協力して，科学的かつ多面的にリスク (危険性) とベネフィット (利益) を分析し，そのバランスの中からよりよい作物栽培方法を見いだし，生活環境や地球環境の向上に努めたいものである。

引 用 文 献

1) 藤井義晴 (1995)：植調　29(4)：152～159.
2) 石毛光雄 (1991)：同上　25(6)：249～255.
3) 桐明彰ら (1995)：雑草研究　40(別)：154～155.
4) 小林央往ら(1983)：薬剤抵抗性, ソフトサイエンス社, 東京, 349～352.
5) 久島繁 (1983)：薬剤抵抗性, ソフトサイエンス社, 東京, 383～403.
6) 真鍋忠久 (1995)：関東雑草研究会報　6：18～22.
7) 宮本純之 (1993)：新しい農薬の科学, 廣川書店, 東京, 221～226.
8) 大川秀郎 (1994)：農業と環境から農薬を考える, ソフトサイエンス社, 東京, 125～137.
9) Powles S. B. et al. (1994) : Herbicide resistance in plants, CRC press, USA, 353pp.
10) 日本植物調節剤研究協会編 (1995)：植調三十年史, 全国農村教育協会, 東京, 276～278.

新 刊 紹 介

「カビの不思議」
椿 啓介　著
B 6 判，211 ページ，図 60，
ちくまプリマーブックス 87
定価 1,100 円筑摩書房発行

最近，椿啓介氏の著「カビの不思議」を読んだ。実に面白かった。また多くのことを数えられた。同じカビ(菌類)を相手にしていても，私など植物病理学関係者には，ともすると，害菌，つまり敵 (カタキ) として映ってしまうが，椿さんには，カビは親友か恋人のように見えるらしい。林の中の落葉 (それも新しいものと古いものでは，まるで違うらしい) の 1 枚一枚にルーペをあてながら，カビを探すかと思うと，山の中の瀧つぼのアワを採集したり，残雪を取って来たりして，その中のカビの姿に驚異の目を見張る。面白いカビがありそうだと思うと遠路を夜行で出かけたり，知らない人にもツテを求めて訪ねたりする。新しいカビ，またその変わった生態を求めて活動する，その情熱が誠にうらやましい。

椿さんは筑波大学生物系の元教授で，菌類とくに不完全菌類の分類については世界的権威である。カビを通じて世界の学者達とも交友が深く，平成 5 年には，「菌類系統分類学の研究」で，南方熊楠賞を受賞している。

カビを敵と見ず，可愛いい生物として，いわば純科学的な気持で接することが，ひいては植物病理学の発展に，また病害防除の研究につながる近道ではないかとも思われる。椿さんの「カビの不思議」は，そんな思想の転換に，ひと役買ってくれそうに考えられるので，ここに紹介する。　**(小野小三郎)**