

# 実生と塊茎由来植物の比較を通じた SU 抵抗性オモダカ (*Sagittaria trifolia*) の抵抗性プロファイルの研究

住友化学株式会社  
アグロ & ライフソリューション研究所  
太田 健介

## はじめに

オモダカ (*Sagittaria trifolia*) は、水田における主要な多年生雑草であり、本雑草種に関しては、生態や防除に関する比較的多くの研究が行われてきた。その中には、本種の SU 抵抗性に関する研究も数多く含まれている。しかし、本種の抵抗性研究は塊茎を材料としたものに偏っており、種子や実生を用いた研究は限られていた。また、抵抗性を付与する作用点変異の特定や、除草剤解毒代謝亢進のメカニズムに関する研究は行われてきたものの、抵抗性の遺伝様式に関わる量的効果については十分に研究されていなかった。筆者らは、実生の SU に対する感受性や、抵抗性型 ALS アレルの量的効果が抵抗性の進化や拡散、顕在化の速度に影響すると考え、これらについて研究を行った。本稿ではその研究内容を紹介する。なお、本稿は『Weed Biology and Management』24 巻 4 号に掲載された論文 (Ohta and Sada 2024a) を再構成したものであることをご了承いただきたい。また試験方法の詳細は同論文をご参照いただきたい。

## 1. 研究の背景

スルホニルウレア系除草剤 (SU) は、分岐鎖アミノ酸生合成経路の第 1 段階を担うアセト乳酸合成酵素 (ALS, EC 番号: 2.2.1.6) を阻害する。1980 年代に上市されて以来、SU は幅広い殺

草スペクトル、低い処理薬量、哺乳類への低毒性、環境毒性の低さといった特性から、世界中で広く使用されてきた。日本においても、1987 年にペンスルフロンメチルが登録されて以降、水稲作において広く利用され、SU を含む除草剤製品の処理面積は水稲の作付面積にほぼ匹敵する規模に達した (竹下 2004)。

水稲生産現場で最初に発見された SU 抵抗性雑草は、海外では 1990 年代に米国とオーストラリアで確認されたタイリンオモダカ (*Sagittaria montevidensis*) とタマガヤツリ (*Cyperus difformis*) であり、それ以来報告が相次いでいる (Brown and Cotterman 1994; Heap 2025)。日本でも、1990 年代にミズアオイ (*Pontederia korsakowii*) やアゼトウガラシ (*Vandellia micrantha*) で SU 抵抗性が発見されて以降、水田で多くの SU 抵抗性雑草が確認されてきた (伊藤 2003; 内野 2025)。SU 抵抗性の大半は ALS 遺伝子の非同義置換によるものであり、これはいわゆる標的部位抵抗性 (Target Site Resistance, TSR) と呼ばれる。一方、除草剤代謝の亢進 (高まること) による非標的部位抵抗性 (Non-Target Site Resistance, NTSR) も確認されている (Gaines *et al.* 2020; Yu and Powles 2014)。

TSR に注目すると、その遺伝様式は単一の核遺伝子によって支配されており、特に二倍体種では顕性 (優性) 遺伝する。このため、ALS の抵抗性型アレルと感受性型アレルを両方有す

るヘテロ個体であっても、SU が使用された圃場で生存可能であり、当該植物が産生する種子や花粉の拡散によって抵抗性が迅速に顕在化するとされている (Gaines *et al.* 2020; Ghanizadeh *et al.* 2019; Yu and Powles 2014)。一方、ALS 遺伝子を複数コピー有する高次倍数性種では、量的効果 (dosage effect) によって、単一の ALS 遺伝子を有する雑草種に比べて抵抗性の進化速度が遅くなる可能性が議論されてきた (Gaines *et al.* 2020; Imaizumi *et al.* 2008; Iwakami *et al.* 2012; Yu and Powles 2014)。量的効果に関して、筆者らが、ALS 遺伝子を 2 コピー有するイヌホタルイ (*Schoenoplectiella juncooides*) を用いて行った研究では、保有する 4 つの ALS アレルに占める抵抗性型アレルの比率が高まるほど植物体の感受性が低下する量的効果があること、ただし、抵抗性型アレル数が 2 を超えると量的効果は鈍化することが示された (Ohta *et al.* 2024; Ohta and Sada 2024b)。また、この研究から、単一の ALS 遺伝子を有する二倍体種においても、TSR 変異をヘテロ接合で有する個体に比べてホモ接合で有する個体の方が SU に対する感受性が低くなる量的効果があることが予測された。しかしながら、筆者らの知る限りでは、単一の ALS 遺伝子を持つ二倍体種において、植物体レベルおよび酵素レベルの量的効果に関する定量的な研究は存在していなかった。このような背景のもと、単一の ALS 遺伝子を持つ二倍体種を用いて、植物体

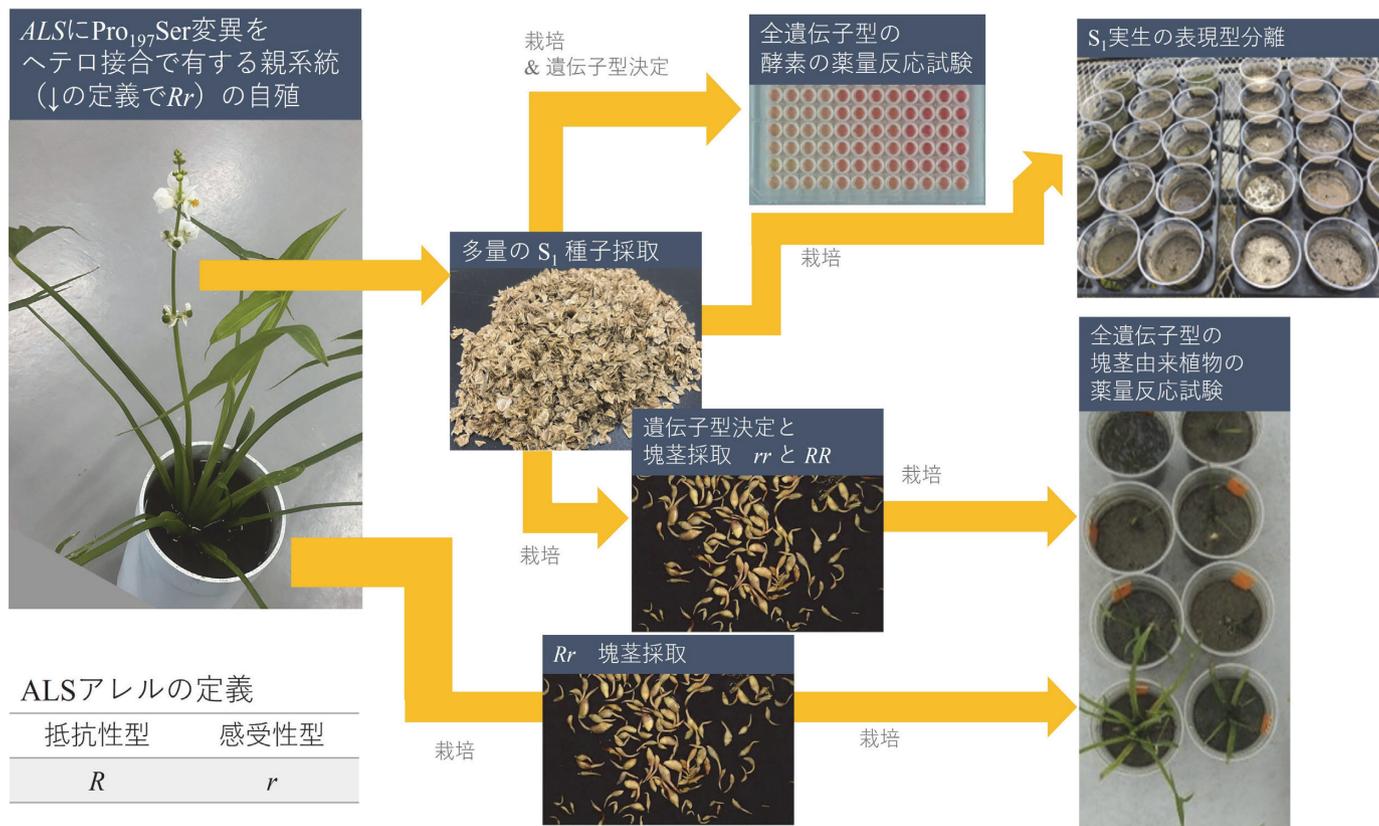


図-1 材料と方法の概要  
Ohta and Sada (2024a) を改変。

レベルおよび酵素レベルの量的効果を調べることで、量的効果が抵抗性進化に与える影響をより深く理解することが可能であると考えられた。

本稿の主役であるオモダカにおいてもSU抵抗性が問題となっている。本種のSU抵抗性メカニズムに関しては国内外で多くの研究が為されており、TSRとNTSRの両方が報告されている (Fu *et al.* 2017, 2020; Iwakami *et al.* 2014; Jia *et al.* 2021; Sun *et al.* 2021; Wei *et al.* 2015; Zhao *et al.* 2017; Zou *et al.* 2023; 2022; 内野 2014; 松田ら 2017)。本種は二倍体であり、単一のALS遺伝子を持つ (Iwakami *et al.* 2014)。オモダカは種子と塊茎の両方で繁殖するが、本種のSU抵抗性に関する研究は、塊茎由来の植物を用いて行ったものに偏っていた。これは、種子・実生は除草剤によって容易に防除され、水田個体群で

はほとんど見られないとして、本種の繁殖様式として種子繁殖が重要視されてこなかったことに一因があると考えられる (伊藤 2005; 内野 2015; 小山村ら 1986)。しかし、種子繁殖が一般水田においても無視できない頻度で発生しているとの報告もあり、それを踏まえると、虫媒花を咲かせ水散布型種子を多数生産する本種においては、抵抗性遺伝子は花粉や種子を介して広範囲にわたって急速に拡散する可能性が指摘されていた (Daimon *et al.* 2014; Ozaki *et al.* 2018)。また、抵抗性は、自然突然変異率や次世代への継承の観点から、栄養繁殖による獲得は困難であり、主に種子繁殖によって獲得されることが考えられていた (内野 2015)。このような背景下、抵抗性が実際に種子によって伝播・定着する可能性を検証するためには、SU処理水田における種子・実生の生存能力を知る必要が

あった。またそこに上記量的効果の観点も加える必要があると考えられた。

そこで、本研究では、オモダカのTSRに着目し、ALS遺伝子にPro<sub>197</sub>Ser置換をヘテロ接合で有する親株の自家受粉S<sub>1</sub>実生およびその塊茎のSU感受性を植物体レベルおよび酵素レベルで調査した。その目的は、SUに対する実生の感受性を塊茎由来植物の感受性と比較して明らかにすることと、抵抗性型ALSアレルの量的効果を酵素レベルおよび植物体レベルで定量化することであった。

## 2. 研究材料概要とS<sub>1</sub>遺伝子型の分離

研究材料の概要を図-1に示した。まず、研究に必要な種子を得るため、ALS遺伝子にPro<sub>197</sub>Ser変異をヘテロ接合で有する親株を自殖させ、多数の

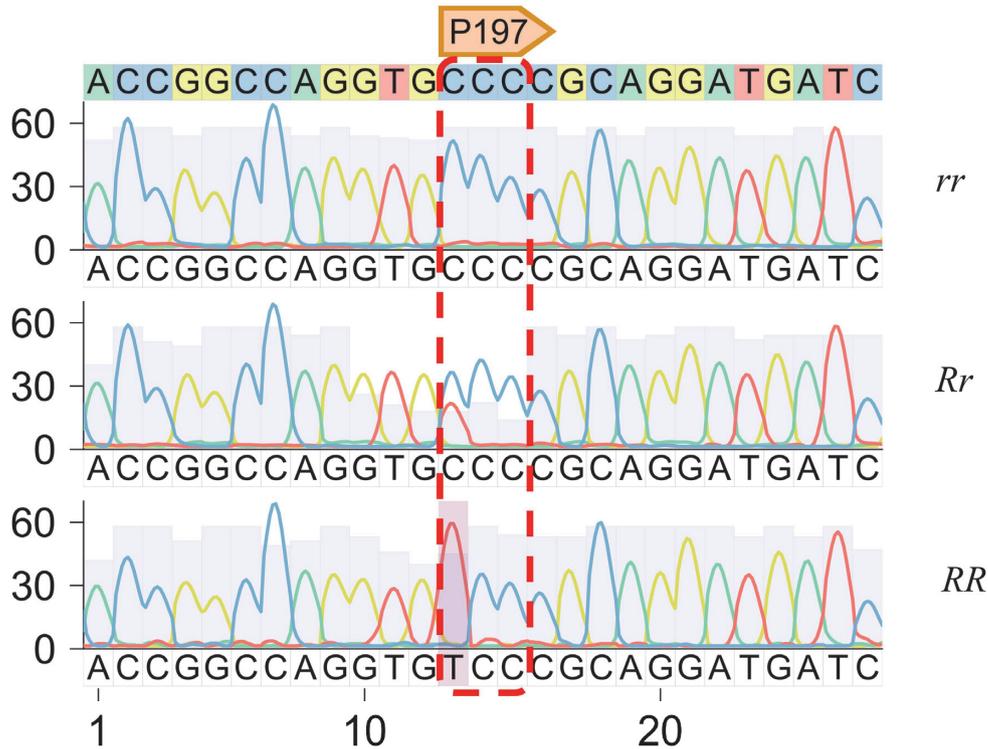


図-2 ALS 遺伝子の Pro<sub>197</sub> 部位の塩基配列クロマトグラム  
 抵抗性型：TCC 野生型：CCC  
 Ohta and Sada (2024a) を改変。

S<sub>1</sub> 種子を採取した。採取した種子から 16 株を栽培し、それらの遺伝子型を決定した結果、遺伝子型が固定された塊茎系統を多数得た。第 3 節では、遺伝子型が決定された材料を用いて酵素試験を実施した。また、第 4 節では、塊茎由来植物体を用いた薬量反応試験を行った。以降、ALS の感受性型アレルをホモ接合で保有する個体の遺伝子型を「*rr*」、抵抗性型アレルをホモ接合で保有する個体を「*RR*」、ヘテロ接合で保有する個体を「*Rr*」と表記する。

16 株の遺伝子型は、図-2 に例示するサンガーシーケンスクロマトグラムパターンから判定され、*rr* 型が 5 株、*Rr* 型が 9 株、*RR* 型が 2 株と分類された。その分離比は  $\chi^2$  乗検定により、*Rr* 型の親植物が自家受粉した場合に想定される分離比 (4:8:4) と有意差がないと判定された。

### 3. 酵素レベルでの量的効果

酵素レベルでの量的効果を評価するため、遺伝子型が決定された植物材料を用い、酵素のイマゾスルフロンに対する濃度反応を *in vitro* で調査した。

*rr* 型酵素は 0.01  $\mu\text{M}$  以上の濃度で阻害され (図-3)、酵素活性を 50% 阻害するイマゾスルフロン濃度 (以降、 $I_{50}$  値) は約 0.01  $\mu\text{M}$  と算出された。*RR* 型の酵素活性は 100  $\mu\text{M}$  以上の濃度で阻害され (図-3)、その  $I_{50}$  値は *rr* 型の約 5 万倍高かった。*Rr* 型の濃度反応曲線は *rr* 型と *RR* 型の間に位置し (図-3)、抵抗性型アレルの量的効果が酵素レベルで存在することが明らかとなった。*Rr* 型の濃度反応は視覚的にダブルシグモイドであると認識されたので、ダブルシグモイド式を用いて回帰した。ダブルシグモイド式とは、詳細を割愛するが、感

受性型酵素と抵抗性型酵素などの感受性が異なる 2 種類の酵素の混合物の濃度反応を仮定したものであり、混合される 2 種類の酵素それぞれの  $I_{50}$  値とその活性比率を算出できるものである (Yamato *et al.* 2013)。回帰の結果、*Rr* 型酵素中の感受性型酵素と抵抗性型酵素の  $I_{50}$  値は、それぞれ *rr* 型および *RR* 型の値に近似していた。また、感受性型酵素と抵抗性型酵素の活性比率は約 50:50 と算出され、オモダカが単一の ALS 遺伝子を持つことを反映した結果と考えられた。

### 4. 塊茎由来植物の薬量反応により明らかになった植物体レベルでの量的効果

抵抗性型 ALS アレルの量的効果を植物体レベルで評価するため、遺伝子型が決定された塊茎由来植物の薬量反応をポットレベルで調査した。

*rr* 型のバイオマスは、0.35 g a.i./ha

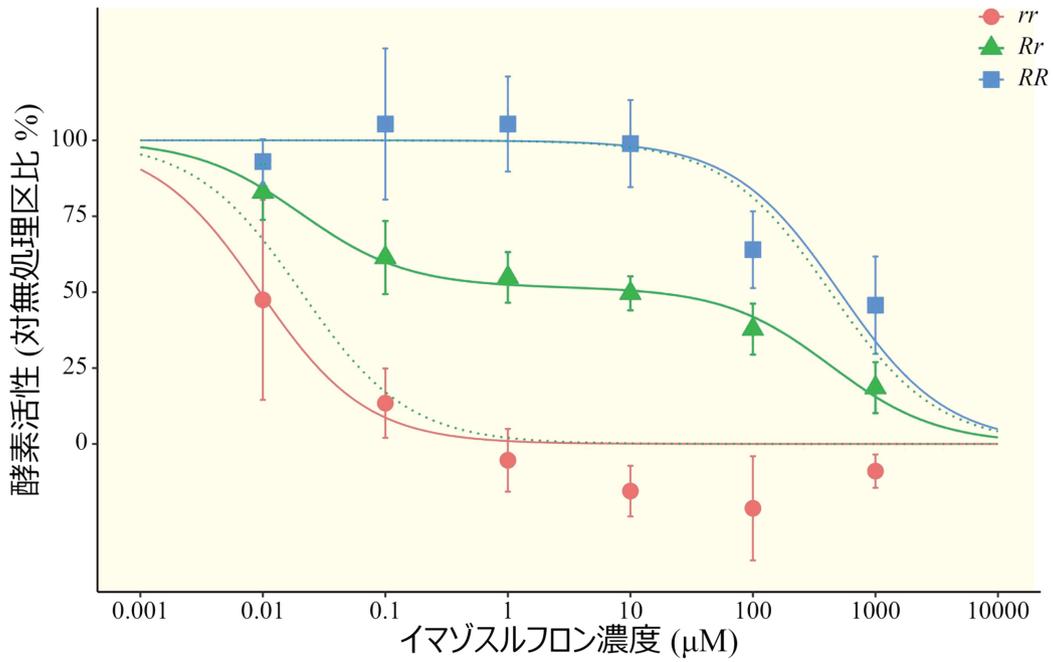


図-3 酵素レベルの濃度反応  
 点線はダブルシグモイド式により算出された *Rr* 型酵素中の感受性型酵素  
 および抵抗性型酵素の濃度反応。  
 Ohta and Sada (2024a) を改変。

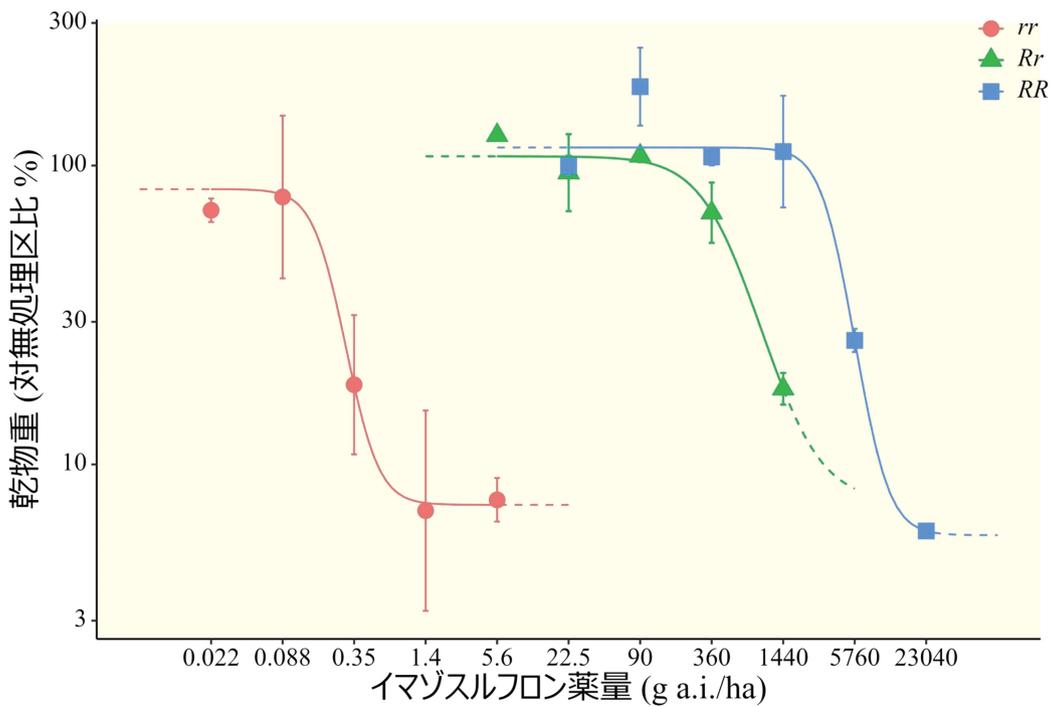


図-4 塊茎由来植物の薬量反応  
 実線は回帰による内挿で、点線は外挿。  
 Ohta and Sada (2024a) を改変。

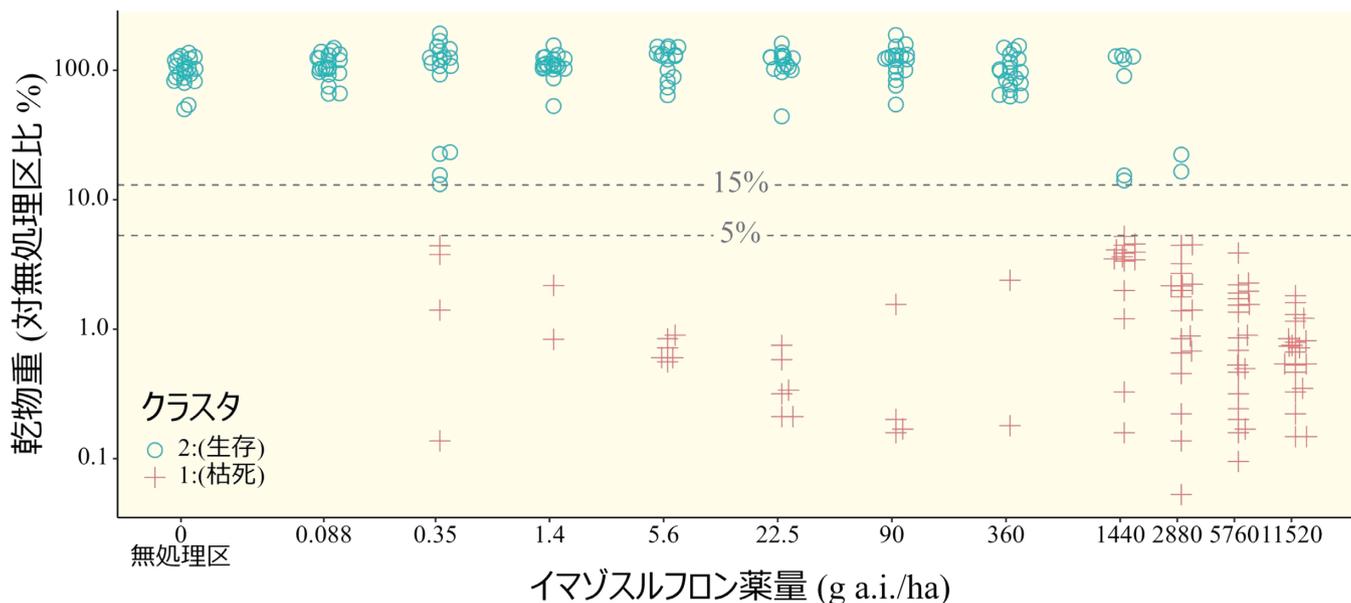


図-5 各薬量における  $S_1$  実生の乾燥重量分布 (蜂群図) Ohta and Sada (2024a) を改変。

以上の薬量で著しく減少し (図-4), 回帰により得られた 90% 生育阻害薬量 (以降,  $ED_{90}$  値) は 0.4 g a.i./ha であった。同回帰式から逆算して得られた 50% 生育阻害薬量 ( $ED_{50}$  値) は 0.21 g a.i./ha であり, この値は Iwakami *et al.* (2014) における感受性オモダカの  $ED_{50}$  値と類似していた。*Rr* 型のバイオマスは 1440 g a.i./ha 以上の薬量で著しく減少し (図-4),  $ED_{90}$  値は *rr* 型の約 3600 倍高かった。また, *RR* 型のバイオマスは 5760 g a.i./ha 以上の薬量で著しく減少し (図-4),  $ED_{90}$  値は *Rr* 型の約 5 倍高かった。これらの結果から, オモダカでは  $Pro_{197}Ser$  抵抗性型アレルの量的効果が植物体レベルでも存在することが示された。一方, 抵抗性型アレル数が 0 から 1 に増える際の量的効果は 1 から 2 に増える場合に比べてはるかに大きく, 量的効果が鈍化することが明らかとなった。

## 5. 実生の感受性レベル

第 2 節で示唆された遺伝子型分離比と第 4 節で示された植物体レベル

での量的効果から,  $S_1$  集団の表現型は抵抗性型アレル数に応じて所定の比率で分離すると予想された。具体的には, イマゾスルフロンの登録薬量 (90 g a.i./ha) 以下のような低薬量では, *rr* 型のみが生育阻害を受け, *Rr* 型と *RR* 型は正常に生育することで, 生育阻害を受ける個体と受けない個体が 1:3 の比率で分離すると予想された。一方, 登録薬量の数倍以上の高薬量では, *rr* 型と *Rr* 型が生育阻害を受け, *RR* 型は正常に生育することで, 生育阻害を受ける個体と受けない個体が 3:1 の比率で分離すると予想された。

この仮説を検証するため,  $S_1$  実生集団に対し, 図-5 に示す 12 の薬量でイマゾスルフロンを処理し, 各薬量で得られたオモダカ 21 個体の乾物重の分布を調査した。全サンプルの乾物重に対して階層的クラスタリングを行い, 次にシルエット分析により最適なクラスタ数を決定した。シルエット分析の結果, 最適クラスタ数は 2 であると判定され, クラスタ 1 は, 乾物重が 5% 未満に激減した個体, クラスタ 2 は, 乾物重が 15% 以上の個

体で構成された (図-5)。観察によると, クラスタ 1 に属する植物は枯死し, クラスタ 2 に属する植物は生存していたことから, クラスタ分けの結果は妥当であると考えられた。

無処理区では, 21 個体すべてがクラスタ 2 に分類され, 正常に生育していた (図-5)。乾物重の分布は, 最小が約 470 mg, 最大が約 1300 mg, 平均が約 950 mg であった。無処理区では生育不良は観察されず, 以下の薬量で生じた生育抑制はイマゾスルフロン処理によるものがほとんどであることが示唆された。

0.088 g a.i./ha では  $S_1$  実生 21 個体中, 全個体がクラスタ 2 に分類され, すべての個体が無処理区と同じように正常に生育した (図-5)。この結果から, この薬量ではすべての遺伝子型が生育阻害を受けないことが示唆された。

0.35 ~ 360 g a.i./ha では, 各薬量区でクラスタ 1 とクラスタ 2 に分類された個体の比率は 1:3 に近い値を示し (図-5),  $\chi^2$  乗検定の結果, イマゾスルフロンの低薬量処理で予想され

た表現型分離比 1:3 と有意差がないことが確認された。

1440 g a.i./ha では、クラスタ 1 とクラスタ 2 の比率が 360 g a.i./ha 以下の比率と逆転し、クラスタ 1 に属する個体が増加した (図-5)。この薬量での分離比は、 $\chi^2$  乗検定をおこなったところ、イマゾスルフロンの高薬量処理で予想されていた表現型分離比 3:1 と有意差がないことが確認された。

2880 g a.i./ha では、1440 g a.i./ha と同様に、クラスタ 2 よりもクラスタ 1 に分類されるものが多く (図-5)、この薬量でもイマゾスルフロンの高薬量処理で予想されていた分離比 3:1 と一致した。

5760 g a.i./ha 以上の薬量では、21 個体すべての個体がクラスタ 1 に分類され、生育阻害を受けた (図-5)。この薬量以上では、すべての遺伝子型が生育阻害を受けることが示唆された。

これらの結果から、サンプルサイズが小さいため検出力は低いものの、当初の予想通り、イマゾスルフロンの登録薬量以下の低薬量処理では、 $S_1$  実生集団はクラスタ 1 とクラスタ 2 が 1:3 の比率で分離するが、登録薬量の 16 倍および 32 倍の薬量では、当該比率が 3:1 に逆転することが示された。クラスタ 1 が分離する、すなわち *rr* 型と推定される実生が阻害され始める最低薬量は 0.35 g a.i./ha であり (図-5)、*rr* 型の塊茎由来植物が阻害を受け始める薬量と一致していた (図-4)。また、クラスタ 1 とクラ

スタ 2 の比率が逆転する薬量、すなわち *Rr* 型と推定される実生が生育を阻害され始める薬量は 1440 g a.i./ha であり (図-5)、*Rr* 型の塊茎由来植物が著しく抑制され始める薬量と一致した (図-4)。さらに、全実生が生育阻害を受けた薬量は 5760 g a.i./ha であり (図-5)、これも *RR* 型の塊茎由来植物が生育阻害をされ受け始めた薬量と一致した (図-4)。これらの結果から、イマゾスルフロンに対する実生の薬量反応性は塊茎由来植物と似通っていることが示唆された。

各薬量における表現型の分離比は、第 2 節における遺伝子型分離比から予想されるものと齟齬がなかった。この結果は、試験した植物材料において、解毒代謝亢進などの NTSR メカニズムが、ほとんど存在していないか、TSR の遺伝パターンを歪めるほど強くなかったことを示唆している。

## 6. 考察

ポット試験と酵素試験の結果から、量的効果に関する包括的な知見が得られ、酵素レベルと植物体レベルの抵抗性プロファイルの複雑な関係が明らかになった。酵素レベルでの  $I_{50}$  値は抵抗性型アレルの数に比例して増加し、*Rr* 型酵素の反応は 50% 付近にプラトーを有するダブルシグモイド型となった (図-3) ことから、2 つのアレルは等しく機能し、それらから翻訳される酵素の存在量もほぼ等しいことが示唆された。一方、植物体レベルで

は、抵抗性型アレル数に  $ED_{90}$  値は比例せず、*Rr* 型の  $ED_{90}$  値は *RR* 型側に偏っていた。この非比例性は、酵素レベルでの感受性がそのまま植物体レベルに反映されるわけではないことを意味している。第 5 節で述べたように、本研究で用いたオモダカにおいては NTSR メカニズムが大きく関与しているとは考えにくいので、この非比例性の理由は直ちにはわからないが、一つの仮説として、植物中の ALS 酵素活性が 25% まで低下しても、植物は正常に生育することが考えられる。これは、酵素活性の 75% 阻害濃度に関して、*Rr* 型のものが *RR* 型側に偏っており、植物体レベルの抵抗性プロファイルと一致するためである。もう一つの仮説として、抵抗性型アレル数が多いほど、イマゾスルフロン暴露状態でも旺盛な生育を維持できる期間が長くなり、イマゾスルフロンの取り込みが大きくなるため、植物体レベルで量的効果の鈍化が生じたということが考えられる。この非比例性・量的効果の鈍化については、前述の仮説を含めて研究する余地がある。

量的効果に関しては、コムギやイヌホタルイのような複数の ALS 遺伝子を持つ倍数体種において定量的に研究されており、これらの研究でも本研究と同様に量的効果とその鈍化現象が観察されている (Breccia *et al.* 2020; Hanson *et al.* 2006; Ohta *et al.* 2024; Ohta and Sada 2024b; Willenborg *et al.* 2008)。特に、ALS 遺伝子を 2 コピー持つイヌホタルイ

における量的効果は、抵抗性型アレルが全アレルの半分を占めるまで、すなわち0から2に増えるまでは顕著であり、それ以上に増える場合には鈍化することが示唆されている (Ohta *et al.* 2024; Ohta and Sada 2024b)。イヌホタルイにおける結果、特に抵抗性型アレルを2つ有するものと4つ有するものとの関係は、今回のオモダカにおける結果と非常によく似ており、ALS 遺伝子のコピー数にかかわらず、量的効果とその鈍化は、生物種、ALS 阻害剤、変異の種類を超えた普遍的な現象であることが示唆された。

近年、水稻生産現場においては抵抗性オモダカの発生が増加し、防除対策に関する要望が高まっている (松田ら 2017)。多年生水田雑草において、抵抗性は、栄養繁殖に由来する個体では獲得されづらく、種子繁殖由来の個体によって獲得されるものと考えられている (内野 2015)。また、本研究では、SU に対する実生の感受性は塊茎由来の植物とほぼ同じであることが示唆された (第5節)。過去の研究では、除草剤混合剤を用いた試験から、SU 以外の除草剤有効成分が TSR 変異を持つオモダカ実生を容易に防除できることが報告されていた (吉田ら 2006)。しかしながら、SU 以外のどの除草剤有効成分がオモダカ実生に有効であり、どの程度の効果や残効性があるか、などの詳細な知見は不足している。オモダカの種子や実生に関する研究は、本稿の冒頭に記載した通り現状は限られているが、本稿の元となった論文

(Ohta and Sada 2024a) の出版後には TSR 進化への種子繁殖の関与をさらに示唆するような研究事例も現れ始めている (宮井ら 2025)。本種の抵抗性問題拡大を防ぐためにも、防除方法を含め、種子や実生に関する研究事例がさらに増えることを期待する。

### 引用文献

- Breccia, G. *et al.* 2020. Cultivar variation for imazamox resistance in wheat (*Triticum aestivum* L.): insights into enzymatic assays for early selection. *Plant Physiol. Biochem.* 151, 438–442.
- Brown, H.M. and Cotterman, J.C. 1994. Recent advances in sulfonylurea herbicides, in: Stetter, J. (Ed.), *Herbicides Inhibiting Branched-Chain Amino Acid Biosynthesis: Recent Developments*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 47–81.
- Daimon, N. *et al.* 2014. Growth and reproductive success of the seed-derived plants of *Sagittaria trifolia* emerging at different times. *Weed Biol. Manag.* 14, 178–185.
- Fu, D. *et al.* 2017. Bensulfuron-methyl resistant *Sagittaria trifolia* L.: multiple resistance, cross-resistance and molecular basis of resistance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides. *Arch. Biol. Sci.* 69, 649–658.
- Fu, D. *et al.* 2020. Molecular basis of cross-resistance in *Sagittaria trifolia* L. against acetolactate-synthase inhibitors. *ScienceAsia* 46, 530.
- Gaines, T.A. *et al.* 2020. Mechanisms of evolved herbicide resistance. *J. Biol. Chem.* 295, 10307–10330.
- Ghanizadeh, H. *et al.* 2019. The genetic inheritance of herbicide resistance in weeds. *Crit. Rev. Plant Sci.* 38, 295–312.

- Hanson, B.D. *et al.* 2006. Response of selected hard red wheat lines to imazamox as affected by number and location of resistance genes, parental background, and growth habit. *Crop Sci.* 46, 1206–1211.
- Heap, I. 2025. The international herbicide-resistant weed database. URL <https://www.weedscience.org/Home.aspx> (accessed 4.21.25).
- Imaizumi, T. *et al.* 2008. Inheritance of sulfonylurea resistance in *Monochoria vaginalis*. *Weed Res.* 48, 448–454.
- Iwakami, S. *et al.* 2012. Isolation and expression of genes for acetolactate synthase and acetyl-CoA carboxylase in *Echinochloa phyllopogon*, a polyploid weed species. *Pest Manag. Sci.* 68, 1098–1106.
- Iwakami, S. *et al.* 2014. Occurrence of sulfonylurea resistance in *Sagittaria trifolia*, a basal monocot species, based on target-site and non-target-site resistance. *Weed Biol. Manag.* 14, 43–49.
- Jia, W. *et al.* 2021. Differential growth response of acetolactate synthase inhibitors-resistant *Sagittaria trifolia* originated from seeds and tubers. *Weed Turfgrass Sci.* 10.
- Ohta, K. *et al.* 2024. Connecting genes to whole plants in dilution effect of target-site ALS inhibitor resistance of *Schoenoplectiella juncooides* (Roxb.) Lye (Cyperaceae). *Pestic. Biochem. Physiol.* 203, 105984.
- Ohta, K. and Sada, Y. 2024a. Resistance profile study of SU-resistant *Sagittaria trifolia* in a comparison of seedlings and tuber-derived plants. *Weed Biol. Manag.* 24, 144–154.
- Ohta, K. and Sada, Y., 2024b. Inheritance and stacking effect of mutant ALS genes in *Schoenoplectiella juncooides* (Roxb.) Lye (Cyperaceae). *Pestic. Biochem. Physiol.* 198.
- Ozaki, Y. *et al.* 2018. Germination

- characteristics of *Sagittaria trifolia*. *Weed Biol. Manag.* 18, 160–166.
- Sun, Z. *et al.* 2021. Molecular basis of cross-resistance to acetohydroxy acid synthase-inhibiting herbicides in *Sagittaria trifolia* L. *Pestic. Biochem. Physiol.* 173, 104795.
- Wei, S. *et al.* 2015. Target-site resistance to bensulfuron-methyl in *Sagittaria trifolia* L. populations. *Pestic. Biochem. Physiol.* 124, 81–85.
- Willenborg, C.J. *et al.* 2008. Response of heterozygous and homozygous imidazolinone-resistant spring wheat genotypes to imazamox. *Crop Sci.* 48, 2107–2114.
- Yamato, S. *et al.* 2013. Characterization of acetolactate synthase from sulfonylurea herbicide-resistant *Schoenoplectus juncooides*. *Weed Biol. Manag.* 13, 104–113.
- Yu, Q. and Powles, S.B., 2014. Resistance to AHAS inhibitor herbicides: current understanding. *Pest Manag. Sci.* 70, 1340–1350. <https://doi.org/10.1002/ps.3710>
- Zhao, B. *et al.* 2017. Non-target-site resistance to ALS-inhibiting herbicides in a *Sagittaria trifolia* L. population. *Pestic. Biochem. Physiol.* 140, 79–84.
- Zou, Y. *et al.* 2022. Increase in glutathione S-transferase activity and antioxidant damage ability drive resistance to bensulfuron-methyl in *Sagittaria trifolia*. *Plant Physiol. Biochem.* 190, 240–247.
- Zou, Y. *et al.* 2023. Mutation at the 197 site and P450-mediated metabolic resistance are involved in bensulfuron-methyl resistance in *Sagittaria trifolia*. *Plant Sci.* 331.
- 伊藤一幸 2005. 水田におけるオモダカの生き残り戦略. 東北の雑草 9–12.
- 伊藤一幸 2003. 雑草の逆襲：除草剤のもとで生き抜く雑草の話, 日本雑草学会ブックレット. 全国農村教育協会.
- 内野彰 2025. これまでに日本で除草剤抵抗性が報告されている雑草. URL <http://www.wssj.jp/~hr/weeds.html> (accessed 4.18.25).
- 内野彰 2015. 多年生水田雑草の除草剤抵抗性. 農業および園芸 90, 174–180.
- 内野彰 2014. 水田雑草オモダカにおけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性とその防除. 植調 48, 268–275.
- 吉田修一ら 2006. スルホニルウレア抵抗性オモダカ多発水田における効果的防除法. 雑草研究 51(別), 90.
- 宮井駿ら 2025. 集団遺伝学的アプローチによる水田雑草オモダカの繁殖特性の推定—作用点抵抗性の発生パターンが異なる東西群間の比較—. 日本雑草学会第64回大会講演要旨集, 100.
- 小山豊ら 1986. 水田多年生雑草オモダカの生態とその防除 (1): 生態的特性. 千葉県農業試験場研究報告 169–183.
- 松田晃ら 2017. 山形県に発生した除草剤抵抗性オモダカの遺伝子変異と各種除草剤成分に対する反応. 雑草研究 62, 117–125.
- 竹下孝史 2004. わが国における除草剤使用の推移 1. 水稲用除草剤について. 雑草研究 49, 220–230.