

除草剤抵抗性雑草の最近の話題と今後の展望

誌名	農林水産技術研究ジャーナル
ISSN	03879240
著者	伊藤, 一幸
巻/号	19巻11号
掲載ページ	p. 37-43
発行年月	1996年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



除草剤抵抗性雑草の最近の話題と今後の展望

伊藤 一幸

除草剤はその連用により抵抗性の生物型が生まれる場合がある。除草剤の作用性によって抵抗性のでやすいものとにくいものがある。一度出現してしまったら、ことなった作用性の除草剤や防除方法を変更すればいいのだが、使いなれたものはなかなかとめられない。どんな除草剤でどんな雑草にどの程度強く抵抗性が出現しているかを明らかにし、除草剤の作用性や抵抗性対策について概括した。

1. はじめに

医薬、農薬（殺虫剤や殺菌剤）に対する抵抗性の病原菌や害虫が比較的早くから知られていたのとは比べ、除草剤に対する抵抗性雑草は除草剤の散布頻度が低いこと、対象とする雑草の種類が多いことからあまり知られていなかった。

アメリカで1970年より除草剤の反復使用により除草剤アトラジンに抵抗性を持つ生物型が顕在化する事例が最初に見つかった。現在では、トリアジン系、ピピリディリウム系、スルホニルウレア系など多くの除草剤と雑草の関係で知られており、分布、抵抗性の生理的メカニズム、遺伝性、適応度の低下などについて成書が数多く出版されている。また、雑草制御関係の国際会議では除草剤抵抗性関係のセッションがかならず持たれている。筆者は1980年代にはパラコート抵抗性ハルジオンについてその遺伝的、生態的側面から解明をはかった。現在は水田に

Kazuyuki ITOH: Present situation and prospect in herbicide resistant weeds

おけるスルホニルウレア系除草剤の抵抗性雑草の発現について注意深く観察している。

2. 抵抗性雑草研究の重要性と農薬・医薬との差異

農耕地で作物に薬害が少なく、いっしょに生える雑草を殺すことができる選択性を持った除草剤ではおのずと殺草できるスペクトラムがあり、除草剤を適正に散布したとしても枯れない草種が存在する。たとえば、2,4-DやMCPなどのホルモン剤を散布してもイネ科の雑草は枯れない。スペクトラムの範囲外の雑草のみ残ることになる。これを雑草群落の遷移 (Weed shift) といい、雑草防除の世界ではあたりまえの概念である。

除草剤抵抗性の発現は農薬メーカーにとっては不名誉なこととされ、非常に敏感になっているが、殺菌剤や殺虫剤の抵抗性の発現と比べてそれほど敏感になる必要性はないと思う。すなわち、除草剤の抵抗性がたとえ2、3種の雑草に発現したとしてもその除草剤の防除対象はも

っと幅広く、仮に抵抗性がでたそれだけが残ってもそれほど問題とならない場合が多い。ヒエ剤がタイムピエに効かなくなるようなターゲットとする雑草に抵抗性が出現した場合にはダメージが大きいが、一般的には抵抗性の発現が対象雑草の中心にできることは少ない。医薬や農薬では病原菌や昆虫に対してターゲットが狭くひとたび抵抗性が出現すればその化合物は使えなくなる場合が多いが、仮に抵抗性雑草が発現したからといって除草剤の販売を中止した例はない。筆者は除草剤抵抗性の雑草を研究することによってその剤の作用機作など生理機構を深く解析でき、新剤の開発、使用場面の限定、使用方法の変更、混合剤を開発する場合の混合相手のスペクトラムなど多方面に役立つもの思っている。

3. トリアジン系除草剤に対する抵抗性雑草の発現

イギリスの生態学者ハーバーは戦後、除草剤が使われるようになってすぐに除草剤に抵抗性を持つ雑草の出現を予測したが抵抗性雑草はなかなか発現しなかった。

1958年以来アトラジンかシマジンを連続して使用してきたアメリカ・ワシントン州の苗木畑のノボロギクで、1970年にリャンが世界ではじめて抵抗性雑草をみつけた。その後、広葉雑草ではシロザ、イヌホオズキ、オニノゲシ、ヒメムカシヨモギ、タウコギ、飼料カブ、アカザ科、ヒユ科、タデ科などで、イネ科雑草ではイヌビエ、メヒシバ、スズメノテッポウ類、キビ類、イヌムギ類、エノコログサ類などで世界各国の多くの雑草で抵抗性生物型がみつきり、現在では26属40種以上の畑雑草でトリアジン抵抗性生物型がみつかっている。

交配実験の結果から、これらの抵抗性の遺伝様式の多くは核遺伝でなく細胞質の母性遺伝であった。抵抗性生物型の発生場所はアメリカ、ヨーロッパ、日本、オーストラリアなど全世界

に広がっている。生育場所（ハビタット）として共通しているのはトウモロコシのミニマムティレッジや永年生作物の樹園地など耕耘を避けて、雑草防除は除草剤のみに頼っている場合が多い。作用機構としては、トリアジン系の抵抗性と感受性には薬剤の吸収、移行、代謝に差異はなく、ポイントミューテーションにより光化学系IIのD-1タンパク質がセリンからグリシンにかわっているとされている。

日本ではゴルフ場でシマジン抵抗性のスズメノカタビラが報告されている程度で、農耕地におけるトリアジン抵抗性雑草はあまり問題になっていない。これはシマジンなどの単一剤の連用が少ないためと思われる。

4. パラコート抵抗性キク科雑草の生態・分布・遺伝

パラコートは1960年代に開発された光合成阻害型の非選択性のピペリディリウム系除草剤である。苔類には効果が劣るが、比較的安価であり、散布された高等植物すべてをすばやく枯らすため全世界の農民に使われている。筆者は1980年8月10日に農事試験場で渡辺 泰室長のもとで、埼玉県吹上町の荒川堤外地の桑園で除草剤パラコートに抵抗性を持つキク科の多年生雑草ハルジオンを発見するチャンスに巡りあった。桑園から採集した株と試験場の周辺から採集した株をもちいてパラコートとジクワットを濃度別に処理したところ、抵抗性のハルジオンは成分量が160 g/aでも枯死しなかったのに対し、感受性の株は10 g/aで完全に枯死した(図1)。現地では、数種の除草剤に対する反応を検討し、発生地域の農家に対するアンケート調査を実施した。つぎに直径8 mmの円形葉片をもちいた抵抗性の検定方法を確立し、分布調査を実施した。さらに、交配様式を明らかにして、抵抗性の遺伝を調査した。抵抗性生物型は感受性生物型と比べ、100~250倍の抵抗性をしめした。パラコートに抵抗性を持つ生物型はジクワ

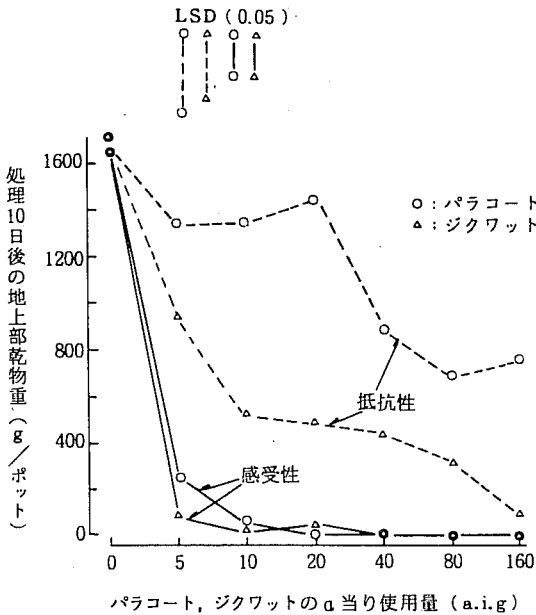


図1 パラコート、ジクワットの使用量と残草量 (Watanabe et al. 1982)

表1 埼玉県吹上町荒川河川敷桑園における2, 3の除草剤のハルジオン殺草力 (Watanabe et al. 1982)

除草剤名	使用量	残草量
パラコートジクロライド	24% 40ml	93.9 g/m ²
パラコートジメチルサルフェート	38% 30ml	102.7
ベンタゾン水和剤	50% 120 g	8.1
ベンタゾン粒剤	10% 500 g	9.8
MCPソーダ塩	19.5% 20ml	25.9
グリホサート	41% 100ml	0
無処理	-	92.8

注) 使用量はa当り製品量, 残草量は乾物重をしめす

ットに対して交差抵抗性がみられたが, MCPやベンタゾンなどほかの剤には非抵抗性であった (図1, 表1)。

また, ハルジオンはおおむね他殖性であり, 舌状花と花粉をもちいた交配の雑種第1代および検定交雑後代の試験結果から, 抵抗性は優性1遺伝子に支配されていることを明らかにした (表2)。畑や畦畔など地帯別に個体ごとの葉を円状葉片にして持ち帰り, 25°Cの陽光定温器内

の10ppmのパラコート溶液につけて48時間後に抵抗性生物型と感受性生物型の生存比率を調査した。これをパラコートの使用条件別にまとめたところ, 抵抗性生物型の分布はパラコートが散布されている狭い範囲にかぎられていた (表3)。これは抵抗性生物型の生態的適応度が低いと推察された。

その後, ヒメムカシヨモギ, オオアレチノギク, オニタビラコなどキク科雑草でパラコートの抵抗性生物型が日本の桑園, 果樹園, 路傍などで次々にみつかった。また, アメリカイヌホオズキのように世界各国でキク科以外のパラコート抵抗性のバイオタイプもみつき, 抵抗性の生理作用についても解明が進んだ。イネ科雑草ではオーストラリアで鉄道沿線のオオムギ類などで抵抗性生物型がみつかった。熱帯域でも同様な解明が必要とされ, 筆者はマレーシアの野菜畑, 紅茶のプランテーション, 農家の庭先などにおいてパラコート抵抗性のベニバナボロギク, イヌビユ, オオアレチノギク, イヌホオズキの4種を発見した。一例として, 図2にはパラコート抵抗性ベニバナボロギクの抵抗性の強さを円状葉片の葉色の変化からしめした。日本で発見されたハルジオンやオオアレチノギクなどの場合と同様に抵抗性個体 (No. 106) から採集した円状葉片は感受性個体 (No. 114) の100倍近い強さが認められた。

5. ジニトロアニリン系除草剤に対する抵抗性雑草の出現

1984年にトリフルラリン抵抗性のオヒシバはアメリカ中部の棉畑で発見された。本種の抵抗性は約10年のトリフルラリンの連用により確認された。また, 7種のジニトロアニリン系除草剤に交差抵抗性が確認されたが, ほかの系統の除草剤には感受性であった。近年, トリフルラリン抵抗性エノコログサがカナダ西部の小麦畑やなたね畑で発見されている。ここではおよそ15年連用されていた。

表2 パラコート抵抗性(R)および感受性クローン間交雑によるF₁実生の抵抗性の分類比

両親のクローン ♀ ♂	供試 頭花数	総実生数	生存数	枯死数	期待される比率*
S×S	15	1882	1	1881	(R:S) 0:1
S×Rヘテロ	3	433	211	222	1:1
S×Rホモ	2	242	238	4	1:0
Rヘテロ×S	15	1791	893	898	1:1
Rホモ×S	1	138	138	0	1:0
Rヘテロ×Rヘテロ	17	1939	1449	490	3:1
Rヘテロ×Rホモ	11	1193	1179	14	1:0
Rホモ×Rホモ	9	1216	1211	5	1:0

注) * : 抵抗性が優性1遺伝子によって支配されるとき期待分離比

表3 埼玉県吹上町荒川河川敷の土地利用区分別の抵抗性株出現率

土地区分	調査数	抵抗性出現率
裸地*	10	2.1%
放棄桑園**	2	0.0
採桑園周辺	15	47.5
採桑園	21	80.5

注) * : 堤, 荒地, 土取後地など

** : 2~1年前より採桑していない園

6. スルホニルウレア系除草剤に対する抵抗性雑草の発生

スルホニルウレア系除草剤(以下SU剤)は1980年代初頭に登場したALS阻害型除草剤で、投下有効成分量が10g/ha前後ときわめて微量でありながら幅広いスペクトラムを有している。植物特有のアミノ酸合成阻害のため、動物への安全性が高く、きわめて活性の高い優れた化合物群である。現在、麦類、水稻、大豆などの主要農作物に幅広く利用されている。日本では水田の一発剤の混合母剤として広葉雑草、カヤツリグサ科雑草全般の防除剤としてベンスルフロメチル、ピラゾスルフロエチル、イマゾスルフロメチル等が様々な商品名で使用され、今後も開発中の新剤が加わりますます増加の傾向にあ

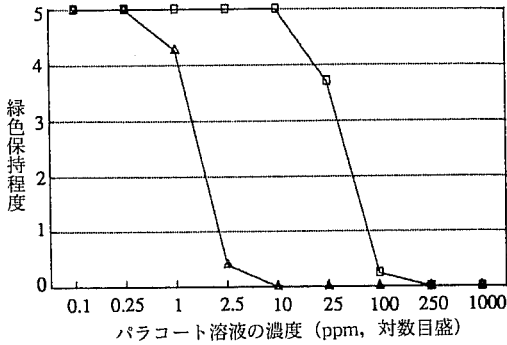
る。畑作では麦類のスズメノテッポウやギシギシ類の防除にチフェンスルフロメチルなどが使われている。

これらの化合物に対する除草剤抵抗性は1987年頃よりトゲチシャ、アメリカビユ、ミナトイソボウキ、ハウキギ、コハコベ、ホソムギ、ノスズメノテッポウ、オナモミなどの畑雑草で北米、ヨーロッパを中心にクロロスルフロメチルなどの使用畑で出現している(表4)。7~14カ月ごとに散布され、3~5年で抵抗性生物型がみつまっていることから、抵抗性生物型はもともと種内の変異として内在していたものと考えられている。これらの雑草は濃厚飼料としてトウモロコシが多量に日本に輸入されており、混入種子としてそのままはいつているものと想像される。この中で交雑実験により、トゲチシャの抵抗性は不完全優性の1遺伝子に支配されていることが解明された。

抵抗性のメカニズムでは二つの機構が明らかにされている。一つはSU剤の標的酵素であり、分岐鎖アミノ酸合成経路の第一段階を触媒するアセトラクテート合成酵素(ALS)の変異によるSU剤に対する感受性の低下である(図3)。表5にしめすようにいつの段階かは不明であるがDNAにポイントミューテーションがおき、ALSの感受性低下をきたしたようである。ほかの一つは雑草のSU剤に対する解毒代謝能の

向上による抵抗性の発達である。

一方、水田ではアメリカ・カリフォルニア州でベンスルフロンメチルの抵抗性生物型がタマガヤツリ、カリフォルニアオモダカの2種で報告され、ヒメカンガレイにも抵抗性が出現して



葉片の径 8 mm, 25°C, 5,000ルクスのインキュベーター内で48時間後に測定した。材料はマレーシア カメロンハイランドの野菜畑産、緑色保持程度の判定は変化のまったくないもの(5)から緑色を完全に失ったもの(0)まで6段階に区分した。

□ : 抵抗性生物型 (No. 106), △ : 感受性生物型 (No. 114)

図2 濃度の異なるパラコート溶液中におけるベニバナボロギク円状葉片の葉色の変化 (Itoh et al. 1991)

いるようである(表4)。カリフォルニアの水田では水質規制が強く、使用できる除草剤がかぎられ、SU剤の単独使用が長く続いた結果である。また、日本でも北海道長沼町の水田のミズアオイでSU系除草剤に対する抵抗性がみつかった。これはベンスルフロンメチル、ピラゾスルフロンエチルなどほとんどのSU剤に対して交差抵抗性をしめした。また、富山県などでヒナガヤツリ、山形県、秋田県、宮城県等でアメリカアゼナ、アゼトウガラシなどが場所によりしばしばSU剤の効果不足がみられ、問題化している。日本の水田の除草剤の多くはSU剤とヒエ剤やカヤツリグサ剤が混合されており、単独での使用はきわめて少ない。したがって、SU剤以外の混合剤がその草種に効果がない場合にのみSU剤の抵抗性が発現するものと考えている。したがって、ヒエ剤やカヤツリグサ剤をかえただけで抵抗性の問題はおきなくなる。ノビエとイネとの極度の選択性を要求され、利用できる除草剤の数がかぎられる湛水直播栽培で抵抗性雑草の出現の可能性が高い傾向がみられる。現在、筆者らはこれらの雑草の抵抗性について幅広く実験を行い、問題となっている現

表4 ALS阻害型除草剤に対する抵抗性雑草 (Saari et al., 1994)

学名	和名	除草剤	抵抗性の機作
<i>Alopecurus myosuroides</i>	ノスズメノテッポウ	Chlorotoluron/isoproturon	不明
<i>Amaranthus blitoides</i>	アメリカビユ	Sulfometuron-methyl ^b	不明
<i>Amaranthus retroflexus</i>	アオゲイトウ	Sulfometuron-methyl ^b	ALS 阻害低下
<i>Cyperus difformis</i>	タマガヤツリ	Bensulfuron-methyl	ALS 阻害低下
<i>Kochia scoparia</i>	ハウキギ	Chlorsulfuron	ALS 阻害低下
		Sulfometuron-methyl	
<i>Lactuca serriola</i>	トゲチシャ	Chlorsulfuron/metsulfuron-methyl	ALS 阻害低下
<i>Lolium perenne</i>	ホソムギ	Chlorsulfuron/Chlorsulfuron	ALS 阻害低下
<i>Lolium rigidum</i>	ドクムギ属の一種	Chlorsulfuron	ALS 阻害低下
		Diclofop-methyl	代謝増加
<i>Sagittaria montevidensis</i>	カリフォルニアオモダカ	Bensulfuron-methyl	ALS 阻害低下
<i>Salsola iberica</i>	オカヒジキ属の一種	Sulfometuron-methyl	ALS 阻害低下
<i>Sisymbrium orientale</i>	イヌカキネガラシ	Chlorsulfuron/triasulfuron	不明
<i>Sonchus oleraceus</i>	ノゲシ	Chlorsulfuron	不明
<i>Stellaria media</i>	コハコベ	Chlorsulfuron	ALS 阻害低下
<i>Xanthium strumarium</i>	オナモミ	Imazaquin	ALS 阻害低下

地水田で分布調査や聞き取り調査をして抵抗性の有無等を確認中であり、とりまとめがおれば別の機会に報告できるものと思う。

7. 作用機作がことなる除草剤 2 種に対する抵抗性生物型の発現

ハンガリーのブドウ園でみつかったヒメムカシヨモギはトリアジン系とピピリディリウム系の複数の抵抗性の出現が認められた。すなわち、アトラジンの抵抗性を持ちパラコート抵抗性も持っていた。また、イギリスではスルホニルウレア系とウレア系の複合抵抗性を持ったノズメノテッポウが報告されている。オーストラリアのクリスティーらは抵抗性のドクム

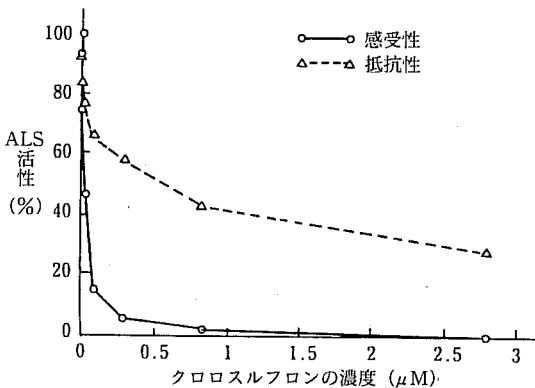


図3 クロロスルフロンによるハウキギ感受性および抵抗性生物型の ALS 活性阻害 (Saari 1990)

ギが上記二つの抵抗性機構を持っていることを報告し、SU系除草剤に対する抵抗性の獲得は複数の除草剤抵抗性メカニズムを発達しうることを警鐘している。

8. 遺伝子工学の技術を利用した作物への非選択性除草剤の抵抗性遺伝子の導入

今までは自然に発現した抵抗性雑草についてのべてきた。人為的に除草剤抵抗性遺伝子を作物に組み込み、除草剤抵抗性作物の開発はそれぞれの抵抗性雑草が発現するたびにこころみられ、タバコなどの作物で作出には成功してきた。また除草剤抵抗性生物型が発現しないもので抵抗性作物を作出した例として非選択性除草剤であるグリホサートとグリホシネートをもちいた除草剤抵抗性作物が作出されている。先進的なアメリカではこれらに抵抗性のタバコ、トマト、大豆などが知られている。これらには生態学的、遺伝学的、社会学的問題などが内在すると思われるが稿を改めて検討したい。

9. まとめ

除草剤抵抗性雑草の出現は同一の作用性を持った除草剤を長期間にわたって同一の場所に連用した結果にほかならない。効果の高い除草剤

表5 トゲチシャとハウキギの感受性(S)および抵抗性(R)生物型の ALS Domain A (アミノ酸の167~179位置)における塩基配列とアミノ酸配列 (Guttieri, 1992)

トゲチシャ (<i>Lactuca serriola</i>)													
アミノ酸配列 (S)	Ala	Ile	Thr	Gly	Gln	Val	Pro	Arg	Arg	Met	Ile	Gly	Thr
塩基配列 (S)	GCC	ATC	ACC	GGC	CAA	GTC	CCC	CGG	AGA	ATG	ATC	GGA	ACC
塩基配列 (R)	***	***	***	***	***	***	*A*	***	***	***	***	***	***
アミノ酸配列 (R)	*	*	*	*	*	*	His	*	*	*	*	*	*
ハウキギ (<i>Kochia scoparia</i>)													
アミノ酸配列 (S)	Ala	Ile	Thr	Gly	Gln	Val	Pro	Arg	Arg	Met	Ile	Gly	Thr
塩基配列 (S)	GCG	ATC	ACG	GGG	CAG	GTG	CCG	CGG	CGA	ATG	ATT	GGG	ACG
塩基配列 (R)	***	***	***	***	***	***	A**	***	***	***	***	***	***
アミノ酸配列 (R)	*	*	*	*	*	*	Thr	*	*	*	*	*	*

注) *は感受性バイオタイプ(S)と同じ塩基あるいはアミノ酸であることをしめす。

の開発によって雑草防除における耕耘や代かき
など耕種的方法が忘れさられ、除草剤利用一辺
倒になったときの自然からの警鐘と考えられる。

雑草の防除はつねにいくつかの方法を併用する
ことが必要であることを教えられる。

(東北農業試験場 雑草制御研究室長)

新刊紹介

E. F. Knipling 著

小山重郎・小山晴子共訳

「寄生虫放飼による害虫防除法の原理」

B 5 判 204頁 定価 10,300円 (税込み)

本書は1995年度の日本国際賞を受賞されたニップリング博士による“Principles of insect parasitism analyzed from new perspectives. Practical implications for regulating insect populations by biological means” (1992) の日本語訳である。同博士の前著「害虫総合防除の原理」は同じ訳者によってすでに出版されている。

環境問題からも生物的防除が注目されつつあるが、ここで提案されている「寄生性天敵の広域大量放飼」は、不妊虫放飼法につぐ画期的なものである。その要点は害虫の分布圏全体に害虫の密度を上回る数の飼育天敵を放飼して、数世代で害虫を被害許容水準以下にするばかりか、不妊虫の放飼を併用すれば根絶も可能という。米国の7種の重要害虫を取りあげ、実行案と経済効果の評価を行ってその有効性を論証している。年間10億ドルの損害をもたらすタバコガでは、初年度に2億ドルの予算で寄生虫を90億匹放し、2年目以降は、低密度に害虫を抑圧するために毎年5,000万ドルを支出すればよい。しかしまだ米国で実行されない理由は、行政がその予算額に尻込みすること。研究サイドからは、評価に使ったモデルとその仮定値の信頼性である。しかし後者については、著者の責任というよりも、個体群生態学の問題である。実施に先立って、害虫と天敵の生息密度の推定と生命表の作成、天敵の野外における寄主発見能力の研究が必須条件となる。

処理面積をメキシコまで含めて考えなくてはならない米国に比べ、日本は海で隔離され面積もはるかに小さいので、実施上は日本の方が条件がよい。各種の条件(利用可能な天敵、フェロモン、薬剤抵抗性など)からコナガ、ワタアブラムシとモモアカアブラムシなどが対象になりそうだ。害虫管理や生物的防除に関心のある人たちには是非一読して考えてもらいたい。

桐谷圭治 (元 農業環境技術研究所)

発行所 東海大学出版会
東京都渋谷区富ヶ谷2-28-4
TEL 03 (5478) 0971