



生物的防除部会ニュース No. 84

2025年9月28日発行

目 次

1. ブラジルと日本、アメリカでの生物農薬の利用状況と日本への提言
東京農業大学 総合研究所 生物防除部会 副会長 和田哲夫
1 頁
 2. 生物農薬等を活用した総合防除(IPM)の推進
農林水産省消費・安全局植物防疫課 藤井 達也
5 頁
 3. 微生物除草剤の歴史と課題解決に向けた新展開
京都大学大学院農学研究科 農学専攻 雑草学分野 泉 真隆
16 頁
 4. 昆虫の生殖を操作する微生物：害虫防除への利用に向けた展望について
農業・食品産業技術総合研究機構 生物機能利用研究部門 陰山 大輔
22 頁
 5. 共生微生物の定着による植物免疫プライミングのメカニズム
福井県立大学生物資源学部 仲下 英雄
34 頁
 6. 2025年度 第1回 講演会 開催のお知らせ
開催日 2025年11月17日(月曜日) 13時00分 ~ 16時10分
会場およびZoom ウェビナーによるハイブリッド形式
- 演題 1 「マメシンクイガの総合防除」
斎藤 美樹 氏 北海道立総合研究機構 中央農業試験場
13:00~14:00
- 演題 2 「害虫の細胞内共生微生物をターゲットとした害虫防除について」
大畑 雄太 氏 静岡大学
14:00~15:00
- < 休 憩 > 15:00~15:10
- 演題 3 「バクテリオファージによる難防除害虫の防除青枯革命を例として」
仲里 源恵 氏 パネフリ工業(株)
15:10~16:10

ブラジルと日本、アメリカでの生物農薬の利用状況と日本への提言

東京農業大学 総合研究所 生物的防除部会

副会長 和田哲夫

2025年2月25日に東京農業大学の総合研究所生物防除部会で行った講演スライドを加筆編集したものです。

近年、ブラジルでの生物農薬やバイオスティミュラントの利用が飛躍的に伸びているということで、調査しましたので、以下に紹介いたします。

ブラジルでの農薬の販売金額

2023-2024	ブラジル	日本	比率
生物農薬	1200億円	30億円	40倍
化学農薬	3兆円	3,500億円	10倍

ブラジルは農地面積が大きいので、驚くこともないながら、化学農薬との対比では、4%と1%の差があります。その理由は？

一つ考えられるのが、生物農薬の登録件数です。

ブラジルの生物農薬の登録件数。

- ▶ ブラジル 生物農薬登録数 695登録 (日本 117登録)
- ▶ ブラジル 全農薬登録数 3,045登録 (日本 4,263登録)
- ▶ つまり 生物 / 化学 = Brazil 24% 日本 (2%)

全登録の24%が生物農薬。日本では、2%しかない。

次に、生物農薬の登録の種数

- ▶ 米国 70種 (Biopesticide の登録制度)
 - ▶ EU 45種 失効数 1種
 - ▶ 日本 22種 失効数 8種
- (後藤千枝氏論文 2022年69集関東東山道害虫研究会会報より)

一方で、生物農薬に使われている種数としては、ブラジルでは、90種類程度あり、世界で一番開発がすすんでいるといえる。

695登録の内、約250は 殺虫剤。

微生物センチュウ剤は；主に数種類のバチルスと
Paecyomyces, Trichoderma、Pochonia, Pasteuria.

B.subtilis 7種類 主にセンチュウと病害

B. amynoliquefaciens 12種

P.lilacinus 8種類 主にセンチュウ用 サンパウロ大学

B.velezensis 4種類

Trichoderma harzianum 6種類

Bacillus firmus 3種類 (EPAでもセンチュウ用に登録。

Bayerなどが販売)

Public

興味深いのは、数種類のバクテリアの混合
剤がかなりあること。

Ba + Ba + Bs + Bt = Nematode

Bs + Bt + PI = Nema + fungicide

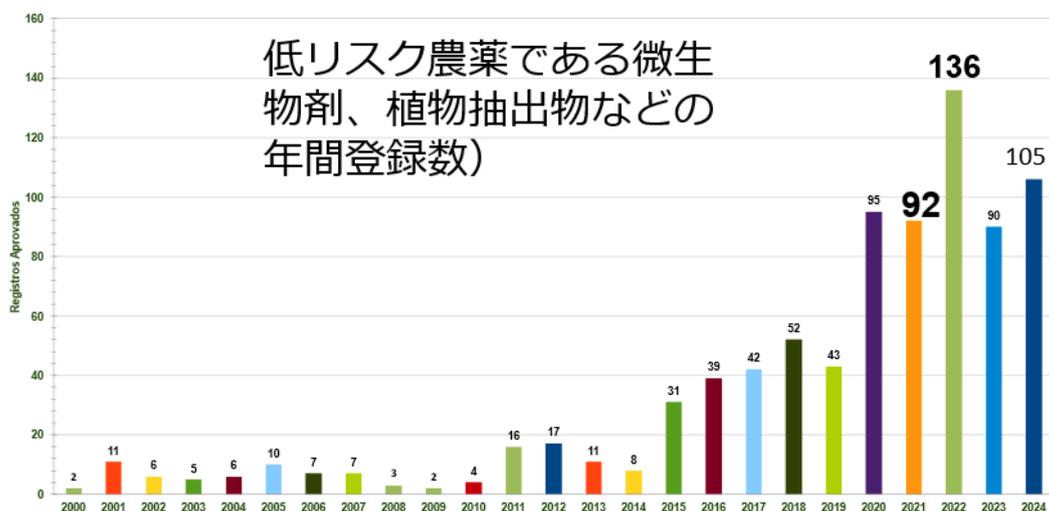
Bv + Ba + Bt = Fungicide + Nema

Bs + Bt = Nema (FMC)

Ba + Bt + B = Nema + Fungicide (Adama)

Public

Produtos de Baixo Risco (Biológicos, Microbiológicos, Semoquímicos, Extratos Vegetais,
Reguladores de Crescimento ou Agricultura Orgânica)



日本では、登録されていないか、使用されていない微生物剤

- ▶ *Metarhizium anisopliae* メタリジウム スリップス、バッタ類、甲虫類などに感染 ポーベリア菌との混合剤もある。
- ▶ VPN-HzSNPV (Cotton ballworm オオタバコガ) のウイルス
- ▶ *Baculovirus anticarsia* (ヤガ 夜蛾) のウイルス
- ▶ *Chrysodeixis includens* NPV (大豆エダシャクガ) のウイルス
- ▶ *Diachasmimorphalongi caudata* (コマユバチ ミバエの寄生蜂)
- ▶ *Pseudomonas fluorescens*
- ▶ *Pseudomonas chlororaphis*
- ▶ *Spodoptera frugiperda* multiple NP (草夜盗 の ウイルス)
- ▶ *Isaria javanica*,
- ▶ *Baculovirus Helicoverpa armigera* (タバコガ ウイルス)
- ▶ *Cordyceps javanica* (蛹タケ 冬虫夏草)
- ▶ *Phthorimaea operculella* ウイルス
- ▶ *Telenomus podisi* (カメムシの天敵寄生蜂)

ブラジルで生物農薬ビジネスに参入している主な外資企業

- ▶ Syngenta, Bayer, FMC, Adama,
- ▶ BASF, Ihara, Koppert, UPL, Biobest
- ▶ Sumitomo, Toyobo, Mitsui&Co

日本ではあまり積極的に参加していない会社もブラジルでは活躍しているようです。

なぜブラジルで生物農薬とバイオスティミュラントの利用が増加しているのか？

1 番目の理由： 大型作物で利用されているから⇒大豆など

その他の理由は、

- 化学農薬の抵抗性回避
- オーガニック栽培の必要性 下記の理由など
- 化学農薬の登録が失効している EU への輸出作物には化学農薬が使いにくい。
- 生物農薬の登録が比較的、容易であるから。
- 市場に参入している生物農薬の会社が多いから、切磋琢磨する

などの理由が考えられます。

以下はブラジルを参考に、日本で生物防除を盛んにするための提言の一部です。

1. 生物農薬の種類を増やす → そのために補助金などが必要？
2. 野外作物での生物農薬の開発が必須。
水稲、テンサイ、サトウキビ、大豆、果樹、根菜など

3. キャベツ、白菜などでのコナガ、ヨトウムシなどの防除暦に抵抗性会費の為、必ずBT 剤とボーベリア菌などを必須として入れ込む。
4. 国として、生物農薬を使用することを各県の試験場、農協などに緑の戦略の一環として強く要請。
5. 日本の農薬会社が生物農薬に興味を示すよう、補助金などで誘導する。利益の出るビジネスに誘導。
6. 消費者に生物農薬の利点を啓蒙喧伝する。

以上ですが、更に提言アイデアあれば、ご教示賜れば幸いです。

生物農薬等を活用した総合防除（IPM）の推進

農林水産省消費・安全局植物防疫課

藤井 達也

はじめに

改正植物防疫法に基づく総合防除（IPM）の推進や、みどりの食料システム戦略に掲げる化学農薬使用量の低減及び有機農業の取組拡大に対する目標に資する取組として、天敵等を含む生態系の相互作用の活用、新たな生物農薬や防除技術等に関する研究開発のほか、地域の実情に応じた防除体系の実証を通じた技術の普及及び定着、並びに生物農薬の供給チェーンの構築が期待されている。また、世界の生物農薬市場に目を向けると、特に近年は着実な拡大が続いており、今後も高い成長率が見込まれている（田中、2023）。その背景には、各国・地域における、農薬登録規制を含む環境負荷低減や持続可能性を意識した農業政策、消費者ニーズの高まり等が示唆されるところ、世界の農薬使用量の約25%を占めるアジア・太平洋地域においてもその市場成長が予測されている（FAO、2022；Markets and Markets社、2023）。

筆者は2024年の3月に、アジア・太平洋植物防疫委員会による生物農薬等の管理及び適用に関するトレーニングワークショップ（以下「APPPCワークショップ」という。）に参加し、日本での生物農薬等の登録や普及状況等の報告を行った。本稿では、植物防疫に関する国際的枠組みのほか、我が国におけるこれまでの登録状況を振り返りつつ生物農薬等をめぐる状況についてご紹介したい。

なお、生物農薬を指す英語表現として“Biopesticides”や“Biological pesticides”等が挙げられるが、これらについて国際的な定義はなく、FAO/WHOにより作成された農薬管理に係る国際行動規範（FAO/WHO、2017）に基づき、一般的にはMicrobials（微生物）、Botanicals（植物抽出物）及びSemiochemicals（情報伝達物質）がその範疇に含まれることが多い。一方、Biochemical pesticidesという表現が用いられる場合¹や、微生物が産生する物質も含めた管理が行われている場合もあるほか、農薬登録制度におけるMacrobiotics/Invertebrate（天敵生物）の扱いも国・地域により異なる。本稿では、ワークショップでの報告を踏まえBiopesticideに関する内容を幅広く紹介することから、表記上の誤解を招かないよう、日本における農薬登録制度に準じて、天敵生物や微生物防除資材（BT剤を含む。）を指す場合に「生物農薬」と称することとし、フェロモン剤・誘引剤や植物抽出物を含めた情報を指す場合には「生物農薬等」と表現している。なお、本稿は、「植物防疫（78巻11月号）」に掲載した記事を時点更新及び加筆修正したものである。また、筆者の理解及び個人的な意見も交えて示したものであり、筆者の属する機関の公式な見解ではない。

I 植物防疫に関する国際的枠組みについて

はじめに、APPPCを中心に植物防疫に関する国際的枠組みの概要をご紹介するほか、参加したAPPPCワークショップについても触れておきたい。

1 APPPCについて

アジア・太平洋植物防疫委員会（APPPC：Asia and Pacific Plant Protection Commission）は、国際植物防疫条約（IPPC：International Plant Protection Convention）で位置づけられた地域植物防疫機関の一つとして、設立は1956年に遡る。1956年当時は「東南アジア太平洋地域植物防疫委員会（Plant Protection Committee for the Southeast Asia and the

¹ 例えば、米国 EPA は Biopesticides について “certain types of pesticides derived from such natural materials as animals, plants, bacteria, and certain minerals” と位置づけ、①交信かく乱剤や植物抽出物を含む Biochemical pesticides、②細菌や菌類、ウイルス等を含む Microbial pesticides、③植物に組み込まれた遺伝物質から産生される殺虫性物質である Plant-Incorporated-Protectants (PIPs) の 3 つのカテゴリーを示している（EPA、<https://www.epa.gov/ingredients-used-pesticide-products/what-are-biopesticides>）。

Pacific Region）」との名称であり、1979年にFAO理事会で現在のAPPPCへの名称変更・地域拡大が承認され、1983年に名称変更の協定が発効した。

現在は、アジア・太平洋地域における植物検疫措置に関する地域基準の策定や技術協力の実施等を主な活動とし、事務局はFAOアジア・太平洋地域事務所（バンコク）に所在する。2025年4月現在、25ヶ国がAPPPCの設置根拠であるアジア・太平洋地域植物防疫協定に加入している（FAO、1983；<https://www.apppc.org>）。一方、日本は、同協定第4条にある南米葉枯病（SALB：South American leaf blight (*Dothidella ulei*）に対する植物検疫措置に関する規定（通称“パラゴム条項”）とWTO/SPS協定の関連規定との間に齟齬が生じていることを理由に、アジア・太平洋地域植物防疫協定への加入には至っていない。このため、2年に1度開催される総会等にはオブザーバーとして参加しているが、農林水産省職員をFAOアジア・太平洋地域事務所に派遣する等により、APPPCの活動を含むアジア・太平洋地域の植物防疫に係る能力向上を支援している。

なお、このパラゴム条項はAPPPC加盟国間でも問題視され、1999年にはAPPPC総会を経てFAO理事会で当該条項の削除が承認された。その後、南米葉枯病に関する地域基準（FAO、2009）の策定を踏まえ、協定加盟国の受諾（acceptance、加盟国の2/3以上の受諾で発効）を待っている状況にあるが、現在のところ直ちに発効される状況にはない。このため、日本としては、改正協定の早期発効を目指し、未受諾国への働きかけを継続しているところである。植物防疫に関する国際的枠組みの形成と機能の変遷に関しては、過去の記事（舟木、2015）に詳しく解説されている。

2 APPPCワークショップについて

ワークショップは、2022年11月に開催された第32回APPPC総会において、農薬管理に係る常任委員会の行動計画の1つとして生物農薬等をテーマとした活動が承認されたことに基づき、中国農業農村部農薬検定所（ICAMA）及び中国農業科学院植物保護研究所（IPP-CAAS）による資金協力の下、FAO及びネパール政府の主催により、2024年3月18-22日にカトマンズで開催された。

ワークショップの目的は、各国の生物農薬等の登録・管理、データ要求、ガイドライン等に関する情報交換、新たな技術や有効成分及び製剤の研究開発に関する知見の共有等を通じて、APPPC加盟国間での生物農薬等の普及促進を図ることであり、計12か国の植物防疫及び農薬管理当局職員のほか、中国及びネパールの生物農薬等関係企業及び大学研究者、APPPC事務局及びFAOネパール事務所職員など約50名が出席した。日本から筆者が、生物農薬の登録状況、農薬・植物防疫行政に係る法体系及び担当機関、生物農薬に関する研究開発事例、国内農薬メーカーによる推進体制、今後の方針等を紹介した。ワークショップの概要については、今後、先述のwebサイトに掲載される予定であるため、本稿では末尾にポイントを絞ってご紹介する。

II 我が国における生物農薬等の登録状況について

1 生物農薬等の新規登録件数の推移

はじめに、日本国内での生物農薬等の新規登録製剤数の推移について図-1に示す。データの集計にあたっては、農薬登録情報提供システム（農林水産省、<https://pesticide.maff.go.jp>）や、登録・失効農薬情報（FAMIC農薬検査部、<https://www.acis.famic.go.jp/toroku/>）のほか、（一社）日本植物防疫協会が発行・提供する農薬要覧及びJPP-NETを用いて、天敵生物、昆虫病原微生物、BT剤、微生物殺菌剤／除草剤／植物生長調節剤及び弱毒ウイルス（以下「微生物殺菌剤等」

という。)、フェロモン剤/誘引剤の各カテゴリーに分類して、製剤の主たる用途により整理²を行った。なお、誌面の都合から年次別登録詳細や各有効成分の解説については掲載を割愛するため、(一社)日本植物防疫協会が提供する登録状況に関する資料 (https://www.jpnpn.ne.jp/jpp/bo uteq/seibutunouyaku_data/Bio_registration.pdf) や、過去の総説(国見、2016)も併せて参照いただきたい。

我が国での生物農薬等の歴史を紐解くと、古くは1951年に寄生蜂であるルビーアカヤドリコバチ(登録番号第1203号)が登録されたことに始まり、1954年には拮抗作用を有するトリコデルマ粉剤(同第2000号)が登録され、トリコデルマ生菌(同第7023号、1965年登録)は、たばこの腰折病及び白絹病を適用病害として2004年6月まで登録を有していた。また、昆虫病原微生物等に関しては、1974年にマツカレハに対する細胞質多角体病ウイルスを有効成分とするマツケミン水和剤(同第13241号及び13242号)が登録されたことに始まる(国見、2004;佐藤、2004)。

性フェロモンを用いた製剤は、1977年に大量誘殺剤として登録されたフェロディンSL(同第13746号)に始まる。1970~80年代にかけて当該カテゴリーの登録実績の多さが目立つが、これはメチルオイゲノールやキュウルアなど、特にミカンコミバエ種群及びウリミバエを誘引対象とする有効成分を含有する製剤が多くを占めており、南西諸島を中心として両ミバエに対する根絶防除(古茶、1986;農林水産省、1993)が実施されていた当時の情勢がうかがわれる。1980年代後半になると交信かく乱作用を有する製剤の新規登録が進み、2010~14年にかけては製剤の切替えも含まれるものの新規登録件数が17件と最も多い時期であった。

また、BT剤に関しては、1981年にトアロー水和剤CT(同第14459号)が初めて登録され、翌1982年にも複数製剤が登録されたが、人体に対する安全性に関する議論のため、その後1994年まで新たな登録はほぼ行われなかった(伊藤ら、1991年;丸山、2004)。なお現在は、チョウ目幼虫の防除目的に、生菌剤を中心に*kurstaki*系及び*aizawai*系菌株由来製剤が登録及び販売されているが、以前はコガネムシ類幼虫への殺虫活性を有する*japonensis*系菌株由来製剤が登録されていた。

1990年代後半から2010年代前半にかけては5年単位での新規登録件数が40件を超え、BT剤のほか、特に天敵生物や微生物殺菌剤等の割合が比較的多いことが分かる。この頃の状況として、国による研究開発支援や、微生物農薬の安全性評価に関する基準や登録申請に必要な資料作成に係るガイドライン(微生物農薬ガイドライン)の策定のほか、薬効薬害試験の実施方法や評価法の整理、研究者や関係メーカー等による活動の展開が挙げられる(農林水産省、1997;岡田、2004;藤田、2015)。

直近10年間では新規登録の多くを天敵生物が占めており、特に捕食性カブリダニ類に関して放飼の長期安定性に資する製剤が複数上市されている。その他のカテゴリーでの登録実績は限られているものの、トピックとして、病害を対象とするBT剤³やトマトの青枯病を対象としたバクテリオファージ製剤といった、新規の作用性や有効成分を有する製剤の登録が挙げられる。また、植物由来成分を有効成分とする製剤として、くん液蒸留酢酸液剤(同第24760号)やシンナムアルデヒドくん蒸剤(同第24857号)が登録された。

² 登録製剤数の集計では、微生物殺菌剤及びBT剤に関して他成分との混合剤を含めている。またBT剤は生菌・死菌の合計である。有効成分数の集計では、登録を有している者及び微生物農薬に係る菌株の違いによる区別は行っていない。植物抽出物は登録実績が限定的であったことから集計に含めていない。なお、本稿で示す登録状況は、いずれも2025年1月1日時点の情報に基づく。

³ 抵抗性誘導作用を有する(住友化学園芸、https://www.sc-engei.co.jp/sp_contents/en/2020/benicaXguard/)。

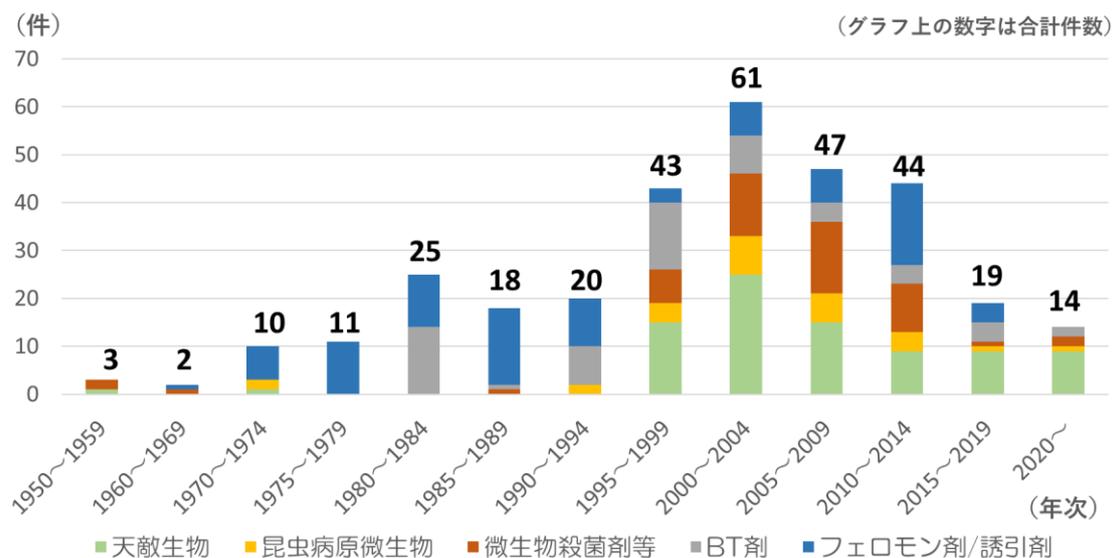


図-1 日本における生物農薬等の新規登録製剤数の推移

2 現在の登録状況

国内におけるこれまでの生物農薬等の新規登録製剤数及び総登録有効成分数並びに現在の登録状況を表-1に、2025年1月1日時点で登録のある有効成分名を表-2に、それぞれ示す。

現在登録を有している生物農薬等は2000年以降に登録された製剤が中心であり、それ以前に登録された製剤の多くが経済的理由や新規登録取得による切替等により失効しているものの、BT剤は80年代から登録を有している製剤の割合が比較的多い。なお、制度が異なるため一概には比較できないものの、EU及び米国で登録されている微生物農薬の有効成分数は、その種類にもよるが総じて日本に比べて多い(後藤、2022)。

表-1 日本における生物農薬等の新規登録製剤数、有効成分数等

カテゴリー	天敵生物		昆虫病原微生物		微生物殺菌剤等		BT剤		フェロモン剤・誘引剤	
	登録実数	登録有	登録実数	登録有	登録実数	登録有	登録実数	登録有	登録実数	登録有
1950～1959	1	-	-	-	2	-	-	-	-	-
1960～1969	-	-	-	-	1	-	-	-	1	1
1970～1979	1	-	2	-	-	-	-	-	18	2
1980～1989	-	-	-	-	1	-	15	3	27	2
1990～1999	15	3	6	2	7	4	22	7	13	1
2000～2009	40	25	14	9	28	15	12	7	14	8
2010～2019	18	17	5	4	11	7	8	7	21	18
2020～	9	9	1	1	2	2	2	2	-	-
製剤数	84	54	28	16	52	28	59	26	94	32
有効成分数	29	22	15	12	20	13			37	21

表-2 生物農薬等の登録有効成分名

天敵昆虫	昆虫病原微生物及びBT剤	微生物殺菌剤等	フェロモン剤/誘引剤
寄生蜂	線虫	細菌	
イサエアヒメコバチ	スタイナーネマ カーボカプサエ	シュードモナス フルオレッセンス	アリマルア
オンシツヤコバチ	スタイナーネマ グラセライ	シュードモナス ロデシア	アルミゲルア
ギフアブラバチ		パチルス アミロリクエファシエンス	インフェルア
コレマンアブラバチ	細菌	パチルス シンプレクス	ウワバルア
サバクツヤコバチ	パスツールリア ペネトランス	パチルス スプチリス	オキメラノルア
チチュウカイツヤコバチ	パチルス チューリングゲシス	パリオボラックス パラドクス	オリフルア
チャバラアブラコバチ		ラクトパチルス プランタラム	キュールア
ハモグリコマコバチ	菌類	非病原性エルビニア カロトポーラ	ケルキボルア
ハモグリミドリヒメコバチ	パーティシリウム レカニ		コッシンルア
	ベキロマイセス テヌイベス	菌類	サキメラノルア
		コニオチリウム ミニタンス	シナンセルア
捕食性昆虫	ベキロマイセス フモンソセウス	タラロマイセス フラバス	スウィートビルア
アカメガシワクダアザミウマ	ポーベリア バシアーナ	トリコデルマ アトロビリデ	ダイアモルア
アリガタシマアザミウマ	ポーベリア プロニアティ		ダイシルア
タイリクヒメハナカメムシ	メタリジウム アニソプリエ	ウイルス	トートリルア
タバコカスミカメ		スッキーニ黄斑モザイクウイルス	ピーチフルア
ナミデントウ	ウイルス	青枯病菌感染性バクテリオファージ RKP181	ビートアーミルア
ヒメカメノコデントウ	チャハマキ顆粒病ウイルス		ピリマルア
ヤマトクサカゲロウ	ハスモンヨトウ核多角体病ウイルス		フォールウェブルア
	リンゴコカクモンハマキ顆粒病ウイルス		メチルオイゲノール
			リトルア
捕食性カブリダニ			
キイカブリダニ			
クメリスカブリダニ			
スワルスキーカブリダニ			
チリカブリダニ			
ミヤコカブリダニ			
リモニカスカブリダニ			

Ⅲ 我が国における生物農薬等の出荷状況について

1 国内出荷額の推移

農薬要覧によると、直近11年間（平成25農薬年度～令和5農薬年度⁴）の農薬全体の国内出荷額はおよそ3,700～4,000億円の範囲にあり、そのうち生物農薬等に関しては約40億円前後で推移している（図-2）。表-3は、過去11年間の生物農薬等（植物抽出物を除く）の国内出荷額の推移と、国内農薬市場に占める割合を表したものである。

国内出荷額の内訳を見ると、天敵生物・昆虫病原微生物・BT剤からなる殺虫剤カテゴリーの出荷額は、この11年間で約6.7億円増加（16.8億円→23.5億円）している。令和5農薬年度における構成比について、天敵生物が73%（約17億円）、昆虫病原微生物が4.5%（約1.1億円）、BT剤が22%（約5.3億円）である。天敵生物の占める割合が10年前に比べて約13ポイント増加し、このカテゴリーの出荷額増加分をカバーしている一方で、昆虫病原微生物及びBT剤については、出荷額に顕著な変動はみられないものの、出荷額に占める割合は約3ポイント及び約10ポイント減少している。フェロモン剤/誘引剤はこの10年間で出荷額が約7億円（15.9億円→8.9億円）減少し、微生物殺菌剤等の年間出荷額は約7～8億円でほぼ横ばいとなっている（表-3）。

このように、国内の生物農薬市場において天敵生物は大きなウェイトを占めており、その年平均成長率（CAGR、平成25農薬年度～令和4農薬年度）は約5.5%と計算される。この背景には、農薬メーカーによる登録推進や先述の製剤改良とともに、いちご等の施設栽培を中心として天敵の活用技術が確立され、防除作業の省力化や、薬剤抵抗性対策又は輸出相手国の残留農薬基準を満たす防除体系の導入等の観点から、各産地での普及が進んでいるものと考えられる。一方で、平成11～25農薬年度における推移（国見、2016）と比べても天敵生物を除いては各カテゴリーの出荷額の変動が少なく、令和5農薬年度における国内農薬市場に占める生物農薬等の割合はほぼ1%であるが、この数字は過去11年を通してほぼ変わっていない（表-3）。

⁴ 農薬年度とは前年10月から当年9月までを指す（例：令和5農薬年度は令和4年10月～令和5年9月）。

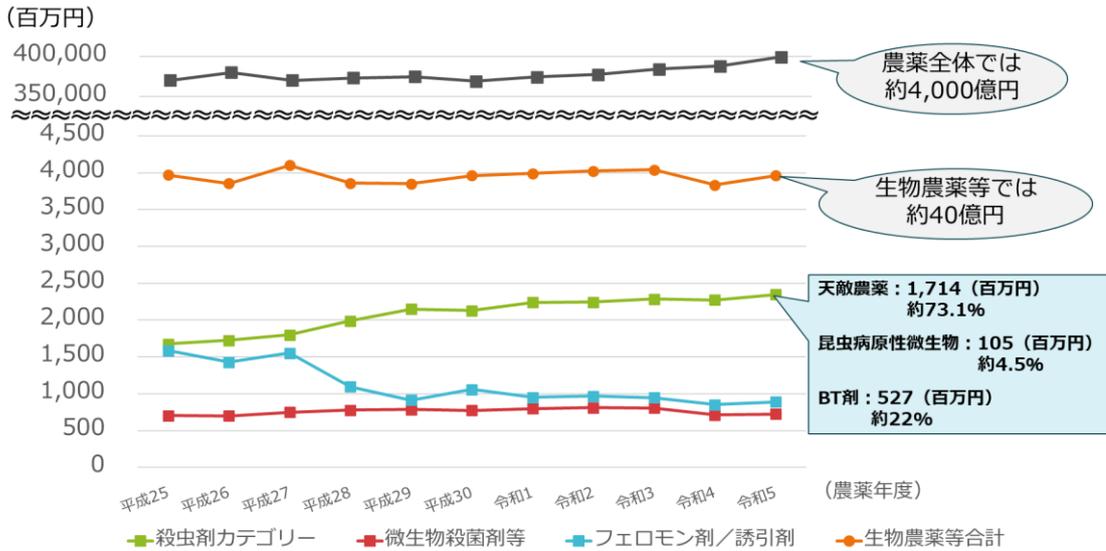


図-2 生物農薬等の国内出荷額の推移 (H25~R5農薬年度)

表-3 生物農薬等の国内出荷額の推移 (単位：百万円)

農薬年度	平成25	平成26	平成27	平成28	平成29	平成30	令和1	令和2	令和3	令和4	令和5
殺虫剤カテゴリー	1,678	1,726	1,800	1,989	2,149	2,129	2,240	2,246	2,287	2,273	2,347
天敵生物	1,003	1,046	1,095	1,228	1,254	1,322	1,438	1,519	1,581	1,622	1,714
昆虫病原性微生物	127	116	121	141	150	136	130	119	115	109	105
BT剤	547	564	583	620	745	671	673	609	591	541	527
フェロモン剤/誘引剤	1,586	1,430	1,554	1,094	915	1,057	952	967	948	851	891
微生物殺菌剤等	706	700	750	778	785	775	797	812	805	712	726
合計	3,970	3,855	4,103	3,861	3,850	3,962	3,990	4,025	4,040	3,836	3,964
農薬全体	370,100	380,213	370,423	373,360	374,969	369,309	374,384	377,545	384,250	387,987	399,572
生物農薬等の割合 (%)	1.073%	1.014%	1.108%	1.034%	1.027%	1.073%	1.066%	1.066%	1.051%	0.989%	0.992%

2 有効成分別の出荷額

令和5農薬年度における有効成分別出荷額を見てみると、天敵生物に関しては、チリカブリダニ剤 (約4.7億円)、ミヤコカブリダニ剤 (約4.0億円)、スワルスキーカブリダニ剤 (約3.5億円) 及びリモニカスカブリダニ剤 (約1.2億円) からなる上位4種の捕食性カブリダニが全体の約8割を占め、その後にはタバコカスミカメ剤 (約1.1億円)、タイリクヒメハナカメムシ剤 (約0.90億円) と続く。過去11年の推移 (図-3) を追うと、近年は特にチリカブリダニ剤及びミヤコカブリダニ剤の出荷額増加が続いていることが分かる。また、きゅうり並びにカブリダニ類の利用が困難なトマト及びミニトマト (いずれも施設栽培) に登録を有しているタバコカスミカメ剤について、捕食量や分散能力に優れ、バーベナやクレオメ等を用いたバンカー法などIPM体系を構築するための個別技術とともに、その出荷額から農業現場での期待性が示唆される。

昆虫病原微生物では、ボーベリア バシアーナ剤 (乳剤：約0.38億円、水和剤：約0.22億円) を除いては、バーティシリウム レカニ剤、ボーベリア ブロンニアティ剤と続くが、出荷額はいずれも2,000万円以下である (図-4)。また、微生物殺菌剤等では、タラロマイセス フラバス剤 (約2.6億円)、シュードモナス ロデシア剤 (約1.7億円)、バチルス ズブチリス剤 (約1.2億円)、トリコデルマ アトロビリデ剤 (約0.82億円) 及びバチルス アミロリクエファシエンス剤 (約0.80億円) で当該カテゴリー出荷額の9割を超える。特にシュードモナス ロデシア剤は、その上市以降の出荷額推移が堅調であるところ、この背景には、軟腐病など細菌性病害に対する防除ニーズの高まりや他剤の製造中止等による切替えが関係しているのではないかと推察される (図-5)。これら

各カテゴリーでの出荷額上位成分の主な登録内容は、表-4のとおりである⁵。

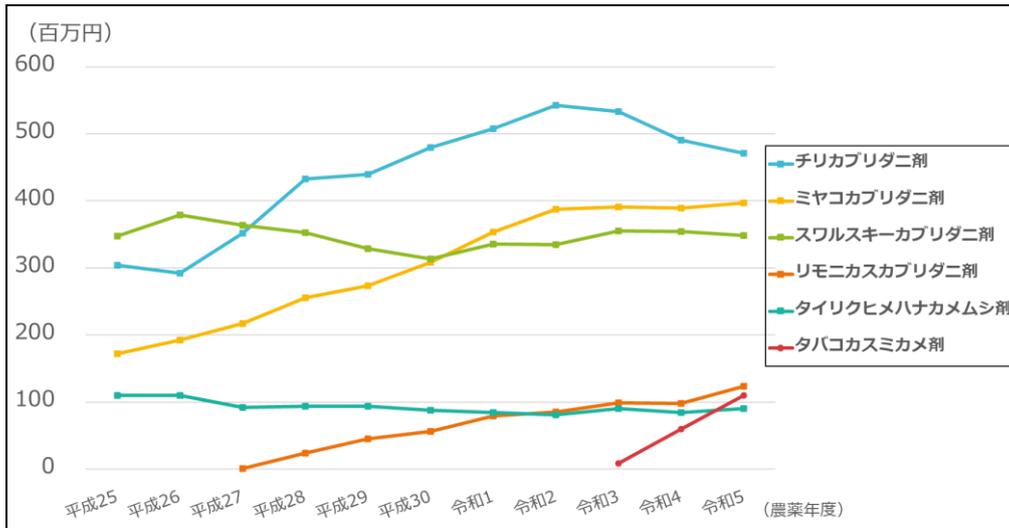


図-3 主な天敵生物の出荷額推移

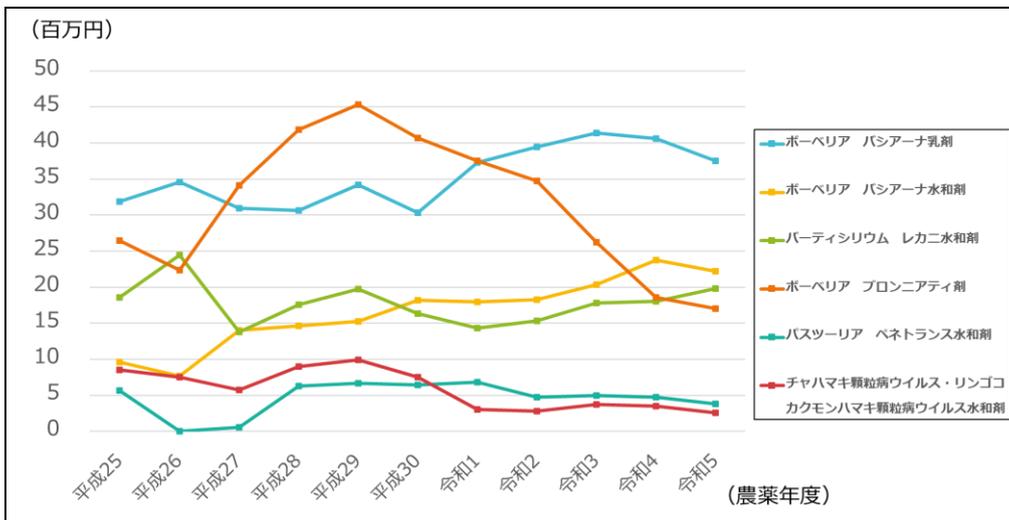


図-4 主な昆虫病原微生物の出荷額推移

⁵ フェロモン剤／誘引剤に関しては、誌面の都合上、割愛する。

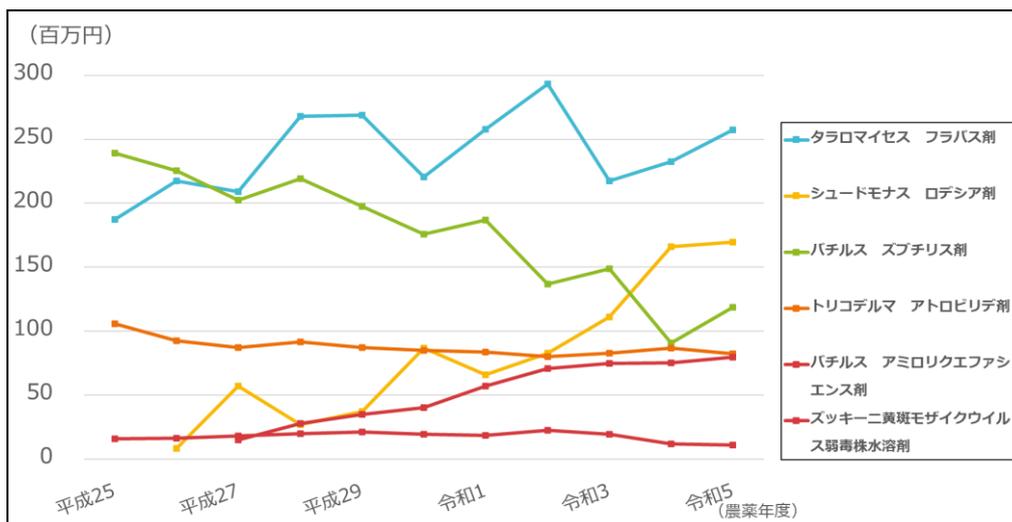


図-5 主な微生物殺菌剤の出荷額推移

表-4 出荷額上位成分の主な登録内容

カテゴリー	出荷額上位5成分	主な適用作物*	主な適用病害虫
天敵生物			
	チリカブリダニ (<i>Phytoseiulus persimilis</i>)	野菜類、果樹類、花き類等	ハダニ類
	ミヤコカブリダニ (<i>Neoseiulus californicus</i>)	野菜類、果樹類、花き類等	ハダニ類
	スワルスキーカブリダニ (<i>Amblyseius swirskii</i>)	野菜類、果樹類、花き類等	アザミウマ類、コナジラミ類、ミカンハダニ、チャノホコリダニ等
	リモニカスカブリダニ (<i>Amblydromalus limonicus</i>)	野菜類、花き類・観葉植物	アザミウマ類、コナジラミ類、チャノホコリダニ
	タイリクヒメハナカメムシ (<i>Orius strigicollis</i>)	野菜類	アザミウマ類
昆虫病原性微生物、BT剤			
	バチルス チューリングゲンシス (<i>Bacillus thuringiensis</i>)	野菜類、果樹類、花き類等	チョウ目害虫 (幼虫)
	ボージェリア バシアーナ (<i>Beauveria bassiana</i>)	野菜類等	アザミウマ類、コナジラミ類、アブラムシ類、ハダニ類等
	ボージェリア ブロンニアティ (<i>Beauveria brongniartii</i>)	果樹類、さくら等	カミキリムシ類 (成虫)
	バーティシリウム レカニ (<i>Verticillium lecanii</i>)	野菜類、マンゴー、きく等	コナジラミ類、チャノキイロアザミウマ、ミカンキイロアザミウマ
	パステウリア ペネトランス (<i>Pasteuria penetrans</i>)	野菜類、いちじく	ネコブセンチュウ
微生物殺菌剤等			
	タラロマイセス フラバス (<i>Talaromyces flavus</i>)	稲等	いもち病、ばか苗病、苗立枯細菌病、もみ枯細菌病、苗立枯病等
	シュードモナス ロデシア (<i>Pseudomonas rhodesiae</i>)	野菜類、核果類等	軟腐病、黒斑細菌病、かいよう病等
	バチルス スズチリス (<i>Bacillus subtilis</i>)	野菜類、果樹類、花き類等	灰色かび病、うどんこ病、葉かび病等
	トリコデルマ アトロビリデ (<i>Trichoderma atroviride</i>)	稲等	いもち病、ばか苗病、苗立枯細菌病、もみ枯細菌病、苗立枯病等
	バチルス アミロリクエファシエンス (<i>Bacillus amyloliquefaciens</i>)	野菜類、果樹類、花き類等	灰色かび病、うどんこ病、葉かび病、灰星病等

*:露地栽培、施設栽培に係る記載は省略。また、農薬登録上の作物名を示すものではない。

3 主な輸入実績

最後に、生物農薬のサプライチェーンの観点から、輸入実績についてもご紹介しておきたい。国内で登録及び出荷される農薬については、海外の製造業者等からその一部が原体又は製剤として輸入されており、令和5農薬年度における輸入金額は約1,231億円（CIF価格）である。

天敵生物等については当該農薬年度に約215t・kℓ（約13.8億円）が輸入され、実績が多いものとして、天敵生物では、捕食性カブリダニ（チリカブリダニ、スワルスキーカブリダニ、ミヤコカブリダニ等）、タイリクヒメハナカメムシ、寄生蜂（コレマンアブラバチ、オンシツツヤコバチ等）がオランダ、ベルギー、豪州等から輸入されている。そのほか、BT剤及びボージェリア バシアーナ剤が米国から、バーティシリウム レカニ剤がオランダから、バチルス スズチリス剤が中国、台湾等から、それぞれ輸入されている⁶。

⁶ 農薬の出荷及び輸入実績等に関する調査結果（出典：農林水産省消費・安全局農産安全管理課農薬対策室）より。

Ⅳ 我が国における生物農薬等の普及拡大に向けた取組について

ここまで国内での登録や出荷状況についてご紹介してきたが、生物農薬等の普及拡大を図るためにはイノベーションの創出や技術の社会実装が重要であることは言うまでもない。

農林水産省が実施する研究事業から生物農薬等に係る取組事例をいくつかご紹介したい。先に述べたタバコカスミカメ剤の利用に関する技術は、内閣府戦略的イノベーション創造プログラム（SIP、第1期）も活用して取り組まれた（https://www.naro.go.jp/PUBLICITY_REPORT/PRESS/LABORATORY/nipp/142953.html）。「微生物殺虫・殺菌剤を用いた野菜重要病害虫のデュアルコントロール技術の確立」（令和2～4年度、イノベーション創出強化研究推進事業）では、サリチル酸経路を介した局所的な抵抗性誘導によって、昆虫病原微生物のボーベリア バシアーナ剤が野菜類のうどんこ病に対しても防除効果を示すことが確認された。既に農薬登録拡大がなされており、1剤の生物農薬の使用により殺虫及び殺菌効果が期待できることから、農薬使用成分数の削減や省力化に寄与する技術である（https://www.naro.go.jp/laboratory/brain/innovation/results/files/2023_results_kaihatsu-37.pdf）。また、委託プロジェクト研究として、令和5年度から果樹のハダニ等に対する国産天敵製剤の開発やウリ科野菜に対する植物ワクチンの開発等を行う「園芸作物における有機栽培に対応した病害虫対策技術の構築」が進められている（<https://www.affrc.maff.go.jp/docs/project/pdf/jisseki/2023/seika2023-3.pdf>）。

生物農薬等の普及拡大に向けては、このような新たな防除技術の研究開発や地域の実情に合った防除体系の実証等を、国、都道府県、試験研究機関、農業者団体及び民間事業者が連携し取り組むことが必要である。また産地実証等に当たっては、農業者が経営判断として積極的に自らの営農活動に取り入れることができるよう、生物農薬等の活用による防除効果や、コスト及び生産性に係るデータの収集及び整理等を行うことによって、慣行の防除体系や防除技術と比べた経営上のメリットの把握に努めることが重要となる。更に、このような取組により得られた知見や確立された防除技術等をわかりやすく取りまとめ、農業者等への防除指導に活用することが期待される。

Ⅴ APPPCワークショップの内容

ワークショップでは、世界的に生物農薬の市場拡大が期待されている中で、参加した各国での普及状況はまだ十分とは言えず、そのハードルとして、行政上の課題では生物農薬等の登録制度／リスク評価体制の整備や人的リソース等が挙げられていたほか、実使用場面の課題では①コスト、②防除効果、③農家への適切な技術指導／トレーニング、④アクセス（入手）の容易さ、⑤生物農薬の認知等が示唆された。また、このようなワークショップを通じて各国との情報共有やキャパシティビルディング、人脈の形成等が重要であると感じられた。

参加国のカントリーレポートにおいて、使用実績の多い製剤として、BT剤、ボーベリア バシアーナ剤、トリコデルマ属菌剤、メタリジウム アニソプリエ剤等が示されていたほか、植物抽出物についても多数の紹介（ニームオイル、アザジラクチン等）があり、その存在感が大きい点が印象的であった。

世界的に使用実績の多い微生物農薬の有効成分として、*Trichoderma* sp.、*Beauveria bassiana*、*Peecilomyces liacinus*が挙げられるとの紹介があった。その他に、*Bacillus*属菌のバリエーションの豊富さ（*B. subtilis*、*B. amyloliquefaciens*、*B. thuringiensis*、*B. licheniformis*等）が挙げられ、その特徴として、種並びに代謝産物の多様性、環境ストレス耐性の高さ、保存安定性の良さ、工業化の容易さ等が紹介されていた。

おわりに

近年の気候変動、特に温暖化等による病害虫の発生地域・発生量・発生時期の変化や、薬剤抵抗

性の発達等に対応するため、改正植物防疫法に基づき全ての都道府県で「総合防除計画」が策定され、化学農薬のみに依存しない総合防除 (IPM) の必要性が改めて認識されようとしているところ、1つの事例として、青森県において2024年度からりんご防除暦の基準薬剤に交信かく乱剤 (コンフューザーR) が採用され、予算支援とともに県を挙げての取組が進められている。奇しくもワークショップにて、中国Pherobio Technology社の担当者から、日本ではフェロモン剤の更なる普及拡大の余地があるのではないかと、交信かく乱剤の原体開発力の高さとその現場普及のギャップに対する疑問が呈された。中国においてもフェロモン剤の普及拡大のハードルとして、農家の理解不足 (化学農薬利用に対する慣習)、種特異性の高さ等があるほか、4つのE (Ecological, Efficient, Easy, Economic) が重要であるとの紹介があったところ、こうした課題は我が国にも該当すると回答し理解が得られた。このような特に地域全体で取り組むことが有効である技術に関しては、国による環境保全に効果の高い営農活動への直接支払い制度も活用しつつ、行政が主導となった普及推進に期待したい。

また、農林水産省では、最新の科学的知見に基づく審査を行う観点から、諸外国のデータ要求も参照し、本年4月1日付けで従来の微生物農薬ガイドラインを改正するとともに、新たに天敵農薬の登録申請に係るテストガイドラインを策定した。併せて、世界的な食料情勢の変化に伴う食料安全保障上のリスクの高まりや地球環境問題への対応、海外の市場の拡大等、我が国の農業を取り巻く情勢の変化を踏まえた「改正食料・農業・農村基本法」(2024年6月5日施行)では、農業の持続的な発展に関する施策として、国が植物に有害な病害虫等の発生の予防及びまん延の防止のために必要な施策を講ずる旨の規定 (第41条：伝染性疾病等の発生予防等) が新たに設けられた。更に、本年4月には、次期食料・農業・農村基本計画が閣議決定され、生物防除資材の活用を含めた総合防除の普及・推進について明記されている。

本稿執筆にあたり、2025年2月～3月にかけて昆虫病原微生物 (線虫) 2剤、微生物殺菌剤 (細菌) 4剤について登録失効手続きが済んでいることを知った次第であるが、一方、2025年3月26日付けで、非病原性リゾビウム ビティスを有効成分とする根頭がんしゅ病に対する新たな微生物農薬及び発芽スイトルーピン抽出たんぱく質を有効成分とする殺菌剤が、新たに農薬登録された。上記の農政全体の動きに即して、総合防除の現場への着実な浸透や病害虫防除の体制強化を図るための施策に取り組み、“1%”の壁が大きく突破されることを切に願う。

引用文献

- 1) 田中 栄嗣 (2023) : 植物防疫 77 : 633~638
- 2) FAO (2022) : Statistical Yearbook, World Food and Agriculture
- 3) Markets and Markets (2023) : Biopesticides Market by Type (Bioinsecticides, Biofungicides, Bionematicides), Crop Type (Cereals & Grains, Oilseeds & Pulses), Formulation (Liquid and Dry), Source (Microbials, Biochemicals) Mode of Application, Region - Global Forecast to 2028
- 4) FAO/WHO (2017) : International Code of Conduct on Pesticide Management, Guidelines for the registration of microbial, botanical and semiochemical pest control agents for plant protection and public health uses
- 5) FAO (1983) : Plant Protection Agreement for the Asia and Pacific region
- 6) FAO (2009) : APPPC RSPM No.7 Guidelines for Protection against South American Leaf Blight of Rubber
- 7) 舟木 康郎 (2015) : 植物防疫 69 : 400~403, 461~463, 528~531.
- 8) (一社) 日本植物防疫協会 (2023) : 農薬要覧

- 9) 国見 裕久 (2016) : 植物防疫 70 : 626~642
- 10) 国見 裕久 (2004) : 植物防疫 58 : 459~462
- 11) 佐藤 威 (2004) : 植物防疫 58 : 463~467
- 12) 古茶 武男 (1986) : 植物防疫 40 : 120~126
- 13) 農林水産省 (1993) : 植物防疫所病害虫情報 42 : 1~3
- 14) 伊藤 武ら (1991) : 植物防疫 45 : 510~514
- 15) 丸山 威 (2004) : 植物防疫 58 : 468~473
- 16) 農林水産省 (1997) : 微生物農薬の登録申請に係る安全性評価に関する試験成績の取扱いについて
- 17) 岡田 (2004)、藤田 (2015) : (一社)日本植物防疫協会シンポジウム講演要旨
- 18) 後藤 千枝 (2022) : 関東東山病害虫研究会報 69 : 1~8

微生物除草剤の歴史と課題解決に向けた新展開

京都大学大学院農学研究科 農学専攻 雑草学分野

泉 真隆

はじめに

雑草は作物の収量や品質を低下させるため、その適切な防除は農業において不可欠である。化学除草剤の導入以降、除草作業に要する労力は大幅に軽減され、農業の省力化に大きく貢献してきた。化学除草剤は、多様な作用機構を有する有効成分の開発を通じて、その性能を飛躍的に向上させてきた。例えば、オーキシシン型除草剤である 2,4-D は作物と雑草の間における選択性を実現してきた。分岐鎖アミノ酸生合成経路の阻害剤である Chlorsulfuron は低薬量での高い除草効果と安全性を、脂肪酸生合成経路の阻害剤である Diclofop-methyl はイネ科雑草に対する高い特異性をそれぞれ示してきた。

しかしながら近年、深刻な問題として浮上しているのが、除草剤抵抗性雑草の出現である。既知の作用点 31 種類のうち、すでに 21 種類において抵抗性が報告されており、これにより多様な作用機構を有する化学除草剤の効果が徐々に低下しつつある (Heap 2025)。このような抵抗性雑草に対応する手段として、抵抗性機構に関する分子生物学的知見に基づく新規除草剤の開発が進められている。これまでの研究により、除草剤抵抗性は、標的タンパク質である作用点の立体構造変化や過剰発現、解毒代謝の活性化、液胞への隔離など、複数の機構によって発現することが明らかとなっている。このため、既存の剤とは異なる作用点を標的とする新規作用機構を有する除草剤、あるいは同一作用点を標的としつつも構造変化や代謝の影響を受けにくい新規化学骨格を有する除草剤の開発が、有効な対策として期待されている。

一方で、新規除草剤の開発は年々難易度を増している。化学農薬に対する規制強化や、有機農業への関心の高まりに加え、除草剤耐性作物の普及により市場構造が変化し、除草剤開発のインセンティブが低下している (Duke 2012)。実際、除草剤有効成分の上市数は、殺虫剤・殺菌剤と比べて少なく、新規作用機構を有する除草剤の開発も 1980 年代をピークに減少傾向にあり、状況は深刻である (図 1 ; Umetsu and Shirai 2020)。このような背景を踏まえると、化学除草剤の有用性を認めつつも、それに過度に依存しない防除体系の構築が、持続可能かつ安定的な食糧生産にとって極めて重要である。耕種的防除 (輪作・被覆植物の導入など) や物理的防除 (除草機械・マルチング資材の活用など) といっ



図 1 新規作用機構の発見数の推移 (Umetsu and Shirai 2020 を基に作成)

た代替手段がある中で、筆者が注目しているのは、生物的防除の一形態である「微生物除草剤」である。

微生物除草剤とは、生きた病原菌を有効成分とし、化学除草剤と同様に一時的な処理によって雑草を制御する防除手法である(郷原 1998)。Duke らの分析によれば、微生物除草剤は多くの利点を有しており(表 1 ; Duke et al. 2022)、今後の雑草管理における有望な選択肢とされている。しかしながら、現時点で市販されている製剤は極めて限られているのが現状である。そこで、本稿では、微生物除草剤の歴史を振り返り、そこから抽出される課題を整理するとともに、今後の新展開の可能性について論じる。

表 1 微生物除草剤の利点
(Duke et al. 2022 を基に作成)

除草効果	作物安全性が高い
	抵抗性が未発達
安全性	哺乳類や環境への毒性が低い
使用法	有機農業に適用可能
	残留農薬の低減
開発	開発コストが低い
	登録コストが低い
その他	顧客から支持を得やすい

1. 微生物除草剤の歴史

微生物除草剤の歴史は、大まかに①黎明期、②拡大期、③停滞期の3つの時期に区分できると筆者は考えている。

①黎明期

微生物除草剤の技術的発展に火をつけたのは、アメリカ合衆国のフロリダ州およびアーカンソー州である。フロリダ州では、柑橘園において難防除雑草である蔓植物 *Morrenia odorata* の防除剤として、1981 年に微生物除草剤 DeVine™ が農薬登録を取得した(Ridings 1986)。DeVine™ は *Phytophthora palmivora* の厚膜胞子を有効成分とし、Abbott Laboratories 社より販売された。残効が翌年以降も持続する一方で、冷蔵保存を必要とし、長期保管が難しいという課題があった。一方、アーカンソー州では、イネおよびダイズ栽培において問題となっていたアメリカクサネムの防除剤として、1982 年に一年生作物にも適用可能な微生物除草剤として COLLEGO™ が農薬登録を取得した(Templeton 1986)。COLLEGO™ は、*Colletotrichum gloeosporioides* の乾燥分生子を有効成分とし、Upjohn 社から販売された。乾燥分生子を利用したことで、保管性が改善されているという利点があった。これら2剤の開発は、微生物除草剤の技術的な有用性を実証するとともに、農薬登録制度の整備を促し、以後の市場形成に大きく貢献した。

②拡大期

アメリカにおける微生物除草剤の上市を契機に、カナダ、日本、オランダ、南アフリカなど各国で同様に農薬登録が進められた(Morin 2020)。たとえば、1992年にカナダで初めて農薬登録を取得した BioMal™ は、*C. gloeosporioides* の分生子を有効成分とする微生物除草剤であり、高葉齢雑草に対する優れた防除効果によって、既存の化学除草剤との差別化が図られた(Boyetchko et al. 2007)。また、日本では1997年、日本たばこ産業株式会社によってキャンペリコ液剤™ が農薬登録され、これは細菌を有効成分とする製剤としては世界初の微生物除草剤であった(Imaizumi et al. 1999)。同剤は、芝地の難防除雑草であるスズメノカタビラに対する防除剤として開発され、芝生への高い安全性を特長としていた。このほかにも、世界各地で多数の研究開発プロジェクトが進行し、将来的には微生物除草剤が世界的に普及することが期待されていた(山田 1992)。

③停滞期

Morin が示した微生物除草剤の農薬登録数の年次推移によると(Morin 2020)、累積登録数は増加しているものの、2000年頃から新規登録数は横ばいとなっている(図2)。詳細に見ると、Woad Warrior™ や Myco-Tech™ など約8剤が新たに登録された一方で、同時期に約7剤が登録失効となっている。つまり、農薬登録数の増加と失効がほぼ同程度であったことから、実質的な登録数の伸びは停滞しているといえる。この登録失効の背景には、製剤の保存安定性や除草効果の制約により、流通や末端価格に限界が生じ、市場規模が小さくなったことがあると考えられる。実際、上市された製品は市場規模が小さいこと(Charudattan 1991)、冷蔵保存等を必要とし長期保管が困難であること(Kenney 1986)、\$22/ha といった価格で取引されていたことなどが指摘されている(Templeton 1986)。このように、1970年代のアメリカを起点として微生物除草剤の研究開発は活発化したものの、当初期待されていたような持続的な市場形成には至らなかった。

2. 課題解決に向けた新展開

Duke らの分析によると、微生物除草剤にはいくつかの重要な課題が存在する(表2; Duke et al. 2022)。これらすべてを一挙に解決することは難しいが、個別の課題に対する研究開発は徐々に進展しており、その具体例として以下のような取り組みが報告されている。

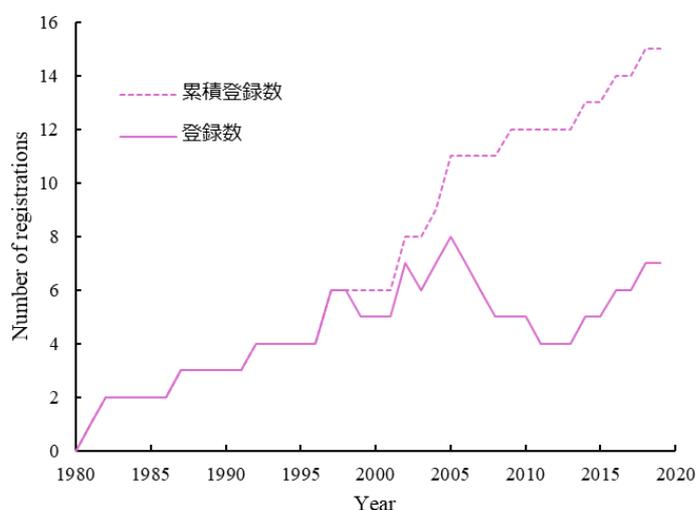


図2 世界の微生物除草剤の登録数推移 (Morin 2020 を基に作成)

表2 微生物除草剤の課題 (Duke et al. 2022 を基に作成)

除草効果	スペクトラムが狭い
	防除効果がやや低い
	作用速度がやや遅い
製剤	特殊な製剤
流通・保管	保存期間が短い
	特別な保管環境
使用法	特殊な処理技術
	適切な環境条件
製造	品質管理
	やや高価

①SolviNix™ (Charudattan 2024)

SolviNix™ は、牧草地における Tropical soda apple に対する茎葉処理剤として、BioProdex 社により開発され、2014 年に米国で農薬登録を取得した。本剤は、*Tobacco mild green mosaic tobamovirus* starin U2 を有効成分とする、世界初のウイルスを用いた微生物除草剤である。従来の糸状菌や細菌を有効成分とする製剤に比べて、保存安定性が高く、湿度などの環境条件への依存が少ないという点で大きな利点を有している。また、本剤は微生物除草剤の黎明期において米国で先駆的な研究を牽引した Raghavan Charudattan によって開発された点においても、興味深い製剤である。

②Phoma™/Bio-Phoma™ (Bailey and Falk 2011; Hubbard, Hynes, and Bailey 2015)

Phoma™/Bio-Phoma™ は、ムギ類栽培などにおける広葉雑草に対するブロード剤として、Evologic technologies 社によって開発中の微生物除草剤である。本剤は、BioMal™ の開発にも関与した Agriculture and Agri-Food Canada によって分離された *Phoma macrostoma* を有効成分とし、2012 年に米国、2016 年にはカナダで農薬登録を取得した。*P. macrostoma* は macrocidin と呼ばれるマクロライドを産生し、これが化学除草剤様の白化作用を誘導する。スペクトラムが 1 種から数種に限られている従来の微生物除草剤と比較して、多くの雑草種に対して効果を示すという特長を有する。

③Opportune™ (Duke et al. 2022; Duke 2024)

Opportune™ はシバ、イネ、ムギ類における広葉雑草に対して適用可能な、死菌型のブロード剤として開発されている微生物除草剤である。本剤は、*Streptomyces scabies* の死菌を有効成分とし、本菌が産生する Thaxtomin A が雑草のセルロース生合成酵素を阻害することで除草効果を発揮する。死菌製剤であることから、生菌製剤に伴う多くの問題を回避できる利点があり、化学除草剤に近い取り扱いが可能である点が注目される。しかし、死菌であることで、生菌だからこそ期待される微生物除草剤の利点を失うことにも留意が必要である。また、農薬登録制度上の承認についても、不明瞭な点がある。

④KichawiKill™ (Sands and Pilgeram 2009; Nzioki et al. 2016; Baker, Sands, and Nzioki 2024)

KichawiKill™ は、アフリカの穀物栽培に深刻な被害を及ぼす寄生雑草ストライガ (*Striga hermonthica*) に対する防除剤として Toothpick company 社により開発され、2021 年にケニアで農薬登録を取得した微生物除草剤である。有効成分は *Fusarium oxysporum* であり、本剤は Gressel の提唱する「微生物農薬が満たすべき four pillars」である除草効果・製造性・適切な製剤・安全性を満たす製剤として注目を集めている (Gressel 2024)。KichawiKill™ の研究開発では、除草作用機構の解明に基づいて合理的に活性を向上させた点が特筆される。さらに、KichawiKill™ はサブサハラ地域という商業的収益が見込まれにくい地域での実用化という側面からも、化学除草剤では対応困難な分野における解決策となり得る可能性が示唆されている。

以上のように、微生物除草剤は、化学除草剤と競合する市場のみならず、低収益性で商業的な参入障壁が高い領域においても、防除技術として貢献する可能性を持っている。そして、これらの技術は、微生物除草剤に関する基礎研究の積み重ねと、科学的知見の応用的展開によって実現された成果である。

おわりに

本稿では、微生物除草剤の開発史を概観し、現在の課題とそれに対する研究開発の進展について整理してきた。これまでに示した事例から、微生物除草剤は化学除草剤の代替技術としての可能性を有するだけでなく、経済的に収益性の低い分野においても、防除手段として有効である可能性を提示した。また、これらの実用化には、作用機構といった科学的知見の蓄積が不可欠であることも示唆された。一方で、日本国内における微生物除草剤の研究事例は限られており、体系的かつ継続的な研究体制の構築が今後の課題である。こうした状況を踏まえ、筆者の研究グループでは、微生物除草剤の実用化に資する基礎的知見の蓄積および関連技術の開発に取り組んでいる。今後、本分野の研究がさらに発展し、産官学の連携で研究領域全体が活発化していくことを期待する。

引用文献

- Bailey, K., and S. Falk. 2011. "Turning Research on Microbial Bioherbicides into Commercial Products A Phoma Story." *Pest Technol.*
- Baker, Claire S., David C. Sands, and Henry Sila Nzioki. 2024. "The Toothpick Project: Commercialization of a Virulence-Selected Fungal Bioherbicide for *Striga Hermonthica* (witchweed) Biocontrol in Kenya." *Pest Management Science* 80 (1): 65-71.
- Boyetchko, Susan M., Karen L. Bailey, Russell K. Hynes, and Gary Peng. 2007. "Development of the Mycoherbicide, BioMal®." In *Biological Control: A Global Perspective*, 301-316.
- Charudattan, R. 1991. "The Mycoherbicide Approach with Plant Pathogens." In *Microbial Control of Weeds*, 24-57. Boston, MA: Springer US.
- Charudattan, Raghavan. 2024. "Use of Plant Viruses as Bioherbicides: The First Virus-Based Bioherbicide and Future Opportunities." *Pest Management Science* 80 (1): 103-14.
- Duke, Stephen O. 2012. "Why Have No New Herbicide Modes of Action Appeared in Recent Years?" *Pest Management Science* 68 (4): 505-12.
- Duke, Stephen O. 2024. "Why Are There No Widely Successful Microbial Bioherbicides for Weed Management in Crops?" *Pest Management Science* 80 (1): 56-64.
- Duke, Stephen O., Zhiqiang Pan, Joanna Bajsa-Hirschel, and C. Douglas Boyette. 2022. "The Potential Future Roles of Natural Compounds and Microbial Bioherbicides in Weed Management in Crops." *Advances in Weed Science* 40 (spe1): e020210054.

- Gressel J. 2024. "Four pillars are required to support a successful biocontrol fungus." *Pest Manag Sci* 80:35-39.
- Heap, I. The International Herbicide-Resistant Weed Database. Online. Monday, April 14, 2025. Available www.weedscience.org
- Hubbard, M., R. K. Hynes, and K. L. Bailey. 2015. "Impact of Macrocidins, Produced by *Phoma Macrostroma*, on Carotenoid Profiles of Plants." *Biological Control: Theory and Applications in Pest Management* 89 (October):11-22.
- Imaizumi Seiko, Honda Minoru, Morita Kenji, Tateno Atsushi, and Fujimori Takane. 1999. "Study of the biological control of Annual Bluegrass Using a Plantpathogenic Bacterium." *Journal of Weed Science and Technology* 44 (4): 361-69.
- Kenney, Donald S. 1986. "DeVine[®]—the Way It Was Developed—an Industrialist's View." *Weed Science* 34 (S1): 15-16.
- Morin, Louise. 2020. "Progress in Biological Control of Weeds with Plant Pathogens." *Annual Review of Phytopathology* 58 (1): 201-23.
- Nzioki, Henry S., Florence Oyosi, Cindy E. Morris, Eylul Kaya, Alice L. Pilgeram, Claire S. Baker, and David C. Sands. 2016. "Striga Biocontrol on a Toothpick: A Readily Deployable and Inexpensive Method for Smallholder Farmers." *Frontiers in Plant Science* 7 (August):1121.
- Ridings WH. Biological Control of Strangler vine in Citrus—A Researcher's View. *Weed Science*. 1986:34(S1):31-32. doi:10.1017/S004317450006834X
- Sands, David C., and Alice L. Pilgeram. 2009. "Methods for Selecting Hypervirulent Biocontrol Agents of Weeds: Why and How." *Pest Management Science* 65 (5): 581-87.
- Templeton, G. E. 1986. "Mycoherbicide Research at the University of Arkansas—past, Present, and Future." *Weed Science* 34:35-37.
- Umetsu, Noriharu, and Yuichi Shirai. 2020. "Development of Novel Pesticides in the 21st Century." *Journal of Pesticide Science* 45 (2): 54-74.
- 山田昌雄. 1992. "植物病原微生物による雑草の防除." *農業技術* 47(11): 481-487.
- 郷原雅敏. 1998. "生物除草剤の現状と展望." *植物防疫* 52 (10): 429-31.

昆虫の生殖を操作する微生物：害虫防除への利用に向けた展望について

農業・食品産業技術総合研究機構 生物機能利用研究部門

陰山 大輔

(1) はじめに

昆虫は、自然界でもっとも多様な生物群のひとつであり、その体内には多種多様な微生物が共生していることが近年の研究で明らかになってきた。これらの共生微生物は、単に栄養の補完や病原体からの防御といった役割を果たすだけでなく、宿主の発生、行動、さらには生殖にまで深く関与するものが存在する。とりわけ注目を集めているのが、細胞内に共生しながら、宿主の生殖システムを自らの利益のために操作する微生物の存在である。こうした生殖操作型の共生微生物は、進化生物学や細胞生物学の分野において、長年にわたって研究者の関心を集めてきた。

過去二、三十年の研究の進展により、これらの生殖操作型共生微生物は決して一部の例外的な存在ではなく、細菌やウイルスを含む多様な系統の微生物が、それぞれ独立にこのような性質を進化させてきたことが明らかになってきた。さらに、その操作の仕組みや標的となる宿主の生理機構も実に多岐にわたり、我々の生物学的理解に新たな視点を提供している。

本稿では、こうした細胞内共生微生物が宿主に対して引き起こす操作の多様性と、その巧妙なメカニズムを概観する。あわせて、これらの微生物の性質を応用し、農業害虫や衛生害虫の制御に役立てようとする近年の取り組みにも注目し、その可能性と課題についても紹介する。

(2) 細胞内共生微生物とは

「共生微生物」と聞くと、多くの人がまず思い浮かべるのは、腸内環境を整え、健康に寄与するビフィズス菌や乳酸菌のような善玉菌であろう。実際に、ヒトを含む哺乳類における腸内細菌叢の研究は近年めざましい発展を遂げており、栄養吸収、免疫応答、神経系との相互作用に至るまで、その機能の広がり注目されている。昆虫においても、同様に腸内に共生する微生物が存在し、それらが宿主の生理や行動に与える影響に関する研究が盛んに進められている。

特に注目される事例として、大腸菌を人工的に進化させ、昆虫にとって有益な共生細菌として機能させることに成功した研究 (Koga et al. 2022) は、共生微生物研究の新たな地平を切り拓いたものとして高く評価されている。この研究で用いられたカメムシ類など一部の昆虫では、中腸の一部が袋状に特殊化し、その中に大量の共生細菌を保持する器官が形成されることが知られている。これらの共生細菌は、宿主の成長や繁殖にとって不可欠な機能を果たしており、まさに「必須共生」と呼ぶにふさわしい関係を築いている。このような腸内共生微生物は、物理的には体内に存在していても、環境と通じた腸管内に生息しているため、世代ごとに外界から再感染を受けるケースが多い。したがって、多くの場合、培地上での単離培養が可能であり、実験室での取り扱いや機能解析も比較的容易である。共生の柔軟性と環境との関わりを考えると、腸内細菌は極めて優れたモデル系といえる。これに対して、宿主の細胞内に生息し、宿主と非常に密接な相互関係を構築している微生物群が存在する。これらは「細胞内共生微生物」と呼ばれ、昆虫をはじめとする多くの節足動物において広く知られている。腸内細菌とは異なり、細胞内共生微生物の多くは体内のあらゆる細胞に分布し、特に母

親の卵巣に高頻度で存在して、卵を通じて次世代へと垂直伝播する。しかも、その多くは宿主依存性が強く、通常の寒天培地などでの単離培養が困難である。その性質から、しばしばミトコンドリアなどのオルガネラとの類似性が指摘されるが、細胞内共生微生物はあくまで独立した細菌であり、抗生物質の投与によって除去が可能である点や、やや困難ではあるもののマイクロインジェクションなどの手法を用いれば、他種の昆虫に移植して機能を検証できる点において、オルガネラとは異なる。こうした特異な性質をもつ細胞内共生微生物は、共生の進化過程を理解するうえで重要な鍵を握っており、その複雑な相互作用や機能の解明は、今後の共生研究の重要な課題である。

(3) 昆虫の生殖を操作する細胞内共生微生物

細胞内共生微生物は、昆虫にとっては、いなくなっても何の不都合も見られないことから、かつては「ゲスト微生物」と呼ばれることもあった(石川, 1994)。一見すると、宿主にとってどうでもいように思えるこれらの微生物が、実は宿主の生殖に深く関与しているという事実は、共生進化の妙味をよく表している。細胞内共生微生物の最も興味深い特徴のひとつは、自らの進化的利益のために、宿主の生殖システムをさまざまなかたちで操作する能力である。このような宿主の生殖に対する影響は、一般に「生殖操作 (reproductive manipulation)」と呼ばれており、これまでの研究によって、細胞内共生微生物が引き起こす生殖操作には大きく分けて 4 つの主要なタイプが存在することが明らかになっている。

本セクションでは、それぞれの生殖操作のタイプについて簡潔に紹介するが、その前提として重要な点を確認しておきたい。それは、細胞内共生微生物は、一般に母親の卵巣を経由して卵の中に入り込む「母系遺伝」の形式で次世代に伝わるという事実である。つまり、オス個体に感染したとしても、その微生物は子孫に伝わることはなく、オスの死とともに消滅してしまう。この点が、細胞内共生微生物にとって「進化的な行き止まり (evolutionary dead-end)」となる。しかし、進化の過程で、いくつかの微生物はこの欠点を克服するために、あるいは逆手に取って利用する形で、宿主の性比や繁殖様式に巧妙な干渉を行う能力を獲得してきた。たとえば、オスを殺すことによってメスの割合を高めたり、オスをメス化したりするなど、繁殖においてメスの優占を図ることで、自身の伝播を最大化しているのである。このような仕組みが、今日知られている「生殖操作」の根幹にある。なお、「操作 (manipulation)」という語が示すように、あたかも微生物が意図をもって行動しているかのような印象を与えるかもしれないが、実際にはそうではない。これらの操作的な機能を有する変異体が結果的により高い伝播効率を示したために、進化の過程で選択されて残ってきたというだけのことである。あくまで進化的な適応の帰結として見られる現象であり、そこに意思や計画性は存在しない。とはいえ、長期的な進化の成果を見ると、まるで戦略的に振る舞っているようにも見えるのが、生物進化の奥深さであり、細胞内共生微生物の興味深さを際立たせている所以でもある。

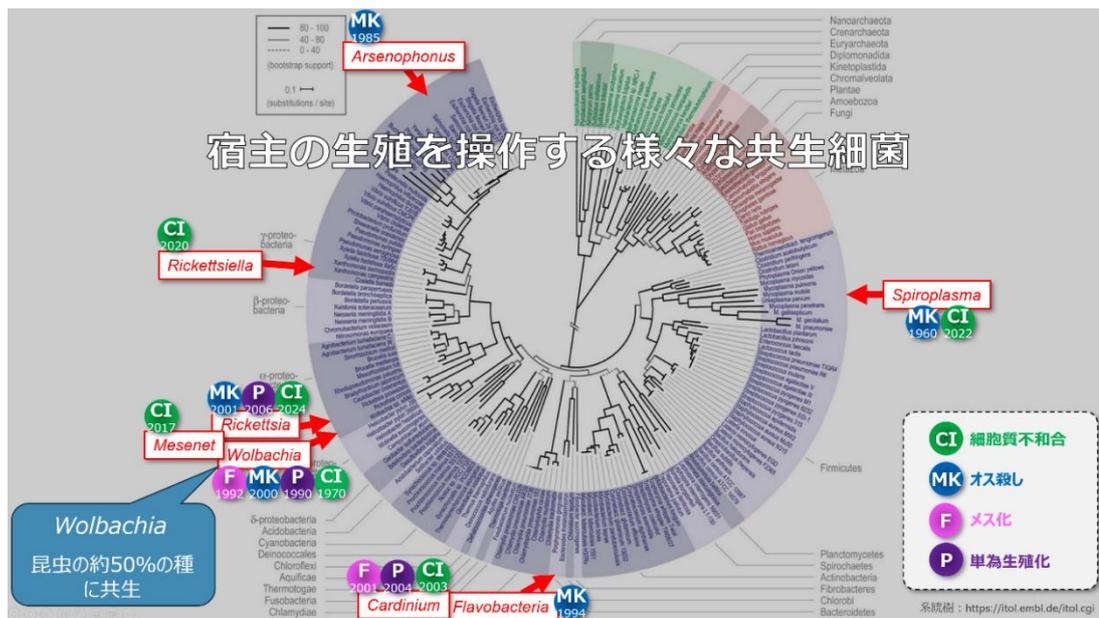


図1. 昆虫の生殖を操作する共生細菌の系統関係。樹形は生命の系統樹、そのうち紫色の部分は細菌を示す。細胞質不和合、オス殺し、メス化、単為生殖化を起こす微生物の系統学的位置が示してある。下にある数字は発見された年号である。

(3-1) 細胞質不和合

細胞質不和合 (cytoplasmic incompatibility, CI) とは、ある種の細胞内共生微生物が引き起こす宿主の生殖操作の一種であり、感染したオスと非感染のメスとの交配によって、受精は成立してもその後の胚発生が阻害され、卵が孵化しないという現象である。この現象は、細胞内共生微生物が宿主集団内に広がるうえで極めて巧みな戦略の一つとされており、特に *Wolbachia* (ボルバキア) と呼ばれる細菌によって広く知られている。

細胞質不和合において最も基本的パターンが「一方方向性不和合 (unidirectional incompatibility)」と呼ばれるものであり、図2の左側に示すような組み合わせがその典型例である。このパターンでは、共生微生物に感染しているメスは、感染の有無にかかわらずどのオスとも正常な子を残すことができる。一方で、共生微生物を持たないメスは、非感染のオスとの交配では問題なく子を産むことができるものの、感染オスとの交配では子孫を残すことができない (不和合)。つまり、この現象は感染メスに対して選択的に有利に働くため、集団内における感染個体の割合を増加させる方向に働く。

現在考えられているメカニズムによれば、共生微生物は感染オスの精子形成過程において、胚発生を妨げるような「修飾 (modification)」を施しており、それが非感染メス由来の卵細胞内では解除されず、胚発生に失敗するとされる。これに対して、感染メス由来の卵細胞には、修飾を「救済 (rescue)」する仕組みが備わっており、正常な発生が可能となる。この「修飾-救済」モデルは、現在のCI研究においてもっとも広く受け入れられている枠組みである。

細胞内共生微生物は、基本的にメスの卵巣を通じて母系遺伝するため、オスから次世代への伝播は原則として行われない。したがって、感染オスとの交配が不和合を引き起こすことで、非感染メスの繁殖成功率を低下させ、相対的に感染メスの繁殖成功率を高めることで、自らの感染頻度を世代ごと

に効率よく上昇させることができる。このような戦略により、共生微生物は宿主集団内で急速に広がらう。細胞質不和合は、単なる生殖障害ではなく、共生微生物の進化的適応戦略として理解されるべき現象であり、そのメカニズム解明は、微生物-宿主間の分子相互作用の理解にとどまらず、昆虫集団の遺伝構造や生殖隔離の形成にも影響を及ぼす可能性がある重要な研究対象である。

実際に、細胞質不和合が原因となって細胞内共生微生物の感染頻度が宿主集団内で急速に上昇する現象は、1990年代初頭にオナジシヨウジョウバエ (*Drosophila simulans*) の自然個体群で初めて観察された (Turelli and Hoffmann, 1991)。この発見以降、同様の現象はさまざまな昆虫種において報告されており、細胞質不和合が共生微生物の普及戦略として極めて汎用的かつ強力なものであることが示唆されている。

興味深いことに、細胞質不和合を引き起こす異なる種や異なる系統の共生微生物が、同一個体内に多重感染している例も確認されている。このような場合、それぞれの共生微生物が不和合を引き起こす仕組みを保持していれば、オスが複数の系統に感染していた場合、それに対応するすべての系統に感染しているメスでなければ子孫を残すことができない。したがって、多重感染状態が選択的に維持され、集団内で多重感染状態が安定的に存在し続ける可能性がある (図 2 中央)。

さらに、異なる個体群において、それぞれ異なる細胞内共生微生物 (あるいは異なる系統) が感染している場合、両者の交配において双方向の不和合が生じ、事実上の繁殖障壁が形成される (図 2 右)。このような双方向性不和合 (bidirectional incompatibility) は、遺伝的交流を遮断する効果を持つため、進化的には生殖的隔離、ひいては種分化の過程に寄与する可能性があると考えられている (Bordenstein et al., 2001)。このことから、細胞質不和合は単なる共生微生物の拡散戦略にとどまらず、宿主の進化に対しても深い影響を与える重要な因子であるといえる。

長らく、細胞質不和合を引き起こす共生微生物としては、*Wolbachia* および *Cardinium* (カルディニウム) の 2 種が知られるのみであった。しかし、この数年間の研究の進展により、*Rickettsia*、*Meseneria*、*Rickettsiella*、そして *Spiroplasma* といった新たな細菌群が、細胞質不和合を引き起こす能力を持つことが明らかになりつつある。これらの発見は、細胞質不和合という現象が進化的に独立に複数回獲得されてきた可能性を示唆しており、共生微生物の機能的多様性と適応力の高さを物語っている。

特に *Wolbachia* による細胞質不和合の分子機構に関しては、この数年で大きな進展があった。現在では、*Wolbachia* のゲノム中に並んで存在する 2 つの遺伝子、*cifA* および *cifB* (cytoplasmic incompatibility factor A/B) と呼ばれる相同遺伝子群が、細胞質不和合の誘導と解除に関与していることが明らかにされている。具体的には、オスにおける *cifB* の発現が配偶子の修飾を引き起こし、それが不和合の原因となる一方で、感染メスにおける *cifA* の発現がこの修飾を救済し、正常な発生を可能にする。

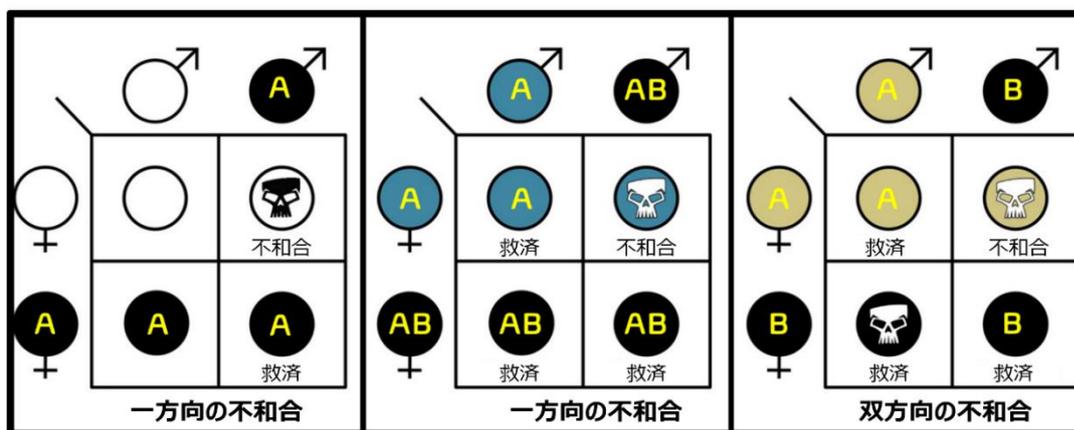


図2. 細胞質不和合の仕組み. A, Bは細胞質不和合を起こす微生物の系統を示す. ABはA系統とB系統に共感染していることを示す. ドクロマークは致死を表す. Shropshire et al. (2020) Figure 1 を改変

(3-2) オス殺し

「オス殺し (male killing)」とは、その名の通り、感染した宿主においてオスのみが死に至る現象である。多くの場合、死亡のタイミングは胚発生の後期、すなわち卵の孵化前後に集中している。この現象は、進化的に多様な細菌群によって引き起こされており、これまでに報告されている主な原因微生物には、*Wolbachia*、*Rickettsia* (リケッチア)、*Arsenophonus* (アルセノフォナス)、*Spiroplasma* (スピロプラズマ)、*Flavobacteria* (フラボバクテリア) などが含まれる。これらの細菌は、分類学的な系統が異なるにもかかわらず、独立にオス殺し能力を獲得していると考えられており、その進化的背景には大きな関心が寄せられている。

細胞質不和合やメス化 (後述) と異なり、オスを殺すことによる微生物側の「直接的な利益」は一見すると不明瞭であるが、「間接的利益」として以下のように考えられている。つまり、細胞内共生微生物は基本的にメスからしか次世代に伝播できないため、オスを生かしておいても自身にとって繁殖上のメリットはない。むしろ、オス子孫を排除することでメス子孫にエサ資源を集中できたり、オスを共食いすることでメスの栄養状態を向上させたり、近親交配を回避したりといった効果が想定されている (Hurst and Majerus, 1993)。ただし、これらの生態学的仮説だけで、オス殺しの進化的普遍性を十分に説明できるかどうかには疑問も残る。多くの昆虫種でオス殺しが独立に進化している背景には、より複雑で強力な進化的圧力が関与している可能性がある。

一方、オス殺しの分子機構に関する理解は、ここ 10 数年で急速に進展している。最も詳細に解析されている例の一つが、キイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) におけるスピロプラズマ感染株によるオス殺しである。多くの動物では、性染色体における遺伝子の発現量を調整するための「遺伝子量補償 (dosage compensation)」機構が存在する。キイロショウジョウバエでは、オスが 1 本しか持たない X 染色体の遺伝子発現量を 2 倍にすることで、2 本の X 染色体を持つメスと同等の発現バランスを保っている。スピロプラズマは、プラスミドにコードされるタンパク質 Spaid を用いて、この X 染色体に依存する補償機構を標的とする。Spaid はオス特有の X 染色体に選択的に作用し、DNA 損傷を引き起こすことで細胞死を誘導し、結果としてオスだけが死亡する

(Harumoto and Lemaitre, 2018)。

もうひとつ、比較的よく研究が進んでいるのが、チョウ目昆虫における *Wolbachia* によるオス殺しである。たとえば、アワノメイガ (*Ostrinia furnacalis*) を用いた研究では、*Wolbachia* がコードする Oscar と呼ばれるタンパク質が、宿主側の性決定遺伝子である *Masculinizer* 由来のタンパクと相互作用し、性決定プロセスを攪乱することが示されている。その結果、本来オスとして発生するはずだった個体がメス化しようとするが、遺伝子量補償などの調節が破綻するため、正常に発生できず死亡に至ると考えられている (Katsuma et al., 2022)。

また、シヨウジョウバエ類にオス殺しを起こす *Wolbachia* 株には、Oscar は存在せず、(議論は残るものの) Wmk と呼ばれる別のタンパクが、また異なる仕組みでオス殺しを引き起こすと考えられており (Perlmutter et al., 2019)、*Wolbachia* だけでも複数の異なるオス殺し機構を進化させてきたことがうかがえる。

さらに、*spaid* 遺伝子を持たないにもかかわらずオス殺しを引き起こすスピロプラズマが、チャハマキ (*Homona magnanima*) やアブラムシ類などの昆虫でも報告されており、オス殺しを担う遺伝子や機構は単一ではなく、極めて多様であることが分かってきた。

では、なぜこれほどまでにオス殺しの仕組みが多様化しているのか。その背景として考えられているのが、微生物と宿主昆虫との間で繰り広げられる「進化的軍拡競争 (evolutionary arms race)」である。すなわち、オス殺し微生物が宿主集団内で優占すると、性比が極端にメスに偏ることになり、交配可能なオスが不足して繁殖効率が低下する。このような状況下では、宿主側にオス殺しを抑制するような遺伝変異が出現すれば、それによって生き延びたオスは交配機会を独占でき、その変異は集団内に急速に広がることになる。このようなオス殺し抑制の実例は、チョウの一種リュウキュウムラサキ (*Hypolimnas bolina*) やカオマダラクサカゲロウ (*Mallada desjardinsi*) などで観察されている (Charlat et al., 2007; Hayashi et al., 2018)。このように、微生物側がオス殺しの能力を保持していても、宿主の遺伝的变化によってその効果が失われる場合がある。結果として、微生物側ではそれに対抗するかたちで新たなオス殺しの機構や遺伝子を進化させる必要に迫られる。このような宿主と共生微生物との相互作用のせめぎ合いが、オス殺しの仕組みとその原因遺伝子の多様性を生み出している可能性がある。ただし、この仮説を直接的に支持する実証例はまだ限られており、今後の分子進化学的・生態学的な研究が期待される。

(3-3) メス化

「メス化 (feminization)」とは、本来は遺伝的にオスであるはずの個体が、細胞内共生微生物の影響によってメスとして発生・成熟し、繁殖に参加するようになる現象である。この現象は、共生微生物にとって極めて合理的な戦略である。というのも、細胞内共生微生物は基本的に母系 (メス) を通じてしか次世代に伝播できないため、オスの体内に存在しても、それが次世代へと受け継がれることはない。したがって、遺伝的にオスの個体をメスへと変化させ、繁殖に参加させることができれば、自身の伝播機会を確保できることになる。

このように、理論的には非常に効果的に思える戦略であるにもかかわらず、実際にメス化が報告されている例は非常に限られている。現時点で最もよく研究されているのは、ダンゴムシ類における

Wolbachia 感染によるメス化である。*Wolbachia* はダンゴムシの性決定システムに干渉し、遺伝的にオス (ZZ 型) である個体を機能的なメス (卵巣を持ち、産卵が可能な状態) へと変化させる。この変化は外見的な性状や性腺の分化にまで及び、宿主の性別そのものを事実上「書き換えて」しまうものである。このほか、メス化は一部のヨコエビ類やヨコバイ類においても確認されているが、発生頻度やメカニズムの詳細は未解明な部分が多い。

(3-4) 単為生殖化

「単為生殖化 (parthenogenesis induction)」とは、感染したメスが交尾をせずに単独で繁殖し、すべての子どもがメスとして生まれるようになる現象である。このような状態ではオスがまったく不要となり、結果としてオスがまったく生まれてこなくなる。細胞内共生微生物はメスの体内を介してのみ垂直伝播するため、宿主に単為生殖を誘導することで、自らの伝播を最大化できるという点で、微生物にとって極めて有利な戦略であると考えられる。

しかしながら、このような単為生殖化は、昆虫全体に広く見られる現象ではなく、現在までのところ、主に寄生蜂を多く含むハチ目 (Hymenoptera) やアザミウマ目 (Thysanoptera) など、単数倍数性 (haplodiploidy) という特殊な性決定様式をもつ昆虫群に限って報告されている。単数倍数性とは、未受精卵からオスが、受精卵からメスが生まれるという性決定システムであり、共生微生物が未受精卵においてもメスとしての発生を誘導することで、単為生殖化が実現すると考えられている。

(4) 応用利用への取り組み

(4-1) 不和合虫放飼：CI を起こすオスを大量放飼することによる個体群抑制技術

(3-1)で紹介した細胞質不和合 (CI) は、特定の交配組み合わせにおいて子孫が致死となる現象であり、この特性を人為的に野外で再現すれば、理論上、標的となる害虫の個体群を効果的に抑制あるいは撲滅することが可能となる。とくに、対象となる害虫が *Wolbachia* などの CI 誘導性共生微生物を自然には保有していない場合には、実験室内で人工的に感染系統を作出することで、野外制御への道が開かれる。感染系統の樹立に成功すれば、*Wolbachia* などの細胞内共生微生物は母系 (メス) を通じて効率よく垂直伝播するため、感染メスを繁殖させることで感染個体群を短期間で大量に生産することが可能となる。これらの個体のうち、オスのみを選抜し、野外に集中的に放飼 (リリース) することで、非感染メスとの交配によって不和合を引き起こし、次世代の個体数を大幅に削減することができる。実際、単位面積あたりに生息するオス個体数の 5~10 倍に相当する感染オスを数回にわたって放飼することで、標的個体群の制御が可能であることが、野外試験において実証されている。こうした細胞質不和合を利用した害虫制御技術は、特に蚊類 (ネッタイシマカ *Aedes aegypti* やヒトスジシマカ *Aedes albopictus*) において注目され、野外での実証試験が進められている。米国では、現在 Google 傘下の Verily Life Sciences 社がネッタイシマカを対象とした CI ベースの制御技術の開発と実証に取り組んでおり、大規模な放飼試験が行われている。たとえば、カリフォルニア州フレズノ郡では、オートメーション化された大規模飼育設備と AI 画像認識によるオス選抜技術を駆使することにより、数百万頭規模の *Wolbachia* 感染オス蚊を野外に放飼し、メスとの不和合交配によって個体群の急激な減少を引き起こすことに成功している (Crawford et al., 2020)。

このような細胞質不和合を利用した害虫防除法は、衛生害虫に加えて農業害虫への応用も検討されている。しかしながら、農業分野への導入に際しては、いくつかの重要な前提条件を満たす必要がある。とくに、放飼されるオス成虫が農作物に対して加害性を持たないこと、あるいは仮に加害したとしても、その被害が経済的に無視できる程度にとどまることが条件となる。この点を考慮すると、本手法の適用対象としては、成虫が加害行動を示さない昆虫種、あるいはオス成虫による加害が軽微である種に限定されることが多い。具体的には、成虫が主に交尾と産卵に特化し、作物を摂食しないチョウ目 (Lepidoptera) 害虫や、ハエ目 (Diptera) 害虫の一部が候補として挙げられる。また、イネ科作物に被害を与えるヒメトビウンカ (*Laodelphax striatellus*) のように、オス成虫による吸汁加害の程度が限定的である害虫についても、応用可能性が検討されている。

今後の応用利用の検討にあたっては、標的害虫の生態や行動、加害様式を詳細に把握したうえで、野外放飼による二次的被害のリスクを評価することが不可欠である。また、対象種における *Wolbachia* 感染系統の樹立、感染の安定性、放飼後の交配成功率や CI 誘導の有効性といった技術的課題もクリアする必要がある。これらの条件を満たしたうえで、農業現場での防除技術としての導入可能性を検討すべきであろう。

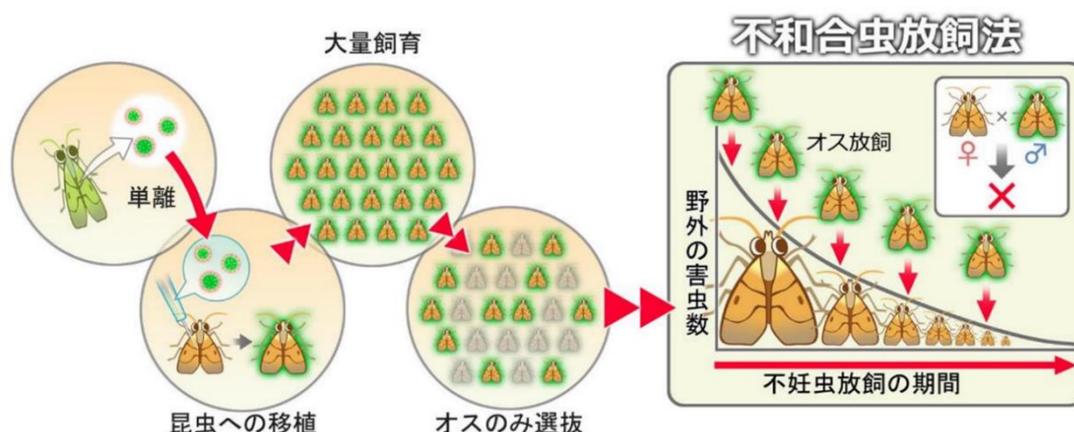


図3. 不適合虫放飼法 - 感染オスを大量放飼することにより局所的に害虫の撲滅が可能に

(4-2) 個体群置換：ボルバキア感染を広めることによりウイルス媒介能を喪失させる

ここで紹介するもう一つの戦略は、蚊によるウイルス媒介能力がほぼなくなるという特性を利用したものである。具体的には、デングウイルスやジカウイルスといった人に重篤な疾患を引き起こすウイルスについて、*Wolbachia* に感染したネッタイシマカは、これらのウイルスをほとんど複製できなくなる、すなわち媒介能力を著しく低下させることが知られている (Moreira et al., 2009)。この現象を利用し、野外に生息するネッタイシマカ集団を *Wolbachia* 感染個体で置き換えることで、ウイルスの自然伝播を抑制しようという取り組みが進められている。

この方法は、前述の CI (細胞質不和合) を応用した防除法と同様に、感染オスと非感染メスとの交配で不和合を引き起こす性質を利用するが、最終的な目標は「撲滅」ではなく、「感染個体への置換

(replacement)」である点が異なる。また、*Wolbachia* は CI によって宿主集団内に自律的に広がる性質を持つため、放飼数は不和合虫放飼に比べて少なく済むという利点もある。

このアプローチは、ビル・アンド・メリンダ・ゲイツ財団等の支援を受けて展開されている World Mosquito Program (WMP) によって、すでに世界 15 か国以上で実施されており、インドネシア、ブラジル、ベトナム、オーストラリアなどでは長期的なモニタリングのもと、実際にネッタイシマカの集団が *Wolbachia* 感染系統に置換された地域が複数報告されている。

とくにインドネシアのジョグジャカルタでは、大規模な野外放飼の結果、デング熱の患者数が 70% 以上減少したとする研究結果が報告されており (Utarini et al., 2021)、この技術の公衆衛生への寄与の大きさが実証されつつある。さらに、この手法はデングウイルスだけでなく、ジカウイルスやチクングニアウイルスに対しても有効性が期待されており、今後の感染症対策の一環として、国際的な注目を集めている。

このように、CI を基盤とした生殖操作は、病原体媒介性の制御や個体群抑制に加え、病害伝播阻止 (pathogen blocking) という新たな応用分野を切り拓いており、今後の展開が期待される重要なアプローチである。

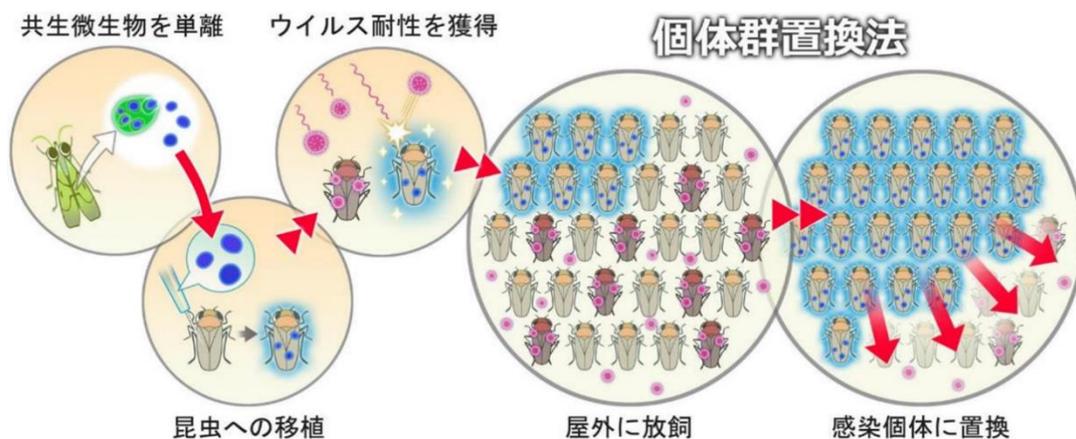


図4. 個体群置換法 - 植物ウイルスを媒介するウンカ類でもこの手法は適用できるかもしれない (Gong et al., 2020)。

(4-3) 天敵改良

これまでに紹介してきたような、生殖操作型共生微生物による宿主の性や繁殖様式の改変は、害虫の制御だけでなく、逆に有用昆虫の生産性向上や機能強化といった積極的応用にも活用できる可能性がある。とくに天敵昆虫においては、その繁殖様式や性比が生物的防除効果に大きな影響を与えることから、共生微生物の力を利用することで、天敵の効率的な利用が促進される可能性がある。

たとえば、多くの寄生蜂類はすでに自然に *Wolbachia* などの共生微生物によって単為生殖化しており、無性生殖によってメスを効率的に増やすことで害虫防除に貢献している。これらは自然下でも高い繁殖力を維持しており、天敵昆虫としての実用化も進んでいる。一方で、現在は有性生殖を行っている寄生蜂種に対しても、人工的に共生微生物を導入し、単為生殖化させることで、より安定した

メス集団の維持と供給が可能となるかもしれない。こうした試みは、天敵昆虫の大量増産および野外での定着率向上を目的とした戦略として注目されつつある。

また、捕食性天敵として用いられるテントウムシ類などにおいては、一般的にメスのほうが体サイズが大きく、捕食能力が高いことが知られている。加えて、メスは行動圏が狭く定着性にも優れるため、生物農薬としての適性においてオスを上回る側面が多い。そこで、*Spiroplasma* や *Wolbachia* など、オス殺しを誘導する共生微生物をこれらの昆虫に感染させ、メスの割合を高めることで、野外での防除効果を高めるといった取り組みも進められている。

このように、生殖操作型の共生微生物は、害虫制御のみならず有用昆虫の「性能強化」にも資する可能性を秘めており、今後の応用研究において重要な位置を占めると考えられる。ただし、共生微生物の宿主特異性や感染安定性、ならびに操作の持続性や野外環境での影響など、実用化に向けた課題も多く、慎重な検討が求められる。

(4-4) 細胞内共生微生物の培養と保存

Wolbachia をはじめとする細胞内共生微生物を応用利用する際には、各宿主昆虫から分離・保存した微生物を、必要に応じて安定的に再利用できることが望ましい。その理想的な形は、他の微生物同様に純粋に単離培養し、凍結保存しておくことである。しかし、前述の通り、細胞内共生微生物の多くは、宿主細胞への高い依存性を持ち、標準的な寒天培地や液体培地では単独での培養が困難である。これは、共生に特化した代謝経路や増殖機構の制限に起因すると考えられている。

とはいえ、全く手段がないわけではない。これらの微生物の多くは、昆虫由来の培養細胞に感染させることで、細胞内での増殖を可能とする場合がある。そこで、農研機構では、さまざまな昆虫種から分離された *Wolbachia* などの細胞内共生微生物を、カイコやヒトスジシマカの培養細胞系に感染させ、共生状態のまま増殖させることに成功している。

さらに、増殖させた感染細胞については、共生微生物とともに、細胞凍結保存液を用いて超低温下（マイナス 80℃または液体窒素温度）で保存する体制を整えている。これにより、必要に応じて細胞を解凍・培養し直すことで、安定的に *Wolbachia* を供給することが可能となる。この技術は、感染システムの再構築や微生物の遺伝解析、他種昆虫への導入実験など、多岐にわたる応用研究に活用されつつある。

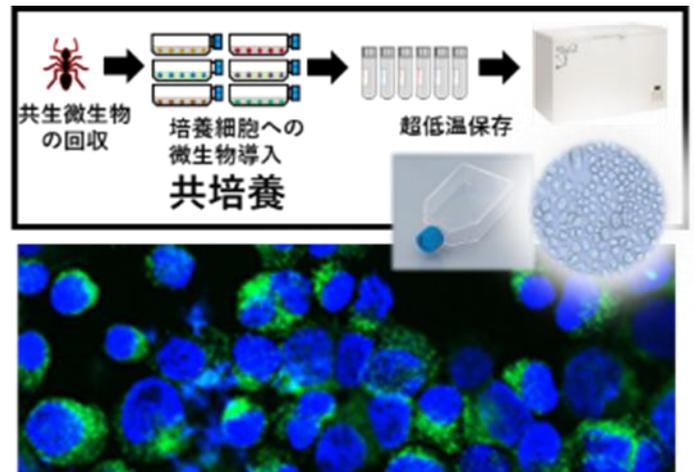


図5. 昆虫培養細胞を用いたボルバキアの培養

(4-5) 細胞内共生微生物の移植

細胞内共生微生物の培養および凍結保存技術が確立されたことで、研究資源としての安定供給が可

能となったが、依然として大きな課題として残るのが、これらの微生物を目的とする昆虫宿主に効率的かつ確実に導入する方法である。

細胞内共生微生物の多くは、卵巣を介して母系的に垂直伝播する性質を持っているため、次世代への確実な感染継続を目指すには、卵細胞内に微生物を送り届ける必要がある。導入法としては、宿主昆虫の幼虫あるいは成虫の体腔内に微生物懸濁液をマイクロインジェクションする方法が一般的に用いられており、この方法で自然と卵巣に取り込まれ、垂直伝播が成立する例もある。しかし一方で、体腔内注入では卵巣への取り込みが起こらず、初期胚、すなわち産下直後の未発生卵への直接インジェクションを必要とする場合もある。さらに厄介なことに、初期胚への注入を行っても、必ずしも共生微生物が卵細胞内に取り込まれるとは限らず、宿主種によっては全く取り込まれない例も報告されている。導入の成功は、注入時期、注入部位、微生物濃度、卵の発生段階、宿主側の細胞機構など、さまざまな要因に左右されると考えられることから、現時点ではすべての昆虫種に対応可能な「ユニバーサルな導入プロトコール」は存在していないのが実情である。

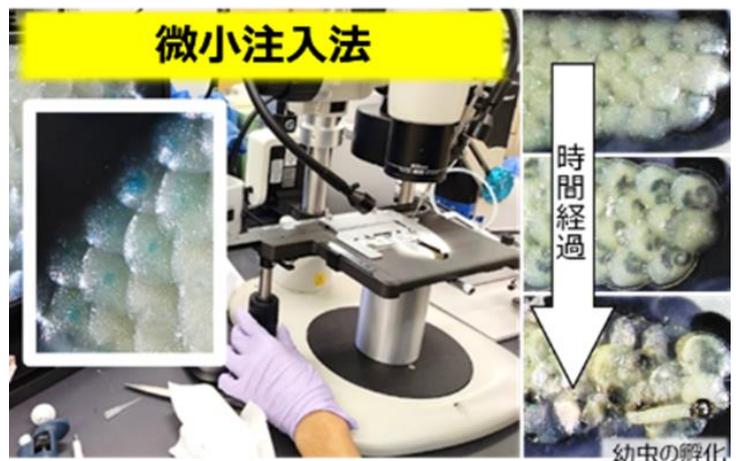


図6. 微細注射によるボルバキアの種間移植

(5) おわりに

本稿では、昆虫に共生する細胞内共生微生物が宿主の生殖を巧妙に操作する多様なメカニズムについて概観し、それらの現象が生物学的にいかに関心深いものであるかを紹介してきた。細胞質不和合、オス殺し、メス化、単為生殖化といった現象は、共生微生物が自身の伝播を最大化するために進化させた戦略であり、これらの生殖操作は宿主の性比や個体群動態に大きな影響を与える。さらに近年では、こうした微生物の特性を逆手に取った害虫制御技術や、有用昆虫の増産・性能強化といった応用展開も進められており、農業・公衆衛生分野への実装が現実味を帯びてきている。

一方で、目的宿主への細胞内共生微生物導入、導入後の安定性や野外環境での影響など、実用化に向けて解決すべき課題も多い。今後は、宿主と共生微生物の相互作用の理解をさらに深化させるとともに、分子技術や細胞操作技術の進展を取り入れた導入法の確立が求められる。また、進化的軍拡競争や生態系への影響といった広範な視点を含めた研究の蓄積により、共生微生物のもつ潜在力をより安全かつ持続的に活用していくための科学的基盤が築かれていくことが期待される。

(6) 引用文献

Bordenstein SR et al. (2001) *Wolbachia*-induced incompatibility precedes other hybrid incompatibilities in *Nasonia*. *Nature* 409: 707-710.

Charlat S et al. (2007) Extraordinary flux in sex ratio. *Science* 317: 214.

Crawford JE et al. (2020) Efficient production of male *Wolbachia*-infected *Aedes aegypti*

- mosquitoes enables large-scale suppression of wild populations. *Nat. Biotech.* 38: 482-492.
- Gong J-T et al. (2020) Stable introduction of plant-virus-inhibiting *Wolbachia* into planthoppers for rice protection. *Curr. Biol.* 30: 4837-4845.
- Harumoto T & Lemaitre B (2018) Male-killing toxin in a bacterial symbiont of *Drosophila*. *Nature* 557: 252-255.
- Hayashi M et al. (2018) Rapid comeback of males: evolution of male-killer suppression in a green lacewing population. *Proc. R. Soc. B* 285: 20180369.
- Hurst GDD and Majerus MEN (1993) Why do maternally inherited microorganisms kill males?. *Heredity* 71, 81-95.
- 石川 統 (1994) 昆虫を操るバクテリア. 平凡社
- Katsuma S et al. (2022) A *Wolbachia* factor for male killing in lepidopteran insects. *Nat. Commun.* 13: 6764.
- Koga R et al. (2022) Single mutation makes *Escherichia coli* an insect mutualist. *Nat. Microbiol.* 7: 1141-1150.
- Moreira LA et al. (2009) A *Wolbachia* symbiont in *Aedes aegypti* limits infection with dengue, Chikungunya, and Plasmodium. *Cell* 139: 1268-1278.
- Perlmutter JI et al. (2019) The phage gene *wmk* is a candidate for male killing by a bacterial endosymbiont. *PLoS Pathog.* 15: e1007936.
- Shropshire JD et al. (2020) Symbiont-mediated cytoplasmic incompatibility: What have we learned in 50 years? *eLife* 9: e61989.
- Turelli M and Hoffmann AA (1991) Rapid spread of an inherited incompatibility factor in California *Drosophila*. *Nature* 353: 440-442.
- Utarini A et al. (2021) Efficacy of *Wolbachia*-infected mosquito deployments for the control of dengue. *N. Engl. J. Med.* 384: 2177-2186.

共生微生物の定着による植物免疫プライミングのメカニズム

福井県立大学生物資源学部

仲下 英雄

はじめに

病原菌や害虫の攻撃を契機として全身的に誘導される病害抵抗性の誘導と制御では、サリチル酸やジャスモン酸等の植物ホルモンが重要な役割を担っているが、これらの病害抵抗性と生育はトレードオフの関係にある。一方、生育と両立可能な全身性病害抵抗性として植物免疫機構のプライミングが知られ、これは自然界ではアーバスキュラー菌根菌等の共生微生物の定着によって誘導される。本講演では、植物免疫プライミングにおける病害抵抗性増強機構などのメカニズムについて紹介し、その活用可能性について議論する。

1. 植物の病害抵抗性

固定生活を営む植物は、様々な病原菌や害虫からの攻撃から逃れることができないため、独特の防御機構を発達させている。病原菌の攻撃に対して、感染部位では病原菌の感染・増殖に対する局所的な病害抵抗性反応が働き、また、感染部位からの全身へのシグナルによる誘導抵抗性が更なる病原菌の感染の抑制に働く。これらの病害抵抗性ではサリチル酸（SA）やジャスモン酸（JA）、エチレン（ET）等の植物ホルモンが重要な役割を担うが、感染する病原菌のタイプによって異なる植物ホルモンが働く。生きている植物細胞から栄養を得る活物寄生菌（biotroph）に対しては SA シグナルによる病害抵抗性が働き、一方、植物細胞を殺して増殖する殺生菌（necrotroph）に対しては JA および ET を介するシグナルによる病害抵抗性が働いている¹⁾。

全身に誘導される病害抵抗性としては、病原菌感染を契機として SA シグナルによって誘導される全身獲得抵抗性（Systemic acquired resistance, SAR）、病原糸状菌等や害虫の摂食が刺激となって JA シグナルを介して誘導される抵抗性、根部の共生菌や根圏微生物との相互作用によって植物の地上部に誘導される誘導全身抵抗性（Induced systemic resistance, ISR）が知られている。

病原菌への感染応答や誘導抵抗性で機能する SA および JA シグナルによって、グルカナーゼやキチナーゼを含む種々の感染特異的（Pathogenesis-related, PR）タンパク質が合成され、これらが病害抵抗性に働く（図1）。

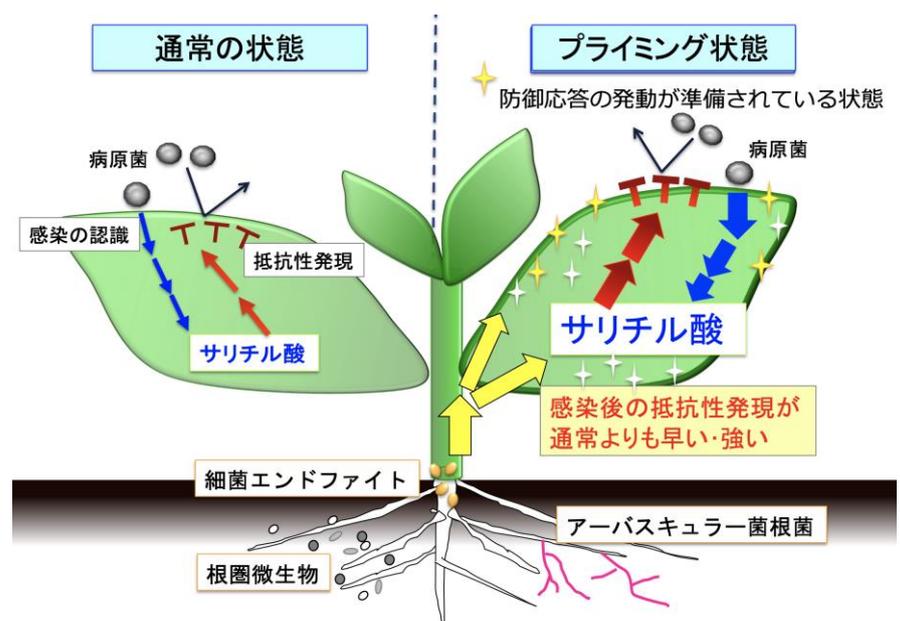


図1 共生微生物による植物免疫のプライミング

2. 全身獲得抵抗性の活用と生育とのトレードオフ

比較的強い誘導抵抗性である SAR を誘導する化合物（抵抗性誘導剤、プラントアクチベーター；日本での登録は殺菌剤）が開発され、主にイネいもち病の防除を目的とした農薬として広く活用されている²⁾。それらの作用機構には、SA 合成の活性化と SA シグナルの活性化の2つがある。抵抗性誘導剤の先駆けとして1970年代に開発されたプロベナゾール(オリゼメート)は前者であり、1990年代以降に開発された多数の化合物は後者であるが、近年は両方の活性を有する化合物も開発されている。

抵抗性誘導剤は野菜等の園芸作物においても SAR を誘導できるが、園芸作物では、病害抵抗性機構と生育の間の相互拮抗関係（トレードオフ）の影響が強くなってしまふ³⁾。そのため、抵抗性誘導剤は、イネ以外では園芸作物の一部の特定用途でのみ使用されている状況である。病害抵抗性と生育のトレードオフ関係は、獲得したエネルギーを生育よりも種々の PR タンパク質の合成等に配分するためであり、言い換えれば、病害抵抗性を効果的に発揮するための仕組みであると考えられている。

3. 植物免疫のプライミング

抵抗性誘導剤が園芸作物で使用できないように、SAR では病害抵抗性と生育との間のトレードオフ関係が顕著に表れるのに対して、共生微生物の定着による ISR には生育に悪影響を及ぼさないものがある。このような抵抗性の中には、植物免疫のプライミング（準備状態の意味）という抵抗性機構が働いているものがある⁴⁾。植物免疫がプライミングされた植物では PR タンパク質の発現も起こらず、病害抵抗性機構の活性化の面ではプライミングされた植物と通常の植物との違いはない。しかし、病原菌が感染した場合に、プライミングされた植物では通常の植物よりも、防御応答機構が早く、強く起動されることによって病害抵抗性を発揮する（図 1）。このように、植物免疫のプライミングでは、主要な病害抵抗性機構の活性化という生育抑制要因がないため、トレードオフによる生育の抑制は起こらず、通常と同様に生育することができる。

誘導抵抗性（SAR 等）では PR タンパク質の発現をマーカーとして、病害抵抗性が誘導された細胞・組織の生理的状態の解明が進んできたのに対して、通常状態との差が認められないプライミングにおける病害抵抗性の準備状態が如何なるものかは明らかにされていない。しかし、プライミングされた植物における病原菌感染時の応答機構の早期化については種々の解析が進められてきている。その結果、病原菌感染時には、感染する病原体に応じて SA、JA、ET が関与する種々のタイプの抵抗性機構が働くが、プライミングはいずれに対しても促進効果があり、結果として病害抵抗性を増強させることが示されている。

4. アーバスキュラー菌根菌の定着によるプライミング

植物は病原菌以外の様々な微生物と相互作用しており、特に地下部では、根等の植物組織と根粒菌、菌根菌、植物内部に生息している植物共生微生物との共生関係があり、また、根の周囲の根圏に生息する種々の微生物（根圏微生物）との相互関係がある。植物共生微生物や根圏微生物との相互関係は互いの必要性など詳細が不明なものが多い。これらの微生物が植物に ISR を誘導する場合があるが、

その中には抗菌物質や植物ホルモンシグナルの活性化によるものに加えて、プライミングの誘導によるものが含まれている。

内生菌根菌に含まれるアーバスキュラー菌根菌は、陸上植物の80%以上に定着している植物共生糸状菌である。この菌根菌は、栄養面で植物と相利共生関係を築いており、根の周囲の広い範囲の土壤中に菌糸を伸ばしてリンを吸収して植物に渡し、植物からは光合成産物を受け取っている。近年、菌根菌の根への定着が宿主植物に成長促進や種々のストレス耐性を付与することが示され、そのメカニズムの解析が進められている。病害耐性の付与については、糸状菌に対する病害抵抗性の誘導に関する研究が先行したが、その後、細菌やウイルス、さらに害虫に対して効果がある例も報告されている。アーバスキュラー菌根菌の定着により誘導される病害抵抗性は、総称してMIR (Mycorrhiza-Induced Resistance) と呼ばれている。トマト、イネの他、様々な植物において、アーバスキュラー菌根菌 *Rhizophagus irregularis* (*Glomus intraradices*)、*Funneliformis mosseae* (*Glomus mosseae*)、*Gigaspora margarita* の定着が宿主に病害抵抗性を誘導することが報告されている⁵⁻⁸⁾。

糸状菌に対するMIRの効果についての研究が先行し、MIRはJAシグナルが関わるnecrotroph (主に糸状菌)に効果があるが、SAシグナルが関与するbiotroph (主に細菌)には効果がないと考えられてきた。トマトに*F. mosseae*が定着することによりJAシグナルが活性化され、病原菌感染前からJA応答性遺伝子の発現を伴う病害抵抗性が誘導されるという例も見出された⁹⁾。一方、SAシグナルが関わる病原細菌に対するMIRの効果についての報告は非常に少なく、SA経路が抵抗性に働くタバコモザイクウイルスに対しては植物の抵抗性を弱めてしまうことも報告されたが¹⁰⁾、これはSAシグナルとJAシグナルの相互拮抗関係が関与していると推定される。その後の様々な研究によりMIRでは植物免疫のプライミングが重要な働きをしていることが示され、SAシグナルの活性化の促進にも効果があることが明らかになっている。

トマトにおけるMIRの詳細な解析によってSAシグナルが関わる病原細菌に対する効果が示された例として、*G. margarita*が定着したトマトのプライミングについて、以下に説明する⁸⁾。この菌株が定着したトマトの葉では、SA応答性遺伝子もJA応答性遺伝子も発現しておらず、これらのシグナルに関する病害抵抗性機構は活性化されていない。しかし、これらの植物は、病原糸状菌(トマト灰色かび病菌、*Botrytis cinerea*)と病原細菌(トマト斑葉細菌病菌、*Pseudomonas syringae* pv. *tomato*)の両方に対して病害抵抗性を示す。トマトでは病原細菌感染後にはSAシグナルを介した防御応答シ

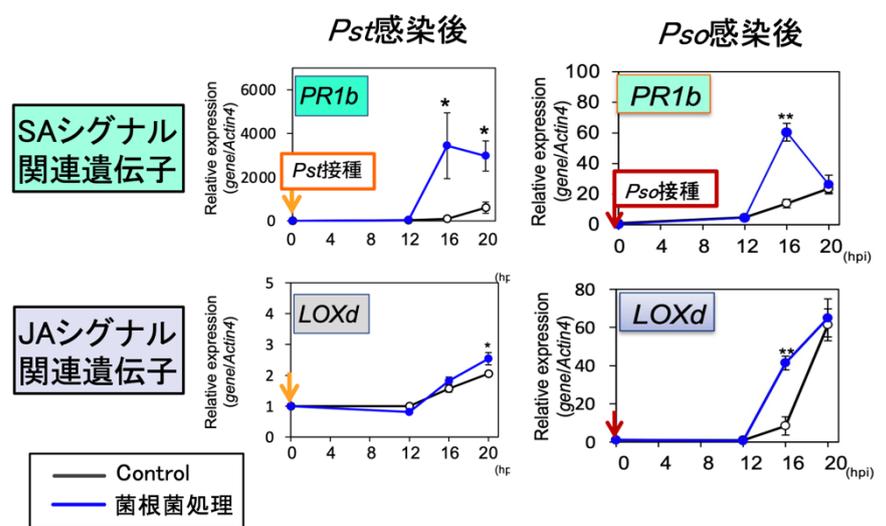


図2 病原細菌感染後の防御応答遺伝子の発現
Pst, *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* (親和性)
Pso, *Pseudomonas syringae* pv. *oryzae* (非親和性)

グナルが活性化されるが、*G. margarita* が定着した植物では感染後の SA シグナルの活性化が増強されていることが遺伝子発現解析により明らかにされ、この植物では植物免疫がプライミングされていることが示された (図 2)。このプライミングの効果は弱いながらも JA シグナルの活性化に対しても認められ、プライミングは SA シグナルのみではなく、複数の抵抗性シグナルの活性化を強めることが示された (図 2)。

5. 非親和性病原細菌に対するプライミングの効果

トマト斑葉細菌病菌はトマトに感染できる (親和性) 病原菌であるが、同種の病原細菌 (イネかさ枯病菌、*Pseudomonas syringae* pv. *oryzae*) はトマトに感染できない非親和性病原細菌であり、この感染に対してトマトは過敏感反応による強い防御機構を発動させる。イネかさ枯病菌が葉組織中で一定濃度 (10^6 cells/ml 程度) まで増殖した際には、感染部位の植物細胞のプログラム細胞死を伴う過敏感反応によって病原菌の増殖を抑制する。*G. margarita* が定着してプライミング状態にある植物でも、この過敏感反応は通常の植物の場合と同様の病原菌濃度で誘起され、低い濃度の病原菌によって誘起されることはない⁸⁾。これは、プライミングは過敏感反応の誘起を促進する効果はないことを示している。しかし、細胞死の過程で起こる生理的変化や遺伝子発現の著しい変動がプライミングの効果の検出を困難している可能性も排除できない。

過敏感反応を観察する実験では、病原菌濃度を調整して接種することによって過敏感反応の誘導のみを検定するが、自然界では低濃度の病原菌が感染後に植物組織内で増殖した結果、過敏感反応が誘起される。このような自然界での感染状況を考慮して、低濃度の病原菌を接種した実験を行った場合には、プライミングは過敏感反応が起こる前までの病原細菌の増殖に対して抑制的に働くことが示された⁸⁾。この際は、トマト斑葉細菌病菌の場合と異なり、SA 応答性遺伝子の発現の増強は弱く、JA のシグナルを介した防御応答遺伝子の発現が強く増強された (図 2)。イネかさ枯病菌に対するプライミング効果が JA シグナルに顕著に表れることから、プライミングは複数の防御応答シグナルを増強するが、植物と病原菌の組み合わせによって強く増強される防御応答シグナルは異なると考えられる。

強い抵抗性である過敏感反応によって植物は病原菌に打ち勝つことができるが、細胞死によって組織は褐変して病徴のように変化してしまい、このように大きなダメージを受けた植物組織では本来の光合成能力が大きく低下する。つまり、病原菌を撃退すると同時に、植物側も相当な損害を被ってしまうこととなる。前述のように、自然界では多くの場合、気孔や傷口から組織への侵入は極めて低い濃度の病原菌によると推定され、それが組織内で徐々に増殖して、感染を成立させて病気を引き起こしたり、または、ある濃度に達した際に植物の過敏感反応による攻撃を受けたりする。イネかさ枯病菌を低濃度でトマトに感染させた場合には、通常の植物と比較してプライミングされた植物では病原菌の増殖に対して抑制的に働く。したがって、プライミングには、過敏感反応を引き起こす濃度まで病原菌を増殖させない、または過敏感反応が起こるまでの時間を長くするという効果がある⁸⁾。つまり、プライミングによって、植物は過敏感反応という強い抵抗性を用いることなく、結果として、自身が被る組織のダメージを回避することができ、良好な生育を維持していくことができる。

おわりに

植物共生微生物による宿主植物の免疫力増強は、宿主植物の防衛と繁栄が微生物にとっても有利に働くという生物学的意義があると考えられるが、様々な病原体に効果がある点は農業にとっても非常に大変意義ある仕組みである。抵抗性誘導剤による SAR の活性化は、SA シグナルが生育傷害を引き起こす欠点があるため、利用できる作物が限られている。しかし、プライミングは生育と両立できる病害抵抗性機構であるため、様々な作物での活用が期待される。プライミングには、SAR と比べて抵抗性が弱い、また、安定的に誘導する方法が確立されていない、というこれからの課題もある。これらを解決するために、プライミングのメカニズム研究で得られる知見を生かし、強いプライミング誘導活性を有する化合物や微生物の開発、また、誘導されたプライミング状態の安定的維持や効果向上を可能にする技術の開発が期待される。

引用文献

- 1) A. M. Shigenaga, M. L. Berens, K. Tsuda, C. T. Argueso, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 38, 164 (2017).
- 2) 有江力・仲下英雄, 植物防疫, 61, 531 (2007).
- 3) T. L. Karasov, E. Chae, J. J. Herman, J. Bergelson, *Plant Cell*, 29, 666 (2017).
- 4) 藤田萌香・仲下英雄: バイオスティミュラントハンドブック. 195-200 (2022).
- 5) M. J. Pozo, C. Azcón-Aguilar, *Curr. Opin. Plant Biol.*, 10, 393 (2007).
- 6) V. Fiorilli, M. Catoni, D. Francia, F. Cardinale, L. Lanfranco, *J. Plant Pathol.*, 93, 237 (2011).
- 7) L. Campos-Soriano, J. García-Martínez, B. San Segundo, *Mol. Plant Pathol.*, 13, 579 (2012).
- 8) M. Fujita, M. Kusajima, M. Fukagawa, Y. Okumura, M. Nakajima, K. Akiyama, T. Asami, K. Yoneyama, H. Kato, H. Nakashita, *Sci. Rep.*, 12, 4686 (2022).
- 9) Y. Song, D. Chen, K. Lu, Z. Sun, R. Zeng, *Front. Plant Sci.*, 6, 786 (2015).
- 10) O. Shaul, S. Galili, H. Volpin, I. I. Ginzberg, Y. Elad, I. I. Chet, Y. Kapulnik, *Mol. Plant Microbe Interact.*, 12, 1000 (1999).