

# 除草剤抵抗性およびその遺伝様式

京都大学大学院農学研究科 汪 光 熙

## 1. はじめに

化学的雑草防除はすでに現代農業生産の重要な部分になっており、全世界における除草剤の使用量、使用面積およびかかる費用はみな殺虫剤と殺菌剤の総和を超えている (Gressel, 1991)。大量の除草剤が頻繁に連用されることにより、除草剤抵抗性生物型雑草が出現してしまう。現在、除草剤抵抗性生物型雑草個体群が世界範囲で迅速に蔓延していることは、化学的防除を主体とする雑草の総合管理に大きな課題を提起している。

雑草は作物と直接に光、肥料および空間を争うだけでなく、病虫害などを伝播することもある。雑草は作物に大きな影響を与え、作物の収量や品質などに対して決定的に作用する。したがって、とくに19世紀末に、人間はすでに雑草防除をしようと試みた。人力的防除をすると同時に、化学的防除も試みた。最も成功した例としては、1942年の2,4-Dの出現と利用は近代の化学的防除に新紀元を切り開き始めたのである。2,4-Dを母体とした化合物を利用して一連の異なった種類の除草剤商品は相次いで開発され、雑草防除上において大きな役割を果たしてきた。特に20世紀の70年代以来、有機合成工業の迅速な発展に伴い、多学科間の相互浸透および農業生産の需要によって、除草剤工業の発展は促進され、高い防除効果を持ち、選択性が

強く、スペクトラムが広く、作用点が相対的に固定している除草剤は大量に絶えず現れてきた。除草剤の普及と高頻度の使用は農耕地の雑草害という問題を解決したが、たくさんの副作用が残された。たとえば、環境汚染問題、作物に残留して人間への影響など。また、除草剤は雑草個体群の発展・進化およびその抵抗性生物型の出現を誘導する働きも果たしている。

同じ除草剤または同じ作用性の除草剤を長期間にわたり連用した条件下においては、大量の感受性個体は防除され減少していくと同時に、一部の個体は除草剤抵抗性を獲得して突然変異体に発展してくる。このような抵抗性突然変異体に発展する速度は除草剤の選択圧に正の相関がある。通常、雑草の抵抗性突然変異体の出現頻度は $10^{-3} \sim 10^{-20}$ であるが、雑草や除草剤の種類によりその出現頻度が違う。たとえば、スルホニルウレア (Sulfonylurea) 系除草剤 (以下SU剤) 抵抗性突然変異体の出現頻度は約 $10^{-6} \sim 10^{-8}$ であるが、トリアジン系除草剤抵抗性は約 $10^{-10} \sim 10^{-20}$ である (Stannard, 1987)。突然変異体の形質は後代に遺伝することができるので、結局、抵抗性個体群が出現することになる。

本稿では、除草剤抵抗性およびその遺伝様式について紹介してみたい。

## 2. 術語と概念について

### (1) 感受性 (Susceptibility)

抵抗性と耐性に対する概念で、その生物型は除草剤の作用に耐えられず、除草剤によるダメージを受けて枯れていくことをさす。

### (2) 耐性 (Tolerance)

広義的にいうと、耐性と抵抗性はともに植物が除草剤に耐える能力をさすが、統一的な定義がないので、混同される場合が多い。耐性は、除草剤が使用される前、すでに植物体内に存在し先天的なもので、除草剤の影響を受けていない。耐性は植物のもともと持つ代謝作用の結果なので、除草剤に基因するものではない。

### (3) 抵抗性 (Resistance)

抵抗性は、雑草は耐性をもとに除草剤選択圧の作用により、ある程度まで発展してきた質的変異で、除草剤の連用を受けて生じたメカニズムの変異で、後天的なものである (Holt and Le-Baron, 1990)。抵抗性をもつ雑草は標準使用量の除草剤処理下でも通常どおりに生育できるが、耐性をもつ雑草ではある程度ダメージを受ける (Gressel, 1991)。抵抗性の出現は除草剤そのものが雑草の個体群を変えたことではなく、選択圧の淘汰または雑草個体群の中の耐性の低い個体が防除され、耐性の高い個体が残って、その高耐性の個体は遺伝的変異を起こして抵抗性生物型になり、しかも後代に遺伝できる現象にすぎない。

### (4) 中間型抵抗性 (Intermediate resistance)

オヒシバはジントロアニリン系除草剤に対する抵抗性が著しく異なっていると Vanghnらは1990年に報告した。トリフルラリンの処理区では、感受性生物型より100~1,000倍の抵抗性を示す個体があれば、50倍前後しか示さなかった個体もある。また、さらに研究したら、前者はジントロアニリン系のすべての除草剤に交叉抵

抗性を示すのに対して、後者はジントロアニリン系のある種類の除草剤に抵抗性を示すが、同系のほかの種類の除草剤には感受性であることがVanghnら (1990) の研究結果からわかった。

このような抵抗性と感受性の中間に位する生物型は中間型抵抗性という。

### (5) 交叉抵抗性 (Cross-resistance)

1) 正の交叉抵抗性：雑草がある除草剤に対して抵抗性が生じたと同時に、その除草剤と類似な化学構造と作用性をもつ別の除草剤にも抵抗性を示すことである。たとえば、SU剤抵抗性生物型ミズアオイ (Wang *et al.*, 1997) とアゼトウガラシ (Itoh *et al.*, 1999) はベンスルフロンメチルに抵抗性を示すだけでなく、ほかのSU剤にも抵抗性を呈している。

2) 負の交叉抵抗性：雑草がある除草剤に対して抵抗性が生じたと同時に、反対にその除草剤と類似な化学構造と作用性をもつ別の除草剤または作用性が違うほかの除草剤に対して感受性が上がったことを指す。たとえば、パラコートとジクワットに交叉抵抗性を示す生物型はバサグランやグリホサートなどに対する感受性程度が増強した。また、アトラジンの抵抗性生物型 *Amaranthus hybridus* L. はアンチノンニン (DNOC) への感受性が強くなった。さらにアトラジン抵抗性のシロザはバサグランへの感受性も上がった。

### (6) 複合抵抗性 (Multiple-resistance)

1種類の雑草は同時に3種類以上の化学構造上で関係がなく異なった作用性をもつ除草剤に対して全部抵抗性を示すことである。例えば、シロザがブルモキシニル、chloroluronおよびダイムロンに対する抵抗性はそうである。Moss (1987) は *Alopecurus* sp. の個体群を調査して、この雑草はArelon, Afesin, Clarosan, トリフ

ルラリン、シマジンなど多数の除草剤に対して全部抵抗性を示し、典型的な複合抵抗性生物型個体群であることが明らかになった。

#### (7) 選択圧 (Selection pressure)

除草剤は耐性生物型と感受性生物型に対してそれぞれ異なる選択性を持つ。長期間にわたりある1種類の除草剤を連用して、この除草剤はだんだん雑草個体群の遺伝的組成に影響を及ぼす能力をもつようになる。これは除草剤がある雑草に対する選択圧であるといわれている。選択圧は抵抗性生物型を生ずる主要因の一つであり、選択圧が大きいほど抵抗性の出現が速くなる。

選択圧が大きくなる要因としては①活性の高い除草剤の連用およびシーズン内に数回も除草剤を処理すること、例えば、グリホサートやパラコートなど；②残効が長くかつ出芽前処理用の除草剤は大きな選択圧がある。SU剤はそうである。反対に残効が短くかつ出芽後処理用の除草剤の場合、選択圧は大いに下がる。

選択圧の数量化は非常に難しいことである。Clay (1989) は果樹園で年に1～2回ぐらいパラコートを処理するだけで、*Epilobium ciliatum* には抵抗性が出現するようになった。

どのように選択圧の強度を計算するかについては、学者たちは除草剤の防除効果、作用性、雑草生態学、遺伝学および抵抗性のメカニズムなどの角度から検討しており、正確に予測、数量的に除草剤の選択圧を測ることができるように努めている。

### 3. 除草剤抵抗性の出現に関する仮説

仮説1：雑草は長期間にわたる除草剤の選択圧により体内に抵抗性の遺伝子が生じ、しかもその遺伝子が後代に遺伝できる。したがって、

抵抗性遺伝子をもつ個体より除草剤抵抗性個体群が出現するということである。1種類の雑草はその個体群内において一定レベルの1個または数個の対立遺伝子が存在していて、1種類の除草剤に対して異なった反応を示す遺伝子を含めているので、この除草剤は当の雑草に対して1～数個の作用点をもつことになる。したがって、雑草がもつ、除草剤に抵抗性を生ずる遺伝子頻度は相対的である。1遺伝子優性の表現型の出現頻度は約 $10^{-8}$ ～ $10^{-9}$ であるが、1遺伝子劣性の表現型の出現頻度は約 $10^{-9}$ ～ $10^{-11}$ であると言われている。雑草は抵抗性遺伝子をもったら、その防除に必要な除草剤の致死量が大きくなるに伴って、抵抗性個体群の出現にも拍車をかける。

仮説2：自然界では植物の個体群にすでに抵抗性生物型が存在している。抵抗性個体が同じ雑草個体群において競争力が感受性個体よりずっと弱いため、抵抗性個体が個体群の中にわずかしかな存在しない。同一除草剤または作用性の同じ除草剤の連用により、感受性が防除され、残った抵抗性個体が同種類雑草からの生存競争がないので、迅速に抵抗性個体群となるという仮説である。

#### 仮説3：遺伝子の突然変異説

##### (1) ランダムな突然変異体の出現

雑草の抵抗性生物型の出現は雑草個体群の中に突然変異体が生じたからであるが、この突然変異体の出現はランダム的である。たとえば、トリアジン系除草剤に対する抵抗性。しかし、トリアジン系除草剤が使用される前、その抵抗性生物型がすでに存在していて、頻度は約 $10^{-6}$ である。全世界で数え切れない雑草種があるが、その数に対して、今まで抵抗性が出現した草種はわずかしかない。したがって、雑草の抵抗性

生物型の生態適応度はかなり低いといえるであろう。事実上、どの雑草でもいかなるところで抵抗性を生じるというわけではない。

フランスでは、トリアジン系除草剤がトウモロコシの畑に5年間使用されたあと、平方メートルあたり少なくとも100株の抵抗性生物型シロザがあった。もし抵抗性生物型が最初に出現した頻度と突然変異体の頻度( $10^{-6}$ )とほとんど同じとすれば、除草剤が使用された畑でシロザとしては1種類の抵抗性生物型しかない。Gasquez (1991)は抵抗性シロザの拡散速度を計算した。その結果としては、1株の抵抗性生物型シロザは5年目になって平均で103,000個の苗を作れたと思われる。しかし、周りへ拡散するとき、かなり不均一で、真ん中の密度は最も高く( $\geq 1,000$ 株/m<sup>2</sup>)、周りへ行くほどだんだん減少して( $\leq 1$ 株/m<sup>2</sup>)、拡散率が低い。5年後になってもこの生物型の拡散面積は1haを超えていなかった。このような拡散速度は抵抗性生物型が現在農耕地での分布をなかなか説明できない。フランスの2/3のトウモロコシの畑にはアトラジン除草剤が20年も使われているのに、いまだに抵抗性雑草が分布していない。これは、この仮説では説明できない。

以上のことより抵抗性生物型の出現はランダムではなく、特殊な遺伝子型とは密接な関係があると思われる。したがって、学者たちは次の仮説を提出した。

#### (2) 特殊な突然変異遺伝子型

シロザの抵抗性生物型の出現は種内のランダムな突然変異とは関係なく、反対に、特殊な遺伝子型が一定比例の突然変異体を生じ、これら突然変異体の後代が抵抗性を持つようになったからであると思われる。農耕地では、抵抗性突然変異体の出現は主に次のような要因によ

って決まる。①除草剤が使用される前、突然変異を起こす可能な感受性生物型の存在；②十分な量の間接型抵抗性生物型個体の存在。これらの個体は除草剤が施用された後でも生き残れる。③生き残った株は十分な種子を生産し、翌シーズンで抵抗性生物型個体を作れなければならない。以上の条件を全部満たしてこそ始めて抵抗性雑草を生じることができる。したがって、大勢の学者は、自然突然変異は、すでにいくつか特殊な感受性生物型個体が存在している個体群にしか出現しなく、しかも比例のわりに高い突然変異体を生じることができると考えられている。そのほかに多様性の高い個体群も突然変異体が出現しやすい。

したがって、もし雑草の個体群が多様性、変異性および高い突然変異頻度の特殊な遺伝子型を持っているならば、除草剤の選択圧が作用する条件下において、高濃度抵抗性の前兆をもつ低濃度抵抗性の表現型個体を生じることが可能である。これらの個体はわりに強い繁殖と拡散潜在力を持つので、このような個体群は相対的に抵抗性生物型雑草になりやすい。

#### 4. SU剤抵抗性ミズアオイの遺伝様式

抵抗性の遺伝様式は抵抗性出現のメカニズムや適応性の把握、さらに育種上のきわめて重要な基礎的項目であるが、残念ながらその機構が明らかにされた例は比較的少ない。抵抗性品種の開発という育種上の目的もあって栽培植物において研究が進んでいるようである(小林・植木, 1983)。

Jasieniuk *et al.* (1996)によれば、除草剤抵抗性のほとんどは核内遺伝子による。核内遺伝子には、主働遺伝子(Major genes)と微働遺伝子(Minor genes)に分けられるが、前者

は単独で作用し、効力が大きいものに対して、後者は共同で作用して、単独の場合、効力が小さい。もう一部の抵抗性は細胞質遺伝子によるものである。また、核と細胞質との相互作用による場合もある。細胞質抵抗性遺伝は次のような特徴がある。①正逆交雑した雑種 $F_1$ は感受性でも抵抗性でも母親の形質に偏る；②正交雑の $F_1$ と逆交雑の $F_1$ の抵抗性の表現は違う；③両親交雑後、その $F_1$ が自殖しても戻し交雑しても得られた子供の抵抗性は分離をしない；④特定の染色体上には相応の抵抗性遺伝子座が見つからない；⑤戻し交雑して母親の細胞核が置換された後でも母親の抵抗性または感受性の形質を示す。以上の遺伝様式に関する総説については、小林・植木(1983)とJasieniuk *et al.* (1996)が参考されたい。ここでは、ミズアオイにおけるSU剤抵抗性の遺伝様式を紹介してみたい。

SU剤は1980年代初頭に登場したアセト乳酸合成酵素 (ALS, acetolactate synthase) の阻害剤で、その投下有効成分量の低さおよび殺草スペクトラムの広さから幅広く使われてきている。日本では広葉雑草、カヤツリグサ科雑草全般の防除剤としてベンスルフロンメチル、ピラゾスルフロンエチル、イマゾスルフロンなどが水田の一発処理剤の混合母剤になっている (伊藤, 1996)。北海道でも1988年よりSU剤が使用され、その後使用面積が年々増え、そうした中1993年よりSU剤を連用した圃場の一部においてSU剤抵抗性生物型ミズアオイが出現するに至った (Wang *et al.*, 1997)。

除草剤抵抗性遺伝子は花粉の飛散や種子の散布によって拡散する場合があります (Yamaguchi *et al.*, 1996; 伊藤ら, 1997)、その動態の把握は雑草防除にとってきわめて重要である。以上のような見地から、汪ら (1998) はSU剤抵抗性ミ

ズアオイの遺伝様式を解明した上で、抵抗性と感受性のミズアオイ個体を用いた実験集団を用い、他殖によるSU剤抵抗性遺伝子の流動についても検討した。その遺伝様式の研究結果としては、感受性 (S) × 感受性 (S) の $F_1$ 個体はすべて感受性であったのに対して、抵抗性 (R) × 抵抗性 (R)、S × RおよびR × Sの $F_1$ 個体はすべて抵抗性で、抵抗性形質は完全優性であった。また、 $F_2$ 個体3:1 ( $0.3 < P < 0.5$ )、戻し交配個体は1:1 ( $0.90 < P < 0.99$ ) の分離比を示したことが明らかになった。

また、戸外実験集団では、セイヨウミツバチなど昆虫の訪花条件下において感受性個体由来するヘテロ (SR) の割合は10~65%となり、推定他殖率は10.4~67.7%であった。

除草剤抵抗性を含む集団の進化的ダイナミクスに関与する要因には、非生物学的要因 (除草剤の使用およびその有効性) と生物学的要因があり、汪ら (1998) の研究で取り扱う遺伝子流動は生物学的要因の一つである。この結果、ミズアオイの抵抗性形質は完全優性であり、他殖によって感受性集団に広がる可能性が高いことが示唆された。

一般に同質四倍体では相同染色体が4個ずつ存在し、それらが生殖細胞の形成にあたり、2個ずつ機会的に配分される。対立遺伝子をR-Sとすれば、体細胞の遺伝子型はRRSS、配偶子の遺伝子型はRR, RS, SSの3種類が1:4:1の割合に形成される。その自殖 ( $1RR+4RS+1SS$ )<sup>2</sup>によって次代にはRRRR, RRRS, RRSS, RSSS, SSSSの5種類の遺伝子型が1:8:18:8:1の比に生じ、抵抗性 (R) が完全優性の場合、表現型では35:1の分離比となる。しかし、ミズアオイは異種ゲノムよりなる異質 (二基) 四倍体で、その分離現象は二倍体の場合と同じであった。したがって、抵抗性

雑草が四倍体でかつその抵抗性が完全優性の場合、同質四倍体は異質四倍体より拡散のスピードがずっと速いと推察されている。

## 5. 除草剤抵抗性遺伝様式の研究手法

### (1) 交雑組み合わせの準備

#### 1) 雑の組み合わせと後代の処理

除草剤抵抗性遺伝を研究する基本方法は交雑の組み合わせを通じて、後代の抵抗性の表現を観察することにある。観察された抵抗性と感受性個体の数量分布を以って、メンデル遺伝の法則によって遺伝子の多少と作用を解析する。一般に $F_1$ と $F_2$ および $F_1$ と劣性親との戻し交配( $B_1$ )を観察しなければならない。また、 $F_2$ の異なった種類の個体が $F_3$ における表現を用いて検定する。したがって、このような研究を行うには、田んぼ、労力および時間がたくさん必要である。この実験を始めるときには気を付けなければならないのは、供試材料(親材料)は必ず純系のものである。そうしないと、研究の目的に達することはできない。

#### 2) 親の選択

これは交雑の組み合わせをするときに、最初に考えなければならないことである。交雑を行うときの親の選択は一般に2つの方法がある。方法1としてはいくつかの抵抗性系統(産地の由来が違うとか)を親の一方にする。3系統でも4系統でもいい。各系統の抵抗性を同じ数の感受性系統とそれぞれ交雑させる。方法2としては異なった抵抗性と感受性のいくつかの系統を相互に交雑させることである。例えば、5つの系統の相互交雑は10個の組み合わせで、7つの系統の場合は、21個の組み合わせで行ける。一般に逆交雑はしなくてもいいが、細胞質遺伝に関係する場合は、逆交雑は絶対に必要である。

### 3) 組み合わせを作る方法と数量

どの系統を親にするかおよび交雑の組み合わせ数などが決まったら、各組み合わせには少なくとも50粒の種子(すなわち $F_0$ )を用意しなければならない。もし両親とする系統間の開花期が合わない場合、播種期を調節する方法を取らなければならない。一方の親の播種を早めるかまたは遅らせるかによって、開花期が合うようにすることが必要である。また、一定期間おきに親の系統(特に父親)を何回も播種する方法もある。両親系統を育てる場所はできるだけ近いほうがいい。

### (2) 後代の処理および戻し交雑

上述で用意した $F_0$ 材料である50粒またはそれ以上の種子を全部播種して各組み合わせの $F_1$ 材料を得られるようにして、適当な時期に除草剤が処理された $F_1$ 植物を観察・分析することにより、その抵抗性の優劣性または中間程度に属するなどを説明できる。また、 $F_1$ を栽培して自殖させて $F_2$ の材料を入手できる。

翌年の $F_2$ の抵抗性と感受性の分離比の正確さを確保するために、代表性のある $F_1$ 個体を5~10株選んで、感受性の親と戻し交雑をして $B_1$ の種子を入手しなければならない。

### (3) 資料の整理と分析

雑草の抵抗性遺伝は一般にある除草剤に対してその抵抗性が1~3個の遺伝子によって制御されていると仮定して質的形質遺伝方法で分析することができる。まず、親系統(父親と母親)の抵抗性または感受性を確認する(これは親系統を選ぶときにすでに考え済みである)。次に $F_1$ 植物の抵抗性と感受性を確認して、その優性、劣性または不完全優性を把握する。これは $F_2$ 、 $F_3$ 、RとSの比例および戻し交雑後代の表現を分析するのに非常に重要である。

### 1) 1対遺伝子

F<sub>1</sub>植物が抵抗性を示す場合、または抵抗性が優性の場合、F<sub>2</sub>植物におけるRとSの比例は3:1になるはずである。そのF<sub>1</sub>植物が劣性親（一般に感受性の親を使う）と戻し交配する場合、そのB<sub>1</sub>におけるRとSの比例は1:1である。反対に、F<sub>1</sub>植物は感受性を示す、または抵抗性が劣性の場合、そのF<sub>2</sub>植物のRとSの比例は1:3になり、F<sub>1</sub>植物が劣性親（すなわち、抵抗性親）と戻し交配する場合、そのB<sub>1</sub>のRとSの比例も1:1である。抵抗性遺伝子が不完全優性の場合、そのF<sub>1</sub>は中程度の抵抗性または感受性を示す。F<sub>2</sub>は1高抵抗性:2中抵抗性:1感受性、または3感受性:1抵抗性であり、B<sub>1</sub>は1中抵抗性:1感受性、または1感受性:1抵抗性を示す。

### 2) 2対遺伝子

2対遺伝子でかつF<sub>1</sub>のとき抵抗性が優性であると仮定する場合、F<sub>2</sub>植物のRとSの比例は理論上で9:3:3:1になるはずであるが、実際に、遺伝子の独立遺伝または遺伝子間の相互作用およびF<sub>1</sub>の優劣性の表現の関係で、F<sub>2</sub>におけるRとSの比例はいろいろある。例えば、15:1, 1:15, 9:7, 7:9, 9:3:4, 9:6:1, 13:3, 3:13など。

### 3) 3対遺伝子

理論上で、両親が3対遺伝子を組み合わせる場合、そのF<sub>1</sub>は抵抗性における表現が各対遺伝子の優劣性の違いにより異なる。例えば、3対がみな優性を示す場合、F<sub>1</sub>は高抵抗性である。3対はみな劣性を示す場合、F<sub>1</sub>は感受性である。もしそのうち、2対が優勢、1対が劣性、または2対が劣性、1対が優性であれば、F<sub>1</sub>は依然として抵抗性に属する。でも抵抗性の程度はちょっと落ちる可能性がある。しかし、F<sub>2</sub>においてこれら遺伝子の優劣性の違いおよび遺伝子間の相互作用によって、そのRとSの比例はかなり複

雑な局面を迎える。そのうち、わりに簡単なRとSの比例は63:1, 37:27, 61:3または55:9がある。

また、量的形質による分析方法もあるが、ページ数の関係で別の機会で紹介させていただく。

### おわりに

除草剤遺伝様式に関する研究はさらに発展が期待される分野である。今後も多くの研究者たちにより研究が行われ、抵抗性出現のメカニズムの解明および除草剤抵抗性遺伝子変異体を用い、作物の遺伝子型を修飾することによる抵抗性品種の開発の迅速な発展が望まれる。

### 引用文献

- Clay, D. 1989. New developments in triazine and paraquat resistance and co-resistance in weed species in England. The 1989 Brighton Crop Protection Conference: WEEDS. 1:314-324.
- Gasquez, J. 1991. Mutation for triazine resistance within susceptible populations of *Chenopodium album* L., Herbicide Resistance in Weeds and Crops, Butterworth-Heinemann, Ltd.
- Holt, J. S. & LeBaron. 1990. Significance and Distribution of Herbicide Resistance. Weed Technology 6:615-620.
- 伊藤一幸. 1996. 除草剤抵抗性雑草の最近の話題と今後の展望. 研究ジャーナル. 19:37-43.
- 伊藤一幸・汪 光熙・内野 彰. 1997. 東北地域の水田を中心としたスルホニルウレア系除草剤を含む一発剤の連用によるアゼナ類の不効問題. 雑草研究. 42 (別号). 12-13.
- Itoh, K., G.-X. Wang and S. Ohba. 1999. Su-

- lfonylurea resistance in *Lindernia micrantha*, an annual paddy weed in Japan. *Weed Research* 39:413-423.
- 小林央往・植木邦和. 1983. 除草剤抵抗性の遺伝・育種とその生態的側面. 深見順一ら(編集) 薬剤抵抗性—新しい農薬開発と総合防除の指針—. pp.342-361.
- Jasieniuk, M., A. L. Brule and I. N. Morrison. 1996. The Evolution and Genetics of Herbicide Resistance in Weeds. *Weed Science*. 44:176-193.
- Moss, S. R. 1987. Herbicide resistance in black-grass (*Alopecurus myosuroides*). The 1987 Brighton Crop Protection Conference: WEEDS. 3:879-886.
- Stannard, M. E. 1987. "Weed Control in Alfalfa (*Medicago sativa* L.) Grown for Seed." M.S. Thesis, Montana State University, Bozeman, MT.
- Vaughn, K. C., M. A. Vaughan and B. J. Gossett. 1990. A biotype of Goosegrass (*Eleusine-indica*) With an Intermediate Level of Dinuroaniline Herbicide Resistance. *Weed Technology*. 4:157-162.
- Wang, G.-X., H. Kohara and K. Itoh. 1997. Sulfonylurea Resistance in a Biotype of *Monochoria korsakowii*, an Annual Paddy Weed in Japan. The 1997 Brighton Crop Protection Conference: WEEDS. 1:311-318.
- 汪 光熙・渡邊寛明・内野 彰. 1998. ミズアオイの実験集団における他殖によるスルホニルウレア系除草剤抵抗性遺伝子の流動. 雑草研究. 43 (別号). 42-43.
- Yamaguchi, H., S. Nakai and H. Watanabe. 1996. Diffusion of Paraquat Resistant Gene by Pollen Flow in the Natural and Designed Populations of *Erigeron philadelphicus* L. *Weed Research, Japan*. 41:189-196.

## — 防除指導手帳 —

企画・編集／JA全農肥料農薬部  
B6判(ポケット判) 350頁 3,500円(税込)

主要作物(稲、麦、豆類、芋類、野菜、果樹)の病気・害虫・雑草をカラー写真で掲載し、病徴と診断。害虫の形態・生態と被害、雑草の形態及び防除のポイントと適用薬剤を解説。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6  
Tel.03-3833-1821 Fax.03-3833-1665