

ALS阻害剤抵抗性とALS遺伝子変異に関する最近の話題

独立行政法人 農業・生物系特定産業技術研究機構
東北農業研究センター 水田利用部 雑草制御研究室 内野 彰

雑草の除草剤抵抗性については世界で290以上の報告があり、中でもアセト乳酸合成酵素 (acetolactate synthase: ALS) 阻害剤に対する抵抗性の報告が90以上と最も多い¹⁾。日本でもALS 阻害剤の一つであるスルホニルウレア系除草剤 (SU剤) に対する抵抗性が1995年頃から水田雑草に確認されている。本稿ではこのALS 阻害剤抵抗性の状況と、その原因となるALS遺伝子変異について最近の研究を紹介する。

1. ALS阻害剤と日本の抵抗性雑草

ALSは分岐鎖アミノ酸生合成経路の最初の反応を行っており、ALS阻害剤はその阻害によって殺草活性を示す²⁾。Heap (2005)¹⁾によれば、ALS阻害剤には51種類の化合物が知られており、imidazolinone (IM), pyrimidinylthiobenzoate (PTB), sulfonylaminocarbonyltriazolinone (SCT), sulfonylurea (SU), triazolopyrimidine (TP) の5種類に分類されている。この中で最も多いのがSU剤で、その数は32種にのぼる。

日本でもSU剤は水稻用除草剤として非常に広く使用されている。SU剤は高い選択性や低い人畜毒性などの優れた特性を持つ一方で、多年生雑草や一年生広葉雑草およびカヤツリグサ科雑草などに対して極めて広い殺草スペクトラムを示す³⁾。日本では1980年代後半に普及が始まり、その優れた除草効果が認められて現在では極め

て広範囲に使用されている。しかし、優れた除草効果が認められて連年施用された結果、1995年頃からSU剤に抵抗性を持つ個体が確認され始めた。1995年に北海道のミズアオイで最初にSU剤抵抗性が見つかった後^{4, 5)}は、東北地域を中心にアゼトウガラシ属の水田雑草 (アゼトウガラシ⁶⁾, アゼナ, アメリカアゼナおよびタケトアゼナ⁷⁾) に見つかり、現在ではイヌホタルイ⁸⁾ やコナギ⁹⁾などの強害雑草でもSU剤抵抗性が報告されている。地域的にも現在では九州地方¹⁰⁾ まで含め全国的に報告されており、SU剤抵抗性が確認された雑草は12種類に及んでいる (表-1)。2000年のアンケート調査では12道府県で検定試験による抵抗性が確認されており、残草状況による判断もあわせて19道府県が抵抗性を確認したと回答している¹⁶⁾。また東北6県で行われた抵抗性検定試験をまとめた結果では、2003年までに全市町村の4割以上に抵抗性が確認され、確認された事例数は514件に及んでいる¹⁷⁾。

抵抗性を示す雑草の系統 (抵抗性バイオタイプ) について I₅₀ (50%生育阻害を引き起こす除草剤濃度) 等で従来の系統 (感受性バイオタイプ) との違いを比較した結果では、タケトアゼナやアメリカアゼナで数千~数万倍⁷⁾, アゼトウガラシ⁶⁾, アゼナ⁷⁾, イヌホタルイ⁸⁾, キカシグサ¹⁸⁾, キクモ¹⁹⁾, コナギ⁹⁾ などでも数十~数百倍の差異が確認されている。

表-1 日本でSU剤抵抗性が確認された草種と地域

草種 (学名)	最初の報告年	報告された地域
ミズアオイ (<i>Monochoria korsakowii</i>)	1996	北海道, 青森
アゼトウガラシ (<i>Lindernia micrantha</i>)	1997	秋田, 山形, 福島, 京都
アゼナ (<i>Lindernia procumbens</i>)	1997	青森, 岩手, 宮城, 秋田, 山形, 福島, 新潟
アメリカアゼナ (<i>Lindernia dubia</i> var. <i>major</i>)	1997	青森, 岩手, 宮城, 秋田, 山形, 新潟, 埼玉, 兵庫, 福岡
タケトアゼナ (<i>Lindernia dubia</i> var. <i>dubia</i>)	1997	青森, 岩手, 宮城, 山形, 福島, 佐賀, 宮崎
ミゾハコベ (<i>Elatine triandra</i> var. <i>pedicellata</i>)	1998	宮城, 山形, 茨城, 埼玉, 佐賀
キクモ (<i>Limnophila sessiliflora</i>)	1998	秋田
キカシグサ (<i>Rotala indica</i>)	1998	秋田, 佐賀
イヌホタルイ (<i>Scirpus juncoides</i> var. <i>ohwianus</i>)	1998	北海道, 青森, 岩手, 宮城, 秋田, 山形, 福島, 茨城, 三重, 福岡
コナギ (<i>Monochoria vaginalis</i>)	2000	青森, 岩手 ¹²⁾ , 宮城 ¹³⁾ , 秋田, 山形 ¹⁴⁾ , 福島, 茨城, 長野, 京都, 兵庫 ¹⁵⁾ , 福岡
タイワンヤマイ (<i>Scirpus wallichii</i>)	2001	宮城
オモダカ (<i>Sagittaria trifolia</i>)	2002	秋田

内野(2003)¹¹⁾をもとに2004年以降の報告を追加して作成。2003年以前の報告は内野(2003)¹¹⁾の引用文献を参照。2004年以降の報告は表中に示した。

2. 抵抗性の機構

SU剤などALS阻害剤に対する抵抗性の機構としては、「ALS遺伝子の変異」と「解毒代謝機能の向上」とが知られている²⁾。これまでの大多数の報告は「ALS遺伝子の変異」が原因となっている事例であり、「解毒代謝機能」の向上による抵抗性は今のところ *Alopecurus myosuroides*^{20, 21)} や *Lolium rigidum*^{22, 23)} など少数の事例にとどまっている。この事例の *A. myosuroides* や *L. rigidum* はいずれも複合抵抗性を示しており, *L. rigidum* については解毒代謝機能にP450が関わっていると考えられている²⁴⁾。

「ALS遺伝子の変異」による抵抗性機構については数多くの報告がある。その機構については, ALSの1アミノ酸置換が抵抗性を引き起こすこと, 抵抗性変異を引き起こすアミノ酸置換部位は1箇所ではなく幾つか有ること, 変異する部位によって交差抵抗性が異なることなどが分かっている²⁾。自然界から採取された抵抗性雑草では, 今のところ5箇所の抵抗性を引き起こす部位が報告されている(図-1)。それらの部位

はシロイヌナズナのALSのアミノ酸番号に従ってAla₁₂₂, Pro₁₉₇, Ala₂₀₅, Trp₅₇₄, Ser₆₅₃と表される²⁾。また, これらが植物ALSの保存配列中に位置することから, それぞれの保存配列をDomain A, Domain Bのように名付け, Pro₁₉₇を「Domain AのPro部位」, Trp₅₇₄を「Domain BのTrp部位」のように示す場合もある^{25, 26)}。

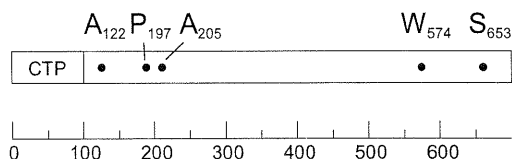


図-1 抵抗性変異を引き起こす5箇所のアミノ酸部位を示したALSの模式図²⁾

5箇所の変異部位の中で最も報告が多いのは「Domain AのPro部位」すなわちPro₁₉₇における変異である²⁷⁾。Pro₁₉₇の変異はSU剤に対して10倍以上の強い抵抗性を引き起こすが, IM剤に対しては感受性のままであることが多く, IM剤抵抗性を示す場合でも10倍以下の弱い抵抗性であることが多い(表-2)。Pro₁₉₇における変異は特に置換されるアミノ酸の制限が緩く, 1塩基のDNA変異によって変わりうる全てのアミノ酸

表-2 ALS阻害剤抵抗性雑草におけるALS変異部位と交差抵抗性

変異部位	置換アミノ酸	報告数	SU剤	IM剤	PTB剤	TP剤	SCT剤
Ala122	Thr	5	S	R	S		
Pro197	Ser	11	R	S	r	R(r)	
	Ala	6	R	S		R	
	His	4	R	S(r)	S	R(r)	
	Thr	4	R	S(r)	R	R(r)	R
	Leu	4	R	R(S)	R	R	
	Ile	1	R	r		R	
	Arg	1	R				
	Gln	4	R				
	Lys	1	R				
Ala205	Val	3	r	r	r	r	
Trp574	Leu	13	R	R	R	R	
Ser653	Thr	3	S	R		S	
	Asn	1	S	R		S	

Tranelら(2005)²⁷⁾と日本の報告^{15, 27-30)}及び最近の報告³¹⁾をもとに作成。S:感受性, R:強い抵抗性(感受性の10倍以上), r:弱い抵抗性(感受性の10倍以下)。報告により反応が異なる場合は()内に示した。

表-3 Pro197における変異の多様性

草種	バイオタイプ	DNA	アミノ酸
<i>Kochia scoparia</i> ³²⁾	S	CCG	Pro
	R	GCG	Ala
	R	TGC	Ser
	R	ACG	Thr
	R	CGG	Arg
	R	CTG	Leu
	R	CAG	Gln
<i>Sisymbrium orientale</i> ²⁵⁾	S	CCT	Pro
	R	ATT	Ile

*Kochia scoparia*³²⁾の抵抗性バイオタイプでは、1塩基のDNA変異で起こりうる全ての種類のアミノ酸置換が起こっている。

また、*Sisymbrium orientale*²⁵⁾の抵抗性バイオタイプでは、2塩基のDNA変異によるアミノ酸置換が報告されている。S:感受性, R:抵抗性。下線部は変異DNA。

置換³²⁾に加え、2塩基のDNA変異^{25, 28)}についても報告されている(表-3)。5箇所の変異部位の中でPro197変異の報告が最も多い要因として、このような多数の置換アミノ酸が許容されることが考えられる。

Pro197の次に多くの報告がある部位は「Domain BのTrp部位」すなわちTrp574の変異である。

現地で見つかった抵抗性雑草ではTrp574→Leu574の変異しか知られておらず、その場合SU剤, IM剤, PTB剤, TP剤の全てのALS阻害剤に強い交差抵抗性を示す。シロイヌナズナやタバコを形質転換して作った抵抗性作出植物では、Trp574→Ser574やTrp574→Phe574などLeu以外への変異も抵抗性になることがわかっており³³⁻³⁵⁾、今後、これらの変異が抵抗性雑草で見つかる可能性も高い。

Pro197とTrp574の他の3箇所(Ala122, Ala205, Ser653)の変異については今のところ報告が比較的少ない。Ala122→Thr122の変

異はIM剤に対して抵抗性になるが、SU剤やPTB剤に対しては感受性のままである³⁶⁾。Ala205→Val205の変異はSU剤, IM剤, PTB剤, TP剤のすべてに対して弱い抵抗性となる³⁷⁾。Ser653の変異はIM剤とPTB剤に対して抵抗性となり、SU剤とTP剤に対しては感受性である場合が多い³⁵⁾。ただしSer653→Ala653の変異については抵抗性変異とならないことがわかっており³⁸⁾、実際に感受性バイオタイプの中にAla653である場合が見つっている³⁹⁾。

抵抗性作出植物を使った実験では、自然界で見ついている上記5箇所以外にさらに4箇所の変異部位がみつかっており、酵母や細菌および緑藻における知見をあわせると抵抗性を引き起こす部位は合計17箇所にのぼっている²⁾。今のところ現場の雑草では上記5箇所の変異しか見つかっていないが、それ以外の変異についても今後見つかるかもしれない。

3. 日本の水田雑草の抵抗性機構

日本の水田雑草についてはPro197における変異が多く見つかっており、今のところTrp574における変異も一件だけ見つまっている。筆者らが4種のアゼトウガラシ属水田雑草についてALS遺伝子を部分的に単離したところ、4種類の植物からそれぞれ2種類のALS遺伝子のクローンがとれ、Pro197を含む前後約1 kbpの領域で塩基配列を比較した結果、全ての抵抗性バイオタイプで一方のALS遺伝子のPro197が変異しているのが認められた⁴⁰⁾。またイヌホタルイでも少なくとも2種類のALS遺伝子がとれ、全ての抵抗性バイオタイプでどちらかの遺伝子にPro197かTrp574の変異が見られた²⁹⁾。

オモダカでは一つの遺伝子が見つかっており、抵抗性バイオタイプでPro197の変異が見つまっている²⁹⁾。コナギでは、少なくとも3つのALS遺伝子があり、抵抗性バイオタイプではそのうちのALS1とALS3にPro197の変異が見つまっている¹⁵⁾。オモダカとコナギについてはALS遺伝子にこれまでのような変異が見つからない抵抗性バイオタイプも報告されており^{15, 29)}、更なるALS遺伝子の存在の可能性も考えられる。また更に、ALSの別の部位が変異している可能性や、解毒代謝機構の向上による抵抗性の可能性も否定できない。

ALS阻害剤抵抗性を引き起こす5つの部位のうち、SU剤に対して強い抵抗性を示すのはPro197とTrp574における変異だけである(表-2)。他の3箇所における変異はSU剤に対して感受性のままか、あるいは弱い抵抗性しか示さない。このため、SU剤によって抵抗性が顕在化している日本では、Pro197とTrp574における変異が優先していると考えられる。Pro197の変異がTrp574の変異より多く見つかることに関しては、上述し

たPro197における許容アミノ酸の多さが一因となっていると考えられる。

4. ALS阻害剤抵抗性が何故急激に増加したか?

ALS阻害剤抵抗性が急激に増加した要因の一つとしてALS阻害剤抵抗性が「単一・核・優性遺伝子」支配で遺伝することが挙げられる²⁾。例えばdinitroaniline抵抗性は劣性遺伝する場合は報告されており⁴¹⁾、その場合、除草剤散布下ではホモ個体しか生存できない。これに対しALS阻害剤抵抗性の場合、優性遺伝のためヘテロ個体でも生存できる。またtriazine抵抗性の場合、色素体遺伝子の変異によるため花粉による拡散がない⁴²⁾のに対し、ALS阻害剤抵抗性の場合、核遺伝子支配のため種子と花粉の両方で拡散することができる。こうした要因が抵抗性遺伝子の拡散を促し、抵抗性を急激に顕在化させたと考えられる。

これらに加え、「抵抗性変異の多様性」も大きな要因として挙げられる²⁾。Triazine抵抗性の場合も、D1タンパク質の1アミノ酸置換が抵抗性を引き起こす^{43, 44)}という点で、ALS阻害剤抵抗性と同じく非常にしやすい抵抗性といえる。実際にtriazine抵抗性は1990年代半ばまで最も多く報告されていた¹⁾。しかしtriazine抵抗性のほとんどの場合はD1タンパク質のSer264→Gly²⁶⁴⁾の変異であり⁴³⁾、近年になってSer264→Thr²⁶⁴⁾とVal²¹⁹⁾→Ile²¹⁹⁾が報告されただけで、併せて3種類の変異しか知られていない。一方ALS阻害剤抵抗性では、上述のように変異する箇所が少なくとも5箇所あり、さらにかなり多様なアミノ酸が置換アミノ酸として許容されている。こうした「抵抗性変異の多様性」が抵抗性出現頻度を増加させ、ALS阻害剤抵抗性を急激に増加させた要因となったと考えられる。

5. 抵抗性変異と適合力

Triazine抵抗性バイオタイプは光合成能力が低いため、除草剤非散布下では競合力が弱く、適合力 (fitness) が劣るとされる²⁾。これに対しALS阻害剤抵抗性バイオタイプは競合力で劣るという報告はなく、感受性バイオタイプと同等に生育すると考えられている。除草剤感受性を除くと両バイオタイプの差異に関する報告は少なく、今のところ種子の発芽特性に関わる差異が報告されているだけである。米国ノースダコタ州やカンザス州の*Kochia scoparia*で発芽速度を比較した結果では、低温条件で抵抗性バイオタイプが早く発芽するのが認められおり^{47, 48)}、米国アイダホ州の*Lactuca serriola*を用いた実験では、採取時期によって抵抗性バイオタイプが早く発芽することが報告されている⁴⁹⁾。日本でも古原ら (2001)⁵⁰⁾ が北海道・東北のイヌホタルイについて発芽特性を比較し、低温下で抵抗性バイオタイプの発芽速度が早く発芽率が高い傾向のあることを報告している。

ALSはロイシンやバリンによってフィードバック阻害を受ける酵素であるが、抵抗性変異を起こしたALSではフィードバック阻害が弱まり、種子のアミノ酸含量が増加するという報告がある^{47, 51, 52)}。これらの報告では、抵抗性バイオタイプでアミノ酸含量の増加によってDNA合成と細胞分裂が活発になり、そのことが発芽速度を早くするのではないかと推測されている。日本の抵抗性イヌホタルイについてもバリンによるALSのフィードバック阻害が弱まることが報告されており⁵³⁾、種子アミノ酸含量と発芽との関係は興味深い。ALSの変異と発芽との関連性についてはまだ不明な点が多いが、今後ALS阻害剤抵抗性の研究を通して発芽や休眠現象に関する知見が得られることを期待したい。

引用文献

- 1) Heap, I. (2005) Online. Internet. May 09, 2005. Available <http://www.weedscience.com>.
- 2) Tranel, P. J. and T. R. Wright (2002) Weed Sci. 50, 700-712.
- 3) Saari L. L., J. C. Cotterman and D. C. Hill (1994) In: Herbicide Resistance in Plants: Biology and Biochemistry (ed. by Powles S. B. and J. A. M. Holtum), Lewis Publishers, Boca Raton, 83-139.
- 4) 古原洋, 山下英雄, 山崎信弘 (1996) 雑草研究41 (別1), 236-237.
- 5) 古原洋, 山崎信弘 (2003) 日作紀72, 100-103.
- 6) Itoh, K., G.-X. Wang and S. Ohba (1999) Weed Res. 39, 413-423.
- 7) 内野彰, 伊藤一幸, 汪光熙, 橘雅明 (2000) 雑草研究 45, 13-20.
- 8) 古原洋, 今野一男, 竹川昌和 (1999) 雑草研究44, 228-235.
- 9) 小荒井晃, 森田弘彦 (2002) 雑草研究47, 20-28.
- 10) 大段秀樹, 三原実, 市丸喜久, 横尾浩明, 児島清, 小荒井晃 (2001) 雑草研究46 (別), 26-27.
- 11) 内野彰 (2003) 日本農薬学会誌28, 479-483.
- 12) 尾形茂 (2005) 日本植物調節剤研究協会東北支部会報40, 8-9.
- 13) 斉藤富士雄 (2005) 日本植物調節剤研究協会東北支部会報40, 9-11.
- 14) 矢野真二, 斉藤博行, 内野彰, 伊藤一幸 (2004) 雑草研究49 (別), 216-218.
- 15) 大迫敬義, 杉浦良, 藤本香織, 富永達 (2005) 雑草研究50 (別), 196-197.

- 16) 森田弘彦(2001)植調35, 3-10.
- 17) 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) 東北の雑草5, 印刷中.
- 18) Blancaver, M. E. A., K. Itoh and K. Usui (2001) Weed Biol. Manag. 1, 209-215.
- 19) Wang, G.-X., H. Watanabe, A. Uchino and K. Itoh (2000) Pestic. Biochem. Physiol. 68, 59-66.
- 20) Moss, S. B. (1990) Weed Sci. 38, 492-496.
- 21) Hall, L. M., S. R. Moss and S. B. Powles (1997) Pestic. Biochem. Physiol. 57, 7-98.
- 22) Christopher, J. T., S. B. Powles, D. R. Liljegren and J. A. M. Holtum (1991) Plant Physiol. 95, 1036-1043.
- 23) Cotterman, J. C. and L. L. Saari (1992) Pestic. Biochem. Physiol. 43, 182-192.
- 24) Christopher, J. T., C. Preston and A. B. Powles (1994) Pestic. Biochem. Physiol. 49, 172-182.
- 25) Boutsalis, P., J. Karotam and S. B. Powles (1999) Pestic. Sci. 55, 507-516.
- 26) Wiersma, P. A., M. G. Schmiemann, J. A. Condie, W. L. Crosby and M. M. Moloney (1989) Mol. Gen. Genet. 219, 413-420.
- 27) Tranel, P. J., Wright, T. R. and Heap, I. M. Online. Internet. May 09, 2005. Available <http://www.weedscience.com>.
- 28) Shibaike, H., A. Uchino and K. Itoh (1999) In: The 1999 Brighton Conference-Weeds-Proceedings Vol.1(ed. by The British Crop Protection Council), Brighton, pp. 197-202.
- 29) 内野彰, 渡辺寛明, 古原洋, 大段秀記, 伊藤幸 (2004) 雑草研究49 (別), 58-59.
- 30) Wang, G.-X., Y. Li, W. Li, M. Ito and K. Itoh (2004) Pest. Biochem. Physiol. 80, 43-46.
- 31) McNaughton, K. E., J. Letarte, E. A. Lee and F. J. Tardif (2005) Weed Sci. 53, 17-22.
- 32) Guttieri, M. J., C. V. Eberlein and D. C. Thill (1995) Weed Sci. 43, 175-178.
- 33) Chang, A. K. and R. G. Duggleby (1998) Biochem. J. 333, 765-777.
- 34) Chong, C. -K. H. -J. Shin, S. I. Chang and J. D. Choi (1999) Biochem. Biophys. Res. Commun. 259, 136-140.
- 35) T. Shimizu, I. Nakayama, K. Nagayama, T. Miyazawa and Y. Nezu (2002) In: Herbicide Classes in Development: mode of action, targets, genetic engineering, chemistry (ed. by Boger, P. K. Wakabayashi and K. Hirai), Springer, Berlin, pp.1-41.
- 36) Bernasconi, P., A. R. Woodworth, B. A. Rosen, M. V. Subramanian and D. L. Siehl (1995) J. Biol. Chem. 270, 17381-1738.
- 37) Woodworth, A. P., P. Bernasconi, M. Subramanian, and B. Rosen. (1996) Plant Physiol. 111, S105.
- 38) Lee, Y. -T., A. K. Chang and R. G. Duggleby (1999) FEBS Lett. 452, 341-345.
- 39) Patzoldt, W. L., P. J. Tranel and A. L. Alexander (2001) Weed Sci. 49, 485-490.
- 40) Uchino, A. and H. Watanabe (2002) Weed Biol. Manag. 2, 104-109.
- 41) Jasieniuk, M., A. L. Brule-babel and I.

- N. Morrison (1994) Weed Sci. 42, 123-127
- 42) Souza Machado, V., J. D. Bandeen, G. R. Stephenson and P. Lavigne (1978) Can. J. Plant Sci. 58, 977-981
- 43) Gressel, J (2002) Molecular Biology of Weed Control, Taylor & Francis Inc, New York.
- 44) 熊田秀治, 中野雄司, 小笠原勝, 米山弘一, 伊織新一, 吉田茂男, 竹内安智, 近内誠登 (1997) 草研究42 (別), 158-159.
- 45) Masabni, J.G. and B. H. Zandstra (1999) Weed Sci. 47, 393-400.
- 46) Mengistu, L. W., G. W. Mueller-Warrant, A. Liston and R. E. Barker (2000) Pest. Manag. Sci. 56, 209-217.
- 47) Dyer, W. E., P. W. Chee and P. K. Fay (1993) Weed Sci. 41, 18-22.
- 48) Thompson, C. R., D. C. Thill and B. Shafii (1994) Weed Sci. 42, 50-56.
- 49) Alcocer-Ruthling, M., D. C. Thill and B. Shafii (1992) Weed Technol. 6, 858-864.
- 50) 古原洋, 内野彰, 渡邊寛明 (2001) 雑草研究46, 175-184.
- 51) Eberlein, C. V., M. J. Guttieri, C. A. Mallory-Smith, D. C. Thill and R. J. Baerg (1997) Weed Sci. 45, 212-217.
- 52) Eberlein, C. V., M. J. Guttieri, P. H. Berger, J. K. Fellman, C. A. Mallory-Smith, D. C. Thill, R. J. Baerg and W. R. Belknap (1999) Weed Sci. 47, 383-392.
- 53) Tanaka, Y. (2003) Pest. Biochem. Physiol. 77, 147-153.

雑草調査に役立つ



写真で見る植物用語

岩瀬徹・大野啓一／著 A5判 定価(本体2,200円＋税)

- やっかいな用語を実物写真付きで解説しており、目で見て納得できます。
- 植物のどこを、どう見ればいいのか、「見方のポイント」がよくわかります。

■ 植物の体の成り立ち：植物の体の成り立ちや生活史に関する用語を取り上げました。

■ 花と種子：種子植物の花のつくりと、それが果実・種子へと至る過程や、種子の散布のしくみ等に関する用語を取り上げました。

■ 環境と生活：植物の個体の形や生活する姿を、環境との関係から見た時の用語を取り上げました。

■ 植生とその分布：群落の構造や遷移・分布等に関する用語を取り上げました。

全国農村教育協会

〒110-0016 東京都台東区台東1-26-6 ホームページ：<http://www.zennokyo.co.jp>
Tel.03-3833-1821 Fax.03-3833-1665 (お問合せは出版部 03-3839-9160まで)