

カロテノイド生合成阻害剤の作用性と開発

株式会社 エス・ディー・エス バイオテック つくば研究所 関野景介

1. はじめに

除草剤開発の歴史の中では、高い安全性の付与、投下薬量の低減化、雑草種の変遷等に対応して、それぞれの時代の要望に応えるように新剤が上市されてきた。

近年、日本でもアセトラクテートシンテース (ALS) 阻害剤の一つであるスルホニルウレア系除草剤 (SU剤) に抵抗性を示す水田雑草の出現が各地で報告され、水稻作の雑草防除における大きな問題の一つとなっている (Itoh and Uchino 2002)。

これに対して、阻害作用の異なる白化型除草剤 (Bleaching herbicide) が注目されてきており、1980年のピラゾレート上市から約20年後、殺草スペクトラムを大幅に変え、薬量も1/10以上の低薬量化を可能としたベンゾビシクロンの登場により、各社より白化活性を有すると推測される新規化合物が特許等で続々と報告され、白化型除草剤ブームが再燃しつつある。

白化型除草剤は、感受性雑草に対して明瞭な白化症状を示し、枯死させる特性を有し、主に光合成色素のカロテノイド生合成に作用し、その含量を低下させることが作用発現の引き金となっている。

カロテノイド色素は、光合成の補助色素としての役割を担うだけでなく、抗酸化剤として励起クロロフィルや活性酸素による光酸化的障害

から組織や細胞を保護するという重要な機能を担っている (三沢 1996, Böger 1996)。また、それ自体が葉緑体のチラコイド膜の安定化に役立っている (Havaux 1998)。さらには、植物ホルモンのアブシジン酸生合成の前駆体としても知られている (瀬尾ら 1999, 平井 2001)。

このように植物の生命活動に重要な役割を担うカロテノイドの生合成をターゲットにした除草剤には、カロテノイド生合成を直接阻害するタイプと間接的に阻害するタイプがある。

前者は、カロテノイド生合成系のフィトエン以降の不飽和化反応に直接作用する除草剤であり、主にフィトエンから ζ -カロテンへの反応を触媒するフィトエンデサチュレース (PDS) 阻害剤のノルフルラゾン、ジフルフェニカンを始めとした7種の除草剤が麦類、ワタ用除草剤として上市されている。

一方でプラストキノンの生合成を阻害する除草剤もまた、カロテノイド色素を減少させる白化型除草剤であることが、近年の研究により明らかになってきた。

これらは、プラストキノン生合成経路上の *p*-ヒドロキシフェニルピルビン酸ジオキシゲナーゼ (HPPD) の阻害剤であり、HPPD (*p*-hydroxyphenylpyruvate: oxygen oxidoreductase, hydroxylating, decarboxylating, EC 1.13.11.27, EC 1.14.2.2) は、*p*-ヒドロキシフェニル

表-1 HPPD阻害剤

Chemical family	Common name	Chemical structure	HPPD inhibitor	Launch	Crops Dose (g/ha)	Appl. timing Target weed	Company	Patent No.
Triketones	Sulcotrione			1991	Maize Sugar cane 200-300	Pre, Post B/G	Bayer CS (Syngenta) (Zeneca) (ICI)	EP0137963 (1985)
	Mesotrione			2001	Maize 100-225 (Pre) 70-150 (Post)	Pre, Post B/G	Syngenta (Zeneca)	EP0186118 (1986)
Isoxazoles	Isoxaflutole			1996	Maize Sugar cane 75-140	Ppi, Pre B/G	Bayer CS (Aventis) (RP)	EP0527036 (1993)
Pyrazol(y)nate				1980	Rice 3000	Pre, E. post B/G/S	Sankyo	JP50126830 (1975)
	Pyrazoxyfen			1985	Rice 3000	Pre, E. post B/G/S	Ishihara	JP5470269 (1979)
	Benzofenap			1987	Rice 2400	Pre, E. post B	Bayer CS (Aventis) (RP Yuka) (M-Yuka)	JP5772903 (1982)
BOD	Benzobicyclon			2001	Rice 200-300	Pre, E. post S/G/B	SDS	JP0625144 (1994)
Triketones	AVH-301			?	Rice 300	Pre, E. post S/G/B	Bayer CS (Aventis)	DE19846792 (WO0021924) (1998)

Ppi: pre-plant incorporated, Pre: pre-emergence, E. post: early post-emergence, Post: post-emergence

B: broad-leaved weeds, G: grass weeds, S: sedge weeds

Bayer CS: Bayer CropScience, ICI: Imperial Chemical Ind., Aventis: Aventis CropScience, RP: Rhône-Poulenc, RP Yuka: RP Yuka Agro K.K.,

M-Yuka: Mitsubishi Petrochemical Co., SDS: SDS Biotech K.K.

ピルビン酸 (HPP) からホモゲンチジン酸 (HGA) への反応を触媒する酵素である (Forbes and Hamilton 1994)。

今回は、後者のHPPDを阻害する白化型除草剤に関して解説する。

2. HPPD阻害剤

HPPD阻害型除草剤には、化学構造別にトリケトン (シクロヘキサンジオン) 系、イソキサゾール系、ピラゾール (ピラズロン) 系の3系統があり、さらに狭義にはビスクロオクタン (BOD) 系を加えた4系統に7種類の除草剤が上市されている。

このうち、トリケトン系、イソキサゾール系

除草剤は、トウモロコシ、サトウキビ用除草剤として、ピラゾール系、ビスクロオクタン系除草剤は、水稲用除草剤としての適用を有している (表-1)。

2.1 トリケトン系

スルコトリオン (Galleon®, Mikado®) は、Stauffer Chemicalにより見出された化合物であり (Michaely and Kraatz 1985), トウモロコシ、サトウキビ用除草剤として、200~300 g ai/haの薬量で、広葉、エノコログサ類を除く禾本科雑草に対し、茎葉処理、土壌処理活性を有している。さらに、Syngentaは、より低薬量で効果を示すメソトリオン (Callisto®) をト

ウモロコシ用の土壌処理、茎葉処理剤として2001年に市場に投入した。メソトリオンは、オナモミ、イチビ、ブタクサ、シロザ、イヌビユ、タデ類といった広葉雑草の他、数種の禾本科雑草に効果を示す (Glynnら 2001)。

2.2 イソキサゾール系

イソキサフルトール (Balance[®], Merlin[®]) は、Rhône-Poulenc (現 Bayer CropScience) により見出された化合物であり (Littleら 1993), トウモロコシ、サトウキビ用除草剤として75～140 g ai/haの薬量で、オナモミ、ヒルガオ科を除く広葉および禾本科雑草に対し、土壌処理活性を有している (Luscombe and Pallett 1996, Pallettら 1997, 2001)。イソキサフルトールは、植物、土壌中でイソキサゾール環が開環したdiketonitrile (DKN)体となり、これが酵素阻害上の活性本体とされる (Pallettら 1998)。

2.3 ピラゾール系

ピラズレート (サンバード[®]) は、三共[®] (現 三共アグロ[®]) により見出された化合物であり (此常 1975), 水稲用除草剤として1980年に上市され、3000 g ai/haの薬量で、水田一年生雑草及び多年生のウリカワ、オモダカに対して高い除草効果を有し、画期的な一発処理剤への開発の基盤を築いた化合物である (石田ら 1984)。ピラズレートの酵素阻害上の活性本体は、トシル基が脱離した加水分解体のDTP (Des Tosyl Pyrazolate)である。

ピラゾキシフェン (パイサー[®]) は、石原産業[®] (現 石原バイオサイエンス[®]) により見出された水稲用除草剤であり (西山ら 1979), ピラゾール環5位の置換基をトシル基からフェナシル基に変換することにより、ピラズレート

と構造の差別化を図っている。この変換により、多年生雑草に対する活性の向上と殺草スペクトラムの拡大が図られたとしている (Kimura 1984)。1985年に上市され、3000 g ai/haの薬量で使用される。ピラゾキシフェンもまた、フェナシル基が脱離した加水分解体 (DTP) が酵素阻害上の活性本体と推定される。

ベンゾフェナップ (ユカワイド[®]) は、三菱油化[®] (現 Bayer CropScience) により見出された化合物であり (紺野ら 1982), 前2剤同様に水稲用除草剤としての適用を有し、1987年に上市された。ベンゾイル部の3位にメチル基を導入することにより広葉雑草への除草活性が增强され、1200～2400 g ai/haの薬量で水田一年生あるいは多年生雑草に高い除草活性を有した反面、タイヌビエ、イヌホタルイ、ミズガヤツリに対する効果は低下した (池田ら 1986)。ベンゾフェナップもまた、ピラゾール環5位の4-メチルフェナシル基が脱離したベンゾフェナップOH体が酵素阻害上の活性本体と推定される。

2.4 ビシクロオクタン系

ベンゾビシクロン (ショウエース[®]) は、[®] エス・ディー・エス バイオテックにより見出された化合物であり (小松原ら 1994), ピラゾール系以外のHPPD阻害剤としては水稲への適用を有した初の除草剤として2001年に上市された。

特徴的なbicyclic環を有することで、トリケトン系に比べ水田適用に必須なイネー雑草間の選択性の向上と効果持続性面での安定化傾向が認められ、さらにはチオフェニル基の導入により、選択性の飛躍的増大、残効性の付与、水溶解度の低下と土壌中での下方移行性の改善が図られた (小松原・山田 2002)。

ベンゾビシクロンは、200～300 g ai/haの薬

量で、水田一年生雑草から多年生雑草に対し、幅広い殺草スペクトラムを示し、ピラゾール系除草剤に比べてウリカワに対する除草効果は低下したが、イヌホタルイ、ミズガヤツリに対する効果は著しく増大した（関野ら 2002a）。

また、近年、水田の難防除雑草として問題となってきたイボクサや多年生イネ科雑草のアシカキ、エゾノサヤヌカグサ、ハイコヌカグサに対して、極めて高い除草効果が確認されている（関野ら 2002b, 2002c, 森田 2002）。このアシカキに対しては、同じ作用性のピラゾール系除草剤が全く効果を示さないことから、化合物構造の違いにより、殺草スペクトラムに大きな差異を生じさせた点に関しては非常に興味深い。ベンゾビスクロンの酵素阻害上の活性本体は、植物中、水田環境中でチオフェニル基の脱離した加水分解体である（関野ら 2001）。

2.5 新規化合物

既存の上記系統を基本構造とした構造変換が多くの特許等で公開されてきている。これらに関しては、関野（2002）の総説を参照されたい。

一方、Aventis（現 Bayer CropScience）が水稻用除草剤として2001年より開発を開始したAVH-301も白化作用を示し、300 g ai/haの薬量でノビエの2.5葉期まで、一年生雑草から多年生雑草までの幅広い殺草スペクトラムを有すると報告されており（直原 2001）、これもHPPD阻害剤と推測される。

3. 作用機作

3.1 発見の経緯

HPPDを阻害する除草剤は、1980年にピラズレートが初めて登場したが、除草剤のターゲットとしてHPPDが認識されたのは、それから10年以上

経った1993年であり、スルコトリオンによって始めて明らかにされた（Schulzら 1993）。

それまでの間、ピラズレートの活性本体のDTPは、Mg-プロトポルフィリンからの Mg^{2+} の脱離によるプロトクロロフィライド生合成の阻害であるとされ（Kawakuboら 1979）、類似構造のピラゾキシフェンやベンゾフェナップも同様の作用機作をとるものとされてきた。

また、スルコトリオンにおいても阻害部位が明らかになるまで、クロロフィル生合成系への直接の阻害が示唆された（Nandihalli and Bhowmik 1992）が、PDS阻害剤のノルフルラゾンと同様にフィトエンの蓄積が認められたことから、PDS阻害剤とも考えられていた（Mayonadeら 1989）。さらには、PDSを直接阻害しないことが明らかとなり、何らかの構造変換により活性化を受けるのではないかと推測された（Sandmannら 1990）。しかしながら、PDS阻害剤とは異なり、白化症状が新出葉に顕著に発現するといった相違点も指摘されていた（Mayonadeら 1989）。

1992年になり、Lindstedtら（1992）は、スルコトリオンと類似の構造を有するNTBC（2-(2-Nitro-4-trifluoromethylbenzoyl)cyclohexane-1,3-dione）が動物型のHPPDを阻害し、有害なフマリルアセト酢酸の蓄積を防ぐことにより、遺伝性高チロシン血症1型（フマリルアセト酢酸分解酵素欠損症, hereditary tyrosinemia type I）の治療薬として有望であると報告し、1993年以降には、スルコトリオンが植物のHPPDを阻害することが明らかとなった（Schulzら 1993, Prisbyllaら 1993, Secor 1994）。

イソキサフルトールに関してもイソキサゾール環の開環体（DKN）が、HPPDを阻害することが明らかとなっている（Luscombe and Pallett

1996, Pallett 1997, Garcia 1997).

ベンゾビシクロンにおいても雑草に対して明瞭な白化症状を引き起こし、濃度に依存したクロロフィル、カロテノイド含量の低下とフィトエンの蓄積が認められたが、直接のPDS阻害活性は認められなかった。一方で、ウキクサを用いた白化回復試験において、ホモゲンチジン酸を添加した場合のみにおいて白化症状が発現しなかったことから、HPPDの阻害が強く示唆されたが、ベンゾビシクロン自体には阻害活性が認められず、加水分解体に植物型HPPDの阻害活性が認められた(関野ら 2001)。

また、ピブゾレートも加水分解体のDTPがHPPDを阻害することが明らかとなり、 Mg^{2+} の脱離作用は植物体中ではほとんど起こらないとされた(Matsumotoら 2002)。

3.2 プラストキノン生合成系とカロテノイド生合成系のリンク

HPPDの阻害と白化との関連性、とりわけフィトエンの蓄積のメカニズム解明に関しては、HPPD阻害剤の作用機作解明にとって最も重要なブラックボックスであった。

HPPDの阻害が白化型除草剤のターゲットとして認識される以前，Mayerら（1990）は，スイセン有色体の膜画分の酵素（PDS）が嫌気条件下で酸化体の代替キノン類（DBMIB，Duroquinone）により，フィトエンから γ -カロテンまでの反応を進行させると報告していた。

さらに、HPPDが欠損したシロイヌナズナのア
ルビノ変異体 (*pds1*) にホモゲンチジン酸を添
加することで正常に生育し、緑藻 *Scenedesmus*
obliquus のトコフェロール生合成系の欠損変異
体がトコフェロールなしでもカロテノイドの生
合成が可能であったことから、プラストキノン
がカロテノイド生合成に必須であることが
示された (Norrisら 1995)。

また、コファクターとしてNADPを添加してお

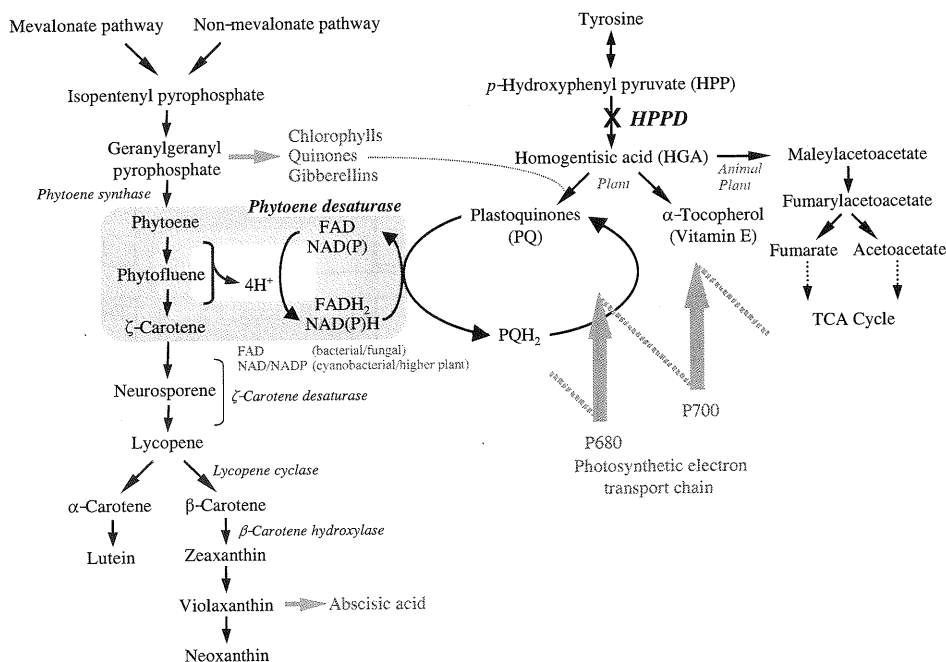


図-1 カロテノイド／プラストキノン生合成経路とそのリンク

いたニンジンのミクロゾーム画分にプラストキノンを添加することにより、PDSの活性が3倍に上昇し、 α -トコフェロールの添加では、ほとんどPDS活性に差がでなかったことが報告されている (Pallettら 1998)。

カロテノイド生合成経路上のPDSは、コファクターとしてFAD (バクテリア・菌)、NAD/NADP (ランソウ・高等植物) を要求し、不飽和化反応において放出される電子と H^+ をこれらに受け渡している (Fraserら 1992, Nievelesteinら 1995, Schneiderら 1997, Breitenbachら 2001)。プラストキノンは、これら還元型コファクターの電子受容体として作用していると考えられ、HPPDの阻害によるプラストキノンの欠乏は、結果として間接的にPDS作用を阻害し、フィトエンを蓄積させると考えられる (図-1)。

3.3 殺草メカニズム

阻害剤が除草剤となり得るためには、一次作用点の阻害から雑草を枯死させるための、さらなる致死的な二次作用を引き起こす必要がある

と考えられている。

ベンゾビシクロンにおいても目に見える作用性として顕著なのは、白化症状であるが、これが進行するとネクロシス症状や生育抑制症状を誘発し、雑草を枯死させることが観察される。このような二次作用には、以下の作用の関与が考えられる (図-2)。

HPPDの阻害は、プラストキノン含量の低下を引き起こし、PDSの不飽和化反応を阻害し、カロテノイドの減少、葉緑体の発達停止を導き、目に見える薬剤反応である白化症状を引き起こす。また、プラストキノン含量の低下は、光合成電子伝達系にも影響を及ぼすことが推測され、雑草に対し生育抑制症状を引き起こすことが考えられる。

プラストキノン生合成系のもう一つの産物であるトコフェロールは、カロテノイドと並びフリーラジカルの消去剤として作用するため (Grusak 1999)、トコフェロールの減少はLipid per-oxidationを引き起こし、これは雑草に対しネクロシス症状を発現させる。また、トコフェ

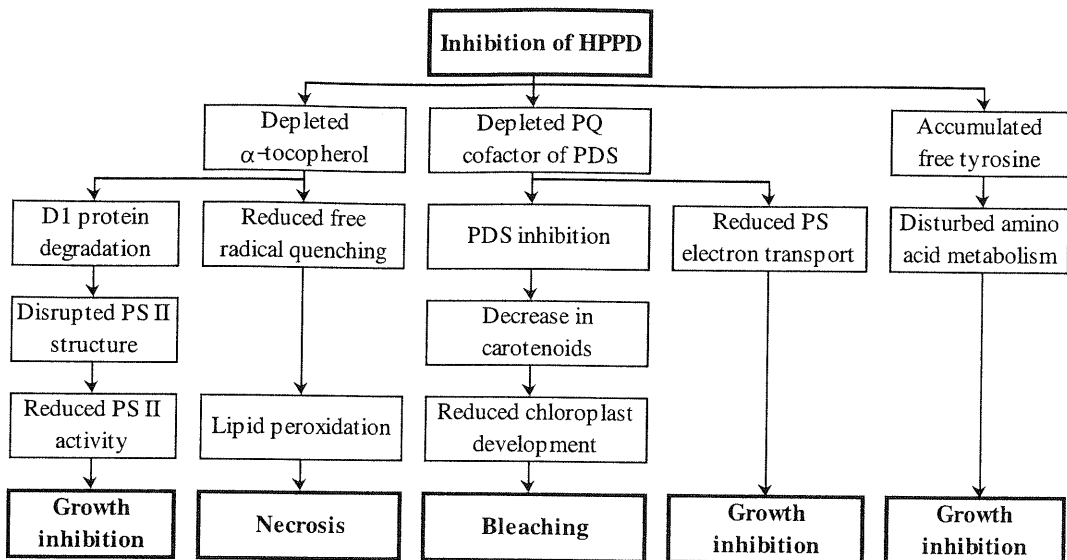


図-2 HPPD阻害に起因する二次作用と葉徴 (Coleら 2000より改変)

ロールは、光合成系II (PS II) の反応中心であるD1タンパクのdegradationを防止し、PS IIの構造と機能を維持していると考えられている (Trebst2002) ため、この減少は雑草の光合成能力の低下を引き起こすと考えられる。さらには、遊離のクロシン含量の増加に伴う、アミノ酸代謝バランスの攪乱による生育抑制を引き起こすことも考えられる。

HPPD阻害剤は、このような作用を複合的に発現させ、雑草を枯死させると考えられ、HPPDは、致死的な二次作用を多く誘発できる除草剤のターゲットとして極めて有効であると考えられている (Coleら 2000)。

4. ベンゾビスクロンの作用特性と開発

ベンゾビスクロンは、1992年に合成され、1994年から(財)日本植物調節剤研究協会における公的試験に供試された。

前述したように、ベンゾビスクロンは幅広い殺草スペクトラムを有しつつ、特にカヤツリグサ科のイヌホタルイに卓効を示す剤として認識されていたが、当時、高性能な新規ノビエ剤が次々と登場し、イヌホタルイにも抑草作用を示すSU剤が大勢を占めるといった水稻用除草剤市場の中で、高葉齢個体や越冬株のイヌホタルイに枯殺効果が見られ、かつ、除草効果が極めて長期間持続するのは新鮮であった。

ベンゾビスクロンの殺草特性としては、「ついこの間までは白化して残草していたのに、しばらくしてみると完全に枯殺していた」という報告が多いように、殺草速度は比較的遅効的である。元来、本系統の除草剤には雑草の生育を抑制するいわゆる抑草作用は比較的弱く、特にベンゾビスクロンのように化学的徐放化特性を有する剤ではその傾向が顕著になる。

これら系統の除草剤は、処理後に進展してくる葉に明瞭な白化症状を示し枯殺する殺草特性からも明らかのように、除草効果は雑草の生育速度に応じて進展するため、雑草の生育速度が低下するような低温条件等では遅効的な特性がより顕著になる場合がある。

しかしながら、処理後日数ではなく、雑草の生育ステージ (無処理) と処理区の除草効果の間には、温度間差は認められず、温度に関わらず、無処理区の雑草 (イヌホタルイ) が一定の葉齢に達した時に処理区の除草効果が極大となることが認められた (関野ら 2002a)。

このような特性面から、速効性を付与する観点とさらには、処理適期を拡大し、総合的な雑草防除を図るといった観点からベンゾビスクロンは開発当初より混合剤としての検討が進められた。

混合相手剤の殺草特性がいわゆるパンチ力のある剤や、雑草の生育を止める抑草剤である場合、処理後1～2週間は相手剤の効果にカバーされ、白化症状が認められない場合があるが、相手剤の残効が切れかけた時の混剤化効果は極大となる。この特性は、ベンゾビスクロンの残効性がイヌホタルイに対し6～8週間持続する長期持続性を有することからも明らかである (関野ら 2002a)。また、混剤化におけるシナジスト効果はこのような残効面だけではなく、処理適期幅の拡大や混合相手剤の薬量の低減化などにも見ることができる。

ベンゾビスクロンの開発も中盤に差し掛かった頃、SU剤に抵抗性を獲得した雑草が各地で報告されるようになってきた。この問題は、生産分野では極めて重大な問題となっているが、作用点の異なるベンゾビスクロンにとっては、抵

抗性対策剤としても、その有効性が認知される結果となった。

これまで、数種の抵抗性対策剤が報告、上市されているが、殺草スペクトラムの偏りや残効が短い、雑草の発生深度に左右されるといった問題を抱え、数種剤の組み合わせが必要と考えられるが、ベンゾビシクロンはこのような問題を1剤で対応可能とした初めての除草剤であり、抵抗性雑草に対する脅威を低減化させた。

さらに、近年、水田内での発生あるいは水田畦畔から侵入してくる難防除雑草として一部の水田で問題となってきたイボクサや多年生イネ科雑草のアシカキ、エゾノサヤヌカグサ、ハイコヌカグサに対しても有効な防除手段となることが認められてきた(関野ら 2002b, 2002c, 森田 2002)。

特に、これまで有効な防除手段のなかったアシカキに対しては、幅広い処理時期で極大の効果を示し、除草効果を示す初めての水稻用除草剤として、より広い適用範囲の拡大を目指している。

この多年生イネ科雑草に対する殺草スペクトラムは、キシュウスズメノヒエに対して除草効果を示すシハロホップブチルと相反する面も認められており、多年生イネ科雑草全般にも除草

効果を示す剤の位置づけでSB-551粒剤(シハロホップブチル/ベンゾビシクロン/MCPB)を開発中である(表-2)。

5. おわりに

カロテノイド生合成系の上流にあたるイソペンテニルピロリン酸からグラニルグラニルピロリン酸に至るテルペノイド生合成系は、クロロフィルのフィトール部やキノン類の側鎖となるノナプレノイドを供給する重要な経路であるが、その産物のプラストキノンは再び、カロテノイド生合成系と密接にリンクすることが阻害剤の作用機作研究から明らかとなった(図-1)。

HPPD阻害剤が有効な除草剤となり得たのも、このプラストキノンのカロテノイド生合成系のリンクによるものと考えられる。既存のHPPD阻害型除草剤は、わずか7種であるが、特許動向を見ても、今後増加する傾向が伺える。また、酵素の結晶構造が明らかになった(Serreら 1999)ことで、反応中心の立体構造を用いた化合物の分子モデリングが加速し、これまでの必須構造型理論とは異なる化合物群の登場の可能性も秘めている。

さらに、ベンゾビシクロンは、bicyclic環とマスキング構造の組み合わせの有効性を明らかにすることにより、水稻用除草剤としての適用

性を図った。この構造は、選択性付与のためだけに必要な付加構造ではなく、よりポジティブに物性面(水溶解度、土壌吸着性)、薬剤動態面(下方移行性)、活性面

表-2 多年生イネ科雑草に対するベンゾビシクロンとシハロホップブチルの殺草特性

Herbicides	Leersia		Paspalum
	<i>L. japonica</i>	<i>L. oryzoides</i>	<i>P. distichum</i>
Benzobicyclon (SB-500)	○	○	×
Cyhalofop-butyl (DEH-112)	×	×	○
SB-551 GR (DEH-112 / SB-500 / MCPB)	○	○	○

L. japonica: アシカキ, *L. oryzoides*: エゾノサヤヌカグサ, *P. distichum*: キシュウスズメノヒエ, SB-551 GR: SB-551 1キロ粒剤, ○: 除草効果極大, ×: 除草効果なし

(残効性)の改善を図り、水溶解度は スルコトリオンに比べ約1/3000に、下方移行性も1/7以下に低下させることにより、水田内に安定化した薬剤処理層を形成するために働いている。

今後も、このベンゾピシクロンの特長を生かし、現場ニーズに応じた混合剤の開発、防除方法の提案を行い、農業生産分野に貢献していきたいと考えている。

文 献

- 池田芳・菅谷清志・郷敦・紺野和彦 (1986) 植物の化学調節 21: 153-163.
- 石田三雄・松井孝司・矢内利明・川久保克彦・本間豊邦・矢沢欽次・中川昌之・奥平洋巳 (1984) 三共研年報 36: 44-92.
- 此常卓男 (1975) 公開特許公報, 特開昭50-126830.
- 小松原憲一・佐藤正・三上憲治・山田祐司・佐藤麻紀子 (1994) 公開特許公報, 特開平6-25144.
- 小松原憲一・山田祐司 (2002) 日本農薬学会第27回大会講演要旨集, p. 61.
- 紺野和彦・郷敦・三好和仁・池田芳 (1982) 公開特許公報, 特開昭57-72903.
- 直原一男 (2001) 平成13年度水稲作関係除草剤委託試験申請書綴, 日本植物調節剤研究協会, 東京.
- 瀬尾光範・赤羽修一・小柴共一 (1999) 植物の化学調節 34: 47-54.
- 関野景介・王敬銘・中野雄司・中原志郎・浅見忠男・小柳弘・山田祐司・吉田茂男 (2001) 日本農薬学会第26回大会講演要旨集, p. 97.
- 関野景介・小柳弘・生田英二・藤田昭彦・佐藤正・山田祐司 (2002a) 日本雑草学会第41回講演要旨集, pp. 18-19.
- 関野景介・小柳弘・山田祐司 (2002b) 日本雑草学会第41回講演要旨集, pp. 20-21.
- 関野景介・小柳弘・生田英二・山田祐司 (2002c) 植物化学調節学会第37回大会研究発表記録集, pp. 117-118.
- 関野景介 (2002) 植物の生長調節 37: 146-155.
- 西山隆三・木村史雄・芳賀隆弘・坂下信行・西川哲治 (1979) 公開特許公報, 特開昭54-70269.
- 平井伸博 (2001) 植物の生長調節 36: 35-46.
- 三沢典彦 (1996) 植物の化学調節 31: 143-149.
- 森田弘彦 (2002) 日本雑草学会第41回講演要旨集, pp. 32-33.
- Böger, P (1996) *J Pesticide Sci* 21: 473-478.
- Breitenbach, J, Zhu, C and Sandmann, G (2001) *J Agric Food Chem* 49: 5270-5272.
- Cole, D, Pallett, K and Rodgers, M (2000) *Pesticide Outlook*, December: 223-229.
- Forbes, BJR and Hamilton, GA (1994) *Bioorg Chem* 22: 343-361.
- Fraser, PD, Misawa, N, Linden, H, Yamano, S, Kobayashi, K and Sandmann, G (1992) *J Biol Chem* 267: 19891-19895.
- Garcia, I, Rodgers, M, Lenne, C, Rolland, A, Sailland, A and Matringe, M (1997) *Biochem J* 325: 761-769.
- Glynn, M, Bartlett, DW, Fraser, TEM, Hawkes, TR, Holt, DC, Townson, JK and Wichert, RA (2001) *Pest Manag Sci* 57: 120-128.
- Grusak, MA (1999) *Trends in plant science* 4: 164-166.
- Havaux, M (1998) *Trends in plant science* 3: 147-151.
- Itoh, K and Uchino, A (2002) In Agrochemical resistance: extent, mechanism and detec-

- tion, Ed. Clark, JM and Yamaguchi, I, pp. 168-180, The American Chemical Society, Washington, DC.
- Kawakubo, K, Shindo, M and Konotsune, T (1979) *Plant Physiol* 64: 774-779.
- Kimura, F (1984) *Japan Pesticide Information* 45: 24-27.
- Lindstedt, S, Holme, E, Lock, EA, Hjalmarson, O and Strandvik, B (1992) *Lancet* 340:813-817.
- Little, GM, Cain, PA, Cramp, SM and Luscombe, BM (1993) EP0527036.
- Luscombe, BM and Pallett, KE (1996) *Pesticide Outlook*, December: 29-32.
- Matsumoto, H, Mizutani, M, Yamaguchi, T and Kadotani, J (2002) *Weed Biol Manag* 2: 39-45.
- Mayer, MP, Beyer, P and Kleinig, H (1990) *Eur J Biochem* 191:359-363.
- Mayonade, DJ, Hatzios, KK, Orcutt, DM and Wilson, HP (1989) *Pestic Biochem Physiol* 35: 138-145.
- Michaely, WJ and Kraatz, GW (1985) EP0137963.
- Nandihalli, UB and Bhowmik, PC(1992) *Photosynthetica* 26: 355-362.
- Nievelstein, V, Vandekerckhove, J, Tadros, MH, Lintig, JV, Nitschke, W and Beyer, P (1995) *Eur J Biochem* 233: 864-872.
- Norris, SR, Barrette, TR and DellaPenna, D (1995) *Plant Cell* 7: 2139-2149.
- Pallett, KE, Little, JP, Veerasekaran, P and Viviani, F (1997) *Pestic Sci* 50: 83-84.
- Pallett, KE, Little, JP, Sheekey, M and Veerasekaran, P (1998) *Pestic Biochem Physiol* 62: 113-124.
- Pallett, KE, Cramp, SM, Little, JP, Veerasekaran, P, Crudace, AJ and Slater, AE (2001) *Pest Manag Sci* 57: 133-142.
- Prisbylla, MP, Onisko, BC, Shribbs, JM, Adams, DO, Liu, Y, Ellis, MK, Hawkes, TR and Mutter, LC (1993) *Proceedings Brighton Crop Protection Conference-Weeds* 2: 731-738.
- Sandmann, G, Böger, P and Kumita, I (1990) *Pestic Sci* 30: 353-355.
- Schneider, C, Böger, P and Sandmann, G (1997) *Protein Expression Purif* 10: 175-179.
- Schulz, A, Ort, O, Beyer, P, Kleinig, H (1993) *FEBS Lett* 318: 162-166.
- Secor, J (1994) *Plant Physiol* 106: 1429-1433.
- Serre, L, Sailland, A, Sy, D, Boudec, P, Rolland, A, Pebay-Peyroula, E and Cohen-Addad, C (1999) *Structure* 7: 977-988.
- Trebst, A, Depka, B and Hollander-Czytko, H (2002) *FEBS Lett* 516: 156-160.

最新 除草剤・生育調節剤解説1998年版

企画・編集／財団法人 日本植物調節剤研究協会
B5判 年度別・各5,000円（本体・税別）

1998年版は水田除草剤16剤、畑地・非農耕地除草剤5剤、水稻倒伏軽減剤1剤。1999年版は水田除草剤16剤、畑地除草剤1剤、芝生除草剤9剤を掲載。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6
TEL03-3833-1821 FAX03-3833-1665