

輸入穀物を介して持ち込まれる除草剤抵抗性雑草 — 主要港湾における定着・分布パターン —

京都大学農学研究科 下野嘉子
筑波大学生命環境科学研究科 下野綾子
(独) 国立環境研究所 小熊宏之
(独) 農業環境技術研究所 小沼明弘
京都大学農学研究科 富永 達

はじめに

除草剤抵抗性雑草の蔓延は世界中の農耕地で深刻な問題となっており、現在までに 235 種の雑草において抵抗性が報告されている (Heap 2014)。抵抗性雑草の蔓延は、除草剤に依存した雑草管理を行ってきた先進諸国ほど深刻である。この先進諸国に含まれるアメリカ、カナダ、オーストラリアは大穀倉地帯を有し、日本の輸入穀物の多くはこれらの国々から輸入されている。穀物には多種多様な雑草の種子が混入しており (浅井ら 2007; Shimono and Konuma 2008)、穀物貿易は外来植物の主な侵入経路の 1 つとして認識されている (Hulme *et al.* 2008)。この混入種子の多くは発芽能力を備えており、穀物の陸揚げ、搬送および利用過程で混入種子がこぼれ落ちた場合、条件がそろえばいつでも発芽し生育する可能性がある。実際、穀物輸入港では、輸入穀物からのこぼれ落ち由来と考えられる植物を見ることができる。また、河川敷、飼料畑あるいはコムギやダイズ畑などで問題となっている外来雑草の一部は、この穀物貿易を介して侵入したことが示唆

されている (Kurokawa *et al.* 2004; 黒川 2007)。穀物に大量に混入する雑草種は、現地の畑で優占する種であり (Shimono and Konuma 2008)、このような種の多くは除草剤抵抗性の発生が報告されている。近年の調査で、収穫した穀物に抵抗性の雑草種子が多数含まれていることが報告されており (Michael *et al.* 2010; Shimono *et al.* 2010)、人間活動に伴う種子散布は抵抗性個体の拡散に大きく寄与していると考えられる。抵抗性遺伝子の周囲への拡散は、まだ抵抗性が顕在化していない雑草集団において抵抗性個体の頻度を急激に増加させることから、そこで使用されている除草剤の種類によっては雑草管理が不可能となり、経済的損失を招きかねない。

本研究では、輸入穀物に混入して日本に持ち込まれているイネ科ドクムギ属 (*Lolium*) に着目し、アセト乳酸合成酵素 (acetolactate synthase: ALS) 阻害剤に対する抵抗性個体が混入種子中にどれくらい含まれているのか、また、混入種子由来と考えられる抵抗性個体が穀物輸入港でどのように広がっているかについて調査した。

調査対象種ドクムギ属

Terrell (1968) によるとドクムギ属は 8 種に分類され、このうち 3 種 (ネズミムギ: *Lolium multiflorum* Lam., ホソムギ: *L. perenne* L., ボウムギ: *L. rigidum* Gaudin) は他殖性で種間交雑し、稔性のある雑種を生成する (Naylor 1960)。このため、形態は変異に富み識別するのは難しいと言われる。従って、本研究では上記 3 種を区別せずドクムギ属と呼ぶことにする。このドクムギ属 3 種は家畜の嗜好性の高い良質な牧草として、あるいは法面や河川敷の緑化植物として世界中で広く利用されている。その一方で、ムギ畑の問題



写真-1 港に生育するドクムギ属

雑草となっており、輸入コムギへの混入率が高い (Shimono *et al.* 2010)。さらに、様々な除草剤に対する抵抗性を獲得している雑草の1つでもある (Heap 2014)。2010年に西オーストラリアの耕作地帯で行われた調査では、調査対象となったドクムギ属 362 集団のうち diclofop-methyl (アセチル CoA カルボキシラーゼ阻害剤) に抵抗性を示した集団は 96%, sulfometuron (ALS 阻害剤) に対する抵抗性を示した集団は 98% に及ぶことが報告されている (Owen *et al.* 2014)。日本でもドクムギ属は全国の路傍や耕作地帯で雑草化しているが、除草剤抵抗性はグリホサートに対してのみ報告されている (Niinomi *et al.* 2013; Heap 2014)。

ALS 阻害剤に対する抵抗性

ALS は必須アミノ酸であるパリン、ロイシン、イソロイシンの合成を触媒する酵素である (McCourt and Duggleby 2006)。ALS 阻害剤は

低薬量で幅広い草種に高い除草効果を示すこと、植物以外の生物に対する毒性が低いことなどから、1980年代に市販されて以降急速に使用量が増えた除草剤である (Tranel and Wright 2002; 内野・芝池 2007)。これに伴い、ALS 阻害剤に対する抵抗性雑草が次々と出現し、現在 144 種で抵抗性が確認されている (Heap 2014)。ALS 阻害剤に対する抵抗性の多くは ALS 遺伝子の 1 塩基の非同義置換によってもたらされる (Tranel and Wright 2002)。アミノ酸が 1 つ変化することによって ALS の立体構造が変化し、除草剤が作用しにくくなる。これまでに ALS 上の 8 カ所 (122 番目のアミノ酸であるアラニン (Ala-122)、197 番目のプロリン (Pro-197)、205 番目のアラニン (Ala-205)、376 番目のアスパラギン酸 (Asp-376)、377 番目のアルギニン (Arg-377)、574 番目のトリプトファン (Trp-574)、653 番目のセリン (Ser-653) および 654 番目のグリシン (Gly-654)) をコードする塩基配列で非同義置換

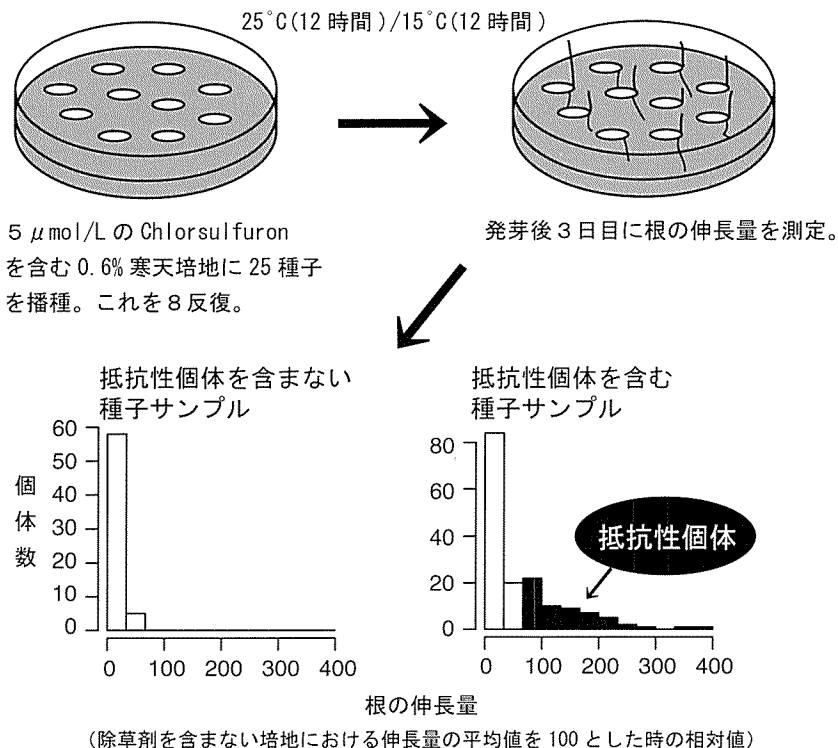


図 -1 除草剤感受性試験の方法 (Shimono *et al.* 2010 参照)

が起こると抵抗性になることが報告されている (Tranel et al. 2014)。この他、代謝を向上させ、除草剤を速やかに解毒するタイプの抵抗性も報告されている (Tranel and Wright 2002)。

前述したように、ドクムギ属でも ALS 阻害剤に対する抵抗性は数多く報告されている。ドクムギ属で確認されている抵抗性を付与する ALS 遺伝子上の非同義置換は Pro-197 および Trp-574 の 2 カ所である (Tan et al. 2007; Yu et al. 2008; Délye et al. 2009; Kaloumenos et al. 2012; Kaundun et al. 2012)。筆者が輸入コムギ混入種子を用いて行った除草剤感受性試験 (Shimono et al. 2010, 図 -1) でも、抵抗性および感受性と判定した各 12 個体の ALS 遺伝子の塩基配列を調べたところ、抵抗性と判定した個体からは Pro-197 および Trp-574 に非同義置換が見つかったが、それ以外の抵抗性を付与する非同義置換は見つからなかった。そこで、これ以降は上記 2 カ所の非同義置換の有無を調査した。

混入種子中の除草剤抵抗性個体の割合

2006 年から 2007 年にかけてアメリカ、カナダ、オーストラリアから輸入された 5 銘柄のコムギ (アメリカ産冬コムギ 2 銘柄 (HRW, WW), アメリカ産春コムギ 1 銘柄 (DNS), カナダ産春

コムギ 1 銘柄 (1CW), オーストラリア産冬コムギ 1 銘柄 (ASW)) 各 20kg 3 袋を入手し、混入していたドクムギ属種子を選別した。そのうち 20 ~ 40 種子を発芽させ、口径 10.5cm のビニールポットで育成し、生葉 100mg から簡易 CTAB 法 (Murray and Thompson 1980) により DNA を抽出した。ALS 遺伝子の Pro-197 および Trp-574 の非同義置換の確認は、dCAPS (derived cleaved amplified polymorphic sequence) 法および CAPS 法を用いて行った (Yu et al. 2008)。

輸入コムギ 20kg あたりに混入していたドクムギ属種子数は、アメリカおよびカナダ産コムギでは 0 ~ 160 個、オーストラリア産コムギ (ASW) では 2900 ~ 4700 個であった (表 -1)。ASW コムギの生産地である西オーストラリアではドクムギ属が最も深刻な雑草となっている (Owen et al. 2014)。一方、カナダの農耕地で行われた植生調査では、エノコログサ (*Setaria viridis* (L.) Beauv.), カラスムギ (*Avena fatua* L.), ソバカズラ (*Polygonum convolvulus* L.) が被度の高い雑草種となっており、ドクムギ属は上位 20 種にも入っていない (Leeson et al. 2005)。アメリカの大平原の穀倉地帯においても、発生量の多い雑草としてウマノチャヒキ (*Bromus tectorum* L.), ホウキギ (*Kochia scoparia* (L.) Schrad.),

表 -1 輸入コムギに混入していたドクムギ属種子数と ALS 阻害剤に対する抵抗性を付与する非同義置換を有した個体の割合 (Shimono et al. (2014) を改変)

	アメリカ産 冬コムギ (HRW)	アメリカ産 冬コムギ (WW)	アメリカ産 春コムギ (DNS)	カナダ産 冬コムギ (1CW)	オーストラリア 産冬コムギ (ASW)
コムギ20kgあたりに混入していた ドクムギ属種子数	サンプル1 66 サンプル2 0 サンプル3 27 平均 31	137 31 63 77	120 42 159 107	18 21 77 38.7	4673 2931 4312 3972
抵抗性個体数の割合 (%)	61.1	28.6	84.6	66.7	71.9
コムギ1kgあたりの抵抗性ドクムギ 属種子数	0.95	1.10	4.53	1.29	142.79
コムギ銘柄の年輸入量 (kt)*1	2008年 781 2009年 867 2010年 745 平均 797.7	709 771 755 745	1389 1359 1391 1379.7	826 677 779 760.7	711 815 966 830.7

*1: 農林水産省「麦の参考統計表」を参照

(http://www.maff.go.jp/j/council/seisaku/syokuryo/140326/pdf/sankou_siryu.pdf)

表-2 輸入コムギ混入種子中の ALS 阻害剤に対する抵抗性個体の塩基置換パターン (Shimono *et al.* (2014) を改変)

	調査個体数	抵抗性個体数	抵抗性個体の割合 (%)	各置換パターンの見られた個体数								計 ^{*3}	
				アミノ酸番号 ^{*1}			197			574			
				塩基番号 ^{*2}			569			570			1701
				塩基の置換パターン			C→A	C→G	C→T	C→A	C→G		C→T
アミノ酸の置換パターン			Pro→Thr	Pro→Ala	Pro→Ser	Pro→Gln	Pro→Arg	Pro→Leu	Trp→Leu				
アメリカ産冬コムギ (HRW)	18	11	61.1	0	0	5	6	0	1	1	13		
アメリカ産冬コムギ (WW)	35	10	28.6	0	0	4	4	0	1	3	12		
アメリカ産春コムギ (DNS)	39	33	84.6	9	6	8	12	0	0	3	38		
カナダ産冬コムギ (ICW)	30	20	66.7	5	1	8	4	0	0	5	23		
オーストラリア産冬コムギ (ASW)	32	23	71.9	4	2	9	8	1	2	4	30		
			計	18	9	34	34	1	4	16			

*1: シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) の塩基配列 (EMBL accession no. X51514) を参照

*2: ネズミムギ (*Lolium multiflorum*) の塩基配列 (EMBL accession no. AF310684) を参照

*3: 1個体中に複数の変異を持っていた個体が存在したため、合計数は抵抗性個体数よりも多い

ヒメムカシヨモギ (*Conyza canadensis* (L.) Cronq.) が挙がっているが、ドクムギ属の名前は挙がっていない (Anderson *et al.* 2007)。これらの地域でドクムギ属が問題雑草となっている場所もあるが (Kuk *et al.* 2008), 西オーストラリアほど広く蔓延しているわけではないようだ。

混入種子数に大きな違いはあったが、抵抗性ドクムギ属個体はすべての銘柄から見付き、混入種子あたり抵抗性を付与する非同義置換を有した個体の割合はアメリカ産冬コムギ (WW) で 28.6%, 他の銘柄では 61.1 ~ 84.6% と高いものであった (表-1, 表-2)。ALS 阻害剤への抵抗性ドクムギ属は、オーストラリアだけでなく、アメリカ、カナダでもごく一般的に発生しているものと考えられる。

結果的に、各銘柄のコムギ 1 kg あたりに含まれる抵抗性個体の数は 0.95 (アメリカ産冬コムギ HRW) から 142.79 (オーストラリア産冬コムギ ASW) となり、これに各銘柄の年間輸入量を掛け合わせると、毎年膨大な数の抵抗性個体が日本に持ち込まれていることになる (表-1)。ただし、今回調査したコムギは食糧用に輸入されたものであり、食糧コムギは製粉工場で精製され製品となるため、混入種子が野外に逸出する割合は非常に低いと考えられる。飼料用に回される一部のコムギや輸入乾草などのほうが、混入種子の逸出リスクは高い。しかし、食糧コムギの混入種子が

ら得られた結果は、オーストラリア産オーツヘイ乾草やアメリカ産コムギ乾草に混入しているドクムギ属 (浅井ら 2009) にも当てはまると考えられる。

どのような塩基置換が見られたかを示したのが表-2である。Trp-574 ではトリプトファンからロイシンへの置換のみが見つかったのに対し、Pro-197 の置換は多様で、あらゆる置換が見つかった。プロリンからセリンおよびグルタミンへの置換が最も多く、アルギニンへの置換が最も少なかった。

主要港湾における除草剤抵抗性個体の定着状況

次に、全国の主要港湾において、ムギ輸入量と抵抗性ドクムギ属個体の定着状況との関係を調査した。輸入ムギの陸揚げ量 (平成 20 年港湾統計) の異なる主要港湾を 11 港選び、埠頭やサイロの近辺、飼料会社の出入り口付近や主要道路沿いに生育しているドクムギ属 3 集団各 40 個体から葉を採集し、抵抗性を付与する非同義置換の有無を調査した。この調査は坂出港では 2010 年、他の港では 2011 年に行った。

その結果、輸入ムギ陸揚げ量が多い 8 港 (千葉、名古屋、四日市、神戸、水島、坂出、博多、八代) のうち名古屋と水島を除く 6 港で抵抗性個体の生育が確認されたが、陸揚げ量が少ない 3 港 (木更津、姫路、北九州) からは抵抗性個体は見つ

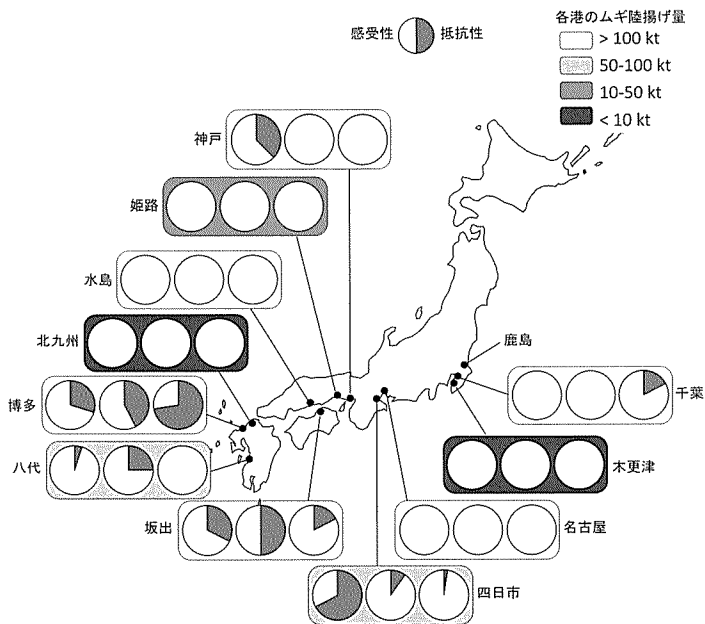


図-2 各主要港湾の年間ムギ陸揚げ量と ALS 阻害剤に対する抵抗性を付与する非同義置換を有したドクムギ属個体の定着割合 (Shimono *et al.* (2014) を改変)

表-3 主要港湾に定着していたドクムギ属における ALS 阻害剤に対する抵抗性個体の塩基置換パターン (Shimono *et al.* (2014) を改変)

	調査 個体数	抵抗性 個体数	抵抗性 個体の 割合 (%)	各置換パターンの見られた個体数							計 ^{*3}	
				アミノ酸番号 ^{*1}								
				塩基置換パターン								
				アミノ酸の置換パターン								
				569			197		574			
				C→A	C→G	C→T	C→A	C→G	C→T	G→T	1701	
				Pro→Thr	Pro→Ala	Pro→Ser	Pro→Gln	Pro→Arg	Pro→Leu	Trp→Leu		
千葉	1	40	0	0.0								
	2	40	0	0.0								
	3	40	7	17.5								
木更津	1	40	0	0.0	0	0	2	0	0	0	5	7
	2	39	0	0.0								
	3	40	0	0.0								
名古屋	1	40	0	0.0								
	2	40	0	0.0								
	3	40	0	0.0								
四日市	1	40	27	67.5	0	14	2	5	0	0	10	31
	2	40	4	10.0	0	0	3	0	0	1	0	4
	3	40	1	2.5	0	0	0	1	0	0	0	1
神戸	1	40	14	35.0	4	2	3	6	0	0	1	16
	2	40	0	0.0								
	3	40	0	0.0								
姫路	1	40	0	0.0								
	2	40	0	0.0								
	3	40	0	0.0								
水島	1	40	0	0.0								
	2	40	0	0.0								
	3	40	0	0.0								
坂出	1	40	13	32.5	4	2	2	3	0	1	3	15
	2	40	20	50.0	4	3	5	7	1	1	6	27
	3	40	7	17.5	0	0	5	2	0	0	0	7
北九州	1	40	0	0.0								
	2	40	0	0.0								
	3	40	0	0.0								
博多	1	40	12	30.0	3	0	6	0	0	2	3	14
	2	40	17	42.5	3	2	8	2	2	0	3	20
	3	40	29	72.5	5	1	15	11	0	0	3	35
八代	1	40	2	5.0	0	0	2	0	0	0	0	2
	2	40	10	25.0	2	0	4	4	0	0	0	10
	3	40	0	0.0								
計					25	24	57	41	3	5	34	

*1: シロイヌナズナ (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) の塩基配列 (EMBL accession no. X51514) を参照

*2: ネズミムギ (*Lolium multiflorum*) の塩基配列 (EMBL accession no. AF310684) を参照

*3: 1個体中に複数の変異を持っていた個体が存在したため、合計数は抵抗性個体数よりも多い

らなかった (図-2)。また、混入種子同様、港定着個体の塩基置換パターンも多様であった (表-3)。各塩基置換の出現頻度も混入種子とよく似ており、Pro-197のプロリンからセリンおよびグルタミンへの置換が多く、アルギニンへの置換が最も少なかった。以上のことは、主要港湾に定着している抵抗性ドクムギ属は、輸入穀物からのこぼれ落ち種子由来であることを支持する結果である。さらに、港湾地帯の除草にはALS阻害剤は使用されていないため、定着後の選択によって抵

抗性個体が増加することは考えにくい。しかし、抵抗性ドクムギ属の定着割合は港や集団間で大きくばらつき、ムギ陸揚げ量が増えれば抵抗性個体の定着割合が増加するという単純な相関関係にはなかった。これは、ドクムギ属が混入していると考えられるムギ以外の農作物 (例えば乾草など (浅井ら 2009)) の陸揚げ量を考慮していないことや、各港の雑草管理方法の違いなどに起因すると考えられる。

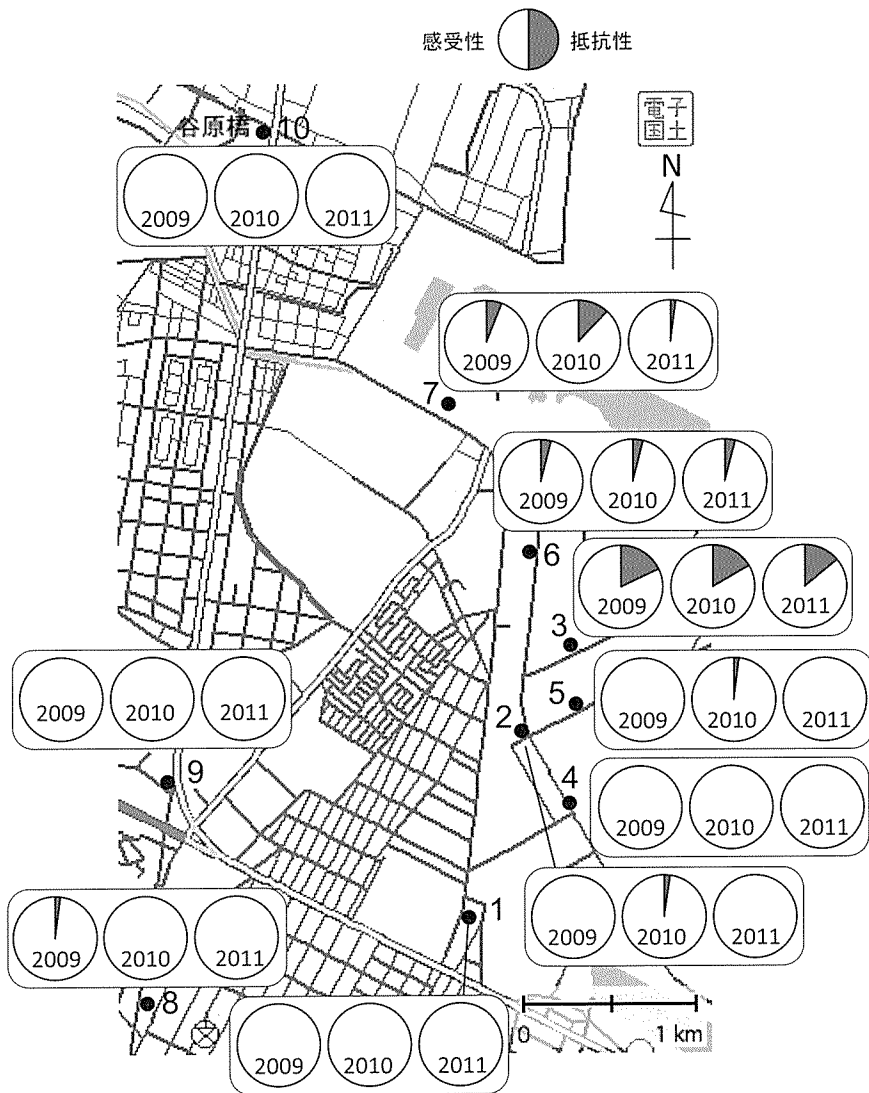


図-3 鹿島港における ALS 阻害剤に対する抵抗性ドクムギ属個体の定着割合 (Shimono *et al.* (2014) を改変)

鹿島港における除草剤抵抗性個体の分布パターン

以上より、ムギ輸入量が多い港では抵抗性個体が定着している確率が高いことが明らかとなった。では抵抗性個体は港でどのように分布しているのだろうか。また、抵抗性個体の頻度は年によって変動するのだろうか。以上のことを明らかにするために、7万2000トンのムギ陸揚げ量（平成20年港湾統計）のある茨城県鹿島港において、より詳細に抵抗性個体の定着状況を調査した。飼料会社の出入り口や、貨物が運搬される主要道路沿いに生育するドクムギ属10集団から各50個体ずつ葉を採集し、抵抗性を付与する非同義置換の有無を調査した。採集位置はGPSと写真で記録し、2009年から2011年までの3年間、毎年同じ位置で同じ調査を繰り返した。

その結果、飼料会社の出入り口付近（図-3の3にあたる場所）で抵抗性個体の出現頻度が高く、近傍の貨物の搬送道路沿い（図-3の6、7にあたる場所）にも抵抗性個体が出現したが、さらに港から離れた場所からは抵抗性個体はほとんど見つからなかった（図-3）。また、抵抗性個体の出現頻度は3年間ほとんど変動せず、毎年同じ場所から同じような割合で抵抗性個体が見つかった。港に定着しているドクムギ属は自家不和合性の風媒花をつけるため、広い範囲で交配していると考えられたが、抵抗性遺伝子は港の限られた場所に集中し、周囲への拡散はあまり起こっていないようだ。ただ、少し離れた場所（図-3の8にあたる場所）から、3年間に1個体だけ抵抗性個体が見つかった。これは新たな種子のこぼれ落ちによるものなのか、花粉の稀な遠距離散布によるものなのかはわからないが、ごく低頻度で離れた場所にも抵抗性個体が出現することがあるということである。

最後に

今回、ALS阻害剤に対する抵抗性ドクムギ属が穀物輸入港に定着していることが明らかとなった。港の雑草管理には主に草刈りあるいはグリホ

サートの散布が行われているため、ALS阻害剤に対する抵抗性雑草が港湾地帯から広がらない限り、防除への負担は少ないだろう。しかし、世界中の耕作体系や主要除草剤は変化している。グリホサート耐性の遺伝子組換え作物の普及に伴い、グリホサート抵抗性雑草も今後高い割合で混入してくる可能性がある。貿易相手国の除草剤抵抗性雑草の発生状況に注意を払い、どのような種子が混入しているのかについて、定期的なモニタリングが必要であろう。

引用文献

- Anderson R.L., C.E. Stymiest, B.A. Swan and J.R. Rickertsen 2007. Weed community response to crop rotations in Western South Dakota. *Weed Technol.* 21, 131-135.
- 浅井元朗・黒川俊二・清水矩宏・榎本敬 2007. 1990年代の輸入冬作穀物中の混入雑草種子とその種組成. *雑草研究* 52(1), 1-10.
- 浅井元朗・黒川俊二・清水矩宏・榎本敬 2009. 1995年に輸入された乾草中に混入していた雑草種子. *雑草研究* 54(4), 219-225.
- Délye C., K. Boucansaud, F. Pernin and V. Le Corre 2009. Variation in the gene encoding acetolactate-synthase in *Lolium* species and proactive detection of mutant, herbicide-resistant alleles. *Weed Res.* 49, 326-336.
- Heap I. 2014. The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. (<http://www.weedscience.org>, last accessed 29 June 2014).
- Hulme P.E., S. Bacher, M. Kenis, S. Klotz, I. Kühn, D. Minchin, W. Nentwig, S. Olenin, V. Panov, J. Pergl, P. Pyšek, A. Roques, D. Sol, W. Solarz and M. Vilà 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *J. Appl. Ecol.* 45, 403-414.
- Kaloumenos N.S., V.C. Tsioni, E.G. Daliani, S.E. Papavassileiou, A.G. Vassileiou, P.N. Laoutidou and I.G. Eleftherohorinos 2012. Multiple Pro-197 substitutions in the acetolactate synthase of rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) and their impact on chlorsulfuron activity and plant growth. *Crop Prot.* 38, 35-43.
- Kaundun S.S., R.P. Dale and G.C. Bailly 2012. Molecular basis of resistance to herbicides inhibiting acetolactate synthase in two rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) populations from Australia. *Weed Sci.* 60, 172-178.
- Kuk Y.I., N.R. Burgos and R.C. Scott 2008. Resistance profile of diclofop-resistant Italian ryegrass (*Lolium*

- multiflorum*) to ACCase- and ALS-inhibiting herbicides in Arkansas, USA. *Weed Sci.* 56, 614-623.
- 黒川俊二 2007. 外来雑草の蔓延：イチビの侵入経路．種生物学会編「農業と雑草の生態学」．文一総合出版，東京，pp. 51-69.
- Kurokawa S., H. Shibaike, H. Akiyama and Y. Yoshimura 2004. Molecular and morphological differentiation between the crop and weedy types in velvetleaf (*Abutilon theophrasti* Medik.) using a chloroplast DNA marker: seed source of the present invasive velvetleaf in Japan. *Heredity* 93, 603-609.
- Leeson, J.Y., A.G. Thomas, L.M. Hall, C.A. Brenzil, T. Andrews., K.R. Brown and R.C. Van Acker 2005. Prairie Weed Surveys of Cereal, Oilseed and Pulse Crops from the 1970s to the 2000s. Agriculture and Agri-Food Canada, Saskatoon Research Centre, Saskatchewan, Canada.
- McCourt J.A. and R.G. Duggleby 2006. Acetohydroxyacid synthase and its role in the biosynthetic pathway for branched-chain amino acids. *Amino Acids* 31, 173-210.
- Michael P.J., Owen M.J. and Powles S.B. 2010. Herbicide-resistant weed seeds contaminate grain sown in the Western Australian grainbelt. *Weed Sci.* 58, 466-472.
- Murray M.G. and W.F. Thompson 1980. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Research* 8, 4321-4325.
- Naylor B. 1960. Species differentiation in the genus *Lolium*. *Heredity* 15, 219-233.
- Niinomi Y., M. Ikeda, M. Yamashita, Y. Ishida, M. Asai, Y. Shimono, T. Tominaga and H. Sawada 2013. Glyphosate-resistant Italian ryegrass (*Lolium multiflorum*) on rice paddy levees in Japan. *Weed Biol. Manag.* 13, 31-38.
- Owen M.J., N.J. Martinez and S.B. Powles 2014. Multiple herbicide-resistant *Lolium rigidum* (annual ryegrass) now dominates across the Western Australian grain belt. *Weed Res.* 54, 314-324.
- Shimono Y. and A. Konuma 2008. Effects of human-mediated processes on weed species composition in internationally traded grain commodities. *Weed Res.* 48, 314-324.
- Shimono Y., A. Shimono, H. Oguma, A. Konuma and T. Tominaga 2014. Establishment of *Lolium* species resistant to acetolactate synthase-inhibiting herbicide in and around grain-importation ports in Japan. *Weed Res.* in press.
- Shimono Y., Y. Takiguchi and A. Konuma 2010. Contamination of internationally traded wheat by herbicide-resistant *Lolium rigidum* Gaudin. *Weed Biol. Manag.* 10, 219-228.
- Tan M.K., C. Preston and G.X. Wang 2007. Molecular basis of multiple resistance to ACCase-inhibiting and ALS-inhibiting herbicides in *Lolium rigidum*. *Weed Res.* 47, 534-541.
- Terrell E.E. 1968. A taxonomic revision of the genus *Lolium*. Technical Bulletin-United States Department of Agriculture 1392, 1-65.
- Tranel P.J. and T.R. Wright 2002. Resistance of weeds to ALS-inhibiting herbicides: What have we learned? *Weed Sci.* 50, 700-712.
- Tranel P.J., T.R. Wright and I.M. Heap 2014. Mutations in herbicide-resistant weeds to ALS inhibitors. (<http://www.weedscience.com/Mutations/MutationDisplayAll.aspx>, last accessed 29 June 2014).
- 内野彰・芝池博幸 2007. 水田雑草のスルホニルウレア系除草剤抵抗性とその進化．種生物学会編「農業と雑草の生態学」．文一総合出版，東京，pp. 143-167.
- Yu Q., H. Han and S.B. Powles 2008. Mutations of the ALS gene endowing resistance to ALS-inhibiting herbicides in *Lolium rigidum* populations. *Pest Manag. Sci.* 64, 1229-1236.