

水田雑草の ALS 阻害剤抵抗性 — 抵抗性の機構と個体群動態 —

内野 彰*・岩上 哲史**

Molecular basis of resistance and population dynamics in the acetolactate synthase inhibitor resistant weeds in the paddy fields of Japan

Akira Uchino* and Satoshi Iwakami**

キーワード：水田雑草，ALS 阻害剤，除草剤抵抗性，個体群動態

はじめに

雑草の除草剤抵抗性は世界的に広く報告されており、特にアセト乳酸合成酵素 (ALS) を阻害する除草剤 (ALS 阻害剤) に対する抵抗性が多く報告されている (Heap 2014)。日本の水田雑草でも 1990 年代半ばから ALS 阻害剤のスルホニルウレア系除草剤 (SU 剤) に対する抵抗性 (SU 抵抗性) が確認され始め、現在は 19 種の水田雑草で SU 抵抗性個体が確認されている (第 1 表) (内野 2014)。この 19 種の雑草の中で特に全国的に広く問題となったのはイヌホタルイとコナギであり、抵抗性の防除対策もこれまでこの 2 種を中心に進められてきた。イヌホタルイの抵抗性個体は 2000 年以前から寒冷地を中心に報告され、やがて全国的に報告されるようになった (古原ら 1999; 森田 2000; 内野ら 2005; 児嶋 2005)。これに対しコナギの抵抗性個体はやや遅れて 2000 年以降に関東と東北で報告され、やがて全国的に確認されるようになった (森田 2000; 小荒井・森田 2002; 児嶋 2005)。現在は SU 抵抗性個体に有効な除草剤が市販されており、どちらの草種も除草剤の選択さえ間違えなければ大きな問題とならない。しかし水田雑草の種子は土中で長い寿命を保つため、SU 抵抗性個体が出現した圃場では適切な防除を長期にわたって継続する必要性が生じている。

こうした日本の水田雑草に出現した ALS 阻害剤抵抗性については、その生理や生態 (内野 2003; 内野 2007; 内野・芝池 2007)、実態調査や防除方法 (内野 2006; 内野 2010) を既に別にまとめており、東北における研究

第 1 表 日本でスルホニルウレア系除草剤抵抗性が報告されている雑草

草種	学名	最初の報告年
ミズアオイ	<i>Monochoria korsakowii</i>	1996
アゼトウガラシ	<i>Lindernia micrantha</i>	1997
アゼナ	<i>Lindernia procumbens</i>	1997
アメリカアゼナ	<i>Lindernia dubia</i> var. <i>major</i>	1997
タケトアゼナ	<i>Lindernia dubia</i> var. <i>dubia</i>	1997
イヌホタルイ	<i>Schoenoplectus juncooides</i> (= <i>Scirpus juncooides</i> var. <i>ohwianus</i>)	1998
キクモ	<i>Limnophila sessiliflora</i>	1998
キカシグサ	<i>Rotala indica</i> var. <i>uliginosa</i>	1998
ミゾハコベ	<i>Elatine triandra</i> var. <i>pedicellata</i>	1998
コナギ	<i>Monochoria vaginalis</i>	2000
タイワンヤマイ	<i>Schoenoplectus wallichii</i> (= <i>Scirpus wallichii</i>)	2001
オモダカ	<i>Sagittaria trifolia</i>	2002
スズメノテッポウ*	<i>Alopecurus aequalis</i> var. <i>amurensis</i>	2005
ホソバヒメミソハギ	<i>Ammannia coccinea</i>	2006
ウリカワ	<i>Sagittaria pygmaea</i>	2008
ヘラオモダカ	<i>Alisma canaliculatum</i>	2008
ミズマツバ	<i>Rotala mexicana</i>	2008
アブノメ	<i>Dopatrium junceum</i>	2008
ウキアゼナ	<i>Bacopa rotundifolia</i>	2009
マツバイ	<i>Eleocharis acicularis</i> var. <i>longiseta</i>	2009
ヒメクグ*	<i>Cyperus brevifolius</i>	2011

* スズメノテッポウは麦作の雑草。ヒメクグは芝地の雑草。他は全て水田雑草

* (独) 農研機構 中央農業総合研究センター 〒305-8666 茨城県つくば市観音台 3-1-1

NARO Agricultural Research Center, 3-1-1 Kannondai, Tsukuba, Ibaraki 305-8666, Japan

** 京都大学

(内野 2011) や最近の話題 (内野・岩上 2013, 内野・岩上 2014) についても別に著しているところである。本稿ではこれらをもとに、2013年に行われた東北雑草研究会で発表した内容をまとめた。既報と記述が重なる部分も多いがその点をご容赦頂きたい。

ALS 阻害剤抵抗性の生理機構

これまでよく知られている ALS 阻害剤抵抗性のメカニズムは ALS の 1 アミノ酸置換が引き起こす抵抗性であり、日本の水田雑草の多くの場合も 1 アミノ酸置換によることが分かっている。この抵抗性は除草剤標的部位 (target site) の変異によることから target-site resistance (TSR) と呼ばれる。一方海外の畑雑草などでは、標的部位の変異によらない抵抗性も報告されており、これは non-target-site resistance (NTSR) と呼ばれる。日本でもオモダカで NTSR が報告されており、ヒエ属雑草でも同タイプの抵抗性が疑われている。

1. Target-site resistance (TSR)

ALS 阻害剤は多くの場合、SU 剤の標的酵素である ALS が特定部位でアミノ酸置換することによって引き起こされる。アミノ酸置換が ALS 阻害剤抵抗性を引き起こす部位としては、Ala122, Pro197, Ala205, Asp376, Arg377, Trp574, Ser653, Gly654 の 8 箇所が知られている (Yu and Powles 2013)。8 箇所の中には、アミノ酸置換によって SU 剤以外の ALS 阻害剤に対して抵抗性を引き起こすものの、SU 剤への感受性には影響しない部位も含まれており、農耕地で確認された SU 抵抗性雑草に限れば、今のところ Pro197 におけるアミノ酸置換が最も多く報告されている (Tranel *et al.* 2014)。Pro197 のアミノ酸置換は SU 剤以外の ALS 阻害剤に強い抵抗性を示さないことが多く、SU 剤と異なる化学骨格をもつ ALS 阻害剤であればこのタイプを防除できる場合がある。さらに近年開発された SU 剤の中には Pro197 でアミノ酸置換した抵抗性個体にも有効な剤が登場している。一方、Pro197 に次いで SU 抵抗性個体に報告数が多いのが Trp574 のアミノ酸置換である。この部位におけるアミノ酸置換は SU 剤に限らず、どの ALS 阻害剤にも強い抵抗性を引き起こすため、SU 剤と大きく化学骨格が異なっても ALS 阻害剤では防除することができないと考えられる。従ってこのタイプに対する有効除草剤の選択には特に注意が必要となる (松田ら 2013; 大川ら 2013)。Trp574 におけるアミノ酸置換は、日本の水田雑草ではイヌホタルイ、オモダカ、キカシグサの抵抗性個体の中に存在することが分かっている (角ら 2006; Uchino *et al.* 2007; 松田ら 2013)。イヌホタルイの抵抗性個体を広く集めてそのアミノ酸置換部位を調査した結果では、Trp574 部位で置換している

個体は今のところ抵抗性個体全体の 10% 以下を占めるに過ぎない (大川ら 2013; 内野ら 2006)。しかし今後の使用除草剤の変遷に従ってこの比率が変わる可能性もあり、防除対策を考える上では ALS のアミノ酸置換部位に今後も注意を払っていく必要がある。

ALS 遺伝子の解析が進んでいるイヌホタルイ、コナギ、アゼトウガラシ属水田雑草、タイヌビエなどでは、いずれも複数の ALS 遺伝子 (座) を持つことが分かっている (Uchino and Watanabe 2002; Uchino *et al.* 2007; Ohsako *et al.* 2007; Iwakami *et al.* 2012)。遺伝子の数が抵抗性の出現に及ぼす影響にはまだ議論もあるが、遺伝子の数が 5 つ報告されるコナギでは一つの対立遺伝子が抵抗性型となるだけでは強い抵抗性を示さないことから (Imaizumi *et al.* 2008b)、遺伝子の数が増えるほど抵抗性が出にくいと考えられる。これは他の感受性型の遺伝子から生産される ALS タンパク質が除草剤に阻害を受けることによると仮定すれば説明がつき (Endo *et al.* 2007; Iwakami *et al.* 2012)、アセチル CoA カルボキシラーゼ (ACCase) 阻害剤抵抗性の場合でも同様の機構が考えられている (Yu *et al.* 2013)。遺伝子の数が 5 つ報告されるコナギの抵抗性個体では、2 つの遺伝子が必ず抵抗性型になっていることも最近になって新たに報告され (伊藤ら 2012)、個体として抵抗性を示すためには感受性型遺伝子の影響を相対的に減らす必要があるものと考えられる。

2. Non-target-site resistance (NTSR)

NTSR には除草剤の吸収、移行の阻害や解毒代謝能力の向上などが要因となっているとされ、これらが複合的に関与している場合も考えられている。その機構はよく分かっていない部分も多いが、幾つかの研究で解毒代謝能力が向上する要因としてシトクローム P450 の活性向上が報告されている。

オモダカの抵抗性個体では、ALS のアミノ酸置換による TSR も数多く確認されている一方で、ALS にアミノ酸置換の無い NTSR も見つかっている (Iwakami *et al.* 2014)。TSR のオモダカの場合、ベンスルフロンメチルやピラゾスルフロンエチルなど複数の SU 剤に対して交差抵抗性を示すが、NTSR のオモダカではベンスルフロンメチルに抵抗性を示すもののピラゾスルフロンエチルには感受性であり、交差抵抗性が認められない (Iwakami *et al.* 2014)。さらに TSR のベンスルフロンメチル抵抗性はどの系統でも比較的高い抵抗性が認められるが、NTSR のベンスルフロンメチル抵抗性は系統間や個体間で抵抗性レベルの差異が大きく、非常に弱い抵抗性しか示さない場合もある (内野ら 2008)。NTSR のオモダカで ALS 活性の除草剤感受性とベンスルフロンメチルの代謝を調べた結果では、ALS 活性の感受性に差が無い一方でベンスルフロンメチルの代謝能力が向上していることが分かった (三浦

ら 2012)。また代謝能力の向上に P450 の代謝活性が関与することも示唆されている (三浦ら 2012)。これまでの我々の調査では、採取した抵抗性オモダカの約半分が NTSR という結果も得ており、オモダカでは NTSR が比較的多いのではないかと推測している。

ヒエ属雑草の除草剤抵抗性は、日本では 2011 年にヒメタイヌビエ、2012 年にイヌビエで報告された (那須・吉永 2011; 平山ら 2012)。これらは ACCase 阻害剤であるシハロホップチルに対する抵抗性を示しており、現地では ALS 阻害剤を代替除草剤として対策を行っているようである。一方、海外では 2000 年に米国で多剤抵抗性のタイヌビエが報告されており (Fischer *et al.* 2000a)、ごく最近になってあらたに複数の国で ACCase 阻害剤抵抗性や ALS 阻害剤抵抗性のヒエ属雑草が報告されている (Im *et al.* 2009; Rahman *et al.* 2010; Huan *et al.* 2011; Riar *et al.* 2012; Kaloumenos *et al.* 2013; Panozzo *et al.* 2013; Riar *et al.* 2013)。最近になって報告された中には TSR による抵抗性も報告されているが、米国の多剤抵抗性タイヌビエは NTSR による抵抗性であるとされている (Fischer *et al.* 2000b; Osuna *et al.* 2002; Yun *et al.* 2005; Yasuor *et al.* 2009; Iwakami *et al.* 2012)。この多剤抵抗性タイヌビエは ALS 阻害剤や ACCase 阻害剤など複数の除草剤に抵抗性を示し、少なくとも ALS 阻害剤抵抗性については P450 による解毒代謝能力の向上が関与すると考えられている。日本で確認された抵抗性ヒメタイヌビエでも、我々が解析したところ、NTSR である可能性が示唆されている。

ALS 阻害剤抵抗性雑草の生態

ALS 阻害剤抵抗性個体が何故顕在化するのか、どのような条件で顕在化し易いのか、顕在化した抵抗性個体を長期的な視点でどのように管理すればよいのか、といった疑問に対しては抵抗性の生理機構の解明だけでなく、集団遺伝学的な考察に基づいて個体群の動態を推定する手法が有効となる。除草剤抵抗性の個体群動態を推定するモデル (個体群動態モデル) についてはこれまで多くの研究があり、個体群動態に影響を及ぼす要因として、「除草剤による選択圧の強さ」「自然集団における抵抗性遺伝子の頻度」「抵抗性の遺伝様式」「抵抗性個体の適応度 (fitness)」「集団内および集団間の遺伝子流動」などが挙げられている (Jasieniuk *et al.* 1996)。

1. 除草剤抵抗性の個体群動態に影響を及ぼす要因

1) 除草剤による選択圧の高さ

SU 剤は非常に効果が高く、また比較的残効性も長い除草剤成分のため、選択圧が極めて高い除草剤といえる。個体群動態モデルでは、選択圧が高いほど次世代に占める感受性個体の割合が低くなるため、集団中の抵抗性個

体の割合が世代を重ねるごとに急激に増加することとなる (Jasieniuk *et al.* 1996)。しかし実際には、標準濃度より低い濃度で除草剤を散布する (=低い選択圧をかける) と抵抗性レベルの低い個体群が選択されてしまう。低い抵抗性レベルは多様な遺伝子の集積によって引き起こされると考えられており、低い選択圧を他殖性の雑草集団に与え続けた場合には世代を重ねるごとにそうした遺伝子が交配によってさらに集積し、わずか数世代の選抜で標準濃度の除草剤に抵抗性を示しうることも報告されている (Neve and Powles 2005; Délye *et al.* 2013)。この意味では、必ずしも高い選択圧だけが抵抗性を急激に増やすわけではなく、選択圧の高さが与える影響は単純でない。

日本の水稲用除草剤の多くは混合剤であるが、混合される SU 剤以外の成分 (非 SU 成分) の抵抗性雑草への効果も個体群動態に強く影響する。非 SU 成分の中に SU 抵抗性雑草に有効な成分があれば抵抗性雑草が顕在化することはないため、非 SU 成分の殺草スペクトルの違いが顕在化する抵抗性雑草の種類に強く影響している可能性は十分考えられる。例えばタマガヤツリ *Cyperus difformis* は海外で SU 抵抗性の事例が多く報告されている草種であるが、日本ではまだ SU 抵抗性が確認されていない。おそらく市販除草剤に混合される非 SU 成分の多くがタマガヤツリに有効であったためではないかと想像される。また矢野ら (2004) は山形県における使用除草剤の非 SU 成分の変遷を調べ、コナギに有効な非 SU 成分の使用が減少したことが SU 抵抗性コナギの増加の要因となったのではないかと推測している。

2) 自然集団における抵抗性遺伝子の頻度

TSR の場合、ALS 阻害剤抵抗性は ALS の 1 アミノ酸置換で引き起こされ、1 アミノ酸置換は DNA の 1 塩基置換によって生じうる。DNA の 1 塩基置換は自然条件で起こり、1 年あたり 1 塩基あたりに換算すると 4.7×10^{-9} の頻度で生じるとされる (根井 1990)。シロイヌナズナを使った実験でも ALS 阻害剤抵抗性個体の自然出現頻度を 1×10^{-9} とする報告があり (Haughn and Somerville 1987)、他の植物でも同様の頻度で自然変異が起きている可能性が高い。一方、自然集団 (除草剤の選択圧がかかっていない集団) における TSR 個体頻度をポウムギ *Lolium rigidum* で調べた結果では $2.2 \times 10^{-5} \sim 1.2 \times 10^{-4}$ という頻度が報告されており、期待される自然出現頻度よりもかなり高い頻度で抵抗性個体が存在することが分かっている (Preston and Powles 2002)。日本でもイヌホタルイの自然集団で TSR 個体頻度を調べた結果、自然出現頻度よりも高い 7.3×10^{-6} という値が得られている (内野ら 2006)。これらの自然集団における抵抗性個体の頻度が高い草種は、抵抗性の顕在化が他の草種より早く、より抵抗性が問題となりやすい草種なのかもしれない。

3) 抵抗性の遺伝様式

個体群動態モデルでは、優性遺伝する抵抗性遺伝子の方が劣性遺伝の場合よりも顕在化が早い (Jasieniuk *et al.* 2006)。SU 抵抗性の遺伝様式は優性遺伝である場合が多く、日本でもミズアオイやアゼトウガラシ、イヌホタルイで単因子優性遺伝であることが確かめられている (伊藤ら 1999; 伊藤ら 2002; Wang *et al.* 2003)。しかしコナギの抵抗性個体では交雑 F1 個体が標準濃度の SU 剤 (ベンスルフロンメチル) 処理で強く阻害をうけるため、標準の3倍濃度の除草剤処理で試験すると抵抗性形質が明瞭に劣性遺伝することが報告されている (Imaizumi *et al.* 2008b)。抵抗性コナギの顕在化が相対的に遅かった理由として、上述の非 SU 成分の変遷に加え、こうした標準濃度でヘテロ接合体が強く阻害されることも関係している可能性が高い。多くの市販除草剤に混合されるベンスルフロンメチルは温暖地よりも寒冷地で高い濃度に設定されており、寒冷地においては特にコナギの抵抗性顕在化に強く影響した可能性が考えられる。

4) 抵抗性個体の適応度 (fitness)

トリアジン系除草剤抵抗性の場合、抵抗性を引き起こす遺伝子変異によって光合成能が顕著に低下して適応度が低下するため、除草剤の選択圧がかからない状態では感受性個体が優占すると考えられている (Vila-Aiub *et al.* 2009)。しかし ALS 阻害剤抵抗性の場合には適応度が低下する場合が極めて少なく、多くの報告は適応度に差がないとしている。低温発芽性に差があるとする報告は幾つかあるが、それが抵抗性に由来するものなのか単なる系統間差に由来するものなのか明らかにされていない (冨永 2007)。日本でも北海道、東北地方から収集したイヌホタルイで各種系統間の低温発芽性を比較した結果、抵抗性系統で低温発芽性が高い傾向が得られたが、それが抵抗性に由来するものなのかどうかは不明であった (古原ら 2001)。そこで筆者らは遺伝的に近い系統間で比較するために、ALS 遺伝子座がヘテロ接合型となっている個体の自殖後代から抵抗性系統と感受性系統 (野生型系統) を分離して低温発芽性を比較した。この結果、これらの系統間に有意な差異が認められず、抵抗性形質と低温発芽性の間に相関関係がなかったことから、イヌホタルイ系統間に見られた上述の発芽特性の差異は抵抗性に由来する差異ではなく、単なる系統間差異に由来するものと考えられた (内野ら 2012)。

一方、アミノ酸置換した ALS は分岐鎖アミノ酸によるフィードバック阻害を受けにくくなっていることが多くの種で共通して報告されている (Tanaka 2003; Yu *et al.* 2010; Endo *et al.* 2013)。フィードバック阻害の低下は、最終産物である分岐鎖アミノ酸含量を増加させることになるため、このことが雑草の適応度に何らかの影響を与える可能性は否定できないであろう。またアミノ酸置換は

ALS の酵素活性そのものや基質親和性にも影響を与えており、この影響も否定できない (Vila-Aiub *et al.* 2009)。こちらの影響は種によって異なることもあるため、場合ごとに論じるべきとされるが (Vila-Aiub *et al.* 2009), Yu ら (2010) は *L. rigidum* の ALS を解析して Pro197Ser または Trp574Leu の2種のアミノ酸置換が他の置換より ALS の基質親和性に与える影響が少なかったことから、ALS の特性変化の少なさが2種のアミノ酸置換が頻繁に報告される一因となっていると推論している。

5) 集団内および集団間の遺伝子流動

遺伝子流動による抵抗性の拡散、顕在化には遺伝様式が大きく影響する。抵抗性が優性遺伝する場合は自殖性植物よりも他殖性植物で早く抵抗性が顕在化し、劣性遺伝する場合は逆に他殖性植物の方が顕在化しにくい (Jasieniuk *et al.* 2006)。

コナギの抵抗性集団を調べた結果では、コナギが自殖性植物であることから遺伝子流動が極めて少なく、実際に抵抗性集団では集団内の多様度が低下することが分かっている (Imaizumi *et al.* 2008a)。こうしたことからコナギでは各集団で独立に起きた抵抗性変異個体が選択され、その自殖集団だけが選択的に増殖した可能性が高い。一方、イヌホタルイは他殖性植物であり、集団によって多様度が低下しない場合や低下する場合など様々な抵抗性集団が見られている (Imaizumi *et al.* 2013; Yamada *et al.* 2013)。このことからイヌホタルイでは、抵抗性変異個体が感受性個体と交雑しながら増殖した集団も多いと考えられる。イヌホタルイは風媒で交雑することもあり、抵抗性遺伝子は近隣の他の感受性集団に容易に拡散しうる。イヌホタルイで抵抗性の顕在化が早く、コナギで抵抗性の顕在化が遅れた一因には、こうした自殖性と他殖性の違いも関係していた可能性が高い。

2. イヌホタルイの個体群動態モデル

筆者らはイヌホタルイの各種パラメータを文献値あるいは実験値から求め、個体群動態モデルを実際に作成し、抵抗性の動態を明らかにすることを試みた (内野ら 2012)。このモデルによってシミュレーションを行ったところ、埋土種子からの出芽率が高い系統で抵抗性の顕在化が早くなるという結果が得られた。一方、上述の低温発芽性比較実験に使用したヘテロ接合型の自殖後代から分離した抵抗性系統と感受性系統を用い、秋に生産されたイヌホタルイ種子を埋土し、翌年の埋土種子からの出芽率を調べたところ、抵抗性形質に関係なく出芽率の高いイヌホタルイ系統は低温発芽性の高い系統に一致していた。この結果は抵抗性の顕在化の早い系統が低温発芽性の高い系統に一致することを示しており、上述した「抵抗性系統で低温発芽性の高い傾向がある」という調査結果をよく説明するものであった。すなわち抵抗性系統で認め

られた高い低温発芽性は抵抗性に起因するものではなく、低温発芽性の高い系統で早く抵抗性が顕在化した結果、実際に顕在化している抵抗性系統には低温発芽性の高い系統が多かったものと考えられる。今のところ抵抗性形質そのものが適応度に及ぼす影響は明らかではないが、少なくとも抵抗性系統で低温発芽性の高い系統が多いのは確かなようである。

モデルを使ったシミュレーションでは「集団の初期サイズ」も抵抗性の顕在化に大きく影響した。抵抗性個体の初期頻度が同じであれば、集団のサイズが大きいほど初期に存在する抵抗性個体数が多くなるのは自明であるともいえ、雑草の集団サイズを小さく維持するのも抵抗性の顕在化を抑えるために重要と言える。近年は農地の大規模化や営農者の高齢化のため雑草管理が粗放化し、収穫期に雑草が残って種子が落とすことも多くなっているようである。しかし埋土種子の増加、すなわち集団サイズの増加は抵抗性の顕在化を早めることから、埋土種子を増やさない管理が抵抗性の抑制に重要であることを農家も含めて関係者が認識する必要があるだろう。

引用文献

- Däye C, Jasieniuk M and Corre V 2013. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics* 29 : 649 - 658.
- Endo M, Osakabe K, Ono K, Handa H, Shimizu T and Toki S 2007. Molecular breeding of a novel herbicide-tolerant rice by gene targeting. *Plant Journal* 52 : 157 - 166.
- Endo M, Shimizu T, Fujimori T, Yanagisawa S and Toki S 2013. Herbicide-resistant mutations in acetolactate synthase can reduce feedback inhibition and lead to accumulation of branched-chain amino acids. *Food and Nutrition Sciences* 4 : 522 - 528.
- Fischer A J, Ateh C M, Bayer D E and Hill J E 2000a. Herbicide-resistant *Echinochloa oryzoides* and *E. phyllopogon* in California *Oryza sativa* fields. *Weed Science* 48 : 225 - 230.
- Fischer A J, Bayer D E, Carriere M D, Ateh C M and Yim K-O 2000b. Mechanisms of Resistance to Bispyribac-Sodium in an *Echinochloa phyllopogon* Accession. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 68 : 156 - 165.
- Haughn G and Somerville C R 1987. Selection for herbicide resistance at the whole plant level. In: *Biotechnology in Agricultural Chemistry* edited by H. M. LeBaron, R. O.N. Mimma, R.C.Honeycutt, J. H. Duesing, American Chemical Society, Washington, DC, pp 98 - 107.
- Heap, I 2014. The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. [URL http://www.weedscience.org](http://www.weedscience.org)
- 平山智士・那須英夫・伊藤一幸 2012. 岡山市の水稲乾田 直播地帯におけるシハロホップブチル抵抗性イヌビエ有芒種とヒメタイヌビエの分布. *雑草研究* 57 (別) : 127.
- Huan Z-B, Jin T, Zhang S-Y and Wang J-X 2011. Cloning and sequence analysis of plastid acetyl-CoA carboxylase cDNA from two *Echinochloa crusgalli* biotypes. *Journal of Pesticide Science* 36 : 461 - 466.
- Im S-H, Park M-W, Yook M-J and Kim D-S 2009. Resistance to ACCase Inhibitor Cyhalofop-butyl in *Echinochloa crus-galli* var. *crus-galli* Collected in Seosan, Korea. *Korean Journal of Weed Science* 29 : 178 - 184.
- Imaizumi T, Kataoka Y, Ogata S and Uchino A 2013. Genetic diversity within and between sulfonylurea-resistant and susceptible populations of *Schoenoplectus juncooides* in Japan. *Weed Research* 53 : 290 - 298.
- Imaizumi T, Wang G-X, Ohsako T and Tominaga T 2008a. Genetic diversity of sulfonylurea-resistant and -susceptible *Monochoria vaginalis* populations in Japan. *Weed Research* 48 : 187 - 196.
- Imaizumi T, Wang G-X and Tominaga T 2008b. Inheritance of sulfonylurea resistance in *Monochoria vaginalis*. *Weed Research* 48 : 448 - 454.
- 伊藤一幸・松尾和人・芝池博幸 1999. アゼトウガラシにおけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性の遺伝様式. *雑草研究* 44(別) : 78 - 79.
- 伊藤一幸・吉田修一・相田美喜 2002. イヌホタルイにおけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性の遺伝. *雑草研究* 47(別) : 62 - 63.
- 伊藤達也・汪 光熙・劉 士平・小澤友理子・富永 達 2012. ALS 遺伝子ファミリーの 1 遺伝子における変異で SU 剤抵抗性が獲得されるか？ - ミズアオイとコナギを例に - . *雑草研究* 57(別) : 26.
- Iwakami S, Uchino A, Watanabe H, Yamasue Y and Inamura T 2012. Isolation and expression of genes for acetolactate synthase and acetyl-CoA carboxylase in *Echinochloa phyllopogon*, a polyploid weed species. *Pesticide Management Science* 68 : 1098 - 1106.
- Iwakami S, Watanabe H, Miura T, Matsumoto H and Uchino A 2014. Occurrence of sulfonylurea resistance in *Sagittaria trifolia*, a basal monocot species, based on target-site and non-target-site resistance. *Weed Biology and Management* 14 : 43 - 49.
- Jasieniuk M, Brule-Babel A L and Morrison I N 1996. The Evolution and Genetics of Herbicide Resistance in Weeds. *Weed Science* 44 : 176 - 193.
- 角康一郎・大野修二・小川安則・清水 力 2006. ALS ドメイン A のプロリン変異と薬剤抵抗性の関係及び SU 抵抗性雑草の ALS 遺伝子解析. *雑草研究* 51(別) :

- 140 - 141.
- Kaloumenos N S, Chatzilazaridou S L, Mylona P V, Polidoros A N and Eleftherohorinos I G 2013. Target-site mutation associated with cross-resistance to ALS-inhibiting herbicides in late watergrass (*Echinochloa oryzicola* Vasing). *Pesticide Management Science* 69 : 865 - 873.
- 小荒井晃・森田弘彦 2002. 秋田県および茨城県におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性生物型コナギの出現. *雑草研究* 47 : 20 - 28.
- 古原 洋・今野一男・竹川昌和 1999. 北海道におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性イヌホタルイ (*Scirpus juncooides* Roxb. var. *ohwianus*. T. Koyama) の出現. *雑草研究* 44 : 228 - 235.
- 古原 洋・内野 彰・渡邊寛明 2001. スルホニルウレア系除草剤抵抗性イヌホタルイ (*Scirpus juncooides* Roxb. var. *ohwianus* T. Koyama) の低温条件下での発芽. *雑草研究* 46 : 175 - 184.
- 児嶋 清 2005. 稲作雑草の発生状況の変化と防除対策. 「今月の農業 3月号 (2005)」, 化学工業日報, pp. 17 - 23.
- 松田 晃・青木大輔・内野 彰 2013. 山形県で発生するスルホニルウレア系除草剤抵抗性オモダカの変異抵抗性と ALS 遺伝子変異. *雑草研究* 58(別) : 93.
- 三浦斗夢・春原由香里・内野 彰・松本 宏 2012. アセト乳酸合成酵素遺伝子に変異を持たないオモダカにおけるベンスルフロンメチル抵抗性機構. *雑草研究* 57(別) : 128.
- 那須英夫・吉永京司 2011. 水稲直播水田におけるシハコホップブチル抵抗性ヒメタイヌビエの発生. *雑草研究* 56(別) : 12.
- 根井正利 1990. 「分子進化遺伝学」, 培風館.
- Neve P and Powles S B 2005. High survival frequencies at low herbicide use rates in populations of *Lolium rigidum* result in rapid evolution of herbicide resistance. *Heredity* 95 : 485 - 492.
- 大川茂範・北川蒼紘・青木大輔・内野 彰 2013. 宮城県の水稲作圃場における ALS 阻害剤交差抵抗性イヌホタルイの確認. *雑草研究* 58(別) : 94.
- Ohsako T and Tominaga T 2007. Nucleotide substitutions in the acetolactate synthase genes of sulfonylurea-resistant biotypes of *Monochoria vaginalis* (Pontederiaceae). *Genes and Genetic Systems* 82 : 207 - 215.
- Osuna M D, Vidotto F, Fischer A J, Bayer D E, Rafael R D and Ferrero A 2002. Cross-resistance to bispyribac-sodium and bensulfuron-methyl in *Echinochloa phyllopogon* and *Cyperus difformis*. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 73 : 9 - 17.
- Panozzo S, Scarabel L, Tranel P J and Sattin M 2013. Target-site resistance to ALS inhibitors in the polyploid species *Echinochloa crus-galli*. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 105 : 93 - 101.
- Preston C and Powles S B 2002. Evolution of herbicide resistance in weeds: initial frequency of target-site based resistance to acetolactate synthase-inhibiting in *Lolium rigidum*. *Heredity* 88 : 8 - 13.
- Rahman M M, Sahid I B and Juraimi A S 2010. Study on Resistant biotypes of *Echinochloa crus-galli* in Malaysia. *Australian Journal of Crop Science* 4 : 106 - 114.
- Riar D S, Norsworthy J K, Bond J A, Bararpour M T, Wilson M J and Scott R C 2012. Resistance of *Echinochloa crus-galli* Populations to Acetolactate Synthase-Inhibiting Herbicides. *International Journal of Agronomy Article DOI* : <http://dx.doi.org/10.1155/2012/893953>
- Riar D S, Norsworthy J K, Srivastava V, Nandula V, Bond J A and Scott R C 2013. Physiological and Molecular Basis of Acetolactate Synthase-Inhibiting Herbicide Resistance in Barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 61 : 278 - 289.
- Tanaka Y 2003. Properties of acetolactate synthase from sulfonylurea-resistant *Scirpus juncooides* Roxb. var. *ohwianus* T. Koyama. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 77 : 147 - 153.
- 冨永 達 2007. 雑草の ALS 阻害剤抵抗性生物型の種子発芽特性. *雑草研究* 52 : 36 - 40.
- Tranel P J, Wright T R and Heap I M 2014. Mutations in herbicide-resistant weeds to ALS inhibitors. [URL http://www.weedscience.com](http://www.weedscience.com)
- 内野 彰 2003. 雑草の ALS 阻害剤抵抗性とその機構. *日本農業学会誌* 28 : 479 - 483.
- 内野 彰 2006. 日本の水田雑草における SU 抵抗性研究の現状について. *雑草と作物の制御* 2 : 2 - 14.
- 内野 彰 2007. 水田雑草における除草剤抵抗性の生理生態. *農業及び園芸* 82(11) : 1176 - 1181.
- 内野 彰 2010. 水田雑草の除草剤抵抗性の現状と防除対策. *技術と普及* 47(8) : 19 - 21.
- 内野 彰 2011. 東北地方における SU 剤抵抗性研究～これまでの経緯と研究の現状～. *日本植物調節剤研究協会東北支部会報* 46 : 7 - 11.
- 内野 彰 2014. これまでに日本で除草剤抵抗性が報告されている雑草. [URL http://jhrwg.ac.affrc.go.jp/weeds.html](http://jhrwg.ac.affrc.go.jp/weeds.html)
- 内野 彰・今泉智通・浅井元朗・渡邊寛明 2012. イヌホタルイの SU 抵抗性パイオタイプの顕在化に与える種子発芽特性の影響. *雑草研究* 57(別) : 24.
- 内野 彰・岩上哲史 2013. 水田雑草における除草剤抵抗性研究の現状. 平成 24 年度関東支部雑草防除研究会・関東雑草研究会合同研究会資料, pp. 20 - 23.
- 内野 彰・岩上哲史 2014. 水田雑草における除草剤抵抗性の出現とその生態. *日本農業学会誌* 39 : 1 - 5.

- 内野 彰・古原 洋・吉田修一・大段秀記・芝池博幸 2006. イヌホタルイ集団におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性変異遺伝子頻度の推定. 雑草研究 51 (別) : 92 - 93.
- Uchino A, Ogata S, Kohara H, Yoshida S, Yoshioka T and Watanabe H 2007. Molecular basis of diverse responses to acetolactate synthase-inhibiting herbicides in sulfonylurea-resistant biotypes of *Schoenoplectus juncooides*. Weed Biol Manag 7, 89 - 96.
- 内野 彰・大野修二・角康一郎・平岩 確・永田信彦・仁木理人・天笠 正 2008. 多年生水田雑草オモダカおよびウリカワにおけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性およびその地上部再生法による抵抗性検定. 雑草研究 53(別) : 12.
- 内野 彰・芝池博幸 2007. 水田雑草におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性とその進化. 農業と雑草の生態学—侵入植物から遺伝子組み換え作物まで (文一総合出版), pp. 139 - 142.
- Uchino A and Watanabe H 2002. Mutations in the acetolactate synthase genes of sulfonylurea-resistant biotypes of *Lindernia spp.* Weed Biology and Management 2 : 104 - 109.
- 内野 彰・渡邊寛明・菊池晴志・三浦嘉浩・尾形 茂・白井智彦・吉田修一・谷なつ子・三浦恒子・田口奈穂子・矢野真二・伊藤博樹・新田靖晃 2005. 東北 6 県における 2003 年までのスルホニルウレア系除草剤抵抗性水田雑草の確認状況. 東北の雑草 5 : 24 - 28.
- Vila-Aiub M M, Maguire N and Powles S B 2009. Fitness costs associated with evolved herbicide resistance alleles in plants. New Phytologist 184 : 751 - 767.
- Wang G-X, Watanabe H, Uchino A, Zhou J and Itoh K 2003. Inheritance of sulfonylurea resistance in a paddy weed, *Monochoria korsakowii*. Journal of Pesticide Science 28 : 212 - 214.
- Yamada Y, Tominaga T and Ohsako T 2013. Microsatellite variability of sulfonylurea-resistant and susceptible populations of *Schoenoplectus juncooides* (Cyperaceae) in Kinki, Japan. Weed Research 53 : 429 - 439.
- 矢野真二・斉藤博行・内野 彰・伊藤一幸 2004. 山形県におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性雑草の発生. 雑草研究 49(別) : 216 - 218.
- Yasuor H, Osuna M D, Ortiz A, Saldain N E, Eckert J W and Fischer A J 2009. Mechanism of resistance to penoxsulam in late watergrass [*Echinochloa phyllopogon* (Stapf) Koss.]. Journal of Agricultural and Food Chemistry 57:3653 - 3660.
- Yu Q, Ahmad-Hamdani M S, Han H, Christoffers M J and Powles S B 2013. Herbicide resistance-endowing ACCase gene mutations in hexaploid wild oat (*Avena fatua*): insights into resistance evolution in a hexaploid species. Heredity 110 : 220 - 231.
- Yu Q, Han H, Vila-Aiub M M and Powles S B 2010. AHAS herbicide resistance endowing mutations: effect on AHAS functionality and plant growth. Experimental Botany 61 : 3925 - 3934.
- Yu Q and Powles S B 2013. Resistance to AHAS inhibitor herbicides: current understanding. Pesticide Management Science DOI: 10.1002/ps.3710
- Yun M-S, Yogo Y, Miura R, Yamasue Y and Fischer A J 2005. Cytochrome P-450 monooxygenase activity in herbicide-resistant and -susceptible late watergrass (*Echinochloa phyllopogon*). Pesticide Biochemistry and Physiology 83 : 107 - 114.

(2014 年 1 月 24 日受理)