ミニレビュー

植物防御を標的としたアザミウマ忌避剤の開発[#]

安部 洋^{1,*}, 櫻井民人², 大矢武志³, 松浦昌平⁴, 富高保弘⁵,
梅村賢司⁶, 腰山雅巳⁷, 津田新哉^{2,†}, 三富正明⁶

¹理化学研究所バイオリソース研究センター・実験植物開発室

²農業・食品産業技術総合研究機構・中央農業研究センター

³神奈川県農業技術センター

⁴広島県立総合技術研究所

⁵農業・食品産業技術総合研究機構・九州沖縄農業研究センター

⁶Meiji Seika ファルマ社

⁷日本ゼオン社

(2019年7月5日受理)

Development of the thrips repellent

Hiroshi ABE,¹ Tamito SAKURAI,² Takeshi OHYA,³ Shohei MATSUURA,⁴ Yasuhiro TOMITAKA,⁵
Kenji UMEMURA,⁶ Masami KOSHIYAMA,⁷ Shinya TSUDA² and Masaaki MITOMI⁶

¹RIKEN BioResource Research Center, Tsukuba, Japan

²NARO Central Region Agricultural Research Center, Tsukuba, Japan

³Kanagawa Agricultural Technology Center, Kanagawa, Japan

⁴Hiroshima Prefectural Technology Research Institute, Hiroshima, Japan

⁵NARO Kyushu Okinawa Agricultural Research Center, Kumamoto, Japan

⁶Meiji Seika Pharma Co. Ltd., Tokyo, Japan

⁷Zeon Corporation, Tokyo, Japan

Keywords: thrips, repellent, plant defense, insecticide resistance.

はじめに

最近、持続的という表現を目にすることが増えてきた。国連開発計画がかかげる持続可能な開発目標（SDGs：通称、グローバルゴールズ）などが良い例である。2050年には地球人口が98億人に達すると言われており、食糧生産の持続

性は今後の人類に課された最も重要な問題の一つであることは疑いようがない。作物生産を考えたとき、病害および虫害の問題は最重要要素となるが、歴史的にみて、病害防除を目的とした病害抵抗性の作物育種は盛んに行われてきた一方で、害虫防除は殺虫剤に大きく依存してきた。そのような中、殺虫剤に対する抵抗性を高度に発達させた難防除害虫の問題が、世界的に深刻なものとなっており、持続的な作物生産を脅かしている。今後、殺虫剤だけに頼らない新たな害虫防除技術の開発や新たな害虫抵抗性の品種育成が早急に望まれる。

殺虫剤抵抗性を獲得し難防除化した害虫には、コナジラミやハモグリバエ、ハダニなど多くの害虫種が存在するが、そ

[#] 第43回大会シンポジウムを取りまとめた解説。

* 〒305-0074 茨城県つくば市高野台3-1-1

E-mail: ahiroschi@rtc.riken.jp

[†] 現所属 法政大学・生命科学部 [Present address: Hosei University Faculty of Bioscience and Applied Chemistry, Tokyo, Japan]

© 日本農薬学会

図1. ジャスモン酸防御とアザミウマ食害. シロイヌナズナ野生型, 及び *coi1-1* 変異体に対して, 20頭のアザミウマ雌成虫をそれぞれ放飼した. 写真は2週間後に撮影 (文献6より改変).

の中でもアザミウマによる被害は深刻である. アザミウマは体長わずか1-2mmの微小な害虫であり, 植物体上の奥まった狭い空間を好む性質を有しており, 殺虫剤抵抗性との関連性も示唆されている. つまり, 植物体上の奥まった空間に潜んでいることにより, 殺虫剤の散布が十分にアザミウマには暴露されず, このことが殺虫剤抵抗性獲得リスクと関わっているというのである.¹⁾ しかも, チョウ目害虫などと異なり, アザミウマは移動性に優れた成虫期にも植物を加害する. このような生態様式はアザミウマの早期発見の困難さにつながっている. 高齢化の進む日本の農業生産現場において, アザミウマを目視で発見することは至難の技であり, 非常にやっかいな存在である. さらに悪いことに, アザミウマ類はウイルス病の媒介虫としても広く知られている. 特に, ミカンキイロアザミウマは野菜や果物, そして花き類など数百種を超える植物種を加害すると共に, トマト黄化えそウイルス (TSWV) やキク茎えきウイルス (CSNV) などのトスポウイルスを媒介することから悪名高く, 新たな防除法の開発が切望されている.²⁾ そのような中, われわれはモデル実験植物のシロイヌナズナを用いることで, アザミウマに加害された植物中で高まる防御反応のメカニズムと, 植物の防御がアザミウマに及ぼす影響について解析を行ってきた. 本ミニレビューにおいては, 我々がこれまでに行った植物防御とアザミウマの行動についての一連の研究を概説する. さらに, 植物防御を活性化させることによるアザミウマ忌避剤の開発についても紹介し, 今後の展開を論じたい.

1. アザミウマに加害された植物における防御反応

モデル実験植物のシロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana*) の全ゲノム配列が2000年に解読されて, 今年で20年目とな

る. この20年の間に, 数多くの網羅的なリソースが急速に整えられ, シロイヌナズナ全遺伝子の実に約95%以上で遺伝子破壊系統が整備されるに至っている (The Arabidopsis Genome Initiative, 2000). このようなリソースは理研バイオリソース研究センター (理研BRC) をはじめとしたシロイヌナズナのリソースセンターから容易に入手可能である. また, シロイヌナズナ全遺伝子の発現データや共発現情報, 様々な野生系統のゲノム情報やフェノタイピング情報などが閲覧できるデータベースの基盤整備も著しい. このように, 他植物には存在しない研究基盤を活用することで, 生命現象のメカニズム解明を目指した様々な研究がシロイヌナズナを用いて現在, 行われている. 我々は, シロイヌナズナとミカンキイロアザミウマ (*Frankliniella occidentalis*) をモデル系として, アザミウマ食害を受けた植物では何が起きているのか? 植物防御の視点から, 生物間相互作用メカニズムを解明し, 得られた成果を実際のアザミウマ防除に活用することを目指して研究開発を行ってきた. チョウ目害虫に加害された植物においては植物ホルモンのジャスモン酸制御により, 積極的な防御応答が誘導されることが広く知られており, ジャスモン酸防御機構と一般に言われている. チョウ目害虫の食害様式は葉を咀嚼し食べ進んでいくが, 一方で, アザミウマの食害は口器で葉の表面を傷つけ, 滲み出てきた組織液を吸汁する食害様式である.¹⁾ 調べた結果, アザミウマ食害に対する植物防御応答においてもジャスモン酸の影響が大きく, アザミウマ食害を受けた植物ではジャスモン酸の内生量が増大し, ジャスモン酸の制御により様々な防御関連の遺伝子発現が誘導されていることがわかった.³⁻⁵⁾ 興味深いことに, 微小なアザミウマによる食害量は, チョウ目害虫に

図2. ジャスモン酸防御とアザミウマ行動. シロイヌナズナ野生型, 及び *coi1-1* 変異体に対して, 100頭のアザミウマ雌成虫を放飼. どちらの植物を選ぶのか選好性試験を行った. アザミウマ数は2日後にカウントした (文献6より改変).

よる食害量と比較すると明らかに少ないと思われるが、植物のジャスモン酸防御応答を遺伝子発現で評価した場合、アザミウマ食害による遺伝子発現量は2倍以上高いことがわかった（安部ら未発表データ）。食害により組織自体が消失してしまうチョウ目害虫の食害と、傷つきはするが組織自体は残存するアザミウマ食害との違いなのかもしれない。次に我々は、ジャスモン酸に対する感受性を消失したシロイヌナズナ *coil-1* 変異体におけるアザミウマ被害について野生株での被害と比較してみることにした。その結果、数値化するまでもないほどに *coil-1* 変異体におけるアザミウマ被害は野生株での被害と比較して劇的に増大していた。⁶⁾ つまり、*coil-1* 変異体が食べ尽くされてしまっているのに対し、野生株では、食害痕はあるものの、花も咲いていたのである（図1）。その後の詳細な解析により、*coil-1* 変異体においては、ミカンキイロアザミウマの次世代個体群が爆発的に増大し、そのことが *coil-1* 変異体での劇的な被害増大につながっていることがわかった。そして逆にアザミウマ放飼に先立ってジャスモン酸メチルを $100\mu\text{M}$ の濃度で植物に処理することでアザミウマ食害を顕著に軽減できることが示された。⁶⁾ このように、ジャスモン酸防御は、アザミウマに対して予想以上に大きな影響を及ぼすことができることが判明したのである。

2. 植物防御とアザミウマ行動

病害と虫害を比較した場合、昆虫である害虫には移動性があるということは大きな違いといえるだろう。もしも害虫の行動をコントロールすることができれば、おのずと害虫被害は抑えることができる。言い方を変え、害虫を作物から遠ざけることができれば、そもそも害虫被害は生じないのである。このような観点から、我々は以下のようなモデル実験系を構築した。つまり、アザミウマ食害に対してジャスモン酸防御応答を示すシロイヌナズナ野生株と示さない *coil-1* 変異株を一定間隔で配置し、その中心にアザミウマを放飼することで、その後のアザミウマの行動を評価した。その結果、放飼2日後には、ほとんどのアザミウマが *coil-1* 変異株上に存在することがわかった（図2）。⁶⁾ 結果として、*coil-1* 変異株と野生株を共存させると、アザミウマは *coil-1* 変異株を優先的に加害するため、野生株の被害は劇的に抑えられることがわかった。一方で、アザミウマにシロイヌナズナ野生株しか選択肢がなければ、アザミウマは野生株を充分に加害する。以上のことから植物防御レベルの異なる植物を組み合わせることで、アザミウマを防御レベルの低い植物へと移動させることができ、防除したい植物を保護することができるのではないかと考えた。⁷⁾

ところでモデル植物を用いた室内試験から得たこのような植物防御による害虫の行動制御という発想が、実際の農業現場において、通用するのであろうか？ われわれは、野外においてアザミウマが媒介するトスボウイルスに感染した植物

に、媒介虫であるアザミウマが誘引されるという現象に着目した。⁸⁾ 野外において、アザミウマの行動がウイルス感染により実際に制御されていると考えられたからである。実際に調べてみると、トスボウイルスに属するトマト黄化えそウイルス (TSWV) に感染させたシロイヌナズナと感染していない健全なシロイヌナズナを一定間隔で配置し、その中心にアザミウマを放飼することで、その後のアザミウマの行動を評価したところ、確かにウイルス感染植物にはアザミウマが誘引されることが示された（図3）。そこで我々はトスボウイルスに感染したシロイヌナズナでは何が起きているのか？ 植物生理学的な解析を詳細に実施した。その結果、ウイルス感染植物においては、ジャスモン酸とは異なる植物ホルモンであるサリチル酸の内生量が増大していることがわかった。サリチル酸は植物の病害応答を制御しており、このような防御はサリチル酸防御と呼ばれている。そこで、ウイルス感染の代わりにサリチル酸を処理することでアザミウマの行動に対する影響を調べてみることにした。サリチル酸処理をした植物と、サリチル酸処理をしていない植物を一定間隔で配置し、その中心にアザミウマを放飼したところ、放飼2日後には、有意に、サリチル酸を処理した植物にアザミウマは多く生存していた。⁶⁾ サリチル酸防御はジャスモン酸防御と拮抗的に作用することが広く知られている。⁹⁾ ジャスモン酸を前もって処理することでアザミウマの食害を抑えることができることは前述した。われわれは以前に、アザミウマの食

図3. トスボウイルス感染植物が有するアザミウマ誘引性. トマト黄化えそウイルス (TSWV) に感染した植物と健全植物に対して、50頭のアザミウマ雌成虫を放飼。どちらの植物を選ぶのか選好性試験を行った。アザミウマ数は2日後にカウントした（文献6より改変）。

害に対するサリチル酸防御の影響についても調べており、サリチル酸の働きにより、アザミウマ食害を抑制するジャスモン酸の効果が消えさってしまうことを報告している。¹⁰⁾ トスポウイルスに感染した植物にアザミウマを放飼し、食害によるジャスモン酸防御応答性遺伝子の発現を調べたところ、ウイルスに感染していない植物と比較して、有意にその発現量は減少していた。つまり、トスポウイルスに感染した植物では、アザミウマ食害により植物で展開されるジャスモン酸防御レベルが半減していたのである。¹¹⁾ 以上のように、トスポウイルスは結果としてジャスモン酸防御を弱めることにより、自らが感染している植物にアザミウマを誘引していることがわかった。つまり、アザミウマは野外においても、植物防御を敏感に感知し行動していると結論づけた。

3. アザミウマ忌避剤の開発

これまで、植物のジャスモン酸防御とアザミウマの行動制御について概説してきたが、実際に我々は、野外において植物にジャスモン酸を処理することにより、アザミウマ類を忌避することができるのかについて試験を実施してみることとした。その結果、施設圃場においても野外圃場においても、効果的にアザミウマ類を忌避することに成功した（櫻井，富高ら未発表データ）。そこで、実際にアザミウマの忌避剤開発を開始するにあたり、ジャスモン酸あるいはその関連化合物として唯一実用化されている *n*-propyl dihydrojasmonate (PDJ) に着目した。PDJは理化学研究所の瀬戸秀春博士により合成されたジャスモン酸誘導体であり、現在はブドウやリンゴ果実の着色を目的とした植物成長調整剤として実用化されている（図4）。¹²⁾ またジベレリンとともに作用させることでミカンの浮皮防止の目的でも広く使用されている。2015年には農林水産省が選定した気候変動適応計画の適応技術にも選定されており、安全性にも極めて優れた資材である。そこで、われわれはトマトを対象としてPDJ散布によ

るミカンキイロアザミウマの忌避作用について、まず室内試験を実施した。その結果、ジャスモン酸処理と同様にPDJ処理によっても、アザミウマを忌避できることが明らかとなった。また、PDJによるアザミウマ忌避効果はトマトだけでなく、キャベツ、キュウリ、キク、イチゴなどにおいても確認することができた（安部ら未発表データ）。アブラナ科、ナス科、キク科、バラ科において同様なPDJ処理によるアザミウマ忌避効果が認められたことから、忌避効果には植物種を越えた共通性が作用していると考えられる。このように複数作物種において、PDJによる忌避作用が認められた中で、われわれは、まずトマトに照準を絞り、圃場での実証試験を実施することとした。本来、日本ではトマトにおけるミカンキイロアザミウマ被害は大きな問題とならないのだが、ここ数年、トマトへの適応性に優れたミカンキイロアザミウマ（トマト系統）の出現が認められていることから、試験にはこのトマト系統を用いることにした。トマト栽培では、育苗期から定植前後にかけての時期におけるアザミウマによるウイルス病媒介が最も大きなリスクである。そこで、トマト育苗時期から定植後に渡って1週間間隔でPDJ散布を行うこととした。結果は極めて順調であり、PDJ散布により既存の殺虫剤と同等にアザミウマを防除できることが明らかとなった（大矢，松浦，櫻井ら未発表データ）。また、PDJ散布により、アザミウマが媒介するトスポウイルス病感染の抑制効果についても認められている（櫻井ら未発表データ）。

おわりに

本ミニレビューで概説したアザミウマ忌避剤の開発は2014年より始まった、内閣府が主導するSIP（戦略的イノベーション創造プログラム）「次世代農林水産業創造技術：持続可能な農業生産のための新たな総合的植物保護技術の開発」からの支援を得て実施したものである。既にアザミウマ忌避剤としての適用拡大申請も実施しており、認可の取得を待っているところである。農業生産において害虫防除は避けられない問題である。現在、アザミウマやコナジラミなど幾つかの害虫種においては、殺虫剤抵抗性を高度に獲得した系統の出現により、従来の殺虫剤に大きく依存した害虫防除の限界が生じている。このような中、害虫を殺すのではなく、行動を制するという新たな発想が重要になってくるのではないだろうか？ 本稿では触れなかったが、PDJには殺虫性がないため、PDJによるアザミウマ忌避作用と天敵昆虫によるアザミウマ捕食効果との併用を行った場合の相性は非常に高い。PDJは植物のジャスモン酸防御を高めることで、虫の「好き嫌い」といった本能に基づきアザミウマの行動を制御できる剤である。ジャスモン酸防御は様々な遺伝子発現や植物二次代謝などを経て複雑な生理現象により規定されており、¹³⁻¹⁵⁾ 化学薬品に対する抵抗性の発達とは無縁である。今後、殺虫剤との併用効果などについても試験を進め、忌避剤

図4. 植物成長調整剤PDJ（プロヒドロジャスモン）。ジャスモン酸誘導体として唯一実用化されているプロヒドロジャスモン。

を取り入れたこれまでにない新たな防除体系を構築していきたい。同時に、PDJ散布によりアザミウマ以外の害虫をも忌避できることが明らかとなってきたため、今後、アザミウマ以外のどのような害虫種に対して忌避効果が認められるのか明らかにしていく予定である。

引用文献

- 1) M. P. Parrella: "Thrips Biology and Management," Plenum, New York, pp. 357–364, 1995.
- 2) A. E. Whitfield, D. E. Ullman and T. L. German: *Annu. Rev. Phytopathol.* **43**, 459–489 (2005).
- 3) H. Abe, J. Ohnishi, M. Narusaka, S. Seo, Y. Narusaka, S. Tsuda and M. Koybayashi: *Plant Cell Physiol.* **49**, 68–80 (2008a).
- 4) H. Abe, J. Ohnishi, M. Narusaka, S. Seo, Y. Narusaka, S. Tsuda and M. Koybayashi: *Plant Signal. Behav.* **3**, 446–447 (2008b).
- 5) H. Abe, Y. Narusaka, I. Sasaki, K. Hatakeyama, M. Narusaka, K. Fukami-Kobayashi, S. Matsumoto and M. Kobayashi: *DNA Res.* **18**, 277–289 (2011a).
- 6) H. Abe, T. Shimoda, J. Ohnishi, S. Kugimiya, M. Narusaka, S. Seo, Y. Narusaka, S. Tsuda and M. Koybayashi: *BMC Plant Biol.* **9**, 97 (2009).
- 7) 安部 洋, 大西 純, 下田武志, 津田新哉, 小林正智: 植物防疫 **65**: 215–220 (2011b).
- 8) P. C. Maris, N. N. Joosten, R. W. Goldbach and D. Peters: *Phytopathology* **94**, 706–711 (2004).
- 9) T. Niki, I. Mitsuhashi, S. Shigemitsu, N. Ohtsubo and Y. Ohashi: *Plant Cell Physiol.* **39**, 500–507 (1998).
- 10) L. R. Antonio, S. H. Spoel, E. S. De Lange, H. Abe, M. Kobayashi, S. Tsuda, R. A. M. Welschen, T. Ritsema and C. M. J. Pieterse: *Plant Physiol.* **149**, 1797–1809 (2009).
- 11) H. Abe, Y. Tomitaka, T. Shimoda, S. Seo, T. Sakurai, S. Kugimiya, S. Tsuda and M. Koybayashi: *Plant Cell Physiol.* **53**, 204–212 (2012).
- 12) 腰山雅巳, 渡邊和紀, 藤澤 浩, 三富正明, 今村圭一: 植物の生長調節 **38**: 35–47 (2006).
- 13) G. A. Howe and G. Jander: *Annu. Rev. Plant Biol.* **59**, 41–66 (2008).
- 14) K. Okada, H. Abe and G. Arimura: *Plant Cell Physiol.* **56**, 16–27 (2015).
- 15) H. Abe, K. Tateishi, S. Seo, S. Kugimiya, M. Yokota-Hirai, Y. Sawada, K. Yara, T. Shimoda and M. Kobayashi: *Plant Physiol.* **163**, 1242–1253 (2013).

略歴

安部 洋 (あべ ひろし)

生年月日: 1970年2月12日

最終学歴: 東京農工大学連合大学院農学研究科博士課程終了
研究テーマまたは主な職歴: 植物防御を介した植物と害虫との相互作用

趣味: 楽器演奏

櫻井民人 (さくらい たみと)

生年月日: 1967年1月11日

最終学歴: 名古屋大学大学院農学研究科博士課程修了
研究テーマまたは主な職歴: 農業病害虫に対する総合防衛技術開発

趣味: 読書

大矢武志 (おおや たけし)

生年月日: 1965年9月19日

最終学歴: 埼玉大学大学院理工学研究科生化学専攻博士前期課程修了

研究テーマまたは主な職歴: 農業害虫に対する総合防除技術開発

趣味: テニス, サーフィン

松浦昌平 (まつうら しょうへい)

生年月日: 1965年1月28日

最終学歴: 鹿児島大学大学院連合農学研究科博士課程修了
研究テーマまたは主な職歴: 作物ウイルス, ウイロイド病害の防除技術開発

趣味: ジャズギター演奏, 日本中世史を巡る旅

富高保弘 (とみたか やすひろ)

生年月日: 1979年8月5日

最終学歴: 鹿児島大学大学院連合農学研究科博士後期課程修了
研究テーマまたは主な職歴: 植物ウイルスと媒介虫, 植物との相互作用

趣味: カフェ巡り

梅村賢司 (うめむら けんじ)

生年月日: 1964年1月24日

最終学歴: 名古屋大学大学院農学研究科修士課程
研究テーマまたは主な職歴: 環境調和型農業資材の開発
趣味: ゴルフ, 映画鑑賞

腰山雅巳 (こしやま まさみ)

生年月日: 1957年1月26日

最終学歴: 東北大学大学院薬学研究科博士課程修了
研究テーマまたは主な職歴: 植物成長調整剤ジャスモン酸誘導体PDJの実用化開発

趣味: テニス

津田新哉 (つだ しんや)

生年月日: 1961年11月5日

最終学歴: 東京農業大学大学院農学研究科博士前期課程修了
研究テーマまたは主な職歴: 植物ウイルスと媒介虫, 植物との相互作用

趣味: 居酒屋探訪

三富正明 (みとみ まさあき)

生年月日: 1952年7月28日

最終学歴: 宇都宮大学大学院農学研究科修士課程終了
研究テーマまたは主な職歴: 病虫害防除に関する農薬開発およびプラントアクティベーター開発

趣味: 読書, 家庭園芸, ウォーキング