解 説

雑草における除草剤感受性の種内変異と抵抗性発現

植 木 邦 和, 山 末 祐 二

京都大学農学部雑草学研究室

(昭和 53 年 9 月 1 日受理)

Intraspecific Variation of Weeds in Herbicide Susceptibility and Resistance Development

Kunikazu UEKI and Yuji YAMASUE

Weed Science Laboratory, Faculty of Agriculture,
Kyoto University, Kyoto 606, Japan

は じ め に

ツマグロヨコバイの有機リン剤抵抗性, ニカメイチュウの BHC 抵抗性, いもち病菌のカスガマイシン抵抗性, ナシ黒斑病菌のポリオキシシン抵抗性の発現など殺虫・殺菌剤の連用によってそれまで感受性であった target 個体群が薬剤抵抗性を発現した事例はきわめて多く認められていると同時に, この抵抗性発達がむしろ新規薬剤の開発途上からすでに危惧されている。一方, 除草剤の場合, 雑草に対するその連用の影響は群落構成種の遷移としてとらえられるのが一般的で, ウリカワ (*Sagittaria pygmaea*), ホタルイ (*Scirpus juncoides*), ミズガヤツリ (*Cyperus serotinus*) などこれまで潜在害草であった多年生雑草が今日のように水田で問題化するのとは一種の除草剤連用の後遺症であり, いずれも競争種であった一年生雑草が薬剤によって減少したこと, 手取り除草や中耕の慣行がなくなったことなどのため, これら多年生雑草はいったん侵入すると強力な栄養繁殖力と薬剤抵抗性をもって重要な害雑草となる¹⁾²⁾。

このほか, わが国においてこれまでのところ, 除草剤による雑草防除の実用場面では作物の薬剤抵抗性品種間差異を重要視することがあっても, 雑草の薬剤抵抗性あるいは感受性の種内変異や抵抗性発現に関心を払うことが少なく, またこれらに関する研究報告例も一, 二にすぎない。しかし, 2,4-D や simazine などがわが国に導入され, 耕地の化学的雑草防除に使用され始めて 20~23

年が経過していることや, 数年以前から諸外国で雑草の s-triazine 抵抗性発現やその機構について頻繁に研究, 論議されていることなどを考え, ここでは除草剤に対する雑草の薬剤感受性種内変異や抵抗性発現について, 不備な点があるが文献を中心にまとめてみた。

抵抗性の発達条件と速度

“雑草”とは, 河野³⁾によれば, 絶えず外的な干渉や生育地の破壊が加えられている環境に生活する植物で, その多くが一年生草本によって占められ, 生殖システムも自家受精型が多く, 自家和合性も高い。また, ここでは“薬剤抵抗性 (あるいは感受性)”を遺伝的変異にもとづく生理, 生化学的なものとし, 薬剤からの逃避に関する形態的, phenological なものは重要であるができるだけ含めないこととした。

雑草が除草剤抵抗性を発達させる場合の機構は, 微生物の抗性物質やサルファ剤抵抗性と同様に, (1) 薬剤作用に対する耐性 (to withstand) の遺伝的適応, (2) 薬剤による遺伝的抵抗性個体の選択に大別されると思われるが, 前者 (1) の機構は一般にバクテリアなど通常単細胞, 無性生殖の微生物に限られる⁴⁾。雑草の場合, 一般に 2 倍体, 多細胞で有性生殖を行なう高等植物であること, また形態的, 生理的形質や, 後に紹介するように薬剤感受性に関して種内変異に富んでいることなどから後者 (2) の機構による薬剤抵抗性の発達が考えられる⁴⁻⁶⁾。すなわち, ある雑草の同種個体群が薬剤淘汰に曝された

とき、それまで適応、競争力の劣るものとしてまれに存在した抵抗性個体が、“正常な”感受性個体の淘汰の結果、繁殖、優先化して、個体群として薬剤抵抗性が発達する。このときの第一義的条件はとうぜん、その個体群に薬剤感受性の遺伝的変異が存在することであるが、抵抗性の発達速度は薬剤の淘汰圧の大きさや期間、また個体群における抵抗性遺伝子の頻度や優劣性、突然変異率、くみかえ価、さらに繁殖様式などに依存する^{5,7)}。Haper⁴⁾はある種の遺伝的変異は、その遺伝システムと異系繁殖の頻度に基づくが、新しい系統を淘汰によって最も速く分化させるものは効率よい異系繁殖によって変異を増加させ、時おり同系繁殖によってそれを維持する個体群であると指摘している。したがって、雑草のなかでも同系繁殖や栄養繁殖あるいはアポミクシスを行なう種においてその速度が遅いと考えられるが、しかし、アポミクトの個体群であっても違った遺伝子型を含むとき淘汰に反応する。また、後で述べるノボロギク (*Senecio vulgaris*) など多くの雑草のように、同系繁殖性の高い種であっても、いったん、個体群に薬剤抵抗性の遺伝子型が出現すると、この確実に迅速な繁殖法によって、遺伝子型の頻度を維持できる^{5,8)}。

雑草が種内変異に富み、また除草剤による雑草防除が雑草発生前から発生初めにかけてかなりの完全防除主義がとられるのにもかかわらず、病原菌や害虫の薬剤抵抗性発達にくらべて、一般に雑草の薬剤抵抗性発達は速度が遅いと考えられている。この理由として、Harper⁴⁾、Radosevich and Appleby⁹⁾、Ellis and Kay⁶⁾ らは、(1) 雑草の世代交代が一般に年間一世代であること、(2) 薬剤感受性遺伝子の給源が淘汰に曝されてない土壤中の休眠種子や近隣の同種個体群にあること、(3) 耕種の雑草防除法の併用や除草剤の輪換があることなどを指摘している。さらにわが国の水田の場合、一般に除草剤が単剤でなく混合剤の型で使用されることや、雑草発生前処理剤と生育中期処理剤がともに使用されることも薬剤抵抗性の発達が遅い要因であると思われる。2,4-D が除草剤として使用されはじめたのが1940年代である¹⁰⁾。一方、イエバエは DDT に対して15世代で抵抗性を発現した。イエバエと雑草とはとうぜん、繁殖様式も個体群の大きさも異なるが、King¹¹⁾ はイエバエの DDT 抵抗性発現の世代数から雑草の2,4-D 抵抗性発現は広範囲な2,4-D 連用後15年、すなわち1960~1970年であろうと述べた。しかし、それまで殺草効果のあった薬量の2,4-D が雑草に対して効果不足をきたすようになったと報告された例はこれより少し早く、英国で1954年にエゾノキツネアザミ (*Cirsium arvense*)^{4,12)}、ハワイのサトウキビ畑で

1956年にダンドボロギク (*Erechtites hieracifolia*)^{4,12)} がある。また、より確からしい薬剤抵抗性個体群の出現が米国 Washington 州で1968年、ノボロギクの simazine, atrazine 抵抗性において発見されたのが、これら薬剤の連用10年後であった¹³⁾。

感受性の種内変異

数多くの雑草の地域集団間に除草剤感受性についての種内変異が認められている。たとえば、2,4-D に対するダンドボロギク¹²⁾、セイヨウヒルガオ (*Convolvus arvensis*)^{14,15)}、ノラニンジン (*Daucus carota*)¹⁶⁾、*Cardaria chalapensis*¹⁷⁾、dalapon に対するイヌビエ (*Echinochloa crusgalli*)¹⁸⁾、dichlorprop に対するサナエタデ (*Polygonum lapathifolium*)⁶⁾、2,4-D、amitrole に対するエゾノキツネアザミ¹⁹⁾、diallate, triallate, barban に対するカラスムギ (*Avena fatua*)²⁰⁾、MCPA、ioxynil に対する一年生畑地雑草 *Tripleurospermum inodorum*²¹⁾、dalapon に対するセイバンモロコシ (*Sorghum halepense*)²²⁾ などがある。しかし、報告されたこれら雑草の地域集団間における薬剤感受性変異について、それが薬剤による淘汰の結果か、あるいは薬剤と直接関係のない環境要因によって誘導された遺伝子型分化の2次的影響による結果かは多くの場合、確証がない。

Harmmerton⁴⁰⁾ は自殖型、一年生雑草サナエタデの5地域集団間にフェノキシ除草剤 dichlorprop に対して LD₅₀ 153±13.7 から 318±32.8 mg/m² の違いがあったと報告した。しかし、同時にこれらの集団間に他の形質について変異があったことから、彼はこの dichlorprop に対する地域集団間変異は薬剤淘汰によるものでなく、薬剤が直接関与しない遺伝子型分化によって生じたのではないかと考えた。なお茎葉処理剤の場合、雑草の薬剤感受性は茎葉の表面積、葉の重なり、角度、ワックス・クチクラ層の発達程度、軟毛の有無、気孔の分布・密度など薬剤保持に関する形態的形質が重要であり²³⁾、しかも雑草はその形態的形質変異に富んでいる。しかし、興味深いことにほとんどの場合、薬剤感受性の種内変異はその形態的形質の違いによって説明できない。

Sexsmith¹⁷⁾ は1951年から1953年にかけてカナダ Alberta 州における *Cardaria chalapensis* 地域集団間において2,4-D butyl ester の殺草効果が顕著に異なることと同時に、この雑草の葉形態にも違いがあることに気づいた。そこで彼はこれらの集団から12系統の *C. chalapensis* を選び、2,4-D、amitrole の圃場試験を行なったところ、amitrole 178 g/10 a で全系統が95~99%の枯死株率を示したが、2,4-D の89、178 g/10 a ではそれ

Table 1 Stand reduction of *Cardaria chalepensis* resulting from treatment with 2,4-D and amitrole (Adapted from Sexsmith, 1964)¹⁷⁾.

Strains	Percent stand reduction		
	2,4-D		Amitrole
	89 g/10 a	178 g/10 a	178 g/10 a
1	0	85	99
2	0	30	96
3	30	50	95
4	10	40	99
5	20	80	99
6	8	85	99
7	3	30	99
8	3	93	99
9	3	65	99
16	75	93	97
18	0	10	96
19	19	25	99

Note: Stand reduction estimated one year after treatments applied in June, 1959, to the weed in the early- to full-bloom stages.

ぞれ0~75%, 10~93%の系統間差を示した (Table 1). しかし、これら系統の薬剤感受性と茎葉形態的形質、株の発生密度や広がりなどとの相関はいずれの場合も有意でなかった。また、Whitworth¹⁴⁾は米国各地とカナダで採取されたセイヨウヒルガオ種子から51系統のクローンを得て、2,4-D感受性の系統間差を調べた。2,4-D 134 g/10 a に対して最も感受性の大きいカナダの系統は薬剤処理1カ月後の生体重において処理前とくらべ87%減少したが、最も感受性の小さかった New Mexico の系統は87%増加し、これらの間に連続した系統の薬剤感受性があった。しかし、この薬剤感受性と系統の生息地、形態的形質、生長速度、再生力などとの関係は有意でなかった。さらに Whitworth and Muzik¹⁵⁾が上記の最大、最小の薬剤感受性をもったSとR系統を供試して実験を続けた結果、これらセイヨウヒルガオ植物体中における2,4-D-¹⁴Cの吸収、移行 (¹⁴Cで測定され、代謝物は同定されなかった) に関してS、R系統間に有意差が認められなかったが、茎断片を2,4-Dを含む寒天で培養したときS系統では腋芽の生長がより抑制され、また基部に形成されたカルスが体積、乾物重、水分含量においてR系統のそれの約2倍になることを認めた。これらのことは、2,4-Dに対するセイヨウヒルガオのこの薬剤感受性系統間差は何らかの細胞レベルの生理、生化学的違いによるものと理解される。このように、薬剤感

受性における雑草の地域集団あるいは系統間差の要因を遺伝的な生理、生化学的形質の変異に求めた事例はこの他ノラニンジン¹⁶⁾の2,4-D感受性¹⁶⁾やエゾノキツネアザミの2,4-Dあるいはamitrole感受性^{19,24)}など多数報告されている。

Tripleurosperum inodorum はヨーロッパの大麦などの穀物畑で一般的に見られる一年生で、それぞれの地域集団において種子のサイズや生長、開花習性などに大きな遺伝的適応性を示す雑草であって、自家不和合性の高い異系繁殖種である⁶⁾。この雑草における除草剤感受性の遺伝的変異性が Ellis and Kay⁶⁾によって調べられた。英国南部とフランス北部の6地域集団から採種された *T. inodorum* の系統は ED₅₀ で 181±36.9 から 73±17.3 mg/m² にわたる MCPA 感受性変異を示した。最小の感受性を示した系統はそれまで少なくとも15年間大麦などの穀類栽培のために、MCPAを含めフェノキシ除草剤を連用した圃場の地域集団のものであり、また最大の感受性を示した系統はジャガイモ圃場から得られたもので、ここでは穀類にだけフェノキシ除草剤を使用し、穀類-双子葉作物の輪作が行なわれていた。さらに、彼らが系統数を48に増した実験報告によれば、フェノキシ除草剤の使用歴の長い地域集団の系統は、短い使用歴や未使用の集団のものにくらべ、明らかに大きい MCPA 抵抗性を示した。したがって、確かにいくらかの薬剤淘汰が働いたと考えられる。しかし、この薬剤使用歴の異なる系統間差よりも、同程度の薬剤使用歴をもった系統間差のほうが大きく、また同時にどの地域においても使用歴の短い ioxynil に対する薬剤抵抗性と MCPA 抵抗性との間に高い相関があった。さらに、*T. inodorum* の形態的形質や薬剤保持量と MCPA、ioxynil 抵抗性との間の何ら有意な関係は見いだせなかった。これらのことから、Ellis and Kay²¹⁾は MCPA 抵抗性に関する *T. inodorum* 地域集団間差の大部分の要因は薬剤が関連しない生理的形質の遺伝子型分化であり、薬剤淘汰の寄与は少ないとした。また、まったく作用機構が異なると考えられている MCPA と ioxynil の抵抗性に正の相関があったことは、殺菌、殺虫剤でよく認められる交差抵抗性³⁸⁾を示唆すると考えられるが、これを明らかにするためには *T. inodorum* における両薬剤の分解、解毒機構や薬剤抵抗性に関する遺伝子レベルの実験が必要である。

抵抗性の発現

雑草の地域集団間にも、また同一集団内部にもともに薬剤感受性について種内変異がある⁹⁾。また、Ellis and

Table 2 Preemergence control of *Senecio vulgaris* from two locations with atrazine and simazine (Ryan, 1964)¹³⁾.

Herbicide	Rate (kg/ha)	Control (%) ^a	
		Seed source ^b	
		A	B
Atrazine	0.28	NA ^c	46
	0.56	NA	69
	2.24	0	100
	8.96	0	NA
	17.92	0	NA
Simazine	0.28	NA	62
	0.56	NA	46
	1.12	NA	100
	2.24	0	100
	8.96	0	NA
	17.92	12	NA

^aBased on number of surviving seedlings related to number in check pots.

^bSource A, simazine or atrazine in use since 1958; Source B, triazine herbicides not in continuous use.

^cNA=Herbicides not tested at these rates.

Kay²⁵⁾, Hayes *et al.*²⁶⁾, Karim and Bradshaw²⁷⁾ らが報告したように、雑草や作物の個体群を人為的淘汰することによっても除草剤抵抗性を大きくできる。また、*T. inodorum* の MCPA 抵抗性の地域集団間変異のように、薬量でみた変異幅も小さく、どの程度薬剤の淘汰が寄与するのか明らかでない場合が多い。これに対する一つの要因は、多くの事例で薬剤が残効期間の短い 2,4-D や MCPA などのフェノキシ除草剤であったことであると思われる。

しかし、1968 年米国 Washington 州, Puyallup の果樹(?) 苗圃において比較的土壌残留期間の長い *s*-triazine 除草剤に対してきわめて大きい抵抗性を示すノボロギクが発見された。ここでは、1958 年以来年間 1, 2 回の散布回数で 9 年間 simazine が雑草発生前に連用され、10 年目に atrazine が雑草発生效后に使用されていた。この苗圃と *s*-triazine が連用されなかった圃場から採種したノボロギク(以下, Radosevich and Appleby²⁸⁾ に準じ便宜上、それぞれ R, S biotype とする)に対して simazine, atrazine の殺草効

果が調べられたところ、S biotype は simazine 1.12, atrazine 2.24 kg/ha の発生前処理によって 100% 枯死したのに対し、R biotype は両薬剤 17.92 kg/ha, すなわち上記の 8~16 倍の薬量、で何ら肉眼的害徴を示さなかった (Table 2)。また、R biotype は発生效后 atrazine 4.48 kg/ha 処理に対しても完全な抵抗性を示した。この結果は 1970 年 Ryan¹³⁾ によって報告され、9 年間の雑草発生前処理の simazine 連用によって抵抗性を発達させていたノボロギク個体群が 10 年目の発生效后 atrazine 処理によってさらに選抜され、大きい抵抗性を示す R biotype が出現したのでであるとされた。その後、上記の苗圃の R biotype を防除するため 2 年間にわたり薬量を増して atrazine を散布したところ、その薬剤抵抗性はさらに大きくなった。また、このノボロギクと同様に、atrazine 抵抗性を示すアカザ (*Amaranthus retroflexus*), イヌビユ (*Chenopodium album*) が報告されている³¹⁾。さらに、カナダ Ontario 州においても、atrazine を 10 年間連用したトウモロコシ畑で 20 kg/ha の atrazine に抵抗性を示すイヌビユ³²⁾, アカザ³³⁾ が相次いで発見されている (Fig. 1)。重大なことは、イヌビユやアカザでみられる atrazine 抵抗性が 1975 年に Ontario 州で約 300 ha にわたっており、*s*-triazine 除草剤のトウモロコシ畑における使用を許さなくなったということである³³⁾。しかし、これら雑草の抵抗性は chlor-triazines だけでなく methoxy-あるいは methylthio-triazines にも共通であるが、尿素、フェノキシ、ジニトロアニリン系など他の除草剤に対してはそうでない。

一方、英国では Holliday and Putwain³⁾ が 6~10 年間 simazine を連用した 60 以上の地域よりノボロギク、

Fig. 1 Field selection for *s*-triazines. Resistance to atrazine and *s*-triazines has been found in three locations within 10 years of the repeated use (Adapted from Gressel and Segel, 1978³⁰⁾: 松中昭一氏のご厚意により提供を受く).

イヌビユ、ナズナ (*Capsella bursa-pastoris*) を採種し、それらの simazine 抵抗性変異を調査した。この結果、ノボロギクにおいて simazine 連用年数と明らかな関係を示す薬剤抵抗性変異が認められたが、Ryan¹⁸⁾ の発見したノボロギクの場合とくらべると、その変異幅はきわめて小であった。この理由として彼らは (1) Ryan の発見したノボロギクは simazine 連用期間の年間散布頻度が多くまた最後の年に atrazine の雑草発生後散布がなされたこと、(2) 英国では年 1 回春季だけに simazine が散布されるため秋季に発生するノボロギク実生が薬剤淘汰から phenological に逃避できたことに加え、他の雑草を防除するため paraquat のスポット処理が慣行されたことを指摘した。なお、最も大きい薬剤抵抗性を示した集団に対して simazine による人為淘汰を行ない後代を検定したところ、顕著な抵抗性の発達をみた。

s-triazine 抵抗性の生理・生化学

ノボロギクの s-triazine 抵抗性における R, S biotype 間差は明らかに種子の発芽速度、根系の深さ、あるいは

形態的形質などの違いによるものでなく、遺伝的な何らかの生理、生化学的形質によるものである。すなわち、均一な大きさの水耕された実生に atrazine 根部処理しても R biotype は 30 ppm の atrazine に対して何ら影響を受けないが、S biotype は 0.5 ppm でも莖葉部のクロロシス、ネクロシスなど典型的害徴を呈し枯死する²⁸⁾。また、R, S biotype 個体の間には ¹⁴C-simazine、-atrazine の吸収、移行、代謝における有意差はない^{29,30)}。しかし、根部を 0.5 ppm の simazine に浸漬したとき、S biotype の CO₂ 固定速度による光合成量は顕著に抑制されたが、R biotype はまったく抑制を受けなかった (Fig. 2)。

Radosevich and Devilliers³⁰⁾ は R, S biotype から葉細胞を単離し、それらの光合成や RNA、蛋白、脂質合成、あるいは葉緑体における光化学活性に対する atrazine の影響を調べた。S biotype における光合成、RNA および脂質合成は 10 μ M の atrazine で抑制されたが、R biotype では抑制されなかった。また、DCIP の還元量で測定した葉緑体の光化学活性も S biotype が 5 μ M の atrazine で顕著に抑制されるのに対して、R biotype においては抑制されずむしろ 3 DCIP 還元量が増加することが認められた。一般に、トウモロコシ、ソルガムなどの simazine、atrazine 抵抗性植物と感受性植物との間の選択性機構は、植物体内での薬剤の分解、抱合による解毒作用にあり、抵抗性植物であってもその単離葉緑体は薬剤に対して感受性を示すことが知られている^{34,35)}。したがって、彼らは R biotype のノボロギクが薬剤抵抗性を示す機構は、葉緑体が関係するところでの薬剤の抱合不活性化にあるいは葉緑体膜が薬剤分子に対して不透性であることなどが考えられるとしている³⁰⁾。また同時に彼らは、無処理の R biotype 個体の光合成速度が S biotype より大きいことから、R biotype ではクロロフィル分子の turn over rate が大きいのではないかとしている。

Radosevich³⁶⁾ は atrazine 抵抗性を発達させたアカザ、イヌビユに対しても上記と同様な実験結果を報告しているが、イヌビユにおいて葉の CO₂ 拡散抵抗、とくに葉肉抵抗が atrazine 処

Fig. 2 Net CO₂ fixation in resistant (R) and susceptible (S) biotypes of *Senecio vulgaris*, each exposed to 0.5 ppm of simazine or untreated (CK). Averages of two replicated experiments. S biotype removed from simazine after 24 hr. LSD (0.05) values were 115, 71, 100, and 67 mg CO₂/g dry foliage/10 min for 6, 24, 30, and 48-hr exposure time, respectively (Radosevich and Appleby, 1973)²⁹⁾.

理によって増加し、S biotype における光合成および蒸散速度の抑制が R biotype のそれらとくらべ顕著であることから、R biotype では薬剤分子が葉肉組織の細胞壁あるいは膜に結合するとしての報告³⁷⁾もある。

おわりに

現代農業における除草剤の役割はきわめて大きく、第二次大戦後の先進国における生産性の飛躍的向上に除草剤による化学的雑草防除が一翼をになっているといっても過言でない。しかし、最近問題となっている除草剤による環境汚染のほか、雑草草種の多年生への遷移、薬剤抵抗性雑草の出現などは薬剤のみによる雑草防除法に対する自然の“巻き返し”である。

従来の「草をみずして草をとる」の防除理念より「草を見てから草をとる」の発想の転換をはかるとともに、多大の英知とエネルギーを消費して開発された優れた除草剤を守るために、ただ無為に連用して雑草草種の遷移や抵抗性の発現と新規薬剤導入をくり返すことはしてならない。雑草の除草剤に対する抵抗性発現を避けるためにも、Harper⁴⁾らが指摘するように、雑草体内における作用点が限定されない薬剤、突然変異性のない薬剤、遅効的であるより速効的な薬剤などを使用すべきであり、相乗作用のある薬剤との併用、作用機構の異なる薬剤との輪換も行なう必要がある。また、われわれ雑草学の分野においても、雑草の薬剤感受性における種内変異や抵抗性発現機構について研究する必要を痛感する。

引用文献

- 植木邦和・松中昭一：雑草防除大要，養賢堂，p. 56, 1977
- 日本植物調節剤研究協会：植調 **12**(2), 15 (1978)
- 河野昭一：種と進化，三省堂，p. 117, 118, 112, 1969
- J. L. Harper: Proc. 3rd Br. Weed Control Conf., 179 (1956)
- R. J. Holliday & P. D. Putwain: *Weed Res.* **17**, 291 (1977)
- M. Ellis & Q. O. N. Kay: *Weed Res.* **15**, 307 (1975)
- 桐谷主治・川原幸夫：植物防疫 **24**, 474 (1970)
- D. Briggs & S. M. Walters: *Plant Variation and Evolution*, George Weidenfeld and Nicolson Ltd., London, 1969 (D.ブリッグス・S. M. ウォルターズ (広井敏男訳)：植物の変異と進化，平凡社，p. 271, 1973)
- S. R. Radosevich & A. P. Appleby: *Agron. J.* **65**, 553 (1973)
- F. M. Ashton & A. S. Craft: *Mode of Action*, John Wiley & Sons, New York, p. 266, 1973
- L. J. King: *Weeds of the World*, Interscience Publishers, Inc., New York, p. 238, 1966
- N. S. Hanson: *Weeds* **10**, 192 (1962)
- G. F. Ryan: *Weed Sci.* **18**, 614 (1970)
- J. W. Whitworth: *Weeds* **12**, 57 (1964)
- J. W. Whitworth & T. J. Muzik: *Weeds* **15**, 275 (1967)
- C. W. Whitehead & C. M. Switzer: *Can. J. Plant. Sci.* **43**, 255 (1963)
- J. J. Sexsmith: *Weeds* **12**, 19 (1964)
- B. F. Roché Jr. & T. J. Muzik: *Agron. J.* **56**, 155 (1964)
- J. M. Hodgson: *Weed Sci.* **18**, 253 (1970)
- R. Jacobson & R. N. Andersen: *Weed Sci.* **16**, 491 (1968)
- M. Ellis & Q. O. N. Kay: *Weed Res.* **15**, 317 (1975)
- G. W. Burt: *Weed Sci.* **22**, 59 (1974)
- 植木邦和・山末祐二：「人間の生存にかかわる自然環境に関する基礎的研究」研究報告集録，東京大学出版会，p. 262-263, 1976
- J. M. Hodgson & H. D. Moore: *Weed Sci.* **20**, 68 (1972)
- M. Ellis & Q. O. K. Kay: *Weed Res.* **15**, 327 (1975)
- J. D. Hayes, R. K. Pfeiffer & M. S. Rana: *Weed Res.* **5**, 191 (1965)
- A. Karim & A. D. Bradshaw: *Weed Res.* **8**, 283 (1968)
- S. R. Radosevich & A. P. Appleby: *Agron. J.* **65**, 553 (1973)
- S. R. Radosevich & A. P. Appleby: *Weed Sci.* **6**, 497 (1973)
- S. R. Radosevich & O. T. Devilliers: *Weed Sci.* **24**, 229 (1976)
- D. Peabody: *Weeds Today* **5**(2), 14 (1974)
- J. D. Bandeen & R. D. McLaren: *Can. J. Plant. Sci.* **56**, 411 (1976)
- V. S. Machado & J. D. Bandeen: *Weeds Today* **9**(2), 11 (1978)
- 松中昭一：化学総説，No. 2, 108 (1973)
- D. E. Moreland, W. A. Gentner, V. L. Hilton & K. L. Hill: *Plant Physiol.* **34**, 432 (1959)
- S. R. Radosevich: *Weed Sci.* **25**, 316 (1977)
- L. D. West, T. J. Muzik & R. E. Witters: *Weed Sci.* **24**, 68 (1976)
- 宮田 正・斉藤哲夫：日本農薬学会誌 **3**, 179 (1978)
- J. Gressel & L. A. Segel: Proc. 4th IUPAC, IV-651 (1978)
- J. L. Hammerton: *Weed Res.* **6**, 132 (1966)