

多年生水田雑草の除草剤抵抗性

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	内野, 彰
発行元	養賢堂
巻/号	90巻1号
掲載ページ	p. 174-180
発行年月	2015年1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



多年生水田雑草の除草剤抵抗性

内野 彰*

〔キーワード〕: アセト乳酸合成酵素, ウリカワ,
オモダカ, スルホニルウレア系除
草剤, タイワンヤマイ

はじめに

水稲作では 1980 年代から一発処理型除草剤が広く普及し、一発処理型除草剤に含まれるスルホニルウレア系除草剤成分 (SU 剤) が水田の広い範囲で使用された。これに対し 1990 年代半ばから SU 剤に対する抵抗性 (SU 抵抗性) が確認され、現在は 21 種類の雑草で抵抗性が報告されている。水田雑草では 19 種類で SU 抵抗性が確認されており (内野・岩上 2014a), このうちの 6 種類 (イヌホタルイ, タイワンヤマイ, ヘラオモダカ, オモダカ, ウリカワ, マツバイ) が多年生水田雑草である。イヌホタルイ, タイワンヤマイおよびヘラオモダカの 3 種類は大量の種子を生産し、多年生雑草であるが水田では主に種子によって繁殖する。オモダカ, ウリカワおよびマツバイも種子を生産するが、これらは主に栄養繁殖体 (塊茎または越冬芽) によって繁殖する。6 種類のうちイヌホタルイの SU 抵抗性については定 (2015) の解説があるため、そちらを参照ねがうこととし、本稿では、6 種類の中でイヌホタルイに次いで全国的に報告の多いオモダカの SU 抵抗性を中心に、他の多年生雑草の SU 抵抗性について解説する。

SU 剤と除草剤抵抗性の機構

SU 剤はヒエ属を除く多くの水田雑草に高い効果を持ち、低い人畜毒性、高い選択性などから一発処理型除草剤の成分として極めて広く普及した除草剤成分である。その作用機構はアセト乳酸合成酵素 (Acetolactate synthase : ALS) の阻害であり、ALS が触媒する分機作アミノ酸生合成経路の阻害を通して雑草の生育を停止させる。SU 剤をはじめ ALS を阻害するタイプの除草剤は ALS 阻害剤 (ALS inhibitor) と呼ばれ、その抵抗性は世界的に最も多

く報告されている (Heap 2014)。

ALS 阻害剤抵抗性の機構は ALS の 1 アミノ酸置換に由来することが多く、その場合は作用点 (Target site) の変異に由来することから作用点抵抗性 (Target Site Resistance : TSR) と呼ばれる。すなわち ALS の Pro₁₉₇ (シロイヌナズナの ALS タンパク質中の 197 番目のアミノ酸に相当するプロリン) や Trp₅₇₄ (同じく 574 番目に相当するトリプトファン) など特定の 8 箇所の部位のいずれかにおいてアミノ酸置換がおこると、ALS 阻害剤に対して抵抗性となる (Yu and Powles 2014)。作用点に由来する抵抗性には、この他にグリホサート抵抗性の事例がある。この事例では作用点となる酵素の遺伝子が大量に重複して抵抗性となっており (Gaines et al. 2010), この機構も TSR となる。TSR に対して作用点変異に起因しない抵抗性は非作用点抵抗性 (Non-Target Site Resistance : NTSR) と呼ばれる。その機構には除草剤代謝機能の向上や除草剤の吸収・移行の低下、その隔離などが挙げられるが、分子機構まで詳細に判明している例はほとんどない (Yu and Powles 2014)。日本の水田雑草では多くの場合が TSR による SU 抵抗性であることがわかっているが、オモダカに関しては TSR と NTSR の 2 つのタイプの抵抗性が存在する (Iwakami et al. 2014)。

オモダカの除草剤抵抗性

オモダカ (*Sagittaria trifolia* L.) はオモダカ科の多年生水田雑草として全国に分布し、種子および塊茎の 2 種類の手段で繁殖するオモダカ科の水生植物である (山河・伊藤 2004)。成植物は矢尻形の葉身が特徴的で、花は雌雄同株で白色円形の 3 弁の単生花を着ける。水田では塊茎由来のオモダカ個体が問題となり、種子由来の個体は水稲用除草剤に対する感受性が高いため、通常はほとんど問題とならない (佐合ら 1975, 吉田ら 2006)。オモダカの塊茎には休眠性があり、その出芽深度も比較的深いことから、水稲作期間中のオモダカの出芽は非常に不齊一

* (独) 農研機構 中央農業総合研究センター (Akira Uchino)

となる。したがってオモダカの防除には後期の茎葉処理型除草剤処理が重要とされる (伊藤 1997, 小山 1990, 草薙 1984b)。

オモダカの発生面積は 1980 年代まで増加傾向にあったが, 80 年代以降にオモダカ防除効果の高い SU 剤を含む一発処理型除草剤が普及し, 最も発生面積が多かった東北では一時的に発生面積が減少に転じた (山河・伊藤 2004)。2004 年の時点ではオモダカに有効な除草剤 (オモダカを適用草種を含む除草剤) が 124 剤あり, その 89%となる 110 剤が SU 剤を含む商品となっており (山河・伊藤 2004), 1980 年代以降のオモダカの防除は SU 剤に強く依存する状況であった。

その状況の中, 著者らは SU 抵抗性のオモダカが顕在化している水田を確認し, その抵抗性の程度や交差抵抗性, 抵抗性の分子機構について調査を行った (Iwakami et al. 2014)。当初の試験で材料としたオモダカは 2001 年に秋田県大仙市新谷地から採取した系統 (R1) と 1998 年に秋田県大仙市内小友から採取した系統 (R2) で, 対照系統としては同じ地域の SU 剤使用歴の無い圃場から採取した系統 (S1) を使用した。R1 と R2 は, それぞれ 7 月の達観調査で水田に数多くのオモダカ個体が残存, 除草剤抵抗性であることが疑われる状態の水田から採取した。

R1 と R2 について SU 剤に対する薬量反応を調べ

表 1 オモダカ 3 系統の SU 剤薬量反応における 50% 生育阻害濃度 (GR₅₀) の比較

系統	ベンスルフロンメチル		ピラゾスルフロンエチル	
	GR ₅₀ (g a.i./ha)	R/S	GR ₅₀ (g a.i./ha)	R/S
S1	0.59	-	0.35	-
R1	270	458	37	106
R2	75	127	0.36	1.0

たところ, SU 剤のベンスルフロンメチルに対してはともに高い抵抗性を示した (図 1)。生育を 50% 阻害する除草剤濃度 (GR₅₀) で比較すると, とくに S1 の GR₅₀ に対して 100 倍以上の高い値を示した (表 1)。一方, 別の SU 剤であるピラゾスルフロンエチルに対しては両者が異なる反応を示し, R1 が高い抵抗性反応 (GR₅₀ で比較して S1 の 100 倍以上) を示す一方で, R2 は S1 と同様の反応を示し, 野生型と同じ除草剤感受性を示した (図 1, 表 1)。さらに別の SU 剤についても薬量反応を調べると, R1 はイマズスルフロンおよびチフェンスルフロンメチルに対しても高い抵抗性を示したが, R2 はイマズスルフロンに対して S1 の 12 倍の GR₅₀, チフェンスルフロンメチルに対しては S1 と同程度の GR₅₀ を示した。このように R1 と R2 は交差抵抗性のパターンが異なり, R1 は供試した SU 剤のすべてに高い抵抗性を示したが, R2 は SU 剤の種類によって異なる

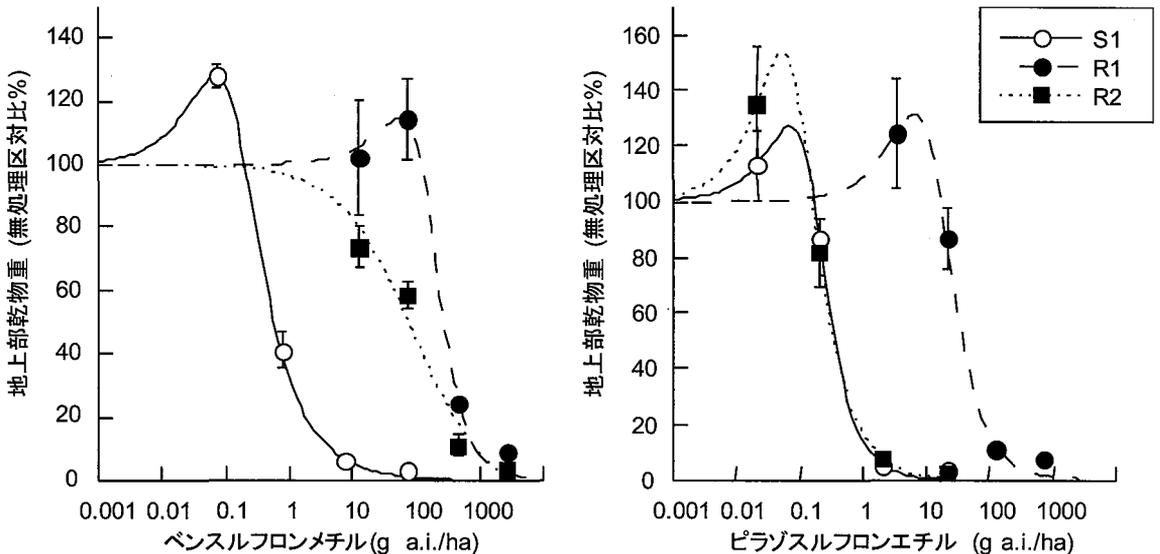


図 1 ベンスルフロンメチルおよびピラゾスルフロンエチルに対するオモダカ 3 系統の薬量反応曲線 Iwakami et al. (2014)。

反応を示すことが明らかとなった。

R1 と R2 の ALS 遺伝子を解析すると、R1 では Pro₁₉₇ でアミノ酸が Ser に置換しているのが認められた (表 2)。このことから R1 の抵抗性は TSR であると結論された。実際には R1 の ALS 遺伝子をダイレクトシーケンスすると Pro₁₉₇ をコードするコドンに 2 種類の塩基配列が認められ、Pro と Ser がコードされていた。これは 2 種類の ALS 遺伝子が R1 に存在することを示しており、R1 では ALS 遺伝子座において感受性 (野生型) 遺伝子と抵抗性遺伝子がヘテロ接合の状態 で保持されていると考えられた。水田で増殖するオモダカは上述したように主に塊茎に由来すると考えられており、水田にはクローン個体が多く存在すると推測される。抵抗性の対立遺伝子が交配などでホモ化することなく塊茎由来の繁殖で維持された場合、R1 の ALS 遺伝子座のようにヘテロ状態で保持されるものと考えられる。

R1 では ALS 遺伝子に塩基置換が認められたのに対し、R2 は ALS 遺伝子に塩基置換が全く認められず、S1 の ALS 遺伝子と全く同一の塩基配列を示した (表 2)。そこでベンスルフロンメチルの吸収・移行・代謝速度を調べると、R2 では S1 や R1 と比較してベンスルフロンメチルの吸収が遅いこと、植物体内での代謝速度も早いことが判明した (三浦ら 2012)。このことから、オモダカの抵抗性には 2 種類のタイプがあり、R1 が TSR であるのに対し、R2 は NTSR であると結論された。

オモダカの除草剤抵抗性個体の分布

オモダカの除草剤抵抗性個体は上述の系統の他、宮城県、秋田県、山形県、福島県、茨城県、千葉県、神奈川県の水田で確認され、それぞれ TSR と NTSR の種別が調べられている。宮城県および神奈川県では、それぞれ 4 系統および 1 系統の ALS でアミノ

酸置換が認められ、神奈川県ではアミノ酸置換が認められない系統が 3 地域で見つっている (聖代橋ら 2014, 大川ら 2008; 吉田ら 2006)。福島県ではベンスルフロンメチルに抵抗性を示す個体が 4 地域で確認され、そのうち 1 地域の系統はピラゾスルフロンエチルに感受性であることが報告されている (内山 2010)。さらに山形県では除草剤の交差抵抗性と ALS 遺伝子の両方が詳細に調べられ、県内に TSR が 13 系統、NTSR が 10 系統存在することが報告されている (松田ら 2013, 松田 2014)。著者らが秋田県、千葉県、茨城県で調査した結果では、上述の系統の他に TSR が 2 系統、NTSR が 3 系統で見つっている (内野 2005, 内野ら 2008)。これらをまとめると表 3 のようになり、合計すると TSR が 24 系統、NTSR が 18 系統となる。日本でこれまでに報告されている水田雑草の SU 抵抗性機構はオモダカを除けばほぼすべて TSR であるが、オモダカに関しては TSR に加えて NTSR も比較的高い割合 (表 3 では約 40%) で存在していることになる。

ウリカワの除草剤抵抗性

ウリカワ (*Sagittaria pygmaea*) もオモダカ科の多年生水田雑草で、葉柄のない根出葉をロゼット状に展開させる (草薙 1984a)。稲作期間中に多数の分株を発生させて増殖するのが特徴的であり、塊茎が翌年の主な繁殖源となる。オモダカと同様に雌雄同株で白色円形の 3 弁の単生花を着けるが、生産する種子の数が少なく、水田では種子による繁殖が極めて少ないと考えられている (草薙 1984a)。ウリカワも一発処理型除草剤が普及する前には温暖地を中心に発生面積が増加していたが、一発処理型除草剤の普及によって発生面積が大きく減少した (須藤ら 2012)。

表 2 オモダカ 3 系統における ALS 遺伝子の比較 (Iwakami et al. 2014 を一部改変)

系統	Ala ₁₂₂		Pro ₁₉₇		Ala ₂₀₅		Asp ₃₇₆	
	コドン	アミノ酸	コドン	アミノ酸	コドン	アミノ酸	コドン	アミノ酸
S1	GCG	Ala	CCC	Pro	GCC	Ala	GAT	Asp
R1	GCG	Ala	CCC/TCC	Pro/Ser	GCC	Ala	GAT	Asp
R2	GCG	Ala	CCC	Pro	GCC	Ala	GAT	Asp

アミノ酸置換が抵抗性を引き起こす 8 箇所部位における DNA コドンと対応するアミノ酸を示した。//はダイレクトシーケンスのクロマトグラムにおいて 2 種類のピークがあったことを示す。下線はアミノ酸置換が認められた箇所を示す。

表3 これまでに確認されたオモダカのスルホニルウレア系除草剤抵抗性系統 (内野 2014)

県	抵抗性機構	
	TSR	NTSR
宮城県	4	0
秋田県	3	1
山形県	13	10
福島県	3	1
茨城県	0	2
千葉県	0	1
神奈川県	1	3
合計	24	18

ベンズルスフロメチルに抵抗性を示した系統のうち、ALS 遺伝子に抵抗性を引き起こす塩基置換が認められた系統を TSR とし、塩基置換の無かった系統およびピラゾルスフロメチルに高い感受性を示した系統を NTSR とした。

ウリカワの SU 抵抗性は山形県と愛知県で最初に確認された (片岡ら 2010)。2006 年に山形県で採取した 2 系統はベンズルスフロメチルに対する薬量反応で 63-97 倍の GR₅₀ を示し、ALS 遺伝子の解析で Pro₁₉₇ が His に置換しているのが認められた (表 4)。2006 年に愛知県で採取した 2 系統でも ALS 遺伝子の解析から Pro₁₉₇ が His または Ser に置換しているのが認められた。これら解析された 4 系統の ALS 遺伝子は、いずれもオモダカの R1 系統の場合と同様に Pro₁₉₇ をコードする塩基配列が 2 種類あり、ALS 遺伝子座がヘテロ接合であることを示していた (表 4)。このことから解析された 4 系統はすべて塊茎由来で繁殖したものと推定された。

オモダカでは上述したように R1 と R2 以外にも抵抗性系統の ALS 遺伝子を解析した事例が多数あり、これらではヘテロ接合とホモ接合と両方が認められている。このことはすなわち、オモダカでは抵抗性の対立遺伝子が交配によってホモ化することを示しており、少なくとも抵抗性オモダカに

表4 ウリカワ 5 系統の ALS 遺伝子における Pro₁₉₇ 部位の DNA 塩基配列と推定アミノ酸 (片岡ら 2010 を改変)

生物型	感受性	DNA 配列	アミノ酸
つくば	感受性	CCC	Pro
山形 A	抵抗性	CAC/CCC	His/Pro
山形 B	抵抗性	CAC/CCC	His/Pro
愛知 A	抵抗性	CAC/CCC	His/Pro
愛知 B	抵抗性	TCC/CCC	Ser/Pro

/はダイレクトシーケンスのクロマトグラムにおいて 2 種類のピークがあったことを示す。

関しては、水田で種子由来の繁殖が行われているものと考えられる。通常の水田におけるオモダカの種子由来の個体は除草剤感受性の高さによって問題とならないが、オモダカが抵抗性を獲得した場合は種子由来の繁殖も問題となるといえる。一方、ウリカワの解析例は 4 系統の事例だけであるが、すべてがヘテロ接合であったことは、抵抗性系統であってもウリカワの種子繁殖が希であることを示唆している。これはウリカワの種子繁殖が希である理由が除草剤感受性によるものではなく、別の要因に起因していることを明示しているようで興味深い。

タイワンヤマイの抵抗性

タイワンヤマイ (*Schoenoplectus wallichii*) はカヤツリグサ科の多年生水田雑草で、イヌホタルイ (*Schoenoplectus juncooides*) と非常によく似た形態をもち、実際の防除場面では両者を区別せずに「ホタルイ (類)」と総称されることが多い (岩崎・綿島 1977)。1990 年頃にタイワンヤマイの分布を東北地方で調査した結果では、イヌホタルイより頻度が少ないもののタイワンヤマイは東北全域に分布することが報告されている (住吉ら 1991)。一方、関東以西の地方ではタイワンヤマイの発生が少なく、

Arg ₃₇₇		Trp ₅₇₄		Ser ₆₅₃		Gly ₆₅₄	
コドン	アミノ酸	コドン	アミノ酸	コドン	アミノ酸	コドン	アミノ酸
CGC	Arg	TGG	Trp	AGT	Ser	GGA	Gly
CGC	Arg	TGG	Trp	AGT	Ser	GGA	Gly
CGC	Arg	TGG	Trp	AGT	Ser	GGA	Gly

県によっては絶滅危惧種のリストに挙げられる場合もある(日本のレッドデータ検索システム <http://www.jpnrd.com/index.html>). タイワンヤマイは越冬株でも繁殖するため多年生雑草に分類されるが、イヌホタルイと同様に大量の種子を生産し、実際の水田では種子繁殖が問題となる。

SU 抵抗性のタイワンヤマイは宮城県と岩手県で確認された(橋本ら 2001, 内野ら 2007). 宮城県の系統はベンスルフロンメチル処理で発根が阻害されないことから抵抗性と診断され、岩手県の系統はベンスルフロンメチルに対する薬量反応で 57 倍の GR_{50} を示した。タイワンヤマイの ALS 遺伝子はイヌホタルイと同様に 2 種類 (2 遺伝子座) あり、岩手県の抵抗性系統では ALS2 の Pro₁₉₇ が Ser に置換しているのが確認された(内野ら 2007). このことから岩手県の抵抗性系統は TSR であると結論された。

ヘラオモダカおよびマツバイの抵抗性

ヘラオモダカ (*Alisma canaliculatum*) は北海道、東北を中心に発生する多年生水田雑草である(谷川 1987). オモダカやウリカワと同じくオモダカ科に属する植物であるが、塊茎を作らず越冬株と種子で繁殖する。水田では耕起代かきによって越冬株が土中に埋没されるため、水田に発生するヘラオモダカは越冬株由来のものが少なく、ほとんどが種子由来とされる。成葉の形状がヘラ型であるのが特徴的で、一株あたり 2000-3000 粒の種子をつける。ヘラオモダカの SU 抵抗性は栃木県と北海道の系統で確認され、栃木県の系統はベンスルフロンメチルに対する薬量反応で 14 倍の GR_{50} を示した(内野・伊藤 2009). また栃木県の系統および北海道の系統ともにベンスルフロンメチルまたピラゾスルフロンエチルの標準量処理で枯死せずに生き残り、ベンスルフロンメチルに対しては無処理区対比で 51-122% の生育を示し、ピラゾスルフロンエチルに対しては同 21-30% の生育を示した(内野ら 2009).

マツバイ (*Eleocharis acicularis* var. *longiseta*) は全国に分布する多年生水田雑草で、カヤツリグサ科ハリイ属に属する。地下茎を伸ばして極めて多数の分株を作り、地下茎の節から長さ 3-10cm の松葉状の細い花茎が叢生する。水田で密生した場合はみどり色のじゅうたんを敷きつめた様になる。種子繁殖お

よび地下茎、越冬芽による栄養繁殖を行うが、水田では種子からの発生が極めて少ないとされ、地下茎および越冬芽により繁殖する(渡辺 1987). マツバイの SU 抵抗性は北海道の系統で確認され、ベンスルフロンメチルまたピラゾスルフロンエチルの標準量処理で、それぞれ無処理区対比 132% または 68% の生育を示した(内野ら 2009). ヘラオモダカとマツバイの SU 抵抗性については ALS 遺伝子の解析事例がなく、両種の抵抗性の機構は今のところ不明である。

おわりに

除草剤抵抗性の機構には TSR と NTSR があり、日本の水田雑草における SU 抵抗性は、オモダカを除くとほとんどの場合が ALS の 1 アミノ酸置換に起因する TSR である(内野・岩上 2014b). ALS の 1 アミノ酸置換は ALS 遺伝子の 1 塩基置換に起因し、遺伝子の 1 塩基置換は 1 年あたり 1 塩基あたりに換算して 4.7×10^9 の頻度で自然に生じるとされている(内野・岩上 2014a). 従って少なくとも TSR については、極めて低い確率であるものの、どの雑草集団にも抵抗性個体が生じる可能性があるといえる。特に種子由来の個体に関しては、1 つの生殖細胞の塩基置換が 1 個体の全細胞に受け継がれるため、抵抗性個体の生じる確率は自然に生じる 1 塩基置換の確率に近くなると考えられる。一方、塊茎由来の個体については、体細胞におこる塩基置換が個体の全細胞に引き継がれることはなく、たとえ一つの細胞に塩基置換が起こったとしても、塩基置換はその細胞に由来する組織の一部にとどまることになる。そう考えると TSR は種子由来の個体が獲得するものといえ、多年生で種子繁殖をしない植物種には抵抗性が極めて起こりにくいことになる。本稿で紹介した多年生水田雑草はいずれも種子を生産する植物であり、おそらく種子繁殖の過程で抵抗性を獲得したものと考えられる。水田での種子繁殖が極めて少ないとされるウリカワとマツバイにおいても、その極めて頻度の少ない種子由来個体が抵抗性を獲得した可能性が高い。またこの 2 種の抵抗性の事例が比較的少ないのはそうした頻度を反映していることかもしれない。一方、オモダカも水田では種子繁殖が極めて少ないとされる種であるが、それは実生個体の除草剤感受性の高さが原因とされており、

除草剤処理が行われない環境では極めて多くの実生個体が発生する (内野ら 2006)。SU 抵抗性を獲得したオモダカであれば、除草剤処理条件でも十分種子繁殖すると考えられ、上述した抵抗性 ALS 遺伝子のホモ接合が認められるという結果も実際に種子繁殖で増殖していることを支持している。

これまでに確認された 19 種の水田雑草のうち、全国的に広く抵抗性が確認されているのはコナギ、イヌホタルイ、アゼトウガラシ属水田雑草であり、オモダカはこれに次いで広い範囲で確認されている。これらの雑草種はいずれも多量の種子を生産し、多量の埋土種子集団を形成する雑草でもある。抵抗性個体の出現頻度は極めて低頻度であると考えられるが、同じ出現頻度であれば埋土種子が多量であるほど抵抗性個体が生じやすい (内野・岩上 2014a)。おそらく広く抵抗性が確認されている雑草種では、多量に存在する埋土種子が抵抗性個体顕在化の大きな要因となったと考えられる。一方、19 種のうち、ウリカワとマツバイについては種子繁殖の少ないことが抵抗性顕在化の制限要因になっていると考えられるが、他の草種の中には、タイワンヤマイやヘラオモダカなど種子繁殖が多いにもかかわらず抵抗性の事例が限定されている草種も多い。これらは草種本来の分布域や、一発処理型除草剤に含まれる SU 剤以外の除草剤成分に対する感受性などが影響している可能性がある。除草剤抵抗性顕在化の草種間差が何に起因するかという点は、今後の雑草管理を考える上でも重要であり、今後の研究課題といえる。

引用文献

- Gaines T. A., W. Zhang, D. Wang, B. Bukun, S. T. Chisholm, D. L. Shaner et al. 2010. Gene amplification confers glyphosate resistance in *Amaranthus palmeri*. Proc. Natl Acad. Sci. U.S.A. 107: 1029-1034.
- 橋本仁一・三浦 誠・村岡哲郎・濱村謙史朗・竹下孝史 2001. イヌホタルイの発根阻害作用によるスルホニルウレア抵抗性簡易検定法 第 2 報 発生現場における適用例と他草種への応用の可能性. 雑草研究 46 (別): 18-19.
- Heap, I. The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Online. Internet. Monday, November 17, 2014. Available www.weedscience.org
- Iwakami, S., H. Watanabe, T. Miura, H. Matsumoto and A. Uchino 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.
- 岩崎桂三・綿島朝次 1977. ホタルイ, イヌホタルイ及びタイワンヤマイの形態的特徴と TH63 粒剤の効果. 雑草研究 22: 24-29.
- 片岡由希子・中山壯一・内野 彰・今泉智通・永田信彦・天笠 正・仁木理人 2010. 山形県および愛知県で採取されたウリカワのベンスルフロンメチルに対する薬量反応とアセト乳酸合成酵素遺伝子における変異. 雑草研究 55: 254-257.
- 小川 豊 1990. 千葉県の早期水稲栽培におけるオモダカおよびコウキヤガラの生態と防除に関する研究. 雑草研究 35: 239-244.
- 草薙得一 1984a. ウリカワの生態と防除. 雑草研究 29: 11-24.
- 草薙得一 1984b. 水田多年生雑草の繁殖特性の解明と防除に関する研究. 雑草研究 29: 255-267.
- 松田 晃 2014. 山形県の水田における近年の除草剤抵抗性雑草の現状. 東北の雑草 13: 8-14.
- 松田 晃・青木大輔・内野 彰 2013. 山形県で発生するスルホニルウレア系除草剤抵抗性オモダカの交差抵抗性と ALS 遺伝子変異. 雑草研究 58 (別) 93.
- 三浦斗夢・春原由香里・内野 彰・松本 宏 2012. アセト乳酸合成酵素遺伝子に変異を持たないオモダカにおけるベンスルフロンメチル抵抗性機構. 雑草研究 57 (別): 128.
- 聖代橋史佳・久保深雪・野村 研 2014. 神奈川県におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性イヌホタルイおよびオモダカの解析. 日本雑草学会第 53 回大会講演要旨集: 141.
- 大川 茂・片岡由希子・中山壯一・吉田修一 2008. 宮城県におけるスルホニルウレア抵抗性オモダカの遺伝変異の違いと発生分布. 雑草研究 53 (別): 18.
- 定 由直 2015. 水田雑草イヌホタルイの除草剤抵抗性. 農業および園芸 90 (1): 154-164.
- 佐合隆一・西 静雄・足立明朗 1975. オモダカの生態について (2) 種子からの発生. 日本雑草防除研究会第 14 回講演要旨: 76-78.
- 須藤健一・牛尾昭浩・鍋谷敏明・曳野亥三夫・岩井正志 2012. 兵庫県における水田雑草発生状況の 30 年間の変化. 兵庫県立農林水産技術総合センター研究報告 農業編 60: 1-13.
- 住吉 正・佐藤陽一・原田二郎 1991. 東北地域の水田におけるホタルイ類雑草の分布. 雑草研究 36: 197-199.
- 谷川晃一 1987. ウリカワ. 宮原益次監修「図解水田多年生雑草の生態」. デュボンジャパンリミテッド農業事業部. pp.39-44.
- 内野 彰 2005. 秋田県の数種オモダカ系統におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性変異. 第 7 回東北雑草研究会資料. pp.5-6.
- 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.
- 内野 彰・伊藤晴通 2009. ヘラオモダカにおけるスルホニルウレア系除草剤に対する反応の差異. 関東雑草研究会報 20: 45.
- 内野 彰・伊藤一幸・鈴木雅和・渡邊寛明・橘 雅明・中山壯一 2006. 積雪寒冷地における 4 種多年生水田雑草の繁殖体からの 11 年間の発生. 雑草研究 51 (別): 38.
- 内野 彰・岩上哲史 2014a. 水田雑草におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性の出現とその生態. 日本農薬学

- 会誌 39 : 25-62.
- 内野 彰・岩上哲史 2014b. 水田雑草の ALS 阻害剤抵抗性—抵抗性の機構と個体群動態—. 東北の雑草 13 : 1-7.
- 内野 彰・尾形 茂・伊藤一幸 2007. 東北地方で採取されたタイワンヤマイおよびシズイのスルホニルウレア系除草剤に対する反応. 雑草研究 52 (別):290-291.
- 内野 彰・柳川忠男・三浦 誠 2009. 数種多年生水田雑草におけるスルホニルウレア系除草剤および各種除草剤に対する反応. 平成 21 年度関東支部雑草防除研究会・関東雑草研究会合同研究会資料. p.46.
- 内山かおり 2010. 福島県におけるペンスルフロンメチル剤抵抗性のオモダカの発生について. 日本植物調節剤研究協会東北支部会報 45 : 18-19.
- 渡辺寛明 1987. マツバイ. 宮原益次監修「図解水田多年生雑草の生態」. デュボンジャパンリミテッド農業事業部. pp19-24.
- 山河重弥・伊藤一幸 2004. 雑草モノグラフ 2. オモダカ (*Sagittaria trifolia* L.) 雑草研究 49 : 206-219.
- 吉田修一・伊藤健二・内野 彰 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) : 90-91.
- Yu, Q. and S. B. Powles 2014. Resistance to AHAS inhibitor herbicides: current understanding. Pest. Manag. Sci. 70: 1340-1350.