

スルホニルウレア系除草剤抵抗性水田雑草の出現とその防除対策

伊 藤 一 幸

農業環境技術研究所環境生物部

Occurrence of Sulfonylurea Resistant Paddy Weeds and Their Control

Kazuyuki ITOH

Department of Environmental Biology, National Institute of Agro-Environmental Sciences, Kannondai,
Tsukuba, Ibaraki 305-8604, Japan

緒 言

医薬や農業の分野では抵抗性生物型の出現は当然のこととなっているが、同一の除草剤か作用性が同じ除草剤を連用していると特定の種にそれらの除草剤に抵抗性を持つ雑草が出現する。1980年代初頭から樹園地や畦畔などでパラコート抵抗性のハルジオン、ヒメムカシヨモギなどのキク科雑草が出現した¹⁾。最近、北日本の水田を中心にスルホニルウレア系（以降 SU と略す）除草剤抵抗性雑草が問題となってきた。これは水稲用一発処理剤だけの連用が原因といわれている^{2,3)}。連用といっても SU 剤を使用しはじめて3~7年程度で抵抗性生物型が出現している。1996年の中干し期に山形県川西町、遊佐町などの水田を1筆ずつ調査した結果では、1割~3割の水田にアゼトウガラシやタケトアゼナがみられた。中には中干し期なのに田面が抵抗性雑草に一面覆われていた水田もみられた。同一の耕作者の水田、トラクターなどの農機具が共用されている水田、部分休耕田での発生が多かった。

水稲用の SU 剤はベンスルフロンメチル(BSM)、ピラゾスルフロンエチル (PSE) などを中心に、10種近くある。これらの SU 剤はメフェナセット、エスプロカルブ、ジメビペレートのようなノビエを主な防除対象としたものやダイムロン、ベンフレセットのようなカヤツリグサ科雑草を防除対象としたものとあらかじめ混合され、一発処理剤の主成分となっている。こうした一発剤の開発・普及は平成になってから全国の水田で急速に広まった。除草剤の使用回数は体系処理の最盛期の2.5回から近年では1.2回までに減少し、SU 剤は現在全国の9割を越える水田で使われている。

これまで日本の水田では除草剤抵抗性雑草で問題が生じたことはなかった。この理由としては水田雑草が除草剤の

体系処理により防除されてきたこと、ベンチオカーブ、シメトリン、MCPB などのような作用性の異なるものを混合して使用してきたことがあげられる。一発処理剤の普及により初期剤の使用が減少し、抵抗性生物型が顕在化したものと思われる。

現在の除草剤抵抗性の出現の状況は米国雑草学会のホームページにリンクしている International Survey of Herbicide Resistant Weeds⁴⁾ から即座に全世界の状況を知ることができる。それによると、トリアジン系除草剤に対する抵抗性雑草は等比級数的に増加し、現在130種にも及んでいるが、除草剤は現在でも15種類も使われている。尿素系、アミド系、ACC 酵素阻害系、オーキシシン系でも問題となっているが、除草剤抵抗性問題は SU 剤を含むアセト乳酸合成酵素 (ALS) 阻害型除草剤の抵抗性が中心となってきた。

ALS 阻害剤の抵抗性雑草は、アメリカの畑作ではもう12年も前からホウキギ、オオオナモミ、ノゲシ、アオゲイトウ、ドクムギなど多くの畑雑草で出現してきており^{5,6)}、その感受性生物型との作用機作の差異も解明されている。それによると抵抗性発現のメカニズムは ALS 酵素の変異による SU 剤に対する感受性の低下、SU 剤に対する解毒代謝機能の向上、SU 剤の浸透移行性の低下による阻害部位までの到達量の減少などが知られている。また、ALS の変異に関して遺伝子レベルで研究が進められ、抵抗性生物型の ALS タンパク質中のドメイン A と呼ばれる領域の173番目のアミノ酸がプロリンからホウキギではスレオニン、*Lactuca serriola* ではヒスチジンに置き換わっていることが知られている。一方、稲作における雑草ではカリフォルニア、オーストラリア、ポルトガル等でタマガヤツリ、カリフォルニアオモダカ、ヒメカンガレイ、ヒナガヤツリ、サジオモダカなどで SU 抵抗性生物型が出現した。

なお、アメリカには民間企業を中心とした The

Acetolactate Synthase Inhibitor Resistance Working Groupがあり、新しく ALS 系除草剤の抵抗性がみつかりと分布調査やパンフレットの作成など活発に活動している。

1. 抵抗性の強さ

除草剤が効かなくなった水田の雑草(R)と、休耕田から採集してきたアゼトウガラシ(S)を育てて、本葉1葉期にBSM, PSE, イマズスルフロンなど4種のSU剤の濃度と生存率の関係を調査した。両生物型には出芽・生育、開花時期、外部形態などにはほとんど差異が認められなかったが、SU剤に対する反応のみが大きく異なった。すなわち、通常種(感受性生物型)の実生はSU剤4種のそれぞれの標準使用濃度の1/4~1/10の薬量で完全に枯死したのに対し、抵抗性生物型の実生では標準使用濃度の8倍では完全に枯死せず、16倍の濃度でようやく枯死した。これをLD₅₀値で比較すると80~290倍の強さの差であり、交差抵抗性を示した⁷⁾。また、ミズアオイを用いた同様の比較でもLD₅₀, RG₅₀とも抵抗性の強さに100倍以上の濃度差が認められた⁸⁾。こうした傾向はアゼナ類、キクモ、キカシグサ、イヌホタルイなどでも確認されている。この中にはタケトアゼナやキクモのように抵抗性の強さに1000倍程度の濃度差のあるものも見られており、種により、産地により様々であった⁹⁾。共通している点はいずれも通常使用濃度のSU剤では防除できないことである。また、これらの雑草は一発剤にノビエ対象剤として含まれている通常使用濃度のメフェナセット、エスプロカルブ、ジメピペレートなどでは枯殺できなかった。

今後、これらのSU剤抵抗性雑草を用いてイミダゾリノン系など別のALS阻害型除草剤の効果についても調べる必要がある。抵抗性の中間型の有無、抵抗性生物型の産地間差違についてはすでにイヌホタルイ、タケトアゼナなどで見つかっているが、作用特性の差違を含めてさらに検討する必要がある。

2. 除草剤抵抗性雑草の分布と拡散

ミズアオイでは1996年の古原らの報告によると、北海道

長沼町などでは通常使用量のSU型一発剤ではまったく効果のない抵抗性のミズアオイが出現し、雑草害がみられた。現在、農業普及センターなどの指導により顕在化はしていないが、大ざっぱにみて北海道の水田のミズアオイはほとんど抵抗性と考えた方が妥当と思われるほど広がった。

伊藤らによると山形県川西町では1993年よりアゼトウガラシを中心にアゼナ、アメリカアゼナのBSM・メフェナセット粒剤の連用による効果不足の問題が生じた。また、アメリカアゼナの亜種であるタケトアゼナと在来のアゼナでは、1994年頃より山形県遊佐町の湛水直播水田を中心として効果不足の問題が出現した。秋田県大曲市および周辺町村、宮城県田尻町などでもアメリカアゼナ、アゼナに抵抗性の生物型が見つかり、中干し期には水稻畦間に蔓延するようになった^{2,3)}。さらに、清藤らによると青森県藤崎町でもアメリカアゼナの抵抗性生物型がみられた。このようにSU抵抗性生物型アゼナ類は1990年代後半に東北地域各地で同時多発的にみられるようになった。

また、SU系を含む一発剤の寡占状況が長く続いた新潟県では、同県農業改良普及センター等の調査によると、1996年には8000ha以上の水田で残草が確認され、その後も増加傾向が見られている。同じゴマノハグサ科のキクモでは湧水の湧き出る秋田県仙南村でのみ除草剤抵抗性生物型の問題が生じた。

ヒナガヤツリの場合、防除効果が確認できる感受性個体が見つからないために抵抗性が出現したとは言えないが、富山農試での試験では直播用一発剤で残草した。近年では畑、青木、古原、吉田、小荒井らによりイヌホタルイ(カヤツリグサ科)、ミゾハコベ(ミゾハコベ科)、キカシグサ(ミソハギ科)、コナギ(ミズアオイ科)でも抵抗性生物型が見つかってきた。この中でとくに水田の強害雑草であるイヌホタルイに注目してみる。古原らが北海道の岩見沢市などで調査したところ、抵抗性生物型の出現圃場は①除草剤の使用時期、使用量および使用後の水管理などは適正で、②イヌホタルイ以外の草種が残草していない、③イヌホタ

表1 日本におけるスルホニルウレア系除草剤抵抗性水田雑草の出現状況

雑草名	学名	発見年	出現地
ミズアオイ	<i>Monochoria korsakowii</i>	1995	北海道
タケトアゼナ	<i>Lindernia dubia</i>	1995~	東北、北陸、埼玉県、三重県、鳥取県、佐賀県
アメリカアゼナ	<i>L. dubia</i> subsp. <i>major</i>	1995~	東北、北陸、埼玉県
アゼナ	<i>Lindernia procumbens</i>	1995~	東北、北陸
アゼトウガラシ	<i>Lindernia micrantha</i>	1996~	山形県、秋田県、埼玉県、京都府
キクモ	<i>Limnophila sessiliflora</i>	1996	秋田県
ミゾハコベ	<i>Elatine triandura</i>	1996~	埼玉県、東北、北陸、京都府、佐賀県、高知県
キカシグサ	<i>Rotala indica</i>	1997	秋田県
イヌホタルイ	<i>Scirpus juncooides</i>	1997~	北海道、宮城県、山形県
コナギ	<i>Monochoria vaginalis</i>	1999~	秋田県、茨城県

²⁾ 東北、北陸はほぼ東北6県、北陸4県の全県を指す。

ルイの残草が2年以上継続している、④残草が始まる前5か年間に多量な残草がみられない、⑤SU剤を成分に含む一発処理剤を5年程度もしくはそれ以上連用しているとする特徴を持っていた¹⁰⁾。

1998年になって京都府の丹後半島、鳥取県、高知県の早期栽培でもアゼナ類やミゾハコベが特異的に残草していることが判明した。

最近の情報を総合すると早期栽培地帯で、特定の一発剤を連用している地帯では地域に関係なくアゼナ類やミゾハコベがみられているようである(表1)。SU剤抵抗性ミゾハコベなどは九州の普通期栽培地帯にも拡がるきざしもあり、動向が注目される。

さらに、韓国でもミズアオイにおいて数年前より南部の干拓地の大規模水田でSU剤の抵抗性生物型が現れた¹¹⁾。最近の韓国の研究者からの情報によると、コナギ、アゼナ類、キカシグサなどでもSU剤抵抗性生物型が出現し、このことが韓国雑草学会で今一番熱い話題となっているようである。日本より数年遅れてSU剤抵抗性雑草が出現する様子は韓国と日本における新規剤の普及速度の差のようにも見受けられる。

3. 検定法の確立

すでに述べたように、ALS阻害剤の作用機作は解明されている。酵素反応を用いて活性の強さを比較する抵抗性の検定法はアメリカで確立していた¹²⁾。それを応用して、迅速検定法を確立した。

内野らによると、SU剤とともにアセト乳酸を代謝する酵素であるketol-acid reductoisomeraseの阻害剤(1,1-cyclopropanedicarboxylic acid: CPCA)を葉に吸収させ、SU剤の存在にも関わらずALSの活性があれば、新葉にアセト乳酸が蓄積される。葉からの抽出液を比色分析すると、抽出液がアセト乳酸の蓄積量に比例してピンク～赤色に染まる。この原理を利用して簡易検定を行うことができる。アゼナ類の比較的若い葉を用いて、チフェンスルフロンの 10^{-5} mg/mlで検定すれば迅速に検定ができた¹³⁾。SU剤による防除効果の有効性だけを判定するのなら、酵素反応ではなく、より簡便な発根阻害程度により判別できる方法もイヌホタルイで試みられている¹⁴⁾。これらの方法を活用すれば、群落レベルの抵抗性生物型と感受性生物型の競合力など、生態学的研究が飛躍的に発展するであろう。

4. 抵抗性の起源

除草剤抵抗性の遺伝様式を解明するため感受性と抵抗性生物型との総当たり交雑を行った。SU剤抵抗性ミズアオイでは感受性間の交配以外はすべてのF₁個体がSU剤投与下で生存した。F₁個体と感受性個体を交配した検定交配の結果は1:1に分離し、抵抗性遺伝子は核遺伝の単因子優性であった。アゼトウガラシでも同様の検討が試みられた。F₁個体はヘテロが多かったものの、抵抗性遺伝子はミズア

オイと同様に単因子優性であった¹⁵⁾。このように、SU剤抵抗性生物型は感受性生物型と容易に交雑し、単純な遺伝様式をとっている。

DNAの増幅により、種内変異の中で近親関係を調査することによって一か所で出現した抵抗性生物型が各地に拡散したのか、各地で同時に抵抗性生物型が出現したのかを明らかにすることができる。芝池らは秋田県、山形県、京都府のSU剤抵抗性生物型が出現したそれぞれの1町村からアゼトウガラシの両生物型個体を採集し、それぞれの近縁関係をアロザイムを用いた酵素多系解析とALSのDNA解析を行った。その結果、それぞれの抵抗性群落内の変異は小さく、感受性群落の変異は大きかった。それぞれの抵抗性個体は周辺の感受性個体と遺伝的に類似していた。また、3か所のアゼトウガラシのSU抵抗性には少なくとも6種類のALSのアミノ酸の突然変異に由来しているものと判断した。したがって、府県を別にするようなSU剤抵抗性アゼトウガラシはそれぞれ別の起源と考えられた¹⁶⁾。

こうした研究に刺激され、内野や吉岡らによりDNA解析がいろいろな雑草で試みられている。これらがまとまってくれば、より深い解析が可能となろう。

5. 抵抗性の繁殖様式、訪花昆虫

アゼナ類、キカシグサ、コナギなど大部分の一年生雑草は自殖性である。中にはアメリカアゼナのように閉鎖花をつけ、完全に自殖しかしないものもある¹⁷⁾。ミズアオイやアゼトウガラシは訪花昆虫が時々来るので他殖が多いが、自殖もできる。イヌホタルイには雌性先熟性がある。アゼナ類、アゼトウガラシなどは畦にも生えるので湿性植物で、乾田に適する。キカシグサやコナギは湿田条件でも発芽する。

汪らによるとミズアオイの花には鏡像2型性があり、ミツバチ類、クマバチ、クロマルハナバチなど大型のハナバチにより受粉される¹⁸⁾。アゼトウガラシはフタモンカタコハナバチ、アカガネコハナバチなど小型のハナバチやヒメヒラタアブなどのハナアブ類の訪花を受ける¹⁹⁾。雑草の生態のみでなく、昆虫研究者と共にこれらの脚に付着した花粉や昆虫生態も調べる必要がある。

6. 抵抗性雑草の生態学的差違と防除指針

タイヌビエの2葉期には、ミゾハコベ、イヌホタルイ、キカシグサなどが目立つ。次にタマガヤツリが、アゼナ類やアゼトウガラシはまだまだ小さい。抵抗性と感受性の両生物型間で、もしも休眠性に差があれば発消長にも差が生じる可能性がある。種間ではアゼトウガラシには深い休眠性があり、アゼナ類は比較的浅い。これらの種内の変異などはほとんど分かっていない。SU系除草剤抵抗性で、中干し期に目立つようになったのは初期に発生したものが残ったことによるものであろう。

古原らは北海道の除草剤抵抗性イヌホタルイにおいて低

温下での発芽率が感受性と比べて有意に高く、早期に発芽することを見出している²⁰⁾。この傾向が確かなら、両生物型間の種子の寿命の長さが違ってくる可能性があり、防除上重要な知見である。

7. 抵抗性雑草の管理法と展望

アゼナ類、アゼトウガラシ、キクモ、キカシグサ、ミゾハコベ等の一年生広葉雑草はいずれも小型のものであり、水田の外から見て被害がひどくはない。前3者は水稻収穫時にコンバインにからみつき、ヘッドを上げてでも収穫作業に支障をきたすことから問題視され始めた。ミゾハコベなどは田面水上にほとんど出ないので、防除対象から除外してもいい雑草ではないかと思う。反面、イヌホタルイでは雑草害が大きく、SU抵抗性イヌホタルイが各地で問題となれば、除草体系の大幅な見直しがせまられる。

除草剤抵抗性雑草が問題となっている現地水田やポット試験で各種の水稻用除草剤の効果試験を行っている。BSM・ジメピペレートのような水稻湛水直播に使える一発剤には有効なものが見あたらなかった。大部分の移植水稻用の一発剤もそれだけでは効果が劣った。従来から利用されてきたプレチラクロール、ピフェノックス、ペントキサゾンなどの初期剤とフェノチオール・シメトリン、ベンチオカーブ・シメトリン・MCPBなどの中期剤の体系処理で、タケトアゼナやアゼトウガラシのSU剤抵抗性雑草は完全に防除できた。イヌホタルイ対策では新たにカヤツリグサ科対象剤としてブロモブチドなどの追加も必要である。したがって、当面は従来の体系処理に戻せば防除できるものと思われるが、一発剤だけで防除できる技術の開発も必要である。これは企業の努力にも負いたい。

SU剤は人畜への安全性が高く、オモダカやクログワイのような多年生雑草には現在でもすぐれた効果がみられる。それぞれの水田雑草の発生状況に応じた除草剤の選択が要望される。今後、どのようなスケジュールで作用性の異なる除草剤の年次間ローテーションをしたら抵抗性雑草を抑えることができるかなど、雑草の生態研究も含めて考えていかねばならないと思っている。

おわりに

中山らはマレーシアの水田においてBSMと2,4-Dに複合抵抗性を持ったキバナオモダカを見つけた²¹⁾。また、カリフォルニアのノビエは複数のイネ科防除剤の効果が見られない。このような除草剤抵抗性が出てしまうと、医学的に問題となっている抗菌剤の耐性黄色ブドウ球菌による「院内感染」のように、各種の制御手段を注意深く併用しないと防除できなくなる。短気に撲滅を計るのではなく、要防除水準を引き下げ、気長につきあうことが求められる。日本でも韓国や東南アジア諸国とタイアップして、アジアの『除草剤抵抗性行動委員会』を設けていきたいと思う。

この研究は主として下記の方々等に支えられ、議論され、未発表データなども活用させていただいております。記して感謝申し上げます。農環研：松村雄・芝池博幸・松尾和人・高木嘉美、東北農試：渡邊寛明、内野彰、山形農試：大場伸一、古川農試：吉田修一、道立中央農試：古原洋、京都大学：汪光熙の各氏。

引用文献

- 1) K. Itoh & S. Matsunaka: "Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants," Academic Press, pp. 33-49, 1990
- 2) K. Itoh & G. X. Wang: Proc. 16th APWSS Conf., pp. 219-221, Kuala Lumpur, 1997
- 3) 伊藤一幸: 農業技術 **53**, 317-321 (1998)
- 4) I. Heap: <http://www.weedscience.com/>
- 5) C. A. Mallory-Smith, D.C. Thill & M.J. Dial: *Weed Technol.* **4**, 163-168 (1990)
- 6) M. M. Priminani J.C. Cotterman & L. L. Saari: *Weed Technol.* **4**, 169-172 (1990)
- 7) K. Itoh, G. X. Wang & S. Oba: *Weed Res.* **39**, 413-423 (1999)
- 8) G. X. Wang, H. Kohara & K. Itoh: Proc. Brighton Crop Protection Conf.-Weeds, pp. 311-318, 1997
- 9) 内野 彰・伊藤一幸・汪 光熙・橘 雅明: 雑草研究 **45**, 13-20 (2000)
- 10) 古原 洋・今野一男・竹川昌和: 雑草研究 **44**, 228-235 (1999)
- 11) T. S. Park, C. S. Kim, J. P. Park, Y. K. Oh & K. U. Kim: Proc. 17th APWSS Conf., pp. 251-254, Bangkok, 1999
- 12) B. C. Gerwick, C. Mireles & R. J. Eilers: *Weed Technol.* **7**, 519-524 (1993)
- 13) A. Uchino, H. Watanabe, G. X. Wang & K. Itoh: *Weed Technol.* **13**, 680-684 (1999)
- 14) 村岡哲朗・浜村謙史朗・竹下孝史・則武晃二: 雑草研究 **45** (別), 40-41, 2000
- 15) K. Itoh, G. X. Wang, H. Shibaike & K. Matsuo: Proc. 17th APWSS Conf., pp. 537-543, Bangkok, 1999
- 16) H. Shibaike, A. Uchino & K. Itoh: Proc. Brighton Crop Protection Conf.-Weeds, pp. 197-202, 1999
- 17) E. Ikeda & R. Miura: *Weed Res. Jpn.* **39**, 177-179 (1994)
- 18) G. X. Wang, R. Miura & T. Kusanagi: *Acta Phytotax. Geobot.* **46**, 55-65 (1995)
- 19) T. Matsumura, G. X. Wang, K. Goukon & K. Itoh: Proc. 17th APWSS Conf., pp. 850-855, Bangkok, 1999
- 20) 古原 洋・内野 彰・渡辺寛明: 雑草研究 **44** (別), 74-75, 1999
- 21) S. Nakayama, M. Azmi & A. G. Ruslan: Proc. 17th APWSS Conf., pp. 827-832, Bangkok, 1999

略歴

伊藤一幸

生年月日：昭和24年7月17日

略歴：昭和48年神戸大学農学部園芸農学科卒業

49年4月農林省野菜試験場採用, 52年4月農事試験場, 56年12月農業研究センター, 平成元年4月熱帯農業研究センター, 4年4月東北農業試験場(雑草制御研究室長)を経て, 9年4月より現職(植生生態研究室長)。

平成7年5月に農学博士号を取得(京都大学)

趣味：自然観察, ドライブ, 登山