

除草剤耐性作物について

農業研究センター 耕地利用部 畑雑草研究室 與語 靖 洋

はじめに

昨今、多くの新聞・報道でクローン羊を始めとして、「遺伝子組換え体」への強烈な批判が行われている。また消費者や各種市民団体を中心に遺伝子組換え体作物（トランスジェニック作物）の輸入阻止、不買運動、表示義務の要求などの活動も盛んである。さらには味噌や納豆メーカーも、原料に遺伝子組換え大豆を使用しない宣言をするなど、世間の多くはこの技術に否定的な見解を示している。ここで取り上げる「除草剤耐性作物」は、それに加え除草剤という「農薬」を技術的には掛け合わせることであり、一般の方には、そんなものを食べたら、一人人間の体に何が起るかわからない、まさに悪魔の技術の印象がぬぐえないことと思う。

では遺伝子操作を利用した食品はそんなに危険なものだろうか？ 人類は古くから作物、家畜やそれらの加工食品、たとえば酒・味噌などのための微生物を、例えば、高等生物の場合は主に「交配育種」を、微生物では、自然界からの探索を中心に人間の都合のよいように改良してきた。特に交配育種の場合、選抜の方法は、味や形など表現形質だが、分子レベルでは既に遺伝子操作が行われていたことになる。つまり遺伝子組換え体作物は、目的の遺伝子だけを特異的に導入するので、短期間で農作物の改良ができること、また異なる生物界の遺伝子も組み

込むことが可能であること以外、交配育種など何ら変わりはないといえるだろう⁶⁾。実際、1973年に遺伝子組換え技術が微生物で成功したのをきっかけに、インターフェロンなどの医薬品やチーズなどの発酵食品では、これら技術は既に実用化され、われわれの口に入ってきており、その科学的安全性評価もなされてきている。

一方、農薬である「除草剤」の安全性については、詳細な記述は避けるが、確かなことは、先進国の中でも日本の農薬登録制度は最も厳しく、動物実験ではあるが、孫の代まで慢性毒性を確認し、さらに現在の科学的知見で安全と思われる使用量に、安全係数を100以上掛け、それも3年ごとに見直す念の入り用で、農薬使用を規制している^{2,5)}。だから100%安全だとは決して言えないものの、食べ過ぎ・飲み過ぎ程度、すなわち人間が制御できる範囲の危険性であろう。

ここでは、前者の遺伝子組換え体作物に焦点を絞って、その科学技術的側面に関して読者の方々に理解していただくことを目的とする。

1. 除草剤耐性作物の作出技術

除草剤耐性作物を作出するには、1) 耐性因子（遺伝子）の入手、2) 有効な因子の選抜、3) 目的作物への遺伝子の導入、4) 表現形質

表-1 除草剤耐性作物の作出方法

耐性因子 (遺伝子)	個 体 レ ベ ル	組 織・細胞レベル	遺 伝 子 レ ベ ル
入 手	品種(種内変異) 抵抗性雑草 哺乳類・昆虫・微生物突然変異誘 発(放射線・薬品) 除草剤によるストレス	突然変異誘発(放射線・重イオン ビーム・薬品) アクティベーションタギング(AT) 除草剤によるストレス	左記からクローニング
選 抜	除草剤によるストレス	除草剤によるストレス	サザンブロット法など
導 入	交配(種内のみ)	細胞融合(種間)	Tiプラスミド(アグロバクテリ ウム) エレクトロポレーション 遺伝子銃(パーティクルガン)
固 定	種子の入手・確認	個体レベルへ	個体レベルへ

としての固定化(安定的・継代的発現)の確認の4つの過程を経る必要がある(表-1)。ここでは1)と3)の過程について概説する。小林ら⁴⁾、久島⁷⁾、石毛¹⁾、宮本¹⁰⁾、Powles¹²⁾、Duke¹³⁾、與語¹¹⁾なども参考にいただければ、さらに理解が深まることと思う。

1) 耐性因子の入手

個体レベルでは、現存する遺伝子を利用する方法として、対象作物の品種や雑草など近縁草種の種内変異の他に、哺乳類・昆虫・微生物などで、対象とする除草剤に耐性を示す機構を有しているものを入手するのが簡便である。現存する遺伝子の中では耐性因子を見出せない場合や、より効率的に、または多くの変異を入手するためには、放射線・薬品による突然変異誘発や除草剤ストレスを継代的にかける方法もある。

組織・細胞レベルにおける突然変異誘発の方法として、培養細胞に重イオンビームを照射する方法や、遺伝子転写のエンハンサーを植物ゲノムにランダムに導入するアクティベーションタギング(AT)法もある。さらに遺伝子レベルでは、特定作物のcDNAライブラリーの中

から入手する方法も考えられる。

2) 耐性因子の導入

耐性因子入手後、除草剤処理(個体～細胞レベル)するなどの方法で選抜する。個体レベルであれば交配することで同種間の形質導入が、細胞レベルなら細胞融合により、植物界内の異種間の形質導入が可能である。しかし、再分化した植物が不稔であったり、不要な形質まで導入したりして、実用化に至る確率は低い。一方、目的の遺伝形質(遺伝子)だけを、求める作物に導入するいわゆる遺伝子組換え(トランスジェニック)技術は、すでに1980年後半には産声をあげた。導入方法には、現在、1) Tiプラスミド(アグロバクテリウム)法、2) エレクトロポレーション法、3) 遺伝子銃(パーティクルガン)法の3つの方法が考えられる(図-1)。

Tiプラスミド法は、アグロバクテリウム、*Agrobacterium tumefaciens* という病原性細菌のプラスミドをDNAの運び屋として取り出し、それに除草剤耐性遺伝子を組み込み、増殖させたものを植物に感染させる方法である。

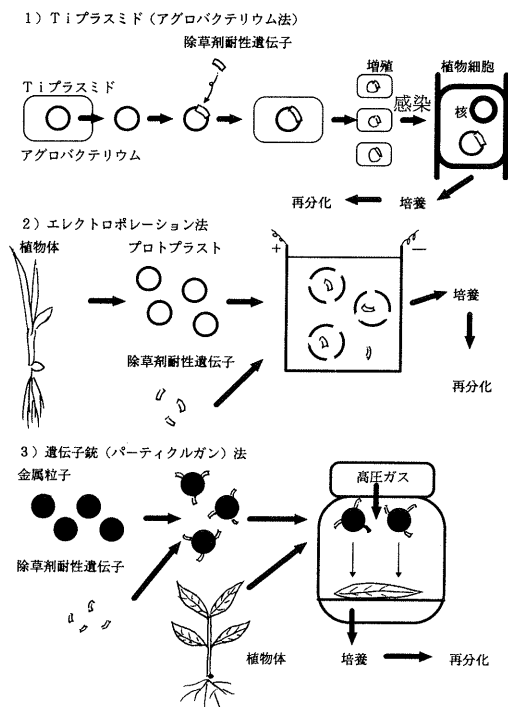


図-1 除草剤耐性遺伝子の導入法

エレクトロポレーション法は、目的作物からプロトプラストを取り、それを耐性遺伝子とともに溶液中に入れ、電圧パルスをかけることで、遺伝子を導入する方法である。

また遺伝子銃 (パーティクルガン) 法は、金の微粒子に耐性遺伝子をまぶし、目的作物から切り取った葉などの器官に、高圧ガスで撃ち込む方法である。

いずれの方法でも、その後、細胞培養を経るなどして、再分化させて、安全植物体まで育成し、種子を獲得する。

2. 除草剤耐性作物の耐性機構および耐性植物作出方法

除草剤の植物体内挙動は図-2に示してあるように、1) 吸収、2) 移行、3) 異物代謝 (解毒・活性化) を経て、4) 第一次作用点に到達し、そこにおける体内生理を攪乱 (通常は

阻害) することで、2次的・3次的に体内変化を与え、結果として枯死に至らしめる。遺伝子組換え体による除草剤耐性作物の場合、その多くは、3) 異物代謝のうちの解毒反応の向上、および、4) 第一次作用点との親和性の減少またはバイパスの付加によって、耐性を獲得している。その理由として、3)、4) いずれも1遺伝子に支配された植物体内生理反応として解明されている部分が多いことや、その反応が環境要因に左右されにくいことが考えられる。

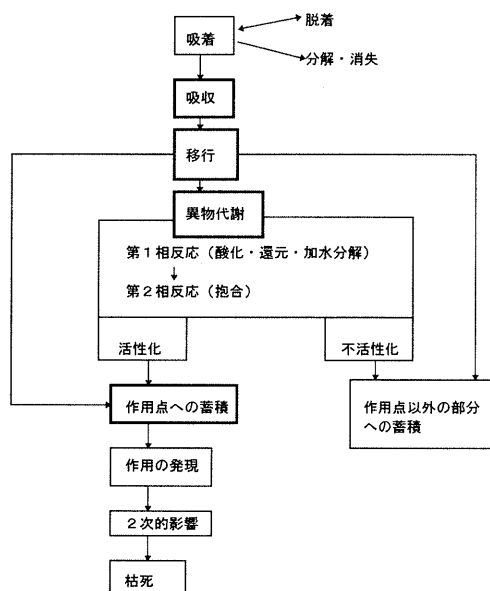


図-2 植物体内における除草剤の選択作用機構

1) 解毒能力の向上

グルホシネート (=ホスフィノトリシン) の場合、アセチル化酵素 (アセチルトランスフェラーゼ) により、作物の解毒代謝能を高めることで抵抗性を獲得している (図-3)。アセチルトランスフェラーゼ自体は自然界に広く存在し、様々な化合物をアセチル化するが、ホスフィノトリシンアセチルトランスフェラーゼ (PAT) は、グルホシネートを極めて特異的にアセチル化する。耐性遺伝子組換え体作物の作出

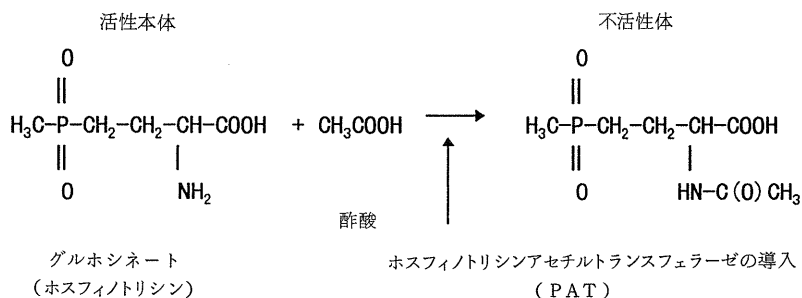


図-3 グルホシネート耐性作物の作用機構活性本体

には、放線菌 (*Streptomyces spp.*) から選抜された PAT のコードを含む *bar* 遺伝子を用いられ、これまで稲を含む20近くの作物に導入が試みられている。日本でも、PAT 遺伝子と葉において特異的に発現するプロモーターを組み込んだ *bar* 遺伝子を、馬鈴薯に導入し、活性化してグルホシネートになるピアラホスに対する耐性を導入することで、枯凋剤利用の可能性を示した研究例がある³⁾。*bar* 遺伝子は、他に育種分野にも応用されている。

グリホサートは、細菌においてグリホサートオキシドレダクターゼ (GOX) により C-N 結合を切断することでアミノメチルリン酸にまで分解・解毒される (図-4)。後述のラウンドアップレディー作物には導入されていないが、既にタバコなどへの導入に成功している。

広葉剤であるブロモキシニルに対する耐性遺伝子は、本剤で汚染された土壌から、本剤を唯

一の窒素源として利用する細菌 *Klebsiella ozaenae* を単離することで見出された。遺伝子組換え作物は、当初タバコを用いて研究が進

められ、ワタで実用化されている。

2) 作用点感受性の低下

グリホサートの第一次作用点が5-エノールピルビルシキミ酸-3-リン酸合成酵素 (EPSPS) であることはよく知られていることだが、現在、グリホサート耐性作物 (グリホサートの影響を受けない作物、ラウンドアップレディー作物 (商標名)) は、土壌微生物のスクリーニングから得られた *Agrobacterium* CP4 株からグリホサート耐性 EPSPS 遺伝子を取り、Ti プラスミドや遺伝子銃を用いて導入する方法が用いられている⁸⁾。耐性 EPSPS は、グリホサートによる芳香族アミノ酸合成阻害を受けない一種のバイパスであり (図-5)、除草剤の作用点との親和性を低下させることによって、本剤に対する耐性を獲得している。グリホサートの場合、その他にも EPSPS の過剰生産やグリホサートの解毒分解 (前述) によ

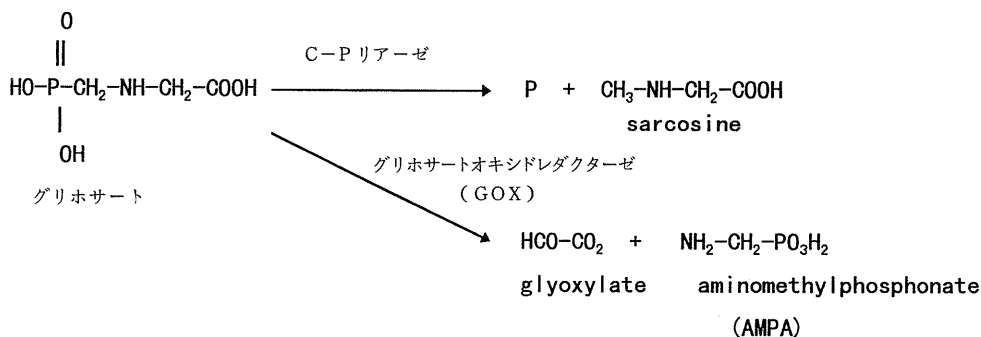
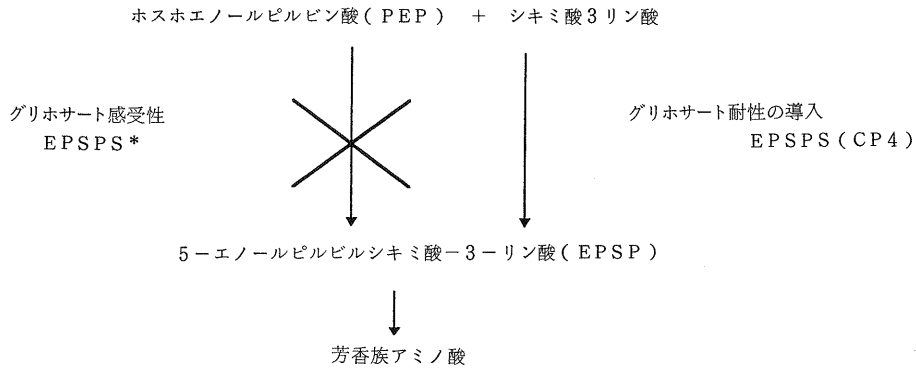


図-4 グリホサート分解経路



*:5-エノールピルビルシキミ酸-3-リン酸合成酵素

図-5 グリホサート耐性作物の作用機構

る耐性に関する研究もされているが、前者は実用的耐性の獲得には不十分である。

トリアジン系除草剤耐性作物は、皆さんが周知の同剤抵抗性雑草の遺伝子由来である。耐性機構は、光合成の明反応のPSⅡのQ_BにあるD1タンパク質の一次構造の変化により、トリアジン系除草剤への親和性が低下することに起因する。本剤への耐性作物開発は、1980年代であり、実用化の点からは先駆的であるが、作物への形質導入手法は、ATR-5Ca またはATR-5Tw という生殖質 (germplasm) を利用した数回にわたる戻し交配により、主に広葉作物 (ナタネ類、キャベツなど) を対象に行われた。

スルホニルウレア系除草剤 (SU剤) の場合も、本剤に非感受性のアセト乳酸合成酵素 (ALS, AHAS) がバイパスとなって耐性を示す。選抜方法としては、第一に、各種作物にSU剤 (一般にはクロロスルフロン) を選択圧として、耐性の系統を選抜する。選抜確率を上げるために、メタンスルホン酸エチル (EMS) 等の薬品を突然変異源として用いる場合もある。その際の耐性は、タンパク質の一次配列の1つのアミノ酸が入れ替わることで発現しているが、

大豆における劣勢突然変異を除いて、全て優性または準優性である。他にも、タバコやアラブドプシス由来の耐性遺伝子を、Tiプラスミド (双子葉植物) や遺伝子銃 (単子葉植物) を用いて、導入する方法がある。いずれの場合も、特定のSU剤で選抜すると、多くの場合、その他のSU剤やイミダゾリノン系薬剤に対しても交差抵抗性を示すが、そこにも基質特異性が存在するため、化合物間で耐性の程度も異なり、ほとんど耐性を示さない薬剤もある。

イミダゾリノン系除草剤に対しては、主に同剤に対して耐性を示す培養細胞系統からの再分化 (トウモロコシ) や、EMS処理した花粉と未処理雌株と交配の交配から得られた種子 (トウモロコシ)、または種子 (小麦)・小孢子 (ナタネ類) に直接変異源を処理し、除草剤のストレス下で選抜することで、非感受性のALS/AHAS遺伝子を有する耐性植物を作出している。

2,4-Dの場合は、その第一次作用点はまだ特定されていないので、解毒能力の向上が、耐性作物作出のポイントである。耐性の遺伝資源としては、同剤を炭素源として利用できる *Alcaligenes eutrophus* など種々

の土壤微生物がある。これら微生物は、2,4-Dを6段階の反応で解毒代謝するが、一番最初の反応(2,4-D ジオキシゲナーゼ)が、本剤の不活性化に最も大きく寄与している。この反応をコードしたプラスミドを持つアグロバクテリウムを用いて、タバコやワタなどに耐性遺伝子を導入する。

アリロキシフェノキシプロピオネートやシクロヘキサジオン、いわゆる〇〇〇〇ホップや△△△ジムは、アセチル CoA カルボキシラーゼ (ACCase) 活性を阻害し、イネ科植物を特異的に枯殺することで知られている。自然界における同系除草剤への耐性機構は、1) 非感受性の ACCase, 2) 解毒代謝, 3) 膜透過性の低下が考えられるが、1) が最も一般的な耐性機構であろう。一方、耐性のイネ科作物は、本剤に耐性のバイオタイプや近縁草種との戻し交配 (*Lolium spp.*, *Avana spp.* など)、除草剤ストレスをかけた培養既胞 (トウモロコシ)、または突然変異育種によって作出しているので、まだ不明な点も多いものの、やはり 1) の耐性機構が支配的であると考えられている。

最後に、ジフルフェニカンやフルリドンなどのブリーチング(白化型)除草剤であるが、その作用点は、カロチノイド生合成阻害であり、フィトエンからフィトフルエン以降の脱水素反応酵素を阻害する。図-6に示したように、非光合成細菌である *Erwinia* は、植物と異なるカロチノイド生合成系を有しており、その経路は、ブリーチング除草剤の作用点を經由しないため、バイパスとして導入することで、耐性植物を作出することができる⁹⁾。

3. 除草剤耐性作物の研究開発状況

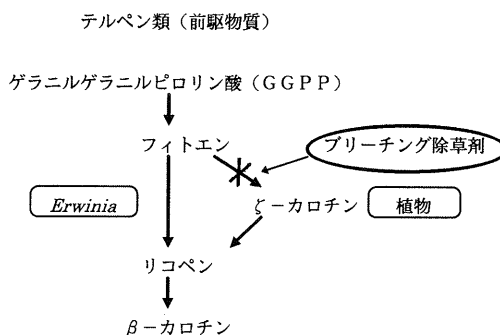


図-6 カロチノイド生合成系とブリーチング除草剤の作用点

世界における除草剤耐性作物開発は、USA、カナダおよびEC諸国が中心である。中でもUSAにおける研究開発状況をみると、州立農業試験場や大学などでは、20(10薬剤, 14種類の作物)に及ぶ除草剤耐性作物の研究開発事例があり、民間会社でも22(8薬剤, 12種類の作物)の事例がある。前者では、そのうち約2/3が、後者では約4/5が遺伝子組換え体技術を利用している。その中でも、実用化に向けた開発が進んでいるのは、グリホサートおよびグルホシネートの2種類の非選択性除草剤耐性作物である(表-2)。特にグリホサート耐性(ラウンドアップレディー)大豆は、同国において、本年は、全栽培面積の1割を超える勢いである。

遺伝子組換え体技術利用に関係なく作目別に見たのが表-3であるが、ターゲットの中心は、広葉作物における広葉雑草やイネ科作物におけるイネ科雑草を対象とした選択的生育期防除である。例えば、ナタネ類(アブラナ属)では、アブラナ科雑草を対象にSU剤耐性作物が、トウモロコシでは、一年生および多年生イネ科雑草を対象にいわゆるホップ・ジム系除草剤耐性作物を中心に開発が進んでいる。また、非選択性除草剤はいずれの作目でも耐性作物が開発されている。

表－２ 欧米諸国における遺伝子組換え体除草剤耐性作物の開発状況

国	作物	除草剤	耐性機構など	開発段階	開発元
アメリカ合衆国	大豆	グリホサート	耐性作用点導入	1994 食用油限定 1996 生産開始	Monsanto Asgrow & Pioneer
		グルホシネート	分解酵素導入	1997 生産開始	AgrEve
	綿	グリホサート	耐性作用点導入	－	Monsanto
		プロモキシニル	耐性作用点導入	商品化	Calgene
	トウモロコシ	グリホサート	耐性作用点導入	1998 生産開始	Monsanto
		グルホシネート	分解酵素導入	1997 生産開始	AgrEvo
カナダ	ナタネ	グリホサート	耐性作用点導入	1995 食用油限定 1996 生産開始	Monsanto
		グルホシネート	分解酵素導入	1995 食用油限定 1996 生産開始	AgrEvo
		グルホシネート	雄性不稔遺伝子 分解酵素導入	1996 生産開始	Plant Genetic System
E C	大豆	グルホシネート	分解酵素導入	1998 生産開始	Van Der Have
	テンサイ	グリホサート	耐性作用点導入	1998 生産開始	Maribo
	タバコ	プロモキシニル	耐性作用点導入	－	Rhone - Poulenc

表－３ U S Aにおける作物別除草剤耐性作物開発

薬 剤	作物								
	ナタネ類	トウモロコシ	ワタ	ソルガム	ピーナッツ	イネ	麦類	大豆	野菜類
グリホサート	○	○	○	○	○	○	○	○	○
グルホシネート (ビアラホス)	○	○		○	○	○	○	○	○
プロモキシニル			○						○
トリアジン系	○								
スルホニルウレア系	○		○					○	○
イミダゾリノン系	○	○					○		○
2,4-D			○						○
アリロキシフェノキシ・ シクロヘキサジオン系		○		○					
ブリーチング剤									(○)

表-4 日本における遺伝子組換え体除草剤耐性作物の開発状況

作物	除草剤	耐性機構など	開発段階(1997)	開発元
大豆	グリホサート	耐性作用点導入 (40-3-2)	農環研 一般圃場試験 食品・飼料の安全性確認	日本モンサント
トウモロコシ	グリホサート	耐性作用点導入及び 害虫抵抗性 (MON 802/809 832)	農環研 隔離圃場試験	日本モンサント
	グルホシネート	分解酵素導入 (T-14/25)	北農試 隔離圃場試験 飼料の安全性確認	ヘキストシェーリン グ・アグレボ
		分解酵素導入 (B16)	北農試 隔離圃場試験 飼料の安全性確認	デカルブ
		分解酵素及び害虫抵 抗性導入 (DBT418)	農環研 隔離圃場試験	東食・デカルブ
		分解酵素及び害虫抵 抗性導入 (CBH351)	北農試 隔離圃場試験	プラント・ジェネテ ィック・システムズ
ナタネ	グリホサート	耐性作用点導入 (GT73)	農環研 一般圃場試験 食品・飼料の安全性確認	日本モンサント
	グルホシネート	分解酵素導入 (HCN92)	北農試 一般圃場試験 食品・飼料の安全性確認	ヘキストシェーリン グ・アグレボ
		分解酵素導入 (T45)	北農試 一般圃場試験	ヘキストシェーリン グ・アグレボ
		分解酵素及び雄性不 稔導入 (PGS1)	北農試 一般圃場試験	プラント・ジェネテ ィック・システムズ
		分解酵素, 雄性不稔 及びその回復導入 (MS8RF3)	北農試 隔離圃場試験	プラント・ジェネテ ィック・システムズ
		分解酵素導入 (Wester-Oxy -235)	北農試 隔離圃場試験	ローヌプーラン油化 アグロ
ワタ	グリホサート	耐性作用点導入 (1445)	九農試 隔離圃場試験	日本モンサント
	プロモキシニル	分解酵素導入 (10109 など)	九農試 隔離圃場試験	日本モンサント

略記: 農環研(農業環境技術研究所), 北農試(北海道農業試験場), 九農試(九州農業試験場)。

一方、日本では、遺伝子組換え体作物全般で見ると、科学技術庁が管轄する①閉鎖系温室実験および②非閉鎖系温室試験の半数以上が、開発した試験データに基づく。農林水産省が管轄する③隔離圃場試験および④一般圃場試験は、全て日本で行っており、平成9年において、累積で49件（内21件が除草剤耐性）がすでに隔離圃場試験段階以上、その内28件（内6件が除草剤耐性）が一般圃場試験段階にある。また耐性作物の一部においては、厚生省管轄の食品安全性や農林水産省管轄の飼料安全性試験を既に実施しているものもある（表-4）。

4. 除草剤耐性作物利用場面におけるリスクとベネフィット

除草剤耐性作物だけでなく、全ての人間生活に要求されるのが、リスク&ベネフィットのバランス感覚である。しかし始めに述べたように、とりわけ農薬や遺伝子組換え体作物の話になると、ベネフィットの概念が欠如した議論が、マスコミや消費者の間でなされるケースが目につく。確かにこれらの新規技術は、経験年数が少ないために、安全性に対して自然派志向のように感覚的な認識を求めることは難しい。しかし「天然物」も含め、100%安全であることを証明することは、残念ながら現在の科学では不可能である。

一方、リスク&ベネフィットに挙げられる項目は生物学から社会学まで幅広い分野にまたがっているため、単純な相対比較はできない。従って自ずと賛成論者と反対論者の間で議論が平行線になりがちである。ここでは、それぞれに考えられる項目を列挙するにとどめる。

1) 除草剤耐性作物導入によるリスク

除草剤の過剰使用による問題点として、1)

収量・品質の低下、2) 系外（表面水・地下水）流出、3) 可食部への農薬の基準値以上の蓄積などが考えられる。実際のところ、作物に何も影響がないなら、使用者である農家は、心情的に効果の低下が起こらないように、多少なりと過剰散布する可能性があるが、使う量が増えれば、当然コストがかかるわけで、逆にその辺も含めしっかり啓蒙できれば、問題はほとんど解決できる。生物学的には、施用量に関わらず、

1) ソルガムにおけるセイバンモロコシ（*Sorghum halepense*）や大豆におけるツルマメなど、耐性遺伝子の雑草への拡散、2) 耐性作物の後作物栽培時の自然発生、3) 単剤の連年施用による除草剤抵抗性雑草の出現の加速化、4) 非標的生物へのマイナス影響（生物多様性への影響）が想定される。これらは、判定基準になる時間的・空間的スケールや質的問題（絶滅危急・危惧植物）、さらには除草剤やその耐性作物だけでそれらの原因を帰結できるのかなど、難しい問題が山積している。またいわゆる社会的容認（パブリックアクセプタンス、PA）の問題もある。これに関しても、宗教論から感覚論まで到底意見がかみ合いそうにない視点が混在している。

2) 除草剤耐性作物導入によるベネフィット

一方、ベネフィットといえば、除草剤利用の面からは、1) 前述したように、開発が難しく、多大の年数と投資を必要とする属間選択性除草剤の代替策、2) これまでほとんど不可能であった同種内雑草、例えばイネ栽培における野生稲の防除、3) いわゆるマイナー作物の効率的雑草管理手段、4) 同一薬剤の連年施用の回避による抵抗性雑草出現防止、さらには、5) 土壌残留性が強く、後作や地下水汚染の危険性が高いような薬剤やペーパードリフト害が懸念

される薬剤の代替策としても非常に有効と考えられる。また、21世紀に向けて危惧されている食糧問題の解決にとって最も大切な発展途上国における食糧の安定生産・供給のためには、一年でも早く、単位当たりには食物生産量を増大させる必要があり、塩類耐性なども含め、遺伝子組換え体作物の存在意義は大きい。

お わ り に

前述の食糧問題のような世界的課題だけでなく、日本においても、農業の大型化や農業就業者の高齢化・就業人口減少の傾向が続いている農業の社会的環境の中で、除草剤を有効利用することは決して否定できるものではない。一方、除草剤や遺伝子組換え作物は、他のあらゆる技術同様完璧ではないし、今後もそうなりえないだろう、ただ確かなことは、もう手の届くところまでできているこのような技術に対し、それぞれの分野の研究者が、完璧でないことを殊更に取り上げ、自分たちの知識の範囲内でただ危険性のみを訴える、Yes か No の議論にとどまっていけないということである。農林水産省でも、連携開発研究「植物の代謝系遺伝子を活用した新雑草防除技術の開発」を今年度（平成9年度から6年計画でスタートした。一つの目標に対し、異分野の研究者がお互いに協力しながら、科学的に想定できるマイナス要因を、予防的・治療的に改善し、プラス要因を高めてゆくのが目的である。このような既成分野にと

どまらないプラス志向の研究の発展が、科学と生活との架け橋となることを信じて止まない。

引 用 文 献

- 1) 石毛光雄(1991): 植調 25(6): 249-255.
- 2) 梅津憲治・大川秀郎(1994): 農業と環境から農薬を考える(その視点と選択)ソフトサイエンス社, 東京.
- 3) 桐明 彰ら(1995): 雑草研究 40(別): 154-155.
- 4) 小林央往ら(1983): 薬剤抵抗性, ソフトサイエンス社, 東京, 349-352.
- 5) 財団法人科学技術教育協会(1995): 生活の化学シリーズ33, 豊かな食生活(農薬の役割).
- 6) 農林水産省農林水産技術会議事務局(1997): 組換え農作物早わかりQ&A.
- 7) 久島 繁(1983): 薬剤抵抗性, ソフトサイエンス社, 東京, 383-403.
- 8) 真鍋忠久(1995): 関東雑草研究会報 6: 18-22.
- 9) 三沢典彦(1996): 植物の化学調節 31(2): 143-149.
- 10) 宮本純之(1993): 新しい農薬の科学, 廣川書店, 東京, 221-226.
- 11) 與語靖洋(1996): 植物防疫 50(5): 200-204.
- 12) Duke S. O. et al. (1996): Herbicide resistant crops, CRC press, USA pp. 420.
- 13) Powles S. B. et al. (1994): Herbicide resistance in plants, CRC press, USA, 353 pp.