アメリカにおけるグリホサート抵抗性雑草の出現状況と対 策

11	# 1// 1 - 1 - 2/17 + 1 - 1 - 1 - 1 - 1 - 1 - 1 - 1 - 1 - 1
誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	佐合,隆一
発行元	養賢堂
巻/号	84巻4号
掲載ページ	p. 429-434
発行年月	2009年4月

農林水産省農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター

Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat



アメリカにおけるグリホサート抵抗性雑草の出現状況と対策

佐合隆一*

[キーワード]:アメリカ,雑草防除,除草剤,抵 抗性雑草,遺伝子組換え(GM)作物

1. はじめに

ある薬剤を連続的に使用することにより、これまで有効であった生物に対して、効果が著しく減退し

表 1 グリホサート抵抗性雑草の報告事例

学名 和名·英名 国名 初発年次 No. Amaranthus palmeri オオホナガアオゲイトウ アメリカ 2005 2 Amaranthus rudis Common Waterhemp アメリカ 2005 3 Ambrosia artemisiifolia ブタクサ アメリカ 2004 クワモドキ アメリカ 2004 Ambrosia trifida Conyza bonariensis アレチノギク 南アフリカ 2003 スペイン 2004 ブラジル 2005 コロンビア 2006 アメリカ 2007 ヒメムカショモギ アメリカ Conyza canadensis 2000 ブラジル 2005 中国 2006 スペイン 2006 チェコ 2007 パラグアイ Digitaria insularis Sourgrass 2006 ブラジル 2008 8 Echinochloa colona コヒメビエ オーストラリア 2007 9 Eleusine indica オヒシバ マレーシア 1997 コロンビア 2006 Euphorbia heterophylla Wild Poinsettia ブラジル 2006 Lolium multiflorum イタリアンライグラス チリ 2001 ブラジル 2003 アメリカ 2004 スペイン 2006 アルゼンチン 2007 ボウムギ オーストラリア 12 Lolium rigidum 1996 アメリカ 1998 南アフリカ 2001 フランス 2005 スペイン 2006 Plantago lanceolata ヘラオオバコ 南アフリカ 2003 Sorghum halepense アルゼンチン 2005 Johnsongrass アメリカ 2007 Urochloa panicoides Liverseedgrass オーストラリア 2008

て、実用的な薬量では、ほとんど効果がなくなることを抵抗性(害虫、雑草)や耐性(病原菌)が発現したと称し、農薬や衛生病害虫防除剤などの使用により一般的に見られる現象である。殺虫剤に対しては1908年頃に抵抗性害虫が、殺菌剤に対しては1940年に耐性菌がそれぞれ報告されている。除草剤

は殺虫剤や殺菌剤にくらべ抵抗性種 (バイオタイプ)の出現時期が遅く,1970年代に抵抗性雑草が数種報告される程度であったが,1980年代後半に各種の除草剤において,抵抗性バイオタイプが報告され,1990年には抵抗性雑草種が100種を超えた.現在は19種の作用機作をもつ除草剤で,187種(単子葉植物75種,双子葉112種)の雑草種,323種の抵抗性バイオタイプが出現していると報告されている(Weed Science 2008).

グリホサート剤の抵抗性バイオタイプは 1997 年にマレーシアの果樹園のオヒシバ (Eleusine indica)の出現が最初であり,1974年に米国でグリホサートが発売されてから 23 年後のことであった(Tran ら 1999). 2000年代に入ってアメリカ合衆国を中心に13 カ国で 15 種の雑草でグリホサート抵抗性バイオタイプが報告されている(表1).

わが国は、莫大な飼料用トウモロコシ、大豆などをアメリカから輸入し、家畜糞尿などを経由し外来雑草が大量に侵入してきている。すでに日本の農耕地周辺の景観は数十年前とすっかり様変わ

^{*}茨城大学農学部附属フィールドサイエンス教育研究センター (Ryuichi Sago)

りしており(佐合 2007),遺伝子レベルでの新たなリスクである除草剤抵抗性バイオタイプの侵入も予測される.これまでの植物検疫制度の中では無視されてきた外来植物の侵入のリスクが現実となりつつある今日,原産国での正確な雑草発生実態の把握は重要な課題であると考え,筆者は科学研究費「米国からの除草剤抵抗性侵入雑草の現地発生実態調査」により,現地調査をする機会を得たので,ここに報告する.

2. グリホサート剤について

グリホサート剤は、2007年度にモンサント社のみ で2,770億円以上を販売しており、農薬の中では世 界最大の販売実績がある除草剤である. 本剤はリン 酸とアミノ酸が結合した構造を有する N-(phosphonomethyl)glycine と各種のカチオンが結 合した構造の化合物である(図1). すなわち, isopropylamine 塩 (ラウンドアップ剤, ポラリス剤), や ammonium 塩(草当番), trimethylsulfonium 塩(タッ チダウン剤), sodium 塩 (インパルス剤), potassium 塩 (タッチダウン IO 剤) などが市販されてきた. わが国では 1980 年にモンサント社が原体を供給す る形で, 国内農薬メーカーが販売してきた. 現在は グリホサート剤の特許切れに伴い、各社がいろいろ な商品名でジェネリック品を販売して, 低価格競争 品として市場に出回っており、活性成分は N-(phosphonomethyl)glycine (グリホサート) であ るが、製剤法は異なるといわれている. 本稿ではこ れら薬剤の総称としてグリホサート剤と称するこ ととする.

本剤は雑草の茎葉部に散布すると,植物体に吸収され,地下部まで移行してほとんどすべての植物種(一年生植物,多年性植物,雑灌木)を枯殺することから非選択性茎葉処理除草剤と分類されている。また,殺草作用も,動物には合成経路を持たないアミノ酸の生合成を阻害することから,人畜動物に対する毒性はきわめて低く,土壌表面に落下すると土壌に吸着され,植物への活性が失われる。さらに土壌微生物によりアミノ酸,リン酸,炭酸ガスなどに分解することが示されていることから,環境生物などに対する負荷も小さいことが証明されている。したがって,開発以来30数年を経た今日においても,非標的生物に対する影響についての問題が指摘さ

glyphosate acid

$$\begin{array}{c} \text{O} & \text{O} \\ \text{II} \\ \text{HO} - \text{C} - \text{CH}_2\text{-NH} - \text{CH}_2\text{-P} - \text{OH} \\ \text{I} \\ \text{OH} \end{array}$$

$$\begin{array}{c|cccc} O & O & CH_3 \\ \parallel & \parallel & \parallel & \parallel \\ HO-C-CH_2-NH-CH_2-P-O & NH_3-CH_3 \\ & \parallel & \parallel \\ OH & CH_3 \end{array}$$

$$\begin{array}{c|cccc} O & O & CH_3 \\ \parallel & \parallel & \oplus & \parallel \\ HO-C-CH_2-NH-CH_2-P-O & S-CH \\ \parallel & \parallel & \parallel \\ OH & CH_3 \end{array}$$

$$\begin{array}{c} O & O \\ \parallel \\ Na & \ominus O - C - CH_2\text{-}NH - CH_2 - P - O \\ \parallel \\ OH \end{array} \cap \begin{array}{c} O \\ \parallel \\ Na \\ OH \end{array}$$

$$\begin{array}{c} O & O \\ \parallel & \parallel \\ HO-C-CH_2-NH-CH_2-P-O \\ \parallel & \parallel \\ OH \end{array}$$

$$\begin{array}{c} \text{O} & \text{O} \\ \text{II} \\ \text{HO} - \text{C} - \text{CH}_2\text{-NH} - \text{CH}_2 - \text{P} - \text{O} \\ \text{I} \\ \text{OH} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{O} \\ \text{NH}_4 \\ \text{OH} \end{array}$$

図1 グリホサート剤の化学構造式

れることなく、わが国では、畑地の植付けや播種前の除草、樹園地、農耕地周辺の緑地や農道、非農耕地に、約144万 ha で使用されていると推定される.

3. 米国での作物栽培の実態と グリホサート剤とのかかわり

米国では、1990年代から土壌浸食の防止、保水性の向上や土壌への有機物供給を目的とした保全耕(conservation tillage)が広く取り組まれるようになり、この耕法として不耕起(no-till)、帯状耕(strip-till)、畝耕(ridge-till)やマルチ耕(mulch-till)が行われるようになってきた。The Conservation Technology Information Center (CTIC)の2007年度の調査によると、全米の主要畑作物の不耕起栽培は栽培面積の23.3~25.5%に達すると報告され、穀倉地帯のインディアナ州ではトウモロコシ畑で25%、

大豆畑で68%,ヴァージニア州ではトウモロコシ畑で75%,畑作物で67%が不耕起栽培であると報告されている(表2).不耕起栽培は土壌保全に加え,耕耘のためのエネルギー削減や炭酸ガス排出量の削減が図れる半面,雑草防除が最大の問題となる.すなわち,耕起しない代わりに,作物播種前に発生している雑草を防除する必要があり,このために非選択性の茎葉処理除草剤の使用が必要になる.また,不耕起栽培を継続することに伴い,栄養繁殖器官をもつ多年性雑草が増加し,従来の土壌処理剤のみの防除では困難となることが報告されている.こうした栽培方法の普及は結果として、グリホサート剤の

表 2 米国における耕起法別の栽培面積比率 (%)

査の管理法	1990	1996	2002	2007
不耕起	6.0	14.8	19.7	23.7
畝耕	1.1	1.2	1.0	0.8
マルチ耕	19.0	19.8	16.0	17.2
	25.3	25.8	22.8	21.4
	48.7	38.5	40.6	36.8
	畝耕	不耕起 6.0 畝耕 1.1 マルチ耕 19.0 25.3	不耕起 6.0 14.8 畝耕 1.1 1.2 マルチ耕 19.0 19.8 25.3 25.8	不耕起 6.0 14.8 19.7 畝耕 1.1 1.2 1.0 マルチ耕 19.0 19.8 16.0 25.3 25.8 22.8

表3 米国のGMトウモロコシの栽培面積比率(%)

年	害虫 抵抗性	除草剤 耐性	害虫+ 除草剤	合計
2007	21	24	28	73
2008	17	23	40	80

USDA報告

トウモロコシ栽培面積:3534万ha(2008)

表 4 米国の GM 大豆の栽培面積比率 (%)

年	除草剤耐性	合計
2007	91	91
2008	92	92

USDA報告

大豆栽培面積:3016万ha(2008)

表 5 米国の GM 綿の栽培面積比率 (%)

年	害虫 抵抗性	除草剤 耐性	害虫+ 除草剤	合計
2007	17	28	42	87
2008	18	23	45	86

USDA報告

綿栽培面積:374万ha(2008)

使用面積の拡大につながることとなった.

さらに,1996年にグリホサート耐性の遺伝子組換 え(GM)作物の栽培がはじまり、今日ではトウモ ロコシ栽培の63%, 大豆栽培の92%, 綿栽培の68% において, グリホサートの使用を前提とした GM 作 物が栽培されている(表3~5).この背景には、不 耕起栽培で問題となる雑草防除上の問題は、GM 作 物を栽培して播種前と生育期にグリホサート剤を 散布することによって解決できること、場合によっ ては雑草害を生じないために作物の収量増加につ ながることから GM 作物栽培が注目されることと なった、また、グリホサート剤の特許切れに伴い価 格が暴落し, グリホサート剤を使用した雑草防除法 が最も安価であり、生産コスト削減に大きく貢献す ることとなった. そのうえ, 農家は発生雑草の種類 に応じて除草剤の種類を選択することや防除時期 を散布除草剤の種類ごとに決定するなどの面倒が なくなり, 雑草と作物の競合が始まる時期に一度防 除するだけでほぼ完璧な防除ができることなど, GM 作物栽培により、雑草防除作業の簡素化が急速 にすすんだ、今回の調査で、不耕起栽培でグリホ サート耐性 GM 作物を栽培している農家は、播種前 にグリホサート剤を散布し、作物の生育期に 1~2 回、合計 2~3 回グリホサート剤を散布しており、 大部分の畑には雑草の発生が認められなかった.

4. グリホサート抵抗性雑草の 発生実態

米国で報告されているグリホサート剤抵抗性雑草は、Amaranthus属2種、Ambrosia属2種、Conyza属2種、Lolium属2種、Sorghum属1種の9種が報告されている(Weed Science 2008). Amaranthus属の中にはA. palmeri(オオホナガアオゲイトウ)とA. rudisにグリホサート抵抗性バイオタイプが報告されているが、これ以外にも A. hybridus(ホナガアオゲイトウ)やA. retroflexus(アオゲイトウ)などが畑地、樹園地、野菜畑、圃場周辺に広く分布しており、これらとの交雑の可能性もあることから、種の動向にも注目する必要があるものと思われる. すでに A. palmeri や A. rudis は3系統の除草剤に抵抗性バイオタイプが報告されており、これら抵抗性対策としてのグリホサート剤が期待されていたが、同様に抵抗性バイオタイプを出現させることと



写真 l Amaranthus 類の グリホサート抵抗性の検定風景

なった. グリホサート抵抗性バイオタイプは, ミズーリ州の GM 大豆畑で確認され, 多剤抵抗性の可能性もあること, 花粉により抵抗性種が拡散されること, 種子寿命が長く埋土種子として残存することなどから, 本種の抵抗性対策は深刻な問題である.

Ambrosia 属には A. artemisiifolia(ブタクサ)が 3 州で、A. trifida(クワモドキ)が 4 州でグリホサート抵抗性バイオタイプが報告されている. A. artemisiifolia は 4 系統の除草剤に、A. trifida は ALS 阻害剤にそれぞれ抵抗性バイオタイプが報告されている. 本種はミシガン州を含め各地の畑作地などで分布が認められ、将来多剤抵抗性への可能性もあり抵抗性対策は重要である.

Conyza 属には C. bonariensis (アレチノギク) と C. canadensis (ヒメムカショモギ) にグリホサート 抵抗性バイオタイプが報告されている. C. canadensis は調査したほぼ全米州の道路脇、圃場周 辺や樹園地,畑地に分布がみられたが,C. bonariensis はカリフォルニア州の樹園地およびそ の周辺緑地や道路際にのみ見られ、コーンベルト地 帯には分布が見られなかった. そのためか, C. bonariensis のグリホサート抵抗性バイオタイプは カリフォルニア州に限られているが, C. canadensis は17州からグリホサート抵抗性バイオタイプが報 告されている. C. canadensis は,4系統の除草剤に, C. bonariensis は3系統の除草剤にそれぞれ抵抗性 バイオタイプが報告されている. これらの種はおび ただしい数の種子を生産し、風散布型の種子である ために抵抗性種の拡散が懸念される. とくに C. canadensis は畑作地の周辺に群落を形成している



写真2 果樹園でのグリホサート 抵抗性ヒメムカショモギ

ケースや樹園地の裸地化した場所に生育して圃場 への種子供給源となっている現場を多く観察した ことから、こうした場所の対策が重要であると思わ れる.

Lolium 属のグリホサート抵抗性バイオタイプは、本調査時期がほぼ生育終期でもあり、畑作の現地圃場でどのくらい問題であるかを観察することはできなかったが、L. multiflorum(イタリアンライグラス)はミシシッピ州の綿、大豆圃場、L. rigidum(ボウムギ)は California 州の樹園地で、それぞれグリホサート抵抗性バイオタイプが報告されている. L. multiflorum は 3 系統の除草剤にそれぞれ抵抗性バイオタイプがあり、L. rigidum はグリホサート抵抗性バイオタイプのみ米国では報告されているが、オーストラリアでは多剤抵抗性系統が報告されている.

Sorghum halepense (ジョンソングラス) にアーカンソー州の大豆畑からグリホサート抵抗性バイオタイプが報告されている. Sorghum halepense はすでに、3 系統の除草剤に抵抗性バイオタイプが報告されている.

グリホサートに対する 抵抗性メカニズム

除草剤の抵抗性発現メカニズムとしては一般に ①除草剤の標的部位における変異、②標的部位へ吸収・移行する薬量が減少することに起因する変化、 ③除草剤による薬害から植物を守る生理機構の促進、などがあることが知られている。グリホサートの場合は、オヒシバやボウムギの抵抗性バイオタイ プでは、作用点である EPSPS (芳香族アミノ酸の生合成経路であるシキミ酸経路にある酵素の一つ)のアミノ酸配列に変異があることが報告されている.しかし、ヒメムカショモギの抵抗性メカニズムは、グリホサートの作用点である EPSPS の変異や増幅に起因するのではなく、葉からの吸収量や代謝系にも影響がほとんどなく、細胞内液胞での代謝による葉緑体への移行量の減少、根部への移行量の減少などに起因すると報告されている.このように抵抗性バイオタイプのメカニズムも種によって異なることが考えられ、その対策も個別に考える必要がある.

6. モンサント社の リスク管理プログラム

モンサント社は顧客に対する責任の一環として、グリホサート剤およびグリホサート耐性 GM 作物に対する、徹底したリスク管理を行っている. 具体的には、グリホサートによる雑草防除効果が不十分であった事例について広く情報を収集し、その原因を解明するために調査を行い、その結果をインターネット上で公表している (weed resistance management 2008). その中で、適切な抵抗性雑草の回避策として下記の9項目の実践を挙げている.

- ①除草剤処理前後の圃場における残存雑草の観察
- ②栽培時に残存雑草がないように耕起前の除草剤 散布または耕起を行う
- ③雑草が小さい生育初期に防除する
- ④必要に応じて,グリホサート耐性作物の栽培の一環として,他の作用機作をもつ除草剤(選択性除草剤や土壌処理除草剤)との体系防除や耕種的防除(耕耘や輸作)を用いる
- ⑤グリホサート耐性の他の作物への輪作を行う場合には他の除草剤を併用する
- ⑥適正なグリホサート剤を適正薬量,適正な時期に 使用する (グリホサート薬量 1540 g/ha, 雑草の 草丈 10 cm 以下で散布)
- ⑦枯れ残りの雑草が残っている場合には,種子を実 らせる前に除去する
- ⑧圃場間の移動時には機械類をきれいにして種子の拡散、移動を避ける
- ⑨できるだけ雑草種子混入のない種子を購入して 更新する

さらに, 前作の作物種子が圃場に残り, 当年の圃

場に発芽・生育したものを Volunteer Weed と称するが、グリホサート耐性作物が輪作された場合にはこの Volunteer Weed が同様に問題になる. この対策としては①ダイズ・ワタの後にトウモロコシあるいはその逆というように、広葉作物とイネ科作物を交互に栽培することにより、選択性除草剤を利用して Volunteer Weed の発生を防ぐことや②は種前に耕起することやグリホサート以外の非選択性除草剤の使用により防除することをすすめている.

7. 現状の問題点と今後の対策

米国でのグリホサート耐性作物の普及により、大豆をはじめとした品種改良は除草剤耐性が前提となった GM 作物の品種が主流となっており、種苗会社の展示圃における新品種の大半がグリホサート耐性 GM 品種で、在来品種の改良がきわめて少なくなってきているのが現状である.

また、畑作地で大豆、トウモロコシ、綿の輪作体系を実施する場合でも、グリホサート耐性 GM 品種を選択した場合には、雑草防除にはすべてグリホサートに感受性の低い雑草種への一層の偏在化と抵抗性バイオタイプ出現の加速化を図ることになる。モンサント社は、害虫抵抗性 GM トウモロコシの栽培にあたっては、必ず非 GM トウモロコシを一定の割合で栽培し、害虫の緩衝帯を設けることを指導している。こうした考えを輪作体系にも導入し、グリホサート抵抗性 GM 作物のみの輪作を避けるなどの対策が必要であると考えられる。



図3 グリホサート耐性ダイズ畑でのグリホサート耐性トウモロコシの雑草化 (volunteer weed)

表 6 米国の大豆用除草剤の推定シェア(2007 年	表 6	米国の大豆	用除草剂	の推定シェ	ア (2007	年)
----------------------------	-----	-------	------	-------	---------	----

順位	除草剤有効成分名	マーケット シェア(%)
1	glyphosate	65.6
2	glyphosate-trimesium	5.6
3	fomesafen	3.6
4	chlorimuron	3.1
5	clethodim	2.4
6	imazethapyr	2.3
7	flumioxazin	2.1
8	pendimethalin	1.9
9	cloransulam-methyl	1.8
10	imazamox	1.5

さらに、農薬の抵抗性バイオタイプ防除に最も有効な対策は作用点の異なる薬剤の使用である.これまで主要作物畑での除草剤による雑草防除は、種間・属間に選択殺草作用のある除草剤を利用し、発生時期や発生草種に有効な除草剤を選定して散布してきた.高度に選択性のあるトリアジン系や、ACCase 阻害作用・ALS 阻害作用のある除草剤が比較的短期間に抵抗性バイオタイプを出現させた.その結果、非選択性のグリホサートが救世主として、グリホサート耐性 GM 作物の栽培とともに、この分野での除草剤の独占場となり、一方で土壌処理剤の販売量がこの分野で急速に低下した(表 6).

さらに、新規作用点を持つ除草剤の開発が出現しないなかで、C. canadensis のように各種除草剤に抵抗性を持つ多剤抵抗性バイオタイプが出現してきており、除草剤による防除が一層困難になってきている. グリホサート抵抗性バイオタイプが顕在化してきた今日、これに代替する新剤がまったくないのが現状である. こうした雑草の防除対策としては、除草剤の混合剤化や作用機作の異なる既存の除草剤を体系的に散布することにより、抵抗性バイオタイプの出現を遅延させるしか方策がないのが現状

である. たとえば、トウモロコシ畑では、Acetochlor +atrazine 剤, acetochlor 剤, alachlor 剤, alachlor+ atrazine 剤などの発芽前の土壌処理剤との体系や混 合(タンクミックッス)散布または発芽後の2,4-D 剤, dicamba 剤, diflufenzopyr+dicamba 剤との混合 散布などである. こうした雑草防除体系はグリホ サート耐性 GM 作物出現前にもどって、既存剤を合 理的に使用するための推進方策にほかならない. ア メリカではいち早く除草剤耐性遺伝子導入作物の 実用化が行われたのに対して、わが国では市民的な 合意が得られないことからいまだに実用化できな いことに対する懸念の声も一部にあった. しかし, 革新的な技術として注目された除草剤耐性遺伝子 導入品種による雑草防除で10年余りを経たアメリ カの今日を鑑みると,除草剤耐性遺伝子導入技術は 雑草防除法のひとつの手段にしかすぎず, 問題雑草 に有効な新除草剤開発の必要性は不変であること が証明されることになった. さらに、今日の農薬開 発の状況をみると, 殺草スペクトルの広さや非標的 生物に対する安全性の面で, グリホサート剤を超え る剤の開発の可能性が低いと危惧されることから, わが国でこれまで行ってきた混合剤化や既存剤を 組み合わせた除草剤の合理的使用がますます重要 となってくると考えられる.

引用文献

Weed Science.com. 2008. International Survey of Herbicide Resisitant weeds. http://www.weedscience.org/In.asp

Tran, M., S. Baerson, R. Brinker, L. Casagrande, M. Faletti, Y. Feng, M. Nemeth, T. Reynolds, D. Rodriguez, D. Schafer, D. Stalker, N. Taylor, Y. Teng and G. Dill 1999. Characterization of glyphosate resistant *Eleusinian indica* biotypes from Malaysia. The 17th Asian-Pacific Weed Science Society Conference Proceedings 1 (B):527-536

Conservation Technology Information Center 2007. Crop Residue Management Survey.

Weed resistance management 2008.

http://www.weedresistancemanagement.Com/

佐合隆一 2007. 雑草防除から「理想的」植生管理へ、雑草研究 52(2):78-82.