

遺伝子組換えトウモロコシの農業、生態系、穀粒品質への影響：21年間のフィールドワークのメタ解析

要旨

遺伝子組換え (GE) トウモロコシが広く栽培され、その農業環境へ与える影響について多数の科学論文が発表されているにもかかわらず、GE トウモロコシのリスクとメリットについてはなお議論がなされており、その安全性についての懸念も残っている。このメタ解析の目的は、生産量、穀粒品質、非標的生物 (NTOs)、標的生物 (TOs) および土壌バイオマス分解に関する、研究者により査読された論文 (1996 年から 2016 年まで) を解析することで、GE トウモロコシの農業、生態系、穀粒品質への影響に関する知識を増やすことである。その結果、GE トウモロコシはその準同質遺伝子系統よりも良い成績を収める、という強い証拠が得られた：穀物収量は 5.6% から 24.5% 高く、マイコトキシン、フモニシン、トリコテセンの濃度は、それぞれ 28.8%、30.6%、36.5% 減少した。解析された非標的生物 (NTOs) は、チョウ目害虫抵抗性 GE トウモロコシの標的であるヨーロッパアワノメイガの寄生者であるコマユバチを除いて、GE トウモロコシの影響を受けていなかった。茎と葉のリグニン含量のような、生物地球化学的循環のパラメーターは変化を示さなかった一方で、バイオマス分解は GE トウモロコシでより高い値を示した。これらの結果は、主に、穀物品質の向上と、マイコトキシンの人体への暴露の減少といった点から、GE トウモロコシの栽培を支持するものである。さらに、寄生者の減少と、他の NTOs に対する一貫した影響の欠如も確認された。

導入

1996 年の最初の商業化以来^{1,2}、遺伝子組換え (GE) 作物は、多くの国において速やかに導入され³、世界最速で導入された農作物技術となった⁴。GE 作物の栽培は、1996 年の 170 万ヘクタールから 2016 年には 1 億 8,510 万ヘクタールにまで広がり、世界の耕作地の約 12% を占め、そのうちの 54% が発展途上国となっている⁴。

2016 年に主要な作物 (大豆、トウモロコシ、ナタネ、綿花) に導入された GE の形質の内訳は、除草剤耐性 (HT) が GE 作物の内 9,590 万ヘクタール (GE 栽培面積全体の 53%) を占め、害虫抵抗性 (IR) が 2,520 万ヘクタール (GE 栽培面積全体の 14%)、1 つの作物に HT と IR の両方が導入されたものが 5,850 万ヘクタール (GE 栽培面積全体の 33%) となっている⁴。

GE 作物が広く栽培され、その農業環境へ与える影響についての多数の科学論文が発表されているにもかかわらず、その安全性に対する懸念により、ヨーロッパ 19 カ国を含む 38 カ国においてその栽培が公式に禁止された。しかし、これらの国々においても GE 作物由来のまたは GE 作物を含む食品や、飼料の輸入は禁止されていない⁴。

GE 作物の中で、トウモロコシ (*Zea mays* L.) は認可されたイベント (単一 (シングル) および複数 (スタック) の形質を持つ) の数が最大で、大豆に次いで世界で 2 番目に導入されている作物

である。2015年には、5,360万ヘクタールのGEトウモロコシが世界規模で栽培されており、世界のトウモロコシの栽培面積1億8,500万ヘクタールの1/3に近い値に相当している。うち3,300万ヘクタールはアメリカで栽培されており、ブラジル、アルゼンチン、カナダで栽培されているGEトウモロコシで1,740万ヘクタールを占めている。GEトウモロコシの世界的な価値は、81億ドルと推定されている⁴。さらに、GE作物の中でも、トウモロコシは今後の展開が最も期待できる。これは、GEトウモロコシの導入率が比較的低く（2015年時点で世界中のトウモロコシの30%）、栽培面積が膨大であるためである⁴。

GEトウモロコシの農学的、経済的なパフォーマンスと、環境への影響について書かれた膨大な数の論文を総評するために、多数の試みが行われてきた⁶⁻¹³。しかし、これらの研究（大部分は文献のレビュー）は、明確な結論を示すことが出来なかった。

現在に至るまで、GEトウモロコシについてはその生産量、生産コストと粗利の条件¹⁴⁻¹⁶、殺虫剤の使用量¹⁶および非標的（NT）無脊椎動物への影響¹⁷⁻²⁰などに対する疑問に対処するため、農場および現場レベルでいくつかのメタ解析が行われてきた。しかし、GEトウモロコシの栽培に係る重要な課題について、例えばGE技術によって栄養価や有害物質含有量（マイコトキシンを含む）^{21、22}の面から見て穀粒品質が改善されたか否か、土壌の有機物分解を含む、重要な農業エコシステムに影響を与えていないか、といった、いくつかの残された課題が未だ存在している。

そこで本研究の目的は、GEトウモロコシの生産量について書かれた、研究者により査読された論文（1996年から2016年まで）のメタ解析を行うことで、GEトウモロコシの栽培特性や、ヒトの健康や環境に対する安全性についての知識を増やすとともに、解析を穀粒品質、科レベルでの非標的生物（NTOs）、標的生物（TOs）、土壌バイオマス分解といった新たなパラメーターまで解析を拡大することで、GEトウモロコシの生産現場におけるパフォーマンスについてより確固たる評価を行うことを可能にすることである。1996年から2016年までに発表された論文を解析したこの研究は、解析する研究の選択に、栽培の全期間を通じてGEトウモロコシと非組換え同質遺伝子系統又は準同質遺伝子系統とを比較した野外試験のデータセットが含まれていることなど、厳格な基準を適用している。

結果

データベースの構成

選択手順の第一段階として、6,006の出版物を得た。以降の調整で、上記で記述した厳格な基準を導入することによって、下記のカテゴリーをカバーする、それぞれ32、5、32、10の適格な出版物を得た：穀物収量および穀粒品質、標的生物（TOs）、非標的生物（NTOs）、生物地球化学的循環（例えば茎と葉のリグニン含量、茎容量損失とバイオマス損失、二酸化炭素の排出）（補足1、表1～5）。Wolfenbargerら¹⁸によるNTOのデータセットと我々のデータセットを比較し、40の観察記録（補足4）を組み込むことが出来た。論文を除外した主な理由は、試験が野外条件で行われなかったこと、同系統交配種を対照品種として用いなかったこと、対照品種が同一環境下で育成されていなかったこと、あるいはデータが変動の範囲や、統計学的有意差、サンプルサイズを欠

いていたことなどである。各カテゴリー内の項目のため、観測記録の最大数が考慮された。生物多様性のカテゴリーと二酸化炭素排出の項目に、論文は選ばれなかった。各項目のメタ解析に利用される論文と観察記録の数を表 1 に示す。全体では、穀物収量および穀粒品質、標的生物 (TOs)、非標的生物 (NTOs)、生物地球化学的循環のデータベースはそれぞれ、542、99、813、29 の観察記録からなる (補足 2、3、4、5 のデータセットを参照)。現地調査の地理的分布に関して、その大多数は北アメリカで行われ (202)、次いでヨーロッパ (52)、南アメリカ (17) で行われた (補足 1 表 2~5)。アジア、アフリカ、オーストラリアはそれぞれ、11、1、研究無し、であった (図 1)。北アメリカにおける研究の 99% がアメリカで行われ、そのうちの 49% がアイオワ州、イリノイ州、およびネブラスカ州で行われた。ヨーロッパでは、野外試験は 9 カ国 (ドイツ、スペイン、フランス、チェコ共和国、デンマーク、ハンガリー、イタリア、スロバキアおよびイギリス) で行われ、一方 南アメリカ 3 カ国 (ブラジル、アルゼンチンおよびチリ) で行われた。

穀物収量の反応はその観察記録の 46% がシングルトウモロコシイベントに基づき、観察記録の 33%、13%、8% がそれぞれ 2 重、3 重、4 重のスタックトウモロコシイベントに基づくものであった (表 2)。

実への被害のデータセットは、ツマジロクサヨトウの幼虫 (*Spodoptera frugiperda* (J.E.スミス)、鱗翅類: ヤガ科)、アメリカタバコガの幼虫 (*Helicoverpa zea* (ボディ) 鱗翅類: ヤガ科)、および細菌 *Dickeja dadantii* (サムゾン) (以前は *Erwinia chrysanthemi* pv. *zeae* と呼ばれていた) (エンテロバクター目: 腸内細菌科) による損害データからなる (補足 2)。損害を受けた実の反応はシングルイベント (27%) 及び 2 重 (30%)、3 重 (26%)、4 重 (17%) スタックイベントの観察結果に基づくものである。

標的生物 (TO) データセットは、*Diabrotica* 属の種; ウェスタンコーンルートワーム (*Diabrotica virgifera virgifera* (ルコント)); ノーザンコーンルートワーム *Diabrotica barberi* (スミスとローレンス); サザンコーンルートワーム (*Diabrotica undecimpunctata howardi* (マンネルハイム)) (コウチュウ目: ハムシ科) の個体数のデータからなる。*Diabrotica* 属の種以外の種に関しては、メタ解析を実行するのに十分な観察記録が無かった。標的生物 (TO) データセットは、分析に十分なサンプルサイズを得るために、属レベルで分析を行った (補足 3)。*Diabrotica* 属の種の反応は、シングルイベントの観察記録 65% と、2 重のスタックイベントについての観察記録 35% に基づく (表 2)。

非標的生物 (NTOs) データセットは、NTOs の個体数を門、綱、目、科レベルに分類したデータからなるが、信頼のおける解析が可能となる最も詳細な分類段階として科レベルでの分析が行われた (補足 1、表 4; 補足 4)。分析された NTOs の科は: ハナカメムシ科、アブラムシ科、コマユバチ科、オサムシ科、ヒメカゲロウ科、オオヨコバイ科、テントウムシ科、マキバサシガメ科、ケシキスイムシ科、ハネカクシ科であった (補足 1、表 4)。クモは、目レベルのクモ目で分析された。全ての科の反応のために、成虫の個体数を分析した一方で、ヒメカゲロウ科およびテントウムシ科については、幼虫の個体数も分析した。

穀物収量、実への損害および標的生物 (TO) に関するシングルイベント及び 2 重、3 重、4 重のスタックイベントの観察記録の数を、表 2 に示す。

穀物収量と穀粒品質に対する影響

穀物収量および実への損害に関するほぼ全ての研究は、チョウ目害虫抵抗性の *cry* 遺伝子を発現している植物で行われ、そのうちいくつかは、コウチュウ目害虫抵抗性の遺伝子と除草剤耐性遺伝子も持つスタックであった。GE トウモロコシの栽培は、非組換えの同質遺伝子系統や、準同質遺伝子系統と比較して、大幅に生産量が増加した。穀物収量の全体平均エフェクトサイズ ($g+$) は 0.526 で (図 2; 補足 1、表 6)、変化の割合は 10.1% (図 2) であった。シングルイベント及び 2 重、3 重、4 重のスタックイベントの穀物収量を計算した平均エフェクトサイズは正 ($g+$) の範囲が 0.38~0.629) であり、統計学的に有意であった (図 2; 補足 1、表 6)。変化の割合は、シングルイベント及び 2 重、3 重のスタックイベントで 5.6~11.7% の範囲にわたるが、4 重スタックイベントでは 24.5% であった (図 3)。平均エフェクトサイズ反応は、一連の観察記録の除去に基づく (減少したデータセットを用いた) 別の感度テストを考慮しても大きく変化せず、出版バイアスに対しても強固であった (表 3; 補足 1、表 6)。出版バイアスは、フェイルセーフ数 (N) と、 $5n + 10$ (式中 n はもともとの研究数である) によって計算される閾値を比較する感度解析により評価された。フェイルセーフ数は閾値より大きい場合、強固であると考えられる。

全ての交雑種について損害を受けた実の平均サイズエフェクトを計算した結果 ($g+$) は -0.061 で、95%CI は 0 に被らなかつた (図 2; 補足 1、表 6)。減少の割合は 59.6% であった (図 3)。イベントのタイプ毎に分けてみると、損害を受けた実の平均エフェクトサイズは 2 重、3 重、4 重のスタックイベントでは正であり、一方、シングルイベントに限定した場合には、有意な反応は認められなかつた (95%CI、-0.012~0.011) (図 2; 補足 1、表 6)。損害を受けた実の変化の割合は、2 重、3 重、4 重のスタックイベントでそれぞれ、73.4%、31.1%、84.0% であった。これらの反応は、一連の観察結果を除いた感度解析に従っても変化せず、フェイルセーフ数試験によっても支持された (図 3; 補足 1、表 6)。

穀物におけるタンパク質、脂質、酸性デタージェント繊維 (ADF)、中性デタージェント繊維 (NDF)、総デタージェント繊維 (TDF) の濃度は、イベント間と、その同質遺伝子系統または準同質遺伝子系統との間で変化が見られなかつた (補足 1、表 6)。これらの反応は、一連の観察結果を除いた感度解析によっても変化しなかつた (図 3; 補足 1、表 6)。脂質の結果のみが、フェイルセーフ数試験によって支持された。

影響の種類	項目	試験数	観察報告数
穀物収量	穀物収量-全て	19	276
	穀物収量--シングル	16	126
	穀物収量--2重スタック	10	92
	穀物収量--3重スタック	3	36
	穀物収量--4重スタック	2	22
実への損害	実への損害-全て	7	139
	実への損害--シングル	4	37
	実への損害--2重スタック	3	42
	実への損害--3重スタック	2	36
	実への損害--4重スタック	2	24
穀粒品質	タンパク質	3	6
	脂質	3	6
	酸性デタージェント繊維	3	6
	中性デタージェント繊維	3	6
	総デタージェント繊維	3	6
	フモニシン	4	20
	トリコテセン	4	22
	マイコトキシン	9	55
TO 分類群	Diabrotica 属の種. (成虫)	5	99
NTO 分類群	ハナカメムシ科 (成虫)	15	80
	アブラムシ科 (成虫)	8	59
	クモ目 (成虫)	12	104
	コマユバチ科 (成虫)	4	105
	オサムシ科 (成虫)	10	88
	ヒメカゲロウ科 (成虫)	9	53
	ヒメカゲロウ科 (幼虫)	3	7
	オオヨコバイ科 (成虫)	6	23
	テントウムシ科 (成虫)	17	164
	テントウムシ科 (幼虫)	4	9
	マキバサシガメ科 (成虫)	5	17
	ケシキスイムシ科 (成虫)	6	50
	ハネカクシ科 (成虫)	9	54
バイオマス分解	葉のリグニン	3	4
	茎のリグニン	3	4
	茎の容量損失	3	7
	残余容量損失	3	6
	二酸化炭素放出	3	8

表1 解析された項目に関する研究および観察記録数

マイコトキシンに関する観察は、チョウ目害虫抵抗性 GE トウモロコシイベントではほぼ完了(84%)し、フモニシンおよびトリコテセンに関する観察は、チョウ目害虫抵抗性 GE トウモロコシイベントにおいてのみ行われた。穀物におけるマイコトキシンの濃度は、全てのイベントにおいて計算され、フモニシンおよびトリコテセンの濃度は Cry1Ab を発現するシングルイベントについて計算され、それらの値は GE トウモロコシにおいて有意に減少し、平均エフェクトサイズはフモニシンとトリコテセンにおいてそれぞれ、-1.559 から-0.001 までの範囲をとった (図 2; 補足 1、表 6)。減少の割合は、マイコトキシンとトリコテセンにおいてそれぞれ 28.8%から 36.5%までの範囲をとった (図 3)。これらの反応は、一連の観察結果を除いた感度解析およびフェイルセーフ数試験によっても変化しなかった (図 3; 補足 1、表 6)。

標的生物と非標的生物に対する影響

TOs の個体数の観察は、コウチュウ目害虫抵抗性 GE トウモロコシイベントではほぼ全て行われた (表 2)。*Diabrotica* 属の種の個体数は GE の栽培に感受性が高く、平均エフェクトサイズは 5.007 であり、89.7%の減少を示した図 2、3; 補足 1、表 6)。この結果は、両方の感度解析によって支持された (表 3; 補足 1、表 6)。

NTOs の個体数に関する観察記録は、コウチュウ目害虫抵抗性 GE トウモロコシイベント (35%) とチョウ目害虫抵抗性 GE トウモロコシイベント (65%) から得られた (表 4)。NTOs の分類学的群の中で、ハナカメムシ科、アブラムシ科、クモ目、オサムシ科、ヒメカゲロウ科 (成虫および幼虫)、テントウムシ科 (成虫および幼虫)、マキバサシガメ科、ケシキスイムシ科、ハネカクシ科は、GE 作物の栽培に影響を受けなかった。これらの結果は、一連の観察結果を除いた感度解析によって支持された (表 3; 補足 1、表 6)。テントウムシ科 (成虫) とハネカクシ科の結果のみは、フェイルセーフ数試験によって支持された。対照的に、コマユバチ科は有意に減少し ($g^+ = -0.457$)、オオヨコバイ科は有意に増加した ($g^+ = 0.030$) (図 2; 補足 1、6)。コマユバチ科の結果は、両方の感受性テスト (補足 1、表 7、8) に対して強固であった。オオヨコバイ科の結果は、感度解析 (表 3; 補足 1、表 6) では支持されなかった。コマユバチ科の個体数は、GE トウモロコシで 31.5% (図 3) 減少した。

バイオマス分解

全ての観察は、シングルの害虫抵抗性イベント又は害虫抵抗性と除草剤耐性とのスタックイベントで行われた (補足 5)。葉と茎のリグニン含量は、GE イベントとその同質遺伝子系統や、準同質遺伝子系統との間で変化が無かった (図 2; 補足 1、表 6)。これらの結果は、フェイルセーフ数テストによって支持されたが、一連の観察記録を除いた感度解析によっては支持されなかった。おそらく、一対比較の数が少ない ($n=4$) ためと思われる (表 3; 補足 1、表 6)。同様に、茎の容量損失も GE イベントとその同質遺伝子系統や、準同質遺伝子系統との間で有意な違いをみせなかったが、一方で全ての作物残余を含むバイオマス損失は、GE イベントにおいて有意に増加した (図 2; 補足 1、表 6)。バイオマス損失は、バイオマス分解率の増加 5.9% (図 3) と一致した。バ

イオマス損失の結果は、両方の感度解析（表 3;補足 1、表 6）によって支持された。

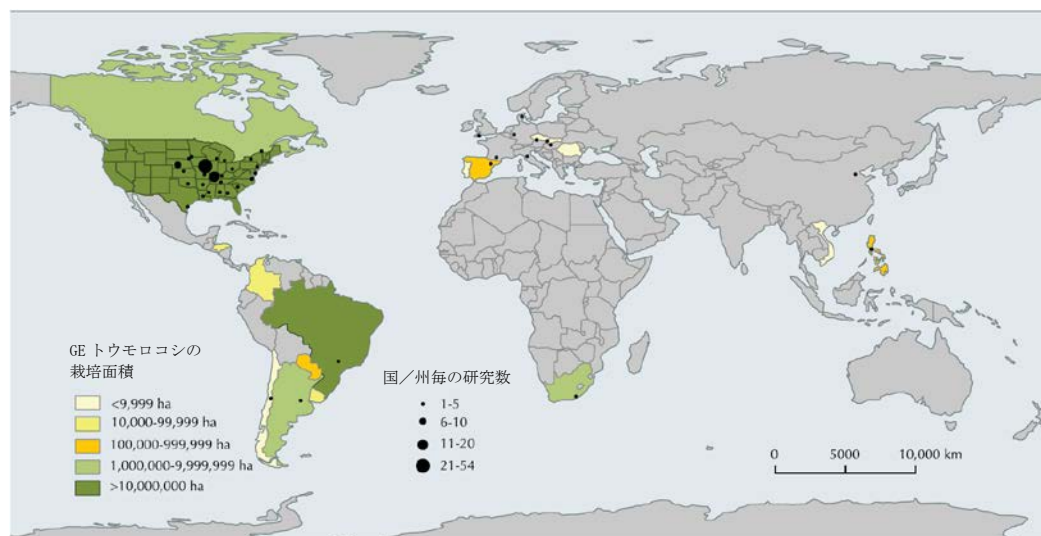


図 1 メタ解析に使用された文献に報告されている実地調査の世界分布

2016年の国毎のGE トウモロコシの栽培面積が地図に示されている（データソース⁴）。地図はオープンソース QGIS ver. 2.18.9を用いて作成（QGIS 開発チーム, 2016. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. <http://qgis.osgeo.org>）。

	シングル	2重スタック	3重スタック	4重スタック
穀物収量				
チョウ目害虫抵抗性	125			
フィターゼ酵素 (phyA2)	1			
チョウ目害虫抵抗性 および グルホシネート耐性		84		
チョウ目害虫抵抗性		8		
チョウ目 および コウチュウ目害虫抵抗性, および グリホサート 耐性			26	
チョウ目害虫抵抗性 および グルホシネート耐性			8	
チョウ目害虫および 害虫抵抗性, および グルホシネート耐性			2	
コウチュウ目 および チョウ目害虫抵抗性, および グリホサート 耐性				18
コウチュウ目 および チョウ目害虫抵抗性, および グルホシネート耐性				4
合計	126	92	36	22
実への損害				
チョウ目害虫抵抗性	37	8		
チョウ目害虫抵抗性 および グルホシネート耐性		34		
チョウ目 および コウチュウ目害虫抵抗性, および グリホサート 耐性			28	
チョウ目 および コウチュウ目害虫抵抗性, および グルホシネート耐性			8	
コウチュウ目 および チョウ目害虫抵抗性, および グリホサート 耐性				20
コウチュウ目 および チョウ目害虫抵抗性, および グルホシネート耐性				4
合計	37	42	36	24
TO				
コウチュウ目害虫抵抗性	44			
害虫抗性	20			
害虫および コウチュウ目害虫抵抗性		20		
害虫および コウチュウ目 害虫抵抗性, および 除草剤 耐性		15		
合計	64	35		

表2 シングル及びスタックトウモロコシイベントの解析項目ごとの観察記録数

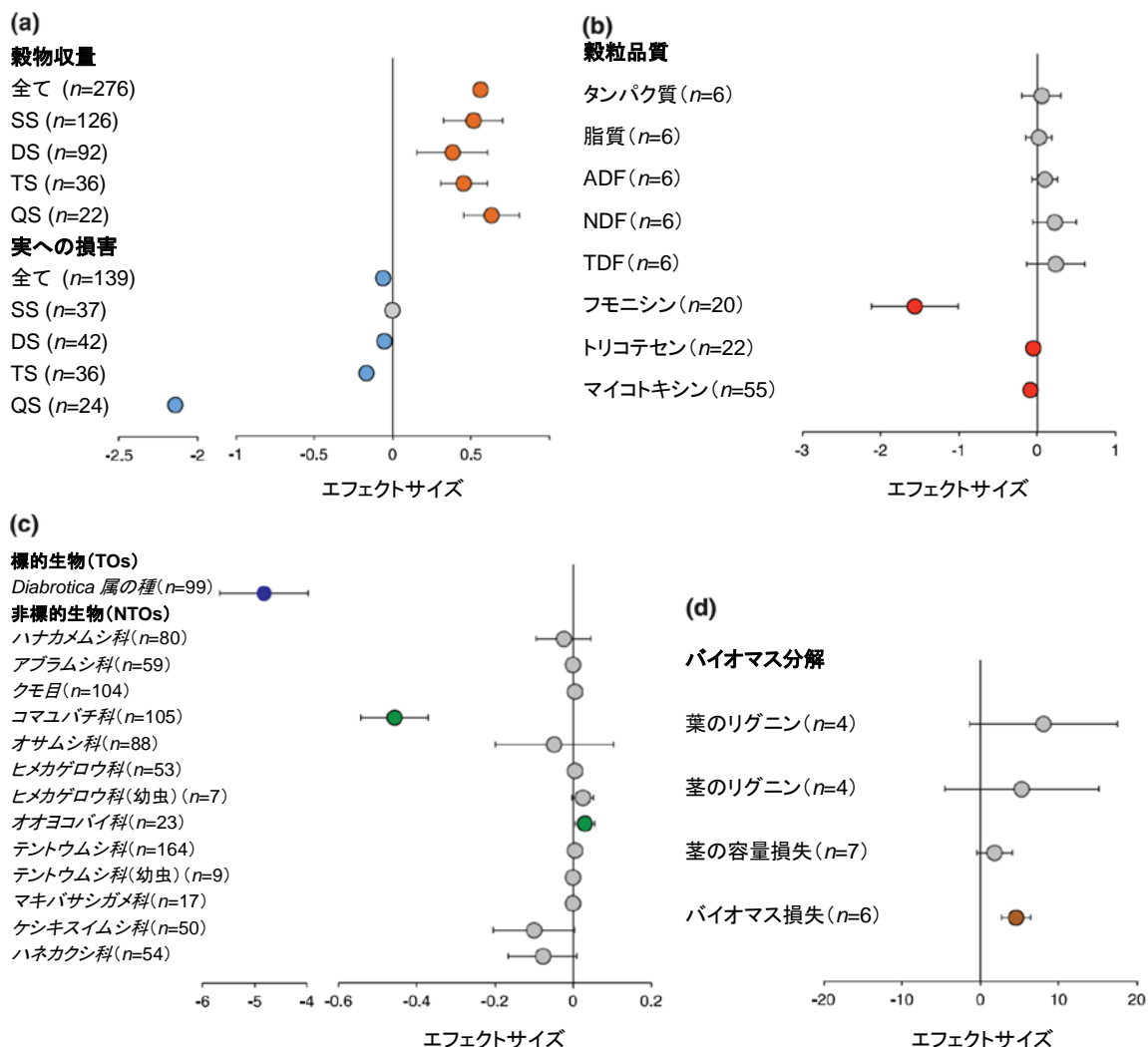


図2 エフェクトサイズ

GE トウモロコシイベントが(a)穀物収量および実への損害、(b)穀粒品質、(c)標的生物 (*Diabrotica* 属の種) と非標的生物、(d)バイオマス分解へ及ぼす影響。エフェクトサイズは加重ヘッジの g ($g+$) で計算される。平均値周辺のバーは 95%ブートストラップ信頼区間(CIs)を示す。平均エフェクトサイズのCIが0に被らない場合、平均エフェクトサイズは大きく0から異なる。正および負の $g+$ はそれぞれ、トウモロコシの同質遺伝子系統と比較した、各項目の増加および減少を示唆する。括弧内の数字は、各項目の観察数を示す。(c)において特に記載の無い場合、標的生物および非標的生物は成虫であると考えられる。SS=シングルイベント；DS=2重スタックイベント；TS=3重スタックイベント；QS=4重スタックイベント；ADF=酸性デタージェント繊維；NDF=中性デタージェント繊維；TDF=総デタージェント繊維

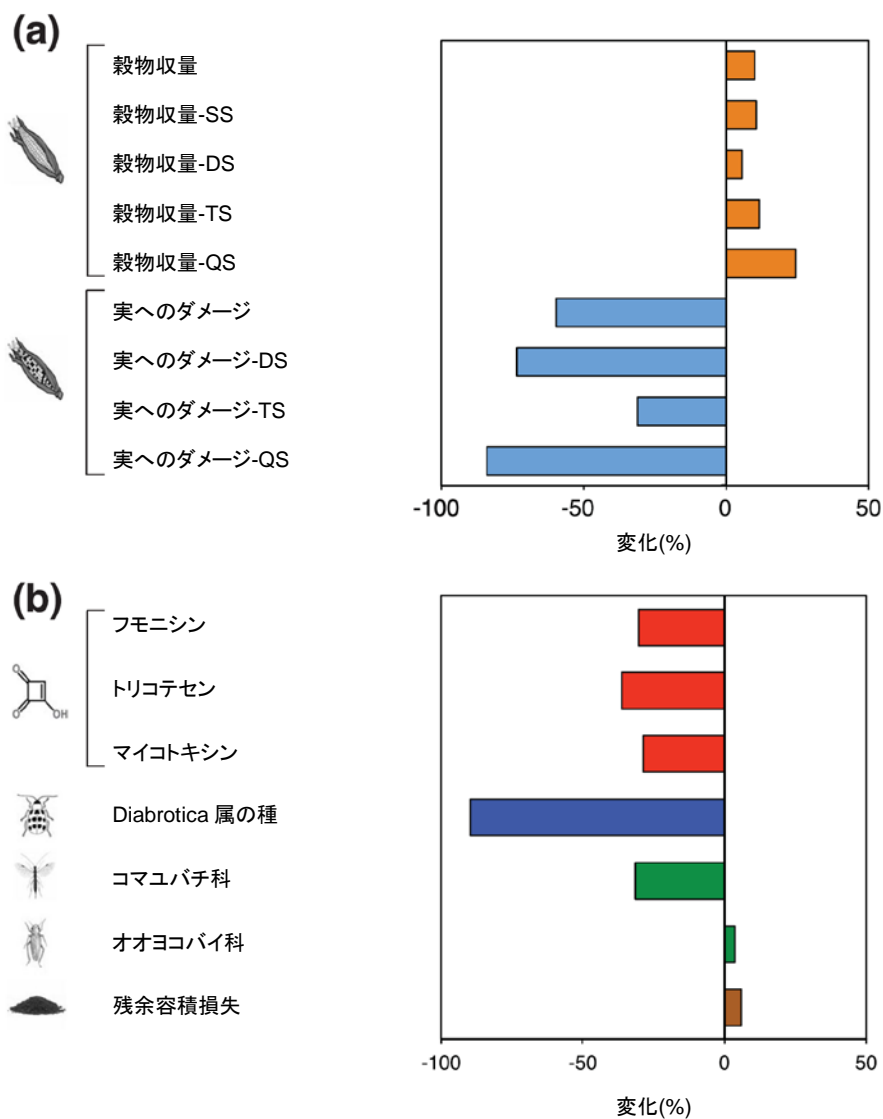


図3 反応率

重要な項目に対する GE トウモロコシの影響。(a)穀物収量および実への損害、(b)穀粒品質 (フモニシン、トリコテセン、マイコトキシン)、標的生物 (Diabrotica 属の種) および非標的生物 (コマユバチ科、オオヨコバイ科)、残余容積損失。反応率は、GE イベントとその同質遺伝子系統の、0 とは異なる加重ヘッジの g 値 ($g+$) の変化の平均パーセンテージとして計算した。SS=シングルイベント ; DS=2 重スタックイベント ; TS=3 重スタックイベント ; QS=4 重スタックイベント。

影響の種類	パラメーター	フェイルセーフ数	n	5n + 10
穀物収量および穀粒品質	穀物収量	1660287	19	105
	穀物収量—シングル	20671	16	90
	穀物収量--2 重スタック	12002	10	60
	穀物収量--3 重スタック	359	3	25
	穀物収量--4 重スタック	528	2	20
	実への損害	103216	7	45
	実への損害—シングル	2360	4	30
	実への損害--2 重スタック	30384	3	25
	実への損害--3 重スタック	801	2	20
	実への損害--4 重スタック	4763	2	20
	タンパク質	0	3	25
	脂質	9642	3	25
	酸性デタージェント繊維	0	3	25
	中性デタージェント繊維	0	3	25
	全デタージェント繊維	0	3	25
	穀物中のフモニシン	1596	4	30
	穀物中のトリコテセン	110	4	30
	マイコトキシン	7287	11	65
TO 分類群	Diabrotica 属の種 (成虫)	26937	5	35
NTO 分類群	ハナカメムシ科 (成虫)	0	15	85
	アブラムシ科 (成虫)	0	8	50
	クモ目 (成虫)	32	12	70
	コマユバチ科 (成虫)	6114	4	30
	オサムシ科 (成虫)	0	10	60
	ヒメカゲロウ科 (成虫)	0	9	55
	ヒメカゲロウ科 (幼虫)	22	3	25
	オオヨコバイ科 (成虫)	0	6	40
	テントウムシ科 (成虫)	220	17	95
	テントウムシ科 (幼虫)	0	4	30
	マキバサシガメ科 (成虫)	0	5	35
	ケシキスイムシ科 (成虫)	0	6	40
	ハネカクシ科 (成虫)	93	9	55
バイオマス分解	葉のリグニン	3227	3	25
	茎のリグニン	6216	3	25
	茎の容量損失	5	3	25
	バイオマス損失	40	3	25
	二酸化炭素放出	81	3	25

表3 フェイルセーフ数に基づく感度解析（メタ解析の結果を有意から無意に変化させるために必要な、追加の観察記録数）および研究数（n）

NTO 分類群	チョウ目 害虫抵抗 性	コウチュウ目 害虫 抵抗性	チョウ目 害虫抵抗性 + 除草剤 耐性	コウチュウ目 害虫抵抗性 + 除草剤 耐性
ハナカメムシ科	17	17	26	20
アブラムシ科	15	12	28	4
クモ目	21	36	23	24
コマユバチ科	3	12	90	0
オサムシ科	33	46	9	0
ヒメカゲロウ科	11	12	21	9
ヒメカゲロウ科 幼虫	4	0	3	0
オオヨコバイ科	8	0	4	11
テントウムシ科	111	0	33	20
テントウムシ科 幼虫	5	0	4	0
マキバサシガメ科	11	0	6	0
ケシキスイムシ科	10	24	2	14
ハネカクシ科	13	26	15	0

表4 GE トウモロコシの形質ごとくへの解析された各項目の観察記録数

(2018年3月 バイテク情報普及会 訳)