

解 説

Agrochemistry and Biology Series

寄生雑草の生物学と防除

竹 内 安 智

宇都宮大学雑草科学研究センター

(平成6年8月20日受理)

Biology of Parasitic Weeds and Their Control

Yasutomo TAKEUCHI

Weed Science Center, Utsunomiya University, Mine, Utsunomiya 321, Japan

はじめに

寄生植物は普段、われわれの目にとまらない、目立たない植物である。ヨーロッパやアメリカでも、リンゴや観賞木に寄生するヤドリギ類が不思議な植物としてしばしばコミック誌に紹介されている程度で、一般の人には馴染みが薄い。農業上問題になる寄生植物はおもにアフリカ、中近東、地中海沿岸、南ヨーロッパや熱帯に分布しており、いったん蔓延すると、防除しにくく大変やっかいなものである。これらは特定の植物に寄生して水や栄養分を奪って生育を妨げ、子実収量を低下させる。多くは乾燥地に発生し、大型ではないが、多発して作物を著しい水分不足におとし入れる。また花の大きさが世界一大きいことで知られるラフレシア (*Rafflesia arnoldi*) も、ブドウ科の植物につく寄生植物である。インドネシアなどの山中に見られ、花は直径が1~1.5 mで重量は7 kgにも及ぶが、3~4日で朽ちる<sup>1)</sup>。

寄生植物の種子発芽、寄生植物への接触、吸器(水、栄養分の吸収根)の形成と維管束への侵入、栄養分の吸収、それらの分解や合成あるいは寄主との相互認識などは他の植物には見られない特異なもので、植物生理学や植物生化学の分野からもきわめて注目される。輸入農産物が目立つようになった1970年代初頭に、筆者は宇都宮市の製飴業者の庭で、紐状のアメリカネナシカズラ (*Cuscuta pentagona*) に巻きつかれて葉がすっかり黄色になったキクの盆栽を見た。多分アズキ、ダイズやリョクトウに混ざって入ってきたものであろうが、その主人は「自分には何も身に覚えもないのにどうしてこんなことが起こるのか、不吉なものを感じる」と怯えてい

た。その後、Kimuraらによって、キクの黄化の原因はアメリカネナシカズラに多量に含まれるABAによってもたらされることが明らかにされた<sup>2)</sup>。1980年にはアメリカのサウスカロライナ州とノースカロライナ州の州境でトウモロコシに寄生し、美しい赤い花をつけた *Striga asiatica* (ナンヨウヒメノマエガミ) を見た。この植物は1950年代にアフリカからジョージア州に入り、その後カロライナ2州に拡がったもので、難防除のために国と州が根絶作戦を展開中であり、これを見回っている騎馬警官(?)にも出会った。1987年から1988年にかけてノースカロライナ州立大学で *S. asiatica* の種子発芽、発芽誘導物質の合成、抵抗性作物、品種の検索や防除などの研究に携わる研究者のもとでこの植物学の一端を学ぶ機会を得た<sup>3)</sup>。1989年には、千葉県館山市の丘陵で花木苗を栽培している畑に、地表面被覆のために植えられたアカクロバーがヤセウツボ (*Orobancha minor*) に寄生されて著しく疲弊している様子を見た。このようにして、寄生植物に対する筆者の興味が次第に増幅し、最近の一つの研究テーマに取り上げるに至った。*Striga* 類はアフリカで、また *Orobancha* 類は地中海沿岸や中近東で発生して貧しい農民を一層苦しめており、国連の関係機関でも対策に乗り出している。現在も発生面積が拡大しつつあるが、将来、貿易の拡大にともない世界的に拡がるものと危惧されている。

今回、多くの研究者に寄生植物についてのご理解を仰ぎ、研究の発展にお力添えをいただきたく本稿を取り纏めた。なお最近、優れた総説、解説や著書が出されているので詳細はそれらを参照いただきたい<sup>4~12)</sup>。

## 寄生植物とはどんなものか

植物は栄養の摂取方法から表1のように分類される<sup>1)</sup>。Aの独立栄養植物のうち光合成植物は通常目にとまる大部分の高等植物であり、もっぱら無機物を摂取し、光のエネルギーを利用して二酸化炭素と水を原料に炭水化物を合成し、これをもとに無数の有機化合物を合成する。化学合成植物は硝酸細胞やイオウ細胞のように化学反応により発生するエネルギーを使って炭酸同化を行なう。Bの従属栄養植物は有機物を摂取して自分の栄養にする。これらの中で寄生植物と呼ばれる植物は、寄生植物(宿主)に寄生して栄養を摂る。栄養のすべてを寄主に依存するものが全寄生植物で、自身でも光合成を行なうが寄主からも栄養を摂るものが半寄生植物である。ここではこれらの寄生植物の中でも農林業に影響を与える、生きた寄主に寄生する活物寄生性の植物について述べる。

世界的には寄生植物は3000種位とされ、それらは17科にわたっているが、そのうち農業、園芸や林業に被害を与えるものは表2に示す8科の植物に属する。

表1 栄養摂取法からみた植物の分類(清水<sup>1)</sup>より抜粋引用)

|                                                    |
|----------------------------------------------------|
| A. 独立栄養植物                                          |
| I. 光合成植物                                           |
| II. 化学合成植物                                         |
| B. 従属栄養植物                                          |
| I. 寄生植物 (a) 全寄生(活物寄生, 死物寄生)<br>(b) 半寄生(活物寄生, 死物寄生) |
| II. 食虫植物(混合栄養)                                     |
| III. 共生植物, 地衣類, 根粒菌とマメ科植物                          |

いずれも双子葉植物で単子葉や裸子植物には見られない<sup>2)</sup>。

## おもな寄生雑草の特徴

## 1. 根寄生性雑草

根寄生雑草はクロロフィルをもち、光合成も行なう半寄生植物とクロロフィルをまったくもたず、栄養を寄主に全面的に依存する全寄生植物に分けられる。

## 1) 半寄生雑草

半寄生雑草の中では、ゴマノハグサ科に属する *Striga* 類と *Alectra* 類の雑草が農作物に大きな被害をもたらす。*Striga* 属は35種類あるが11種類が作物に寄生する<sup>13)</sup>。いずれも草丈は15~30 cmと小さい。おもなものを表3に示した。種子は一個当り、25,000~200,000粒生産され、一粒の大きさは0.2~0.3 mmで重量は7  $\mu$ gときわめて小さい。*Striga* 類の中で最重要雑草の *Striga hermontica* は北アフリカの乾燥地に分布するが、アラビアの南西地域やアフリカの熱帯域に

表2 おもな寄生雑草

|                          |                                                                                    |
|--------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|
| ゴマノハグサ科                  | <i>Striga</i> sp. (witchweeds),<br><i>Alectra</i> sp.                              |
| ハマウツボ科                   | <i>Orobanch</i> sp. (broomrapes),<br><i>Aeginetia</i> sp., <i>Christisonia</i> sp. |
| ビャクダン科                   | <i>Thesium</i> sp.                                                                 |
| ツチトリモチ科                  | <i>Thonningia</i> sp.                                                              |
| ヒルガオ科                    | <i>Cuscuta</i> sp.                                                                 |
| クスノキ科                    | <i>Cassytha</i> sp.                                                                |
| ロランタス科<br>(Loranthaceae) | <i>Amyema</i> sp., <i>Dendrophthoe</i> sp.,<br><i>Loranthus</i> sp.                |
| ヤドリギ科                    | <i>Arceuthobium</i> sp., <i>Viscum</i> sp.                                         |

表3 *Striga* 類とおもな寄主作物 (Parker・Riches<sup>7)</sup>より引用)

|                        | トウモロコシ | ソルゴー | パールミレット | シコクビエ | Fonio* | イネ | サトウキビ |
|------------------------|--------|------|---------|-------|--------|----|-------|
| <i>S. hermonthica</i>  | ×××    | ×××  | ××      | ×××   | —      | ×× | ××    |
| <i>S. aspera</i>       | ××     | ×    | —       | ×     | ××     | ×× | ×     |
| <i>S. forbesii</i>     | ××     | ××   | —       | —     | —      | —  | ××    |
| <i>S. latericea</i>    | —      | —    | —       | —     | —      | —  | ×     |
| <i>S. asiatica</i>     | ×××    | ×××  | ××      | ××    | —      | ×× | ×     |
| <i>S. densiflora</i>   | —      | ××   | ×       | —     | —      | ×  | —     |
| <i>S. angustifolia</i> | —      | ××   | —       | —     | —      | —  | ××    |
| <i>S. curviflora</i>   | —      | —    | —       | —     | —      | —  | ×     |
| <i>S. multiflora</i>   | —      | —    | —       | —     | —      | —  | ×     |
| <i>S. parviflora</i>   | —      | —    | —       | —     | —      | —  | ×     |

\* Fonio = *Digitaria exilis*.

×××: 寄生最多, ××: 寄生中, ×: 寄生少, —: 不明.



図 1 *Striga asiatica* (ナンヨウヒメノマエガミ)  
(竹松哲夫, 竹内安智:「世界の農耕地雑草とその制御」博友社)

も及んでいる。発生面積はアフリカだけで 1000 万 ha とみられている。おもに熱帯のサトウキビに寄生するが、温帯作物の teff (*Eragrostis tif*) やオオムギにも寄生する。広葉作物の落花生、カウピーやダイズに寄生した場合は生育はそれほど良くない。*Striga hermontica* は寄主のトウモロコシが枯れたあと数週間を経ても成長し、開花する。野生植物のオヒシバ、ギョウギシバ類、ツノアイアシ類やタツノツメガヤなどにも寄生する。

*Striga* 類の中でも、*Striga asiatica* (図 1) は世界的にもっとも広く分布している。アフリカから東アジアのインド、タイ、パキスタン、中国、オーストラリア、さらにアメリカの一部にまで拡がっている。*Striga hermontica* とほぼ同様にソルゴー、トウモロコシ、サトウキビやリュクトウに寄生する。野生植物では *S. hermontica* よりもはるかに多くのものに寄生する。作物に寄生すると生育が旺盛で分枝するが、野生植物に寄生した場合は小型で分枝しない<sup>14)</sup>。

*Striga aspera* は *S. hermontica* よりも分布が狭い。おもに南アフリカに発生するが、ナイジェリア、カメルーン、エチオピアなどにも拡がっている。サトウキビ、トウモロコシ、リュクトウなどに寄生するが、タツノツメガヤ、*Cenchrus* 類や *Bracharia* 類などの野生植物にも寄生する。*Striga gesnerioides* は他の *Striga* とは異なり、草丈は 15~20 cm と小さく、吸器は塊茎状である。アフリカでモロッコ、スーダンから南部の南緯 30 度位までの範囲にまで発生しカウピー、タバコや野生のマメ科植物に寄生する。

*Alectra* 類の大部分は *Striga* 類と同様に半寄生植物である。熱帯アフリカから中国西部、フィリピン、南アフリカの熱帯域などまで分布している。*A. vogelii* は、1950 年代にアメリカで育成されたカウピーの「Black-eye」種が感受性のために、それとともに拡がった。おもにマメ科の作物に寄生するが、野生のマメ科植物にも寄生する。一個体で 60 万粒もの種子を生産する。*A. orobanchoides* はアフリカ南部のサバンナ地帯に発生する。おもにタバコに寄生するが、多くの野生植物にもつく。

## 2) 全寄生雑草

寄主の根に寄生する全寄生雑草はほとんどがハマウツボ科植物で、14 属あり、すべてクロロフィルをもたない。いずれもイネ科植物には *Striga* ほどはつかない。種子は大きさが 0.3 mm 位、重量は 3~6  $\mu\text{g}$  である。作物に対する被害は *Striga* ほど大きくはないが、一個体の種子生産量は 60 万粒と多く、土壌中の寿命が 12 年位と長いので、いったんはびこると被害が長い年月に及ぶ。最大の問題雑草は *Orobanche* 属、*Aeginetia* 属と *Christissonia* 属である。*Orobanche* 属だけでも 100 種類あるが、問題雑草は 5 種類である。それらの寄主を表 4 に示した<sup>7)</sup>。これらは適度の降雨のあるところや灌水されるところに多いが、空中湿度の低いところを好む。アルカリ性土壌を好むが酸性土壌にも生育する。いずれも草丈は 20~80 cm と小型である。*Orobanche ramosa* はもっとも広く分布しており、おもに地中海沿岸に見られるが、ヨーロッパ中央部、アフリカの東中央

表 4 *Orobanche* 類のおもな寄主作物 (Foy<sup>4)</sup> より抜粋引用)

|                     | トマト | ジャガイモ | タバコ | ラッカセイ | アカクロバー | シロクロバー | ニンジン | カブ  | ヒマワリ |
|---------------------|-----|-------|-----|-------|--------|--------|------|-----|------|
| <i>O. aegyptica</i> | ××× | ×××   | ××× | ×××   | —      | —      | ×××  | ××× | ×××  |
| <i>O. muteli</i>    | ××  | ×××   | ××× | ××    | —      | —      | —    | —   | ××   |
| <i>O. crenata</i>   | —   | —     | —   | —     | —      | —      | ×××  | —   | ×    |
| <i>O. ceruna</i>    | ××× | —     | ××  | —     | —      | —      | —    | —   | ×××  |
| <i>O. minor</i>     | —   | —     | ××  | —     | ××     | ××     | —    | —   | ××   |

×××: 寄生最多, ××: 寄生中, ×: 寄生少, —: 不明。



図 2 *Orobanche minor* (ヤセウツボ)  
(出典は図 1 に同じ)

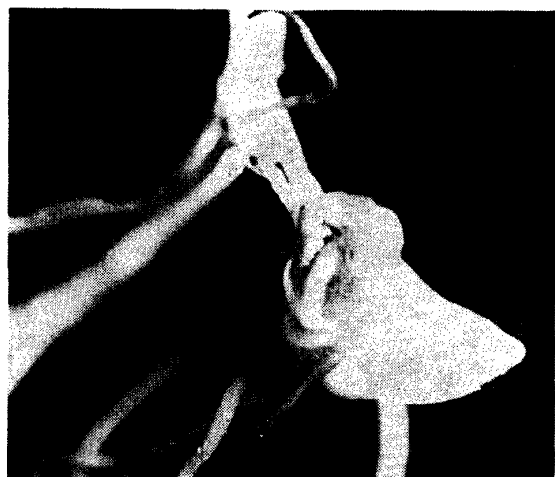


図 3 アカローバーの根に寄生したヤセウツボの  
幼植物  
いまだ土壌中にあり、シュートの展開がない。

部と北部、南部、さらにオーストラリアやアメリカまで  
拡がっている。草丈は 10 cm 位と小型で分枝しない。  
おもに広葉植物のナス科、アブラナ科、マメ科やキク科  
の作物のほかに多種類の野生植物にも寄与するが、トウ  
モロコシやネギにもつく。*Orobanche aegypticum* は  
*O. ramosa* に似た性状を示すが分布ははるかに狭い。  
ヨーロッパ南部のほかにアフリカ北東部と中東部である  
が、旧ソ連の南部やアフガニスタン、パキスタンやイン  
ド北部にも見られる。ヒマワリ、カラシナ、ウリ類、ナ  
スやトマトなどに寄生する。*O. minor* (図 2, 3) は  
*O. ramosa* や *O. aegypticum* にくらべ、温帯域に多い。  
ヨーロッパ北東部のほかにアフリカ南部から東部、オー  
ストラリア、ニュージーランドやアメリカにまで拡がっ  
ている。おもに、マメ科牧草に寄生するが、キク科、ナス  
科やセリ科などの植物にも寄生する。イギリスではかつ



図 4 リクトウの根に寄生した *Aeginetia indica* (ナンバンギセル)

てサブテレニアンクローバーに大きな被害があったが、  
近年は *O. minor* の開花期に繰り返し刈取や収穫をする  
ことで種子生産量が減り、被害が激減した。*O. crenata*  
はおもに地中海沿岸地域に見られるが、中東からイラン  
にまで拡がっている。マメ科、とくにソラマメに寄生す  
るが、セリ科、ウリ科、キク科などの作物にもつく。*O.*  
*ceruna* は *O. minor* と *O. cumana* に酷似する。ヨー  
ロッパの中東部、南部、中近東、アフリカ北部、タンザ  
ニア、ウガンダやニジェールなどの乾燥地に分布し、ト  
マトやナスなどに寄生する。また *cumin* (*Cuminum*  
*cuminum*) への寄生はカラシナの混作で著しく減る。  
*Aeginetia* 類には *A. indica* (ナンバンギセル、図 4)、  
*A. pedunculata* と *A. saccharicola* がある。いずれも  
クロロフィルをもたず、全寄生性である。*A. indica* は  
インド、中国、日本、フィリピン、インドネシアに分布  
し、サトウキビ、イネ、トウモロコシやソルゴーなど、  
おもにイネ科植物に寄生する<sup>15)</sup>。

## 2. 茎寄生性雑草

茎寄生性雑草の代表的なものはヒルガオ科の *Cuscuta*  
(ネナシカズラ) 類である。*Cuscuta* 類は時には *Cuscuta*  
科として扱われる場合もある。クロロフィルをわずかに  
もつが光合成は無視できるほど少ない。茎が寄主の茎に  
巻きついて吸器を挿入し、水と栄養を奪う。100~200  
種類位あるが<sup>16)</sup>、重要なものは 10 種類位である。



図 5 *Cuscuta japonica* (ネナシカズラ)  
(出典は図 1 に同じ)

*Cuscuta australis* (マメダオシ) や *C. chinensis* (ハマネナシカズラ) と性状がよく似た *C. campestris* は、もともと北アメリカにあったものが南アメリカ、ヨーロッパ、中東、アフリカ南東部、アジアやオーストラリアなどに拡がったとされている<sup>17)</sup>。茎はオレンジ色ないし黄色で、一日に 8 cm も伸長する。ルーサン、ニガー、アスパラガス、ニンジン、ジャガイモ、トマトやキクなどに寄生するが、時にはイネ科作物やコーヒーなどの木本植物、あるいは野生のヒルガオ科やキク科の植物にもつく。ルーサンは *C. campestris* に寄生されると地上部重量が 60% も減少する。これは単に栄養分が奪われるだけでなく、何らかの植物毒性のある化合物が寄生者から来るためではないかとみられている。*C. reflexa* はアフガニスタン、ネパール、パキスタンやインドなどに分布し、コーヒー、カンキツ類やモモなどの木本植物に寄生する<sup>18)</sup>。*C. japonica* (ネナシカズラ、図 5) は日本や中国に分布し、ジャガイモ、ナスなどの草本や木本植物にも寄生する<sup>19)</sup>。そのほかに *C. gronovii*, *C. chinensis*, *C. australis* や *C. pentagona* (アメリカネナシカズラ) などがある。クスノキ科に属するスナヅルは、*Cuscuta* 類に似ているが葉をもたない。茎にはかなりのクロロフィルが含まれ、黄色～緑色を呈している。中南米の熱帯域に分布し、イネ科、広葉植物、シダ類や木本植物にも寄生する<sup>7)</sup>。

### 3. 樹木の幹、枝寄生性木本植物

これに該当するヤドリギ類は、ヨーロッパではクリスマス飾りに使用される。ヤドリギは本来 *Viscum album* (ヤドリギ) を指したが、現在では *Loranthaceae* や *Viscaceae* の植物も含めている。これらの植物はクロロフィルをもち光合成を行なうが、果樹、造林木や観賞木の幹や枝に寄生して水と栄養を奪い、生育に大きな被

害を与える<sup>20,21)</sup>。

ヤドリギ科には 74 属 1000 種類ものヤドリギ類があるが、このうち、30 種類位が有用木に寄生する<sup>22-24)</sup>。*Amyema* 類はおもにアフリカに分布し、モモ、ヤナギ、プラム、オリーブやユーカリなどに寄生する。*Quindrophthoe* 類はアフリカとアジアに分布し、マンゴー、カンキツ、ユーカリやリンゴなどに寄生する。*Loranthus* 類はヨーロッパに分布し、オーク類に寄生する。*Viscaceae* 科は熱帯から温帯に広く分布する。ヤドリギはヨーロッパに分布し、リンゴ、ナシ、マツ、モミ、ポプラやカキなどに寄生する。*Arceuthobium* 類はアメリカでマツ類やダグラスモミなどに寄生する。ロッキー山地では 50% 以上の木がこれに冒されているという。

### 寄生植物の種子発芽

寄生植物の種子は結実後、一定期間、長い場合は数か月かかって後熟が終了し、発芽可能になる。*Striga* 類の種子発芽は通常寄主の分泌する物質によって誘導されるが、非寄主植物のワタの根からとられたストリゴール (strigol) (a) のきわめて低濃度の  $10^{-15}$  M 溶液処理によっても誘導される (図 6)<sup>25)</sup>。ストリゴール誘導体の GR-24 (b) などほとんどの *Striga* 類に対して活性を示す。寄主のソルゴーの根からとられたソルゴレオン (sorgoleone) (c) の dihydroquinone 型は高い発芽誘導活性を示すが、酸化型は活性を示さない<sup>26,27)</sup>。ソルゴーからはストリゴールに類似の化学構造を有するソルゴラクトン (sorgolacton) (d) が単離、同定された<sup>28)</sup>。この化合物は *S. asiatica*, *S. hermontica*, *Alectra vogelii* や *Orobanchae aegyptica* などの種子発芽も誘導する。ソルゴー、ミレット、トウモロコシやカウピーの根から得た粗抽出物の発芽促進活性は感受性品種で著しく高かった<sup>29)</sup>。*Alectra vogelii* の種子発芽誘導物質としてカウピーからとられたアレクトロール (alectorol) (e) は、*Striga hermontica* を除く多くの *Striga* 類の種子発芽にも有効である<sup>30)</sup>。しかしトウモロコシから *Striga* 類の種子発芽誘導物質はいまだとられていない。多くの *Striga* 類の種子発芽はエチレンによって誘導され、1-アミノシクロプロパンカルボン酸 (ACC) からエチレンへの生成系の阻害剤によってストリゴールとその関連化合物の作用が大きく阻害されることから、ストリゴール類の種子発芽誘導作用にはエチレン発生の介在が考えられるようになった<sup>22)</sup>。

ほとんどの *Orobanchae* 類の種子発芽も寄主植物の根分泌物によって誘導される。ストリゴールとその関連化合物の GR-7 と GR-24 が *Striga* 類と *Orobanchae* 類

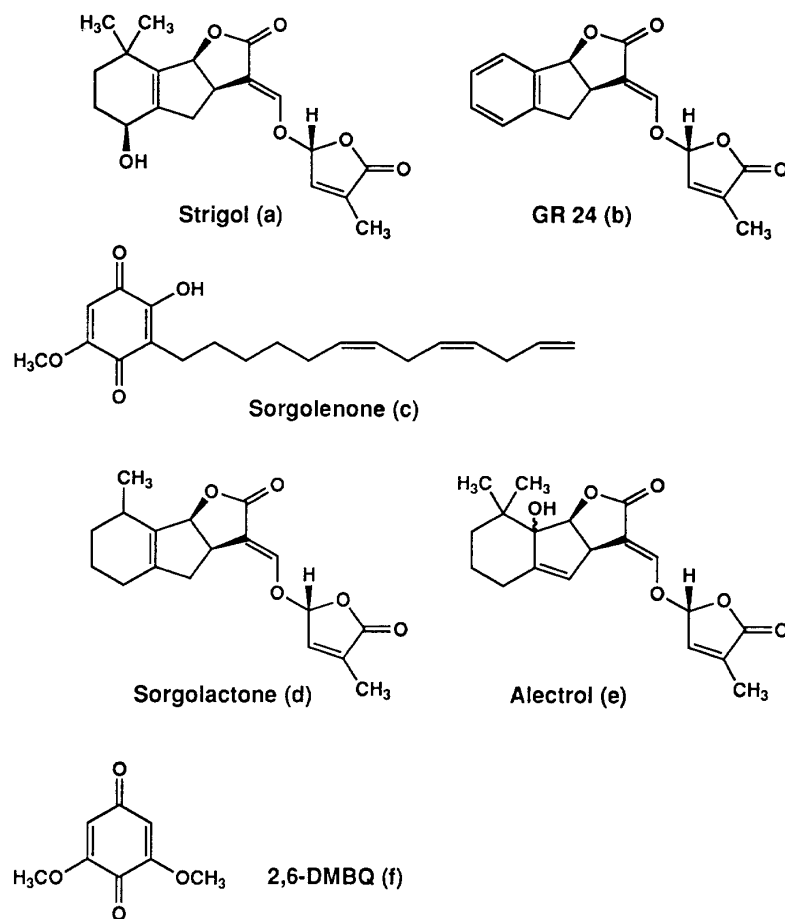


図6 寄生雑草の種子発芽誘導物質 (a~e) と吸器形成誘導物質 (f)

の種子発芽を誘導することから、その物質はストリゴール関連化合物の可能性も高い<sup>31)</sup>。アカクロバーの根から分泌される *O. minor* 種子発芽誘導物質は、ストリゴールあるいはアレクトロールの関連化合物とみられている<sup>32)</sup>。現在まで *Orobanch* 類に寄生する植物から種子発芽誘導物質の単離、同定に成功していないのは、活性物質がきわめて微量であることや不安定であることなどの原因があげられる。

これらの発芽誘導物質は、土壌中では土壌コロイドへの吸着や微生物分解などの原因で、寄主の根から数ミリメートルの範囲にしか届かない<sup>33)</sup>。

*Aeginetia* 類の種子はシャーレ内では寄主なしでも発芽できるが、イネなどの寄主の根分泌液の投与で促進される(竹内, 未発表)。しかし、土壌中では寄主があっても容易に発芽しない。ネナシカズラ類とヤドリギ類の種子は寄主なしで発芽する。

#### コンディショニング

*Striga* 類と *Orobanch* 類の種子は湿潤、適温下で一定期間、前培養されて初めて発芽誘導物質に反応する。

この前培養は pre-conditioning または単に conditioning (コンディショニング) と呼ばれる<sup>34)</sup>。コンディショニングの期間は *Striga* 類では 25~30°C 下では 1~2 週間<sup>35)</sup>、*Orobanch* 類では 20~25°C 下で 2 週間位である<sup>4)</sup>。しかし *Striga gesnerioides* は 5~6 週間と長い。温度が高いと、発芽は早まるが、揃わない。コンディショニングの期間が長いと種子は二次休眠に入る<sup>36)</sup>。これは wet dormancy あるいは secondary dormancy と呼ばれる。コンディショニング期間中に種子から阻害物質の漏出<sup>37,38)</sup>、種皮、膜や組織内の透過性の向上<sup>39,40)</sup>、あるいは発芽誘導物質の co-factor の生成<sup>41)</sup>などが提唱されている。光はほとんどの *Striga* 類および *Orobanch* 類の発芽とコンディショニングに阻害的であるが<sup>38,42)</sup>、とくに後者には著しい阻害がある<sup>39)</sup>。赤色光が阻害的であるのに対して近赤外光はその阻害を回復することから、フィトクロームの関与が示唆されている<sup>40,43)</sup>。*Striga asiatica* の種子発芽を誘導するエチレンやストリゴール類がコンディショニングの始めの段階で種子に与えられると、コンディショニングが阻害されるため、その後に与えられた発芽誘導物質には

反応しない。コンディショニングに対してサイトカイニン類は促進するか、あるいはコンディショニングの途中で40~50%発芽を誘導するものの、残りの種子に二次休眠を誘導するため、その後与えられる発芽誘導物質に対する反応が低下する<sup>44)</sup>。ジベレリンは種子の透過性が悪いいためか、何らの作用も示さない。ブラシノステロイドは $10^{-15}$  Mの低濃度でコンディショニングを促進し、その期間を短縮するが、コンディショニング後に発芽誘導物質と併用されるとその効果を高める<sup>39,44)</sup>。

*Orobanche* 類の種子のコンディショニングはジベレリンにより促進され<sup>45,46)</sup>、ジベレリン生合成阻害剤によって阻害されることからコンディショニング中にジベレリンが生合成されるものと考えられている<sup>47)</sup>。次亜塩素酸塩類も促進する。ブラシノステロイドは単用でも促進するが、ジベレリンとは相乗的に促進作用を示す。またコンディショニングを終了した種子に発芽誘導物質と一緒に与えると、その活性を著しく高める。これに対してエチレンはコンディショニングを強く阻害する(竹内、未発表)。また、ジベレリンとブラシノステロイドはともにコンディショニングに対する光の阻害作用を回復する<sup>39)</sup>。ナンバンギセル種子はコンディショニングをせず、しかも発芽誘導物質の供給もなしで発芽するが、一定期間水またはブラシノステロイドで前培養してからジベレリン、IAAあるいは寄主の根分泌液を与えると高い発芽率が得られる(竹内、未発表)。なお、*Aeginetia* 類の種子に対しても光は阻害的に作用する。一方、ヤドリギ類の種子は光の存在下でのみ発芽する<sup>48)</sup>。

#### 寄主植物への付着、吸器の形成と侵入

*Striga* 類の幼根は屈化性か何らかの指令に従って寄主の根に辿りつき接触すると、伸長を停止する<sup>49)</sup>。その後寄主から分泌される物質に反応して根端が発達し、haustorium (吸器、吸収根) を形成する<sup>50)</sup>。幼根が吸器形成物質に反応できるのは発芽後4日位の間で、高温下ではわずか2日である。*Striga asiatica* の吸器形成物質としてソルゴーの根から2,6-DMBQ(2,6-dimethoxy-*p*-benzoquinone) (f) が単離、同定されている<sup>26,51)</sup>。寄主の根に接触すると、寄生植物の幼根がラッカーゼを含むさまざまな酵素を分泌してフェニルプロパノイドの前駆物質に働きかけ、2,6-DMBQの生成を促す。そのほか、*S. asiatica* と *S. hermontica* でもフェノール類やフラボノイド類も、上記の酵素に働きかけることによって2,6-DMBQの生成を誘導する<sup>26,52)</sup>。チジアズロンを含むサイトカイニン類も吸器形成を誘導する<sup>53)</sup>。

*Striga* 類は吸器を形成すると、そこから根毛様の器官を発達させて寄主の根に強力に付着する。その後、吸器の先端の細胞を発達させ、特殊な酵素を分泌し、寄主の根の皮層や内皮の細胞を分離、破壊しながら伸長する。このようにして吸器が寄主の維管束に60時間位かかって入り、導管同志が結合する。大部分の*Striga* 類では最初に形成された吸器は1~2 mm位の大きさにとどまる。その後、その基部から不定根が形成され、それから二次吸器が形成される。このようにして最終的には一個体の寄生植物から数百本もの吸器が形成される。*A. vogelii* と *S. gesnerioides* でも寄主植物の根で導管同志が結合するが、これらの植物は寄主の節部の発達も促し、さらに自身の節部要素も分化、発達し、吸器の節部同志が柔組織を橋にして結合する<sup>54)</sup>。*A. vogelii* でも吸器を寄主に挿入した後、その基部が膨化して不定根を出し、その後から第一葉を分化し、種皮を破って現れる。*Orobanche* 類でも、幼根が寄主の根に到達するためには、屈化性が関与しているものとみられている<sup>55)</sup>。寄主の根から分泌される物質に反応して吸器を形成するが、この物質はいまだ単離、同定されていない。吸器は寄主の根の細胞間を伸長して進み、最終的に節部同志が結合する<sup>56)</sup>。*O. aegyptica* では吸器が形成されてから1~2週間かかってシュートが分化し、やがて出芽する<sup>57)</sup>。

ナンバンギセルは発芽後、根毛状に突き出た巻きひげを出し、寄主の根に接触すると寄主から分泌される物質に反応して芽生の成長が開始し、球状の塊茎に発達して第一次吸器を分化する<sup>58)</sup>。

*Cuscuta* 類では、土壌中から現れたシュートが光の存在下で先端を時計と反対回りで回転しながら伸長して、寄主を探す<sup>59)</sup>。*C. campestris* ではシュートを3 cm位伸長させることができ、寄主に辿り着くまで少なくとも8日位は生存できる。その後、土壌中にあった根に相当する部分は自然に枯死する。シュートは寄主の茎に接触してから3回巻きつく。青色光と近赤外光はこれを促進し、赤色光は阻害する<sup>60)</sup>。次いで、茎に巻きつくことによって接触部分に吸器の原基が生じる。これは接触よりも巻きつくことによって促される<sup>61)</sup>。エチレン作用阻害剤のBHQ(bicyclo[2,2,1]hepta-2,5-diene)は寄生性(巻きつき性)を阻害した<sup>62)</sup>。その後クチンを分泌して寄主の茎に結合し<sup>63)</sup>、寄主から来るサイトカイニンなどによって吸器を形成する<sup>61)</sup>。そして最終的に節部と寄主の導管が完全に結合すると、シュートに芽が形成される。

ヤドリギ類の果実は粘着性があり、鳥によって運ば

れ、樹木の枝などによく付着する。大部分は光の存在下で発芽し、樹皮に接触して付着器（通常の植物の幼根が下胚軸に相当）を形成し、強く付着する。その後、酵素の分泌と機械的プレッシャーによって樹皮に入り、最終的に導管同士が結合した後、シュートが形成される。第一次吸器の基部から第二次吸器が発生し、それらも導管と結合する<sup>64)</sup>。

### 寄主植物からの栄養分と水の吸収

寄生植物の吸器は寄主の維管束と結合し、摂取した栄養分を柔組織で生化学的に組み替えることができる。*Striga* 類は窒素化合物をアミノ酸やアミドとして摂取する<sup>65)</sup>。*S. hermontica* の場合、寄主の糖類がグルコース、フラクトースやシュクロースなどでマニトールをまったく含まないとき、自身では糖類が 5 倍多く、しかも大部分がマニトールである<sup>66)</sup>。*S. hermontica* では<sup>13</sup>C を使った研究では全有機態窒素の 35% が寄主から来たものであった<sup>67)</sup>。寄主から寄生植物への炭水化物や窒素化合物などを含む溶液がスムーズに流れるのは、浸透圧が寄生植物で著しく大きいことによる。寄主の窒素レベルを高めると寄生植物による被害が低減するのは、両者の浸透圧のバランスに影響するためであろう<sup>68)</sup>。*Striga* 類では気孔が暗黒下でも乾燥下でも閉じることがなく、蒸散が連続して行なわれる。気孔は ABA を与えてもまったく閉じない<sup>69,70)</sup>。

*Orobanchae* 類でも寄主から栄養分を含む溶液が連続して運ばれてくる。この場合も溶液の流れは両者の浸透圧の差によって生じる。*Orobanchae* 類の場合も寄主にはないマニトールが多く含まれる。マニトールは相補性のある溶質であり、これによって諸酵素の変性を防いでいるのであろう<sup>71)</sup>。*Orobanchae* 類はデンプンを多く集積しており、寄主が枯れても長く生き続けられる。たとえば、*O. crenata* では寄主の地上部が収穫された後、6 週間も成長を続け、種子を生産した<sup>72)</sup>。*Orobanchae* 類は硝酸還元酵素をもたないので、硝酸態窒素の利用ができない。アンモニア態窒素の代謝は、グルタミン合成酵素に依存する。寄主から摂取する窒素は、アミノ酸やアミド類である<sup>73)</sup>。

*Cuscuta* 類では炭水化物を寄主からショ糖の形で取り入れる。栄養分を含む溶液は大部分、導管を通じて運ばれてくる<sup>73)</sup>。

ヤドリギ類でも、気孔は常時開孔しているので、蒸散量が多い<sup>74)</sup>。浸透圧が大きく、栄養分を含む溶液が容易に流れてくるが、この場合でも溶質は選択的に取り入れられる。ヤドリギ類でも、ABA が与えられても気孔は

閉じない。多量に含まれるカリウムとサイトカイニンが大きく寄与しているのであろう<sup>75)</sup>。無機物も選択的に吸収されるものとみられ、カリウムは寄主よりも 13 倍多く、高い浸透圧の維持に機能しているのであろう<sup>64)</sup>。ヤドリギ類では窒素の存在形態はおもに有機態窒素かアンモニア態窒素である。

### 寄主植物における生理、生化学的变化

寄生植物に冒された植物は水と栄養分を多量に奪われるだけでなく、光合成も阻害を受け、全体に淡緑化したり、あるいは部分的に褐変する。*S. hermontica* に冒された植物では内生成長物質であるサイトカイニンとジベレリンの含量が著しく低下するのに対して、ABA とファルネソール (farnesol) の含量は増大する<sup>76)</sup>。*Striga* 類に冒された植物の地上部は弱体化するのに対して、地下部は増大する<sup>77)</sup>。たとえば、植え付け後 7 週間を経た健全なソルゴーの地上部と地下部の比は 0.25 であるとき、*S. hermontica* に冒された植物のそれは 0.61 に増加した。また植え付け 10 週間後の健全植物で 0.35 であったとき、*S. asiatica* に冒された植物では 0.9 であった。このことは、寄生植物が水と栄養を摂取しやすいように、寄主の根の構造を変化させたものとみられる。寄生植物は、寄生植物が土壌表面に現れる前から甚大な影響を受ける。*Alectra vogelii* に寄生されたカウピーは乾燥下でとくに大きな影響を受け、生育は遅延し、開花、結実とも不良になる。全生育期間の大部分を土壌中で過ごす全寄生性の *Orobanchae* 類に寄生された植物は、多量の水と栄養分を奪われるだけでなく、二酸化炭素の取込量が減少し、光合成量も激減する。ナンバンギセルに寄生された植物では草丈が低く、穂も短く着粒数も減少する<sup>1,78)</sup>。

*Cuscuta* 類に寄生された植物では水と光合成量の減少はそれほど大きくはないが、多量の栄養分を奪われる。さらに寄生植物から ABA が流入するので花の成長や着果が不良になる<sup>79)</sup>。ヤドリギ類に寄生された樹木では水の損失が大きく、乾燥下では甚大な被害になる。*Viscum album* に冒されたリンゴの樹は維管束が破壊されて枯れることもある<sup>80)</sup>。ヤドリギ類はサイトカイニン類の生成量が多いためか、吸器が接触している周辺に異常成長が起きることもある<sup>81)</sup>。サイトカイニンは栄養分や水の集積に寄与しているのであろう。*Aruceuthobium* 類は吸器を形成してからシュートを展開するまで長い期間を要するので、寄主の栄養分の損失が大きい。クロロフィル含量がきわめて少なく、その後も栄養分を奪い続けるので、これに冒された寄主は樹脂の含量が低下、害虫の被害を受けやすくなる<sup>75)</sup>。

### 寄生雑草の内生成長調節物質

寄生雑草は寄主の根や茎を通じて栄養の摂取だけでなく内生成長調節物質も大きく依存しているものとみられるが、こうした観点からの報告は少ない。*S. asiatica* は *in vitro* の実験で成長にサイトカイニンの添加が必要であり<sup>82)</sup>、成長物質の寄主への依存度が大きいことがうかがわれる。ヤドリギ類の *Amyema* では、サイトカイニンを寄主のユーカリに依存しているものとみられている<sup>83)</sup>。

最近、ヤセウツボと寄主のシロクローバーの内生ジベレリンが調べられた<sup>84)</sup>。二つの植物に GA<sub>4</sub>, 9, 12, 19, 20, 24, 44 が、ヤセウツボには GA<sub>1</sub>, 4, 19, 20, 44 が含まれていた。そして GA<sub>44</sub> は双方の植物で著しく多かった。このほかヤセウツボでは、寄主にはない GA<sub>39</sub>, 47, 58 も認められた。このうち、GA<sub>38</sub>, 58 は高等植物には同定例の少ないものである。このことから、ヤセウツボの GA 類は主として寄主から来ているとみられるが、自身でも生合成していることが示された。またヤセウツボには ABA と IAA が多量に含まれていた<sup>85,86)</sup>。イネとススキに寄生したナンバンギセルのジベレリンも調べられた。おもに GA<sub>4</sub>, 9, 15, 24, 25, 37 が検出されたが、イネにはまったく存在しない GA<sub>12</sub> が多く含まれていた<sup>85,86)</sup>。

### 寄生雑草の防除

#### 1. 耕種的防除

寄生雑草は防除が困難なため、以前はいったんこれに汚染された畑は 10~20 年も休耕にするか、あるいは寄生雑草に冒されない抵抗性作物が栽培された。さらにトラップクロッピング (trap-cropping) やキャッチクロッピング (catch-cropping) などによって、埋土種子数の減少をはかることも行なわれた。トラップクロッピングの場合、たとえば、真の寄生植物ではないワタは *Striga* 類の種子発芽を誘導するが、これに寄生されないの、自殺に追い込むことができる。キャッチクロッピングは早期に寄主作物を栽培して寄生雑草の種子発芽を誘導、寄生させた後、それらの種子形成前に作物を収穫するか、または収穫せずに畑に耕き込むものである。またミックスクロッピング (mix-cropping) は、たとえば、*Striga* 類の汚染畑でトウモロコシを栽培する場合、カウピーと一緒に栽培することによって被害が軽減される。しかし、寄主の発芽誘導効果はその根の数ミリメートルの範囲にしか及ばないので、埋土種子はそれほど減少しない。

高温下でのポリエチレンマルチは種子の死滅に有効であるが、広い面積での利用は困難である。

*Striga asiatica* や *Striga hermontica* にかなり抵抗性のあるソルゴーやトウモロコシの品種がいくつか見いだされている。その抵抗性の原因は吸器が寄主の皮層、または内皮までしか届かないか、あるいは通導組織に達しても十分成長しないなどさまざまである<sup>87)</sup>。*S. hermontica* に対して感受性のソルゴーでは、根の細胞壁の変化、とくにセルロース様物質の遊離が見られたのに対して、抵抗性のソルゴーでは、細胞壁にセルロース様物質の多量の沈積が見られた<sup>87)</sup>。しかし、これらの抵抗性の程度は不完全であり、*Striga* 類の種類や地域が異なると必ずしも安定した効果を示さない。*Alectra* 類でも完全な抵抗性品種は見いだされていない。*Alectra* 類の多いところではカウピーだけでなく、バンブラがローテーションされる。*Striga gesnerioides* の多いところでは、カウピーの代わりに非寄生植物のラッカセイを栽培するか、トラップクロップのバンブラとパールミレットの間作が奨励されているが、アフリカではカウピーがハウレンソウの代用として食され、あるいは家畜の餌としても利用するために、連作される。

*Orobanche* 類の場合、手取り除草は開花、結実を防ぐには有効であるが、地上部に現れたときは生育末期であり、作物にすでに大きく被害を与えてしまっている。感受性作物の作付けを 4 年位避けた場合、*Orobanche* の発生が減少したとの報告もあるが<sup>88)</sup>、10 年でもそれほど減少しなかったとの報告もある<sup>89)</sup>。トラップ作物として *O. crenata* にはソルゴー、オオムギなどが、*O. ramosa* にはインゲン、ソルゴー、カウピーやダイズなどが推奨されるが、実際にはそれほど大きな効果をあげられない。むしろ、キャッチ作物として *O. crenata* の多いところでは、冬に berseem、クローバー、夏にトウモロコシを 4 年連続して栽培した場合、発生が 90% も減少した例もある<sup>90)</sup>。トマトの作付け前に、アマや sweet pepper を 4~6 週間栽培しただけでも *O. ramosa* の発生量が減少した。エジプトではアマが *O. ramosa* に対してトラップ作物として利用されている。

*Cuscuta* 類の場合、作物の茎に食い込んで寄生しているので、作物に損傷を与えずに除去するのは困難である。また少しでも取り残しがあると容易に再生する。*Cuscuta* 類は多くの作物に寄生するので、作物のローテーションによって土壌中の種子数を減らすことは難しい。しかし、ダイズは *C. chinensis* と *C. australis* には感受性であるが、*C. campestris* には抵抗性である。インゲン、スコッシュ、キュウリ、ワタやトマトも *C.*

*campestris* の被害を受けにくい。リュクトウの *Cuscuta* 類による被害は、グアールマメ (*Cyamopsis tetragoloba*) との混作で減少する。カリフォルニアのマネ科牧草畑では刈取、焼却と土壌処理除草剤の組合せにより対応している<sup>91)</sup>。

## 2. 化学除草

小面積の場合、薫蒸剤処理が殺種子に有効である。メチルプロマイドは *Striga* 類と *Orobanchae* 類に卓効があるが、十分な土壌水分と 15°C 以上の気温が必要である。ダゾメットの場合は、とくに土壌水分が重要で灌水の必要がある。メチルイソチオシアネート、メタムソデュウムや [1,3-ジシクロプロン+1,3-ジシクロプロペン] も有効である<sup>92)</sup>。発芽誘導物質のストリゴールとその誘導体は、シャレー内では *Striga* 類にも *Orobanchae* 類にも高い効果を示すが、土壌中、とくにアルカリ条件下では不安定なため使用されない。エチレンは *Striga* 類の種子発芽を誘導するので、アメリカのカロライナ 2 州では 1~2 kg/ha を繰り返し処理し、発芽-枯死によって *Striga asiatica* の撲滅にほぼ成功した。エチレンは *Orobanchae* 類の種子発芽にはまったく無効か、むしろ阻害的である。カラシナ油の誘導体のフェニルイソチオシアネートとアリルイソチオシアネートは *Orobanchae* 類の種子発芽誘導活性を有するが、実用化はされていない<sup>93)</sup>。

作物の作付けの 2~3 週間後の 2,4-D, MCPA やベナゾリンなどの土壌処理が、発芽時の *Striga* 類の防除に有効である。新しいスルフォニルウレア系除草剤のクロルスルフロン、ニコルスルフロンや DPX-9636 はトウモロコシに薬害がなく、効果がきわめて大きい<sup>94)</sup>。イマザキンとペンディメタリンも、*Alectra vogelii* や *S. gesnerioides* に有効とされている。2,4-D の茎葉処理はほとんど効果がない。ダイカンバの茎葉処理はアメリカではトウモロコシとソルゴーに薬害がなく、*S. asiatica* には効果が大きい<sup>95)</sup>、ほかの国では十分な効果が得られない。ダイカンバは *S. hermontica* にはまったく効果がない。このように茎葉処理剤が *Striga* 類に十分効果が現れないのは、寄生雑草がイネ科作物の寄主と節部の連絡がないためと考えられている<sup>96)</sup>。*Orobanchae* 類の出芽後処理で有効な土壌処理除草剤はいまだないが、イマザターピルとクロルスルフロンは利用可能であろう。2,4-DB は効果が不十分である。2,4-D の茎葉処理は効果はあるものの、寄主に薬害が出やすい。低濃度のグリホサートはソラマメ、ニンジンやセロリーに薬害が小さい。イマザキンとイマザターピルはソラマメには使用可能である。*Cuscuta* 類には CIPC が

過去に単独で使用された。土壌微生物による分解を防止する PCMC (*p*-phenyl-*N*-methylcarbamate) かカルバリルが、土壌中の残効性をもたせる目的で混合される<sup>97)</sup>。プロピザミドとクロタールジメチルはいくつかの作物中で使用される。クロタールジメチルの溶液に花卉の苗を浸漬してから移植すると、*Cuscuta* 類が絡まない<sup>98)</sup>。最近はトリフルリンやペンディメタリンなどのジニトロアニリン系除草剤の使用が多くなった。茎葉処理剤では、低薬量のグリホサートとスルホサートがルーサンに薬害がなく、効果も大きい。成長調節剤のマレイン酸ヒドラジドは *C. campestris* の開花を妨げ、サトウダイコンに増糖効果を示す<sup>99)</sup>。ヤドリギ類では、クルミの樹の休眠期に *Phoradendron* に対して 2,4-D が使用される。ヤドリギ類を切り落とした切り口には、再生防止の目的で「2,4-D+ダイカンバ」やトリクロピル、あるいはグリホサートが散布される。

蒸散抑制剤の使用により寄生雑草の生育を抑えることが可能である。di-1-*p*-Metane (wiltpruf) は *Striga hermontica* の蒸散を抑制するので、寄主の作物から蒸散流に載って流出する栄養分と水の量が減少して、減収が軽減される<sup>100)</sup>。

*Striga* 類と *Orobanchae* 類に対する生物防除の研究例は多いが、実用できる技術は確立されていない。*Orobanchae* 類には微生物除草剤の開発が精力的に行なわれている。*S. gesnerioides* と *Alectra* 類の生物防除の研究は少ない。

寄生雑草に対する防除方法はいくつかあるが、単独で確実なものはなく、それらを組み合わせた総合防除が必要である。

具体的に圃場周辺での寄生雑草のつきやすい植物の除去、作物のローテーション、混作、作期の調整、寄生雑草のつきにくい品種の採用、寄生雑草を含まない清潔な種子の使用、適切な施肥、とくにチッソの施用、寄生雑草のない清潔な堆肥、手取り除草、作物の収穫後の焼却および適切な除草剤の使用などである。また作物の生育を促すことも重要である。具体的には寄主の生育を促して茎葉を繁茂させ、ヤドリギ類を日陰にすることである。そのためには周辺の雑草を防除し、十分な灌水、適度の剪定なども必要である。

将来的には抵抗性品種の選抜、育成に期待がかけられている。寄生雑草がつきにくい品種では発芽そのものに対する阻害はなく、発芽後の付着、吸器の形成とその侵入に影響する場合が多い。抵抗性の作物や品種によっては、*Striga* の吸器が寄主の根に入りにくいことや阻害物質の集積などが報告されている。*Striga* ではフェ

ノール類<sup>52)</sup>, ヤドリギ類ではフラボノイド類<sup>101)</sup>, *Orobanche* 類ではフェノール類<sup>102)</sup>, ファイトアレキシン類<sup>103)</sup> などが多く含まれる。あるいはリゲニン化の起きやすさも報告されている<sup>104)</sup>。 *Cuscuta reflexa* に感受性のルーサン, インゲン, カラシナやヒマワリでも, カルシウム含量が大きいときは抵抗性を示す<sup>105)</sup>。こうした現象の解析は, 今後, 抵抗性品種の開発にとってきわめて重要である。除草剤抵抗性品種の創製や効率的で選択性の高い除草剤の開発も望まれる。 *Orobanche* 類の場合, スルホニルウレア系除草剤抵抗性遺伝子を導入したタバコやグリホサートとイミダゾリノン抵抗性遺伝子を導入したトマト, ヒマワリの実用化で, この問題からかなり開放されるものと期待される。

最後に寄生雑草の防除を選択的でより確実, かつ容易なものにするために, 作物学, 生態学, 生理学, さらに生化学や分子遺伝学などの広い分野にわたる研究者の連携が望まれる。

### 引用文献

- 清水 清: 寄生雑草の観察, ニューサイエンス社, pp. 1-75, 1983
- Y. Kimura, A. Suzuki, T. Takematsu, M. Konnai & Y. Takeuchi: *Agric. Biol. Chem.* **46**, 1071 (1982)
- 竹内安智: 植物の化学調節 **24**, 57 (1989)
- C. L. Foy: *Rev. Weed Sci.* **4**, 123 (1989)
- L. J. Musselman ed.: "Parasitic Weeds in Agriculture, Vol. 1 *Striga*," CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 1-317, 1987
- L. J. Musselman: "Haustorium—Parasitic Plant Newsletter," Old Dominion Univ., Norfolk, VA, p. 28, 1993
- C. Parker & C. R. Riches: "Parasitic Weeds of the World, Biology and Control," CAB International, Oxon, pp. 1-332, 1993
- P. F. Sand, R. E. Epple & R. G. Westbrooks ed.: "Witchweed Research and Control in the United States," WSSA, Champaign, IL, pp. 1-154, 1990
- G. R. Stewart & M. C. Press: *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **41**, 127 (1990)
- G. R. Stewart, J. Nour, M. Macqueen & N. Shuh: "Striga Biology and Control, Proc. Int. Workshop," ed. by E. S. Ayensu, H. Doggett, R. D. Keynes, L. Marton-Lefevre, L. J. Musselman, C. Parker & A. Pickering, Senegar, ICSU, Paris, pp. 161-178, 1984
- S. J. ter Berg ed.: Proc.; Workshop on Biology and Control of *Orobanche*, Wageningen, LH/VPO, pp. 1-206, 1986
- J. H. Visser: *Naturwissenschaften* **76**, 253 (1986)
- A. Raynal-Roques: Proc.; 5th Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by J. K. Ransom, L. J. Musselman, A. D. Worsham & C. Parker, Nairobi, pp. 251-261, 1991
- V. O. Parkinson: *Proc. Nova Scotian Inst. Sci.* **39**, 1 (1989)
- J. Kuijt: "The Biology of Parasitic Flowering Plants," University of California Press, Berkley, p. 346, 1969
- T. G. Yunker: "The Genus *Cuscuta*," *Memories of the Torrey Botanical Club*, **18**, pp. 113-331, 1932
- L. Holm, J. Pancho, J. Herberger & D. Plucknett: "A Geographical Atlas of World Weeds," Wiley-Inten-Science, New York, p. 440, 1979
- T. Bhattarai, H. Bhandary & P. Shrestha: *Plant Prot. Q.* **4**, 78 (1989)
- M. S. Zarough & K. Ito: *Weed Res. Jpn.* **33**, 129 (1988)
- M. Calder & P. Bernhardt ed.: "The Biology of Mistletoes," Academic Press, Sydney, p. 348, 1983
- F. G. Hawksworth: "Mistletoes on Introduced Trees of the World," *Agricultural Handbook* 469, USDA, Washington, p. 49, 1974
- A. G. T. Babiker, G. Butler, G. Ejeta & W. R. Woodson: *Physiol. Plant.* **88**, 359 (1993)
- B. A. Barlow, F. G. Hawksworth, J. Kuijt, R. M. Polhill & D. Wiens: *The Golden Bough* **11**, 1 (1989)
- F. G. Hawksworth: "The Biology of Mistletoes," ed. by M. Calder & P. Bernhardt, Academic Press, Sydney, pp. 317-333, 1983
- C. E. Cook, L. P. Whichard, M. E. Wall, G. H. Egley, P. Coggan, P. A. Luhan & A. T. McPhail: *J. Am. Chem. Soc.* **94**, 6198 (1972)
- M. Chang & D. L. Lynn: *J. Chem. Ecol.* **12**, 561 (1986)
- D. H. Netzly, J. L. Riopel, G. Ejeta & L. G. Butler: *Weed Sci.* **36**, 441 (1988)
- C. Hauck, S. Muller & H. Schiknecht: *J. Plant Physiol.* **139**, 474 (1992)
- Y. Weerasuriga, B. A. Siame, D. Hess, G. Ejeta & L. G. Butler: *J. Agric. Food Chem.* **41**, 1492 (1993)
- S. Muller, C. Hauck & H. Schildnecht: *J. Plant Growth Regul.* **11**, 77 (1992)
- A. W. Johnson: *Weed Res.* **16**, 223 (1976)
- 奥野恵司・横田孝雄・斎藤 剛・米山弘一・竹内安智: 雑草研究 **39**(別 I), 146 (1994)
- M. Chang, D. H. Netzley, L. G. Butler & D. D. Lynn: *J. Am. Chem. Soc.* **108**, 7858 (1986)
- A. I. Hsiao, A. D. Worsham & D. E. Moreland: Proc.; 2nd Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by

- L. J. Musselman, A. D. Worsham & R. E. Eplee, Raleigh, pp. 193–201, 1979
- 35) W. G. H. Edward: "Phytochemical Ecology," ed. by J. B. Harborne, Academic Press, New York, pp. 235–248, 1972
- 36) D. C. Reid & C. Parker: Proc.; 2nd Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by L. J. Musselman, A. D. Worsham & R. E. Eplee, Raleigh, pp. 202–210, 1979
- 37) A. V. Parvista, A. D. Worsham & D. E. Moreland: Proc.; 2nd Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by L. J. Musselman, A. D. Worsham & R. E. Eplee, Raleigh, pp. 219–227, 1979
- 38) A. D. Worsham: "Parasitic Weeds in Agriculture, Vol. 1 *Striga*," ed. by L. J. Musselman, CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 45–61, 1987
- 39) Y. Takeuchi, Y. Omigawa, M. Ogasawara, K. Yoneyama, M. Konnai & A. D. Worsham: *Plant Growth Regul.* (in press)
- 40) A. D. Worsham & G. H. Egley: "Witchweed Research and Control in the United States," ed. by P. F. Sand, R. E. Eplee & R. G. Westbrooks, WSSA, Champaign, IL, pp. 11–26, 1990
- 41) K. B. Vallance: *J. Exp. Bot.* **2**, 31 (1951)
- 42) A. H. Pieterse: *Abstr. Trop. Agric.* **5**, 9 (1979)
- 43) G. H. Egley & J. E. Dale: *Weed Sci.* **18**, 586 (1970)
- 44) Y. Takeuchi: "Brassinosteroids, Chemistry, Bioactivity and Applications," ed. by H. G. Cutler, T. Yokota & G. Adam, American Chemical Society, Washington, D. C., pp. 288–305, 1991
- 45) W. G. H. Edward, R. P. Hiron & A. I. Mallet: *Z. Pflanzenphysiol.* **80**, 105 (1976)
- 46) R. P. Hiron: Proc.; Eur. Weed Res. Counc. Symp. Parasitic Weeds, Malta, pp. 76–88, 1973
- 47) D. M. Joel, L. Daliah, Y. Shifra, K. Vered, G. Gepstein & A. Back: *Phytoparasitica* **18**, 247 (1990)
- 48) R. C. French & L. J. Sherman: *Am. J. Bot.* **63**, 558 (1976)
- 49) C. N. Williams: *Ann. Bot.* **25**, 407 (1961)
- 50) E. J. Phillips: Proc.; 5th Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by J. K. Ransom, L. J. Musselman, A. D. Worsham & C. Parker, CIMMYT, Nairobi, pp. 415–419, 1991
- 51) C. E. Smith, M. W. Dudley & D. G. Lynn: *Plant Physiol.* **93**, 208 (1990)
- 52) M. Macqueen: Proc.; 3rd Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by C. Parker, L. J. Musselman, R. M. Polhill & A. K. Wilson, Aleppo, Syria, pp. 118–122, 1984
- 53) A. G. T. Babiker, C. Parker & J. C. Suttle: *Weed Res.* **32**, 243 (1992)
- 54) I. Dörr, J. H. Visser & D. Kollman: *Z. Pflanzenphysiol.* **94**, 427 (1979)
- 55) P. J. Whitney & C. Carsten: *Ann. Bot.* **48**, 919 (1981)
- 56) J. Kuijt: Proc.; 5th Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by J. K. Ransom, L. J. Musselman, A. D. Worsham & C. Parker, CIMMYT, Nairobi, pp. 1–5, 1991
- 57) U. Kumar: *Can. J. Bot.* **55**, 2613 (1977)
- 58) 加藤幸雄: 化学と生物 **23**, 606 (1985)
- 59) R. S. Sitkin: "Parasite-Host Interactions of Field Dodder (*Cuscuta campestris*)," MS Thesis, Cornell Univ., p. 64, 1976
- 60) C. E. Zimmerman: *Crop Sci.* **2**, 449 (1962)
- 61) Y. Tsivion: *Bot. Gaz.* **139**, 27 (1978)
- 62) K. Furuhashi, Y. Tada & M. Sugai: Abstr.; XV Int. Bot. Congr., Yokohama, p. 466, 1993
- 63) H. Weinert & R. H. Barckhaus: *Cytobios* **13**, 17 (1975)
- 64) B. Lamont: "The Biology of Mistletoes," ed. by M. Calder & P. Bernhardt, Academic Press, Sydney, pp. 185–204, 1983
- 65) G. R. Stewart & T. O. Orebamjo: *Ann. Bot.* **45**, 587 (1980)
- 66) M. C. Press, N. Shuh & G. R. Stewart: Proc.; Workshop Biology and Control of *Orobanch*, ed. by S. J. ter Borg, Wageningen, LH/VPO, pp. 96–106, 1986
- 67) J. Nour, P. Tod, P. Yachmie, G. Panchal & G. R. Stewart: Proc.; 3rd Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by C. Parker, L. J. Musselman, R. M. Polhill & A. K. Wilson, ICARDA, Aleppo, pp. 81–89, 1984
- 68) N. A. Groggwor & H. C. Weber: *J. Plant Physiol.* **139**, 194 (1991)
- 69) N. Shuh, N. Smirnoff & G. R. Stewart: *Physiol. Plant.* **69**, 699 (1987)
- 70) S. Smith: Proc.; Int. Workshop *Orobanch* Res, ed. by K. Wegmann & L. J. Musselman, Tübingen, pp. 329–338, 1991
- 71) M. C. Press, J. D. Graves & G. R. Stewart: *Plant Cell Environ.* **13**, 91 (1990)
- 72) L. J. Matthews: Proc.; FAO/OAU—All African Government Consultation on *Striga* Control, Maroua, FAO Plant Production and Protection Paper, ed. by T. O. Robson & H. R. Broad, **96**, pp. 183–186, 1989
- 73) Y. Tsivion: *Aust. Plant Physiol.* **5**, 851 (1978)
- 74) L. S. Gill & F. G. Hawksworth: The Mistletoes; A Literature Review; USDA Forest Service Technical Bulletin, **1424**, p. 87, 1961
- 75) J. T. Fischer: "The Biology of Mistletoes," ed. by M. Calder & P. Bernhardt, Academic Press, Sydney, pp. 161–184, 1983
- 76) D. S. H. Drennan & S. O. El-Hiweris: Proc.; 2nd Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by L. J. Musselman, A. D. Worsham & R. E. Eplee, Raleigh, pp. 144–145, 1979

- 77) D. T. Patterson: "Witchweed Research and Control in the United States," ed. by P. F. Sand, R. E. Eplee & R. G. Westbrooks, WSSA, Champaign, IL, pp. 68-80, 1990
- 78) 竹松哲夫: 最新薬剤除草法, 畑作及び非農耕地篇, 博友社, pp. 218-226, 1978
- 79) F. de Bock & A. Fer: *Aust. J. Plant Physiol.* **19**, 679 (1992)
- 80) P. M. Room: *Ann. Bot.* **35**, 169 (1971)
- 81) D. M. Knutson: "The Biology of Mistletoes," ed. by M. Calder & P. Bernhardt, Academic Press, Sydney, pp. 259-316, 1983
- 82) F. Yoshikawa, A. D. Worsham & D. E. Moreland: *Weed Sci.* **26**, 119 (1978)
- 83) P. J. Hall, J. Badeboch-Jones, C. W. Panker, O. S. Letham & B. A. Barlow: *Aust. J. Plant Physiol.* **14**, 429 (1987)
- 84) Y. Suzuki, Y. H. Zhang, N. Murofushi & Y. Takeuchi: *J. Plant Growth Regul.* **13**, 63 (1994)
- 85) 鈴木義人・張蘊恵・室伏 旭・竹内安智: 農化 **67**, 214 (1993)
- 86) 張蘊恵・鈴木義人・室伏 旭・竹内安智: 植物化学調節学会第 27 回大会研究発表記録集, p. 19, 1992
- 87) A. Oliver, N. Benhamou & D. L. Gilles: *Can. J. Bot.* **69**, 1679 (1991)
- 88) M. Puzzilli: *Riv. Agric. Subtrop. Trop.*, **77**, 209 (1983)
- 89) A. Zizzerini, G. della Terre & L. Tosi: *Inf. Fitopatol.* **31**, 15 (1981)
- 90) B. E. Abu-Irmaileh: Proc.; 3rd Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by C. Parker, L. J. Musselman, R. M. Polhill & A. K. Wilson, Aleppo, Syria, pp. 250-255, 1984
- 91) S. B. Orloff & D. W. Cudney: *Calif. Agric.* **47**, 32 (1993)
- 92) R. Jacobsohn, Y. Kleifeld, V. P. Agrawal, P. Jha & K. Marton: Proc.; Int. Workshop on *Orobanch* Research, ed. by K. Wegmann & L. J. Musselman, Obsermarchthal, pp. 185-190, 1989
- 93) N. Zhelev: *Rasteniye-d Nauki* **24**, 36 (1987)
- 94) K. O. Adu-Tuto & D. S. H. Drennan: Proc.; 5th Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by J. K. Ransom, L. J. Musselman, A. D. Worsham & C. Parker, CIMMYT, Nairobi, pp. 361-371, 1991
- 95) A. E. Awad: "Effects of Dicamba, Nitrogen and Pre-sowing Hardening of Host Seed with Phenolic Acid on Witchweed Control in Sorghum," Ph.D. Thesis, NC State University, Reigh, 1989
- 96) P. I. Sambo & A. Chamel: *Weed Res.* **32**, 129 (1992)
- 97) J. H. Dowson: *Weed Sci.* **32**, 290 (1984)
- 98) L. L. Danielson: *Proc. Northeast. Weed Sci. Soc.* **30**, 268 (1976)
- 99) A. V. Belyaeva, A. P. Cherkasova, L. G. Schpanova & R. A. Al-fimova: *Sakh. Svekla* **23**, 37 (1978)
- 100) M. C. Press, J. J. Nour, F. F. Bebawi & G. R. Stewart: *J. Exp. Bot.* **40**, 585 (1989)
- 101) G. Sallé, E. B. Hariri & C. Andary: Proc.; 5th Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by J. K. Ransom, L. J. Musselman, A. D. Worsham & C. Parker, CIMMYT, Nairobi, pp. 270-278, 1991
- 102) N. G. Shalom, Y. Cohen & R. Jacobson: Abstr.; 10th Conf. Weed Sci. Soc., Israel, Phytoparasitica, **18**, p. 249, 1990
- 103) K. Wegmann & L. J. Musselman ed.: Proc.; Progress in *Orobanch* Research, Int. Workshop *Orobanch* Res., Tübingen, pp. 1-360, 1991
- 104) T. S. Antonova: *Batanicheski Zhurnal* **63**, 1025 (1978)
- 105) N. Nagar & G. C. Sanwal: Proc.; 3rd Int. Symp. Parasitic Weeds, ed. by C. Parker, Aleppo, Syria, pp. 175-183, 1984